

ПОВРЕЖДЕННОСТЬ ФИЛЛОФАГАМИ ЛИСТЬЕВ ИНВАЗИВНОГО *ACER NEGUNDO* И АБОРИГЕННЫХ *BETULA PENDULA* И *SALIX CAPREA*

© 2019 г. Д. В. Веселкин^{а, *}, Н. Б. Куянцева^{б, с}, О. Е. Чашина^б, А. Г. Мумбер^б,
Г. А. Замшина^а, Д. А. Молчанова^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^бИльменский государственный заповедник ЮУ ФНЦ МиГ УрО РАН, Россия 456317 Миасс, Ильменский заповедник

^сЮжно-Уральский государственный университет, Россия 456318 Миасс, просп. Октября, 16

*e-mail: veselkin_dv@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 25.05.2019 г.

После доработки 10.06.2019 г.

Принята к публикации 20.06.2019 г.

Проверяли справедливость некоторых представлений, лежащих в основе гипотезы отсутствия естественных врагов, в отношении инвазивного в Евразии дерева *Acer negundo*. Исследовали встречаемость повреждений листьев и долю изъятой беспозвоночными-филлофагами площади листьев у *A. negundo* по сравнению с листьями аборигенных деревьев *Betula pendula* и *Salix caprea*. Работа проведена в г. Миассе (Южный Урал). Листья инвазивного и аборигенных деревьев собирали в одних и тех же местообитаниях в течение одного вегетационного сезона на протяжении трех туров учета. У 10 тыс. листьев регистрировали повреждения открыто живущими грызунами филлофагами; мины; галлы; повреждения неясного происхождения; долю изъятой филлофагами площади листа. В конце вегетационного сезона повреждения, нанесенные беспозвоночными-филлофагами, были зарегистрированы у 37% листьев *A. negundo*, у 66% листьев *B. pendula* и 78% листьев *S. caprea*. Особенно мало или отсутствуют у *A. negundo* повреждения специализированными филлофагами – минерами и галлообразователями. К концу вегетации филлофаги изъяли у *A. negundo* менее 1% суммарной поверхности листьев, у *B. pendula* – 5.8%, у *S. caprea* – 7.5%. Таким образом, листья *A. negundo* на Южном Урале повреждаются беспозвоночными-филлофагами меньше, чем листья обычных аборигенных деревьев. Следовательно, отсутствие или низкая активность естественных врагов могут быть одним из объяснений успешности инвазии *A. negundo* в Евразии.

Ключевые слова: гипотеза отсутствия естественных врагов, ERH, инвазивные растения, чужеродные растения, *Acer negundo*, беспозвоночные-филлофаги, повреждаемость листьев

DOI: 10.1134/S0367059719060131

Для объяснения причин успешного распространения инвазивных растений во вторичных ареалах часто привлекают гипотезу отсутствия естественных врагов [enemy release hypothesis – ERH; 1–3]. ERH предполагает, что в новых ареалах чужеродные растения не имеют или у них мало естественных врагов – позвоночных и беспозвоночных фитофагов, грибов, микроорганизмов. Поэтому эти растения могут формировать и сохранять большую листовую поверхность (фитомассу) на протяжении всего вегетационного периода, в результате чего они оказываются высоко конкурентоспособными, интенсивно растут, могут распространяться на новые территории, т.е. собственно становиться инвазивными.

Гипотеза отсутствия естественных врагов – часть более широкого представления, что инвазиям растений благоприятствует не только отсутствие во вторичных ареалах высоко хозяиноспецифичных

фитофагов, но и обычно низкая хозяиноспецифичность симбионтов-мутуалистов [3–5]. Это позволяет чужеродным видам успешно встраиваться в систему положительных взаимодействий в сообществах-мишенях, избегая отрицательных взаимодействий.

Справедливость ERH подтверждена во многих случаях [1–3, 6–9], но нередко такие подтверждения не обнаружены или они были неполными [9–13]. Степень повреждения чужеродных растений фитофагами и паразитами не остается константной и зависит от обилия этих чужеродных растений, давности их проникновения в регион, наличия таксономически близких видов растений [3, 8].

