

ОБЗОР МЕХАНИЗМОВ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИХ РАННИЕ СТАДИИ ПЕРЕХОДА НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ НА ПИТАНИЕ ЧУЖЕРОДНЫМИ РАСТЕНИЯМИ

© 2024 Устинова Е.Н. *, Лысенков С.Н.**

Кафедра биологической эволюции, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, 1/12, Москва 119234, Россия
email: *ustinolena@ya.ru, **s_lysenkov@mail.ru

Поступила в редакцию 11.10.2024. После доработки 13.02.2025. Принята к публикации 16.02.2025

Чужеродные растения, внедряясь в экосистему, могут стать новыми кормовыми объектами для аборигенных насекомых-фитофагов, но на ранних этапах инвазии насекомые часто не приспособлены к их использованию. В статье рассматриваются адаптационные механизмы насекомых-фитофагов при переходе на новые кормовые растения. Описаны морфологические, физиологические и поведенческие изменения, необходимые для освоения нового кормового ресурса. Физиологические адаптации могут включать изменение экспрессии генов, в частности детоксицирующих и пищеварительных ферментов, мутации в детоксицирующих ферментах, повышающие эффективность метаболизма, мутации в целевом сайте фитотоксина, повышение устойчивости за счёт горизонтального переноса генов или ассоциации с микробиотой. Рассмотрены возможные сценарии при переходе насекомых-фитофагов на чужеродное кормовое растение в зависимости от соотношения скорости развития физиологических и поведенческих адаптаций в популяции фитофага.

Ключевые слова: инвазионные виды, насекомые-фитофаги, адаптационные механизмы, физиологические адаптации, детоксикация.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-135-150

Введение

Внедряясь в экосистему, инвазионные растения оказывают влияние на различные компоненты экосистемы, её структуру и функционирование [Walker, Smith, 1997; Mitchell et al., 2006]. Для аборигенных насекомых-фитофагов чужеродный вид может служить потенциальным кормовым объектом, хотя на ранних этапах инвазии они могут быть не адаптированы к питанию на этом растении [Liu, Stiling, 2006; Meijer et al., 2016]. За 400 миллионов лет совместной эволюции с растениями насекомые-фитофаги выработали разнообразные механизмы, позволяющие справиться с механической и химической защитой растений [Feeny, 1973; Arora, 2012; Kariñho-Betancourt, 2020]. Внедрение нового вида, однако, создаёт новый вектор отбора, и насекомые фитофаги сталкиваются с уникальными химическими веществами, к которым они вынуждены адаптироваться [Carruccino, Arnason, 2006;

Lind, Parker, 2010]. В процессе освоения нового кормового объекта у насекомых могут происходить морфологические, физиологические и поведенческие изменения, которые могут быть опосредованы фенотипической пластичностью или вызваны мутациями и зафиксированы генетически. Переход на новое кормовое растение совсем не обязательно связан с интродукцией чужеродного растения, и рассмотренные в данном обзоре механизмы могут быть реализованы и при включении в диету нового кормового растения из числа аборигенных. Однако глобальное распространение чужеродных растений создаёт удобную модель для изучения формирования начальных этапов формирования новых коэволюционных связей.

В данном обзоре мы поставили цель рассмотреть многообразие механизмов, способствующих переходу насекомых-фитофагов на новые, в том числе чужеродные, кормовые растения.

Морфологические адаптации

Чужеродные растения могут отличаться от аборигенных по своим физическим характеристикам, что требует от насекомых изменений в морфологии. Например, переход клопов *Jadera haematoloma* (Herrich-Schäffer) (Hemiptera: Rhopalidae) на питание интродуцированными в Северную Америку растениями с разным размером плодов привёл к быстрому (20–50 лет) адаптивному изменению длины хоботка в популяциях этих насекомых [Carroll, Boydl, 1992; Carroll, Fox, 2007]. Увеличение длины хоботка, а также изменение соотношения длины хоботка к длине тела наблюдалось также в Австралии у другого вида клопов из семейства булавников *Leptocoris tagalicus* Burmeister (Hemiptera: Rhopalidae) при переходе на питание инвазионным *Cardiospermum halicacabum* L. (Sapindaceae) с большим размером плодов по сравнению с основным кормовым растением *Alectryon tomentosus* (F.Muell.) Radlk. (Sapindaceae) [Carroll et al., 2005]. Другим примером является моль *Prodoxus quinquepunctellus* (Chambers) (Lepidoptera: Prodoxidae), у которой популяции, откладывающие яйца на интродуцированную *Yucca aloifolia* L. (Asparagaceae), имеют более тонкий яйцеклад с меньшим числом зубцов по сравнению с популяциями на аборигенной *Y. filamentosa* L., имеющей более жёсткие цветоносы [Groman, Pellmyr, 2000]. Тонкий яйцеклад в популяциях с *Y. aloifolia* может облегчать откладывание яиц или быть результатом ослабленного отбора на утолщение яйцеклада.

Помимо изменений в строении яйцеклада, имаго *P. quinquepunctellus*, ассоциированные с интродуцированным видом юкки, имеют меньший размер тела [Groman, Pellmyr, 2000]. В целом изменение размеров тела у насекомых может быть связано с размером нового кормового растения. Например, личинки *Tetraopes tetrophthalmus* (Forster) (Coleoptera: Cerambycidae), питавшиеся на корневищах дополнительного кормового растения *Asclepias verticillata* L. (Aprocynaceae), имели меньший размер по сравнению с личинками, развивавшимися на основном кормовом растении *A. syriaca* L. с более крупным диаметром стебля, что коррелировало с сокращением

ем продолжительности жизни, уменьшением числа овариол, размера яиц и снижением вероятности спаривания с крупными жуками [Price, Willson, 1976]. При этом скорость развития на *A. syriaca* была ниже, что авторы связывают с произрастанием этого растения в более холодной почве [Price, Willson, 1976].

Однако в некоторых случаях увеличение размера кормового растения может привести к обратному эффекту. Эксперимент по выращиванию жуков *Callosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera: Bruchidae) на новом кормовом растении *Vigna unguiculata* (L.) Walp. (Fabaceae) с более крупными семенами показал, что за 40 поколений их масса тела значительно уменьшилась по сравнению с жуками на исходном растении *V. radiata* (L.) R. Wilczek [Messina, 2004]. Смена хозяина способствовала снижению конкуренции между личинками, улучшению выживаемости и сокращению времени развития на новом кормовом растении [Messina, 2004].

Уменьшение размеров тела часто является проявлением не генетических изменений, а фенотипической пластичности и связано с худшим качеством нового кормового растения. Качество кормового растения, определяемое содержанием углерода, азота и защитных метаболитов, является ключевым фактором, влияющим на плодовитость фитофагов и их репродуктивные стратегии, включая размер и качество яиц, а также распределение ресурсов на их развитие [Awmack, Leather, 2002].

С другой стороны, размер яиц может служить буфером для нейтрализации токсичных эффектов нового кормового растения. В Аризоне (США) у жуков *Stator limbatus* Horn (Coleoptera: Chrysomelidae) имеется пластичность в размере яиц в зависимости от встреченных растений-хозяев: на мелкие семена *Acacia greggii* A.Gray (Fabaceae) они откладывают маленькие яйца, а на крупные семена *Cercidium floridum* Benth. ex A.Gray (Fabaceae) — большие. Личинки, вылупившиеся из крупных яиц, имеют в 10 раз больше шансов на выживание на семенах интродуцированного *Chloroleucon ebanum* (Berland.) L. Rico (Fabaceae), чем личинки из маленьких яиц, что указывает на важность пластичности размера яиц для успешного колонизиро-

вания новых растений [Fox, Savalli, 2000]. Материнский эффект, по-видимому, играет важную роль и для расширения ареала питания у бабочки *Euphydryas phaeton* (Drury) (Lepidoptera: Nymphalidae) с аборигенного растения *Chelone glabra* L. (Scrophulariaceae) на интродуцированный *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae) в США. Личинки на *P. lanceolata* медленнее росли и имели более низкие показатели эффективности пищеварения, но сразу после вылупления весили больше [Bowers et al., 1992]. Увеличение размера яиц *Drosophila sechellia* Tsacas & Bächli (Drosophilidae) на плодах *Morinda citrifolia* L. (Rubiaceae), токсичного для других видов группы *melanogaster*, повышает раннюю выживаемость потомства за счёт присутствия в плодах *M. citrifolia* IDOPA [Lavista-Llanos et al., 2014].

Физиологические адаптации

У растений существует множество биохимических механизмов защиты от фитофагов [Fürstenberg-Hägg et al., 2013; Belete, 2018], среди которых особое место занимают вторичные метаболиты, такие как серосодержащие соединения (например, терпены и флавоноиды) и азотсодержащие соединения (например, алкалоиды, цианогенные гликозиды и небелковые аминокислоты). Эти соединения играют ключевую роль в защите от насекомых-фитофагов благодаря своему разнообразию и пластичности [Mazid et al., 2011; War et al., 2020]. Они могут присутствовать в растениях конститутивно или индуцироваться в ответ на поедание насекомыми, оказывая на них разнообразное воздействие: разрушая мембраны, ингибируя метаболизм и транспорт питательных веществ и ионов, препятствуя передаче сигналов и нарушая гормональный контроль физиологических процессов [Mithöfer, Boland, 2012; War et al., 2018].

