

Міністерство освіти і науки України
Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ГОЛОБОРОДЬКО КИРИЛО КОСТЯНТИНОВИЧ

УДК 591.5:595.782

ДИСЕРТАЦІЯ

ІНВАЗІЙНІ МОЛІ-СТРОКАТКИ (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)
УКРАЇНИ: ЕКОЛОГІЯ, МАСШТАБИ ІНВАЗІЇ

03.00.16 – екологія

03.00.24 – ентомологія

Біологічні науки

Подається на здобуття наукового ступеня доктора наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело _____ К. К. Голобородько

Дніпро – 2021

АНОТАЦІЯ

Голобородько К. К. Інвазійні молі-строкатки (Lepidoptera, Gracillariidae) України: екологія, масштаби інвазії. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальностями 03.00.16 «Екологія» і 03.00.24 «Ентомологія». – Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпро, 2021.

Дисертаційна робота присвячена з'ясуванню біоекологічних особливостей існування та масштабів впливу на дендрофлору України видів-інвайдерів родини Gracillariidae (Lepidoptera). З'ясовано біологічні особливості видів-інвайдерів цієї родини лускокрилих. Визначено масштаби та спрямованість інвазії п'яťох видів Gracillariidae на території України. Виявлені особливості заселення різних екосистем. У роботі показано вплив живлення гусені Gracillariidae на кормові рослини. Виявилось, що у листі кормових рослин встановлено підвищення активності як бензидин-, так і гваякол-пероксидази за умов живлення на ньому гусені інвайдерів. Рівень активності ензиму залежав від віку дерев та екологічних умов, за яких вони зростали. У 10-15-річних дерев під впливом гусені на листочках активність ВРОД підвищувалась на 24,6%, порівняно контролем. Достовірне підвищення активності бензидин-пероксидази виявлено за впливу *Macrosaccus robiniella* (на 60,2%) порівняно з контролем, а порівняно з впливом *Parectopa robiniella* – на 28,6%. Дерево 5-річного віку показало найвищу реакцію на дію *Parectopa robiniella*: в листі, пошкодженому фітофагом, активність ферменту підвищувалась у 3,8 рази, порівняно з контролем. Отримані дані характеризують кількісні та якісні зміни в складі пероксидазної системи у

листі різних вікових груп *R. pseudoacacia* в умовах живлення інвазійних Gracillariidae. Механічне пошкодження листків активує синтез ряду ізопероксидаз, що розширює пристосованість організму дерева до стресових ситуацій. Адаптивною можна вважати тенденцію до зниження рівня вмісту розчинних білків у листі робінії для збереження енергетичних витрат на синтез цих макромолекул. Активні перебудови пероксидазної системи в листі кормових рослин інвайдерів свідчать про участь бензидин-і гваякол-пероксидаз у захисті рослин від впливу гусені Gracillariidae. Перша, ймовірно, бере участь у нейтралізації активних форм кисню за участі пероксиду водню, а друга – в захисті клітинних стінок шляхом їх лігніфікації та суберинізації для запобігання руйнації гусінню. Живлення гусені впливає на функціональний стан кормової рослини, що підтверджується змінами у вмісті розчинних білків. Дослідження показали зменшення вмісту легкорозчинних білків ушкодженого листя. Вміст білка значно знижується в листках, уражених інвайдерами, оскільки рослина знижує швидкість синтезу легкорозчинного білка в умовах біотичного стресу, а весь механізм трансляції зміщений на вироблення білків, пов'язаних із захисною реакцією рослин. Установлено, що гусінь інвазійних Gracillariidae чинить істотний вплив на фотосинтетичний апарат кормових рослин. Цей вплив вдалось чітко визначити методом флуоресценційного аналізу, який був здійснений портативним флуорометром «Флоратест». Живлення гусені *C. ohridella* спричиняє зниження активності фотосинтетичного апарату *A. hippocastanum* незалежно від просторового розташування листків у кроні дерева. У листках *A. hippocastanum* під впливом живлення *C. ohridella* кількість хлорофілу, що не бере участі у фотосинтетичному переносі енергії на реакційні центри, зростає. І навпаки: протягом розвитку лише однієї генерації *C. ohridella* спостерігається постійне зниження квантової ефективності ФС II (пригнічення фотосинтетичної активності). Вже на початку розвитку міни (перший вік гусені *C. ohridella*) на листках

освітленої і затіненої частини крони спостерігалось істотне зниження активності та підвищення коефіцієнта плато, що, у свою чергу свідчить про інгібування фотофізичних і фотохімічних процесів фотосинтезу та скорочення пулу акцепторів електронів у електрон-транспортному ланцюзі. Такі патологічні зміни зумовлено зниженням вмісту активного хлорофілу (складової пігмент-білкових комплексів ФС II) та його деструкцією. Величини ключових параметрів індукції флуоресценції хлорофілу свідчать про істотне інгібування процесів фотосинтезу та порушення злагодженості реакцій циклу Кальвіна. Наслідком пошкодження фотосинтетичного апарату рослин є зниження вмісту пігментів фотосинтезу, оскільки ці метаболічні перетворення визначаються локальними змінами в структурі і функціях хлоропластів. У результаті наших досліджень не було виявлено залежності між параметрами урбоценозів в яких відбувався розвиток мін інвайдерів, та кількістю уражених паразитоїдами личинок. Встановлено лише залежність між кількістю мін інвайдера та ступенем їх ураження паразитоїдами (Hymenoptera). З'ясована відносна стійкість інвазійних Gracillariidae у новому для них середовищі до захворювань. Факт ураження преімагінальних стадій розвитку ентомопатогеном було встановлено лише для *Macrosaccus robiniella*. Уперше для території України встановлено факт зараження гусені інвайдерів грибом *Lecanicillium sp. (Verticillium)*.

Ключові слова: біологічна інвазія, молі-строкатки (Lepidoptera, Gracillariidae), лускокрилі-інвайдери, фітофаги, ферментативна антиоксидантна система захисту рослин.

АННОТАЦИЯ

Голобородько К. К. Инвазионные моли-пестрянки (Lepidoptera, Gracillariidae) Украины: экология, масштабы инвазии. – Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.16 «Экология» и 03.00.24 «Энтомология» – Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепр, 2021.

Диссертационная работа посвящена изучению биоэкологических особенностей существования и масштабов влияния на дендрофлору Украины видов-инвайдеров семейства Gracillariidae (Lepidoptera). Выявлены биологические особенности видов-инвайдеров Gracillariidae на территории Украины. В работе показано влияние питания гусениц Gracillariidae на кормовые растения. Гусеницы видов-инвайдеров влияют на функциональное состояние кормовых растений, что подтверждается изменениями содержания растворимых белков, активности в изоферментном составе бензидиновой пероксидазы на протяжении вегетации растений. Исследование динамики содержания легкорастворимых белков показало снижение их уровня из-за высокой степени повреждения гусеницами листа. Показателем биохимической адаптации растения к питанию гусениц инвазионных молей-пестрянок оказалась перестройка как активности, так и изозимного профиля пероксидазы. Статистически значимые различия установлены для растворимой пероксидазы, активность которой повышалась в среднем в 2,1 раза при высокой степени повреждения гусеницами листа кормовых растений. Высокий уровень поражения листа фитофагом нашел свое отображение в изменениях изозимного профиля бензидин-пероксидазы.

Основной закономерностью при питании гусениц Gracillariidae стало существенное повышение активности наиболее кислых молекулярных форм цитоплазматической пероксидазы в листьях кормовых растений. Полученные результаты демонстрируют активизацию ферментативной антиоксидантной системы защиты растений от повреждающей деятельности гусениц Gracillariidae, что позволяет растению выжить и завершить программу онтогенеза в неблагоприятных условиях. Наиболее значимым для защиты клеток от гусениц является повышение активности гваякол-пероксидазы, что свидетельствует об усилении барьерных свойств клеток. Оказалось, что в листья кормовых растений установлено повышение активности как бензидин-, так и гваякол-пероксидазы во время питания гусениц инвайдеров. Уровень активности энзимов зависел от возраста деревьев и экологических условий, в которых они произрастали. У 10-15 летних деревьев под влиянием гусениц на листочках активность ВРОД увеличивалась на 24,6%, по сравнению с контролем. Достоверное повышение активности бензидин-пероксидазы выявлено в условиях влияния *Macrosaccus robiniella* (на 60,2%) по сравнению с контролем, а по сравнению с влиянием *Parectopa robiniella* – на 28,6%. Дерево 5-летнего возраста показало наивысшую реакцию на влияние *Parectopa robiniella*: в листьях, поврежденных фитофагом, активность ферментов увеличивалась в 3,8 раз, по сравнению с контролем. Полученные данные характеризуют количественные и качественные изменения в составе пероксидазной системы в листьях разных возрастных групп *R. pseudoacacia* в условиях повреждения инвазионными Gracillariidae. Механическое повреждение листьев активирует синтез некоторых изопероксидаз, что расширяет приспособление организма дерева к стрессовой ситуации. Адаптивной можно считать тенденцию к снижению содержания растворимых белков в листьях робинии для сохранения энергетических трат на синтез этих макромолекул. Активная перестройка пероксидазной системы в листьях кормовых растений инвайдеров свидетельствует об участии бензидин- и

гваякол-пероксидаз в защите растений от влияния гусениц Gracillariidae. Первая, вероятно, принимает участие в нейтрализации активных форм кислорода при участии пероксида водорода, а вторая – в защите клеточных стенок путем их лигнификации и суберинизации для предотвращения разрушений гусеницами. Питание гусениц влияет на функциональное состояние кормовых растений, что подтверждается изменениями в составе растворимых белков. Исследования показали уменьшение содержания легкорастворимых белков поврежденных листьев. Содержание белка значительно снижается в листьях, поврежденных инвайдерами, потому что растение снижает скорость синтеза легкорастворимых белков в условиях биотического стресса, а весь механизм трансляции смещен на выделение белков связанных с защитной реакцией растения. Установлено, что гусеницы инвазионных Gracillariidae оказывают существенное влияние на фотосинтетический аппарат кормовых растений. Это влияние удалось четко определить методом флюоресцентного анализа, который был осуществлен портативным флюорометром «Флоротест». Анализ кривых Каутского пораженных и не пораженных листьев показал, что питание минеров семейства Gracillariidae существенно влияет на четыре основных параметра интенсивности флюоресценции хлорофила (ИФХ). Исследования показали, что метод ИФХ позволяет определить общее состояние растения в экспресс режиме при помощи оценки основного процесса жизнедеятельности растений – фотосинтеза. В результате наших исследований не было выявлено зависимости от параметров урбоценоза, в которых происходит развитие мин инвайдеров, и количеством пораженных паразитоидами личинок. Установлена только зависимость между количеством мин инвайдера и степенью их поражения паразитоидами (Hymenoptera). Результаты наших исследований показали относительную устойчивость к заболеваниям инвазионных Gracillariidae в новой для них среде обитания. Мы установили лишь факт заражения преимагинальных стадий энтомопатогеном для *Macrosaccus robiniella*.

Впервые на территории Украины установлен факт заражения гусеницы грибом *Lecanicillium sp.* (*Verticillium*).

Ключевые слова: биологическая инвазия, моли-пестрянки (*Lepidoptera*, *Gracillariidae*), чешуекрылые-инвайдеры, фитофаги, ферментная антиоксидантная система защиты растений.

ANNOTATION

Holoborodko K. K. Invasive leaf-mining moths (Lepidoptera, Gracillariidae) in Ukraine: ecology, degree of invasion. – The manuscript.

A dissertation for the Doctor of Biological Science degree: specialty 03.00.16 «Ecology», 03.00.24 «Entomology». Oles Honchar Dnipro National University. Dnipro, 2021.

The dissertation work is devoted to studying bioecological features of the existence and extent of the Gracillariidae family's invader species (Lepidoptera) on the dendroflora in Ukraine. The biological features of the Gracillariidae invader species on the territory of Ukraine were found. The paper shows the influence of the nutrition of Gracillariidae caterpillars on feeding plants. The caterpillars of invader species affect the functional state of feeding plants, as confirmed by changes in the content of soluble proteins, activity, and isoenzyme composition of benzidine peroxidase during the growing season of plants. Studies of the dynamics of the content of highly soluble proteins showed their decrease due to the high level of leaf damage by caterpillars. An indicator of the biochemical adaptation of the plant to the feeding of the caterpillars of invasive horse chestnut leafminer was the rearrangement of both the activity and the isozyme profile of peroxidase. Statistically significant differences were found for soluble peroxidase, the activity of which increased by an average of 2.1 times with a high degree of leaf damage of feeding plants by caterpillars. The high level of leaf damage by phytophage was reflected in changes in the isozyme profile of benzidine peroxidase. The main regularity in the feeding of Gracillariidae caterpillars was a significant increase in the activity of the most acidic molecular forms of cytoplasmic peroxidase in the leaves of feeding plants. The obtained results demonstrate the activation of the enzymatic antioxidant system of plant protection against the damaging activity of

Gracillariidae caterpillars, which allows the plant to survive and complete the ontogenesis program in unfavorable conditions. The most significant increase in guaiacol peroxidase activity for the protection of cells from caterpillars is an increase in guaiacol peroxidase activity, which indicates an increase in the barrier properties of cells. It turned out that the leaves of feeding plants showed an increase in the activity of both benzidine peroxidase and guaiacol peroxidase during the feeding of invader caterpillars. The level of enzyme activity depended on the age of the trees and the environmental conditions in which they grew. In 10-15-year-old trees, under the influence of caterpillars on leaves, BPOD activity increased by 24.6% compared to the control. A significant increase in the activity of benzidine peroxidase was detected under the influence of *Macrosaccus robiniella* (by 60.2%) compared to the control and compared with the influence of *Parectopa robiniella* by 28.6%. The 5-year-old tree showed the highest response to the *Parectopa robiniella* influence: the enzyme activity increased by 3.8 times compared to the control in the leaves damaged by the phytophage. The data obtained characterize quantitative and qualitative changes in the composition of the peroxidase system in the leaves of different age groups of *R. pseudoacacia* under conditions of damage by invasive Gracillariidae. Mechanical damage of the leaves activates the synthesis of some isoperoxidases, which expands the adaptation of the tree body to a stressful situation. Adaptive can be considered a tendency to reduce the content of soluble proteins in the leaves of Robinia to save energy expenditure on the synthesis of these macromolecules. Active rearrangement of the peroxidase system in the leaves of invader feeding plants indicates the participation of benzidine peroxidase and guaiacol peroxidases in the protection of plants from the influence of Gracillariidae caterpillars. The first probably takes part in the neutralization of reactive oxygen species with the participation of hydrogen peroxide. The second is in protecting cell walls by their lignification and suberization to prevent destruction by caterpillars. The nutrition of caterpillars affects the functional state of feeding plants, which is confirmed by changes in the composition of

soluble proteins. Studies have shown a decrease in the content of highly soluble proteins of damaged leaves. The protein content is significantly reduced in leaves damaged by invaders because the plant reduces the rate of synthesis of easily soluble proteins under biotic stress. The entire translation mechanism is shifted to the release of proteins associated with the plant's protective reaction. It was found that the caterpillars of invasive Gracillariidae have a significant effect on the photosynthetic apparatus of feeding plants. This effect was clearly determined by the fluorescence analysis method carried out with a portable fluorometer, "Florotest." Analysis of the Kautsky curves of affected and non-affected leaves showed that the feeding of miners belonging to the Gracillariidae family significantly affects the four main parameters of the chlorophyll fluorescence intensity (IFC). Studies have shown that the IFC method allowed to determine the general condition of the plant in the instant mode by evaluating photosynthesis as the main process of plant life. As a result of our studies, there was no dependence on the parameters of the urbanocenosis in which the development of the invader mines occurs and on the number of larvae affected by parasitoids. Only the relationship between the number of invader mines and the degree of their damage by parasitoids (Hymenoptera) has been established. The results of our studies have shown a relative resistance to diseases of invasive Gracillariidae in a habitat new for them. We have only established the fact of infection of the preimaginal stages with the entomopathogen for *Macrosaccus robiniella*. For the first time on the territory of Ukraine, the fact of infection of a caterpillar with the fungus *Lecanicillium sp. (Verticillium)* was established.

Key words: biological invasion, leaf-mining moths (Lepidoptera, Gracillariidae), invasive Lepidoptera species, phytophages.

СПИСОК ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

У виданнях, включених до міжнародних наукометричних баз даних

1. **Holoborodko, K.K.**, Marenkov, O.M., Gorban, V.A., Voronkova, Y.S. (2016). The problem of assessing the viability of invasive species in the conditions of the steppe zone of Ukraine . *Vіsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Біол. Екол.* 24(2), 466–472. (Web of Science) (*особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті*).
2. Маренков, О.М., **Голобородько, К.К.**, Воронкова, Ю.С., Нестеренко, О.С. (2017). Вплив іонів цинку та кадмію на масу тіла, плодючість і стан тканин і органів *Procambarus fallax f. virginialis* (Decapoda, Cambaridae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 8 (4), 628–632. (Web of Science) (*особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті*).
3. Voronkova, Y.S., Marenkov, O.M., **Holoborodko, K.K.** (2018). Liver antioxidant system of the Prussian carp and pumpkinseed as response to the environmental change. *Ukrainian Journal of Ecology*. 8 (1), 749-754. (Web of Science) (*особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті*).
4. Shupranova, L.V., **Holoborodko, K.K.**, Seliutina, O.V., Pakhomov, O.Y. (2019). The influence of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) on the activity of the enzymatic antioxidant system of protection of the assimilating organs of *Aesculus hippocastanum* in an urbogenic environment. *Biosyst. Divers.*, 2019, 27(3). 238-243. (Scopus) (*особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка*

фактичного матеріалу, написання статті).

5. Seliutina, O.V., Shupranova, L.V., **Holoborodko, K.K.**, Shulman, M.V., Bobylev, Y.P. (2020). Effect of *Cameraria ohridella* on accumulation of proteins, peroxidase activity and composition in *Aesculus hippocastanum* leaves. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 11 (2), 299-304. (Web of Science) *(особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).*

Статті, які входять до переліку фахових видань України

6. **Голобородько, К.К.**, Рябка, К.О., Зайцева, І.А., Кондратьєва, К.В. (2009). Поширення та сучасний стан каштанової мінуючої молі (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimič, 1986) у м. Дніпропетровськ. *Питання біоіндикації та екології*. 14 (2), 163-168. *(особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).*

7. Афанасьєва, В.О., Ключко, З.Ф., **Голобородько, К.К.**, Жаков, О.В. (2011). Совки (Lepidoptera: Noctuidae) фауни колишньої порожистої частини Дніпра. *Изв. Харьк. энтомол. о-ва*. 19 (2), 55–60. *(особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).*

8. Бидзиля, А.В., Будашкин, Ю.П., **Голобородько, К.К.**, Демьяненко, С.А., Жаков, А.В. (2012). Новые и интересные находки микрочешуекрылых (Lepidoptera) в Украине. *Сообщение 2. Эверсмания*. 33, 23-30. *(особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).*

9. **Голобородько, К.К.**, Махіна, В.О. (2013). Рідкісні та зникаючі види Лускокрилих (Lepidoptera), що охороняються на території НПП «Великий Луг». Вісник Дніпропетровського університету. Серія Біологія, екологія. 21 (2), 89–94. *(особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).*

10. **Голобородько, К.К.**, Пахомов, О.Є., Селютіна, О.В. (2015). Ретроспективний аналіз спалахів чисельності вищих різновусих лускокрилих (Lepidoptera) у штучних лісових насадженнях Дніпропетровської області. Питання біоіндикації та екології. 20 (1), 201-216. *(особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).*

11. Воронкова, Ю.С., **Голобородько, К.К.**, Маренков, О.М., Горбань, В.А. (2016). Проблема дослідження оксидативного стресу у біологічних дослідженнях. Питання біоіндикації та екології. 21 (1-2), С. 222-234. *(особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).*

12. Кавурка, В.В., **Голобородько, К.К.** (2017). Перші результати дослідження листовійок (Lepidoptera, Tortricidae) Національного природного парку «Великий Луг» (Запорізька область). Український ентомологічний журнал. 2 (13), 61-66. *(особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).*

13. Marenkov, O., **Holoborodko, K.**, Voronkova, Y., Gorban, V. (2017). Effect of zinc and cadmium ions on histostructure of antennal glands of marbled crayfish *Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis* (Decapoda). Acta Biol. Univ. Daugavp. 17 (2), 219-224. *(особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу,*

написання статті).

14. Marenkov, O.M., **Holoborodko, K.K.**, Voronkova, Y.S., Kurchenko, V.O. (2017). Parameters of histological adaptation of marbled crayfish *Procambarus fallax f. virginalis* (Decapoda) to the pollution with zinc ions. Problems of bioindications and ecology. 22 (2), 145–153. (особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).

15. Маренков, О.М., **Голобородько, К.К.**, Воронкова, Ю.С., Горбань, В.А. (2017). Особливості гістологічної адаптації мармурових раків *Procambarus fallax f. virginalis* (Decapoda) до різних концентрацій кадмію в умовах модельного експерименту. Екологія та ноосферологія. 28. (3-4), 58-65. (особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).

16. **Голобородько, К.К.**, Русинов, В.І., Селютіна, О.В. (2018). Інвазійні молі-строкатки (Gracillariidae Stainton, 1854) фауни Ботанічного саду Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара. Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. 47, 87-91. (особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).

17. **Holoborodko, K.K.**, Rusynov, V.I., Seliutina, O.V. (2018). Addition to analysis of morphological parameters of mines on two invasive leaf-mining Lepidoptera species ((*Parectopa robiniella* (Clemens, 1863) and *Phyllonorycter robiniella* (Clemens, 1859)) on black locust. Problems of bioindications and ecology 23 (2), 134-141. (особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).

18. Voronkova, Y.S., Voronkova, O.S., Gorban, V.A., **Holoborodko, K.K.** (2018). Oxidative stress, reactive oxygen species, antioxidants: a review. *Ecology and Noospherology*. 29(1), 52–55. (особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).
19. Shupranova, L., **Holoborodko, K.**, Seliutina, O., Pakhomov, O. (2019). Influence of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic on the activity of antioxidant enzymes in horse chestnut leaves (*Aesculus hippocastanum* L.). *Problems of bioindications and ecology* 24 (1), 116-122. (особистий внесок: опрацювання літератури, збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).
20. **Голобородько, К.К.**, Алексєєва, А.А., Селютіна, О.В., Горбань, В.А. (2020). Оцінка впливу каштанової мінуючої молі (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimič, 1986) на процеси фотосинтезу гіркокаштану звичайного (*Aesculus hippocastanum* Linnaeus, 1753). *Ecol. Noospher.*, 31(1), 11–15 (особистий внесок: збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).
21. **Голобородько, К.К.**, Селютіна, О.В., Крайник, Ю.М., Пахомов, О.Є. (2020). Комплекс інвазійних Лускокрилих (Lepidoptera) на території Національного природного парку «Великий Луг». *Український ентомологічний журнал*. 1-2, 11-17. (особистий внесок: збирання та часткова обробка фактичного матеріалу, написання статті).

Нормативний документ

22. Пат. 110498 Україна, МПК А 01 М 1/00 Пастка для комах / Кобець А.С., **Голобородько К.К.**, Пугач А.М., Пахомов О.Є. – № и 201604079; заяв. 14.04.2016; опубл. 10.10.2016, Бюл. № 19.

(особистий внесок: брав участь у розробці та підготовці документації, а також у виробничих дослідях).

23. Пат. 110499 Україна, МПК А 01 М 1/00 Пастка для комах / Кобець А.С., Пугач А.М., **Голобородько К.К.** – № u 201604080; заяв. 14.04.2016; опубл. 10.10.2016, Бюл. № 19. *(особистий внесок: брав участь у розробці та підготовці документації, а також у виробничих дослідях).*

Методичні вказівки та рекомендації

24. **Голобородько К.К.** (2005). Ентомологічне знаряддя та прилади для дослідження безхребетних тварин у польових умовах. Дніпропетровськ: ДНУ, 68 с.

25. **Голобородько К.К.** (2005). Матеріали до вивчення ентомофауни основних типів біогеоценозів Присамар'я Дніпровського. Дніпропетровськ: ДНУ, 32 с.