Мы проверили справедливость некоторых аспектов ERH для инвазивного в Евразии клена ясенелистного *Acer negundo* L. Предположили, что листья *A. negundo* повреждаются беспозвоночными

ми-филлофагами и паразитами меньше, чем листья аборигенных видов деревьев. Сведения о видах беспозвоночных-филлофагов и о вызываемых ими повреждениях листьев *A. negundo* немногочисленны. В степной зоне Восточной Европы у *A. negundo* была наименьшая встречаемость разных типов повреждения листьев из 13 видов деревьев [7]. Повреждения листьев *A. negundo*, вероятно, оценивались в цикле исследований в ботанических садах Сибири и Дальнего Востока [8, 12]. ERH справедлива для европейского *Acer platanoides* L., который является инвазивным в Северной Америке. Листья *A. platanoides* в Америке повреждаются фитофагами меньше, чем в первичном ареале в Европе [6], и меньше, чем листья аборигенного *Acer saccharum* Marshall [2].

Целью работы было оценить встречаемость повреждений и долю изъятой беспозвоночными-филлофагами площади листьев у *Acer negundo* на Южном Урале по сравнению с листьями аборигенных деревьев *Salix caprea* L. и *Betula pendula* Roth. Таким образом, мы стремились проверить ERH не путем изучения сообществ организмов, повреждающих листья *A. negundo*, а путем оценки размера ущерба *A. negundo*, причиняемого беспозвоночными-филлофагами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район и пробные площади. Исследование проводили на Южном Урале в г. Миассе (Челябинская область; 55°3' с.ш., 60°6' в.д.; население города – 150 тыс. человек). Город расположен на восточном склоне Южного Урала возле Ильменских гор. Абсолютные отметки поверхностей 312–420 м. Климат резко-континентальный с продолжительной холодной зимой и непродолжительным теплым летом. Безморозный период – 100–110 сут. Период активной вегетации с температурой выше +10°C длится 100–120 сут, выше +15°C – 50–70 сут. Средняя годовая температура воздуха +1.8°C, января –13.6°C, июля +19.4°C. Основная масса осадков выпадает летом с максимумом в июле. Среднегодовое количество осадков – 556 мм, но в многолетнем цикле они распределены неравномерно. Продолжительность залегания снежного покрова в долинах до 158 дней, средняя высота снежного покрова – 50–100 см.

Зональная растительность – сосново-лиственные леса (80% площади), чередующиеся с участками лугов и степей. Озера занимают 8% площади. С востока к г. Миассу примыкает территория Ильменского государственного заповедника (ИГЗ, основан в 1920 г.; площадь основной части 303.8 км²).

Две пробные площади (ПП) подобраны на малонаселенной окраине города, на территории центральной базы ИГЗ, две – непосредственно в городе. На окраине города ПП – это участки в ле-

сах из *Pinus sylvestris* L. с примесью *Betula pendula* Roth, возраст деревьев сосны основного поколения 140–160 лет, запас древесины растущих деревьев 270–340 м³/га. В их подлеске растут *Padus avium* Mill., *A. negundo*, *Salix caprea* L., *Rubus idaeus* L. Покрытие травяно-кустарничкового яруса – 30–60%. В городе ПП – это антропогенно преобразованные участки соснового и березового лесов в городских парках; запас древесины растущих деревьев 180–210 м³/га; подлесок редкий; покрытие травяно-кустарничкового яруса 30–70%. ПП подбирали так, чтобы на каждой из них было не менее 10 взрослых особей каждого из трех модельных видов деревьев.

Модельные виды деревьев: чужеродный вид – *A. negundo* (Sapindaceae); два местных вида – *Salix caprea* (Salicaceae) и *Betula pendula* (Betulaceae). Самые ранние упоминания об *A. negundo* в регионе относятся к 1939–1941 гг., когда появились его экспериментальные посадки на территории ИГЗ. В городских парках *A. negundo* стали высаживать позже. В настоящее время на Южном Урале *A. negundo* распространен повсеместно, успешно возобновляется, часто встречается вдоль дорог, активно занимает нарушенные территории, регулярно регистрируется в пригородных лесах.

Модельные аборигенные виды – это широко распространенные лесные деревья: *B. pendula* обычно растет в верхнем или втором ярусе, *S. caprea* – во втором ярусе или в подлеске. Для *B. pendula* в регионе характерна большая межгодовая вариация повреждения филлофагами с периодически очень сильной дефолиацией, прежде всего из-за периодических вспышек массового размножения непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) [14, 15]. Для растений рода *Salix* также характерна значительная неоднородность повреждения листьев в разные годы, в том числе они могут подвергаться очень сильной дефолиации в период вспышек *L. dispar* [14].

