

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ФИТОФАГОВ С ИНВАЗИОННЫМИ ВИДАМИ РАСТЕНИЙ В СРЕДНЕЙ РОССИИ

© 2024 Куклина А.Г.* , Стогова А.В.** , Каштанова О.А.***, Виноградова Ю.К.****

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва 127276 Россия

e-mail: *alla_gbsad@mail.ru; **a.stogova85@gmail.com; ***ol-al-kashtanova@mail.ru; ****gbsad@mail.ru

Поступила в редакцию 5.06.2024. После доработки 21.09.2024. Принята к публикации 22.10.2024

Цель исследования – выявление фитофагов, относящихся к Insecta и Gastropoda, формирующих трофические связи с инвазионными видами растений в Средней России. Оценивались возможности адаптации фитофагов к 15 инвазионным видам, входящим в ТОП-100. Выявлено 42 вида насекомых-фитофагов, относящихся к 20 семействам из 5 отрядов: Coleoptera (14 видов), Lepidoptera (13), Diptera (5), Hemiptera (5) и Homoptera (5 видов). Моллюски *Helicigona lapicida* L. и *Physa fontinalis* L. адаптированы к 5 инвазионным видам растений. Среди насекомых по степени специфичности кормовой базы преобладают полифаги (76%), в меньшей степени участие олигофагов (19%), единично – монофагов (5%). По типу питания большинство насекомых-фитофагов относятся к группе грызущих (32 вида), на долю сосущих и минирующих приходится по 5 видов. В результате многолетнего мониторинга 15 инвазионных видов выявлено постепенное формирование повреждающего комплекса с вступлением в трофические связи представителей автохтонной фитотрофной энтомофауны и моллюсков, переходящих на инвазионные виды с растений близких таксономических групп. Значимой корреляции между временем появления чужеродного вида и разнообразием адаптировавшихся к нему фитофагов не выявлено. Скорость и успешность адаптации фитофагов к натурализующимся чужеродным видам определяется экологическими условиями, действием антропогенных факторов, возрастом насаждений и наличием в близлежащих экотопах аборигенных или широко культивируемых видов, близких по таксономии. Таким образом, гипотеза «Natural enemies» верна лишь на начальном этапе натурализации. В дальнейшем вредители-полифаги близкородственных аборигенных или широко культивируемых видов активно включаются в комплекс «инвазионный вид – фитоконсорт». Учитывая тот факт, что в большинстве случаев речь идет о незначительных, часто единичных повреждениях инвазионных растений, требуется дальнейшее изучение фитоконсо́ртов для более полного понимания стабильности трофических связей в биоценозах.

Ключевые слова: инвазионные растения, фитофаги, трофические связи, Средняя Россия
DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-92-109

Введение

Контроль расселения чужеродных организмов (растений, а также их вредителей) является приоритетным для сохранения биологического разнообразия и улучшения среды обитания человека. Актуальность проблемы определяется тем, что в умеренной зоне обоих полушарий Земли насчитывается уже более 9 тысяч чужеродных видов [Rušek et al., 2017], а список агрессивных инвазионных чужеродных видов только по 57 странам мира включает 316 таксонов [McGeoch et al., 2010]. Инвазионные растения изменяют процессы в экосистемах, снижают естественное биоразнообразие, меняют структуру сообществ, а нередко оказывают негативное воздействие

на здоровье людей (*Ambrosia artemisiifolia* L., *Heraclеum sosnowskyi* Manden.). Однако наибольшую опасность представляет косвенное воздействие чужеродных растений – возможная инвазия вместе с ними новых для региона болезней и вредителей. Мониторинг фитофагов, связанных с инвазионными растениями, важен для своевременной фиксации чужеродных насекомых-переселенцев, влияющих на агроценозы и естественные растительные сообщества [Масляков, Ижевский, 2011; Dgebuadze, 2014; Orlova-Bienkowskaja, 2017]. С одной стороны, автохтонные фитофаги не всегда следуют за растениями, освоившимися во вторичном ареале, а если и следуют, то специализированные виды фито-

фагов, появившиеся вместе с растением-хозяином, могут столкнуться с неподходящими биотическими факторами, усложняющими их выживание, межвидовую коммуникацию и закрепление на новой территории. С другой стороны, аборигенные вредоносные организмы не сразу адаптируются к инвазивным видам растений, а кроме того, насекомые могут отвергать растения, в тканях которых содержатся вторичные метаболиты, действующие в качестве алломонов [Brown et al., 1970]. Процесс формирования трофических цепей занимает длительное время.

Помимо практической значимости контроля расселения чужеродных организмов, важной теоретической задачей является тестирование гипотезы «Natural enemies», утверждающей, что успешная инвазия чужеродных видов происходит потому, что на новой родине чужеродные виды не имеют естественных врагов, которые контролируют рост их популяций [Элтон, 1960; Keane, Crawley, 2002; Enders et al., 2020].

Поскольку специальных исследований пищевых цепочек между фитофагами и представителями чужеродной флоры крайне мало либо они имеют эпизодический характер [Толстоногова, 2009; Кузнецова, 2015], изучение этого вопроса необходимо. Сведения о фитофагах, адаптированных к чужеродным растениям в Средней России, весьма ограничены, по некоторым инвазивным видам растений вообще не встречено научных публикаций. Поэтому оценка результата адаптации активных групп фитофагов при освоении инвазивных растений Средней России в качестве кормовой базы крайне важна и актуальна.

Цель исследования – выявление видового состава фитофагов, относящихся к насекомым (Insecta) и моллюскам (Gastropoda), формирующих трофические связи с опасными видами инвазивных растений в Средней России.

При изучении означенной проблемы решались следующие конкретные задачи:

1. Инвентаризация фитофагов, расселяющихся совместно с инвазивными для Средней России видами растений. Проведение энтомо-фитопатологического мониторинга

модельных объектов на локальных территориях с отбором фитофагов и образцов с симптомами повреждений для проведения диагностики в лабораторных условиях.

2. Учёт распространения фитофагов чужеродных растений по трофическим группам, различающимся по характеру питания консортов.

3. Оценка консортивных связей фитофагов и чужеродных видов растений в зависимости от таксономической принадлежности и региона происхождения растений.

Материалы и методы

Исследование проводили в 2018–2023 гг. в следующих регионах Средней России: Москва (Останкино, Владыкино, Отрадное, Богородское, Новокосино); Московская (Балашиха, Мытищи, Красногорск, Воскресенск, Орехово-Зуево, Луховицы, Можайск, Истра, Шаховская); Калужская (Малоярославец), Тверская (Лихославль) и Тульская (Поленово) области¹.

Объекты изучения – 15 инвазивных видов растений, включённых в «Чёрную книгу флоры Средней России» [Виноградова и др., 2010], указанные в таблице 1. Все перечисленные растения, за исключением *Helianthus tuberosus* и *Sorbaria sorbifolia*, входят в ТОП-100 «Самых опасных инвазивных видов России» [2018], имеют статус 1 или 2, согласно современным данным [Senator, Vinogradova, 2023]. Термины инвазивной биологии использованы согласно общедоступным понятиям [Баранова и др., 2018].

В природных биотопах в крупных инвазивных популяциях производили визуальный осмотр вегетативных и генеративных органов растений с целью выявления активных стадий насекомых или моллюсков, а также различных видов и степени повреждений. Фитофагов собирали индивидуальным способом в ходе полевых маршрутов, преднамеренно отказавшись от кошения энтомологическим сачком и использования эксгаустера, чтобы собрать только те энтомологические объекты, которые питаются непосредственно на обследуемом растении. Энтомологи призна-

¹ Точные географические координаты мест наблюдений приведены далее в таблице 2.

Таблица 1. Сведения по обследованным инвазионным видам растений, на которых обнаружены фитофаги во вторичном ареале

Вид растения	Регион-донор	Начало натурализации*, гг.
Asteraceae		
<i>Symphytotrichum</i> × <i>salignum</i> (Willd.) G.L. Nesom (= <i>Aster</i> × <i>salignus</i> Willd.)	Северная Америка	1980–2000
<i>Bidens frondosa</i> L.	То же	1970-е
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.	»	1950–1970
<i>Erigeron canadensis</i> L. (= <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.)	»	1910–1912
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	Мексика	1980-е
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	Северная Америка	1970-е
<i>Solidago canadensis</i> L.	То же	2000-е
<i>Solidago gigantea</i> Ait.	»	2000-е
Balsaminaceae		
<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	Гималаи	1960–1970
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	Средняя Азия	1970-е
Apiaceae		
<i>Heracleum sosnowskyi</i> Manden.	Кавказ	1990–2000
Polygonaceae		
<i>Reynoutria</i> × <i>bohemica</i> Chrtek et Chrtkova (= <i>Fallopia bohemica</i> (Chrtek et Chrtkova) J.P. Bailey)	Европа	2000-е
Rosaceae		
<i>Amelanchier</i> × <i>spicata</i> (Lam.) C. Koch	Северная Америка	1980–1990
<i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) A. Br.	Сибирь, Дальний Восток	1970–1990
Onagraceae		
<i>Oenothera biennis</i> L.	Северная Америка	1960-е

* Начало натурализации в Средней России, согласно [Виноградова и др., 2010].

ют важность и эффективность исследований, в которых очевидна детализация связей «кормовое растение-фитофаг» [Дедюхин, 2019]. Личинок и имаго, имеющих малые размеры и нежные покровы (Aphididae и пр.), сохраняли в закрытых пробирках с 80%-ным раствором спирта.

Все образцы анализировали в лаборатории защиты растений ГБС РАН. Микроскопические объекты исследовали на цифровом микроскопе Keyence – VHX1000E (Япония). Видовой состав фитофагов определяли по имаго, личинкам и повреждениям согласно общепринятым методикам [Рупайс, 1969; Мамаев и др., 1976; Плавильщиков, 1994; Крыжановский, 2002; Белов, 2008]. Латинские названия насекомых отряда Diptera даны

согласно мировой базе данных (<http://www.diptera.org/>).