26. Пахомов О.Є., Гассо В.Я., Булахов В.Л., Бобильов Ю.П., Рева О.А., Пономаренко О.Л., Новицький Р.О., Бригадиренко В.В., **Голобородько К.К.**, Кульбачко Ю.Л. (2007). Посібник до навчальної польової практики із зоології. Дніпропетровськ: РВВ ДНУ, 112 с. *(особистий внесок: проаналізував результати досліджень, підготував та оформив матеріали для методичних вказівок).*

27. Рева О.А., Слинько В.О., **Голобородько К.К.**, Пахомов О.Є. (2015). Навчальний посібник з педагогічної практики для студентів біологів та екологів. Д.: Адверта, 80 с. *(особистий внесок: проаналізував результати досліджень, підготував та оформив матеріали для методичних вказівок).*

Тези і матеріали конференцій

28. Пахомов, О.Є., Гассо, В.Я., **Голобородько, К.К.** (2011). Історія дослідження різноманіття тваринного світу Дніпропетровської області. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали VI Міжнародної наукової конференції. (С. 31–33). Дніпропетровськ. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

29. **Голобородько, К.К.**, Івлюшкіна, О.В. (2012). Сучасний фіто-санітарний стан кленів (Acer) паркових зон м. Дніпропетровськ. Захист рослин: наука, освіта, інновації в умовах глобалізації: Матеріали міжнародної науково-практичної конференції присвяченої 50-річчю заснування факультету захисту рослин (С. 65-66). К. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

30. **Голобородько, К.К.** (2014). Історія досліджень небезпечних для лісового та садово-паркового господарств видів лускокрилих (Lepidoptera) фауни Дніпропетровської області. Рослини та урбанізація. Матеріали четвертої міжнародної науково-практичної конференції (С. 142-144). Дніпропетровськ.

31. Селютіна, О.В., **Голобородько, К.К.** (2014). Сучасний стан каштанової мінуючої молі (*Cameralia ohridella* Deschka & Dimic, 1986) у м. Дніпропетровськ. Ентомологічні читання пам'яті видатного вченого-ентомолога проф. М.П. Дядечка: Матеріали наукової конференції. (С.125). К. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

32. **Голобородько, К.К.**, Пахомов, О.Є., Селютіна, О.В. (2015). Моніторингові дослідження небезпечних для лісового господарства лускокрилих в умовах штучних деревних насаджень Дніпропетровської області. Відновлення біотичного потенціалу агроєкосистем: Матеріали II Міжнародної конференції (С. 129-132.). Дніпропетровськ: Арбуз. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

33. **Holoborodko, K.K.**, Seliutina, O.V., Loza, I.M. (2015). Quarantine species of Lepidoptera in steppe zone of Ukraine: VI International Scientific Agricultural Symposium "Agrosym 2015". (330). Jahorina (Bosnia and Herzegovina). *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

34. **Голобородько, К.К.**, Пахомов, А.Е., Бучнева, К.С., Селютіна, А.В., Махина, В.О. (2015). Современные тренды угроз биоразнообразию зональным экосистемам Степной зоны Украины: Матеріали міжнародної ювілейної конференції, посвященної 80-літтю основания Ереванского ботанического сада. (С.26-29). Ереван: Институт ботаники НАН РА. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

35. **Голобородько, К.К.**, Селютіна, О.В. (2016). Випадок спалаху чисельності Американського білого метелика (*Hyrphantria cunea* Drury, 1773) на території НПП «Великий Луг». Екологічні дослідження лісових біогеоценозів степової зони України: Матеріали міжнародної наукової конференції (С. 16–17). Дніпро. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

36. Горбань, В.А., **Голобородько, К.К.**, Воронкова, Ю.С., Маренков, О.М. (2016). Вектори досліджень інвазійних видів рослин в умовах степової України. Стан і перспективи розробки та впровадження

ресурсоощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур: Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції (С. 217–221). Дніпро. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

37. Селютіна, О.В., Голобородько, К.К. (2016). Фенологічні особливості популяції *Camelaria ohridella* (Deschka & Dimic, 1986) у м. Дніпропетровськ. Рослини та урбанізація: Матеріали п'ятої Міжнародної науково-практичної конференції „Рослини та урбанізація” (С. 148), Дніпропетровськ. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

38. Голобородько, К.К., Селютіна, О.В., Мак, Ю.І., Ляховченко, Б.Б. (2017). Розробка та впровадження сучасної системи фітосанітарного моніторингу полезахисних лісосмуг Дніпропетровської області. Рослини та урбанізація: Матеріали шостої Міжнародної науково-практичної конференції „Рослини та урбанізація” (С. 147-149.), Дніпро. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

39. Holoborodko, K., Marenkov, O., Voronkova, Y., Gorban, V. (2017). Current status of invasive species in the Steppe zone of Ukraine. Book of Abstracts [Elektronski izvor]: VIII International Scientific Agriculture Symposium "Agrosym 2017". (p. 1004), Jahorina. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

40. Holoborodko, K.K., Marenkov, O.M. (2017). The new approach to assessing the potential of adaptive capability of invasive organisms in a new environment. International research and practice conference “Modern methodologies, innovations, and operational experience in the field of biological sciences”: Conference Proceedings. (p. 64-67), Lublin.

(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).

41. **Голобородько, К.К.**, Селютіна, О.В., Злобін С.В. (2018). Моніторинг небезпечних для лісового господарства видів лускокрилих у природному заповіднику «Дніпровсько-Орільський». Рослини та урбанізація: Матеріали сьомої Міжнародної науково-практичної конференції „Рослини та урбанізація” (С. 125-126). Дніпро. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

42. **Голобородько, К.К.**, Горбань, В.А., Воронкова, Ю.С., Єфанов, Р.Є., Дудкіна, К.А. (2018). Розробка та впровадження інноваційної методики оцінки життєздатності та екологічних функцій організмів у новому середовищі. Тези доповіді двонадцятої Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих учених і студентів „Екологічна безпека держави”, присвяченій пам’яті проф. Мовчана Я.І. (С. 139-140). К. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

43. Ivanko, I.A., Karmyzova, L.A., Gorban, V.A., **Holoborodko, K.K.** (2018). Analysis of adventive arboreal species naturalization in Dnipro city (Ukraine, steppe zone). The development of nature sciences: problems and solutions: Conference Proceedings. (p. 20-23.). Brno. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

44. **Holoborodko, K.K.**, Rusinov, V.S., Seliutina, O.V., Aliev T.M. (2019). Complex of invasive leafminer moths (Gracillariidae Stainton, 1854) in fauna of the botanical garden of Oles Honchar Dnipro National University. Рослини та урбанізація: Матеріали восьмої Міжнародної науково-практичної конференції „Рослини та урбанізація” (С. 153). Дніпро.

(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).

45. Nedzvetsky, V., Gasso, V., **Holoborodko, K.**, Loza, I., Seliutina, O., Gasso, I., Yermolenko, S., Hagut, A. (2019). Innovative Approach to Biomonitoring of Toxic Loading on Animals in Native and Artificial Ecosystems. 3RD International Conference „Smart Bio“ (p. 288). Kaunas: Vytautas Magnus University. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

46. **Голобородько, К.К.**, Крайник, Ю.М., Махіна, В.О., Селютіна, О.В. (2019). Інвазійні лускокрилі у фауні НПП «Великий Луг». Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали десятої міжнародної наукової конференції. (С. 45) Дніпро. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

47. **Голобородько, К.К.**, Алексєєва. А.А., Іванько, І.А., Холодов, А.В. (2019). Використання біосенсорів у створенні інноваційної методики визначення фіто-санітарного стану дерев. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали десятої міжнародної наукової конференції. (С. 44). Дніпро. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

48. Русинов, В.І., **Голобородько, К.К.**, Щелокова, М.О. (2019). Досвід досліджень морфологічних параметрів мін двох видів мінерів-інвайдерів (*Paractora robiniella* (Clemens, 1863) та *Phyllonorycter robiniella* (Clemens, 1859)). Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали десятої міжнародної наукової конференції. (С. 26). Дніпро. *(Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).*

49. Пахомов, О.Є., Голобородько, К.К., Гассо, В.Я., Пономаренко, О.Л., Рева, О.А., Бобильов, Ю.П. (2019) Створення концепції управління трансформаціями сучасного біорізноманіття тварин степової зони України в умовах змін клімату. Геоботанічні, ґрунтові та екологічні дослідження лісових біогеоценозів степової зони: історія, сучасність, перспективи: Матеріали міжнар. наук-практ. конф. присвяченої 90-річчю з дня народження чл.-кор. НАНУА.П. Травлєєва. (С. 43-46.). Дніпро. (Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).

50. Голобородько, К.К., Селютіна, О.В., Шупранова, Л.В., Пахомов, О.Є. (2020) Вплив трофічної активності *Cameraria ohridella* Deschka & Dimič на активність пероксидази листя *Aesculus hippocastanum* L. у зелених зонах м. Дніпро Рослини та урбанізація: Матеріали дев'ятої міжнародної науково-практичної конференції „Рослини та урбанізація” (С. 157-159). Дніпро. (Дисертантом проведено дослідження, здійснено аналіз отриманих результатів, підготовлено тези до друку).

ЗМІСТ

ВСТУП.....	28
РОЗДІЛ 1. БІОЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ GRACILLARIIDAE НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ	37
РОЗДІЛ 2. ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ	73
2.1. Географічне положення	73
2.2. Ландшафти і фізико-географічне районування.....	74
2.3. Кліматичні умови та ресурси.....	78
2.4. Поверхневі води та водні ресурси.....	82
2.5. Ґрунтовий покрив.....	84
2.6. Рослинний світ.....	86
2.7. Тваринний світ.....	92
РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	96
3.1. Методи польових досліджень	96
3.2. Методи визначення важких металів у тканинах рослин	102
3.3. Методи морфометричних досліджень	104
3.4. Методи визначення впливу живлення гусені Gracillariidae на біохімічні процеси у тканинах кормових рослин	106
3.5. Методи визначення впливу живлення гусені Gracillariidae на стан фотосинтетичного апарату кормових рослин	107

3.6.	Статистична обробка даних.....	112
РОЗДІЛ 4. МЕХАНІЗМИ ЗАСЕЛЕННЯ ІНВАЗІЙНИМИ ВИДАМИ GRACILLARIIDAE РІЗНИХ ТИПІВ ЕКОСИСТЕМ		
		114
4.1.	Особливості заселення полезахисних лісосмуг.....	116
4.2.	Особливості заселення міських зелених зон	125
4.3.	Вплив важких металів на поширення інвайдерів у міських агломераціях.....	135
РОЗДІЛ 5. ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ ІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ GRACILLARIIDAE ДО НОВИХ УМОВ ІСНУВАННЯ.....		
		143
5.1.	Характеристика морфометричної мінливості всередині популяційної групи одного урбоценозу.....	143
5.2.	Характеристика морфометричної мінливості популяційних груп у різних урбоценозах.....	146
РОЗДІЛ 6. ВПЛИВ ЖИВЛЕННЯ ГУСЕНІ ІНВАЗІЙНИХ GRACILLARIIDAE НА ОСОБЛИВОСТІ БІОХІМІЧНИХ ПРОЦЕСІВ У ЛИСТІ КОРМОВИХ РОСЛИН.....		
		152
6.1.	Вплив гусені на зміну активності і складу пероксидазної системи листя кормових рослин.	159
6.2.	Вплив гусені на вміст легкорозчинних білків в асимілюючих органах кормових рослин.....	176
6.3.	Вплив гусені на особливості біохімічних процесів різних вікових груп кормової рослини.....	178

В РОЗДІЛ 7. ВПЛИВ ЖИВЛЕННЯ ГУСЕНІ ІНВАЗІЙНИХ GRACILLARIIDAE НА ПРОЦЕСИ ФОТОСИНТЕЗУ КОРМОВИХ РОСЛИН.....	182
РОЗДІЛ 8. ВПЛИВ БІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ НА ПОПУЛЯЦІЇ ІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ GRACILLARIIDAE.....	201
8.1. Особливості ураження паразитоїдами	201
8.2. Патогенні організми.....	205
ВИСНОВКИ.....	208
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ.....	212
ДОДАТОК А. Систематичний список таксонів родини Gracillariidae України.....	271
ДОДАТОК Б. Типи ареалів Gracillariidae фауни України.....	278
ДОДАТОК В. Спектр трофічних зв'язків гусені Gracillariidae в Україні	285
ДОДАТОК Г. Середні таксаційні показники деревостанів робінії звичайної Придніпровського Степу України за класами віку.....	292
ДОДАТОК Д. Впровадження результатів дисертаційної роботи в освітній процес Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара.....	294

ДОДАТОК Є. Впровадження результатів дисертаційної
роботи в освітній процес Дніпровського державного
аграрно-економічного університету.....298

ДОДАТОК Е. Впровадження результатів дисертаційної
роботи в науково-виробничий процес природного заповідника
«Дніпровсько-Орільський».....301

ДОДАТОК Ж. Впровадження результатів дисертаційної
роботи в науково-виробничий процес національного
природного парку «Великий Луг».....304

ДОДАТОК З. Впровадження результатів дисертаційної
роботи в науково-виробничий процес Дніпропетровського
обласного управління лісового та мисливського господарства.....307

ВСТУП

За оцінками ФАО та МСОП, щорічно збільшується кількість видів, які під впливом прямої чи опосередкованої дії людини потрапляють у непридатні для себе, нові умови (Šefrová, 2003). Частина цих організмів, пристосувавшись, починає конкурувати із аборигенними видами (Vitousek et al., 1996), втручаючись у сталі екологічні функції різних екосистем (Ivinskis, Rimsaitė, 2008).

Результатом такого проникнення часто можуть бути невіправні екологічні наслідки (Nețoiu, 2006), які призводять до суттєвих біологічних порушень в життєдіяльності цілих екосистем (Lopez-Vaamonde et al., 2010), у результаті чого спричиняються значні економічні збитки різним галузям господарства.

Наразі для європейських країн визначено перелік із 435 видів карантинних організмів (Sanders et al., 2003), які мають різні статуси небезпеки, як екологічної, так і економічної, адже своєю життєдіяльністю щорічно наносять прямі економічні збитки. Коло потенціальних інвазійних видів, які здатні проникнути на територію України, зараз фахівцями оцінюється у 1500 видів.

Порушення у природному функціонуванні екосистем, викликані впливом інвазійних видів, здатні викликати й пряму та опосередковану загрозу безпосередньо здоров'ю людини. На початок ХХІ ст. проблема оцінки ризиків проникнення інвазійних видів та контролю вже існуючих лежить у царині національної безпеки кожної сучасної держави.

Невід'ємною частиною дослідження сучасного біорізноманіття стають питання, пов'язані із з'ясуванням статусу інвазійних видів комах (Alien ..., 2010), їх впливом на місцеві екосистеми, господарство і здоров'я людини (Kirichenko et al., 2018).

Особливого значення такі дослідження набувають при біологічному моніторингу територій природно-заповідного фонду, адже адекватний менеджмент їх біологічних ресурсів є запорукою вдалого функціонування таких об'єктів, що призведе до більш ефективної охорони й подальшого збереження природної спадщини.

У сучасних умовах степової зони України, де зареєстровано понад 286 адвентивних видів рослин (Baranovski et al., 2016), що становить 17 % від регіональної флори, все більшої актуальності набувають дослідження особливостей життєдіяльності інвазійного комплексу комах, провідну роль в якому, за масштабами впливу, відіграють фітофаги.

Традиційно, велику увагу приділено дослідженням економічно небезпечних видів, яким надається статус «карантинних» через відомий вплив на господарство людини. У той час, як майже щорічно реєструються нові види-інвайдери, особливості життєдіяльності яких лишаються не дослідженими (Shupranova et al., 2019).

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.
Матеріали дисертаційної роботи є частиною комплексних наукових досліджень кафедри зоології та екології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара за тематичними планами науково-дослідної роботи: «Визначення статусу та розробка стратегії охорони глобально рідкісних видів тварин водних та навколоводних екосистем в Україні» (№ державної реєстрації 0115U002382, 2015-2017); «Розробка та впровадження інноваційної методики оцінки життєздатності та екологічних функцій інвазійних організмів у новому середовищі» (№ державної реєстрації 0116U008040, 2016-2018); «Концепція управління трансформаціями сучасного біорізноманіття тварин степової зони України в умовах змін клімату» (№ державної реєстрації 0118U003305, 2018-2020); «Концепція інноваційного біомоніторингу токсичного навантаження тварин у природних і штучних екосистемах» (№ державної

реєстрації 0119U100718, 2019-2021); «Критерії оцінювання антропогенної трансформації екосистем за кількісними показниками біологічного різноманіття для оптимізації процедури оцінки впливу на довкілля» (№ державної реєстрації 0120U102289, 2020-2022).

Мета та завдання досліджень. Визначити масштаби інвазії та еколого-біологічні особливості існування на території України інвазійного комплексу видів родини молей-строкаток (*Gracillariidae*).

Для досягнення поставленої мети потрібно було вирішити наступні завдання:

– з'ясувати історію проникнення, хронологію і спрямованість розселення інвазійних видів родини молі-строкатки (*Gracillariidae*) в Україні;

– встановити масштаби інвазії на території України чужорідних видів молей-строкаток;

– дослідити біологічні особливості комплексу видів-інвайдерів *Gracillariidae* в умовах території України;

– оцінити адаптивні можливості до нових умов існування інвазійних *Gracillariidae* на території України;

– визначити особливості трофічних зв'язків інвазійних видів *Gracillariidae* в умовах території України;

– встановити вплив життєдіяльності інвазійних видів *Gracillariidae* на онтогенез кормових рослин;

– дослідити кількісні та якісні зміни в складі пероксидазної системи у листі різних вікових груп кормових рослин видів-інвайдерів *Gracillariidae* під впливом їх живлення;

– оцінити вплив живлення інвазійних видів молей-строкаток на активність та склад бензидинової пероксидази у листках кормових рослин;

- оцінити вплив живлення інвазійних видів молей-строкаток на вміст легкорозчинних білків у листках кормових рослин;
- з'ясувати механізми захисту кормових рослин від стресу, спричиненого життєдіяльністю видів-інвайдерів родини Gracillariidae;
- діагностувати та проаналізувати особливості порушень фотосинтезу нативного хлорофілу у живому листку, під впливом живлення видів-інвайдерів родини Gracillariidae;
- виявити коло паразитоїдів видів-інвайдерів родини Gracillariidae в умовах України;
- виявити особливості захворювань преімагінальних стадій видів-інвайдерів родини Gracillariidae в умовах України.

Об'єкт дослідження – інвазійні види родини молей-строкаток (Gracillariidae) в Україні.

Предмет досліджень – масштаби інвазії та екологічні особливості існування видів-інвайдерів родини молей-строкаток (Gracillariidae) в Україні.

Методи дослідження: ентомологічні обліки та спостереження, біохімічні аналізи різних станів рослинних тканин, біосенсорні методи діагностики порушень фотосинтезу нативного хлорофілу, методи варіаційної статистики, методи регресійного, однофакторного та багатофакторного дисперсійного аналізу.

Наукова новизна одержаних результатів.

Уперше:

- отримані результати, що демонструють таксономічну, фауністичну та зоогеографічну структуру комплексу видів родини молей-строкаток України;

- визначено масштаби інвазії п'ятьох видів *Gracillariidae* на території України;
- з'ясовано біологічні особливості інвазійних видів *Gracillariidae* на території України;
- показано, що живлення гусені *Gracillariidae* впливає на функціональний стан кормових рослин, це підтверджується змінами у вмісті розчинних білків, активності та ізоферментному складі бензидинової пероксидази протягом їх вегетації;
- визначено, що показником біохімічної адаптації рослин до живлення гусені інвазійних молей-строкаток виявилась перебудова як активності, так й ізозимного профілю пероксидази;
- отримані результати демонструють активізацію ферментативної антиоксидантної системи захисту рослин на пошкоджуючу дію гусені *Gracillariidae*, що дозволяє рослині вижити і завершити програму онтогенезу в несприятливих умовах;
- з'ясовано, що найбільш вагомим для захисту клітин кормових рослин від гусені є підвищення активності гваякол-пероксидази, що свідчить про посилення бар'єрних властивостей клітин;
- встановлено, що гусінь інвазійних *Gracillariidae* чинить істотний вплив на фотосинтетичний апарат кормових рослин;
- аналіз кривих Каутського ураженого та не ураженого листків дозволив стверджувати, що живлення мінерів родини *Gracillariidae* істотно впливає на чотири основні параметри інтенсивності флуоресценції хлорофілу;
- виявлено коло паразитоїдів та грибкових хвороб преімагінальних стадій інвазійних видів *Gracillariidae*.

Отримали подальший розвиток:

- уявлення про біологічні інвазії;
- теоретичні уявлення про закономірності фауногенезу штучних лісових насаджень і зелених зон різного призначення;
- уявлення про зв'язок організму з біосистемами популяційного, видового та надвидового рівнів;
- концепція стійкості штучних деревних насаджень.

Практичне значення одержаних результатів. Дисертаційна робота є теоретичною основою для прогнозу вірогідності інвазій нових видів лускокрилих, розробки практичних заходів з організації фіто-санітарного моніторингу природних і штучних лісових екосистем, інших деревних насаджень, впровадження нових технологій захисту рослин та удосконалення менеджменту зелених зон населених територій, здійснення програм зі збереження біорізноманіття міських екосистем.

Наукові результати досліджень використані у «Літописах природи» природного заповідника «Дніпровсько-Орільський», національного природного парку «Великий Луг», регіонального ландшафтного парку «Тилігульський». Наукові результати роботи увійшли до проекту створення національних природних парків «Приорільський» та «Самарський бір».

Матеріали дисертації включено до навчальних планів, робочих програм та курсів лекцій з дисциплін екологічного та ентомологічного спрямування: «Ентомологія», «Ентомофауна України», «Захист рослин», «Біологічні методи захисту рослин», «Зоологія», «Екологія», «Моніторинг довкілля», при підготовці за першим (бакалаврським) та другим (магістерським) рівнями вищої освіти за освітніми програмами 014 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини), 091 Біологія та 101 Екологія

у Дніпровському національному університеті імені Олеся Гончара та інших закладах освіти України.

На кафедрі зоології та екології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара створено довідникову ентомологічну колекцію.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним науковим дослідженням здобувача, яке виконувалось автором протягом 15 років (2006-2021 рр.). Здобувачем особисто визначено мету та завдання роботи, обґрунтовано науковий напрям та програму досліджень, проаналізовано одержані результати. Ідеї, гіпотези та експериментальні дані, що увійшли до дисертаційної роботи, сплановані, виконані та належать особисто дисертанту. Самостійно розроблено наукові положення, проведено лабораторні та науково-виробничі дослідження, патентний пошук, аналіз та інтерпретацію отриманих результатів, опрацювання літературних джерел вітчизняних і зарубіжних авторів, статистичну обробку матеріалів, обґрунтовано основні положення, висновки і пропозиції. Особисто або у співавторстві, за згодою співавторів, підготовлено до опублікування наукові роботи, в яких викладено основний матеріал дисертації. Наукові результати, які виносяться на захист, отримані дисертантом особисто. Автор брав участь у практичному впровадженні розробок дисертаційної роботи.

Апробація результатів дисертації. Основні положення дисертації доповідались, обговорювались та отримали схвалення на Міжнародній конференції «Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах» (Дніпропетровськ, 2011); Міжнародній науково-практичній конференції, присвяченій 50-річчю заснування факультету захисту рослин НУПБ «Захист рослин: наука, освіта, інновації в умовах глобалізації» (Київ, 2012); Міжнародній науково-практичній конференції «Рослини та

урбанізація» (Дніпропетровськ, 2014); Всеукраїнській науковій конференції «Ентомологічні читання пам'яті видатного вченого-ентомолога проф. М.П. Дядечка» (Київ, 2014); Міжнародній конференції «Відновлення біотичного потенціалу агроecosystem» (Дніпропетровськ, 2015); International Scientific Agricultural Symposium «Agrosym 2015» (Jahorina, 2015); Международной юбилейной конференции, посвященной 80-летию основания Ереванского ботанического сада (Ереван, 2015); Міжнародній науковій конференції «Екологічні дослідження лісових біогеоценозів степової зони України» (Дніпро, 2016); Міжнародній науково-практичній конференції «Стан і перспективи розробки та впровадження ресурсощадних, енергозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур» (Дніпро, 2016); Міжнародній науково-практичній конференції «Рослини та урбанізація» (Дніпро, 2016-2020); International Scientific Agriculture Symposium «Agrosym 2017» (Jahorina, 2017); International research and practice conference «Modern methodologies, innovations, and operational experience in the field of biological sciences» (Lublin, 2017); Всеукраїнській науково-практичній конференції молодих учених і студентів «Екологічна безпека держави», присвяченій пам'яті проф. Мовчана Я.І. (Київ, 2018); International Scientific conference «The development of nature sciences: problems and solutions» (Brno, 2018); International Conference „Smart Bio“ (Kaunas, 2019); Міжнародній науковій конференції «Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах» (Дніпро, 2019).