Сбор листьев. Листья собирали летом 2018 г. в ходе трех туров: первый – 25–28 июня; второй – 30 июля–1 августа; третий – 29–30 августа и 3 сентября. В июне и июле листья собирали на четырех ПП, в августе – на двух ПП.

Весна и лето 2018 г. были прохладнее средне-многолетних. Температуры воздуха в марте были ниже среднемноголетних на 2.1°C, в апреле – на 1.5°C, в мае – на 2.0°C, в июне – на 2.8°C [16]. Запоздывание фенодат растений от среднемноголетних ранней весной составило 7 ± 6 сут, в начале вегетации – 11 ± 10 сут, в разгар весны – 15 ± 3 сут, в течение лета – 10 ± 9 сут (±SD); запоздывание фенодат насекомых от среднемноголетних в целом весной–летом 2018 г. составило 12 ± 6 сут [17]. Вспышки численности *L. dispar* в 2018 г. в регионе [18] и на территории заповедника [17] не было.

На каждой ПП анализировали по одной ветке (30–40 листьев) от 10 особей каждого вида дерева. Ветки срезали на высоте 1.5–2.5 м. Ориентацию по сторонам света части кроны, с которой брали ветку, во внимание не принимали. При возможности срезали ветки у деревьев разных видов, росших в одних и тех же локальных скоплениях на ПП.

Регистрация повреждений листьев. Регистрировали четыре типа повреждений: 1) повреждения открыто живущими филлофагами – выедания и объедания тканей и жилок листа и скелетирование; 2) мины; 3) галлы; 4) грибные, бактериальные повреждения и повреждения неясного происхождения – пятна, некрозы и т.п.; этот тип повреждения обозначен как “другие повреждения”. У каждого листа определяли также число повреждений разных типов. Использовали только листья, полностью закончившие рост. Расположение листьев на ауксибластах и брахибластах во внимание не принимали. У *A. negundo* одним листом считали простой (однолисточковый) или сложный (3- или 5-листочковый) лист. Всего проанализировано 10 тыс. листьев.

Все листья в свежем состоянии сканировали в черно-белом формате с разрешением 450 dpi. У листьев с изъятыми филлофагами участками сохраняли по два изображения одинакового размера: а) с изъятой поверхностью и б) восстановленное изображение, в котором отсутствующие участки закрашивали. В программе APFillInk & TonerCoverageMeter 5.8 определяли площади $S_{(a)}$ и $S_{(б)}$ и рассчитывали долю площади изъятия листовой пластинки у поврежденных листьев. Затем, с учетом значений доли листьев, имеющих изъятые участки, рассчитывали общее изъятие – долю площади изъятия с учетом всех проанализированных листьев.

Статистический анализ. Учетной единицей при выполнении статистического анализа во всех случаях было одно дерево ($N = 300$; в первый и второй туры – 3 вида по 10 деревьев на четырех ПП, в третий тур – 3 вида по 10 деревьев на двух ПП). Для сравнения характеристик состояния листьев у *A. negundo* и других деревьев использовали смешанные линейные модели (LMM), в которых фиксированными факторами были “вид дерева” и “тур учета”, а в качестве случайного эффекта использовали номер ПП. При сравнении переменных, выраженных в долях, их предварительно подвергали арксинус-преобразованию. Контроль над ожидаемой частотой ложных отклонений (false discovery rate, FDR) при множественных проверках статистических гипотез осуществляли с помощью поправки Беньямини–Йекутили (везде и в таблице, и в тексте приведены FDR-скорректированные значения уровня значимости P). Расчеты выполнены в пакете JMP 10.0.0 (SAS Institute Inc., USA, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Встречаемость повреждений листьев. Средняя встречаемость листьев с повреждениями, нанесенными насекомыми, была наименьшей у *A. negundo*, а наибольшей – у *S. caprea*. В конце вегетационного сезона повреждения, нанесенные беспозвоночными-филлофагами, обнаружены примерно у 37% листьев *A. negundo*, у 66% листьев *B. pendula* и у 78% листьев *S. caprea* (табл. 1). В разные туры учета различия по встречаемости повреждений листьев беспозвоночными-филлофагами между *A. negundo* и *B. pendula* были 1.6–1.8-кратными, между *A. negundo* и *S. caprea* – 1.7–2.1-кратными. Во все туры эти различия были высоко статистически значимы.