У насекомых, в свою очередь, имеется целый арсенал механизмов, чтобы обходить или нейтрализовать эту защиту, включая выведение, метаболическую детоксикацию, секвестрацию токсинов, а также мутацию целевого сайта фитотоксина [Panini et al., 2016; Dowd, 2018]. Среди ферментов детоксикации наиболее известны три основных суперсемейства:

монооксигеназы цитохрома P450 (CYP), глутатион-S-трансферазы (GST) и карбоксилэстеразы (CarE) [Després et al., 2007].

Многие исследования посвящены анализу разнообразия защитных веществ растений и механизмов детоксикации у насекомых [Heckel, 2014; Sharma et al., 2022]. Считается, что такое разнообразие является результатом эволюционной гонки вооружений между растениями и фитофагами [Ehrlich, Raven, 1964; Vecerra et al., 2009]. Однако непосредственные наблюдения эволюционных изменений встречаются редко. Распространение инвазивных растений и использование молекулярных методов исследования открывают новые возможности для изучения того, как насекомые адаптируются к новым фитохимическим веществам [Simon et al., 2015; Vertacnik, Linen, 2017].

В первую очередь некоторые из существующих механизмов универсальны и могут подходить для детоксикации непривычной химии чужеродных растений. Ещё в 1980 году Джанзен [Janzen, 1980] в своём известном эссе обратил внимание на то, что адаптированность фитофага к растению не является свидетельством их коэволюции. Паразит питается теми видами, чью защиту способен обойти благодаря уже имеющимся у него способностям, что без знания эволюционной истории невозможно отличить от развития способности обходить защиту, находясь в трофическом контакте со своим хозяином [Janzen, 1980]. Явление кросс-резистентности, когда защитные механизмы против одного токсина также обеспечивают устойчивость к другим химическим веществам, даже если насекомое ранее не подвергалось воздействию этих соединений, часто обнаруживаются по отношению к инсектицидам [Liu, Yue, 2000; Dunley et al., 2006]. Этот феномен может быть обусловлен неспецифическими ферментами, атакующими функциональные группы токсинов, а не конкретные молекулы [Panini et al., 2016]. Так, широкий спектр субстратов предполагается для некоторых цитохромов. Например, CYP6A1 метаболизирует плоские стероиды и объёмные циклодиеновые инсектициды, а также различные сесквитерпеноиды [Feyereisen, 2012]. У полифагов *Papilio*

glaucus L. и *Papilio canadensis* Rothschild & Jordan (Lepidoptera: Papilionidae) CYP6B4 и CYP6B17 катализируют более широкий спектр фуранокумаринов с меньшей эффективностью, чем CYP6B1 *Papilio polyxenes* Fabricius, который питается исключительно растениями с фуранокумарином [Li et al., 2003].

Одним из распространенных объяснений успешности инвазионных растений во вторичном ареале является гипотеза освобождения от фитофагов за счёт того, что местные фитофаги не адаптированы к защитным веществам чужеродных видов [Blossey, 2011; Виноградова и др., 2010]. Хотя у успешных инвазионных видов растений в среднем больше общее количество метаболитов и больше уникальных видов метаболитов по сравнению с их местными родственниками [Macel et al., 2014; Cappuccino, Arnason, 2006], они необязательно обладают принципиально новой для данного сообщества химией [Lind, Parker, 2010]. Защитные соединения у инвазионных растений могут быть аналогичны таковым у близкородственных аборигенных видов, но встречаться в других пропорциях. При столкновении с новыми биохимическими профилями чужеродных растений может быть достаточно изменить экспрессию генов, ответственных за синтез различных защитных соединений. У личинок *Hypphantria cunea* (Drury) (Lepidoptera: Arctiidae) при выращивании на искусственной диете с добавлением танина увеличивается активность детоксицирующих ферментов GST, CYP, CarE, но снижается активность ацетилхолинэстеразы (AChE) [Yuan et al., 2020]. Активность этих ферментов у *H. cunea* также значительно варьировала при выращивании на восьми различных растениях [Li, 2018].

При этом активность детоксицирующих ферментов, как правило, выше на менее пригодных для развития растениях. Так, у *Helopeltis theivora* Waterhouse (Heteroptera: Miridae) активность общих эстераз (GE), GST и CYP значительно повышалась при питании на альтернативных хозяевах *Mikania micrantha* Kunth (Asteraceae) и *Psidium guajava* L. (Myrtaceae) по сравнению с основным кормовым растением *Camellia sinensis*

(L.) Kuntze (Theaceae), которое является предпочтительным и обеспечивает наилучшее развитие [Saha et al., 2012]. В Каталонии личинки *Leptidea sinapis* L. (Lepidoptera: Pieridae) на *Lotus dorycnium* L. (Fabaceae) развиваются дольше, имеют меньший размер тела во взрослом состоянии и обладают более высокой экспрессией многих генов по сравнению с развитием на *Lotus corniculatus* L. [Näsval et al., 2020]. Интересно, что в шведской популяции эти бабочки избегают откладывать яйца на *L. dorycnium*, и у них разница в экспрессии генов между личинками, выращенными на этих двух растениях, менее выражена, что указывает на развитие механизмов идентификации вместо физиологической адаптации [Näsval et al., 2020]. В соответствии с гипотезой о более высокой защищённости инвазионных растений по сравнению с чужеродными неинвазионными видами, *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae) в Китае при откладке яиц отдаёт предпочтение чужеродному неинвазионному растению *Phytolacca icosandra* L. (Phytolaccaceae) перед инвазионным *P. americana* L., а скорость развития личинок на последнем ниже. При этом активность AchE и GST у *S. litura*, питающихся на *P. americana*, была выше, чем у тех, кто питался искусственными диетами или *P. icosandra* [Wu et al., 2023].

С другой стороны, у жёлтой рисовой огневки *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera: Crambidae) наблюдается повышение экспрессии генов в ответ на новый кормовой вид *Zizania latifolia* (Griseb.) Hance ex F. Muell. (Poaceae), хотя на этом растении у них наблюдается более высокий уровень роста и выживаемости по сравнению с рисом [Zhong et al., 2017]. У *Heliconius melpomene* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) при питании на неосновном кормовом растении *Passiflora biflora* Lam. (Passifloraceae), обладающем значительно более низким содержанием цианогенов по сравнению с основным кормовым растением *P. menispermifolia* Kunth, уровень экспрессии большинства GST и генов, кодирующих перитрофные белки и хитинсинтазу, повышался [Yu et al., 2016]. Однако из экспрессирующихся дифференциально почти все гены CYP и CarE, транспортеров и гомо-

логов фермента β -глюкозидазы (катализирует деградацию цианогенов) имели повышенную активность у личинок, выращенных на *P. menispermifolia*. Такие различные транскрипционные реакции на двух растениях могут отражать различные механизмы детоксикации защитных соединений этих растений, так как эти два вида растений различаются не только концентрацией, но и основными классами цианогенных соединений [Yu et al., 2016].

Оверэкспрессия детоксицирующих ферментов может быть вызвана мутацией и быть конститутивной, а может отражать фенотипическую пластичность и индуцироваться при контакте с токсичными веществами. Так, например, у тлей *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae), адаптированных к развитию на табаке, оверэкспрессия гена *CYP6CY3*, позволяющая эффективно детоксицировать никотин, является конститутивной и вызвана расширением динуклеотидного микросателлита в промоторной области гена и амплификацией самого гена *CYP6CY3* [Bass et al., 2013]. С другой стороны, у полифагов кормовое растение может влиять на индукцию определённого пути. Например, у белокрылки *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) перенос взрослых особей с одного сорта хлопка на другой повышал активность CarE, GST, протеиназы и амилазы, но снижал активность полифенолоксидазы и пероксидазы, а перенос с хлопка на предпочитаемое кормовое растение *Abutilon theophrasti* Medik. (Malvaceae) был связан с повышенной активностью CYP и амилазы и сниженной активностью полифенолоксидазы и пероксидазы [Deng et al., 2013]. У тли *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera: Aphididae) различные расы, специализирующиеся на различных растениях семейства бобовых (Fabaceae), имеют разную экспрессию генов, причём различия в экспрессии между дивергентными расами затрагивают большее число генов, чем изменения экспрессии генов в ответ на смену кормового растения [Euges et al., 2016]. Это говорит о том, что, несмотря на наличие фенотипической пластичности, в разных расах идёт и генетическая адаптация к своему кормовому растению.