Публікації. Результати дисертаційного дослідження опубліковано у 50 наукових працях, із них 5 – у виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз, 16 – входять до переліку фахових, 23 – матеріали наукових конференцій, 4 – методичні вказівки та рекомендації. Результати роботи захищені 2 патентами України.

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота викладена на 310 сторінках комп'ютерного тексту, ілюстрована 29 таблицями та 37 рисунками і складається зі вступу, огляду літератури, матеріалів та методів, результатів власних досліджень, узагальнення, аналізу та обговорення отриманих результатів досліджень, висновків, списку використаних джерел, додатків. Список використаних джерел літератури включає 450 найменувань, з яких 310 – латиницею.

РОЗДІЛ 1. БІОЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ GRACILLARIIDAE НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ

Молі-строкатки (*Gracillariidae* Stainton, 1854) – велика родина нижчих різновусих лускокрилих (*Lepidoptera: Protoheterocera*), всі представники якої на личинковій стадії є факультативними або облігатними мінерами квіткових рослин.

У результаті молекулярно-філогенетичного дослідження 2017 р. (Kawahara et al. 2017) було виділено 8 підродин (рис. 1.1):

- *Acrocercopinae* Kawahara & Ohshima, 2016;
- *Gracillariinae* Stainton, 1854;
- *Lithocolletinae* Stainton, 1854;
- *Marmarinae* Kawahara & Ohshima, 2016;
- *Oecophyllembiinae* Réal & Balachowsky, 1966;
- *Ornixolinae* Kuznetzov & Baryshnikova, 2001;
- *Parornichinae* Kawahara & Ohshima, 2016;
- *Phyllocnistinae* Herrich-Schäffer, 1857.

На початок 20-х р. XXI ст. описано 98 родів, 1900 видів світової фауни. Мають планетарне поширення, за винятком арктичних регіонів. У Палеарктиці 42 роди із понад 500 видами (Кузнецов, 1981; Кузнецов, Барышнікова, 1998, 2001; Parenti, Varalda, 2002; Каталог..., 2008).

У роботі ми прийняли погляди В. І. Кузнецова та С. В. Барішнікової (2001; Каталог..., 2008) на систему родини та номенклатуру Gracillariidae.

Нашими дослідженнями в Україні встановлено 94 види, що належать до 18 родин (Додаток А). У роботі використано валідні назви родів та видових епітетів із літературних джерел у відповідності до сучасної системи (Bladmineerders..., 2007; Global..., 2010; Fauna..., 2011)

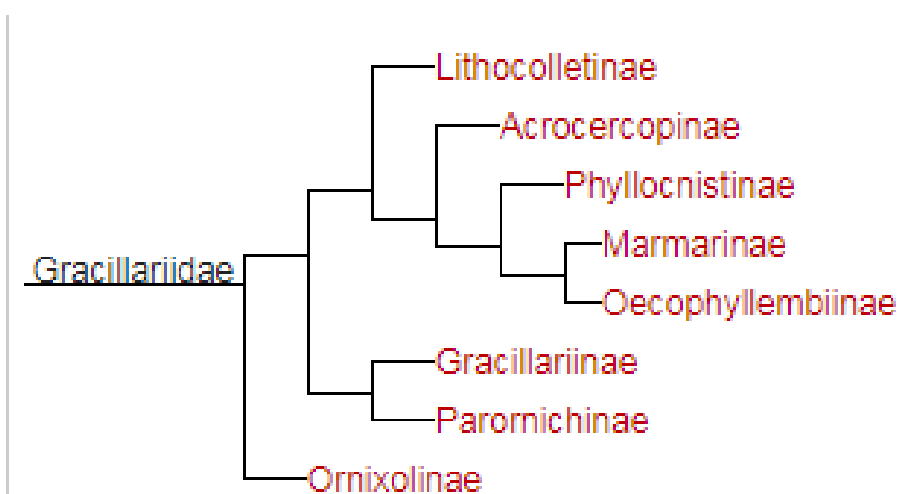


Рис. 1.1. Філогенія родини Gracillariidae (Kawahara et al. 2017)

Знахідки найдавніших зразків, що належать представникам підродина Phyllocnistinae датуються віком у 97 млн. р., знайдені у США (штати Канзас та Небраска) (Labandeira et al. 1994). Відомі також (de Prins, de Prins, 2005) викопні види з еоценових і міоценових покладів. Із території сучасної Європи, з литовського та балтійського бурштину еоценового віку, описані по імаго, два види – *Gracillariites lithuanicus* Kozlov, 1987 та *G. mixtus* Kozlov, 1987 (de Prins, de Prins, 2005).

Імаго дрібного розміру, окремі види середнього, розмах крил знаходиться у межах 4,5 – 21 мм (Кузнецов, Барышнікова, 1998). Голова овальна або округла, гладка або із пучком колосовидних лусочок. Очі

відносно великі, округлі. Вічка відсутні. Вусики ниткоподібні. Губні щупики мають від одного до трьох члеників, часто розходяться у різні боки, загнуті догори, рідше висячі.

Спинка і тегули вкрито щільно прилеглими лусками різної форми, зазвичай забарвлені тотожно загальному фону крилового рисунка. Крила вузькі, ланцетовидні із добре розвиненим рисунком, світлого або блискучого кольору, з чітко виражених білих смужок, плям або шрихів на темному фоні (Кузнецов, 1981). Задні крила ланцетоподібні, однотонні, переважно сірого або кремового кольору. Бахрома сильно розвинена, часто світлого або блискучого забарвлення.

Жилкування крил різноманітне. Дискоїдна комірка переднього крила замкнена, розміром $2/3$ - $3/4$ довжини крила (Кузнецов, 1981). До костального краю переднього крила підходить жилка Sc та 3-5 R, до зовнішнього і дорсального краю – 1-2 Cu. (Кузнецов..., 1981). Жилки A злиті. Жилкування заднього крила сильно редуковане, дискальна комірка вузька, відкрита.

Гусінь факультативні або облігатні мінери квіткових рослин, що мінують листя, рідше молоді пагони та кору дерев, чагарників або трав'янистих рослин (Герасимов, 1952).

Факультативні мінери у ранньому віці створюють ходи у тканинах рослин, а у старшому – переходять до скелетування під зігнутим краєм листка, утворюючи таким чином ковпачки, комірці або трубочки специфічної форми. Переважна більшість видів є постійними мінерами протягом всіх віків гусені. Міни комаподібні, змієвидно-складчасті, складчасті (Герасимов, 1952). Розташована міна залежно від виду з нижнього, рідше верхнього боку листка.

Зоогеографічний аналіз типів ареалів млей-строкаток фауни України (Додаток Б) показав, що 54 % видів мають європейський тип ареалу, 18 % транспалеарктичний, а 12 % євросибірський.

Аналіз поширення комплексу молей-строкаток на території України (Додаток А) показав, що понад 60% видів заселяє рівнинну частину, у той час, як гірські райони Карпат и Кримських гір – до 40 %.

Дослідження розподілу видів за фізико-географічними зонами показало, що більше всього видів (70) зареєстровано у степовій зоні, на другому місці – зона мішаних лісів (61 вид) (рис. 1.2). Менше всього видів зареєстровано у Карпатах. З одного боку, така ситуація може бути пов'язана із особливостями умов існування (в першу чергу, флористичний склад), а з іншого – зі ступенем вивченості окремих регіонів.

За трофічною спеціалізацією (Кузнецов, 1981) більшість видів – вузькі олігофаги або монофаги. Поліфагія трапляється дуже рідко. Переважна більшість трофічно пов'язана із дводольними рослинами, трапляються випадки спеціалізації на голонасінних. Палеарктичні види розвиваються, переважно, на Fagaceae, Rosaceae, Salicaceae, Fabaceae, Betulaceae та Sapindaceae (Додаток В).

Наші дослідження дозволили встановити, що спектр трофічних зв'язків (Додаток В) Gracillariidae фауни України дещо відмінний від узагальненого для Палеарктики. З'ясувалось, що найбільше видів на території України живиться на Rosaceae (19 видів); по 15 видів трофічно пов'язані із Betulaceae та Salicaceae; по 10 видів розвиваються на представниках Fabaceae та Fagaceae. Всього нами було зареєстровано трофічний зв'язок 94 видів Gracillariidae фауни України із представниками 20 родин квіткових рослин.

У ХХ ст. у різних регіонах Європи давали спалахи чисельності, що призводило до збитків у садово-парковому та лісовому господарствах. Окремо слід відзначити інвазійний комплекс видів молей-строкаток, що наносить шкоду інтродукованій дендрофлорі.



Рис. 1.2. Розподіл таксонів родини Gracillariidae на території України.

Серед фауністичного комплексу Gracillariidae, 8 видів мають статус інвазійних на території Європи (табл. 1.1), серед яких в межах України зареєстровано 5 видів:

- *Parectopa robiniella* (Clemens, 1863),
- *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963),
- *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870),
- *Macrosaccus robiniella* (Clemens, 1859),
- *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986.

Таблиця 1.1
Комплекс інвазійних молей-строкаток (Gracillariidae) Європи

Вид	Природний ареал	Рік початку інвазії	Перша знахідка в Європі	Кормова рослина
<i>Phyllonorycter leucographella</i> (Zeller, 1850)	Південно-східна Азія	1850	Італія	Ругасант
<i>Phyllonorycter platani</i> (Staudinger, 1870)*	Не відомо	1870	Італія	Платан
<i>Caloptilia azaleella</i> (Brants, 1913)	Східна Азія	1920	Нідерланди	Рододендрон
<i>Parectopa robiniella</i> (Clemens, 1863)*	Північна Америка	1970	Італія	Робінія
<i>Macrosaccus robiniella</i> (Clemens, 1859)*	Північна Америка	1983	Швейцарія	Робінія
<i>Phyllonorycter issikii</i> (Kumata, 1963)*	Східна Азія	1985	Росія	Тілія
<i>Phyllocnistis citrella</i> (Stainton, 1856)	Азія	1993	Іспанія	Цитрус
<i>Phyllocnistis vitegenella</i> (Clemens, 1859)	Північна Америка	1997	Італія	Вітіс

*види, зареєстровані на території України

За оцінками групи фахівців з інвазійних видів (Invasive Species Specialist Group – ISSG) Світової спілки з консервації (World Conservation Union – IUCN) та Європейської організації із захисту рослин (European

Plant Protection Organisation – EPPO) щорічно збільшується кількість видів, які під впливом прямої чи опосередкованої дії людини потрапляють у невластиві собі, нові умови (Alien..., 2010).

Частина цих організмів, пристосувавшись, починає конкурувати із аборигенними видами, втручаючись у сталі екологічні функції різних екосистем (Vitousek, 1996). Результатом такого проникнення часто можуть бути невіправні екологічні наслідки, які призводять до суттєвих біологічних порушень в життєдіяльності цілих екосистем, у результаті чого спричиняються значні економічні збитки різним галузям господарства (Kirichenko et al., 2018).

Наразі для європейських країн визначено перелік із 435 видів карантинних організмів (Holoborodko et al., 2016), які мають різні статуси небезпеки, як екологічної, так і економічної, адже своєю життєдіяльністю щорічно наносять прямі економічні збитки. Коло потенціальних інвазійних видів, які можуть проникнути на територію України, зараз фахівцями оцінюється у 1500 видів. Порушення в природному функціонуванні екосистем, зумовлені впливом інвазійних видів, здатні викликати й пряму та опосередковану загрозу безпосередньо здоров'ю людини.

Невід'ємною частиною дослідження сучасного біорізноманіття стають питання, пов'язані із з'ясуванням статусу інвазійних видів (Vitousek, 1996; Lopez-Vaamonde et al., 2010; Мешкова та ін., 2014; Голобородько та ін., 2018), їх впливом на місцеві екосистеми, господарство і здоров'я людини (Kirichenko et al., 2018).

Особливого значення такі дослідження набувають при біологічному моніторингу територій природно-заповідного фонду (Голобородько та ін., 2020), адже адекватний менеджмент їх біологічних ресурсів є запорукою вдалого функціонування таких об'єктів, що призведе до більш ефективної охорони й подальшого збереження природної спадщини.

У сучасних умовах степової зони України, де зареєстровано понад 286 адвентивних видів рослин (Baranovski et al., 2016) що становить 17 % від регіональної флори, все більшої актуальності набувають дослідження особливостей життєдіяльності інвазійного комплексу комах, провідну роль в якому, за масштабами впливу, відіграють фітофаги (Lopez-Vaamonde et al., 2003, 2006).

Традиційно, велику увагу приділено дослідженням економічно небезпечних видів, яким надається статус «карантинних» через відомий вплив на господарство людини. У той час, як майже щорічно реєструються нові види-інвайдери, особливості життєдіяльності яких лишаються не дослідженими (Holoborodko et al., 2016).

Історія інвазії адвентивних видів лускокрилих-мінерів на території України нараховує більше 20 років (Акимов и др., 2003; Мешкова, Мікуліна, 2009; Мешкова та ін., 2014; Holoborodko et al., 2016, 2018, 2020). За цей період найбільше занепокоєння викликають чотири види-інвайдери, що належать до родини молей-строкаток (Gracillariidae Stainton, 1854): каштановий мінер (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimić, 1986), японська липова мінуюча міль-строкатка (*Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963), білоакацієва міль-строкатка (*Parectopa robiniella* Clemens, 1863) і білоакацієвий мінер (*Macrosaccus robiniella* Clemens, 1859).

Основною небезпекою, як екологічною, так й економічною, є порушення нормального існування рослин, які уражаються цими видами-інвайдерами, що в окремих випадках призводить навіть до загибелі дерева. У зв'язку зі збільшенням інтенсивності проникнення на територію України та поглибленням впливу життєдіяльності адвентивних видів лускокрилих на місцеві екосистеми та режими господарської діяльності, постала необхідність проведення постійного моніторингу їх популяцій.

Здійснені нами дослідження з урахуванням досвіду спостережень, проведених у сусідніх країнах (Ivinskis, Rimsaite, 2008; Fodor, Hâruta, 2009;

Антюхова, 2010; Ермолаев и др., 2011; Евдошенко, Сауткин, 2012; Сауткин, Евдошенко, 2013; Аникин и др., 2016; Olenici, Duduman, 2016; Dobrosavljević at all., 2018) та на території України (Каштановая ..., 2007; Голобородько та ін., 2009; Мешкова, Мікуліна, 2008, 2009; 2011; 2012; Мікуліна, 2011; Мешкова, Микуліна, 2012; Мешкова, Назаренко, 2012) дозволяють встановити основне коло видів дерев, для яких інвазійний комплекс Gracillariidae становить небезпеку.

Біоекологічна характеристика каштанового мінера (Cameraria ohridella Deschka & Dimic, 1986)

Каштановий мінер – *Cameraria ohridella* Deschka et Dimić, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) – новий чужорідний інвазійний вид для України, для якого характерна наявність достатньої кормової бази, відсутність природних ворогів й висока швидкість розширення ареалу (Акимов и др., 2003; Бабидорич, 2003; Антюхова, 2010).

Перша знахідка була здійснена у 1984 році в Македонії поблизу околиць озера Охрид (Simova-Tosic, Filev, 1985). Надалі, як новий вид він був описаний Г. Дечко і Н. Діміч в 1986 році (Deschka, Dimić, 1986). Однак чи був *C. ohridella* новим видом для регіону, чи він і раніше існував в цьому районі, але був малочисленним і тому не був помічений, поки не почав давати спалахи чисельності, з'ясувати так і не вдалось (Deschka, Dimić, 1986; Голосова, Гниненко, 2008).

Не виключають також можливості, що каштановий мінер існував у віддалених районах країн Балканських гір з природними лісами гіркокаштана звичайного і був випадково занесений в район поблизу Охридського озера (Simova-Tosic, Filev, 1985). Адже, у таких країнах, як Іран, Туреччина та Індія, де природні ліси гіркокаштана ростуть на значних територіях, *C. ohridella* не відомий (Акимов и др., 2003; Гниненко и др., 2004).

На початку 90-х рр. інвайдер почав ширитись Європою. В 1993 році в Угорщину (Szaboky et al., 1997), Словаччину (Milevoj, Masek, 1997) і Чехію (Safrankova, 1996; Skuhravy, 1998), а в 1994 до Німеччини (Kraus, 1996). У 1998 році *C. ohridella* з'явилась в Нідерландах (Stigter et al., 2000; Nieukerken, 2001) та Греції (Skuhravy, 2003; Nikolaos et al., 2006), а в 1999 році – в Бельгії (Prins, Puplesi'ene, 2001), Боснії (Dautbasic, Dimič, 1999), у 2002 році у Франції (Guichard et al., 2002) та Великобританії (Tilbury et al., 2004; Straw et al., 2006), а 2005 в Італії (Lupi, 2005).

Наприкінці ХХ ст. швидкість поширення інвайдера в країнах Європи дуже велика. Експансія територією континенту в перші роки зі швидкістю 50-70 км на годину, а в наступні – до 100 км.

1998 рік можна вважати найбільш імовірним періодом проникнення каштанового мінера в Україну, експансія сталася з Угорщини. (Акимов и др., 2003; Нарольский и др., 2004; Белоусов, 2007).

На час знахідки в Україні *C. ohridella* вже досить широко поширилась в західному регіоні країни в таких областях: Закарпатська, Івано-Франківська, Львівська, Житомирська області, де вже сформувалися осередки з високою чисельністю фітофага (Акимов и др., 2003; Гниненко и др., 2004; Зерова и др., 2007; Нікітенко та ін., 2007; Гугля, Зиненко, 2008).

Інвайдер продовжує швидке розповсюдження по всьому штучному ареалу *A. hippocastanum*. Вид вже зафіксований у 40 країнах Євразії і в даний час почав проникати в азіатську частину Туреччини. У 2016 році його ареал поширився на майже всю Україну. Така ж ситуація має місце й у країн-сусідів Білорусі (Сауткін и др., 2012; Рогинский и др., 2014, 2015), Російській Федерації (Голосова и др., 2003, 2006, 2008;

Селиховкин и др., 2016; Аникин и др., 2019), Литві, Польщі (Dzięgielewska, Kaup, 2007; Jaworski, 2009).

Імаго *C. ohridella* невеликого розміру, довжина тіла становить 4,5-7,1 мм, а розмах крил 6–7,5 мм (рис. 1.3). Тіло зверху покрите металевоблискучими лусочками, а голова червона. Вусики тонкі, довгі, з короткими сегментами, ниткоподібні (Акимов и др., 2006; Рогинский др., 2017). Останні сегменти досягають кінця лускатих крил. Губні щупики тонкі, загнуті вгору, щелепні щупики слабозвинені, хоботок тонкий. Грудна частина мінера сіро-земельного кольору.

Передні крила ланцетоподібні, строкаті, буро-охристі, вершина безладно усипана чорнуватими лусочками, апікальна точка відсутня (Зерова и др., 2007). Поперек крил вигнуті білі базальні лінії, які з зовнішнього боку тонко оточені чорною смужкою, задні крила вохристо-сірі з сріблястим відливом, без малюнка. По периметру крил довга білувато сіра бахрама. Ноги білуваті, на них розташовані чорні плямки (Гниненко и др., 2011).

Головною особливістю розвитку в життєвому циклі каштанового мінера є гіперметаморфоз. У гусениць різний спосіб життя і тип живлення молодших 1-3 та старших 4-5 вікових груп, що відбивається на їх зовнішній морфології (Антюхова, 2007; Мікуліна, 2009).

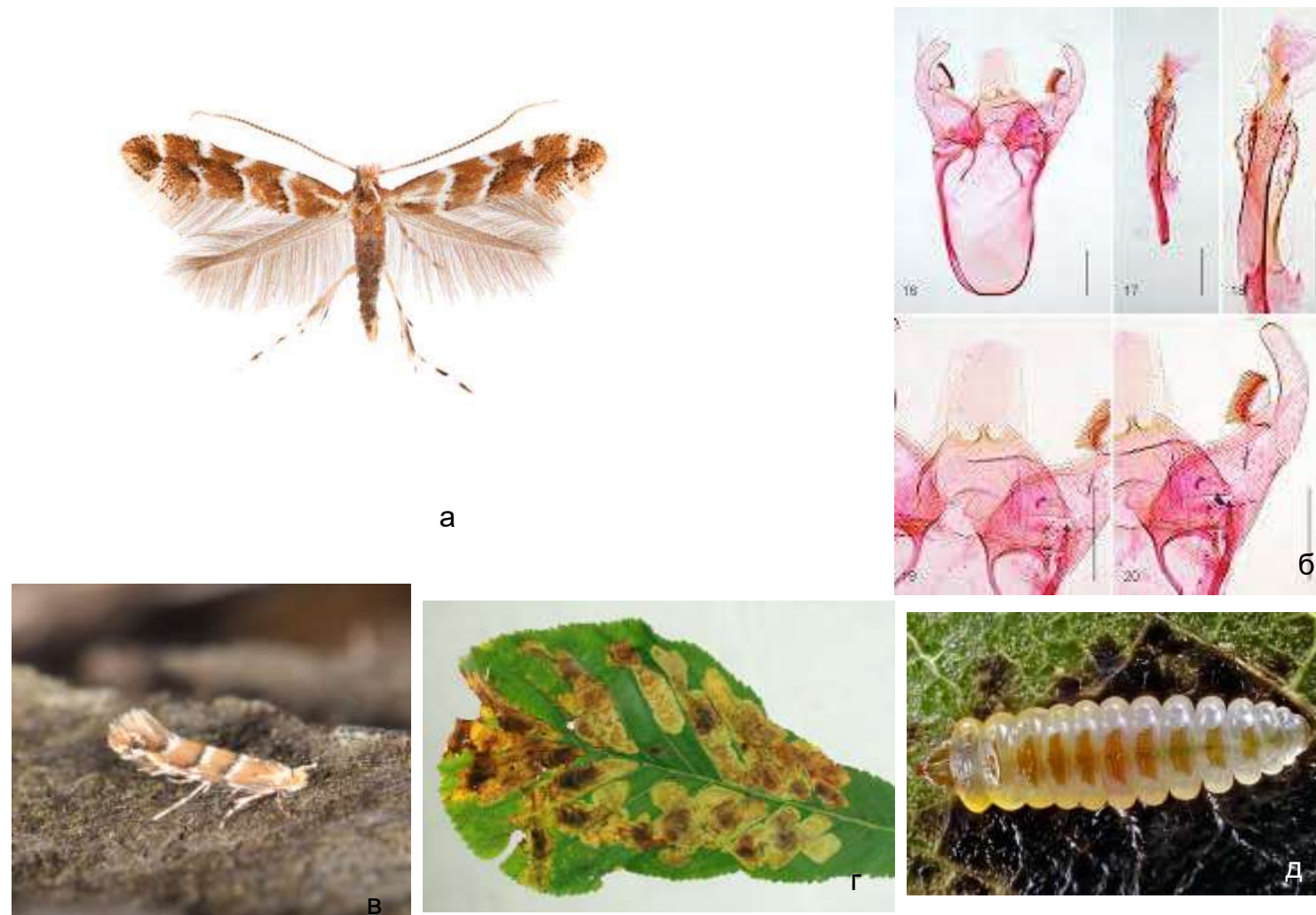


Рис. 1.3. Каштановий мінер (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986) (із використанням матеріалів Straw et al., 2006): а – імаго; б – генітальний апарат самця; в – імаго у природних умовах; г – міни; д – гусінь 5 віку

Гусениця першого віку довжиною 0,8 мм, світло-зелена, напівпрозора. Тіло сплюснене, до заднього кінця сильно звужене. Перший грудний сегмент широкий, приблизно 0,2 мм, інші сегменти грудей менші за розмірами. Головна капсула довжиною 0,1-0,15 мм і шириною 0,11-0,2 мм, золотисто-коричнева, майже прозора (Зерова и др., 2006; Мешкова та ін., 2009; Мищенко, 2014; Рогинский и др., 2016, 2017).

Гусениця другого віку довжиною 2 мм, світло-зелена, напівпрозора, в світлих волосках. Головна капсула довжиною 0,24 мм і шириною 0,25 мм, золотисто-коричнева, майже прозора. Перший грудний сегмент широкий – в середньому 0,3 мм.