Основная часть повреждений листьев, нанесенных беспозвоночными, это повреждения открыто живущими филлофагами – объедания, выедания и скелетирование, которые при учете мы не разделяли. У *A. negundo* такие повреждения были фактически единственным типом, так как мины и галлы зарегистрированы единично только в первый и второй туры учетов (всего на 1–3 листьях из 1280–1360 просмотренных в эти туры). У *B. pendula* и *S. caprea* в третий тур мины встречены на 6.2–6.9% листьев, а галлы – на 0.6–4.3% листьев.

Одинаково много у *A. negundo*, *B. pendula* и *S. caprea* было листьев с повреждениями, которые отнесли к категории “другие”: это листья с некрозами, пятнами, точками и т.п. Иногда можно было предполагать, что такие повреждения являются результатом деятельности беспозвоночных с сосущим типом питания или имеют грибное происхождение, но обычно происхождение таких повреждений было неясным. В среднем у *A. negundo*, *B. pendula* и *S. caprea* листьев с “другими” повреждениями в первом туре было 25–53%, во втором – 67–87%, в третьем – 94–99%.

Во второй и третий туры среднее число типов повреждений на одном листе и у одной особи были самыми низкими у *A. negundo*, более высокими – у *B. pendula* и еще более высокими – у *S. caprea*.

Доля изъятой площади листьев значимо различалась и между видами деревьев ($P < 0.0001$), и между турами учета ($P < 0.0001$). Самая низкая средняя доля изъятой филлофагами площади листьев была у *A. negundo* (менее 1% во все туры учета), промежуточная – у *B. pendula* (5.8% в третьем туре), самая большая – у *S. caprea* (7.5% в третьем туре). При этом у *B. pendula* и *S. caprea* доли изъятой филлофагами площади листьев в течение вегетационного сезона заметно увеличивались, а у *A. negundo* – нет (см. рис. 1). Наличие сезонной динамики признака у *B. pendula* и *S. caprea* и ее отсутствие у *A. negundo* подтверждается значимым ($P = 0.0008$) взаимодействием факторов “вид дерева” и “тур учета”.

Таблица 1. Поврежденность листьев *Acer negundo*, *Betula pendula* и *Salix caprea* и значимость влияния факторов

Характеристика	Значения характеристик в третьем туре (\pm SD)			Значимость влияния факторов*		
	<i>Acer negundo</i>	<i>Betula pendula</i>	<i>Salix caprea</i>	вид дерева [1]	тур учета [2]	[1] \times [2]
Встречаемость листьев, %:						
с повреждениями беспозвоночными	37.2 \pm 20.9	65.7 \pm 17.3	78.4 \pm 11.1	<0.0001	<0.0001	0.0306
в том числе:						
с выеданиями и скелетированием	37.2 \pm 20.9	61.8 \pm 19.3	75.0 \pm 13.2	<0.0001	<0.0001	0.0207
с минами	0.0 \pm 0.0	6.9 \pm 2.9	6.2 \pm 3.7	<0.0001	<0.0001	<0.0001
с галлами	0.0 \pm 0.0	0.6 \pm 2.6	4.3 \pm 3.9	<0.0001	1.0000	0.2131
с другими повреждениями	94.4 \pm 5.9	98.8 \pm 3.2	98.4 \pm 3.1	0.2645	<0.0001	<0.0001
Число типов повреждения, шт.:						
на лист	1.32 \pm 0.20	1.68 \pm 0.20	1.84 \pm 0.15	<0.0001	<0.0001	<0.0001
на особь	2.06 \pm 0.24	3.05 \pm 0.22	3.65 \pm 0.49	<0.0001	0.0010	0.0002

* Значимость влияния факторов в LMM с фиксированными факторами “вид дерева” и “тур учета” и со случайным эффектом “номер ПП”.