Насекомые-фитофаги получают из растительных тканей азот, натрия и другие необходимые питательные вещества, соотношение которых в разных растениях может быть различным [Vogel et al., 2014]. Даже справившись с токсичными веществами чужеродных растений, насекомые могут испытывать снижение приспособленности из-за недостатка каких-либо питательных веществ, поэтому при переходе на новое кормовое растение часто наблюдается изменение активности пищеварительных ферментов [Deng et al., 2013]. Гусеницы *Helicoverpa zea* Boddie (Lepidoptera: Noctuidae), питавшиеся на обработанных жасмонатом растениях, показали значительное повышение уровня транскрипции не только для детоксицирующих генов, таких как *CYP* и *GST*, но и генов пищеварительных ферментов, таких как α -амилаза и аминоксипептидаза, протеаза, липаза [Moody, 2010 цит. по Vogel et al., 2014]. Изменение активности ферментов может быть также необходимо при наличии в кормовом растении ингибиторов протеиназы [Fan, Guo-jiang, 2005; Habib, Fazili, 2007].

Помимо увеличения экспрессии детоксицирующих ферментов, насекомые могут повышать устойчивость к фитотоксинам через мутации, которые увеличивают аффинность ферментов к определённым токсинам и повышают эффективность метаболизма. Например, у *Depressaria pastinacella* Duponchel (Lepidoptera: Elachistidae) и *Papilio polyxenes* Fabricius (Lepidoptera: Papilionidae) мутации в генах *CYP6B* обеспечивают высокую специфичность и эффективность ферментов в метаболизме специфичных для их кормовых растений фуранокумаринов по сравнению с соответствующими *CYP6B*-ферментами у полифагов, которые метаболизируют более широкий спектр фуранокумаринов, но с низкой эффективностью [Mao et al., 2006; Wen et al., 2006]. Эффективные ортологи генов *CYP6B* в *P. polyxenes* и *D. pastinacella*, вероятно, возникли в результате дубликации и последующей субфункционализации [Wen et al., 2006].

Дубликация генов детоксикации вторичных метаболитов широко распространена у насекомых-фитофагов [Heidel-Fischer, Vogel, 2015]. Анализ геномов двух видов долгоносиков *Eucryptorrhynchus scrobiculatus* (Mot-

schulsky) и *E. brandti* Harold (Coleoptera: Curculionidae), живущих на высокотоксичном растении *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle (Simaroubaceae), показал у обоих видов увеличенное число копий генов *GST* [Wei et al., 2024]. Путём дубликации с последующей неофункционализацией возникли белки-нитрилоспецификаторы, которые перенаправляют гидролиз глюкозинолатов растений на менее токсичные продукты распада у бабочек семейства Pieridae [Fischer et al., 2008]. У бабочки *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) аналогичный процесс привёл к развитию глюкозинолат-сульфатазы, предотвращающей образование токсичных продуктов гидролиза глюкозинолатов [Chen et al., 2023]. У *Tyria jacobaeae* L. (Lepidoptera: Erebididae) в результате дубликации и неофункционализации флавин-зависимой монооксигеназы возникла пирролизидин-алкалоид-N-оксигеназа — фермент, предотвращающий биоактивацию пирролизидиновых алкалоидов [Sehlmeyer et al., 2010].

Альтернативным механизмом приобретения новых ферментативных функций для детоксикации ксенобиотиков является горизонтальный перенос генов [Wybouw et al., 2016; Xing et al., 2023]. Например, филогенетический анализ показал, что у паутиных клещей и некоторых видов бабочек от бактерий был приобретён фермент β-цианоаланин-синтаза, который эффективно детоксицирует цианиды, повышая устойчивость этих членистоногих к растительным токсинам [Wybouw et al., 2014]. Происхождение путём горизонтального переноса генов от бактерий или грибов имеют также различные ферменты деградации клеточной стенки растений [Rauchet, Heckel, 2013; Kirsch et al., 2014]. Множественные случаи горизонтального переноса генов были выявлены у *Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae), *Danaus plexippus* (L.) и *Heliconius melpomene* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae), что привело к появлению не менее 20 генов у каждого вида (некоторые из них образовались в результате дубликации после переноса), которые в основном участвуют в метаболизме сахаров и аминокислот [Sun et al., 2013].

Другой способ повышения устойчивости к токсинам растений — мутации в целевых

белках, которые делают их нечувствительными к определённым химическим соединениям. Например, насекомые из шести отрядов, разделённых более чем 300 миллионами лет эволюции, устойчивы к карденолидам — специфическим ингибиторам Na⁺/K⁺-АТФазы, благодаря одной или нескольким аминокислотным заменам в этом ферменте, обеспечивающим нечувствительность целевого сайта и высокую устойчивость к токсинам [Dobler et al., 2015]. Некоторые насекомые также способны секвестрировать карденолиды и использовать их в качестве защиты от хищников. Молочайные клопы (Hemiptera: Lygaeidae) секвестрируют карденолиды для защиты от хищников из кормовых растений семейства Аросунасеae, но существующие механизмы устойчивости и секвестрации позволили трём видам освоить и другие растения со сходной биохимией [Petschenka et al., 2022]. При этом употребление токсичных семян не улучшало рост или скорость развития у трёх исследованных видов молочайных клопов, однако эксперименты показали, что секвестрирование защитных соединений обеспечивало защиту от естественных хищников: личинок златоглазок и больших синиц [Petschenka et al., 2022]. Механизмы хранения, выделения и транспортировки токсинов могут служить физиологической преадаптацией, способствующей секвестрации новых неродственных токсических соединений. Например, клоп *Neacoryphus bicrucis* (Say) (Hemiptera: Lygaeidae) секвестрирует пирролизидиновые алкалоиды, класс соединений, не связанных с карденолидами [McLain, Shure, 1985]. Другой вид, *Spilostethus saxatilis* (Scopoli) (Hemiptera: Lygaeidae), адаптировался к новым источникам токсинов, перенося и секвестрируя алкалоиды из *Colchicum autumnale* L. (Colchicaceae), которые высоко токсичны из-за производства колхицина и алкалоидов, ингибирующих полимеризацию тубулина [Petschenka et al., 2022].

Другим примером секвестрации, которая способствует включению в диету дополнительных кормовых растений, является предпочтение гусениц *Estigmene acrea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) к смешанной диете с включением *Senecio longilobus* Benth.

(Asteraceae), из которого они секвестрируют пирролизидиновые алкалоиды для защиты от паразитоидов [Singer et al., 2004]. Развитие на основном кормовом растении *Viguiera dentata* (Cavanilles) Spreng. (Asteraceae) обеспечивает лучший рост по сравнению с чистой или смешанной диетой из *S. longilobus* в отсутствие паразитизма, однако при умеренном риске паразитизма смешанная диета обеспечивает преимущество в выживаемости [Singer et al., 2004]. Можно предположить, что новая химия чужеродных растений также может быть использована насекомыми-фитофагами для защиты от хищников и паразитоидов.

Важную роль в адаптации насекомых к новым кормовым растениям может играть кишечная микробиота, помогая переваривать пищу, метаболизировать пестициды, патогены и вторичные метаболиты растений [Adams et al., 2013; Welte et al., 2016; Verasategui et al., 2017; Zhang et al., 2020]. Изменение состава микробиоты может происходить за счёт изменения кишечной среды, конкуренции и аккумуляции в кишечнике насекомого ассоциированных с кормовым растением бактерий из внешней среды. Например, у белокрылки *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) при переходе с арбуза на перец наблюдалось значительное увеличение количества некоторых родов бактерий, в основном *Mycobacterium*, а также повышение метаболического потенциала, связанного с разложением ксенобиотиков и вторичных метаболитов, что коррелировало со значительным увеличением выживаемости на перце [Santos-Garcia et al., 2020]. У мухи *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae) в экспериментах по пересаживанию между четырьмя видами растений было выявлено, что кишечные микроорганизмы существенно зависели от кормового растения, и изменения в микробиоме после смены хозяина предполагали важную роль микроорганизмов в разложении вторичных метаболитов [Tian et al., 2023]. Аналогично у бабочки *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) смена хозяина привела к значительным изменениям в микробиоме и метаболизме, что способствовало адаптации к новому кормовому растению *Pisum sativum* L. (Fabaceae). У насе-

комых в течение 17 поколений, живущих на *P. sativum*, усилились функции энергетического метаболизма, передачи сигналов и биодеградации ксенобиотиков, что коррелировало с составом микробиоты [Yang et al., 2020]. С другой стороны, сильная зависимость от узкоспециализированной микробиоты может затруднять переход на новые кормовые растения из-за отсутствия необходимых симбионтов, создавая «эволюционный тупик» для насекомых с сильными симбиотическими связями [Bennett, Moran, 2015].