При идентификации минирующих насекомых, личинки которых ведут скрытый образ жизни, использовали методику их выведения в лабораторных условиях [Мищенко, Артемьева, 2015]. Для этого листья, имеющие мины, помещали в индивидуальные стеклянные контейнеры. На дно ёмкостей насыпали стерилизованный песок слоем в 1 см, который регулярно увлажняли дистиллированной водой, предотвращая увядание листьев. Ёмкости с образцами закрывали мелкоячеистой синтетической тканью – мельничным газом (№ 76) и содержали в лаборатории при температуре 20 °С. Имаго, отрождающиеся в контейнерах, идентифицировали по специ-

альным определителям [Родендорф, 1970; Тряпицын 1978; Танасийчук, Злобин, 1981]. Дополнительно для Agromyzidae готовили препараты в 8%-ном р-ре NaOH по общепринятой методике [Кузнецов и др., 1988; Гугля, 2013].

Для статистического анализа при выявлении связи между временем натурализации и разнообразием фитофагов использовали коэффициент ранговой корреляции Кендалла в программе PAST-4 [Hammer, Harper, 2001].

Результаты

Среди фитофагов исследованных инвазионных популяций выявлено 2 вида Gastropoda. По нашим наблюдениям, в Московском регионе ежегодно (2018–2023 гг.) в период вегетации растения *Impatiens parviflora*, *I. glandulifera*, *Reynoutria × bohemica* и *Helianthus tuberosus* во всех точках изучения являлись кормовой базой для улитки *Helicigona lapicida* L. (Gastropoda: Helicidae). Также она обнаружена в 2022–2023 гг. на *Solidago gigantea* в Калужской области (Малоярославец).

Другая улитка *Physa fontinalis* L. (Gastropoda: Physidae) – пресноводный фитофаг, в основном питающийся перифитомом [Матафонов и др., 2007; Скальская, 2014]. Известно, что этот моллюск обычно приурочен к водной растительности, но в случае появления хищников или при других обстоятельствах может перемещаться в прибрежную зону [Rundle, Bronmark, 2001]. Можно предположить, что на него косвенно влияют изменяющиеся экологические процессы в водоёмах, граничащих с местами произрастания. *Ph. fontinalis*, хотя и в меньшем числе, но неоднократно, встречалась вблизи водных объектов на видах *Impatiens* в Московской области (55.85540° с.ш.; 37.61541° в.д.) и на *Helianthus tuberosus* в Калужской области (55.02397° с.ш.; 36.45640° в.д.).

В средней полосе России на 15 видах инвазионных растений обнаружено 42 вида насекомых-фитофагов, относящихся к 5 отрядам (20 семейств), причём аллохтонные виды среди них отсутствовали. В большинстве случаев мы наблюдали незначительные повреждения инвазионных растений единичными фитофагами, за исключением предста-

вителей отряда Homoptera. Массовое поражение насекомыми из отряда Diptera отмечено только для видов *Impatiens* и *Galinsoga*.

По степени возрастания числа зарегистрированных фитофагов инвазионные виды растений располагаются в ряду: *Oenotera biennis*, *Symphyotrichum × salignum* и *Erigeron annuus* (1 фитофаг) → *Bidens frondosa*, *Galinsoga parviflora*, *Solidago canadensis*, *Erigeron canadensis*, *Sorbaria sorbifolia* (2 фитофага) → *Impatiens glandulifera*, *Heracleum sosnowskyi* (3) → *Impatiens parviflora*, *Helianthus tuberosus* (4) → *Reynoutria × bohemica* (6) → *Solidago gigantea* и *Amelanchier × spicata* (по 8 видов-фитофагов).

Наиболее результативным в поиске фитофагов оказался Московский регион, в котором максимально представлены популяции большинства изучаемых инвазионных растений (табл. 2). Наши результаты многолетнего исследования подтверждают обеднённость консорций инвазионных видов, поскольку с каждым видом растений трофические связи пока установили не более 8 видов-фитофагов. По сравнению с аборигенными дикорастущими растениями это небольшое число: например, на иван-чае *Epilobium angustifolium* L. выявлено 19 видов – фитофагов [Старковский, Зорин, 2010].

По пищевой специализации, характеризующей степень требовательности насекомого к кормовому растению, чаще встречались полифаги, представленные 32 видами. Значительно меньше (8 видов) олигофагов, питающихся на растениях из одного или нескольких родов в пределах одного семейства. Почти в 15 раз меньше монофагов (2 вида) (рис. 1): для *Heracleum sosnowskyi* – это минер *Phytomyza sphondylii*; для *Solidago gigantea* – минер *Ophiomyia maura*.

Анализ характера повреждений (типа питания) у 15 видов инвазионных растений показал, что большинство фитофагов относятся к группе грызущих членистоногих (32 вида), на долю сосущих (Aphididae, Diaspididae) и минирующих (Agromyzidae) приходится по 5 видов.

Минирующие представители Diptera: Agromyzidae способны повреждать 5 инвазионных видов растений. Обе недотроги (*Impatiens*

Таблица 2. Насекомые-фитофаги на инвазионных растениях в Средней России

Таксон, семейство	Специализация в питании	Вид инвазионного растения	Год и регион обнаружения*	Геолокация
DIPTERA – двукрылые				
<i>Phytomyza atricornis</i> (Meigen, 1838) – Agromyzidae	Полифаг	<i>Impatiens parviflora</i>	2018, М, Останкино	55.84502° с.ш. 37.59335° в.д.
		<i>Impatiens glandulifera</i>	2022, МО, Балашиха	55.76271° с.ш. 37.92246° в.д.
		<i>Bidens frondosa</i>	2023, ТО, Поленово	54.82032° с.ш. 37.24561° в.д.
<i>Phytomyza sphondylii</i> (Goureu, 1851) – Agromyzidae	Монофаг	<i>Heracleum sosnowskyi</i>	2022, МО, Луховицы	54.81417° с.ш. 38.87612° в.д.
			2023, МО, Шаховская	55.99281° с.ш. 35.57948° в.д.
<i>Calycomyza artemisiae</i> (Kaltenbach, 1856) – Agromyzidae	Олигофаг	<i>Galinsoga parviflora</i>	2023, МО, Орехово-Зуево	55.50679° с.ш. 38.75212° в.д.
<i>Liriomyza strigata</i> (Meigen, 1830) – Agromyzidae	Полифаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, МО, Балашиха	55.74212° с.ш. 37.89703° в.д.
<i>Ophiomyia maura</i> (Meigen, 1838) – Agromyzidae	Монофаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02063° с.ш. 36.44212° в.д.
HEMIPTERA – полужесткокрылые				
<i>Palomena praziana</i> (Linnaeus, 1761) – Pentatomidae	Полифаг	<i>Impatiens parviflora</i>	2020, М, Останкино	55.84217° с.ш. 37.60099° в.д.
<i>Dolycoris baccarum</i> (Linnaeus, 1758) – Pentatomidae	Полифаг	<i>Reynoutria × bohemica</i>	2020, М, Богородское	55.82938° с.ш. 37.70232° в.д.
<i>Aphalara exilis</i> (Weber et Mohr, 1804) – Psyllidae	Олигофаг	<i>Reynoutria × bohemica</i>	2020, М, Останкино	55.84233° с.ш. 37.60097° в.д.
<i>Philaenus spumarius</i> (Linnaeus, 1758) – Aphrophoridae	Полифаг	<i>Solidago canadensis</i>	2023, МО, Истра	56.01113° с.ш. 37.08397° в.д.
		<i>Erigeron canadensis</i>	2023, КО, Малоярославец	55.01738° с.ш. 36.45003° в.д.
<i>Cicadella viridis</i> (Linnaeus, 1758) – Cicadellidae	Полифаг	<i>Galinsoga parviflora</i>	2023, МО, Орехово-Зуево	55.50679° с.ш. 38.75212° в.д.
COLEOPTERA – жесткокрылые				
<i>Agriotes obscurus</i> (Linnaeus, 1758) – Elateridae	Полифаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02063° с.ш. 36.44212° в.д.
		<i>Sorbaria sorbifolia</i>	2023, ТвО, Лихославль	57.07421° с.ш. 35.45608° в.д.
		<i>Helianthus tuberosus</i>	2020, М, Новокошино	55.74576° с.ш. 37.87081° в.д.
<i>Galeruca tanacetii</i> (Linnaeus, 1758) – Galerucinae	Олигофаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02189° с.ш. 36.44281° в.д.
<i>Agelastica alni</i> (Linnaeus, 1758) – Chrysomelidae	Полифаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02189° с.ш. 36.44281° в.д.
		<i>Symphytotrichum × salignum</i>	2023, ТвО, Лихославль	57.43337° с.ш. 35.68884° в.д.
<i>Phyllotreta atra</i> (Fabricius, 1775) – Chrysomelidae	Полифаг	<i>Helianthus tuberosus</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02397° с.ш. 36.45640° в.д.
<i>Phyllotreta undulata</i> (Kutschera, 1960) – Chrysomelidae	Полифаг	<i>Bidens frondosa</i>	2023, ТО, Поленово	54.82032° с.ш. 37.24561° в.д.

<i>Haltica oleracea</i> (Linnaeus, 1758) – Chrysomelidae	Полифаг	<i>Oenotera biennis</i>	2023, МО, Орехово-Зуево	55.50524° с.ш. 38.75089° в.д.
<i>Ghaetocnema concinna</i> (Marsham, 1802) – Chrysomelidae	Олигофаг	<i>Reynoutria × bohémica</i>	2019, М, Богородское	55.82938° с.ш. 37.70232° в.д.
<i>Gastrophysa polygoni</i> (Linnaeus, 1758) – Chrysomelidae	Олигофаг	<i>Reynoutria × bohémica</i>	2019, М, Богородское	55.82938° с.ш. 37.70232° в.д.
<i>Cantharis rustica</i> (Fallén, 1807) – Cantharidae	Полифаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02189° с.ш. 36.44281° в.д.
<i>Phyllobius oblongus</i> (Linnaeus, 1758) – Curculionidae	Полифаг	<i>Erigeron canadensis</i>	2023, КО, Малоярославец	55.01599° с.ш. 36.45420° в.д.
<i>Oxythyrea funesta</i> (Poda, 1761) – Scarabaeidae	Полифаг	<i>Heracleum sosnowskyi</i>	2018, МО, Луховицы	54.90732° с.ш. 38.80270° в.д.
<i>Phyllopertha horticola</i> (Linnaeus, 1758) – Scarabaeidae	Полифаг	<i>Impatiens parviflora</i>	2020, МО, Воскресенск	55.48452° с.ш. 38.62467° в.д.
<i>Melolontha melolontha</i> (Fabricius, 1775) – Scarabaeidae	Полифаг	<i>Helianthus tuberosus</i>	2020, МО, Балашиха	55.73515° с.ш. 37.86540° в.д.
<i>Scolytus rugulosus</i> (Ratzenburg, 1837) – Scolytidae	Полифаг	<i>Amelanchier × spicata</i>	2019, МО, Можайск	55.50122° с.ш. 35.96621° в.д.