ОБСУЖДЕНИЕ

Установленные различия отдельных характеристик поврежденности листьев *Acer negundo*, *Betula pendula* и *Salix caprea* хорошо согласуются между собой и свидетельствуют о справедливости некоторых аспектов гипотезы об отсутствии естественных врагов в отношении *A. negundo* во вторичном ареале в центре Евразии. Наши данные не позволяют утверждать, что на Южном Урале совсем нет беспозвоночных, способных повре-

ждать листья *A. negundo*, но, во-первых, функциональная активность филлофагов *A. negundo* в разы ниже, чем у *B. pendula* и *S. caprea*, во-вторых, у *A. negundo* по сравнению с *B. pendula* и *S. caprea* отсутствует или очень низкая активность специализированных групп филлофагов – галлообразователей и минеров. Этот вывод ожидаем и согласуется с большинством опубликованных результатов проверки ERN; в частности, с заключением о малой повреждаемости листьев *A. negundo* во вторичном ареале [7]. Однако в степной зоне Восточной Европы мины и галлы на листьях *A. negundo* встречаются хотя и не часто, но регулярно [7]. Два вида минеров на *A. negundo* указаны в обзоре [19].

Слабая повреждаемость *A. negundo* однозначно видна как при анализе встречаемости разных типов повреждений, так и при определении площади изъятой филлофагами листовой поверхности. Однако по встречаемости повреждений контрасты между *A. negundo* и аборигенными видами примерно 2-кратные, а по площади изъятой листовой поверхности – 7–9-кратные, т.е. значительно больше. Одна из причин этого – разная площадь листьев у *A. negundo* и местных деревьев, так как мы рассчитывали встречаемость разных типов повреждений на один лист независимо от его площади. Чтобы оценить, хотя бы примерно, какой могла быть встречаемость повреждений, если бы мы нормировали ее на площадь листьев, мы измерили площадь 40 случайно отобранных листьев каждого вида. Самые мелкие листья были у березы ($19.6 \pm 6.0 \text{ см}^2$), крупнее – у ивы ($28.4 \pm 14.7 \text{ см}^2$) и заметно крупнее – у клена ($106.0 \pm 60.5 \text{ см}^2$). Следовательно, если бы при определении встречаемости повреждений учетной единицей был не целый лист, а какая-нибудь фиксированная пло-

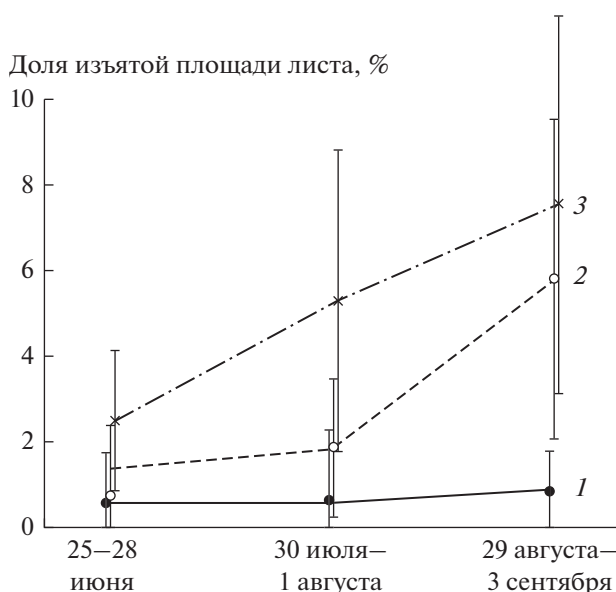


Рис. 1. Средняя доля изъятой филлофагами площади листьев (вертикальные линии – \pm SD) у *A. negundo* (1), *B. pendula* (2) и *S. caprea* (3) в ходе трех туров учета.

шадь листа, контрасты между *A. negundo* и аборигенными видами могли быть больше, возможно до 8–10-кратных. В других исследованиях для компенсации эффектов, связанных с разной площадью листьев, иногда при определении встречаемости поврежденных листовой пластинки в качестве учетной единицы используют не сложный лист, а листочек сложного листа [12].