Разнообразие адаптаций насекомых-фитофагов к их кормовым растениям велико, но механизмы возникновения этих черт не всегда удается выявить. Часть из этих адаптаций являются комплексными и затрагивают множество генов, что замедляет адаптацию к новому кормовому растению [Orr, 2000]. Однако популяции могут быть преадаптированы к новому растению, обладая значительной генетической изменчивостью [Вилкова, Фасулати, 2001; Hermisson, Pennings, 2005; Barrett, Schluter, 2008], которая может быть нейтральной (или псевдонейтральной), но проявляться при изменении векторов отбора [Креславский-Смирнов, 1988; Михеев и др., 1984], например, за счёт внедрения чужеродного вида. У *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Diptera: Tephritidae) вариации во времени диапаузы, вызванные древними инверсиями, способствовали образованию «яблочной расы», адаптированной к более раннему времени плодоношения чужеродного кормового растения — яблони. При этом, хотя североамериканская яблочная раса существует только 150 лет, филогенетический анализ показывает, что инверсии возникли как минимум 1.5 миллиона лет назад в Мексике, то есть долгое время присутствовали в популяции [Feder et al., 2003]. Существование изменчивости по приспособленности к новым кормовым растениям в естественных популяциях было проверено с помощью экспериментов по переносу жуков-листоедов на ранее не использовавшиеся ими в качестве кормовых растений [Креславский-Смирнов, 1988]. Эксперимент с массовым переносом личинок *Lochmaea caprea* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae) на листья рябины показал, что из 4.5 тысячи личинок 50

начали питаться, 12 дошли до стадии куколки и три вылупились во взрослых жуков. При переносе на ольху личинок *Gonioctena viminalis* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae) из 2 тысяч личинок удалось получить одного взрослого жука. С другой стороны, ни одна из 50 тысяч личинок *Agelastica alni* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae) не смогла перейти на питание орешником, для которого характерно высокое содержание ювенильного гормона. Интересно, что причиной гибели большинства личинок *L. capraea* на рябине были не какие-то токсические вещества этого растения, а отказ от питания: если смочить листья рябины экстрактом из листьев ивы (основного кормового растения), то все личинки приступали к питанию и до имаго удалось довести 18 из 100 личинок [Креславский-Смирнов, 1988]. Таким образом, в популяциях жуков-листоедов существует генетическая изменчивость, влияющая на способность перехода на новые кормовые растения, которая может быть связана не только с физиологическими преадаптациями, но и поведенческими стратегиями.

Поведенческие стратегии

Выбор кормового растения во многом зависит от развития системы распознавания специфических аттрактантов, которая формируется в процессе длительной коэволюции с этим видом растений и позволяет оценить химический состав и качество кормовых растений [Thompson, Pellmyr, 1991]. В поисках пищи насекомые используют все свои чувства, причём доминирует ольфакторный анализатор [Павлов, 2016]. Однако в случае чужеродных растений насекомые могут не иметь соответствующих механизмов разли-

чения подходящих и неподходящих растений для питания или откладки яиц [Thompson, 1988; Jones et al., 2019]. Метаанализ 43 работ с аборигенными растениями показал, что 77% насекомых откладывали яйца на растения, которые обеспечивали наилучшие условия для развития потомства. В то же время в выборке из 22 исследований с чужеродными растениями только 64% насекомых смогли сделать оптимальный выбор [Jones, 2022].

В зависимости от соотношения скорости развития физиологических и поведенческих адаптаций в популяции фитофага возможны различные сценарии при внедрении чужеродного растения (табл.).

Если аборигенный фитофаг способен использовать чужеродное растение в пищу и при этом может выбирать его в качестве кормового, то он может перейти на новое растение. В таком случае может произойти либо смена кормового растения и дивергенция популяций [Filchak et al., 2000; Carroll, Fox, 2007], либо появляется возможность питаться на ещё одном виде, что приводит к расширению трофической ниши [Branco et al., 2015]. Например, во Флориде у *Jadera haematoloma* (Herrich-Schäffer) (Hemiptera: Rhopalidae), адаптированных к чужеродному виду *Koeleria elegans* (Seem.) A.C.Sm. (Sapindaceae), при выращивании на этом новом кормовом растении по сравнению с аборигенным видом *Cardiospermum corindum* L. (Sapindaceae) насекомые развиваются на 25% быстрее, у них на 20% выше вероятность выживания, и они откладывают почти в два раза больше яиц, то есть потеряли приспособленность на аборигенном растении [Carroll, 2007]. При этом происходит потеря не всех компонентов

Таблица. Возможные сценарии при переходе насекомых-фитофагов на чужеродное кормовое растение в зависимости от наличия в популяции фитофага физиологических и поведенческих адаптаций к данному растению

		Физиологические адаптации	
		+	-
Поведенческие адаптации	+	Переход на новое кормовое растение, расширение трофической ниши	Эволюционная ловушка – вымирание популяции фитофага
	-	Фитофаг имеет возможность питаться на инвазионном растении, но остаётся на аборигенном кормовом растении	Фитофаг остаётся на аборигенном кормовом растении

приспособленности: плодовитость у насекомых, адаптированных к чужеродному виду, в два раза выше, чем у насекомых исходного типа, выращенных на любом из хозяев, хотя яйца на 20% меньше [Carroll, 2007]. С другой стороны, многие насекомые расширяют свою трофическую нишу, используя интродуцированные виды деревьев в качестве новых кормовых растений. В общей сложности 372 вида насекомых, аборигенных для Европы, расширили свой диапазон хозяев на один или несколько чужеродных видов деревьев, интродуцированных в Европу [Branco et al., 2015].

Если фитофаг не имеет необходимых физиологических адаптаций для питания на чужеродном виде, но не способен распознать его как неподходящее для питания, такие растения могут играть роль «эволюционных ловушек», привлекая насекомых-фитофагов, приспособленность которых снижается по сравнению с теми, кто питается аборигенными растениями [Keeler, Chew, 2008, Schlaepfer et al., 2005; Yoon, Read, 2016]. Особенно опасный сценарий возникает, когда взрослые насекомые используют интродуцированное растение и откладывают яйца, но растение оказывается токсичным для их личинок [Graves, Shapiro, 2003; Nakajima et al., 2013; Steward et al., 2019]. Например, бабочки *Laelia coenosa* Hübner (Lepidoptera: Erebidae) предпочитают откладывать яйца на инвазионное растение *Spartina alterniflora* Loisel. (Poaceae), однако их потомство на этом растении развивается хуже, чем на аборигенном *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Poaceae) [Sun et al., 2020]. Самки бабочек рода *Pieris* (Lepidoptera: Pieridae) откладывают яйца на инвазионном *Alliaria petiolata* (M.Bieb.) Cavara & Grande (Brassicaceae), однако их личинки не могут завершить развитие, питаясь этим растением [Keeler, Chew, 2008; Davis, Cipollini, 2014]. Аналогично самки *Danaus plexippus* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae), когда им предоставляется выбор между аборигенным растением *Asclepias syriaca* L. (Asteraceae) и интродуцированным *Vincetoxicum nigrum* (L.) Moench (Asteraceae), откладывают около 25% своих яиц на последний вид [Casagrande, Dasey, 2014], хотя их личинки не могут раз-

виваться на *V. nigrum*. Из 76 исследований по развитию личинок, выживанию, предпочтению мест откладки яиц, обилию и видовому разнообразию чешуекрылых на аборигенных и экзотических растениях 37.5% выявили возможность функционирования чужеродных растений как эволюционных ловушек для насекомых [Yoon, Read, 2016].

Однако если первоначально физиологические адаптации отсутствовали, то они могут развиваться со временем. Например, исследование предпочитаемых мест откладки яиц самками *Pieris oleracea* (Harris) (Lepidoptera: Pieridae) и развития их потомства показало, что в районах, где горчица хорошо закрепилась, *P. oleracea* адаптируется к этому растению как путём повышения приспособленности личинок, так и усилением предпочтений взрослых самок откладывать яйца на этом растении [Keeler, Chew, 2008].

Насекомые могут не распознавать химические сигналы, указывающие на питательную ценность или токсичность растения из-за отсутствия коэволюционной истории с этими растениями, что приводит к ошибкам при выборе кормовых объектов. Однако наличие пищевых предпочтений к чужеродным растениям необязательно является ошибкой, а может просто сформироваться в процессе адаптации к новому кормовому растению раньше, чем физиологические адаптации: например, у *Ophraella notulata* (Fabricius) (Coleoptera: Chrysomelidae) смена кормового растения на *Iva frutescens* L. (Asteraceae) происходила за счёт изменения поведения без увеличения физиологической способности использовать *I. frutescens*, хотя этот вид менее эффективно переваривается, чем исходное кормовое растение *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) [Gassmann et al., 2006].

В случаях, когда выбор фитофагов в пользу чужеродного вида не оптимален, но его выживаемость на этом растении ненулевая, данные растения могут служить в качестве альтернативного местообитания, когда основное кормовое растение временно недоступно или перенаселено [Schlaepfer et al., 2011; Laska et al., 2021]. Например, *Bromus inermis* Leyss. (Poaceae) может служить временным дополнительным источником питания, ко-

торое позволяет популяциям клеща *Aceria tosichella* Keifer (Trombidiformes: Eriophyidae) сохраняться, когда основное кормовое растение *Triticum aestivum* L. (Poaceae) недоступно, хотя скорость прироста популяции на этом растении отрицательна [Laska et al., 2021].