LEPIDOPTERA – чешуекрылые

<i>Malacosoma castrense</i> (Linnaeus, 1758) – Lasiocampidae	Полифаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.01939° с.ш. 36.44982° в.д.
<i>Ancylis selenana</i> (Guenee, 1845) – Tortricidae	Полифаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02189° с.ш. 36.44281° в.д.
<i>Archips (Tortix) xylosteana</i> (Linnaeus, 1758) – Tortricidae	Полифаг	<i>Solidago canadensis</i>	2023, МО, Балашиха	55.73639° с.ш. 37.87177° в.д.
		<i>Sorbaria sorbifolia</i>	2023, МО, Красногорск	55.78257° с.ш. 37.28293° в.д.
<i>Spilonota ocellana</i> (Denis et Schiffermuller, 1775) – Tortricidae	Полифаг	<i>Sorbaria sorbifolia</i>	2023, ТвО, Лихославль	57.07421° с.ш. 35.45608° в.д.
<i>Archips rosana</i> (Linnaeus, 1758) – Tortricidae	Олигофаг	<i>Amelanchier × spicata</i>	2018, М, Владыкино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
			2019, МО, Орехово-Зуево	55.50534° с.ш. 38.75022° в.д.
<i>Pandemis ribeana</i> (Hubner, 1786) – Tortricidae	Полифаг	<i>Amelanchier × spicata</i>	2019, М, Владыкино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
<i>Epermenia chaerophyllella</i> (Goeze, 1783) – Epermeniidae	Олигофаг	<i>Heracleum sosnowskyi</i>	2022, МО, Луховицы	54.90732° с.ш. 38.80270° в.д.
<i>Yponomeuta malinellus</i> (Zeller, 1838) – Yponomeutiidae	Полифаг	<i>Amelanchier × spicata</i>	2019, М, Владыкино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
<i>Hypomecis punctinalis</i> (Scopoli, 1763) – Geometridae	Полифаг	<i>Helianthus tuberosus</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02397° с.ш. 36.45640° в.д.
<i>Erannis defoliaria</i> (Clerck, 1759) – Geometridae	Полифаг	<i>Amelanchier × spicata</i>	2018, М, Владыкино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
<i>Operophthera brumata</i> (Linnaeus, 1758) – Geometridae	Полифаг	<i>Amelanchier × spicata</i>	2018, М, Владыкино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
			2020, МО, Орехово-Зуево	55.50534° с.ш. 38.75022° в.д.
<i>Mamestra brassicae</i> (Linnaeus, 1758) – Noctuidae	Полифаг	<i>Reynoutria × bohémica</i>	2020, М, Богородское	55.82938° с.ш. 37.70232° в.д.
<i>Mamestra persicariae</i> (Linnaeus, 1761) – Noctuidae	Полифаг	<i>Erigeron annuus</i>	2023, КО, Малоярославец	55.01599° с.ш. 36.45420° в.д.

НОМОПТЕРА – равнокрылые

<i>Impatiens balsamines</i> (Kaltenbach, 1862) – Aphididae	Олигофаг	<i>Impatiens parviflora</i>	2018, 2022, М, Владыкино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
--	----------	-----------------------------	--------------------------	----------------------------------

<i>Aphis fabae</i> (Scopoli, 1763) – Aphididae	Полифаг	<i>Impatiens glandulifera</i>	2018, 2022, М, Отрадное	55.85540° с.ш. 37.61541° в.д.
			2022, МО, Бала- шиха	55.73639° с.ш. 37.87177° в.д.
<i>Aphis nasturtii</i> (Kaltenbach, 1843) – Aphididae	Полифаг	<i>Impatiens glandulifera</i>	2018, 2022, М, Отрадное	55.85540° с.ш. 37.61541° в.д.
			2022, МО, Бала- шиха	55.73638° с.ш. 37.87178° в.д.
		<i>Reynoutria × bohemica</i>	2018, МО, Мыти- щи	55.89381° с.ш. 37.77754° в.д.
<i>Aphis pomi</i> (De Geer, 1773) – Aphididae	Олигофаг	<i>Amelanchier ×spicata</i>	2020, М, Влады- кино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
<i>Lepidosaphes ulmi</i> (Linnaeus, 1758) – Diaspididae	Полифаг	<i>Amelanchier ×spicata</i>	2018, М, Влады- кино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.

*Регион: М – Москва; МО – Московская; КО – Калужская; ТвО – Тверская; ТО – Тульская области.

parviflora и *I. glandulifera*), по нашим наблюдениям, минирует *Phytomyza atricornis* – мушка длиной 2–3 мм с чёрной блестящей спинкой и желтоватой грудкой. Личинка окукливается внутри мины с нижней стороны листа и выедает паренхиму. Диагностическим признаком является особенность устройства светлого извилистого хода, который переходит в широкую мину. Экскременты личинки располагаются вдоль мины в ряд.

Как показано на диаграмме (рис. 2), учитывающей спектр отрядов и семейств насекомых-фитофагов, трофические связи с исследуемыми инвазионными растениями чаще устанавливают представители отрядов Coleoptera (14 видов) и Lepidoptera (13 ви-

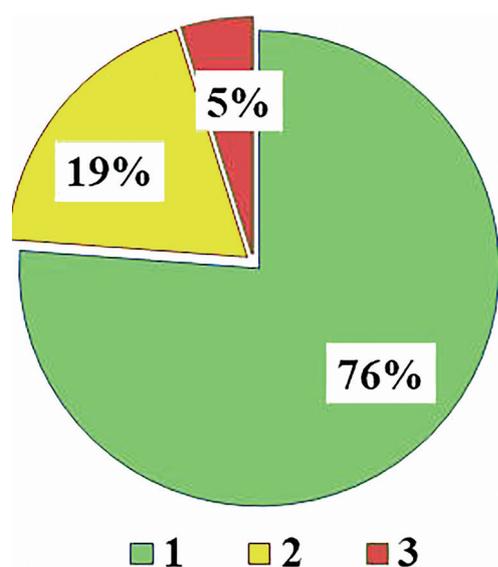


Рис. 1. Спектр фитофагов по степени специализации питания на инвазионных растениях в Средней России: 1 – полифаги; 2 – олигофаги; 3 – монофаги.

дов). Фитофаги из других отрядов, по нашим наблюдениям, в 3 раза реже используют чужеродные растения в качестве кормовой базы.

Среди представителей отряда Hemiptera преобладают широкие полифаги из разных семейств, которые изредка используют для питания инвазионные виды из Asteraceae: на *Erigeron canadensis* – слюнявая пенница *Philaenus spumarius*; на *Galinsoga parviflora* – зелёная цикадка *Cicadella viridis*, обычно питающаяся на злаках и осоках. Инвазионный вид сем. Polygonaceae (*Reynoutria × bohemica*) привлёк клопа *Dolycoris baccarum*, имеющего установившиеся трофические связи с ягодными культурами.

Отдельно стоит рассмотреть представителей Homoptera: Aphididae (тля), которые выработали иную стратегию повреждений: они появляются массово, но периодически только в годы с благоприятными погодными условиями. Многочисленные колонии *Impatiens balsamines* питаются на *Impatiens parviflora*, а колонии *Aphis fabae* и *A. nasturtii* – на *I. glandulifera*. Отмечено, что единичные особи *A. nasturtii* способны иногда использовать как растение-хозяина и *Reynoutria × bohemica*.

Суммарное максимальное разнообразие фитофагов выявлено на растениях семейств Asteraceae (22 вида), Rosaceae (10 видов) и Balsaminaceae (6 видов). Однако для одного вида растений максимальное число фитофагов отмечено на представителях сем. Balsaminaceae, а минимальное – у Polygonaceae (рис. 3, А). К инвазионным видам *Impatiens*

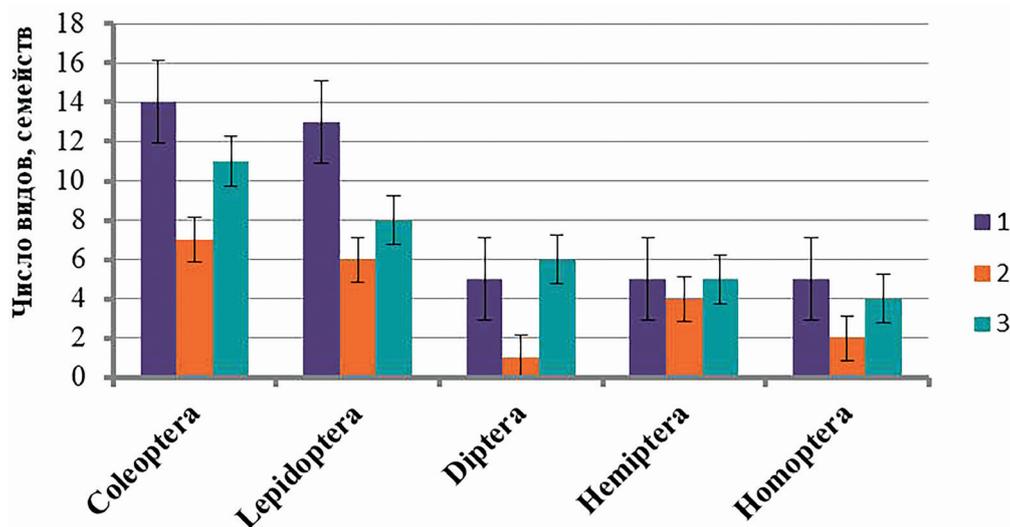


Рис. 2. Таксономический спектр фитофагов: 1 – число видов фитофагов; 2 – число семейств фитофагов данного отряда; 3 – число инвазионных видов растений, трофически связанных с фитофагами данного отряда Insecta.