Гусениці третього віку довжиною приблизно 3,5 мм, жовтувато-зелені або блідо-жовті. Тіло в рідких та світлих волосках; спинні щетинки на другому – третьому грудному і першому – восьмому сегментах черевця коричневі. Головна капсула довжиною 0,35 мм і шириною 0,40 мм, світло-коричнева, блискуча (Мешкова та ін., 2009; Мищенко, 2014; Рогинский и др., 2016, 2017).

Гусениця четвертої стадії довжиною 4,5 мм, світло-зелена або жовтувато-зелена. Тіло циліндричної форми, після п'ятого сегмента черевця звужене до заднього кінця. Перший сегмент грудей шириною 0,78 мм. Головна капсула такого ж кольору, як і тіло, довжиною 0,35-0,4 мм і шириною 0,45-0,5 мм.

Гусениці п'ятого віку довжиною 4,5-6 мм, зеленувато-сірі. Тіло покривають волоски; спинні щетинки грудей і черевця чорні. Перший сегмент грудей 1,1 мм, найширший – третій сегмент, ширина якого 1,26 мм. Головна капсула коричнева. Гусениці шостого віку довжиною 4,2-5,5 мм. Тіло матове, блідо-зелене або білувато-жовте, в світлих волосках, веретеноподібне. Головна капсула довжиною 0,5 мм і

шириною 0,45 мм. Тіло від блідо-зеленого до блідо-коричневого кольору (Мешкова та ін., 2009; Мищенко, 2014; Рогинский и др., 2016, 2017).

В циклі розвитку *C. ohridella* є додаткова 6 стадія, але вона не живиться, а пряде шовк і плете кокон (Мешкова та ін., 2008; Мищенко и др., 2015). Гусениця досить швидко порушує цілісність покривної тканини асиміляційної поверхні та проникає всередину епідермального шару листків рослин *A. hippocastanum* (Jagiello et al., 2017). На першій-третьій стадії розвитку гусінь каштанового мінера живиться нетвердими компонентами клітини та клітинним соком (Bede et al., 2006), який накопичується у вакуолізованих клітинах епідермісу гіркокаштану звичайного (Трибель, 2008; Рогинский и др., 2016).

Спостереження свідчать про те, що видалення гусені *C. ohridella* з міни призводить до її смерті протягом декількох годин. Це свідчить про те, що личинки *C. ohridella* життєздатні лише в паренхімній тканині листя.

Каштановий мінер поширюється територією різними шляхами. Вважається (Pscorn-Walcher, 1997; Гниненко и др., 2003), що поширенню *C. ohridella* територією сприяють повітряні потоки, що переносять дрібних імаго від вогнищ масового розмноження.

Також мінер поширюється й іншими шляхами: з рослинним посадковим матеріалом, птахами, автомобільним транспортом (трейлерами з вантажем, контейнерами, тарою, багажем залізницями), повітряним, морським і річковим транспортом, як свого часу поширювалися американський білий метелик і колорадський жук (Евдошенко и др., 2012; Аникин и др., 2019;).

Часто можна спостерігати перевезення посадкового матеріалу *A. hippocastanum* у відкритих кузовах машин. Рослини гіркокаштану для об'єктів озеленення закупаються за кордоном, саме в тих країнах, де має місце масове розмноження каштанового мінера (Польща, Німеччина

та ін.) (Гугля, Зиненко, 2008). Навіть осінньо-зимове перевезення рослин без листя може бути джерелом появи *C. ohridella* в нових місцях, адже імаго мінера може зимувати в тріщинах кори на стовбурах дерев *A. hippocastanum*.

Імаго *C. ohridella* можуть бути перевезені не тільки з каштаном, а й з іншими рослинами, на яких вони можуть випадково оселитися для зимівлі. А в період масового льоту імаго можуть опинитися на будь-яких рослинах і транспортних засобах (Гниненко и др., 2003; Голосова и др., 2008).

Походження цього фітофага довгий час залишалось нез'ясованим, адже він не був виявлений в місцях природного зростання роду *Aesculus* ні в Східній Азії, ні в Америці. На основі аналізу 12 ензимів (естераза, амілаза, малатдегідрогеназа, аспартатамінотрансфераза, кисла і основна фосфатази, лейцин амінопептидаза, пероксидаза, ізоцитратдегідрогеназа, алкогольдегідрогеназа, октанолдегідрогеназа) із 7 популяцій *C. ohridella*, зібраних у різних місцях Центральної Європи (Австрія), виявили, що Європейська популяція каштанового мінера гіркокаштана звичайного є генетично гомогенною (Šefrova, Lastuvka, 2001).

На основі RAPD-PCR аналізу і секвенування mtDNA показано, що Європейські популяції мають загального предка (Valade et al., 2009), а генетичне різноманіття виду найбільш велике в місцях його початкового виявлення (Lees et al., 2011). Звідти за невідомою причиною почав розповсюджуватися один його гаплотип, який і сформував сьогоднішній обширний ареал виду (Weryszko-Chmielewska, Haratym, 2011; Štajner et al., 2014).

Цей фітофаг занесений до числа 100 найнебезпечніших інвазійних видів в Європі (Augustin, 2009), а його біологія, екологія, фізіологія та біохімія, шляхи ефективного управління (Augustin et al., 2004, 2005) активно вивчаються (Baraniak et al., 2005; Barta, 2018; Kenis et al., 2007; Голобородько та ін, 2009, 2016; Stygar et al., 2010).

Вплив живлення мінера призводить до зменшення фотосинтетичної поверхні листка рослини, до зміни його кольору, висихання та передчасної часткової або повної дефоліації листя гіркокаштаном (Гниненко и др., 2002, 2003; Гниненко, Раков, 2011; Григорюк та ін., 2004; Григорюк та ін., 2017).

Відомі спроби контролю над розповсюдженням мінера (Kuldová et al., 2007; Sukatova et al., 2011), які, на жаль, виявились недостатньо ефективними (Pavan et al., 2003). Експерименти на фізичних та механічних методах захисту гіркокаштана від ураження *C. ohridella* передбачали збір опалого листя і подрібнення його для знищення зимуючих лялечок (Balder et al., 2003) або компостування підстилки з листя *A. hippocastanum* (Kehrli, Vacher, 2004).

Хімічний метод передбачав системне використання інсектицидів (Jäckel, Balder, 2003), біологічні методи з використанням грибів, нематод (Hendrich et al., 2004) та паразитів (Kenis et al., 2005), також використовуючи статеві феромони. Найбільш ефективним виявився хімічний метод (Augustin, 2005), але для цього дуже важливо встановити правильний момент для застосування інсектициду. Ключовим моментом для вибору інсектициду, який застосовується проти *C. ohridella*, вважається правильне визначення стадії гусені, тому що існуючі препарати є ефективними лише для гусені першого та другого віку.

Тому в останні роки розглядається альтернативний підхід до контролю над розмноженням каштанового мінера (Rämert et al., 2005; Steele et al., 2010) із застосуванням грибних збудників –

ентомопатогенних грибів (Schemmer et al., 2016; Barta, 2018) та природних паразитоїдів. В ряді країн Європи, де *C. ohridella* з'явився раніше, виявлено досить значне число паразитоїдів (26 видів) фітофага (Thuróczy et al., 2002). Але всі ці паразитоїди не є специфічними для даного фітофага і пов'язані, здебільшого, з іншими представниками цієї ж родини.

Проникнення каштанового мінера в нові регіони призводить до того, що в них відсутні паразитичні ентомофаги, здатні його ефективно стримувати (Schemmer et al., 2016). Спеціальні дослідження показали, що I і II генерації *C. ohridella* виявилися зараженими паразитоїдами тільки на 0,2%, III – на 3,2%, IV – на 7,1% (Kuldová, 2007; Steele et al., 2010). Роль кожного з виявлених паразитоїдів в динаміці чисельності мінера вивчена не достатньо. Також залишається не ясною і можливість їх використання як ефективних агентів для біологічного захисту гіркокаштана від пошкоджень (Голосова и др., 2008), що наносять насадженням дерев гусені *C. ohridella*. Стійкість до низьких температур та низька активність паразитоїдів сприяють швидкому поширенню інвайдера.

Біологічні інвазії чужорідних видів на міських об'єктах озеленення можна віднести до екологічних катастроф (Бессонова, 2001). Проникнувши на нову територію зі сприятливими умовами, такі види за відсутності природних ворогів (ентомофагів) швидко збільшують свою чисельність і безперешкодно поширюються міськими насадженнями (Percival et al., 2011). У цілому, для захисту дерев *Aesculus Linnaeus*, 1753 від *C. ohridella* в Європі виділяються значні кошти (Reinhardt et al., 2003; War et al., 2018).

На більшій частині свого інвазійного ареалу каштановий мінер характеризується популяційною щільністю (Рогинский и др., 2014; Журавлёва, 2014; Аникин и др., 2019). Це обумовлює статус не тільки фонового, а й масового виду, що пов'язано з високим рівнем пошкодження кормових рослин (Szaboky et al., 1997; Augustin et al., 2008; Трибель та ін., 2009). Популяції мінера з Балкан і Центральної Європи, в основному, продукують три генерації протягом одного сезону (Dimić et al., 1986; Augustin et al., 2004).

У Центральній Європі імаго першої генерації з'являється в травні, друга в червні і третя – у вересні (Pschorn-Walcher, 1994; Straw et al., 2004). Імаго першої генерації активний близько одного місяця, що синхронізовано з цвітінням гіркокаштана звичайного (Dimić et al., 1986). В Європі каштановий мінер може розвиватися в III-V генераціях з експоненціальним збільшенням чисельності від генерації до генерації (Skuhrahy et al., 1998; Behmer, 2009).

В умовах м. Дніпро за нашими даними (Голобородько та ін., 2009) щорічно реєструється розвиток 4 генерацій. Вихід імаго першої спостерігається в останній декаді квітня, останньої генерації – наприкінці жовтня – початку листопада.

Термін розвитку окремої генерації в умовах міста Дніпро триває від 65 до 110 діб. Це призводить до неконтрольованої інвазії, що проявляється в ураженні більш ніж 70-80% асимілятивної поверхні листової пластинки гіркокаштана звичайного. Продовження такої інвазії протягом 3-4 років знесилюють дерева *A. hippocastanum* та призводять до його загибелі.

Перші дослідження біології й екології *C. ohridella* були ініційовані в 1994 році в Австрії (Pschorn-Walcher, 1994). Імаго каштанового мінера – самки, що не відклали яйця, погано літають і тримаються в межах крони одного дерева (Акимов и др., 2006; Гниненко и др., 2011).

Самиці каштанового мінера відкладають яйця 0,2–0,4 мм на верхній частині листка вздовж жилки (De Prins et al., 2003; Кузьминская и др., 2016). Продуктивність розвитку каштанового мінера достатньо висока – 40-50 яєць на одну самку, за сезон відбувається 3-4 генерації (Лобановський та ін., 2005; Дрозда та ін., 2013).

На одному листку гіркокаштана звичайного можна знайти до 100 яєць (Gilbert et al., 2004). Зародки розвиваються 2–3 тижні з 30% смертністю, що залежить від погодних умов (Pschorn-Walcher, 1994). Мікрокліматичні відмінності між біотопами, а також всередині біотопу суттєво впливають на тривалість фаз сезонного розвитку генерації каштанового мінера, особливо в межах урбанізованих ландшафтів (Бащенко та ін., 2019; Кузнецов и др., 2020).

Відомо (Jagiello, 2019), що самиці комах-фітофагів відкладають яйця на високопродуктивних рослинах, де їхнє потомство має найкращі результати (Valade et al., 2009). Це має велике значення для гусені, оскільки вони повинні житись листом, відібраним самкою-імаго (Villalva, 2003). Але зв'язок між заселенням *C. ohridella* та продуктивністю дерев *A. hippocastanum* вивчений недостатньо (Skuhrahy, 2003; Timus, 2005; Grabenweger et al., 2005).

При вивченні пошкодження тканин листків *A. hippocastanum* та оцінки щільності яєць на інших видах каштана було виявлено, що зв'язок заселення *C. ohridella* тільки на високопродуктивних деревах далеко не завжди ясний.

Імаго каштанового мінера відкладають яйця на листки *A. hippocastanum* та інших видів каштана, де личинки розвиваються погано або не розвиваються зовсім (D'Costa et al., 2013). Продуктивність личинок вимірювалася лише опосередковано ступенем пошкодження листя.

Відмінності в способі життя і живлення гусениці *C. ohridella* на різних стадіях розвитку відображується на формі, забарвленні і розмірі утворених мін, а також на формі і забарвленні екскрементів (Рогинский др., 2017). Ці ознаки широко використовуються для ідентифікації та дозволяють визначати вік гусениць каштанового мінера безпосередньо в польових умовах, що значно полегшує проведення заходів з моніторингу (Timus et al., 2005) цього фітофага.

Основними поживними речовинами в листках гіркокаштана звичайного для гусені є крохмаль і цукроза, що підтверджено високою амілазною активністю, а також активністю мальтази і цукрази (Stygar et al., 2017). Другим важливим класом макромолекул є розчинні білки, здатні впливати, поряд із вуглеводами, на продуктивність комах, у тому числі – на швидкість росту та розмноження (Behmer, 2009; Behmer, Joern, 2008; Roeder, Behmer 2014), толерантність до рослинних токсинів (Deans et al., 2016; Simpson et al., 2002) та до патогенів (Lee et al., 2006; Povey et al., 2009; Ponton et al. 2011).

З четвертого віку гусінь каштанового мінера живиться тканинами листа. Знаходячись в мезофілі, вона поїдає клітини палісадної паренхіми, зменшуючи найбільш фотосинтетично активну листову тканину, оминаючи частину лопаті листка, яка багата на таніни (Thalman et al., 2003; Weryszko-Chmielewska, Haratym, 2011).

На цій стадії гусениця утворює більш просторі і глибокі міни. Тіло гусениці 4-5-го віків набуває циліндричної форми, з добре розвиненими ротовими органами. Тривалість розвитку стадії лялечки окремої генерації становить 7-14 діб влітку і до 6 місяців в період зимівлі (Villalva et al., 2003; Timus et al., 2005; Рогинский и др., 2016).

Ступінь ураження *A. hippocastanum* мінами *C. ohridella* окремих дерев залежить від віку та розміру популяції каштанового мінера. При сприятливих для шкідника умовах (високій температурі та достатній вологості) вже наприкінці першої генерації чисельність *C. ohridella* може досягти максимуму. В такому випадку вся крона може бути повністю заселена мінером при щільності до декількох сотень мін на лист дерева гіркокаштана.

При вивченні впливу мікрокліматичних умов оточуючого середовища й опалого листя на інвазію *C. ohridella* було встановлено, що саме мікрокліматичні особливості середовища (Tarwacki et al., 2012) найбільше впливають на стан популяції каштанового мінеру (Girardoz et al., 2007). В більш посушливих і загазованих умовах рослини гіркокаштану звичайного є більш пошкодженими (Jagillo et al., 2019).

Біоекологічна характеристика японської липової мінуючої молі-строкатки (Phyllonorycter issikii (Kumata, 1963))

Японська липова мінуюча міль-строкатка вперше була знайдена у 1932 р., в м. Уссурійську, але ці екземпляри були хибно ідентифіковані (Ермолаев, Рублева, 2017). Науковий опис було зроблено японським ентомологом Тосіо Куматой за матеріалами, зібраними на японських островах Хоккайдо, Хонсю та Кюсю (Kumata, 1963). Видова назва надана на честь японського лепідоптеролога Сюті Іссікі (Kumata, 1963).

Спочатку вид знаходився у роді *Lithocolletis*, після визнання його синонімічним роду *Phyllonorycter* (Kumata, 1973; de Prins, Kawahara, 2012) японська липова мінуюча міль-строкатка отримала свою сучасну назву *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963).

Як і всі представники Gracillariidae, імаго дрібних розмірів, розмах крил 7-7,5 мм (рис. 1.4). Протягом сезону утворює дві морфологічно відмінні форми – літню та осінню.

У літньої форми вся передня частина голови, включно із щупиками та вусиками, білого кольору (Kumata, 1963). На голові міститься пучок золотистих волосків. Груді також золотистого кольору. Загальне забарвлення ніг – біле. Передні стегна та гомілки на внутрішньому боці чорні. Ззовні серединні гомілки із косими чорними рисками. Середні та задні лапки – у чорних кільцях. Передні крила ланцетовидні, золотисті із білими плямами.

В осінньої форми пучок волосків на голові чорного кольору з окремими білими лусками (Kumata, 1963). Трапляються особини із повністю білим пучком волосків. Груді – темно-коричневі. Передні крила сірого забарвлення.

Вальви в самців асиметричні, ліва майже у чотири рази вужча за праву (Kumata, 1963). В правій вальві на вершині знаходяться шипуваті щетинки.

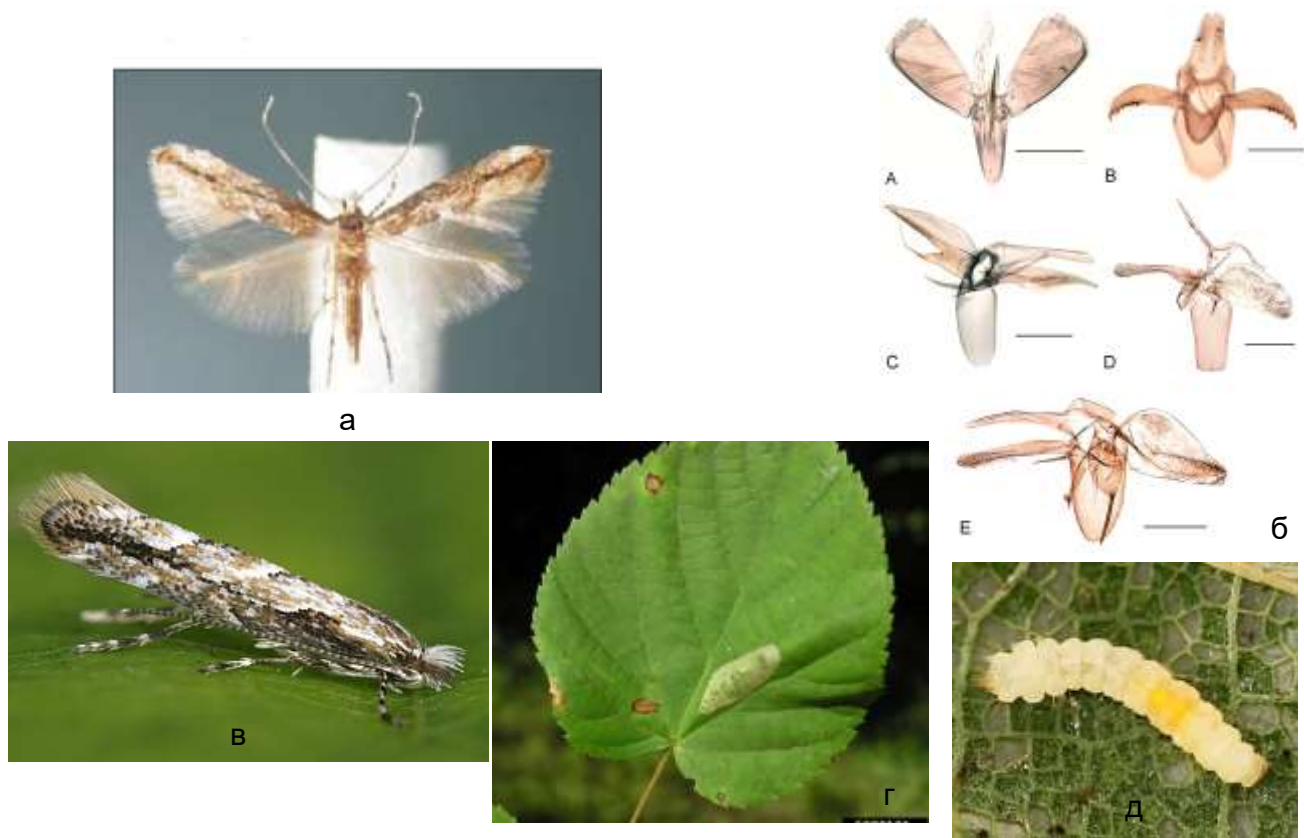


Рис. 1.4. Японська липова мінуюча міль-строкатка (*Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)) (із використанням матеріалів Šefrová, 2002 та Кириченко, 2013): а – імаго; б – генітальний апарат самця; в – імаго у природних умовах; г – міни; д – гусінь 5 віку.

на її внутрішньому боці містяться тонкі щетинки. Едеагус тонкий, його довжина в європейських популяціях значно більша, ніж в азіатських (Kirichenko et al., 2017).

На стерніті сьомого сегменту черевця самиці розташований специфічний виріст (Мищенко, 2014).

У Європі японська липова мінуюча міль-строкатка з'явилась, вірогідно, у період з 1980 по 1984 рр. (Ермолаев, Рублёва, 2017). Перше достовірне згадування датується 1985 р., коли інвайдер був зареєстрований одразу в декількох паркових зонах м. Москва (Ермолаев, 2014). У наступні 5 років, вид зафіксовано по всій Московській області і у сусідній Воронежській (Ермолаев, Рублёва, 2017). У наступні 15 років ареал стрімко почав розширюватись, у цей період інвайдер вже реєструвався на території Бельгії (Wullaert, 2012).

У 2011 р. площа європейської частини нового ареалу оцінювалась у 4,086 км² (Ермолаев, Рублёва, 2017). У Сибіру вид зареєстровано пізніше. Лише у 2006 р. в м. Тюмень (Ермолаев, Рублёва, 2017). За наступне десятиліття поширився майже всією площею півдня Сибіру (Кириченко, 2013).

Середня швидкість розширення ареалу оцінена (Ермолаев, Рублёва, 2017) приблизно в 42,2 км на рік. Причинами інвазії до європейської частини нового ареалу вважається (Ермолаев, Рублёва, 2017) прибуття із саджанцями далекосхідних видів лип або проникнення за рахунок транзитних перевезень.

У результаті молекулярно-генетичного аналізу виявлено 31 гаплотип в усьому ареалі японської липової мінуючої молі-строкатки, з них 23 знайдено у європейській частині а 10 – в азіатській (Kirichenko et al., 2017). Два гаплотипи траплялись протягом всього нового ареалу.

Аналіз зразків методом ДНК-штрихкодування показали наявність на території Далекого Сходу ще одного виду молей-строкаток, який

живиться також на липі, але зовні зовсім не відрізняється від *P. issikii* (Kirichenko et al., 2017). Яйця самиці відкладають по одному на листки кормової рослини. Вони овальної форми. Розмір – від 0,23 до 0,37 мм (Šefrová, 2002).

Гусінь розвивається протягом п'яти віків, кожен з яких закінчується линькою (Šefrová, 2002). Зазвичай, таким чином можна чітко визначити вік гусені (за розмірами). На кремастері лялечок розташовано два шипики, кінці яких витягнуті назовні (Кириченко, 2013).

Гусінь інвайдера – постійний мінер. Одразу після виходу з яйця, занурюються до м'яких тканин листка, де перебувають до заляльковування, за рахунок живлення, утворюється порожнина, яка ззовні має вигляд світлої плями. Міни знаходяться з нижнього боку листка. На одному листку, залежно від регіону, може знаходитись від 4 до 26 мін (Wullaert, 2012).

Через значні економічні збитки, особливо на півночі нового ареалу, трофічні зв'язки мінера добре досліджено. У природному ареалі (Японські острови) живиться на трьох видах лип – *T. japonica*, *T. kiusiana* та *T. maximowicziana* (Kumata, 1963). На півдні Далекого Сходу додаються ще два – *T. amurensis* та *T. mandshurica*.

В Європі живлення інвайдера зареєстровано на восьми видах лип: *T. americana*, *T. cordata*, *T. mandshurica*, *T. mongolica*, *T. platyphyllos*, *T. taquetii*, *T. tomentosa* та *T. tuan* (Kirichenko et al., 2017). Живлення також зареєстровано на 2 гібридах – *Tilia* × *euchlora* та *Tilia* × *europa*.

За умов високого ступеня заселення може спостерігатись негативний вплив на кормову породу. Наприклад, фіксується передчасна дефоліація, а в окремих випадках – навіть зменшення радіального приросту деревини, зменшення нектароносною здатності (Кириченко, 2013).