В лесной зоне у разных видов растений фоновые, т.е. наблюдаемые не во время вспышек массового размножения насекомых, доли изъятой филлофагами площади листьев варьируют в диапазоне 5–20%, а доли листьев с повреждениями, как правило, выше 60% [6, 20–26]. На Урале у *Betula* spp. доля изъятой насекомыми-филлофагами площади листьев изменяется в диапазоне 3–12%, а доля листьев с повреждениями – 68–77% [27–29]. У *Populus tremula* L. (вид из сем. Salicaceae, как и наш модельный вид *S. caprea*) доля изъятой филлофагами площади листьев изменяется в разные годы в диапазоне 6–11%, а доля листьев с повреждениями – 58–77% [30]. (В периоды вспышек массового размножения *L. dispar* дефолиация листьев у *Betula* spp. и *Populus tremula* может достигать 80–100% [14, 15].) В целом уровни повреждения листьев, установленные нами для *B. pendula* и *S. caprea*, близки к уровням, которые можно было прогнозировать на основании опубликованных региональных оценок, несмотря на запаздывание в целом фенологического развития растений и насекомых в 2018 г. по сравнению со среднепогодными оценками. Принципиально важно, что уровни повреждения листьев у *A. negundo* качественно более низкие, чем у аборигенных растений; они находятся далеко за пределами диапазонов повреждений листьев аборигенных деревьев.

Констатируя, что наши результаты подтверждают обоснованность некоторых моментов, вытекающих из гипотезы отсутствия естественных врагов, мы не переоцениваем общность этого заключения. Для надежной оценки варьирования показателей поврежденности листьев могут быть необходимы многолетние данные. Однако опубликованы и результаты однолетних наблюдений с дизайном, близким к нашему [2]. Мы не дифференцировали побеги, с которых собирали листья, на брахибласты и ауксибласты, хотя известно, что в зависимости от этого листья могут повреждаться по-разному. Нами это было сделано сознательно, так как мы стремились оценить среднюю поврежденность листьев у разных особей и видов деревьев, но не особенности освоения специализированными филлофагами разных категорий листьев. Помимо этого, приняли во внимание заключение, что средняя поврежденность листьев березы, собранных с аукси- и брахибластов, не отличается от средней поврежденности листьев, собранных только с брахибластов [29].

Нельзя считать безупречным такой методический аспект нашего наблюдения, как сравнение *A. negundo* с таксономически далекими аборигенными деревьями. Таксономическая дистанция – фактор, который может определять различие уровней повреждаемости фитофагами [8, 12]. В частности, низкая повреждаемость *A. negundo* филлофагами может объясняться отсутствием во флоре лесной и лесостепной зон Челябинской области других представителей сем. Sapindaceae. Однако этим же объясняется и выбор в качестве модельных видов *B. pendula* и *S. caprea* – двух обычных листопадных деревьев, обильных в нарушенных и раннесукцессионных лесах региона. Выбор *B. pendula* и *S. caprea* в качестве модельных видов основан, во-первых, на их достаточной экологической близости с *A. negundo*, из-за чего все три вида часто встречаются вместе, в одних и тех же местообитаниях, а, во-вторых, на известности для одного вида (*B. pendula*) фоновых величин повреждения и изъятия площади листьев филлофагами (см. выше). Последнее повысило надежность наших оценок, так как оказалось, что поврежденность листьев *B. pendula* близка к типичному для региона уровню повреждения этого вида.

В целом мы можем уверенно утверждать, что листья *A. negundo* на Южном Урале повреждаются беспозвоночными-филлофагами меньше, чем листья аборигенных деревьев. Особенно мало или полностью отсутствуют у *A. negundo* повреждения минерами и галлообразователями. Этих утверждений, однако, недостаточно для признания гипотезы об отсутствии естественных врагов, справедливой для объяснения инвазии *Acer negundo* в экосистемы южноуральского региона. Наши результаты подтверждают лишь часть закономерностей, необходимых для признания этой гипотезы справедливой. Для ее полного обоснования необходимо оценить, сопровождаются ли установленные разности поврежденности листьев у инвазивного и аборигенных деревьев эффектами для их роста, выживания или размножения. Способность избегать повреждений и способность эффективно восстанавливаться после повреждений могут быть альтернативными чертами, объясняющими успех инвазивных растений [10, 31].