адаптированы не только насекомые Diptera: Agromyzidae; Homoptera: Aphididae, Coleoptera: Scarabaeidae, а также в значительной степени Gastropoda: многоядная *Helicigona lapicida* (Helicidae) и *Physa fontinalis* (Physidae). Некоторые фитофаги отмечены на нескольких инвазионных видах, так фитофаг – ольховый листоед *Agelastica alni* – общий для *Solidago gigantea* и *Symphytotrichum × salignum*. Полифаг пенница слюнявая *Philaenus spumarius* способна формировать трофические взаимоотношения как с *Solidago canadensis*, так и с *Erigeron canadensis*. Все перечисленные рас-

тения из сем. Asteraceae происходят из Северной Америки и, возможно, это облегчает переход фитофагов с одного вида на другой.

Установлено, что наибольшее число видов фитофагов на инвазионных растениях, происходящих из азиатского региона (Средняя Азия, Сибирь, Дальний Восток, Гималаи). На видах растений европейского происхождения разнообразие фитофагов минимальное. При этом статистически значимой корреляции между временем появления в регионе чужеродных видов растений (см. табл. 2) и числом адаптировавшихся к нему фитофагов (рис. 3,

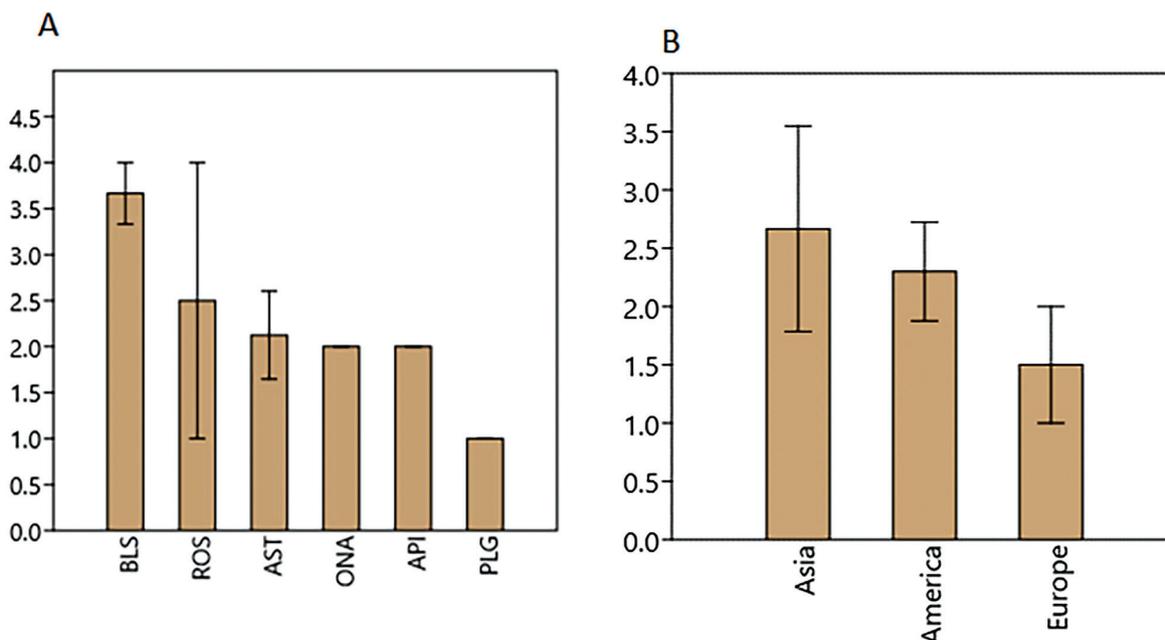


Рис. 3. Среднее число видов фитофагов, трофически связанных с одним инвазионным видом растений из различным семейств (A), а также на один инвазионный вид растений, происходящий из конкретного региона-донора (B): BLS – Balsaminaceae, ROS – Rosaceae, AST – Asteraceae, ONA – Onagraceae, API – Apiaceae, PLG – Polygonaceae.

В) не отмечено ($r = -0,18$; $n = 15$, где n – число сравниваемых пар значений, соответствующих числу изученных чужеродных видов растений).

Обсуждение результатов

Поскольку в задачах исследования не было запланировано сравнение фитокопсов одного и того же вида в естественном и вторичном ареалах, по которому проводится верификация гипотезы «Natural enemies», то мы воспользовались литературными сведениями. В поддержку этой гипотезы, например, показано, что у европейской «Maram Grass» *Ammophila arenaria* (L.) Link в естественном ареале в корнеобитаемом слое насчитывается больше таксонов специализированных нематод, а в корнях имеется больше эндопаразитов и галловых нематод, чем во вторичном ареале в Австралии, Новой Зеландии и Южной Африке, где этот вид активно натурализуется на дюнах [Putten et al., 2005].

Из объектов, изученных нами, подобная тенденция зафиксирована на видах рода *Solidago* L. В естественных североамериканских популяциях *S. canadensis* и *S. gigantea* обнаружено 314 видов монофагов и олигофагов. В частности, образуются галлы, в которых развиваются личинки *Eurosta solidaginis* Fitch, *Rhopalomyia solidaginis* Loew, *Gnorimoschema gallaesolidaginis* Riley и *Epiblema scudderiana* Clemens.; имеются повреждения листогрызущими насекомыми: *Trirhabda canadensis* Kirby, *T. borealis* Blake, *T. virgata* LeConte и *Microrhopala vittata* Fabricius [Botta-Dukat, Dancza, 2008]. По нашим результатам *S. canadensis* в Московском регионе повреждается меньшим числом фитофагов по сравнению с *S. gigantea*. Сходная закономерность отмечена в Северной Америке, где *S. canadensis* более устойчива к поражениям фитофагами (в частности галлами) в сравнении с другими видами рода *Solidago* [Майоров и др., 2020]. Во вторичном ареале насекомые, способные питаться на *S. canadensis*, встречаются спорадически, в небольшом количестве, и давление со стороны фитофагов практически отсутствует [Шмелев, Панкрушина, 2019].

Среди объектов нашего изучения наиболее массовое поражение отмечено у растений

видов *Impatiens* насекомыми (Agromyzidae) и моллюсками (Gastropoda: Helicidae), которые в перспективе могут сдерживать их инвазионную активность. Остальные изученные растения пока не поражаются в массе, как и многие другие виды, активно натурализующиеся в Московском регионе. Например, *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. с естественным ареалом в Приморском крае и *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A.Gray. из Северной Америки. Эти виды в естественном ареале в массе поражаются вредителями, тогда как в Средней России такие случаи пока редки, а 10–20 лет назад вообще не были отмечены [Виноградова, 2015]. Таким образом, поведение этих видов служит подтверждением гипотезы «Natural enemies», которая объясняет успешность инвазии чужеродных видов отсутствием в их вторичном ареале естественных врагов, контролирующих рост популяций.

Однако противоположные данные получены по галеге восточной *Galega orientalis* Lam. В естественном ареале на Кавказе этот вид встречается нечасто, растёт преимущественно одиночными экземплярами, и вредители на нём не отмечены [Tkacheva et al., 2011]. Галегу *G. orientalis* начали активно культивировать в Средней России во второй половине XX века на зелёный корм. И в посевах, где вид произрастает в массе, растения часто поражаются клеверным долгоносиком *Apion apricans* Hbst., стеблевым долгоносиком *A. seniculus* Kirby, травяным клопом *Lugus rugulipennis* Popp., светлоногой крестоцветной блошкой *Phyllotreta nemorum* L. и полосатым клубеньковым догоносиком *Sitonia lineatus* L. Изредка на галеге отмечают северного странствующего слепняка *Notostira erratica* L. и стройного странствующего слепняка *N. elongata* Geoffr., которые обычно встречаются на растениях семейства не бобовых, а зонтичных [Деордиев, Базылев, 1989; Васильева, 1999]. Не исключено, что подобная смена растений-хозяев привела к появлению нового таксона (но эту проблему необходимо исследовать более детально).

Постулат о корреляции между инвазионной активностью вида и отсутствием у него вредителей служит базисом для поиска аген-

тов биоконтроля инвазионных видов и активно обсуждается в работах, посвящённых мерам биологической борьбы с инвазионными растениями [Maron, Vila, 2001; Heger, Jeschke, 2014].

Становление взаимных адаптаций фито-консортов с чужеродными растениями-хозяевами возможно изучать несколькими методами.

1. Выявление инвазионных популяций, достаточно долго существующих на определённой территории и подвергавшихся воздействию фитофагов в течение точно определённого времени.

Это позволит сравнить состав фитофагов в прошлом (в начале формирования популяции) и в настоящем.

Среди наших объектов можно привести *Amelanchier ×spicata*, которая выращивается в Главном ботаническом саду РАН (ГБС РАН, Москва) с 1937 г. [Древесные..., 2005] и на которой зафиксировано максимальное разнообразие фитофагов [Куклина, Мухина, 2010].

Аналогичный пример выявлен при изучении смородины золотистой *Ribes aureum* Pursh. В заложенной в 1985 г. интродукционной популяции ГБС РАН в течение первых четырёх лет (до наступления генеративного периода развития) молодые растения фитофагами не повреждались. Позднее на однолетних побегах стали отмечать колонии тли. При обследовании городских насаждений *R. aureum* в 1991–1999 гг. фитофагов и симптомов болезней не было обнаружено, что позволило сделать вывод об относительно высокой устойчивости *R. aureum* в урбано-фитоценозах [Скворцов и др., 2005]. Но уже в 2009–2010 гг. в московских насаждениях *R. aureum* выявлен целый спектр фитофагов, встречавшихся ранее только на аборигенных видах смородин [Виноградова и др., 2011].

Сходные данные получены и при изучении аронии Мичурина *Aronia mitschurinii* Skvortsov et Maitulina – культивируемого вида, созданного И.В. Мичуриным в 1920-х годах [Виноградова, Куклина, 2014]. Первые случаи повреждения листьев и плодов вредителями были отмечены только в 1960-е годы, когда вид массово культивировали в качестве ягодной культуры. При этом сообщалось, что

специфические энтомофаги отсутствуют, а характер повреждений менее значительный по сравнению с более распространёнными плодовыми и ягодными культурами [Васильченко, Проценко, 1967; Щукина, 1967]. Арония и на сегодняшний день остаётся достаточно устойчивым к биотическим факторам растением, но с годами состав фитофагов начал возрастать, что свидетельствует об «освоении» насекомыми этой культуры [Скворцов и др., 2005]. Недостатком этого метода является довольно-таки высокая продолжительность периода наблюдений, сравнимая с длительностью жизни самого исследователя.