Дослідженнями підтверджено (Ермолаев, 2016), що самиці серед різних видів лип обирають для відкладання яєць ті, в яких з нижнього боку

не опушені листки. Цей факт істотно впливає на заселення окремих видів та гібридів *Tilia*.

На європейській території Палеарктики реєструється значно більше заселення місцевих видів лип, ніж інтродукованих з регіонів природного ареалу інвайдера (Ермолаєв, 2016).

Багаторічні спостереження (Wullaert, 2012) виявили, що в новому ареалі в японської липової мінуючої молі-строкатки немає прямих конкурентів за ресурси живлення. З 13 видів комах-мінерів, які в європейській частині Палеарктики мінують листя *Tilia*, лише *Stigmella tiliae* (Frey, 1856) та *Parna tenella* (Klug, 1816) являються її монофагами, але вони доволі малочисельні (Ермолаєв, Рублєва, 2017).

Термін розвитку сильно залежать від кліматичних показників регіону нового ареалу. Але скрізь розвиток відбувається у двох генераціях. Імаго першої генерації з'являється з червня по липень. Для розвитку цієї генерації необхідна сума ефективних температур у діапазоні 620-630 °С (Ермолаєв, 2014). Друга генерація розвивається із серпня по вересень (на півдні нового ареалу – частково у першій декаді жовтня). На півночі нового ареалу (переважно у Сибіру), за несприятливих погодних умов, друга генерація не встигає закінчити розвиток (Ермолаєв, 2014).

Зимує японська липова мінуюча моль-строкатка на стадії імаго. Для цього метелики ховаються під кору дерев, в інші природні схованки. Літ після зимівлі майже співпадає із набуханням бруньок в липи. Залежно від регіону, це спостерігається з кінця квітня по початок травня (переважно, коли повітря прогрівається до 10°C). У цей же період відбувається парування (Wullaert, 2012; Ермолаєв, 2014; Ермолаєв, Рублєва, 2017).

Імаго активні у сутінки. Самиці першої генерації здатні відкласти від 10 до 60 яєць (Šefrová, 2002). Плодючість самиць другої генерації коливається від 7 до 36 шт (Šefrová, 2002). Яйця відкладають по одному на нижній бік листка. Розвиток яйця в умовах центральної Європи (Šefrová,

2002) триває від 4 до 8 діб, на півночі європейської частини РФ – до 14 (Ермолаєв, 2014).

Після виходу з яйця гусінь перших трьох віків живиться клітинним соком, наступні віки – паренхімою листка (Šefrová, 2002; Wullaert, 2012).

Прийнято виділяти два етапи формування міни. На першому створюється змієподібна міна, яка в подальшому при збільшенні розміру перетворюється на плямоподібну (Ермолаєв, 2014).

Гусінь завершує розвиток за 13-40 діб, після чого заляльковується, у природних умовах ця стадія триває до 15 діб (Šefrová, 2002).

Заселення листків у межах дерева нерівномірне. Найбільш масово заселяються листя нижньої і зовнішньої частин крони. Щільність мін зменшується із висотою й в глибину до стовбура. Є дослідження, що засвідчують залежність щільності мін від антропогенного навантаження території, де знаходиться дерево (Ермолаєв, Сидорова, 2012).

За умов різного ступеню заселення, змінюється співвідношення кольорових форм імаго. Наприклад, при низькій щільності населення спостерігається переважно більш плодюча, темна форма, й навпаки: при підвищенні щільності заселення збільшується відсоток світлої форми (Ермолаєв, Ижболдина, 2012).

Біоекологічна характеристика білоакацієвої молі-строкатки (Parectopa robiniella Clemens, 1863)

Білоакацієва міль-строкатка була завезена до Європи із посадковим матеріалом робінії звичайної (Mihajlović et al., 1994). Перші реєстрації цього інвайдера зроблено у 1970 р. в м. Мілан (Італія) (Whitebread, 1989). Із того часу починається поступове розширення нового ареалу.

У 1983 р. інвайдера зафіксовано в Хорватії, у цьому ж році – в Угорщині (Martinez, Chambon, 1987; Seprös, 1988). У 1989 р. знайдений у Чехії, а в 1991 р. – вже в 11-х регіонах в Словаччині (Sefrova, Skuhra, 2000). Аналіз пересування цього мінера новим ареалом у центральній

Європі показав рух у напрямку захід-схід із швидкістю приблизно 35 км/рік, а з півдня на північ – 30 км/рік (Гниненко, Раков, 2011).

На початку ХХІ ст. білоакацієва міль-строкатка повністю поширилась штучним ареалом кормової рослини, й наразі зареєстрована майже в усіх європейських країнах (Lakatos et al., 2006; Nețoiu, Tomescu, 2006).

У 2003 р. вид вперше було виявлено на території України (Антюхова, 2010; Мешкова, Мікуліна, 2011; Голобородько та ін., 2018). Вважається (Lopez-Vaamonde, 2010), що вектор поширення проходив по європейським низовинам. Тобто, із великою ймовірністю, можна стверджувати, що цей вид потрапив до України із сусідньої Угорщини.

У 2010 р. вперше зареєстрований на території Російської Федерації (Гниненко и др., 2011) в Краснодарському краї. Протягом перших 5-ти років інвазія на території Росії охопила всю її європейську частину, де культивується робінія звичайна (Гниненко, Раков, 2011).

Імаго дрібні, розмах крил становить від 5 до 6,5 мм (рис. 1.5). Верхні крила коричневі, рідше – коричнево-сірі. На крилах, зазвичай, 8 косих білих смужок. Нижні крила бахромчасті, на тон світліші від верхніх. Ноги коричнево-білі, мають кільчастий рисунок.

Гусінь жовтувата або зелено-жовтувата, майже прозора, завдяки чому часто чітко проглядається кишечник.

Одразу після виходу з яйця гусінь прогризає кутикулу листка, занурюючись до паренхіми із верхнього боку листка. Міни гусені перших віків переважно розташовані поблизу жилки. Міни знаходяться виключно на верхньому боці листка робінії й мають вигляд неправильної форми світлої плями з нерівними краями. За високої щільності заселення, на одному листку може бути до 10 мін.

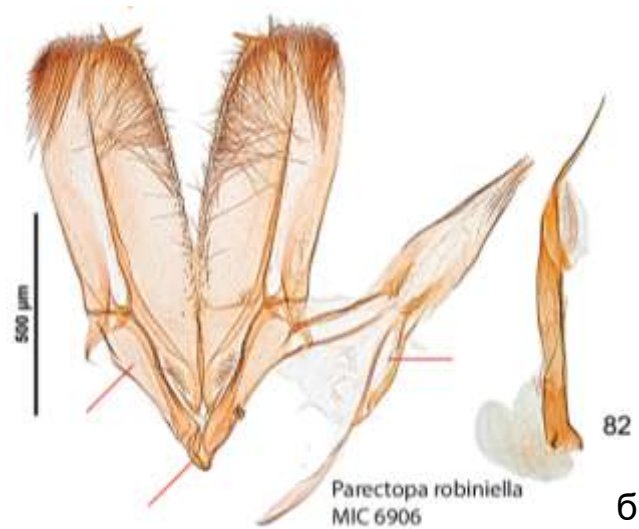


Рис. 1.5. Білоакацієва міль-строкатка (*Parectopa robiniella* Clemens, 1863) (із використанням матеріалів Šefrová, 2002 та Кириченко, 2013): а – імаго; б – генітальний апарат самця; в – імаго у природних умовах; г – міни; д – гусінь 5 віку

Розвиток на території Європи відбувається залежно від регіону в двох (Martinez, Chambon, 1987) або у трьох генераціях (Антюхова, 2010). В обох випадках відбувається накладання термінів розвитку генерацій (Csoka, 2003). Тривалість розвитку однієї генерації в умовах Придністров'я триває до 50 діб (Антюхова, 2010).

Початок льоту імаго збігається із цвітінням робінії звичайної. Наші дані підтверджуються дослідженнями вчених із сусідніх країн (Nețoiu, Tomescu, 2006; Антюхова, 2010; Гниненко и др., 2011). Вихід імаго з лялечок, за нашими спостереженнями, починається при настанні стійкого температурного режиму у 20 °С.

Як і більшість молей-строкаток, *P. robiniella* є монофагом. Живлення в межах України відомо лише на робінії звичайній. Перевагу віддає молодим мононасадженням (Turcani et al., 2001). Щільне заселення може призвести до пожовтіння листків та навіть передчасної дефоліації. Деякі автори відмічають, що ушкоджені дерева скорочують період цвітіння, що призводить до зниження рівня нектароносності (Melika et al., 2006).

Біоекологічна характеристика білоакацієвого мінера (Macrosaccus robiniella Clemens, 1859)

M. robiniella, який раніше відносили до роду Phyllonorycter Hübner, [1822], інвазійний для Європи вид, батьківщиною якого є Північна Америка (Davis, De Prins 2011).

Білоакацієвий мінер на території Європи був вперше зареєстрований у 1983 р. (Csóka, 2003) на території Швейцарії. Потрапив, як вважається (Seljak, 1995), із садівним матеріалом. Протягом наступних 20 років (Csóka, 2003), всю територію Європи інвайдер заселив по штучному ареалу кормової рослини – робінії звичайної. Зараз вид відомий на території 23 європейських країн (De Prins, De Prins 2018).

Вважається (Kirichenko et al., 2019), що на території Європи поширився самостійно, у тому числі – за рахунок пасивного вітрового розсіювання, оскільки кормова рослина у багатьох європейських країнах насаджена по узбіччях доріг. Зимує на стадії імаго, отже транспортування у опалому листі неможливе (Šefrová 2003; Lees 2010).

Імовірно, на початку ХХ ст. білоакацієвий мінер з території Угорщини або Румунії потрапив до України. На території нашої держави вже із 2010-х рр. відомий в усіх географічних зонах. Приблизно у цей час (Гниненко, 2002) з території України мінер поширився європейською територією Російської Федерації.

Імаго дрібних розмірів, розмах крил від 6 до 6,5 мм. Забарвлення передніх крил строкате (рис. 1.6), утворене поєднанням плямочок золотистого, оранжевого, жовтого та сірого кольорів, облямованих смужками коричневого та темно-сірого кольору. На верхньому куті передніх крил міститься пляма чорного кольору, облямована жовтим полем. Задні крила вузькі, від сірого до коричневого забарвлення, з великою бахромкою по краях.

Лялечка коричневого кольору. Після виходу імаго, ляльковий екзувій, зазвичай, лишається наполовину стирчати з міни. Міни білого кольору, розташовані із нижнього боку листка, при високій щільності навіть на одному простому листку їх може бути три.

На території Європи, залежно від регіону, дає дві а у центральних і південних регіонах – три генерації на рік (Гниненко, 2002; Антюхова, 2010). Розвиток кожної триває від 5 до 7 тижнів (Fauna..., 2013).

Зимують імаго у тріщинах кори та в інших природних схованках.

Яйця відкладають по одному, на нижній бік листка. Гусінь перших трьох віків живиться клітинами епідерміса листка. Гусінь 4-5 віків переходить до живлення мезофільними тканинами.

Цей вид-інвайдер є монофагам робінії звичайної.

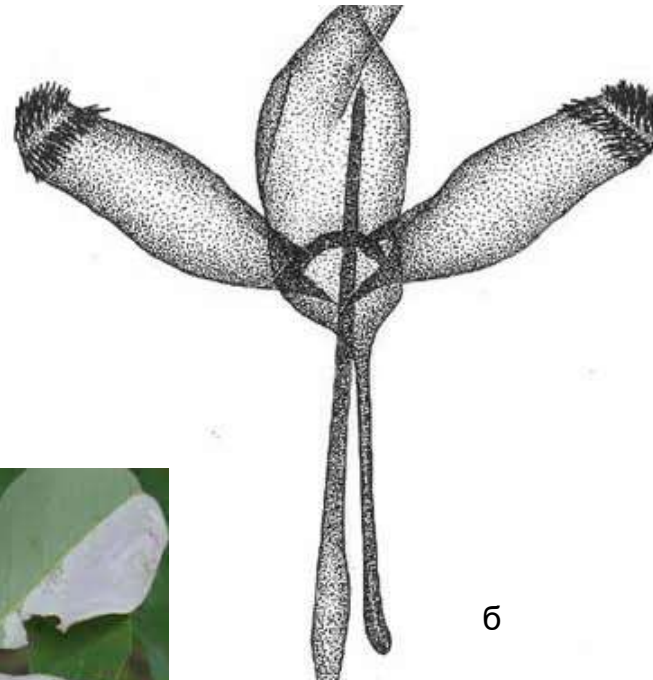


Рис.1.6. Білоакацієвий мінер (*Macrosaccus robiniella* Clemens, 1859) (із використанням матеріалів Csoka, 2003.):
а – імаго; б – генітальний апарат самця; в – імаго у природних умовах; г – міни; д – гусінь 5 віку.

У більшості випадків міни білоакацієвого мінера розташовано на нижньому боці листочка робінії, ніколи не переривають його центральної жилки. На одному простому листочку може знаходитись від однієї до трьох мін, у кожній по одній личинці, але на останньому віці гусені міни можуть зливатись, тоді у загальній камері може розвиватись декілька личинок.

На останньому віці личинки верхня ділянка листкової пластинки з часом втрачає зелений колір, за формою й топологією починає відповідати міні, що знаходиться з нижнього боку листка (Сауткин, Синчук, 2014). Одночасно з цим, внаслідок всихання нижнього епідермісу міни, відбувається поступове витягування листка, у результаті чого він набуває випуклої форми.

Високий рівень ушкодження листкових пластинок мінами може призвести до передчасної дефоліації влітку (Csóka 2001). Враховуючи, що робінія звичайна вважається цінною деревною породою та важливим нектароносом (Csóka et al. 2009), зміни її фіто-санітарного стану викликають підвищене занепокоєння (Csóka 2001), адже життєдіяльність *M. robiniella* може викликати хронічну передчасну дефоліацію, що впливатиме не лише на естетичний вигляд, а й на продуктивність дерева (Kirichenko et al., 2019).

З іншого боку, життєдіяльність *M. robiniella* можна розглядати як чинник регуляції активного росту самої робінії, адже у багатьох європейських країнах вона має статус адвентивного виду, через активний приріст та вплив на хімічний склад ґрунту (Lees 2010).

Відомо (Csóka et al. 2009), що преімагінальні стадії цього інвайдера на території Європи уражаються майже 30 видами паразитоїдів. Причому їх вплив в окремих випадках може мати значні наслідки для популяції (Stojanovic, Markovic, 2005). Наприклад, на півночі Італії, в окремі роки, спостерігається до 60% зараження гусені паразитоїдами (Gibogini et al. 1996). Однак, всі види паразитоїдів, відомих на території Європи, для

M. robiniella є універсальними й широко пов'язаними із місцевими видами Gracillariidae (Csóka et al., 2009).

Біоекологічна характеристика платанової молі-строкатки (Phyllonorycter platani (Staudinger, 1870))

Платанова міль-строкатка вперше була описана у 1870 р. на півночі Італії. Природний ареал цього інвайдера охоплює Балканський півострів та західну Азію, тобто відповідає ареалу її кормової рослини платану східного (*Platanus orientalis* L.) (Buszko, 1996; Šefrova, 2001; Мешкова, Назаренко, 2012). Як і решта представників родини, імаго невеликого розміру (рис.1.7), яскраво забарвлені.

Вважається (Мешкова, Назаренко, 2012), що розширення ареалу платану східного та його гібридів стало вирішальним чинником для розширення ареалу й платанової молі-строкатки. Цьому сприяли кліматичні зміни, особливо – більш пізнє настання осінніх приморозків, що значно сприяє розвитку гусені останньої генерації (Šefrova, 2001).

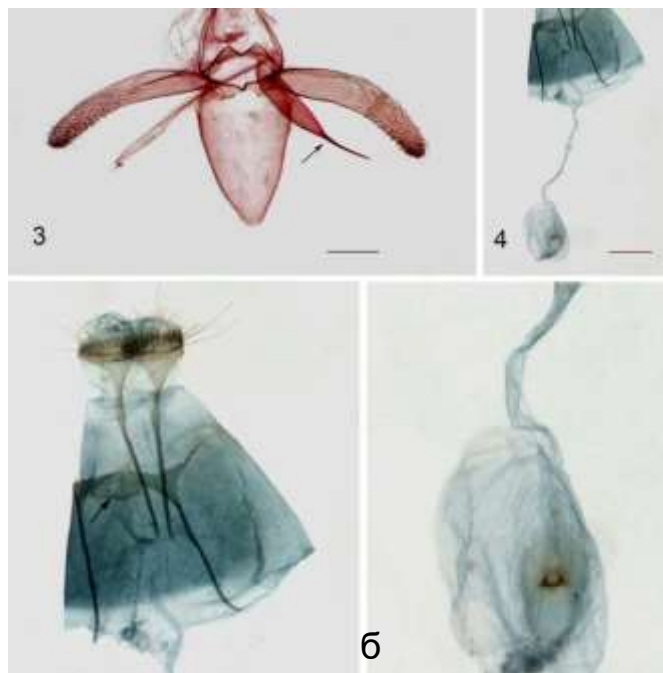
У середині ХХ ст. інвайдера знаходять у Німеччині та Угорщині, Бельгії, Нідерландах, у 70-ті рр. у Польщі, а в 1990-ті – навіть у південній Швеції (Buszko, 1996; Mircheva et al., 2004). Із 1970-х рр. вид почав реєструватись у Закавказзі, згодом – на території Грузії (Мирзоян, 1977).

В Україні інсайдера знайдено наприкінці 1980-х рр., спочатку на території АР Крим (Будашкин и др., 2004). Вже у середині наступного десятиріччя вид опинився й поширився материковою Україною (Капітоненко, 1998), знайдений в Молдові (Антюхова, Мешкова, 2011).

На території України спалахи чисельності не відомі, хоча зроблено прогноз (Мешкова, Назаренко, 2012), що при збільшенні чисельності існуватиме загроза штучним насадженням платанів.



а



б



в



г



д

Рис. 1.7. Платанова міль-строкатка (*Parectopa robiniella* Clemens, 1863) (із використанням матеріалів Mircheva et al., 2004): а – імаго; б – генітальний апарат самця; в – імаго у природних умовах; г – міни; д – гусінь 5 віку.

Платанова міль-строкатка в умовах Європи дає дві або три генерації на рік, залежно від кліматичних особливостей регіону (Mircheva et al., 2004; Антюхова, 2010). З літературних джерел (Мирзоян, 1977) відомо, що на території Закавказзя вид розвивається у 4-6 генераціях. Зимова діапауза відбувається на стадії лялечки у мінах в опалому листі (Антюхова, 2010). У регіонах, де листопад платанів не спостерігається, відповідно, зимівля відбувається у листках на дереві.

Вихід імаго спостерігається при настанні стійких температур повітря від 10 °С. Цей період припадає на розпускання листя платанів в Україні. Літ першої генерації відбувається в червні, другої – в середині або наприкінці липня. Розвиток першої генерації триває до 50 діб, другої – до 40, третя найтриваліша – 110 діб. Збільшення тривалості розвитку третьої генерації пов'язане із двомісячною естивацією гусені (Антюхова, 2010).

Наприкінці XIX ст. *P. platani* повністю поширилась Середземномор'ям, а на початку XX ст. просунулась територією Франції, дійшла до півночі Італії, перетнула Альпи (зафіксована у Швейцарії) (Buszko, 1996; Мешкова, Назаренко, 2012).

РОЗДІЛ 2. ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Географічне положення

Україна розташована в центральній-східній частині Європи. Її територія лежить у помірних широтах Північної півкулі приблизно між 44° і 52° пн. ш., на схід від Гринвіцького меридіана – між 22° і 40° сх. д. Великі розміри території і значна протяжність у широтному і меридіональному напрямках зумовлюють різноманітність природних умов і багатство ресурсів (Половина, 1998).

Територія України знаходиться в центральній-східній Європі, на південному сході Євразії. Загальна площа країни 603 550 км² (46-те місце у світі), з яких на суходіл припадає 579 330 км², а на поверхню внутрішніх вод – 24 220 км² (Заставний, 1994; Ukraine..., 2017).

Україна межує із сімома іншими країнами: на півночі – з Білоруссю (1 111 км), на сході – з Російською Федерацією (спільний кордон – 1 944 км), на південному заході – з Молдовою (1 202 км) і Румунією (601 км), на заході – з Польщею (535 км), Угорщиною (128 км) і Словатчиною (97 км); загальна довжина державного кордону – 5 618 км. (Ukraine..., 2017).

На півдні омивається водами Чорного, а на південному сході – Азовського морів Атлантичного океану (Атлас..., 2005). Загальна довжина морського узбережжя 2 782 км. (Заставний, 1994).

Згідно Конвенції Організації Об'єднаних Націй з морського права (UNCLOS) 1982 року, протяжність територіальних вод України встановлено в 12 морських миль (22,2 км) (Part ..., 2017). Виключна

економічна зона встановлена на відстань 200 морських миль (370, 4 км) від узбережжя, континентальний шельф – до глибини 200 м, або технічної можливості освоєння (стаття 76) (Part ..., 2017).

2.2. Ландшафти і фізико-географічне районування

Рельєф України переважно рівнинний, адже 95 % території країни знаходиться у межах рівнини і лише 5 % – гори. В межах рівнинної території до 70 % займають низовини і до 25 % – височини (Бондарчук, 1949).

Більша частина території України належить до південно-західної окраїни Східно-Європейської рівнини та має рівнинний рельєф; тільки на півдні височать Кримські гори, а на заході – Карпати (Географічна..., 1989–1993). Східно-Європейська рівнина в межах України утворена з височинних і низинних ділянок, що збігаються відповідно з підняттями й опусканнями кристалічного фундаменту платформи. Серед перших найзначніші Волинська височина, Подільська височина, що простягаються з північного заходу на південний схід від верхньої течії річки Західний Буг і лівих допливів верхів'я Дністра до долини Південного Бугу (Рельєф України, 2010).

На правобережжі Дніпра розташована Придніпровська височина (висота до 323 м). У південно-східній частині країни є невелика Приазовська височина (максимальна висота 324 м – гора Бельмак-Могила) (Бондарчук, 1949). З північного сходу до неї примикає Донецький кряж (найбільша висота 367 м – гора Могила Мечетна), на території якого часто трапляються терикони, кар'єри й інші антропогенні форми рельєфу (Рельєф України, 2010). На північному сході у межі України заходять відроги Середньоруської височини.

Північну частину території країни займає Поліська низовина з висотами 150-200 м, її рівнинна поверхня складена давніми флювіогляціальними та алювіальними відкладами (Рельєф України, 2010). На південному сході Поліська низовина поступово переходить у Придніпровську низовину, що займає більшу частину Лівобережжя Дніпра в його середній течії.

На північний схід території країни заходять відроги Середньоруської височини. Для височини в Україні властиве глибоке й густе розчленування поверхні долинною та яружно-балковою мережею. На сході України яруги і білки більш розвинені, ніж на решті території країни; їх густота становить 1–2 км на 1 км², а яружне розчленування доходить до 10–30 % площі (найбільш в південно-східній частині між Осколом і Доном з Хопром) (Рельєф України, 2010).

Південна частина України зайнята Причорноморською низовиною, злегка похилою на півдні з широкими долинами й плоскими вододілами з подами і степовими блюдцями, що утворилися в результаті суфозії у лесових породах (Бондарчук, 1949).

Низинні простори Північного Криму, що є продовженням Причорноморської низовини (за винятком Керченського півострова, що відрізняється горбкуватим рельєфом і наявністю грязьових вулканів), на півдні переміняються Кримськими горами (найвища – Південна, або Головна Кримська гряда з вершиною Роман-Кош – 1545 м) (Географічна..., 1989–1993). Рельєфу Кримських гір притаманні вирівняні поверхні (яйли) із широким розвитком карстових форм.

На заході України розташовані найбільш високі гори в країні – Українські Карпати, що представляють звужену (до 60–100 км) і знижену частину Східних Карпат та складаються з ряду паралельних хребтів, витягнутих із північного заходу на південному сході на 270 км (найвища вершина – гора Говерла, 2061 м); біля південно-західних

передгір'їв Українських Карпат простирається алювіальна Закарпатська низовина (висота 100–120 м) (Рельєф України, 2010).

В межах України за спільністю морфоструктурних рис виділяють два класи ландшафтів: рівнинні і гірські (Національний ..., 2007).