Стоит отметить, что важно оценивать приспособленность на всех стадиях жизненного цикла. Например, вопреки предыдущим исследованиям, предполагающим, что *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae) может быть эволюционной ловушкой для бабочки *Euphydryas phaeton* (Drury) (Lepidoptera: Nymphalidae), исследование на популяционном уровне показало более высокие темпы роста популяции на интродуцированном растении по сравнению с аборигенным, несмотря на то, что некоторые компоненты приспособленности были выше на аборигенном растении [Brown et al., 2017]. К тому же фитофаги могут выбирать более токсичные или менее питательные чужеродные растения, так как они могут обеспечивать пространство, свободное от хищников и паразитов [Jeffries, Lawton, 1984; Mulatu et al., 2004; Murphy, 2004]. Например, в Китае плотность личинок *Laelia coenosa* Hübner (Lepidoptera: Erebidae) была значительно выше в монокультурах инвазионного растения *Spartina alterniflora* Loisel. (Poaceae) по сравнению с аборигенным *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Poaceae), несмотря на то, что лабораторные эксперименты показали снижение темпов роста личинок, веса куколок, продолжительности жизни взрослых особей и плодовитости самок на инвазионном растении [Zhang et al., 2019]. Однако полевые наблюдения показали, что в природе смертность личинок и частота заражений специализированным паразитоидом *Telenomus laelia* Wu et Huang (Hymenoptera: Scelionidae) были ниже в монокультурах *S. alterniflora*, которая таким образом обеспечивает пространство, свободное от врагов [Zhang et al., 2019].

В случае если фитофаг имеет возможность питаться на чужеродном растении, но предпочитает аборигенное, он может остаться на прежнем кормовом растении, несмотря на доступность нового. В некоторых исследованиях личинки выживают и развиваются

одинаково хорошо на различных видах растений, но взрослые насекомые откладывают значительное количество яиц только на одном или нескольких из них [Jones et al., 2019; Ladner, Altizer, 2005]. Например, самки бабочек *Danaus plexippus* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) при выборе из четырёх различных видов *Asclepias* (Aprocynaceae) откладывали больше всего яиц на *A. incarnata* L., а меньше всего — на *A. fascicularis* Desne., хотя личинки из обеих популяций имели наиболее высокую выживаемость и темпы роста на обоих этих растениях [Ladner, Altizer, 2005]. Из 83 видов насекомых, протестированных на растениях из их аборигенных ареалов, 19 видов (22.9%) откладывали меньше яиц на растениях с высокой выживаемостью, а 14 видов (16.9%) — много яиц на растениях с низкой выживаемостью [Jones et al., 2019]. Для инвазионных растений из 96 видов насекомых только 8 (8.3%) откладывали меньше яиц на растениях с высокой выживаемостью, а 42 вида (43.8%) — много яиц на растениях с низкой выживаемостью [Jones et al., 2019]. Таким образом, отказ от подходящего для развития растения, по-видимому, редко происходит по отношению к чужеродным растениям. Без выработки соответствующих поведенческих адаптаций переход на инвазионное растение произойдёт, если оно вытеснит аборигенное.

Если отсутствуют как физиологические, так и поведенческие адаптации к новому растению, фитофаг остаётся на аборигенном кормовом растении. Если инвазионное растение будет активно распространяться и вытеснять аборигенное, то и популяция фитофага придёт в упадок.

Полная неспособность переваривать незнакомое растение будет более характерна для высокоспециализированных фитофагов. Насекомые-генералисты, однако, скорее всего смогут завершить развитие на неоптимальном кормовом растении за счёт их более гибкой пищеварительной системы и способности детоксицировать широкий спектр растительных химических веществ [Huang et al., 2010; Wang et al., 2017]. При этом насекомые с широким пищевым спектром даже при отсутствии предпочтений будут чаще попадать на чужеродные растения, так как они медленнее

и менее точно способны идентифицировать кормовые растения по сравнению со специализированными насекомыми [Bernays, 1998]. При сравнении самок *Polygona c-album* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) из двух популяций (Швеция и Англия), различающихся по степени специализации к основному кормовому растению *Urtica dioica* L. (Urticaceae), было выявлено, что самки из шведской популяции с более низким уровнем специализации чаще ошибочно откладывали яйца на не кормовое, но визуально сходное растение *Lamium album* L. (Lamiaceae) [Nylin et al., 2000].

Заключение

Рассмотренные механизмы адаптации необходимы для начальных этапов перехода насекомых-фитофагов на новое кормовое растение. Для дальнейшего закрепления этих изменений и дивергенции необходимо формирование репродуктивной изоляции, которая может быть обеспечена пониженной приспособленностью потомства при спаривании между популяциями, адаптированными к разным растениям, наличием предпочтений к кормовому растению и спариванием на нём, аллохронным развитием на разных кормовых растениях и различиями в сроках размножения [Forbes et al., 2017]. Таким образом, успешная адаптация насекомых к новым кормовым растениям не только повышает их шансы на выживание, но и может впоследствии способствовать дивергенции популяций, создавая условия для появления новых видов.

Финансирование

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (РНФ) в рамках научного проекта № 23-24-00090.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или использованием животных в качестве объектов.

Список литературы

- Вилкова Н.А., Фасулати С.Р. Изменчивость и адаптивная микроэволюция насекомых-фитофагов в агробиоценозах в связи с иммуногенетическими свойствами кормовых растений // Труды Русского энтомологического общества. 2001. Т. 72. С. 107–128.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. – М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Креславский-Смирнов А.Г. Эколого-генетическая структура популяций у насекомых: дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1988. 497 с.
- Михеев А.В., Креславский А.Г., Соломатин В.М., Гриценко В.В. Связи с кормовыми растениями и структура ивовой расы *Lochmaea carpeae* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоологический журнал. 1984. Т. 63, № 2. С. 209–217.
- Павлов С.И. Стратегия трофического поведения насекомых-фитофагов (на примере жуков-листоедов Coleoptera, Chrysomelidae) // Самарский научный вестник. 2016. Т. 4, № 17. С. 48–54.
- Adams A.S., Aylward F.O., Adams S.M., Erbilgin N., Aukema B.H., Currie C.R., Raffa K.F. Mountain pine beetles colonizing historical and naive host trees are associated with a bacterial community highly enriched in genes contributing to terpene metabolism // Applied and Environmental Microbiology. 2013. Vol. 79. P. 3468–753648045. <https://doi.org/10.1128/AEM.00068-13>
- Arora R. Co-evolution of insects and plants // In: Theory and Practice of Integrated Pest Management, Arora R., Singh B., Dhawan A.K., Eds., Scientific Publishers, Jodhpur, India, 2012. P. 49–75.
- Awmack C.S., Leather S.R. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects // Annual Review of Entomology. 2002. Vol. 47, No 1. P. 817–844. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145300>
- Barrett R.D., Schluter D. Adaptation from standing genetic variation // Trends in Ecology and Evolution. 2008. Vol. 23. P. 38–44. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.008>
- Bass C., Zimmer C.T., Riveron J.M., Wilding C.S., Wondji C.S., Kausmann M., Nauen R. Gene amplification and microsatellite polymorphism underlie a recent insect host shift // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2013. Vol. 110. P. 19460–19465. <https://doi.org/10.1073/pnas.1314122110>
- Becerra J.X., Noge K., Venable D.L. Macroevolutionary chemical escalation in an ancient plant–herbivore arms race // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2009. Vol. 106, No 43. P. 18062–18066. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904456106>
- Belete T. Defense mechanisms of plants to insect pests: from morphological to biochemical approach // Trends Tech. Sci. Res. 2018. Vol. 2, No 2. P. 30–38.
- Bennett G.M., Moran N.A. Heritable symbiosis: The advantages and perils of an evolutionary rabbit hole // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2015. Vol. 112. P. 10169–10176. <https://doi.org/10.1073/pnas.1421388112>