2. Сравнение состава фитофагов в модельных популяциях по градиенту натурализации в ряду: культурная → инициальная спонтанная → натурализовавшаяся на антропогенно нарушенной территории → инвазионная (в естественном фитоценозе).

Применяя этот метод, исследователь получает ряды фитоконсортов в зависимости от степени натурализации популяций чужеродных растений-хозяев и может анализировать такое же различие по степени натурализации популяций, что и в предыдущем методе, но только не во времени, а в пространстве.

Несмотря на то что мы изучали как интродуцированные, так и инвазионные популяции, выявить различия в этом ряду нам не удалось из-за низкой повреждаемости фитофагами выбранных объектов.

При этом метод успешно использован при исследовании «Black Locust» *Robinia pseudoacacia* L., которая является растением-хозяином североамериканских белоакациевых молей-пестрянок *Parectopa robiniella* Clemens и *Macrosaccus robiniell* Clemens (= *Phyllonorycter robiniellus* Clemens), минирующих листовую пластинку. На западе Европы эти опасные фитофаги зарегистрированы впервые в 1983 г. [Cierjacks et al., 2013]. В 2001 г. *M. robiniella* появилась в Хорватии, в 2002 г. – в Румынии [Maceljski, Mesic, 2001]. В 2005–2007 гг. эта моль обнаружена в России, в Брянске, а к 2010 г. она захватила популяции робинии в Смоленской, Орловской, Курской, Белгородской областях и частично в Воронежской [Гниненко, 2007; Гниненко, Раков, 2010].

3. Сравнение состава фитофагов у близкородственных видов в фитоценозах.

При совместном произрастании растений из разных регионов вероятность перехода фитоконсортов на новые растения-хозяева существенно выше, чем в природе. Мы обнаружили фитофага *Philaenus spumarius* на родственных видах *Solidago canadensis* и *Erigeron canadensis*, а также *Agelastica alni* у *Solidago gigantea* и *Symphotrichum* × *salignum*.

Эта методика была применена нами ранее при анализе трёх видов сем. Rhamnaceae на территории ГБС РАН. Изучен состав энтомофауны у двух аборигенных видов – *Frangula alnus* Mill. и *Rhamnus cathartica* L., а также у интродуцированного в ГБС РАН кавказского вида *Rh. imeretinus* Booth. На *Frangula alnus* обнаружены личинки грызущих фитофагов (*Eupoecilia ambiguella* Hubner, *Cnephasia chrysantheana* Dup., *Apatela strigosa* Den.& Schiff., *Gonepteryx rhamni* L., *Yponomeuta cognatellus* Hbn.) и тля *Aphis rhamni* Boyer de Fonscolombe. На *Rhamnus cathartica* отмечены *Cnephasia chrysantheana*, *Yponomeuta cognatellus* и минер *Stigmella catharticella* Stainton. Интродуцированные растения *Rhamnus imeretinus* практически не повреждались вредителями; изредка на них появлялась тля *Aphis rhamni* и единичные особи *Apatela strigosa*, *Cnephasia chrysantheana* и *Gonepteryx rhamni* [Куклина и др., 2016].

4. Сравнение аборигенной и чужеродной фракций растений в одном локалитете по спектру фитофагов.

Апробация гипотезы «Natural enemies» показала, что в растительных сообществах разнообразие фитофагов на аборигенных представителях флоры значительно выше, чем на чужеродных [Емельянов, 1967; Meijer et al., 2016; Дедюхин, 2019]. Такая же закономерность отмечена при обследовании природных комплексов в Башкирии [Абрамова, 2012] и Брянской области [Панасенко, 2018].

5. Массовый скрининг инвазионных видов растений на наличие широкого спектра фитофагов.

Это положение является основной задачей данного изучения, и в целом наши результаты согласуются с данными других исследований.

Выявлены трофические связи между мирмекофильным чужеродным видом тли *Aphis holoenotherae* Rakauskas, попавшим на Украину из Польши и Литвы, и инвазионным видом *Oenothera biennis*, в то время как другие инвазионные виды растений не поражались этой тлей и не были привлекательны для муравьев [Стукалюк и др., 2019].

В Московской области отмечены незначительные повреждения инвазионных видов *Solidago* моллюсками *Gastropoda: Fruticicola fruticum* O. F. Müller и *Deroceras* sp. [Ustinova, 2019].

В литературе нет сведений о наличии фитофагов на *Sorbaria sorbifolia* во вторичном ареале, тогда как в природных местообитаниях в Японии на растениях этого вида питается тля *Macrosiphum (Unisitobion) sorbi* Matsumura [Miyazaki, 1971].

Исследование комплекса фитофагов на инвазионных видах *Impatiens* L. проведено в Европе. У *I. parviflora* обнаружены повреждения молью *Xanthorhoe birivata* Borkhausen и североамериканским клопом *Lygus pabulinus* L., позднее сообщалось ещё про 13 фитофагов, включая тлю *Impatiensium asiaticum* Nevsky и слизня *Cepaea* sp., причём 9 полифагов перешли от аборигенной *I. noli-tangere* L. [Csiszar, Bartha, 2008]. К растениям *I. glandulifera* в Германии, кроме монофага *Impatiensium asiaticum* и *Aphis fabae* Scop., адаптированы *Aphrophora alni* Fallen, *Lygus* spp., представители Lepidoptera из семейств: Sphingidae, Tortricidae, Geometridae, слизи *Arion rufus* L. и *Succinea putris* L. [Balogh, 2008a]. В Польше на растениях *Impatiens* доминируют фитофаги Homiptera: Aphididae, а также отмечен их успешный переход с аборигенного вида *I. noli-tangere* [Najberek et al., 2017]. В Москве у инвазионных недотрог идентифицирован минер *Phytoliriomyza melampyga* Loew (syn. *Liriomyza impatientis* Brischke) [Ustinova et al., 2023], ранее зафиксированный в Финляндии [Silfverberg, 2004] и Болгарии [Zaemdzhikova et al., 2021].

С *Reynoutria* × *bohemica* в Германии трофически связаны насекомые: *Spilarctia lutea* Hufnagel, *Gastrophysa viridula* De Geen и *Pegomya nigritarsis* Zetterstedt [Balogh, 2008b]. В Московском регионе у *R. × bohemica* обнаружены

олигофаги: *Aphalara exilis* Weber&Mohr, *Ghaetocnema concinna* Marsham, *Gastrophysa polygoni* L., и полифаги: *Mamestra brassicae* L., *Dolycoris baccarum* L., *Aphis nasturtii* [Куклина и др., 2020].

На *Helianthus tuberosus* в Канаде зафиксированы: *Strauzia longipennis* Wied., *Diabrotica longicornis* Say, *Empoasca fabae* Harris и *Sitophilus granarius* L., повреждающие надземную часть растений [Swanton et al., 1992]. В Европе на клубнях найдена тля *Trama troglodytes* von Heyden [Blackman, Eastop, 2006], в Белоруссии клубни *H. tuberosus* повреждают *Blaps halophila* F.-W., *Melolontha melolontha* L., *Autographa gamma* L., *Loxostege sticticalis* L., *Polymerus cognatus* Fieb. и *Larinus sturnus* L. [Фальковская и др., 2016]. В Венгрии в инвазионных популяциях топинамбура обнаружен карантинный объект *Hyphantria cunea* Drury [Balogh, 2008c], но специализированных насекомых не отмечено.

При обследовании опасного инвазионного растения *Heraclium sosnowskyi* в России (Московская область) выявлены насекомые, повреждающие стебли: *Lixus iridis* Olivier, выгрызающие завязи: *Dasypolia templi* Thunberg, *Depressaria radiella* Goeze, минирующие листья: *Epermenia chaerophylllella* Goeze и *Phytomyza pastinacae* Hendel [Кривошеина, 2009; Krivosheina, 2011].

Среди минирующих насекомых (Diptera: Agromyzidae) северо-востока Украины отмечено 43 вида со значительным преобладанием на аборигенных растениях [Гугля, 2013]. В Корее на *Bidens frondosa* обнаружена листогрызущая гусеница *Hadjina chinensis* Wallengren, способная стать потенциальным биоагентом [Han et al., 2009].

Использование вышеописанных методических подходов позволит создать систему слежения за появлением и расселением фитоконсортов, основанную на литературных данных и информации соответствующих организаций и ответственных лиц. Эта задача стоит перед всеми странами, и подходы к её решению продолжают широко обсуждаться [Masters, Sheley 2001; Keane, Crawley, 2002; Müller-Schärer et al., 2004; Thomas, Reid, 2007], потому что даже в случае полного искоренения чужеродных видов естественные

экосистемы подвергшиеся инвазии восстанавливаются очень медленно.

В наших результатах превалирование полифагов среди консортов, вероятно, объясняется их более легкой адаптацией к тем инвазионным растениям, которые систематически близки к аборигенным таксонам или широко выращиваемым культурам. Например, вертунья почковая *Spilonota ocellana* в ГБС РАН обычно повреждает почки, бутоны и листья яблони [Ткаченко и др., 2018], однако в Тверской области она обнаружена на *Sorbaria sorbifolia*, относящейся к тому же сем. Rosaceae, что и яблоня. Аналогично на *Amelanchier* × *spicata* фиксировали *Archips rosana*, *Aphis pomi* и *Yponomeuta malinellus*, являющихся типичными фитофагами для многих других представителей сем. Rosaceae [Ткаченко и др., 2018].

Отмечено, что умеренные и широкие олигофаги в агроценозах легко переходят на чужеродные растения из родственного семейства [Дедюхин, 2019], особенно когда они массово представлены в фитоценозе. Например, гречишная блошка *Ghaetocnema concinna*, питающаяся эпидермисом и паренхимой листа на видах родов *Rumex* L., *Rheum* L., *Fagopyrum* Gaertn., *Polygonum* L., попадая в обширные заросли *Reynoutria* × *bohemica*, способна менять свою кормовую базу с аборигенных растений на инвазионный вид [Куклина и др., 2020]. Другим примером является олигофаг *Phytomyza artemisiae*, повреждающий многие аборигенные растения из Asteraceae, который иногда минирует листья активно расселяющейся на грядках и клумбах *Galinsoga parviflora*.