Основні риси ландшафтної структури території України визначаються її розташуванням переважно в помірному поясі. Лише для південного берега Криму характерні риси субтропічного поясу. Територія України займає південно-західну частину Східноєвропейської фізико-географічної країни, частину Карпатської і Кримську гірські фізико-географічні країни. У межах Східноєвропейської фізико-географічної країни на території країни за переважанням певних типів і підтипів ландшафтів виділяють три фізико-географічні зони (Національний ..., 2007).

За ступенем континентальності клімату, загальним характером рельєфу і історією формування геолого-геоморфологічної основи природних комплексів зони ділять на провінції. У провінціях виділяють фізико-географічні області (за положенням в межах значних оротектонічних елементів); області – у зв'язку з місцевими відмінностями в характері прояву інтенсивності і спрямованості сучасних природних процесів – ділять на фізико-географічні райони.

Північну частину України займає зона змішаних лісів з поліським підтипом ландшафтів, серед яких переважають ландшафти моренно-зандрових, алювіально-зандрових, рівнинно-денудаційних, алювіальних терасових рівнин (Національний..., 2007). Помітну роль серед поліських ландшафтів відіграють недреновані перезволожені та заболочені природно-територіальні комплекси. У цій зоні розташована велика частина Волинської, Рівненської, Житомирської та Чернігівської областей, частково Хмельницької, Київської та Сумської областей. За природним ландшафтам – це Українське Полісся. Простягається зона з

заходу на схід на 750 км, площа її становить понад 113 тис. км² (19 % території України) (Географічна...1989–1993).

Лісостепова зона простягається від Передкарпаття до західних відрогів Середньоросійської височини і характеризується ландшафтами лісостепового типу (Національний..., 2007). Помітне поширення серед них мають лучно-степові низовинні і піднесені, опольські (в минулому широколистяно-лісові) низинні та піднесені ландшафти. Своєрідними рисами відрізняються товтрові, лучно-степові заболочені і засолені, лісостепові борові ландшафти. В межах зони розташовані Тернопільська, Хмельницька, Вінницька, Черкаська, Полтавська, частково Харківська області, південні частини Рівненської, Волинської, Житомирської, Київської, Чернігівської та Сумської областей, північні частини Одеської та Кіровоградської областей, частково Івано-Франківської, Львівської та Чернівецької областей. Протяжність зони із заходу на схід – 1 100 км, площа 202 тис. км² (34 % території України) (Географічна...1989–1993).

Степова зона займає південну і східну частину країни. Простягається з Заходу на Схід від нижньої течії Дунаю до південних відрогів Середньоросійської височини майже на 1000 км (Заставний, 1994). У межах зони розташовані Миколаївська, Херсонська, Дніпропетровська, Запорізька, Донецька, Луганська області, південні частини Одеської, Кіровоградської і Харківської областей і рівнинна частина АР Крим. Площа її – 240 тис. км² (40 % території країни). Серед інших зон України степова виділяється найбільшими тепловими ресурсами, найтривалішим вегетаційним періодом, найменшою зволоженістю, що обумовлює формування своєрідних степових ландшафтів (Національний..., 2007).

Українські Карпати являють собою фізико-географічну провінцію Карпатської гірської країни (Географічна...1989–1993). Крім власне гір,

до її складу входять Передкарпаття та Закарпатська низовина, формування ландшафтів яких пов'язане з гірською спорудою. Для них характерні теплий і вологий клімат, чітко виражене поздовжньо-зональне простягання основних структурно-орографічних областей, вертикальна поясність ландшафтів. Її структуру утворюють широколистяно-лісові (суцільні в минулому) низинно-міжгірські, змішано-лісові передгірні піднесені, хвойно-широколистяні низькогірні, широколистяно-лісові низькогірні вулканічні, лугово-лісові субальпійські середньогірні (полонинські) ландшафти (Національний..., 2007). Гори і передгір'я надмірно зволожуються. Надмірне зволоження і гірський рельєф сприяли розвитку розгалуженої гідрографічної мережі. Це найбільш лісиста територія України, де зосереджено 20 % площі її лісів (Географічна...1989–1993).

Структура ландшафтної поясності Кримських гір визначається їх положенням на північній околиці субтропічного поясу, близькістю Чорного моря, будовою і орієнтуванням гірських гряд (Украинская..., 1987). Переважають схиліві підкласи ландшафтів з добре вираженою вертикальною поясністю: лісостепові (дубово-грабові шиблякові) передгірні, лучно-лісові низьколісові середньогірські, субсередземноморські прибережно-схиліві та лучно-степові (яйлинські) (Національний..., 2007).

2.3. Кліматичні умови та ресурси

Клімат України помірно континентальний, на Південному березі Криму – субтропічний середземноморський (Клімат..., 1967). В Українських Карпатах і Кримських горах спостерігаються зниження температур повітря по вертикалі знизу вгору, збільшена кількість опадів

порівняно з сусідніми рівнинними територіями. Для України в цілому характерне збільшення континентальності клімату із заходу на схід.

Середньорічна кількість годин сонячного сяння зростає в Україні з північного заходу на південний схід і південь з 1700 до 2400. Мінімальна тривалість – у Поліссі (1700–1800 год на рік), максимальна – на південних схилах Кримських гір (понад 2400 год) (Клімат..., 2003) . Сумарна сонячна радіація становить на півночі країни 3500–4000, в південних районах – 4600–5200 МДж/м² на рік(Клімат..., 2003).

Циркуляція атмосфери зумовлює перенесення повітряних мас, їх трансформацію і взаємодію. Територією України приходять морські повітряні маси – арктичні (з півночі), помірні (з регіонів помірних широт Атлантики) і рідко – тропічні (з південних районів Атлантики) (Клімат..., 2003). Континентальні помірні і тропічні повітряні маси приходять із внутрішніх районів Євразії відповідних широт (Клімат..., 1967).

Для клімату України характерна часта зміна погод, що пов'язано з надходженням циклонів (в середньому за рік їх 45) і антициклонів (36). Антициклони менш рухливі, ніж циклони, тому в Україні переважають дні з антициклональними (ясними, сонячними) погодами – у середньому на рік їх 230–235 (проти 135–130 днів із циклональними погодами) (Клімат..., 2003).

Підстилаюча поверхня впливає на всі кліматичні показники. Наприклад, гірські хребти Карпат і Криму захищають, відповідно, Закарпаття і Чорноморське узбережжя від холодних арктичних повітряних мас. Середньосічневі температури на північному сході країни від -7 до -8 С, а на Південному березі Криму (Ялта) +4 °С. Середньолипневі температури на заході України +18 °С, а на півдні – від +22 °С до +23 °С і. вище (Клімат..., 2003).

Опади розподіляються нерівномірно, їх річна кількість зменшується з заходу і північного заходу (550-650 мм/рік) на південь і південний схід (до 300–350 мм/рік) (Клімат..., 2003). Максимум опадів припадає на Кримські гори (понад 1000 мм/рік) і Українські Карпати (понад 1500 мм/рік) (Клімат..., 2003).

В Україні виділяють чотири кліматичні сезони. Зима – кліматичний сезон з середньодобовою температурою повітря нижче 0°C. Зима триває від 140 днів на північному сході до 60 днів на півдні і південному заході. Зима помірно м'яка на заході; на півдні – м'яка; на сході і північному сході – прохолодна (Природа..., 1984).

Весна – сезон із середньодобовою температурою від 0° до +15°C. Продовжується 100 днів в Карпатах, до 50 днів на сході (Природа..., 1984). Для весни характерна нестійка погода.

Літо – сезон із середньою температурою повітря більше +15°C. Продовжується від 140 днів на побережжі морів до 95–100 днів на півночі і заході України, де воно прохолодніше (Природа..., 1984). На початок року на рівнинній частині України і в Карпатах доводиться максимум річних опадів, друга половина року спекотна і суха.

Осінь – сезон із середньою температурою повітря від +15° до 0°C. Погода, як і навесні, нестійка. Осінь продовжується від 65 днів на сході до 100 днів в Карпатах і на Південному березі Криму (Природа..., 1984).

Середні температури повітря в межах України збільшуються від +6°C на півночі до +13°C на півдні (Клімат..., 2003). Абсолютний максимум температур в Україні (+41°C) зареєстрований в Одеській області, а мінімум (-42°C) в Луганську (Природа..., 1984). Найнижчі температури в Україні спостерігаються в січні-лютому і змінюються з півночі на південь і з північного заходу на південний схід.

Середні січневі температури на сході України і в горах складають 7°.. -8°C. В Криму (рівнинна частина) січневі температури 0°C, а на Південному березі Криму +3°.. +4°C. Середні температури липня в північній частині складають +17°...+19°C, а на півдні України – +22°...+23°C (Клімат..., 2003). Коли до України приходить спекотне повітря з південного заходу, температура підвищується до +34°.. +36°C. В Криму літня температура піднімається до +40°...+41°C (Клімат..., 2003).

Кількість атмосферних опадів зменшується із заходу на південь, від 600 – 700 мм до 300 мм (Природа..., 1984). Щонайбільша кількість опадів випадає в горах: в Карпатах 1600 мм і більше, в Кримських горах – до 1200 мм (Клімат..., 2003). Для рівнинної частини країни і Карпат характерний літній максимум опадів, для Кримських гір – зимовий максимум.

Важливим показником, що характеризує умови збільшення рослинності, є коефіцієнт зволоження. Він визначається як відношення кількості опадів за рік до випаровуваності – кількості вологи, яка може випаруватися. Чим більше територія одержує опадів, тим більше випаровувань. Якщо коефіцієнт зволоження більше 1, то територія вважається надмірно зволоженою. В Україні надмірне зволоження характерне для Карпат, західної і північної частин. На крайньому півдні коефіцієнт зволоження 0,3 (недостатнє) (Клімат..., 1967).

Протягом року змінюється вітровий режим. Зміни відбуваються у напрямі і швидкості вітру. Ці зміни залежать від центрів атмосферного тиску. Через Україну проходить смуга високого тиску. На північ від цієї смуги переважають вітри західного напрямку, на південь – східного; середня швидкість вітру в Україні складає 4 м/сек (Клімат..., 2003).

2.4. Поверхневі води та водні ресурси

На території України протікає 63 119 річок і струмків загальною довжиною понад 206 тис. км (Національний..., 2007). З них близько 60 тис. (93%) дуже малих (довжиною менше 10 км), їх сумарна довжина – 112 тис. км; малих річок, що мають довжину понад 10 км, налічується 3 219, а їхня загальна довжина становить близько 74 тис. км (Водний..., 2014). Середніх річок нараховується 81 із загальною довжиною в межах України 15 488 км (Водний..., 2014).

До великих річок належать Дунай, Тиса, Дніпро, Прип'ять, Десна, Дністер, Сіверський Донець, Південний Буг, Західний Буг.

Головні річки України: Дніпро (загальна довжина 2201 км, у межах України 981 км; середній річний стік 53,5 км³), Дністер (загальна довжина 1362 км, у межах України 705 км; стік 8,7 км³), Південний Буг (довжина 806 км; стік 3,4 км³), Сіверський Донець (загальна довжина 1053 км, у межах України 672 км; стік 5 км³) (Водний..., 2014).

Дунай протікає територією України на ділянці 174 км; середній річний стік 123 км³ – переважно, транзитний (Основні..., 2015).

Найбільша кількість річок належить до басейнів Дніпра – 27,7, Дунаю – 26,3, Дністра – 23,7 та Південного Бугу – 9,3% (від усієї кількості річок України) (Географічна..., 1989–1993).

Середня густота річкової мережі основних річкових басейнів становить (км/кв.км): Дніпро – 0,26, Дністер – 0,60, Південний Буг – 0,35, Сіверський Донець – 0,22, Вісла (в межах України) – 0,52, Дунай (у межах України) – 0,68. На річках Приазов'я вона дорівнює 0,36, Криму – 0,24, у міжріччях Дунай – Дністер – 0,17, Дністер – Південний Буг – 0,009. Для території України середнє значення коефіцієнта густоти річкової мережі становить 0,39 км/кв.км (Національний..., 2007).

Для постачання води в маловодні райони збудовано канали: Північно-Кримський канал довжиною 400,4 км, канал Дніпро – Донбас – 550 км, канал Сіверський Донець – Донбас – 131,6 км та ін (Основні..., 2015). На півдні України створено великі зрошувальні системи (Каховська, Інгулецька та ін.). У районах надлишкового зволоження або уповільненого стоку діють осушувальні системи (Верхньо-прип'ятська, Латорицька та ін.) (Водний..., 2014).

Озер у країні понад 20 тисяч, 43 з них мають площу, яка перевищує 10 км² (Водний..., 2014). Великі озера розташовані в плавнях Дунаю і на узбережжі Чорного моря (Ялпуг, Сасик та ін.). Найбільше озеро Полісся – Світязь. Синевір – найбільше озеро Карпат (Основні..., 2015).

Загальна площа боліт становить 12 тис. км². Розташовані вони переважно, в Поліссі. Розрахункові запаси прісних підземних вод дорівнюють 27,4 км³, з яких 8,9 км³ не пов'язані з поверхневим стоком (Географічна..., 1989–1993).

За запасами води, доступними для використання, Україна належить до найменш забезпечених країн у Європі (Національний..., 2007). У роки із середньою водністю на одну особу припадає 1,09 тис. куб.м власного річкового стоку, у маловодні – 0,52 тис. куб.м (за даними Європейської екологічної комісії ООН, держава, водні ресурси якої не перевищують 1,5 тис. куб.м на одну особу, вважається водонезабезпеченою) (Основні..., 2015). До того ж, нерівномірний за територією розподіл водних ресурсів України ще більше ускладнює проблему. Потреби населення у водних ресурсах забезпечуються на 68% поверхневими водними джерелами і на 32% – підземними водами (Національний..., 2007).

За даними В. К. Хільчевського (2015), сумарне значення стоку річок України (без Дунаю) в середній за водністю рік становить 95,2 куб.км. Приплив стоку в Україну становить 40,5 куб.км/рік.

Безпосередньо на території України формується 54,7 куб.км/рік. Крім того, слід ураховувати водні ресурси Дунаю, по Кілійському гирлу якого проходить, у середньому, 123 куб.км/рік (Основні..., 2015).

Загальні водні ресурси України в середні за водністю роки (забезпеченістю $P=50\%$) становлять 90,1 куб.км, у маловодні ($P=75\%$) – 71,6 куб.км, у дуже маловодні ($P=95\%$) – 50,3 куб.км/рік (Національний..., 2007).

Об'єм підземних вод, які враховуються у ресурсній частині водогосподарського балансу, становить 7,0 куб.км, Крім того, в господарстві використовується близько 1,0 куб.км морської води (Географічна..., 1989–1993).

2.5. Ґрунтовий покрив

Ґрунтовий покрив України є складним, що зумовлено взаємодією різноманітних умов ґрунтоутворення – кліматичних, геоморфологічних тощо. На території України виділено близько 5000 ґрунтових відмін, які об'єднано в типи й підтипи (Національний..., 2007).

Поширення ґрунтів на рівнинній частині підпорядковане закону широтної зональності, тобто ґрунти змінюються з півночі на південь.

Ґрунтовий покрив України різноманітний і представлений понад 650 видами ґрунтів, що зумовлено значною протяжністю території в широтному і меридіональному напрямках, загальною ґрунтово-рослинною зональністю, а також провінційними відмінностями факторів ґрунтоутворення (Позняк та ін., 2003). Найбільш поширеними на території України є чорноземи (27,8 млн га), які становлять 8,7% від загальної площі чорноземних ґрунтів світу (Позняк, 2010).

Дерново-підзолисті ґрунти поширені, переважно, на Поліссі. Вони сформувалися в умовах надмірного зволоження під сосновими і мішаними лісами. Материнськими породами для них є воднольодовикові піщані відклади. У цих ґрунтах невеликий вміст гумусу (до 1,5 %), чітко виражений так званий підзолистий горизонт, з якого поживні речовини вимиваються вглиб, тому вони мають низьку родючість (Природа..., 1986).

Сірі лісові ґрунти поширені у південній частині Полісся, на заході й Правобережжі України під ділянками широколистих лісів. Вони утворилися на суглинистих породах за умов достатнього зволоження. Вміст гумусу в них також незначний – 3% (Природа..., 1986), їх природна родючість відносно невисока, але достатня для вирощування багатьох сільськогосподарських культур.

Чорноземні ґрунти сформувалися в умовах недостатньої зволоженості під степовою рослинністю. Великий вміст гумусу (до 9 %) та зерниста й грудкувата структура роблять їх найродючішими не тільки в Україні, а й у світі (Географічна..., 1989–1993).

Гумусний шар у чорноземах має значну потужність – від 40 см до 1 м і більше (Ґрунти..., 2010). Ці ґрунти, що вкривають майже 60 % території України, є її національним багатством. У різних частинах країни поширені різні підтипи чорноземів: у лісостепу – чорноземи опідзолені і чорноземи типові, у північній смузі степу – чорноземи звичайні, у середній смузі степу – чорноземи південні. Різноманітність підтипів і їхні властивості зумовлені різною зволоженістю території (Белова, 1997).

На сухих степових ділянках в умовах недостатнього зволоження і бідної рослинності утворились каштанові ґрунти. Вони мають незначний вміст гумусу – 3 %, але досить потужний гумусовий горизонт – до 55 см (Природа..., 1986). Для отримання високих врожаїв

сільськогосподарських культур ці ґрунти потребують додаткового зволоження (Ґрунти..., 2010).

Крім основних зональних типів ґрунтів, на рівнинній частині України на Поліссі сформувалися болотні ґрунти й торфово-болотні, а в долинах річок – лучні й лучно-болотні (Ґрунти..., 2010).

У лісостепу і степу окремими невеликими ділянками поширені солонці – малородючі ґрунти, в яких простежується горизонт із значним вмістом солей. У південних степах утворилися солончаки – неродючі ґрунти, що мають підвищений вміст солей по всій своїй товщі. Для вирощування рослин такі ґрунти потребують промивання і гіпсування. Внаслідок інтенсивного промивання водою, солонці в замкнутих зниженнях рельєфу перетворюються на солоді, в яких засолений шар зникає, зате з'являються глейові горизонти (Ґрунти..., 2010).

2.6. Рослинний світ

Флора нараховує понад 27 тисяч видів (гриби і міксоміцети – 15 тис., водорості – 5 тис., лишайники – 1,2 тис., мохи – 800 і судинні рослини – 5,1 тис., до яких також входять найважливіші культурні види, а з урахуванням екзотів, які вирощуються в ґрунті ботанічних садів – понад 7,5 тис. видів (Дендрофлора..., 2002). З них 826 видів занесено до Червоної книги України (третє видання 2009 року).

Рослинність представлена 3,5 тис. асоціацій (Національний..., 2007). Різноманітність рослинного світу України зумовлена як кліматичними, так і едафічними факторами. Серед кліматичних чинників головну роль відіграє гідротермічний режим, що визначає зональний (а в горах – висотний) розподіл рослинності та межі ареалів

окремих видів, а серед едафічних – вологість та багатство (трофність) ґрунту (Національний..., 2007).

За сучасними оцінками (Національний..., 2007), під природною рослинністю зайнято 19 млн га (близько третини території). Найбільше ендемічних, рідкісних та зникаючих видів у Кримських горах і Карпатах, де зосереджена майже половина всіх ендемічних і близько 30 % усіх рідкісних та загрожених видів (Атлас..., 1973).

Великий вплив на розподіл рослинних угруповань та їхню структуру має антропогенний фактор у різних його проявах, що зумовлює негативні наслідки. Зокрема, понад половину (65%) території України зайнято сільськогосподарськими угіддями та урбаністичними комплексами, а в окремих областях цей показник становить понад 90%. Хоча природна рослинність займає близько 30%, але й вона зазнала значної трансформації (Національний..., 2007).

Ліси займають близько 14% (разом із лісосмугами 15,6%) території України, в той час, як у цілому для Європи цей показник становить 41,3% (Національний..., 2007).

Якщо на одного жителя в Європі припадає 1,3 га лісу, то в Україні – лише 0,2 га (Географічна..., 1989–1993.). При цьому більшість лісів у результаті неодноразових рубок змінили свою структуру, видовий склад та знизили продуктивність. Вікова структура лісів представлена: молодняками – 31%, середнього віку – 45%, пристигаючими – 13%, стиглими та перестійними деревами – 11% при оптимальному співвідношенні 36:26:19:19 (Дендрофлора..., 2002). Великі площі представлені насадженнями штучних монокультур.

Луки (за винятком альпійських і субальпійських) виникли під впливом випасання та косіння на місці лісів. Площа сіножатей та пасовищ, що включає луки, степи та частково болота, становить 8,9% і

зменшилася за останні 40 років на 4% (Національний..., 2007). Поряд із зменшенням їхніх площ збільшилося навантаження випасу та сінокосіння, що зумовлює істотне зниження продуктивності лук.

Степи, які потенційно могли б займати до 40% території України, повністю розорані й збереглися лише в системі заповідних об'єктів на площі, що становить близько 0,6% території України (Географічна..., 1989–1993.).

Площа боліт скоротилася до 1%, плавнів становить 1,6%, солонців та солончаків – 1%. Незначні площі займає азональна водна, наскельна, псамофітна рослинність (Національний..., 2007).

Україна лежить у межах Лісової, Лісостепової, Степової та Субсередземно-морської геоботанічних зон.

Лісова геоботанічна зона займає західну та північну частини України. Вона представлена трьома провінціями: Центральноевропейською, Східноєвропейською та Карпатсько-Альпійською гірською. Східноєвропейська провінція охоплює Полісся та відроги Середньоруської височини (Географічна..., 1989–1993.).

Ліси Полісся представлені, головним чином, дубово-сосновими, а в західній частині грабово-дубовими, рідше сосновими. Внаслідок вирубування лісів та штучних насаджень їхня структура змінилася: переважають монокультури сосни, вторинні грабові, а на сході – липові ліси (Національний..., 2007). Незначну площу на Поліссі займають вторинні березові ліси, що формуються на місці вирубок сосняків. У заплавах річок типовими є вільшняки. На північному заході України відомі локалітети ялини європейської (Дендрофлора..., 2002).

Для Українських Карпат (Рослинний..., 2003) (Карпатсько-Альпійська гірська провінція) характерна вертикальна пояси́сть гумідного типу: передгірний лісовий, нижній та верхній гірські лісові,

субальпійський і альпійський пояси. Їхня висота залежить від експозиції схилу і значно відрізняється на південному та північному макросхилах. Передгірний пояс (до 400–500 м над р. м.) характеризується переважанням лісів з дуба звичайного, дуба скельного (в Закарпатті), а також наявністю грабових і букових лісів (Рослинний..., 2003). Вище (до 1 200–1 300 м над р. м.) розташований нижній пояс букових лісів, а на північному макросхилі – ще й ялиці білої (Дендрофлора..., 2002).

Представлений ялиновими лісами верхній лісовий пояс простягається на північно-східному макросхилі від 900 до 1 450, а на південно-західному – від 1 200 до 1 600 м над р. м. (Дендрофлора..., 2002). На місці зведених лісів формуються луки біловуса стиснутого, мітлиці звичайної, костриці червоної, куничника тростинового тощо (Рослинний..., 2003). Вище (1 500–1 800 м над р. м.) лежить субальпійський пояс, який представлений криволіссям – заростями сосни гірської, душекії зеленої та високотрав'я. На висоті понад 1 800 м (Дендрофлора..., 2002) розташований альпійський пояс, який лише на Чорногірському масиві має суцільне поширення, а на інших масивах представлений фрагментарно.

Лісостепова геоботанічна зона представлена трьома провінціями: Паннонською, Українською та Середньоруською. Ліси в ній займають 13% площі (Дендрофлора..., 2002). Характерною ознакою рослинності Паннонської провінції, що заходить у вигляді невеликого фрагмента в Закарпаття, є наявність лісів з дуба скельного та Далешампа (з участю південноєвропейських видів) (Дендрофлора..., 2002), а також дуже деградованих лучних степів та остепнених лук. Справжні луки та болота трапляються фрагментарно в заплавах річок.

Рослинність Української провінції представлена широколистяними грабово-дубовими, дубовими та похідними грабовими (на Правобережжі, фрагментарно на Лівобережжі) і липово-дубовими

лісами на Лівобережжі (Національний..., 2007). Значну домішку становлять клени гостролистий, польовий і татарський (Дендрофлора..., 2002). У вологіших та багатших екотопах трапляються фрагменти лісів з ясена високого, а вздовж водотоків – вільхи клейкої.