- Berasategui A., Salem H., Paetz C., Santoro M., Gershenzon J., Kaltenpoth M., Schmidt A. Gut microbiota of the pine weevil degrades conifer diterpenes and increases insect fitness // *Molecular Ecology*. 2017. Vol. 26, No 15. P. 4099–4110. <https://doi.org/10.1111/mec.14186>
- Bernays E.A. The value of being a resource specialist: Behavioral support for a neural hypothesis // *Am. Nat.* 1998. Vol. 151. P. 451–464. <https://doi.org/10.1086/286132>
- Blossey B. Enemy release hypothesis // In: *Encyclopedia of Biological Invasions*. – Berkeley: University of California Press, 2011. P. 193–196.
- Bowers M.D., Stamp N.E., Collinge S.K. Early stage of host range expansion by a specialist herbivore, *Euphydryas phaeton* (Nymphalidae) // *Ecology*. 1992. Vol. 73, No 2. P. 526–536. <https://doi.org/10.2307/1940758>
- Branco M., Brockerhoff E.G., Castagneyrol B., Orazio C., Jactel H. Host range expansion of native insects to exotic trees increases with area of introduction and the presence of congeneric native trees // *Journal of Applied Ecology*. 2015. Vol. 52, No 1. P. 69–77. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12362>
- Brown L.M., Breed G.A., Severns P.M., Crone E.E. Losing a battle but winning the war: moving past preference–performance to understand native herbivore–novel host plant interactions // *Oecologia*. 2017. Vol. 183. P. 441–453. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3787-y>
- Cappuccino N., Arnason J.T. Novel chemistry of invasive exotic plants // *Biology Letters*. 2006. Vol. 2, No 2. P. 189–193. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0433>
- Carroll S.P. Natives adapting to invasive species: ecology, genes, and the sustainability of conservation // *Ecological Research*. 2007. Vol. 22. P. 892–901. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0352-5>
- Carroll S.P., Boyd C. Host race radiation in the soapberry bug: natural history with the history // *Evolution*. 1992. Vol. 46, No 4. P. 1052–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1992.tb00619.x>
- Carroll S.P., Fox C.W. Dissecting the evolutionary impacts of plant invasions: bugs and beetles as native guides // *Glob. Change Biol.* 2007. Vol. 13. P. 1644–1657. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01403.x>
- Carroll S.P., Loye J.E., Dingle H., Mathieson M., Famula T.R., Zalucki M.P. And the beak shall inherit – evolution in response to invasion // *Ecology Letters*. 2005. Vol. 8, No 9. P. 944–951. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00800.x>
- Casagrande R.A., Dacey J.E. Monarch butterfly oviposition on swallow-worts (*Vincetoxicum* spp.) // *Environmental Entomology*. 2014. Vol. 36, No 3. P. 631–636. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[631:MBOOSV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[631:MBOOSV]2.0.CO;2)
- Chen W., Amir M.B., Liao Y., Yu H., He W., Lu Z. New insights into the *Plutella xylostella* detoxifying enzymes: Sequence evolution, structural similarity, functional diversity, and application prospects of glucosinolate sulfatases // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2023. Vol. 71, No 29. P. 10952–10969. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.3c03246>
- Davis S.L., Cipollini D. Do mothers always know best? Oviposition mistakes and resulting larval failure of *Pieris virginiensis* on *Alliaria petiolata*, a novel, toxic host // *Biological Invasions*. 2014. Vol. 16. P. 1941–1950. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0637-2>
- Deng P., Chen L.J., Zhang Z.L., Lin K.J., Ma W.H. Responses of detoxifying, antioxidant and digestive enzyme activities to host shift of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) // *Journal of Integrative Agriculture*. 2013. Vol. 12. P. 296–304. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(13\)60228-2](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(13)60228-2)
- Després L., David J.-P., Gallet C. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals // *Trends in Ecology & Evolution*. 2007. Vol. 22, No 6. P. 298–307. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.02.010>
- Dobler S., Petschenka G., Wagschal V., Flacht L. Convergent adaptive evolution – how insects master the challenge of cardiac glycoside-containing host plants // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2015. Vol. 157. P. 30–39. <https://doi.org/10.1111/eea.12340>
- Dowd P.F. Detoxification of plant substances by insects // In: *Handbook of Natural Pesticides*, CRC Press, 2018. P. 181–225.
- Dunley J.E., Brunner J.F., Doerr M.D., Beers E.H. Resistance and cross-resistance in populations of the leafrollers, *Choristoneura rosaceana* and *Pandemis pyrusana*, in Washington apples // *Journal of Insect Science*. 2006. Vol. 6, No 1. P. 14. https://doi.org/10.1673/2006_06_14.1
- Ehrlich P.R., Raven P.H. Butterflies and plants: a study in coevolution // *Evolution*. 1964. P. 586–608. <https://doi.org/10.2307/2406212>
- Eyres I., Jaquière J., Sugio A., Duvaux L., Gharbi K., Zhou J.J., Ferrari J. Differential gene expression according to race and host plant in the pea aphid // *Molecular Ecology*. 2016. Vol. 25, No 17. P. 4197–4215. <https://doi.org/10.1111/mec.13771>
- Fan S.G., Guo-Jiang W.U. Characteristics of plant proteinase inhibitors and their applications in combating phytophagous insects // *Botanical Bulletin of Academia Sinica*. 2005. Vol. 46. P. 273–292.
- Feder J.L., Berlocher S.H., Roethele J.B., Dambroski H., Smith J.J., Perry W.L., Aluja M. Allopatric genetic origins for sympatric host-plant shifts and race formation in *Rhagoletis* // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2003. Vol. 100, No 18. P. 10314–10319. <https://doi.org/10.1073/pnas.1730757100>
- Feeny P. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores // In: Gilbert L., Raven P. (Eds.) *Coevolution of Animals and Plants: Symposium V, First International Congress of Systematic and Evolutionary Biology, 1973*. – New York, USA: University of Texas Press. P. 1–19.
- Feyereisen R. Insect CYP Genes and P450 Enzymes // In: *Insect Molecular Biology and Biochemistry*, 2012. P. 236–316. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384747-8.10008-X>
- Filchak K.E., Roethele J.B., Feder J.L. Natural selection and sympatric divergence in the apple maggot *Rhagoletis pomonella* // *Nature*. 2000. Vol. 407, No 6805. P. 739–742. <https://doi.org/10.1038/35037578>
- Fischer H.M., Wheat C.W., Heckel D.G., Vogel H. Evolutionary origins of a novel host plant detoxification gene in

- butterflies // *Molecular Biology and Evolution*. 2008. Vol. 25. P. 809–820. <https://doi.org/10.1093/molbev/msn014>
- Forbes A.A., Devine S.N., Hippee A.C., Tvedte E.S., Ward A.K., Widmayer H.A., Wilson C.J. Revisiting the particular role of host shifts in initiating insect speciation // *Evolution*. 2017. Vol. 71, No 5. P. 1126–1137. <https://doi.org/10.1111/evo.13164>
- Fox C.W., Savalli U.M. Maternal effects mediate host expansion in a seed-feeding beetle // *Ecology*. 2000. Vol. 81, No 1. P. 3–7. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0003:MEMHEI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0003:MEMHEI]2.0.CO;2)
- Fürstenberg-Hägg J., Zagrobelny M., Bak S. Plant defense against insect herbivores // *International Journal of Molecular Sciences*. 2013. Vol. 14, No 5. P. 10242–10297. <https://doi.org/10.3390/ijms140510242>
- Gassmann A.J., Levy A., Tran T., Futuyma D.J. Adaptations of an insect to a novel host plant: a phylogenetic approach // *Functional Ecology*. 2006. Vol. 20, No 3. P. 478–485. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01118.x>
- Graves S.D., Shapiro A.M. Exotics as host plants of the California butterfly fauna // *Biological Conservation*. 2003. Vol. 110, No 3. P. 413–433. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00233-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00233-1)
- Groman J., Pellmyr O. Rapid evolution and specialization following host colonization in a yucca moth // *Journal of Evolutionary Biology*. 2000. Vol. 13, No 2. P. 223–236. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00159.x>
- Habib H., Fazili K.M. Plant protease inhibitors: a defense strategy in plants // *Biotechnology and Molecular Biology Reviews*. 2007. Vol. 2, No 3. P. 68–85. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20083089387>
- Heckel D.G. Insect detoxification and sequestration strategies // *Annual Plant Reviews: Insect-Plant Interactions*. 2014. Vol. 47. P. 77–114. <https://doi.org/10.1002/9781118829783.ch3>
- Heidel-Fischer H.M., Vogel H. Molecular mechanisms of insect adaptation to plant secondary compounds // *Current Opinion in Insect Science*. 2015. Vol. 8. P. 8–14. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.02.004>
- Hermisson J., Pennings P.S. Soft sweeps: molecular population genetics of adaptation from standing genetic variation // *Genetics*. 2005. Vol. 169, No 4. P. 2335–2352. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.036947>
- Huang W., Siemann E., Wheeler G.S., Zou J., Carrillo J., Ding J. Resource allocation to defence and growth are driven by different responses to generalist and specialist herbivory in an invasive plant // *Journal of Ecology*. 2010. Vol. 98, No 5. P. 1157–1167. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01704.x>
- Janzen D.H. When is it coevolution? // *Evolution*. 1980. Vol. 34, No 3. P. 611–612. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1980.tb04849.x>
- Jeffries M.J., Lawton J.H. Enemy free space and the structure of ecological communities // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1984. Vol. 23, No 4. P. 269–286. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb00145.x>
- Jones L.C. Insects allocate eggs adaptively according to plant age, stress, disease or damage // *Proceedings of the Royal Society B*. 2022. Vol. 289, No 1978. P. 20220831. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0831>
- Jones L.C., Rafter M.A., Walter G.H. Insects allocate eggs adaptively across their native host plants // *Arthropod-Plant Interactions*. 2019. Vol. 13, No 2. P. 181–191. <https://doi.org/10.1007/s11829-019-09688-x>
- Kariñho-Betancourt E. Coevolution: plant-herbivore interactions and secondary metabolites of plants // *Co-evolution of Secondary Metabolites*. 2020. P. 47–76. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96397-6_41
- Keeler M.S., Chew F.S. Escaping an evolutionary trap: preference and performance of a native insect on an exotic invasive host // *Oecologia*. 2008. Vol. 156. P. 559–568. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1005-2>
- Kirsch R., Gramzow L., Theissen G., Siegfried B.D., Ffrench-Constant R.H., Heckel D.G., Pauchet Y. Horizontal gene transfer and functional diversification of plant cell wall degrading polygalacturonases: key events in the evolution of herbivory in beetles // *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. 2014. Vol. 52. P. 33–50. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2014.06.008>
- Ladner D.T., Altizer S. Oviposition preference and larval performance of North American monarch butterflies on four *Asclepias* species // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2005. Vol. 116, No 1. P. 9–20. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00308.x>
- Laska A., Magalhães S., Lewandowski M., Puchalska E., Karpicka-Ignatowska K., Radwańska A., Skoracka A. A sink host allows a specialist herbivore to persist in a seasonal source // *Proceedings of the Royal Society B*. 2021. Vol. 288, No 1958. P. 20211604. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1604>
- Lavista-Llanos S., Svatoš A., Kai M., Riemensperger T., Birman S., Stensmyr M.C., Hansson B.S. Dopamine drives *Drosophila sechellia* adaptation to its toxic host // *Elife*. 2014. Vol. 3. P. e03785. <https://doi.org/10.7554/eLife.03785>
- Li L., Yuan Y., Wu L., Chen M. Effects of host plants on the feeding behavior and detoxification enzyme activities in *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) larvae // *Acta Entomologica Sinica*. 2018. Vol. 61, No 2. P. 232–239. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20183148030>
- Li W., Schuler M.A., Berenbaum M.R. Diversification of furanocoumarin-metabolizing cytochrome P450 monooxygenases in two papilionids: specificity and substrate encounter rate // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2003. Vol. 100, No suppl_2. P. 14593–14598. <https://doi.org/10.1073/pnas.1934643100>
- Lind E.M., Parker J.D. Novel weapons testing: are invasive plants more chemically defended than native plants? // *PLoS One*. 2010. Vol. 5, No 5. P. e10429. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010429>
- Liu H., Stiling P. Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis // *Biological Invasions*. 2006. Vol. 8. P. 1535–1545. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5845-y>
- Liu N., Yue X. Insecticide resistance and cross-resistance in the house fly (Diptera: Muscidae) // *Journal of Economic Entomology*. 2000. Vol. 93, No 4. P. 1269–1275. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-93.4.1269>