Другие проведенные в отношении *A. negundo* исследования позволяют посмотреть на представленные материалы несколько шире, чем только с позиций взаимодействия “растения–фитофаги”. На Среднем Урале и в Южном Предуралье у *A. negundo* успешно формируется подземный мутуалистический симбиоз – арбускулярная микориза [32, 33], причем в Южном Предуралье [33] микориза формируется так же успешно, как и у аборигенных в этом регионе *Acer platanoides* и *A. tataricum* L. Сравнивая это заключение с заключением о низкой функциональной

активности беспозвоночных-филлофагов, можно сделать вывод о различии способности *A. negundo* взаимодействовать во вторичном ареале с фитофагами и мутуалистами. Листья *A. negundo* мало повреждаются фитофагами, но взаимодействия с мутуалистами успешны, т.е. в отношении *A. negundo* обосновано предположение, что его инвазии благоприятствуют не только отсутствие во вторичном ареале специализированных фитофагов, но и низкая специализированность мутуалистов [3–5]. Следовательно, наши данные подтверждают, что чужеродные растения успешно встраиваются в систему положительных взаимодействий в сообществах-мишенях, избегая при этом отрицательных взаимодействий.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института экологии растений и животных УрО РАН и Южно-Уральского федерального научного центра минералогии и геоэкологии УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Keane R., Crawley M.J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // Trends. Ecol. Evol. 2002. V. 17. № 4. P. 164–170. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02499-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02499-0)
2. Cincotta C.L., Adams J.M., Holzapfel C. Testing the enemy release hypothesis: a comparison of foliar insect herbivory of the exotic Norway maple (*Acer platanoides* L.) and the native sugar maple (*A. saccharum* L.) // Biol. Invasions. 2009. V. 11. № 2. P. 379–388. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9255-9>
3. Liebhold A.M., Brockerhoff E.G., Kalisz S. et al. Biological invasions in forest ecosystems // Biol. Invasions. 2017. V. 19. № 11. P. 3437–3458. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1458-5>
4. Reinhart K.O., Callaway R.M. Soil biota facilitate exotic *Acer* invasions in Europe and North America // Ecol. Appl. 2004. V. 14. № 6. P. 1737–1745. <https://doi.org/10.1890/03-5204>
5. O'Hanlon-Manners D.L., Kotanen P.M. Losses of seeds of temperate trees to soil fungi: effects of habitat and host ecology // Plant Ecol. 2006. V. 187. № 1. P. 49–58. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9132-5>
6. Adams J.M., Fang W., Callaway R.M. et al. A cross-continental test of the enemy release hypothesis: leaf herbivory on *Acer platanoides* (L.) is three times lower in North America than in its native Europe // Biol. Invasions. 2009. V. 11. № 4. P. 1005–1016. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9312-4>
7. Пономарёва Е.А., Бессонова В.П. Структура повреждений листьев вредителями древесных растений в примагистральных лесополосах // Вестн. Алтайского гос. аграрн. ун-та. 2016. № 1 (135). С. 77–82.
8. Kirichenko N., Kenis M. Using a botanical garden to assess factors influencing the colonization of exotic woody plants by phylophagous insects // Oecologia. 2016. V. 182. № 1. P. 243–252. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3645-y>
9. Schultheis E.H., MacGuigan D.J. Competitive ability, not tolerance, may explain success of invasive plants over natives // Biol. Invasions. 2018. V. 20. № 10. P. 2793–2806. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1733-0>
10. Chun Y.J., van Kleunen M., Dawson W. The role of enemy release, tolerance and resistance in plant invasions: linking damage to performance // Ecol. Lett. 2010. V. 13. № 8. P. 937–946. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01498.x>
11. Dostál P., Allan E., Dawson W. et al. Enemy damage of exotic plant species is similar to that of natives and increases with productivity // J. Ecol. 2013. V. 101. № 2. P. 388–399. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12037>
12. Kirichenko N., Péré C., Baranchikov Yu. et al. Do alien plants escape from natural enemies of congeneric residents? Yes but not from all // Biol. Invasions. 2013. V. 15. № 9. P. 2105–2113. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0436-9>
13. Najberek K., Solarz W., Chmura D. Do local enemies attack alien and native *Impatiens* alike? // Acta Soc. Bot. Pol. 2017. V. 86. P. 4. e3562. <https://doi.org/10.5586/asbp.3562>
14. Пономарев В.И., Ильиных А.В., Гниненко Ю.И. и др. Непарный шелкопряд в Зауралье и Западной Сибири. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 319 с.
15. Пономарев В.И., Соколов Г.И., Клобуков Г.И. Динамика плотности зауральской популяции непарного шелкопряда в 2003–2013 гг. // Лесоведение. 2016. № 3. С. 223–235.
16. Справочно-информационный портал “Погода и климат”. <http://www.pogodaiklimat.ru/history/28647.htm> [Электронный ресурс; дата доступа 1.06.2019]
17. Летопись природы. Комплексное экологическое обследование и мониторинг территории Ильменского государственного заповедника (промежуточный отчет за 2018 год). Миасс: Южно-Уральский федеральный научный центр минералогии и геоэкологии УрО РАН, 2019. 108 с.
18. Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Челябинской области за 2018 год и прогноз на 2019 год / Под. ред. Ширяева Л.П. Челябинск: Центр защиты леса Челябинской области, 2019. 132 с.
19. Белов Д.А. Идентификация представителей комплекса минирующих насекомых, развивающихся на растениях рода *Acer*, по наносимым ими повреждениям // Лесной вестн. 2017. Т. 21. № 3. С. 15–48. <https://doi.org/10.18698/2542-1468-2017-3-15-48>
20. Hodkinson I.D., Hughes M.K. Insect herbivory. London: Chapman and Hall Ltd., 1982. 77 p.
21. Баранчиков Ю.Н. Сходство функциональной роли насекомых-филлофагов в лесных биоценозах планеты // II Всесоюзное совещание: общие проблемы биогеоэкологии. М., 1986. С. 252–253.
22. Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 137 с.
23. Schowalter T.D., Hargrove W.W., Crossley D.A., Jr. Herbivory in forested ecosystems // Annu. Rev. Entomol. 1986. V. 31. № 1. P. 177–196.
24. Kozlov M. Losses of birch foliage due to insect herbivory along geographical gradients in Europe: A climate-driv-