Тот факт, что процент монофагов на исследованных нами инвазионных растениях минимальный, согласуется с результатами изучения энтомофауны в агрокультурах Удмуртии: в семействах жуков Chrysomelidae и Curculionoidea доля монофагов составила всего 14,5% [Дедюхин, 2019].

Выявленный на видах рода *Impatiens* минер *Phytomyza atricornis* ранее на них не отмечался, хотя он в ГБС РАН относится к доминантной группе фитофагов [Синадский и др., 1987], способных поражать до 300 видов растений, относящихся к 30 семействам. В

литературе сообщается, что листовые мины у инвазионных видов *Impatiens* образует другой вид минера – *Phytoliriomyza melampyga*, обнаруженный в Финляндии [Silfverberg, 2004], а позже в Москве [Ustinova et. al, 2023]. В отличие от *Phytomyza atricornis*, повреждения минера *Phytoliriomyza melampyga* начинаются в виде извилистого хода и заканчиваются точечной миной с хаотично разбросанными экскрементами.

Стимулами для выбора минерами предпочитаемого хозяина могут быть питательные вещества, микроэлементы, вторичные метаболиты растений, аллелохимические вещества, визуальные сигналы или различные их комбинации [Bernays, Chapman, 1994]. В эксперименте с *Liriomyza trifolii* Burgess (Diptera: Agromyzidae), который является минером *Solanum tuberosum* L., показано, что содержание питательных веществ в листьях непосредственно влияет на развитие насекомого [Facknath, Lalljee, 2005].

Минер *Phytomyza sphondylii*, которого мы обнаружили на *Heracleum sosnowskyi*, уже отмечался в более ранних исследованиях, где также сообщалось о двух других фитофагах на борщевике – *Ph. pastinacae* Hendel и *Epermenia chaerophyllella* Goeze [Krivosheina, 2011]. Известно, что между насекомыми существует конкуренция за растение хозяина и имеет место негативное влияние минеров друг на друга [Faeth, 1985].

Региональные особенности трофической специализации минеров также имеют место. Если в Московской области на *Solidago gigantea* фиксируем минера *Liriomyza strigata*, отмеченного ранее и в Поволжье [Мищенко, Артемьева, 2015], то в Калужской области *S. gigantea* в качестве кормовой базы использует другой минер – *Ophiomyia taura*. Нельзя исключать и конкуренцию видов минеров за растение-хозяина в конкретном биотопе, когда насекомые могут отказаться от питания на инвазионном растении в пользу аборигенного вида.

Единичные особи тли *Aphis nasturtii* на *Reynoutria × bohémica*, скорее всего, попадают на это растение с соседних видов, более привлекательных для их питания. При этом на Украине на *R. × bohémica* не найдено каких-ли-

бо видов тлей. Аналогично виды Aphididae не обнаружены на *Solidago canadensis* ни на Украине [Стукалюк и др., 2019], ни в обследованных нами областях России.

Чем шире видовой состав фитофагов у аборигенного или культивируемого вида, тем вероятнее, что этот комплекс со временем сможет адаптироваться и к инвазионным растениям близкого систематического положения.

Поскольку в исследования включены только эунеофиты, распространившиеся во вторичном ареале в конце XIX – начале XXI вв., то автохтонные фитофильные организмы находятся на начальном этапе адаптации к новым источникам питания. Появление сложившегося энтомокомплекса связано со временем вселения чужеродного вида на новую территорию. Для полной адаптации фитофагов имеет значение срок давности инвазий, от которого зависит степень натурализации, обилие и широта распространения растений во вторичном ареале. Согласно данным из Иркутска, на чужеродном растении-вселенце *Cannabis sativa* L., появившемся не менее двух веков назад, сформировался устойчивый энтомокомплекс из полифагов, относящихся к клопам семейств Miridae и Peentatomidae [Толстоногова, 2009].

Пищевые цепочки большинства насекомых устанавливаются в зависимости от особенностей биохимического сходства, обусловленного систематической близостью кормовых растений. Многие специфические метаболиты, синтезируемые близкородственными растениями, могут привлекать сходные группы фитофагов.

Как показали наши исследования, практически весь энтомокомплекс инвазионного вида ирги *Amelanchier × spicata* сформировался из фитофагов, характерных для растений сем. Rosaceae. Кроме того, наибольшая часть этих фитофагов имеет трофические связи с агрокультурами – *Malus domestica*, *Pyrus communis*, *Aronia mitschurinii* и *Chaenomeles japonica*, поэтому *A. × spicata* может быть резерватом опасных насекомых, наносящих вред другим культурам агрокомплекса [Куклина и др., 2022]. Выявлен только один специализированный монофаг – *Megastigmus*

amelanchieris Cushman, питающийся семенами ирги [Куклина, Мухина, 2010].

Несомненно, на формирование консортивной связи фитофагов-насекомых с кормовой базой оказывают влияние присутствующие в растениях специфические метаболиты. Известно, что у инвазионных растений сем. Asteraceae: *Bidens frondosa*, *Erigeron canadensis*, *Helianthus tuberosus* и видов *Solidago*, в цветках и листьях содержатся эфирные масла, терпены и терпеноиды, обладающие мощной инсектицидной активностью, и растения используют свои защитные возможности апосематизма [Chon et al., 2003; Ишмуратов и др., 2012; Ayaz et al., 2017; Li et al., 2017; Aragão et al., 2019; Elshafie et al., 2019; Anžlovar et al., 2020]. Этот фактор может быть одним из важных обстоятельств, объясняющих заметную малочисленность фитофагов на растениях из Asteraceae. Напротив, в биохимическом составе видов *Impatiens* отсутствуют вещества с сильными инсектицидными свойствами [Куклина, Цыбулько, 2022], возможно, именно поэтому некоторые фитофаги более активно устанавливаются с ними консортивные связи.

Заключение

Проведена инвентаризация фитофагов 15 инвазионных видов, расселяющихся по территории Средней России. Выявлено 42 вида насекомых-фитофагов, относящихся к 20 семействам из 5 отрядов, и 2 вида улиток: *Helicigona lapicida* (сем. Helicidae) и *Physa fontinalis* (Physidae). Подтверждена обедненность консорций фитофагов с инвазионными видами, поскольку в трофических связях одного вида растения участвует не более 8 видов-фитофагов.

Аллохтонных насекомых-фитофагов не обнаружено. Среди автохтонных лидируют представители отрядов Coleoptera (14 видов) и Lepidoptera (13 видов), которые формируют консортивные взаимоотношения с инвазионными растениями в 3 раза чаще, чем фитофаги из других отрядов. По степени специфичности кормовой базы основная доля насекомых – полифаги (76%), в меньшей степени олигофаги (19%), единично – монофаги (5%).

По типу питания большинство насекомых-фитофагов относится к группе грызу-

щих (32 вида), на долю сосущих и минирующих приходится по 5 видов.

Чужеродные виды с высоким инвазионным статусом 1 и 2, лучше интегрированные в аборигенные фитоценозы, демонстрируют относительно большую привлекательность для насекомых-фитофагов в сравнении с менее активными инвазионными видами растений.

Скорость и успешность процесса формирования фитоконсорций определяется экологическими условиями, действием антропогенных факторов и возрастом насаждений. Возможно, обилие и разнообразие фитофагов в большей степени зависит от численности в фитоценозе аборигенных или широко культивируемых видов, близких по таксономии. Влияние времени появления чужеродного вида и региона происхождения по нашим результатам незначительно.

В ходе мониторинга инвазионных видов выявлено постепенное формирование повреждающего комплекса с вступлением в трофические связи представителей автохтонной фитотрофной энтомофауны и моллюсков, переходящих на инвазионные виды с растений родственных таксономических групп. В процессе натурализации чужеродных растений происходит адаптация к ним фитофагов.

Таким образом, гипотеза «Natural enemies» верна лишь на начальном этапе натурализации. По-видимому, в дальнейшем вредители-полифаги близкородственных аборигенных или широко культивируемых видов будут активно включаться в комплекс «инвазионный вид – фитоконсорт».

По авторским визуальным наблюдениям в большинстве случаев речь идет о незначительных, часто единичных повреждениях инвазионных растений, поэтому требуется дальнейшее изучение трофических отношений между фитофагами и инвазионными растениями для более полного понимания стабильности их связей в биоценозах.