- Macel M., de Vos R.C., Jansen J.J., van der Putten W.H., van Dam N.M. Novel chemistry of invasive plants: exotic species have more unique metabolomic profiles than native congeners // *Ecology and Evolution*. 2014. Vol. 4, No 13. P. 2777–2786. <https://doi.org/10.1002/ece3.1132>
- Mao W., Rupasinghe S., Zangerl A.R., Schuler M.A., Berenbaum M.R. Remarkable substrate-specificity of CYP6AB3 in *Depressaria pastinacella*, a highly specialized caterpillar // *Insect Molecular Biology*. 2006. Vol. 15. P. 169–179. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2006.00623.x>
- Mazid M., Khan T.A., Mohammad F. Role of secondary metabolites in defense mechanisms of plants // *Biology & Medicine*. 2011. Vol. 3. P. 232–249. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20113298981>
- McLain D.K., Shure D.J. Host plant toxins and unpalatability of *Neacoryphus bicrucis* (Hemiptera: Lygaeidae) // *Ecological Entomology*. 1985. Vol. 10. P. 291–298. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1985.tb00726.x>
- Meijer K., Schilthuizen M., Beukeboom L., Smit C. A review and meta-analysis of the enemy release hypothesis in plant–herbivorous insect systems // *PeerJ*. 2016. Vol. 4. P. e2778. <https://doi.org/10.7717/peerj.2778>
- Messina F.J. Predictable modification of body size and competitive ability following a host shift by a seed beetle // *Evolution*. 2004. Vol. 58, No 12. P. 2788–2797. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01630.x>
- Mitchell C.E., Agrawal A.A., Bever J.D., Gilbert G.S., Hufbauer R.A., Klironomos J.N., et al. Biotic interactions and plant invasions // *Ecology Letters*. 2006. Vol. 9. P. 726–740. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00908.x>
- Mithöfer A., Boland W. Plant defense against herbivores: chemical aspects // *Annual Review of Plant Biology*. 2012. Vol. 63. P. 431–450. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103854>
- Moody B.F. Tomato oligo microarray investigation of exogenous jasmonic acid induced changes in gene expression. Masters Thesis, Western Illinois University, USA. 2010.
- Mulatu B., Applebaum S.W., Coll M. A recently acquired host plant provides an oligophagous insect herbivore with enemy-free space // *Oikos*. 2004. Vol. 107, No 2. P. 231–238. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13157.x>
- Murphy S.M. Enemy-free space maintains swallowtail butterfly host shift // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2004. Vol. 101, No 52. P. 18048–18052. <https://doi.org/10.1073/pnas.0406490102>
- Nakajima M., Boggs C.L., Bailey S., Reithel J., Paape T. Fitness costs of butterfly oviposition on a lethal non-native plant in a mixed native and non-native plant community // *Oecologia*. 2013. Vol. 172. P. 823–832. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2537-z>
- Näsvall K., Wiklund C., Mrazek V., Künstner A., Talla V., Busch H., Backström N. Host plant diet affects growth and induces altered gene expression and microbiome composition in the wood white (*Leptidea sinapis*) butterfly // *Molecular Ecology*. 2020. Vol. 30, No 2. P. 499–516. <https://doi.org/10.1111/mec.15745>
- Nylin S., Bergström A., Janz N. Butterfly host plant choice in the face of possible confusion // *Journal of Insect Behavior*. 2000. Vol. 13. P. 469–482. <https://doi.org/10.1023/A:1007839200323>
- Orr H.A. Adaptation and the cost of complexity // *Evolution*. 2000. Vol. 54. P. 13–20. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00002.x>
- Panini M., Manicardi G.C., Moores G.D., Mazzoni E. An overview of the main pathways of metabolic resistance in insects // *Invertebrate Survival Journal*. 2016. Vol. 13, No 1. P. 326–335. <https://doi.org/10.25431/1824-307X/isj.v13i1.326-335>
- Pauchet Y., Heckel D.G. The genome of the mustard leaf beetle encodes two active xylanases originally acquired from bacteria through horizontal gene transfer // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2013. Vol. 280. P. 20131021. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1021>
- Petschenka G., Halitschke R., Züst T., Roth A., Stiehler S., Tenbusch L., Exnerová A. Sequestration of defenses against predators drives specialized host plant associations in preadapted milkweed bugs (Heteroptera: Lygaeidae) // *The American Naturalist*. 2022. Vol. 199, No 6. P. E211–E228. <https://doi.org/10.5061/dryad.bk3j9kdcc>
- Price P.W., Willson M.F. Some consequences for a parasitic herbivore, the milkweed longhorn beetle, *Tetraopes tetraphthalmus*, of a host-plant shift from *Asclepias syriaca* to *A. verticillata* // *Oecologia*. 1976. Vol. 25. P. 331–340. <https://doi.org/10.1007/BF00345606>
- Saha D., Mukhopadhyay A., Bahadur M. Effect of host plants on fitness traits and detoxifying enzymes activity of *Helopeltis theivora*, a major sucking insect pest of tea // *Phytoparasitica*. 2012. Vol. 40. P. 433–444. <https://doi.org/10.1007/s12600-012-0244-2>
- Santos-Garcia D., Mestre-Rincon N., Zchori-Fein E., Morin S. Inside out: microbiota dynamics during host-plant adaptation of whiteflies // *The ISME Journal*. 2020. Vol. 14, No 3. P. 847–856. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0576-8>
- Schlaepfer M.A., Sax D.F., Olden J.D. The potential conservation value of non-native species // *Conservation Biology*. 2011. Vol. 25, No 3. P. 428–437. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01646.x>
- Schlaepfer M.A., Sherman P.W., Blossey B., Rynge M.C. Introduced species as evolutionary traps // *Ecology Letters*. 2005. Vol. 8. P. 241–246. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005>
- Sehlmeyer S., Wang L., Langel D., Heckel D.G., Mohaeghegi H., Petschenka G., Ober D. Flavin-dependent monooxygenases as a detoxification mechanism in insects: new insights from the arctiids (Lepidoptera) // *PLoS One*. 2010. Vol. 5, No 5. P. e10435. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010435>
- Sharma I., Thakur A., Sharma A., Singh N., Kumar R., Sharma A. Plant secondary metabolites. Singapore: Springer. 2022. 479 pp.
- Simon J.C., d’Alençon E., Guy E., Jacquin-Joly E., Jaquier J., Nouhaud P., Streiff R. Genomics of adaptation to host-plants in herbivorous insects // *Briefings in Functional Genomics*. 2015. Vol. 14, No 6. P. 413–423. <https://doi.org/10.1093/bfgp/elv015>