На піщаних відкладах заплав поширені осокові та вербові ліси, які досить порушені, а в засолених заплавах – лох вузьколистий (Дендрофлора..., 2002). На інших борових терасах річок далеко на південь проникають соснові та дубово-соснові ліси й зарості верби гостролистої (Національний..., 2007).

Значні, нині зайняті сільськогосподарськими угіддями, площі плакорних ділянок, де поширені різні типи чорноземних ґрунтів, могли займати лучні степи та розріджені ліси, які були зведені. Найхарактернішими видами таких лучно-степових угруповань могли бути тонконіг вузьколистий, типчак валіський, ковила волосиста, прегарна та Іоанна (Географічна..., 1989–1993.). Такі угруповання трапляються лише фрагментарно. Вологіші екотопи займають луки, характерними домінантами яких є грястиця збірна, тонконіг лучний, костриця лучна та східна, пирій повзучий (Національний..., 2007).

У заплавах формуються луки щучника дернистого, лисохвосту лучного, мітлиці повзучої. Для цієї зони характерні евтрофні осоково-очеретові й осоково-гіпнові болота (Географічна..., 1989–1993.). На Лівобережжі фрагментарно трапляються ділянки солончаків й засолених луків (Національний..., 2007).

Степова геоботанічна зона займає близько 40% всієї території України. Степи зазнали безпрецедентного знищення, внаслідок чого степова рослинність збереглася лише на невеликих ділянках. У минулому для найпівнічнішої частини степової зони були характерними різнотравно-типчаково-ковилові степи на звичайних чорноземах, з домінуванням ковили Лессінга, пірчастої і волосистої,

типчака та рясного різнотрав'я (Національний..., 2007). У їх складі нерідко траплялися зарості чагарників (терну, степової вишні, дерези, мигдалю, таволги та ін.), а по балках та ярах – байрачні діброви (Дендрофлора..., 2002).

Південніше (Географічна..., 1989–1993.) формується підзона типчаково-ковилових степів на південних чорноземах і темно-каштанових ґрунтах. Фізіономічно визначальними видами цих степів є ксерофітні види ковили української, Лессінга та волосистої (тирси). Чагарникова й лісова рослинність на цих степах майже відсутня (Національний..., 2007). На рівнинних, безстічних ділянках існують численні водозбірні блюдця та западини, так звані “поди”, вкриті лучною і лучно-солончаковою рослинністю.

У Присивашші та у причорноморській прибережній смузі на солонцюватих каштанових ґрунтах були поширені опустелені полиново-злакові степи в комплексі з солонцями та солончаками. У долинах великих річок (Дніпра, Дунаю, Дністра і Південного Бугу) трапляються високотравні водно-повітряні та болотні угруповання плавнів.

На солончаках морського узбережжя вузькою смугою представлена галофільна рослинність із домінуванням солонцю європейського, сарсазана шишкуватого, содника простертого, кермеків Мейєра і каспійського та ін. (Національний..., 2007). Приморські коси відзначаються специфічною галопсамофітною рослинністю у комплексі з водно-болотними угрупованнями (Географічна..., 1989–1993.).

Субсередземноморська геоботанічна зона включає Кримські гори. Характерною особливістю її є поясний розподіл рослинності, який завершується гірськими лучними степами. Поясність південного та північного макросхилів відмінна.

Нижню частину північного макросхилу (до 300 м над р. м.) займає лісостеповий пояс, що характеризується чергуванням геміксерофільних пухнастодубових лісів і шибляків зі справжніми степами (Національний..., 2007). Вище, від 400–450 до 700–800 м над р. м., розташований середній лісовий пояс неморальних скельнодубових, грабових та ясенових лісів (Дендрофлора..., 2002). Верхній пояс (від 700–800 до 1 200 м над р. м.) складений буковими лісами з вкрапленням грабових, ясенових і кленових (Географічна..., 1989–1993.).

Верхній лісовий пояс південного макросхилу (від 800–900 до 1 200–1 300 м над р. м.) формують букові та соснові ліси (представлені соснами кримською та Коха) (Дендрофлора..., 2002). Середній пояс (від 400–450 до 800–900 м над р. м.) складений кримськососновими та скельнодубовими лісами, а нижній – типовими геміксерофільними субсередземноморськими лісами з дуба пухнастого, серед масивів якого трапляються рідколісся ялівцю високого та фісташки туполистої (Національний..., 2007).

2.7. Тваринний світ

Різноманіття природних умов України зумовило багатство її тваринного світу, представленого різними угрупованнями (зооценозами) хребетних і безхребетних видів (Національний..., 2007). У межах України (включаючи акваторії Чорного та Азовського морів), за приблизними підрахунками, відомо понад 44 тис. видів тварин (Природа..., 1985).

За окремими таксонами вони розподіляються таким чином: найпростіших – понад 1200 видів, губок – 33 (прісноводних – 7, морських – 26), кишковопорожнинних – 40 (гідрозоїв – 33, сцифомедуз –

3, коралових поліпів – 4), реброплавів – 3, плоских червів – 1288 (турбеларій – близько 210, трематод – 541, моногеней – 72, цестод – 465), немертин – 33, первиннопорожнинних – 1457 (черевовійчастих – 49, нематод: 306 вільних, 486 паразитичних, 14 кінорних, 2 волосових, близько 600 коловерток), скріблянок – 58, кільчастих червів – понад 400 (багатощетинкових – 198, малощетинкових – близько 180, п'явок – 27, сипункулід – 1), членистоногих – майже 40 тис. (ракоподібних – 982, павукоподібних – 3300, багатоніжок – 138, комах – не менше 35 тис., морських павуків – 8, тихоходок – близько 50), молюсків – близько 400 (панцирних – 3, червононогих – 246, двостулкових – близько 120), щупальцевих – 33 (моховаток – близько 30, форонід – 1, внутрішньопорошицевих – 2), голкошкірих – 14 (морських зірок – 1, змійохвісток – 4, морських їжаків – 1, голотурій – 8), щетинкощелепних – 2, хордових (виключаючи хребетних) – 10 (асцидій – 8, апендикулярій – 1, безчерепних – 1) (Національний..., 2007).

Серед хребетних в Україні нараховують 117 видів ссавців, майже 400 видів птахів, 21 вид плазунів, 17 видів земноводних (Географічна..., 1989–1993). У морях, лиманах, озерах, ставках, гірських і рівнинних річках України зафіксовано 182 види й підвиди риб та 2 види круглоротих (Природа..., 1985).

Окремі види тварин в Україні є ендеміками та субендеміками. Зокрема, гідрофауна Чорного й Азовського морів та лиманно-дельтових ценозів включає 32 ендемічних види безхребетних понтійсько-каспійського комплексу (Природа..., 1985).. Ендемічними для України є 12 видів хребетних (Географічна..., 1989–1993).

Більше половини території України за зоогеографічним районуванням належить до Бореальної Європейсько-Сибірської підобласті Палеоарктичної області (Географічна..., 1989–1993). Степові регіони, Кримські гори і Південне узбережжя Криму, рівнинне

Закарпаття відносять до Середземно-Центральноазійської під області (Національний..., 2007).

Тваринний світ континентальних водойм України в цьому аспекті входить до складу Чорноморського округу Середземноморської підобласті згідно з зоогеографічним районуванням континентальних водойм, а фауна Чорного й Азовського морів географічно належить до Чорноморського округу Середземноморської підобласті Бореальної (морської) області відповідно до зоогеографічного районування світового океану (Природа..., 1985)..

Територіальний розподіл фауни свідчить про наявність кількох регіональних центрів фауністичного багатства в Україні (Національний..., 2007). Такими є Карпатський, Гірськокарпатський, Волинсько-Подільський регіони, Нижньодніпровські арени (Олешки). Менш значними в аспекті фауністичного багатства є Середнє Подніпров'я й Слобожанщина.

Найголовнішими комплексами, що водночас становлять природні ядра відповідних типів фауни, є монтанні, печерні та степові фауністичні угруповання (Природа..., 1985).

Формування фауни України та її зоогеографічних особливостей пов'язане, насамперед, із природно-історичною зміною ландшафтів, клімату, з еволюцією ґрунтового і рослинного покривів (Географічна..., 1989–1993).

Специфічність видового складу сучасної фауни та її територіального розподілу виявилася лише на початку голоценової епохи, коли клімат, рельєф, загальна характеристика гідрографічної мережі та рослинності набули сучасних рис (Природа..., 1985)..

Водночас фауна України збагатилася новими видами завдяки акліматизації та реакліматизації тварин на її території (Географічна...,

1989–1993). Тваринний світ країни поповнився такими цінними видами як ондатра, муфлон, олень плямистий, товстолоб, амур, пиленгас та ін., збагатилася кормова база риб завдяки переселенню у водосховища та інші водойми певних видів безхребетних (бокоплавів, мізид, кумових раків тощо) (Національний..., 2007).

У фауні України є значна частка небезпечних із господарського та медичного поглядів тварин. Це окремі хижаки, різноманітні шкідники сільськогосподарських культур, а також лісу, паразити людини, свійських і диких тварин.

Серед ссавців найбільше значення як шкідники сільського, лісового та комунального господарства мають гризуни (Географічна..., 1989–1993). Підвищення культури землеробства, дотримання правил агротехніки значною мірою обмежують чисельність гризунів на полях.

Понад 100 видів комах і кліщів шкодять польовим культурам, ягідникам, плодовим насадженням і лісам (Національний..., 2007). Основа боротьби зі шкідниками рослин полягає в запобіганні їхнього масового розмноження та зниженні кількості популяцій до безпечного рівня. Для цього нині застосовують інтегровані методи боротьби, чільне місце серед яких посідають біологічні.

Тваринний світ є одним із джерел біологічного захисту рослин. Значення біометоду боротьби зі шкідниками сільського та лісового господарства сьогодні в умовах підвищеної безпеки забруднення природного середовища різноманітними хімічними агентами, зокрема отрутохімікатами, важко переоцінити (Національний..., 2007).

РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

3.1. Методи польових досліджень

Дослідження проведені протягом 15 років (2006–2021 рр.) у межах степової зони України на 10-ти стаціонарних пробних ділянках (Дніпропетровська обл.: м. Дніпро, м. Нікополь; ПЗ «Дніпровсько-Орільський»; Запорізька обл.: НПП «Великий Луг»; Миколаївська обл.: РЛП «Тилігульський»), що відображають умови різних типів штучних насаджень кормових рослин інвазійних *Gracillariidae*.

Розглянуті екосистеми відрізняються за географічним положенням, типом і ступенем антропогенного навантаження. У зелених зонах населених місць, як об'єкт досліджень, були виділені різні групи модельних дерев гіркокаштану та робінії звичайної різного віку із близькими морфолого-таксаційними ознаками, але з різним ступенем ураженості листків видами інвайдерами.

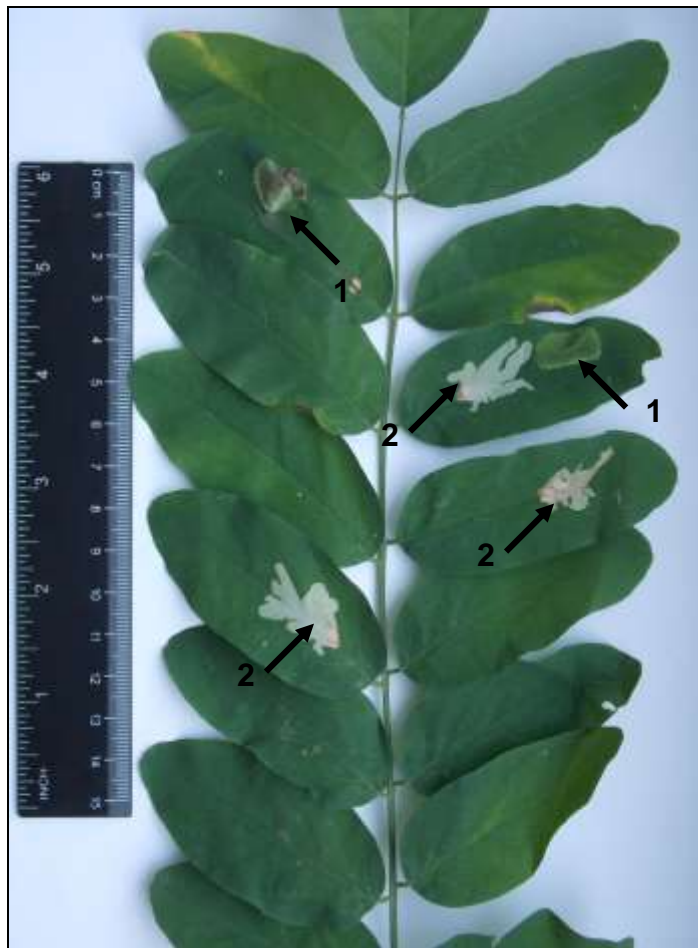
Вивчення особливостей заселення штучних лісосмуг виконано у Дніпровському районі Дніпропетровської області (балка Майорка, окол. с. Майорка). Дослідження здійснювались протягом 7-ми років (2014-2020 рр.). Вибір у якості модельної ділянки саме цього варіанту штучного насадження продиктований його подвійним призначенням – протиерозійне насадження та полезахисна функція. Окрім того, у цьому варіанті чітко прослідковується активний адвентивний вплив робінії звичайної на оточуюче середовище. Протягом 20 років, за рахунок кореневої порослі, відбувається наступ на покинуте поле, завдяки чому вдалось дослідити ефект заселення інвайдерами різних вікових груп кормової рослини.

Вилон та облік імаго здійснювали класичними ентомологічними методами лову на світло. Джерело випромінювання (РВЛ 500 Вт та ДРЛ-250) знаходилось на відстані 1,0–1,5 м від поверхні ґрунту, позаду лампи закріплено білий екран (1,5 × 1,0 м), під екраном розміщували світле полотно (відбивач). Імаго збирали з екрану відкритою морилкою.

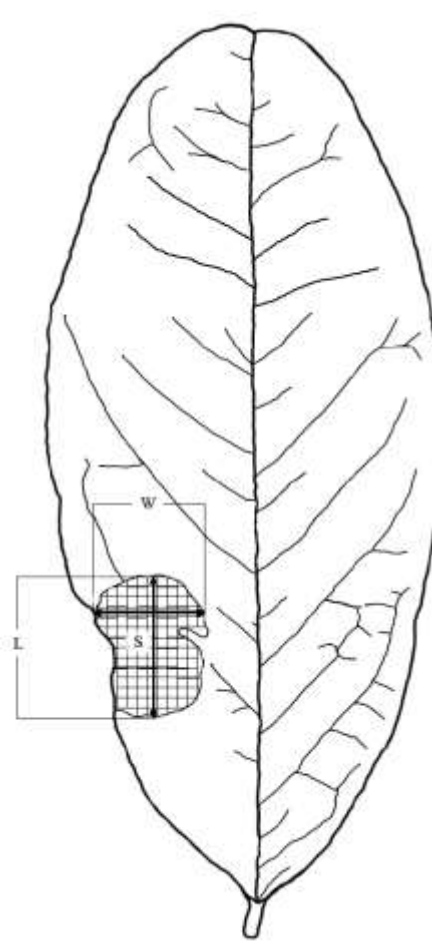
Всі інвазійні види утворюють міни на листках кормових рослин, їх фіксували при візуальних обстеженнях. Зовнішній вид міни та вид дерева, на листку якого знаходилось таке пошкодження, дозволяв провести видову ідентифікацію мінера.

Кількість мін на деревах реєстрували за класичним методом «модельної гілки» (Holoborodko et al., 2018). Шляхом рандомізації обирали дерево і випадкову гілку на ньому довжиною не менше 1 м. Після цього підраховували кількість листків та кількість мін, що утворили мінери-інвайдери. Пошкоджене мінами листя фотографували на цифрову фотокамеру з роздільною здатністю 5 мегапікселів. До листя прикладали об'єкт-мікрометр для калібрування вимірюваних параметрів. Вимірювання проводили за цифровими фотографіями за допомогою програми TourView 3.7.

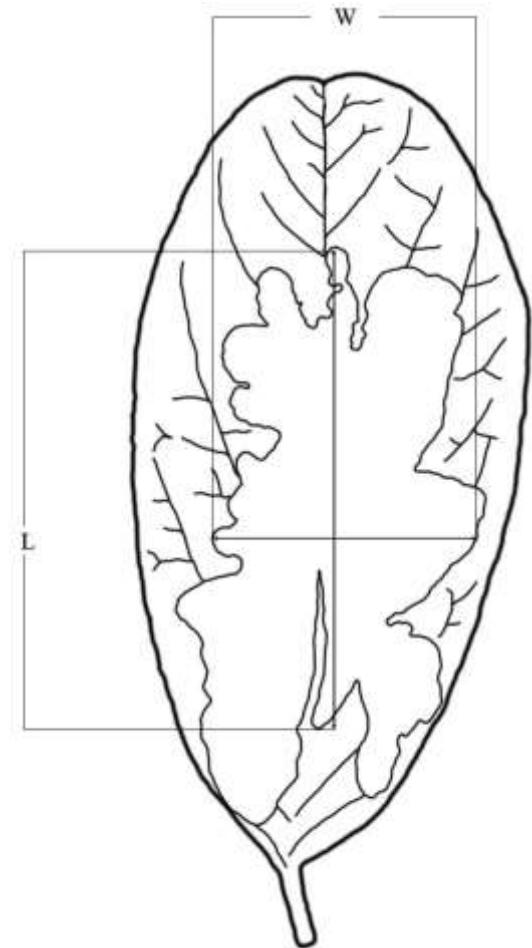
Морфологічні дослідження мін здійснювали за розробленою попередньо методикою (Holoborodko et al., 2018), згідно якої, досліджувалось: довжина міни (L) за центральною жилкою, максимальна ширина міни (W) перпендикулярно до її довжини, площа міни (S), площа листкової пластинки (Sl). Розраховували відношення довжини до ширини міни (L/W) та відношення площі міни до площі листкової поверхні (S/Sl) (рис. 3.1.). Обробку даних проводили у пакеті програм Statistica 12.5.



A



1



2

Рис. 3.1. Схема проведення морфометричних досліджень мін *Paractopa robinella* (Clemens, 1863) та *Macrosaccus robinella* (Clemens, 1859): А – положення мін на листку; 1 – схема промірів міни *P. robinella*; 2 – схема промірів міни *M. robinella*.

Ступінь ураження листкових пластинок гіркокаштану звичайного *C. ohridella* оцінювали візуально за модифікованою шкалою, запропонованою М. Д. Зеровою та ін. (2007). Візуалізацію заселення листків робінії звичайної виконано за схемою, запропонованою О. В. Сінчуком (2016).

Найбільше флористичне різноманіття інтродукованої дендрофлори властиве зеленим зонам населених місць. Серед таких насаджень великі площі займають кормові рослини інвазійних *Gracillariidae*.

Для з'ясування особливостей заселення та життєдіяльності видів-інвайдерів у міському середовищі було проведено дослідження в межах м. Дніпро, територія якого характеризується набором багатьох екологічних чинників, що, ймовірно, можуть впливати на мінерів.

Для проведення досліджень з метою з'ясування впливу міської агломерації на стан популяцій інвазійних *Gracillariidae* у м. Дніпро протягом 5 років (2016-2020 рр.) було здійснено моніторингові спостереження на 8 пробних ділянках. Для цих цілей було обрано основні за площею паркові урбоценози, розміщені у різних ландшафтних умовах (рис. 3.2).

Дослідна ділянка 1, розташована в сквері Металургів (48°28'26"N 34°59'31"E), який відноситься до західної Правобережної частини міста і характеризується найбільшим нагромадженням промислових підприємств. Найближчим серед них є Коксохімічний завод «Дніпрококс» «Дніпровський металургійний завод». Висота над рівнем моря 94 м.



Рис. 3.2. Карта розташування пробних площ: 1 – парк Дружби народів, 2 – парк Мануйлівський, 3 – природний заповідник «Дніпровсько-Орізький», 4 – парк ім. Т.Г. Шевченка, 5 – парк Лазаря Глоби, 6 – Ботанічний сад ДНУ, 7 – парк 40-річчя визволення Дніпра, 8 – парк Придніпровський

Дослідна ділянка 2 знаходиться в парку Мануйлівський ($48^{\circ}29'13.3''N$ $35^{\circ}03'40.6''E$), який розташовано на відстані 1,75 км у південному напрямку від трубопрокатного заводу імені Карла Лібкнехта. Висота над рівнем моря 56 м.

Дослідна ділянка 3 знаходиться в Центральному парку імені Тараса Григоровича Шевченка ($48^{\circ}27'48''N$ $35^{\circ}4'23''E$). Деревя гіркокаштана звичайного знаходяться в центральній частині парку на відстані 100 м від автошляху. Висота над рівнем моря 82,5-100 м.

Дослідна ділянка 4 знаходиться в лісопарку Дружба ($48^{\circ}32'2''N$ $35^{\circ}5'42''E$). Знаходиться у лівобережній частині міста. Основним стаціонарним джерелом викидів шкідливих речовин в

атмосферу є трубопрокатний завод імені Карла Лібкнехта. Висота над рівнем моря 65-68 м.

Дослідна ділянка 5 локалізована в парку імені Лазаря Глоби (48°28'11"N 35°1'48"E). Розташований у центральній частині міста, яка характеризується інтенсивним рухом автотранспорту. Відноситься до найстаріших та найбільших за площею у місті. Висота над рівнем моря 56-68 м.

Дослідна ділянка 6 розташована на території парку Молодіжний на відстані 50 метрів від автомагістралі (48°29'8"N 34°56'42"E). Відноситься до західної правобережної частини міста і характеризується найбільшою кількістю промислових підприємств, а також інтенсивним рухом транспорту. Висота над рівнем моря 57-82 м.

Дослідна ділянка 7 локалізована в центрі Ботанічного саду ДНУ імені Олеся Гончара (48°26'14" N, 35°02'35" E). Цій території притаманні найменші концентрації важких металів. Висота над рівнем моря 127-149 м.

Дослідна ділянка 8 розташована на території парку Придніпровський (48°23'59"N 35°7'59"E). Найбільшим джерелом викидів у цій східній частині міста є Придніпровська ТЕС, яка не виявляє суттєвого впливу на забруднення повітряного басейну, оскільки викиди здійснюються через високі труби, що призводить до віддалення зони максимального забруднення (Станкевич, 2013). Значна частина викидів відноситься до слаботоксичних речовин 3 та 4 класів небезпеки, концентрації важких металів нижчі, ніж в інших частинах міста (Пасічний та ін., 2002). Висота над рівнем моря 69-75 м.

На цих пробних площах також здійснено дослідження впливу вмісту важких металів в тканинах кормових рослин на особливості заселення інвайдерами різних урбоценозів; особливості заселення паразитоїдами та ураження ентомопатогенами преімагінальних стадій.

У межах цих паркових зон проведено багаторічні дослідження впливу живлення гусені різних видів інвазійних *Gracillariidae* на особливості біохімічних процесів у листках кормових рослин та на параметри кривих індукції флуоресценції хлорофілу при пошкодженні листкових поверхонь.

3.2. Методи визначення важких металів у тканинах рослин

Для дослідження вмісту важких металів у листкових пластинках кормових рослин інвазійних *Gracillariidae* методом атомно-абсорбційного аналізу було використано і підготовлено 120 проб. Дослідний матеріал було відібрано у восьми паркових зонах м. Дніпро, природному заповіднику «Дніпровсько-Орільський», двох урочищах національного природного парку «Великий Луг».

Листя середньої формації по 5 штук відбирали на річному вегетативному прирості з нижньої третини крони південної експозиції в суху ясну погоду в липні-серпні 2018-19 рр. від п'яти дерев, уражених інвайдерами на кожній пробній ділянці.

Листкові пластинки кормових рослин *Gracillariidae* дегідрували у фарфорових тиглях за допомогою сушильної шафи при $t^{\circ} = 100^{\circ}\text{C}$. Електронними вагами AXIS AD500 сухий залишок листків гіркокаштану звичайного зважували з точністю до 0,001 г (необхідна маса для аналізу становила 0,5–1,0 г). Потім у муфельній печі при $t^{\circ} = 450^{\circ}\text{C}$ проводили зоління.

Золу насипали до конічної колби та додавали 0,5 мл концентрованої азотної кислоти та 0,5 мл бідистильованою води. Отриманий розчин доводили 10 мл дистилляту та фільтрували за допомогою беззольних фільтрів, далі промивали тигель 10 мл бідистильованої води та доводили

об'єм розчину до 25 мл. У пробах аналізувався вміст таких елементів, як цинк, мідь, свинець, кадмій.