Финансирование работы

Работа проведена по теме государственного задания ГБС РАН «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения», № 122042600141-3.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Абрамова Л.М. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. Т. 5. С. 324–324.
- Баранова О. Г., Щербаков А.В., Сенатор С.А., Панасенко Н.Н., Сагалаев В.А., Саксонов С.В. Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и синантропной флоры // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2018. Т. 12, № 4. С. 4–22. DOI:10.24411/2072-8816-2018-10031
- Белов Д.А. Главнейшие виды листогрызущих насекомых в городских насаждениях Москвы. М.: МГУЛ. 2008. 203 с.
- Васильева Т.В. Вредители семенников новых кормовых культур и биологическое обоснование мер борьбы с ними на севере Европейской части России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб: ВИЗР, 1999. 19 с.
- Васильченко Г.В., Проценко В.И. Черноплодная рябина. М.: Колос, 1967. 95 с.
- Виноградова Ю.К. Кодекс управления инвазионными чужеродными видами растений в ботанических садах стран СНГ. М.: ГБС РАН, 2015. 68 с.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Арония Мичурина: от создания до натурализации. М.: ГЕОС, 2014. 137 с.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Мухина Л.Н. Энтомо-фитопатологическое состояние популяций смородины золотистой (*Ribes aureum* Pursh) во вторичном ареале // Древесные растения: фундаментальные и прикладные исследования. М.: ГБС РАН, 2011. Вып. 1. С. 120–127.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гниненко Ю.И. Новый вредитель белой акации // Защита и карантин растений. 2007. № 10. С. 42–43.
- Гниненко Ю.И., Раков А.Г. Белоакациевая моль-пестрянка в России // Защита и карантин растений. 2010. № 10. С. 36–37.
- Гугля Ю.А. Минирующие мушки Agromyzidae (Insecta: Diptera) в условиях антропогенной нагрузки // Научные ведомости. Серия: Естественные науки. 2013. № 3 (146). Вып. 22. С. 46–49.
- Дедюхин С.В. Формирование группировок жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomelidae и Curculionidae) на адвентивных и культивируемых растениях в условиях Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Серия: Биология. Науки о Земле. 2019. Т. 29 (1). С. 49–62.
- Деордиев И.Т., Базылев Э.Я. Формирование вредной энтомофауны козлятника восточного в Ленинградской области // Бюллетень ВИЗР. 1989. Т. 74. С. 20–25.
- Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. М.: Наука, 2005. 586 с.
- Емельянов А.Ф. Некоторые особенности распределения насекомых-олигофагов по кормовым растениям // Чтения памяти А. Холодовского. Л.: Наука, 1967. С. 28–65.
- Ишмуратов Г.Ю., Яковлева М.Л., Ишмуратова Н.М., Толстиков А.Г., Толстиков Г.А. Монотепеноиды в химии оптически активных феромонов насекомых. М.: Наука, 2012. 171 с.
- Кривошеина М.Г. Насекомые (Insecta), связанные с борщевиком Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в Московской области, и их роль в биоценозах // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2009. Т. 114 (1). С. 26–29.
- Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Научное изд-во КМК, 2002. 239 с.
- Кузнецов В.И., Козлов М.В., Сексяева С.В. К систематике и филогении минирующих молей сем. Gracillariidae, Visculatricidae и Lyonetiidae (Lepidoptera) с учетом функциональной и сравнительной морфологии гениталий самцов // Тр. Зоологического института АН СССР. 1988. Т. 176. С. 52–71.
- Кузнецова Н.П. Вредители интродуцированных растений Сибирского ботанического сада // Защита и карантин растений. 2015. Вып. 1. С. 48–49.
- Куклина А.Г., Каштанова О.А., Виноградова Ю.К. Энтомо-фитопатологическое обследование некоторых видов семейства Rhamnaceae в ГБС РАН // Бюллетень Главного ботанического сада. 2016. Вып. 202. № 1. С. 58–64.
- Куклина А.Г., Каштанова О.А., Ткаченко О.Б. Влияние биотических факторов на иргу (*Amelanchier* Medik.) и некоторые агрокультуры семейства Rosaceae // Таврический вестник аграрной науки. 2022. № 2 (30). С. 54–65.
- Куклина А.Г., Каштанова О.А., Ткаченко О.Б., Келдыш М.А., Червякова О.Н. Фитосанитарный мониторинг инвазионных видов гибридогенного комплекса *Reynoutria* Houtt. (Polygonaceae) // Бюллетень Главного ботанического сада. 2020. Вып. 206 (2). С. 63–68. DOI:10.25791/BBGRAN.02.2020.1054
- Куклина А.Г., Мухина Л.Н. Результаты энтомо-фитопатологического обследования ирги (*Amelanchier* Medik.) в ГБС РАН // Бюллетень Главного ботанического сада. 2010. Вып. 196. С. 146–156.
- Куклина А.Г., Цыбулько Н.С. Характеристика некоторых видов *Impatiens* (Balsaminaceae) по содержанию флавоноидов и аскорбиновой кислоты // Химия растительного сырья. 2022. № 2. С. 211–219. DOI:10.14258/jcrpm.2022029682
- Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Чужеродная флора Московского региона. М.: Научное изд-во КМК, 2020. 576 с.

- Мамаев Б.М., Медведев Л.Н., Правдин Ф.Н. Определитель насекомых европейской части СССР. М.: Мысль, 1976. 304 с.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России. М.: Ин-т географии РАН, 2011. 272 с.
- Матафонов Д.В., Базова Н.В., Ситникова Т.Я., Пронин Н.М. Брюхоногие моллюски зарослей элодеи канадской (*Eloдея canadensis* Michx.) Чивыркуйского залива озера Байкал // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: III Междунар. науч. конф. (Нарочь, 17–22 сентября 2007 г.). Минск: Изд-во БГУ, 2007. С. 234–235.
- Мищенко А.В., Артемьева Е.А. К познанию трофических отношений некоторых групп минирующих насекомых Среднего и Нижнего Поволжья // Региональные геосистемы. Серия: Естественные науки. 2015. Вып. 31. № 9 (206). С. 51–58.
- Панасенко Н.Н. Фитоценотическая значимость инвазионных растений в природных сообществах // Ботаника в современном мире. Махачкала, 2018. Т. 2. С. 114–116.
- Плавильщиков Н.Н. Определитель насекомых. М.: Топикал, 1994. 544 с.
- Родендорф Е.Б. Семейство Agromyzidae – Минирующие мушки // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 5. Ч. 2. Л.: Наука, 1970. С. 233–303.
- Рупайс А.А. Атлас дендрофильных тлей Прибалтики. Рига: Зинатне, 1969. 361 с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2018. 688 с.
- Синадский Ю.В., Корнеева И.Т., Добровичская И.Б., Ефремова В.А., Дроздовская Л.С., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Ковтуненко В.Ф., Покофьева Г.Н. Вредители и болезни цветочно-декоративных растений. М.: Наука, 1987. 592 с.
- Скальская И.А. Изменение структуры зооперифитона малой реки от истока к устью // Биология внутренних вод. 2014. № 1. С. 76–86.
- Скворцов А.К., Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Крамаренко Л.А., Костина М.В. Формирование устойчивых интродукционных популяций: абрикос, черешня, черемуха, жимолость, смородина, арония. М.: Наука, 2005. 187 с.
- Старковский Б.Н., Зорин Д.П. Вредители иван-чая узколистного // Защита и карантин растений. 2010. № 5. С. 45–46.
- Стукалюк С.В., Журавлев В.В., Нецветов М.В., Козырь Н.С. Влияние инвазивных видов травянистых растений и трофически связанных с ними тлей (Hemiptera, Sternorrhyncha: Aphididae) на структуру ассоциаций муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Энтомологическое обозрение. 2019. Т. 98 (3). С. 500–529. DOI:10.1134/S0367144519030043
- Танасийчук В.Н., Злобин В.В. Сем. Agromyzidae – Минирующие мушки // Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур / ред. Э.П. Нарчук, В.А. Тряпицын. Т. 4: Перепончатокрылые и двукрылые. Л.: Наука, 1981. С. 141–155.
- Ткаченко О.Б., Келдыш М.А., Каштанова О.А., Мухина Л.Н., Серая Л.Г., Червякова О.Н., Трейвас Л.Ю., Козаржевская Э.Ф. Защита древесных растений от возбудителей болезней и вредителей. М.: РАН, 2018. 336 с. DOI:10.31857/S9785907036208000001
- Толстоногова Е.В. Освоение насекомыми-фитофагами адвентивных растений Иркутска // Вестник Мордовского университета. Серия: Биологические науки. 2009. № 1. С. 71–72.
- Тряпицын В.А. Надсемейство Chalcidoidea // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 3. Ч. 2. Л.: Наука, 1978. С. 28–538.
- Фальковская У.В., Сидоренко А.В., Новик Г.И. Видовой состав возбудителей бактериозов топинамбура // Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук. 2016. Т. 4. С. 103–106.
- Шмелев В.М., Панкрушина А.Н. Особенности распространения инвазионных *Solidago* (Asteraceae) и их воздействие на природные виды // Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология. 2019. Т. 3 (55). С. 130–135. DOI: 10.26456/vtbio105
- Щукина В. Ф. Черноплодная рябина. Л.: Лениздат, 1967. 128 с.
- Элтон Ч. Экология нашествия животных и растений М.: Изд-во иностранной литературы, 1960. 232 с.
- Anžlovar S., Janeš D., Koce J. D. The Effect of Extracts and Essential Oil from Invasive *Solidago* spp. and *Fallopia japonica* on Crop-Borne Fungi and Wheat Germination. Food Technology and Biotechnology. 2020. Vol. 58(3). P. 273-283. DOI:10.17113/ftb.58.03.20.6635
- Aragão L.W., Fernandes S.S., Mallmann V., Facco J.T., Matos M.D.F.C., Cabral M.R.P., Simionatto E. Chemical composition and evaluation of antitumoral activity of leaf and root essential oils of *Conyza canadensis* (Asteraceae) // Orbital: The Electronic Journal of Chemistry. 2019. P. 284-291. DOI: 10.17807/orbital.v11i5.1376
- Ayaz F., Küçükboyacı N., Demirci B. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Conyza canadensis* (L.) Cronquist from Turkey // Journal of Essential oil rEsEarch. 2017. Vol. 29 (4). P. 336-343. DOI: 10.1080/10412905.2017.1279989
- Balogh L. Himalayan Balsam (*Impatiens glandulifera* Royle) // The most important Invasive Plants in Hungary. Vacratot; Hungarien Academy of Sciences, 2008a. P. 129-137.
- Balogh L. Japanese, Giant and Bohemian Knotweed (*Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decr., *F. sachlinensis* (Frdr. Schmidt) Ronse Decr. and *F. × bohemica* (Chrtk et Chrtkova) J. P. Bailey) // The most important Invasive Plants in Hungary. Vacratot; Hungarien Academy of Sciences, 2008b. P. 13-33.
- Balogh L. Sunflower species (*Helianthus* spp.) // The most important invasive Plants in Hungary / Ed. by Botta-Ducat Z., Balogh L. Vacratot: Botany Hungarian Academy of Sciences, 2008c. P. 227-255.
- Bernays E.A., Chapman R.F. Host-Plant Selection by Phytophagous Insects. Chapman & Hall, 2007. Vol. 2. 312 p. DOI:10.1007/b102508
- Blackman R.L., Eastop V.F. Aphids on the World's Herbaceous Plants and Shrubs. London: CABI, 2006. 1460 p.