- en pattern // *Climatic Change*. 2008. V. 87. № 1–2. P. 107–117.
<https://doi.org/10.1007/s10584-007-9348-y>
25. *Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E.* Impacts of point polluters on terrestrial biota: Comparative analysis of 18 contaminated areas. Springer: Dordrecht, 2009. 466 p.
26. *Kozlov M.V., Filippov B.Yu., Zubrij N.A., Zverev V.* Abrupt changes in invertebrate herbivory on woody plants at the forest-tundra ecotone // *Polar Biol.* 2015. V. 38. № 7. P. 967–974.
<https://doi.org/10.1007/s00300-015-1655-6>
27. *Богачева И.А.* Зависимость численности насекомых-фитофагов от уровня загрязненности лесных биоценозов фтором // *Техногенные элементы и животный организм (полевые наблюдения и эксперимент)*. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. С. 43–47.
28. *Belskaya E.A., Vorobeichik E.L.* Changes in the trophic activity of leaf-eating insects in birch along the pollution gradient near a Middle Ural copper smelter // *Contemp. Probl. Ecol.* 2015. V. 8. № 3. P. 397–404.
<https://doi.org/10.1134/S199542551503004X>
29. *Belskaya E.A.* Dynamics of trophic activity of leaf-eating insects on birch during reduction of emissions from the Middle Ural copper smelter // *Rus. J. Ecol.* 2018. T. 49. № 1. P. 87–92.
<https://doi.org/10.1134/S1067413617060029>
30. *Belskaya E.A., Vorobeichik E.L.* Responses of leaf-eating insects feeding on aspen to emissions from the Middle Ural copper smelter // *Rus. J. Ecol.* 2013. V. 44. № 2. P. 108–117.
<https://doi.org/10.1134/S1067413613020045>
31. *Ashton I.W., Lerdau M.T.* Tolerance to herbivory, and not resistance, may explain differential success of invasive, naturalized, and native North American temperate vines: resistance and tolerance of invasive vines // *Diversity Distrib.* 2008. V. 14. P. 169–178.
<https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00425.x>
32. *Veselkin D.V., Prokina N.E.* Mycorrhiza formation in ash-leaved maple (*Acer negundo* L.) within the urbanization gradient // *Rus. J. Biol. Invasions.* 2016. V. 7. № 2. P. 123–128.
<https://doi.org/10.1134/S2075111716020132>
33. *Veselkin D.V., P'yankov S.V., Safonov M.A., Betekhtina A.A.* The structure of absorbing roots in invasive and native maple species // *Rus. J. Ecol.* 2017. V. 48. № 4. P. 303–310.
<https://doi.org/10.1134/S1067413617040166>