- Singer M.S., Rodrigues D., Stireman III J.O., Carrière Y. Roles of food quality and enemy-free space in host use by a generalist insect herbivore // *Ecology*. 2004. Vol. 85, No 10. P. 2747–2753. <https://doi.org/10.1890/03-0827>
- Steward R.A., Fisher L.M., Boggs C.L. Pre-and post-ingestive defenses affect larval feeding on a lethal invasive host plant // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2019. Vol. 167, No 4. P. 292–305. <https://doi.org/10.1111/eea.12773>
- Sun B.F., Xiao J.H., He S.M., Liu L., Murphy R.W., Huang D.W. Multiple ancient horizontal gene transfers and duplications in lepidopteran species // *Insect Molecular Biology*. 2013. Vol. 22, No 1. P. 72–87. <https://doi.org/10.1111/imb.12004>
- Sun K.K., Yu W.S., Jiang J.J., Richards C., Siemann E., Ma J., et al. Mismatches between the resources for adult herbivores and their offspring suggest invasive *Spartina alterniflora* is an ecological trap // *Journal of Ecology*. 2020. Vol. 108. P. 719–732. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13277>
- Thompson J.N. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1988. Vol. 47, No 1. P. 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1988.tb02275.x>
- Thompson J.N., Pellmyr O. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera // *Annual Review of Entomology*. 1991. Vol. 36, No 1. P. 65–89. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.000433>
- Tian Z., Chen L., Chen G., Wang J., Ma C., Zhang Y., Zhou Z. Effect of host shift on the gut microbes of *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae) // *Frontiers in Microbiology*. 2023. Vol. 14. P. 1264788. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1264788>
- Vertacnik K.L., Linnen C.R. Evolutionary genetics of host shifts in herbivorous insects: insights from the age of genomics // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2017. Vol. 1389, No 1. P. 186–212. <https://doi.org/10.1111/nyas.13311>
- Vogel H., Musser R.O., Paz Celorio-Mancera M. de la. Transcriptome responses in herbivorous insects towards host plant and toxin feeding // *Annual Plant Reviews*. 2014. P. 197–233. <https://doi.org/10.1002/9781118829783.ch6>
- Walker L.R., Smith S.D. Impacts of invasive plants on community and ecosystem properties // *Assessment and Management of Plant Invasions*. New York, NY: Springer New York. 1997. P. 69–86. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1926-2_7
- Wang Y., Ma Y., Zhou D.S., Gao S.X., Zhao X.C., Tang Q.B., van Loon J.J. Higher plasticity in feeding preference of a generalist than a specialist: Experiments with two closely related *Helicoverpa* species // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7, No 1. P. 17876. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18244-7>
- War A.R., Buhroo A.A., Hussain B., Ahmad T., Nair R.M., Sharma H.C. Plant defense and insect adaptation with reference to secondary metabolites // *Co-evolution of Secondary Metabolites*. 2020. P. 795–822. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96397-6_60
- War A.R., Taggar G.K., Hussain B., Taggar M.S., Nair R.M., Sharma H.C. Plant defence against herbivory and insect adaptations // *AoB Plants*. 2018. Vol. 10, No 4. P. ply037. <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply037>
- Wei S.J., Song W., Cao L.J., Chen J.C., Guo W.J., Li H.J., Wen J.B. Deciphering genomic arms race between the chemical defense of a tree and counter-defense of insect herbivores // *Preprint*. 2024. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-4245247/v1>
- Welte C.U., de Graaf R.M., van den Bosch T.J.M., Op den Camp H.J.M., van Dam N.M., Jetten M.S.M. Plasmids from the gut microbiome of cabbage root fly larvae encode SaxA that catalyses the conversion of the plant toxin 2-phenylethyl isothiocyanate // *Environmental Microbiology*. 2016. Vol. 18. P. 1379–1390. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12997>
- Wen Z., Rupasinghe S., Niu G., Berenbaum M.R., Schuler M.A. CYP6B1 and CYP6B3 of the black swallowtail (*Papilio polyxenes*): adaptive evolution through subfunctionalization // *Molecular Biology and Evolution*. 2006. Vol. 23, No 12. P. 2434–2443. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl118>
- Wu S., Li C., Zhou Y., Xiao F., Liu D., Wang Y. Invasive plants have higher resistance to native generalist herbivores than exotic noninvasive congeners // *Environmental Entomology*. 2023. Vol. 52, No 1. P. 81–87. <https://doi.org/10.1093/ee/nvac108>
- Wybouw N., Dermauw W., Tirry L., Stevens C., Grbic M., Feyereisen R., Van Leeuwen T. A gene horizontally transferred from bacteria protects arthropods from host plant cyanide poisoning // *eLife*. 2014. Vol. 3. P. 39. <https://doi.org/10.7554/eLife.02365>
- Wybouw N., Pauchet Y., Heckel D.G., Van Leeuwen T. Horizontal gene transfer contributes to the evolution of arthropod herbivory // *Genome Biology and Evolution*. 2016. Vol. 8, No 6. P. 1785–1801. <https://doi.org/10.1093/gbe/evw119>
- Xing B., Yang L., Gulinuer A., Ye G. Research progress on horizontal gene transfer and its functions in insects // *Tropical Plants*. 2023. Vol. 2, No 1. P. 11–12. <https://doi.org/10.48130/TP-2023-0003>
- Yang F.-Y., Saqib H.S.A., Chen J.-H., Ruan Q.-Q., Vasseur L., He W.-Y., You M.-S. Differential profiles of gut microbiota and metabolites associated with host shift of *Plutella xylostella* // *International Journal of Molecular Sciences*. 2020. Vol. 21, No 17. P. 6283. <https://doi.org/10.3390/ijms21176283>
- Yoon S., Read Q. Consequences of exotic host use: impacts on Lepidoptera and a test of the ecological trap hypothesis // *Oecologia*. 2016. Vol. 181. P. 985–996. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3560-2>
- Yu Q.-Y., Fang S.-M., Zhang Z., Jiggins C.D. The transcriptome response of *Heliconius melpomene* larvae to a novel host plant // *Molecular Ecology*. 2016. Vol. 25, No 19. P. 4850–4865. <https://doi.org/10.1111/mec.13826>
- Yuan Y., Li L., Zhao J., Chen M. Effect of tannic acid on nutrition and activities of detoxification enzymes and acetylcholinesterase of the fall webworm (Lepidoptera: Arctiidae) // *Journal of Insect Science*. 2020. Vol. 20, No 1. P. 8. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieaa001>

Zhang J., Ju R.T., Pan H., Pan S.F., Wu J. Enemy-free space is important in driving the host expansion of a generalist herbivore to an inferior exotic plant in a wetland of Yangtze Estuary // *Biological Invasions*. 2019. Vol. 21. P. 547–559. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1845-6>

Zhang S., Shu J., Xue H., Zhang W., Zhang Y., Liu Y., Wang H. The gut microbiota in camellia weevils are influenced

by plant secondary metabolites and contribute to saponin degradation // *mSystems*. 2020. Vol. 5, No 2. P. 10–1128. <https://doi.org/10.1128/msystems.00692-19>

Zhong H., Li F., Chen J., Zhang J., Li F. Comparative transcriptome analysis reveals host-associated differentiation in *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Crambidae) // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7. P. 13778. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14137-x>

OVERVIEW OF MECHANISMS UNDERLYING THE EARLY STAGES OF PHYTOPHAGOUS INSECT TRANSITION TO ALIEN PLANTS

E.N. Ustinova*, **S.N. Lysenkov****

Department of Biological Evolution, Lomonosov Moscow State University,
Leninskie Gory, 1/12, Moscow 119234, Russia
email: *ustinolena@ya.ru, **s_lysenkov@mail.ru

Alien plants, when introduced into an ecosystem, can become new food sources for native phytophagous insects. However, in the early stages of invasion, insects are often not adapted to utilizing these plants. This paper examines the adaptive mechanisms of phytophagous insects during their host shift to new plants. Morphological, physiological, and behavioral changes necessary for exploiting a new food resource are described. Physiological adaptations may include changes in gene expression, particularly detoxification and digestive enzymes, mutations in detoxifying enzymes that increase metabolic efficiency, mutations in toxin target sites, and increased resistance through horizontal gene transfer or associations with microbiota. Possible scenarios for phytophagous insect transition to alien host plants are discussed, depending on the relative rates of development of physiological and behavioral adaptations in the insect population.

Key words: invasive species, phytophagous insects, adaptive mechanisms, physiological adaptations, detoxification.