- Botta-Dukat Z., Dancza I. Giant and Canadian Goldeenrod (*Solidago gigantea* Ait., *S. canadensis* L.) // The most important Invasive Plants in Hungary. Vacratot; Hungaric Academy of Sciences, 2008. P. 167-177.
- Brown W.L. Jr., Eisner T., Whittaker R.H. Allomones and kairomones: transspecific chemical messengers // Bioscience, 1970. Vol. 20 (1). P. 21-22. DOI: 10.2307/1294753
- Chon S.U., Kim D.I., Chol Y.S. Assessments on insecticidal and fungicidal activities by aerial part extracts from several compositae plants // Korean Journal of Weed Science. 2003. Vol. 23 (2). P. 81-91.
- Cierjacks A., Kowarik I., Joshi J., Hempel S., Ristow M., von der Lippe M., Weber E. Biological Flora of the British Isles: Robinia pseudoacacia // J. Ecol. 2013. Vol. 101. P. 1623-1640.
- Csiszar A., Bartha D. Small balsam (*Impatiens parviflora* DC.) // The most important Invasive Plants in Hungary. Vacratot; Hungaric Academy of Sciences, 2008. P. 139-149.
- Dgebuadze Y.Y. Invasions of alien species in Holarctic: some results and perspective of investigations // Russian Journal of biological invasions. 2014. Vol. 5. P. 61-64.
- Elshafie H. S., Gruľová D., Baranová B., Caputo L., De Martino L., Sedlák V., Camele I., De Feo V. Antimicrobial activity and chemical composition of essential oil extracted from *Solidago canadensis* L. growing wild in Slovakia // Molecules. 2019. Vol. 24 (7). P. 1206. DOI: 10.3390/molecules24071206
- Enders M. Havemann F., Ruland F., Bernard-Verdier M., Catford J. A., Gómez-Aparicio L. et al. A conceptual map of invasion biology: Integrating hypotheses into a consensus network // Global Ecology and Biogeography. 2020. Vol. 29, No 6. P. 978-991. DOI:10.1111/geb.13082
- Faeth S.H. Host leaf selection by leaf miners: interactions among three trophic levels // Ecology. 1985. Vol. 66, No. 3. P. 870-875.
- Facknath S., Lalljee B. Effect of soil-applied complex fertiliser on an insect– host plant relationship: *Liriodendron trifolii* on *Solanum tuberosum* // The Netherlands Entomological Society. Entomologia Experimentalis et Applicata 2005. Vol. 115. P. 67–775.
- Hammer Q., Harper D.A.T. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia electronica. 2001. Vol. 4 (1). P. 1-9.
- Han Y.G., Cho Y., Kim Y., Lim H., Kwon O., Nam S.H. Insect herbivores associated with the introduced weed *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) in Korea, and their potential role as augmentative biological control agents // Entomological Research. 2009. Vol. 39 (6). P. 394-400. DOI: 10.1111/j.1748-5967.2009.00253.x
- Heger T., Jeschke J.M. The enemy release hypothesis as a hierarchy of hypotheses. Oikos. 2014. Vol. 123. P.741-750. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2013.01263.x
- Keane R.M., Crawley M.J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // Trends in Ecology and Evolution. 2002. Vol. 17 (4). P. 164-170. DOI: 10.1016/S0169-5347(02)02499-0
- Krivoshchina M.G. Insect pests of Sosnowsky hogweed (*Heracleum sosnowskyi*) in Moscow region and the prospects of their usage in biological control // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. Vol. 2. P. 99-102. DOI:10.1134/S2075111711020044
- Li H.Y., Chen X.B., Liu Q.Z., Liu Z.L. Chemical composition and insecticidal properties of the essential oil of *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) against booklice (*Liposcelis bostrychophila*) // Tropical Journal of Pharmaceutical Research. 2017. Vol. 16 (1). P. 171-177. DOI: 10.4314/tjpr.v16i1.23
- Maron J.L., Vila M. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. Oikos. 2001. Vol. 95. P. 361-373. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2001.950301.x
- Maceljski M., Mesic A. *Phyllonorycter robiniiella* Clemens (Lep. Gracillariidae) – novi stetnik bagrema u Hrvatskoj // Poljoprivr. znan. Smotra. Zagreb, 2001. Vol. 66, No 4. P. 225-230.
- Masters R.A., Sheley R.L. Principles and Practices for Managing Rangeland Invasive Plants // Journal of Range Management. 2001. Vol. 54, No 5. P. 502-517. DOI:10.2307/4003579
- McGeoch M.A., Butchart S.H.M, Spear D., Marais E., Kleynhans E.J., Symes A., Chanson J., Hoffmann M. Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses // Diversity and Distributions. 2010. Vol. 16. P. 95-108. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2009.00633.x
- Meijer K., Schilthuizen M., Beukeboom L., Smit C. A review and meta-analysis of the enemy release hypothesis in plant–herbivorous insect systems // Peer J. 2016. Vol. 4. P. 2778. DOI: 10.7717/peerj.2778
- Miyazaki M. A revision of the tribe *Macrosiphini* of Japan (Homoptera: Aphididae, Aphidinae // Insecta matsumurana. 1971. Vol. 34 (1). P. 1-24.
- Müller-Schärer H., Schaffner U., Steinger Th. Evolution in invasive plants: implications for biological control // Trends in Ecology & Evolution. 2004. Vol. 19. Iss. 8. P. 417-422. DOI: 10.1016/j.tree.2004.05.010
- Najberek K., Solarz W., Chmura D. Do local enemies attack alien and native *Impatiens* alike? // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2017. Vol. 86 (4). P. 1-15.
- Orlova-Bienkowskaja M.J. Main trends of invasion processes in beetles (Coleoptera) of European Russia // Russian Journal of biological invasions. 2017. Vol. 8. P. 145-157.
- Putten W.H., Yeates G.W., Duyts H., Reis C.S., Karsen G. Invasive plants and their escape from root herbivory: a worldwide comparison of the root-feeding nematode communities of the dune grass *Ammophila arenaria* in natural and introduced ranges // Biological Invasions. 2005. Vol. 7. Iss. 4. P. 733-746. DOI: 10.1007/s10530-004-1196-3
- Pyšek P., Pergl J., Essl F., Lenzner B. et al. Naturalized alien flora of the world: species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion // Preslia. 2017. Vol. 89. P. 203-274. DOI:10.23855/preslia.2017.203
- Rundle S. D., Bronmark C. Inter- and intraspecific trait compensation of defence mechanisms in freshwater snails // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2001. Vol. 268 (1475). P. 1463-1468. DOI:10.1098/rspb.2001.1682

- Senator S.A., Vinogradova Yu. K. Invasive Plants of Russia: Inventory Results, Distribution Features and Management Issues // *Uspehi sovremennoj biologii*. 2023. Vol. 143, No 4. P. 393-402. DOI: 10.31857/S0042132423040099
- Silfverberg H. Bladminor pa jättebalsamin (*Impatiens glandulifera*) i Finland // *Sahlbergia*. 2004. Vol. 9 (2). P. 144.
- Swanton C.J., Clements D. R., Moore M.J., Cavers P.B. The biology of Canadian weeds. 101. *Helianthus tuberosus* L. // *Canadian Journal of Plant Science*. 1992. Vol. 72 (4). P. 1367-1382.
- The BioSystematic Database of World Diptera <http://www.diptera.org/> (Accessed on: 2024-6-28).
- Thomas M.B., Reid A.M. Are exotic natural enemies an effective way of controlling invasive plants? // *Trends in Ecology & Evolution*. 2007. Vol. 22. Iss. 9. P. 447-453. DOI:10.1016/j.tree.2007.03.003
- Tkacheva E.V., Vinogradova Yu. K., Pavlova I.V. Variability of Morphometric Characteristics of *Galega orientalis* Lam. in Some Populations of Natural and Secondary Ranges // *Russian Journal of Biological Invasions* 2011. Vol. 2, No 4. P. 268-272. DOI:10.1134/S2075111711040126
- Ustinova E.N. The Ability of Terrestrial Mollusks of Moscow Region to Feed on Invasive Species of the Genus *Solidago* (*S. canadensis* and *S. gigantea*) // *Russian Journal of biological invasions*. 2019. Vol. 10. P. 387-393. DOI:10.1134/S2075111719040106
- Ustinova E.N., Lysenkov S.N., Schepetov D.M., Tiunov A.V. Which impatiens is eaten more? *Phytoliriomyza melampyga* (Agromyzidae) attack rates on invasive *Impatiens glandulifera* and *I. parviflora* and native *I. noli-tangere* // *Arthropod-Plant Interactions*. 2023. Vol. 17 (6). P. 825-837. DOI:10.1007/s11829-023-10008-7
- Zaemdzhikova G., Doychev D., Glogov P. New records for distribution of *Phytoliriomyza melampyga* (Loew, 1869) (Diptera: Agromyzidae) and its host plants in Bulgaria // *ZooNotes*. 2021. Vol. 181. P. 1-3.

TROPHIC RELATIONSHIPS OF PHYTOPHAGES WITH INVASIVE PLANT SPECIES IN THE MIDDLE RUSSIA

©2024 A.G. Kuklina*, A.V. Stogova**, O.A. Kashtanova***, Yu. K. Vinogradova****

Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276 Russia

e-mail: *alla_gbsad@mail.ru; **a.stogova85@gmail.com; ***ol-al-kashtanova@mail.ru; ****gbsad@mail.ru

The aim of the study was to identify phytophages belonging to Insecta and Gastropoda that form trophic relationships with invasive plant species in the Middle Russia. The adaptation of phytophages to 15 invasive species included in TOP-100 was evaluated. We identified 42 species of phytophagous insects belonging to 20 families of 5 orders: Coleoptera (14 species), Lepidoptera (13), Diptera (5), Hemiptera (5) and Homoptera (5 species). Molluscs (*Helicigona lapicida* L. and *Physa fontinalis* L.) are adapted to 5 invasive plant species. Among insects, polyphagous ones (76%) are predominant in terms of specificity, with lesser participation of oligophagous (17%) and sporadic participation of monophagous ones (7%). In terms of feeding type, most phytophagous insects belong to the group of gnawing insects (32 species), while sucking and mining insects account for 5 species each. The long-term monitoring of 15 invasive species revealed the gradual formation of a damaging trophic complex of autochthonous phytotrophic entomofauna and mollusks that switch to invasive species from plants of close taxonomic groups. No significant correlation was found between the time of occurrence of an alien species and the number of phytophagous species adapted to it. The rate and success of adaptation of phytophages to naturalizing alien species is determined by ecological conditions, the effect of anthropogenic factors, the age of plantations and the presence of native or widely cultivated species close in taxonomy in nearby ecotopes. Thus, the “Natural enemies” hypothesis is true only at the initial stage of naturalization. Later on, polyphagous pests of closely related native or widely cultivated species are actively included in the complex “invasive species - phytoconsort”. Taking into account the fact that most of the cases involve minor, often single damage to invasive plants, further study of phytoconsorts is required to better understand the stability of trophic relationships in biocenoses.

Keywords: invasive plants, phytophages, trophic relationships, Middle Russia.