Вміст важких металів у листкових пластинках кормових рослин *Gracillariidae* визначали з використанням методу атомно-абсорбційної спектрофотометрії на спектрофотометрі ААС-30 за стандартною методикою И.П. Хавезова, 1983. Результати розраховували за формулою:

$$C_0 = \frac{C_1 \times V}{P}$$

Де C_0 – показник вмісту важких металів в листкових пластинках, мг/кг сухої маси;

C_1 – концентрація металу в 1 мл розчину (мкг/мл);

V – об'єм розчину, мл;

P – маса наважки листкових пластинок гіркокаштану (суха маса), г.

3.3. Методи морфометричних досліджень

Особливості адаптації Gracillariidae показано на прикладі дослідження масового розселення *M. robiniella*. Для дослідження було обрано стадію лялечки, оскільки саме її морфометричні показники здатні дати уяву про результативність життєдіяльності гусені.

Для здійснення морфометричних досліджень живих лялечок виймали з мін попередньо зібраних листків. Кількість мін на деревах реєстрували за модельною гілкою. Шляхом рандомізації обирали дерево і випадкову гілку на ньому довжиною не менше 1 м. Після цього підраховували кількість листків та кількість мін, що утворили особини *M. robiniella*. Після цього рахували кількість складних листків на модельній гілці з метою визначити щільність мін, тобто кількість мін на складний листок.

Зібране з різних екосистем листя робінії звичайної перебирали, знаходили міни, фіксували кількість мін на складних листках, після чого препарували міну та доставали лялечок з неї. Лялечок поміщали до пронумерованих пробірок для фіксації спиртовим розчином. Номер пробірки відповідав номеру екосистеми.

Загалом проводили виміри на 540 екземплярах лялечок *M. robiniella*. Комах фотографували через бінокляр МБС–10 за допомогою цифрової фотокамери з роздільною здатністю 5 МП (рис 3.3). До комах прикладали об'єкт-мікромір для калібрування вимірюваних параметрів.

Вимірювання проводили за цифровими фотографіями за допомогою програми TourView. Вимірювали 3 лінійних характеристики: довжину тіла (Lb), довжину надкрил (Le) та висоту тіла (Hb); вираховували 3 індекси: відношення довжини тіла до довжини крил (Lb / Le), відношення довжини крил до висоти тіла (Le / Hb), відношення довжини тіла до його висоти (Lb / Hb). Первинну обробку даних проводили у MS Excel 2019, подальшу – у пакеті програм Statistica 13.

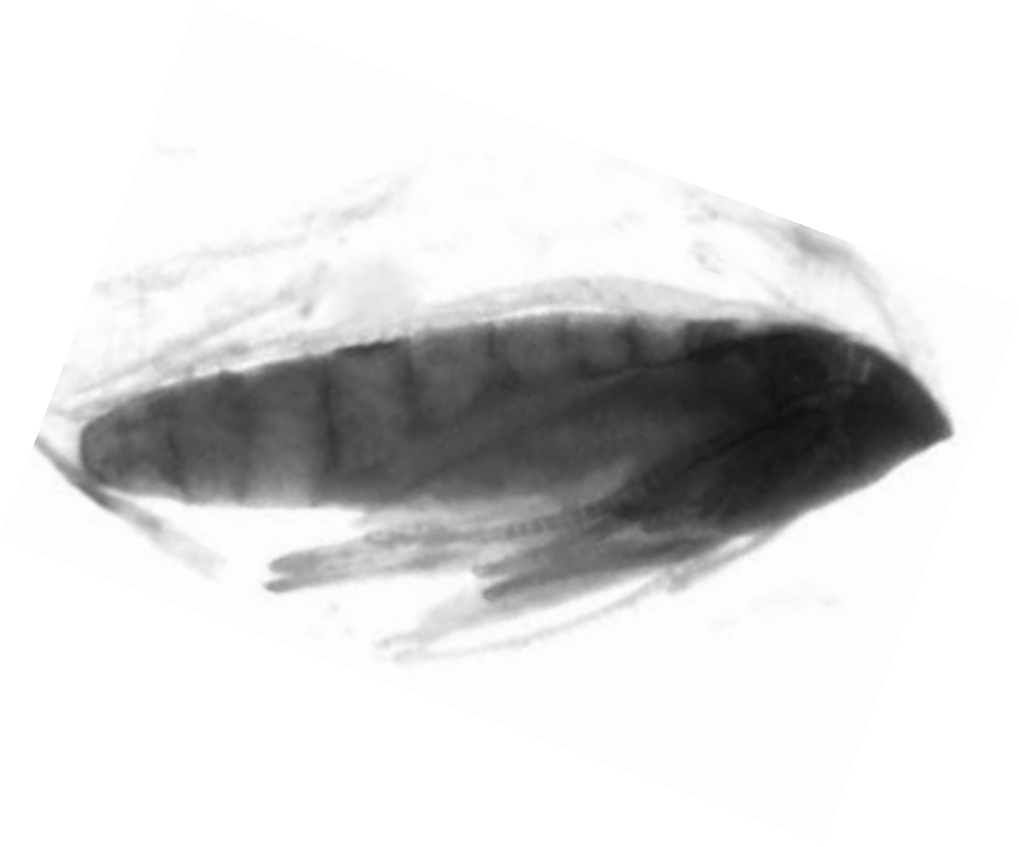


Рис. 3.3. Фото лялечки *M. robiniella* Clemens, 1859

Для порівняння щільності утворених мін на складний листок в залежності від екосистеми, застосували метод однофакторного дисперсійного аналізу. Для порівняння виявлення відхилень морфометричних характеристик лялечок від нормального розподілу використовували показники ексцесу (E_x) та асиметрії (A_s). Для проведення аналізу внутрішньопопуляційного різноманіття використовували коефіцієнт варіації (CV) та середньокваратичне відхилення (SD).

Для порівняння лінійних характеристик та індексів з метою виявлення міжпопуляційного поліморфізму застосовували однофакторний дисперсійний аналіз (ANOVA).

Для порівняння розподілу лінійних характеристик та індексів лялечок *M. robiniella*, зібраних з різних урбоценозів, побудували коробкові графіки, на яких за віссю абсцис вказані номери урбоценозів, в яких проводили збір лялечок, а за віссю ординат – значення характеристики або індексу. Достовірними вважали відмінності між вибірками за $P < 0,05$.

3.4. Методи визначення впливу живлення гусені *Gracillariidae* на біохімічні процеси у тканинах кормових рослин

Для біохімічних аналізів листки промивали водою і одразу використовували для екстракції ензимів. Для виділення ферментного препарату листки (0,3 г) гомогенізували в 6 мл 0,05 М трис-HCL буфері, рН 7.4 з 0,5% полівінілпіролідом (PVP). Екстракцію проводили при +40°C протягом 1 год та центрифугували 15 хв при 14000 об/хв. Супернатант відбирався для визначення активності та ізоферментного складу бензидин-пероксидази (BPOD), активності гваякол-пероксидази (GPPOD) і каталази (CAT). Активність BPOD (BPOD, EC 1.11.1.7) вимірювали при 490 нм у реакційній суміші (0,8 мл Na-оцтовий буфер, рН 5,4; 1 мл розчину бензидину і 0,2 мл ферментного препарату) після додавання 1% H₂O₂. Розрахунок активності проводився в інтервалі часу 1 хв, за яку спостерігалась максимальна швидкість реакції (Gregory, 1966). Результат виражали в опт.од./г сирої речовини хв.

Ізоферментний склад ВРх визначали методом ізоелектричного фокусування (IEF) в 5% горизонтальному поліакриламідному гелі (ПААГ) на приладі Ultrophor (LKB, Bromma, Sweden), діапазон рН 3,5–6,5. Для виявлення ферментативної активності в ПААГ використовували бензидиновий метод Guikema and Sherman (1980). Забарвлені гелі сканували та аналізували за комп'ютерною програмою 1D Phoretix, за якою для кожної ізоформи визначали її питому вагу (%) у загальному спектрі пероксидази. Виміри рН проводили безпосередньо на гелі з 1-см інтервалом за допомогою мікроелектрода (LKB 2117–111 Multiphor Surface Electrodes) при +100°C. Значення ізоелектричних точок (pI) ізоформ визначали за калібрувальною кривою.

Активність гваякол-залежної пероксидази (GPOD, EC 1.11.1.7) оцінювали згідно Ranieri et al. (2001) шляхом визначення окису гваяколу

при 470 нм у реакційній суміші, яка містила оцтовий буфер (рН 6.0), 2 мМ розчин гваяколу, 0,2 мл ферментного препарату і 0,15% H₂O₂. Результати розраховували з урахуванням молярного коефіцієнту екстинкції (26.6 мМ⁻¹ см⁻¹) і виражали в мМ гваякол/г. сирової речовини.

Визначення активності каталази (CAT, EC 1.11.1.6) оцінювали згідно Goth (1991) шляхом вимірювання оптичної густини при 410 нм в реакційній суміші з 0,2 мл ензимного препарату, 0,1% H₂O₂ і 4% молібдатом амонію. Результати розраховували з урахуванням коефіцієнту екстинкції (22,2 М⁻¹ см⁻¹) і виражали у мкМ H₂O₂/мг білку хв. Вміст білку в зразках визначався за методом Bradford (1976) з барвником Coomassie brilliant blue G 250 (Serva, USA) відносно стандарту альбуміну сироватки бика (Serva, USA).

Результати досліджень активності ферментів представляли як середнє значення \bar{x} , SD (стандартне відхилення). Отримані дані аналізували за допомогою програми Statistica (версія 8, StatSoft, США). Для визначення достовірної різниці групових середніх застосовували критерій Тьюкі (Honestly Significant Difference). Відмінності визнані статистично значущими за $P < 0,05$. Оскільки в місті не було знайдено абсолютно непошкодженого *C. ohridella* дерев гіркокаштану звичайного, за контроль взяті насадження з низьким (8.67 %) ураженням рослин мінером.

3.5. Методи визначення впливу живлення гусені *Gracillariidae* на стан фотосинтетичного апарату кормових рослин

Для дослідження впливу живлення гусені *C. ohridella* на процеси фотосинтезу *A. hippocastanum* обрано листки середньої формації по 5 шт. із освітленого та затіненого боку, обирали на річному вегетативному прирості з нижньої третини крони різної експозиції в суху погоду. Кожен обстежений листок окремо промарковано. Дослідження проводили із

17.05.2019 р. по 13.06.2019 р., що відповідало повному циклу розвитку (5 віків гусені) другої генерації *C. ohridella*. Таким чином, було з'ясовано вплив кожного віку гусені другої генерації. Вік гусені визначали за візуальними параметрами міни. Ступінь ураженості листкових пластинок гіркокаштану звичайного *C. ohridella* оцінювали візуально за попередньо розробленою нами шкалою (Shupranova et al., 2019).

Окремо, для встановлення впливу міського середовища на процеси фотосинтезу у кормових рослинах *C. ohridella* протягом вегетаційного сезону 2020 р. були здійснені дослідження у восьми паркових урбоценозах м. Дніпро.

Виміри освітленості проведені люксометром PCE-174 (PCE Instruments, Німеччина, 2018). Виміри температури та відносної вологості повітря – термогігрометром HE-173 (HUATO ELECTRONIC CO.LTD, КНР, 2018).

Для діагностики порушень фотосинтезу нативного хлорофілу у живому листку *A. hippocastanum* використано портативний флуорометр «Флоратест». Портативний флуорометр «Флоратест» складається з базового блоку з графічним рідиннокристалічним дисплеєм, кнопками керування, виносного оптоелектронного сенсора, кабелю під'єднання до USB-порту персонального комп'ютера та мережевого адаптера (рис. 3.3.).

У виносному оптоелектронному сенсорі знаходиться світлодіод, який має максимальну інтенсивність випромінювання на $\lambda = (470 + 20)$ нм. Показники опромінення в сенсорі: довжина хвилі опромінення $470 + 15$ нм; площа опроміненої плями не менше 15 мм^2 ; освітленість в межах плями не менше $2,4 \text{ Вт/м}^2$. Показники приймання сигналу в оптоелектронному сенсорі: спектральний діапазон вимірювання інтенсивності флуоресценції $670\text{--}800$ нм; площа приймального вікна 9 мм^2 ; чутливість фотоприймача на $\lambda = 650$ нм $0,45 \text{ А/В}$.



Рис. 3.3. Піддослідні дерева *A. hippocastanum* (а) та портативний флуорометр «Флоратест» (б)

Для дослідження інтенсивності флуоресценції хлорофілу, яка відбувається в червоній області спектру, на вході фотодіодного підсилювача використовується світлофільтр. В оптоелектронній голівці (кліпсі) вмонтовані світлодіоди, світло від яких спрямоване в одну точку досліджуваного листка, і один фотоприймач. Передбачено, що інтенсивність випромінювання світлодіодів і чутливість фотоприймача голівки сенсора можна змінювати в процесі вимірювання.

Об'єм внутрішньої пам'яті приладу забезпечує тривале зберігання інформації про 40 кривих індукції флуоресценції хлорофілу.

Спостереження проводили на живих листках *A. hippocastanum*. Після початку дії світла інтенсивність флуоресценції хлорофілу (індукція флуоресценції або флуоресценція, індукована (наведена) світлом) починає істотно змінюватись з часом. Часова залежність інтенсивності флуоресценції хлорофілу має характерний вигляд кривої з одним чи

кількома максимумами і отримала назву кривої індукції флуоресценції хлорофілу (крива Каутського) (рис. 3.4.). Форма цієї кривої досить чутлива до змін, які відбуваються у фотосинтетичному апараті рослин при адаптації до різних умов середовища, що стало основою широкого використання ефекту Каутського в дослідженні фотосинтезу.

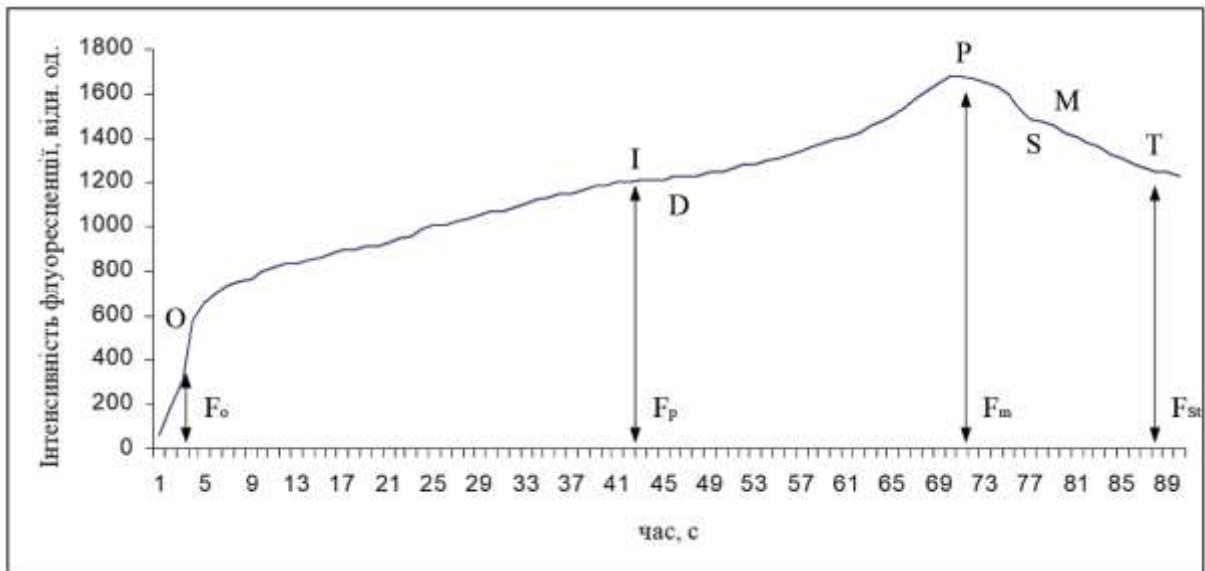


Рис. 3.4. Типова крива індукції флуоресценції хлорофілу:

F_0 – початкове значення індукції флуоресценції після ввімкнення опромінення; F_p – значення індукції флуоресценції «плато»;
 F_m – максимальне значення індукції флуоресценції; F_{st} – стаціонарне значення індукції флуоресценції після світлової адаптації листка рослини

У початковий момент часу всі канали фотосинтетичного переносу електронів відкриті і максимум енергії збуджених електронів йде на фотосинтетичний процес. У цей період флуоресценція хлорофілу мінімальна, і її інтенсивність на кривій Каутського позначають F_0 . Перехід від F_0 до F_p зумовлений переносом електронів від реакційних центрів ФС II через феотін до первинних акцепторів (хіонів). Перехід від F_0 до F_p спостерігається, наприклад, при короткому періоді темної адаптації. Весь відрізок від F_0 до F_m називають швидкою фазою флуоресценції або варіабельною флуоресценцією. Повільна фаза індукції флуоресценції хлорофілу являє собою всі індукційні переходи після досягнення піку F_m .

(Gorbunov & Falkowski, 2021). Відомо, що певні відрізки кривої індукції флуоресценції хлорофілу є індикаторами відповідних фізіологічних процесів у ланцюзі фотосинтезу (табл. 3.1). Тому порушення окремих ланок фотосинтезу, які викликані екзо- та ендогенними чинниками, проявляються у характерних змінах відповідних відрізків кривої індукції флуоресценції хлорофілу

Таблиця 3.1.

Характерні відрізки кривої індукції флуоресценції хлорофілу та їх діагностичне значення

Відрізок кривої ІФХ	Вигляд (ознаки) відрізка	Можливий інтервал часу, с	Стадії фотосинтетичного процесу, інформацію про які дає цей відрізок
Точка O	початковий відрізок	0–5	ефективність світлозбирання та реакційних центрів хлорофілу II
O – I – - D – P	вихід на головний максимум	0,1–10,0 (0,1–1,0)	електрон-транспортна ланка (від H ₂ O до Фд (феродоксин) і НАДФ) – так звана «світлова стадія» фотосинтезу
P – S – M	спадання та хід на другий максимум	3,0–50,0 (0,5–10,0)	активація (через Фд) білків-ферментів циклу Кальвіна, встановлення градієнту рН у мембранах, відновлення конкуруючих акцепторів (O ₂ , NO ₂ ⁻ тощо)
M – T	спадання й вихід на стаціонарний режим	10,0–2000,0 (10,0–3 00,0)	налагодження реакцій циклу Кальвіна й потоків речовин через мембрани та по судинам листка.

Особливості індукції флуоресценції хлорофілу залежать від стану всієї системи фотосинтезу і відображають кінетику перебігу всіх ланок біохімічного ланцюга фотосинтезу (Govindjee, 2004). Зміни у будь-якій ланці фотосинтезу призводять до зміни вигляду кривої індукції флуоресценції хлорофілу. Тому за виглядом цієї кривої можна діагностувати поточний стан фотосинтетичного апарату рослини,

оцінювати зміни ефективності фотосинтезу при змінах світлового режиму, температури, вологості та інших чинників.

3.6. Статистична обробка даних

Статистична обробка отриманих даних здійснена шляхом розрахунку середнього значення (\bar{x}), медіани (M) і середньоквадратичного відхилення (SD), коефіцієнта варіації (CV , %), мінімального та максимального значень ($Min-Max$). Отримані дані аналізували за допомогою програми Statistica (версії 8–13, StatSoft, США). Для визначення достовірної різниці групових середніх застосовували критерій Тьюкі (Honestly Significant Difference).

Для з'ясування екологічних чинників, що впливають на механізми заселення інвайдерами нового середовища, було побудовано загальні лінійні моделі в яких враховано: суму квадратів, середню суму квадратів, ступені вольності, Бета-регресійні коефіцієнти, F-тест (Критерій Фшера), р-рівень (статистична значущість).

Для дослідження адаптації інвазійних молей-строкаток до нових умов існування було використано наступну статистичну обробку даних: для порівняння щільності утворених мін на складний листок, в залежності від екосистеми, застосували метод однофакторного дисперсійного аналізу; для порівняння виявлення відхилень морфометричних характеристик лялечок від нормального розподілу використовували показники ексцесу (Ex) та асиметрії (As); для проведення аналізу внутрішньопопуляційного різноманіття використовували коефіцієнт варіації (CV) та середньоквадратичне відхилення (SD); для порівняння лінійних характеристик та індексів з метою виявлення міжпопуляційного поліморфізму застосовували однофакторний дисперсійний аналіз (ANOVA).

Для порівняння розподілу лінійних характеристик та індексів лялечок *M. robiniella*, зібраних з різних екосистем, побудували коробкові графіки, на яких за віссю абсцис вказані номери екосистем, де проводили збір лялечок, а за віссю ординат – значення характеристики або індексу. Достовірними вважали відмінності між вибірками за $P < 0,05$.

Для виявлення особливостей заселення паразитоїдами мін інвайдерів у різних урбоценозах було побудовано генералізовану модель Пуасона, в якій враховано рівень ефекту предиктора, регресійний коефіцієнт, довірчий інтервал регресійного коефіцієнта, p -рівень (статистична значущість). Для перевірки обмежень на параметри статистичної моделі, оціненої на основі вибірових даних, було застосовано Тест (статистику) Вальда.

РОЗДІЛ 4. МЕХАНІЗМИ ЗАСЕЛЕННЯ ІНВАЗІЙНИМИ ВИДАМИ GRACILLARIIDAE РІЗНИХ ТИПІВ ЕКОСИСТЕМ

Представники класу *Insecta* утворюють найбільшу за чисельністю інвазійну групу організмів у сучасній Біосфері, кількість їх нових вторгнень збільшується експоненціально (Seebens et al. 2018). Така ситуація оцінюється, як глобальна загроза для різних галузей економіки та оточуючого середовища (Kenis et al. 2009; Aukema et al. 2011).

Масштаби цього явища гарно ілюструє той факт, що лише на території Європейського союзу кожен рік реєструється приблизно 20 нових інвазійних видів, це майже удвічі більше, ніж ще пів століття тому (Roques 2010).

У Північній Америці більше ніж 450 інвазійних видів комах-дендрофагів поширилися переважно протягом останніх 50 років, 14% з них наносять збитки лісовому або садово-парковому господарству (Aukema et al., 2010).

Більшість з фітофагів-інвайдерів поширилися разом зі своїми кормовими рослинами, незважаючи на те що, фіто-санітарні та карантинні норми міжнародних перевезень стають більш суворими, торгівля та перевезення екзотичних рослин планетою лишається провідним шляхом для поширення інвазійних фітофагів (Liebhold et al., 2012).

Серед інвазійних комах-фітофагів досить активно проявляють себе різноманітні мінери (Kirichenko et al., 2019), багато їх видів широко відомі, як небезпечні шкідники сільськогосподарських культур, інші наносять збитки лісовому та садово-парковому господарству (Spencer 1973; Digweed et al., 2009; Ellis, 2018).

Листкові мінери живуть всередині листка кормової рослини, живляться паренхімою або епідермісом, утворюючи таким чином порожнини, які отримали назву «міни» (Hering 1951). Такий спосіб існування відомий для представників чотирьох рядів комах – Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera та Diptera. Світова фауна рецентних комах-мінерів за попередніми оцінками (Connor, Taverner, 1997) нараховує до 10 000 видів.

Міни часто мають видоспецифічну форму, а отже – можуть використовуватись у якості діагностичного інструменту для ідентифікації комах (Hering, 1951; Spencer, 1976; Ellis, 2018).

Через ендofільний спосіб існування більшість мінерів специфічні для своїх кормових рослин, зазвичай на рівні роду, але відомі виключення (Hering 1951; Spencer 1976). Останні десятиліття саме мінери привертають велику увагу, через збільшення кількості інвазій (Šefrová 2003; van Nieukerken et al. 2012)

Багато мінерів-інвайдерів колонізували великі площі лісів у новому ареалі, дають постійні спалахи чисельності, що призводить до серйозних екологічних і економічних наслідків (Argov, Rössler, 1996; Sweeney et al., 2017). Деякі види дуже швидко поширились новими для них континентами (Šefrová 2003; Kirichenko et al. 2017).

Переважає більшість мінерів, що отримали статус інвазійних, зареєстровано або на території Європи, або у Північній Америці (Kirichenko et al. 2019). Цей факт, з одного боку, може свідчити про велику роботу із інтродукції деревних рослин саме на цих територіях, або про більшу увагу з боку фахівців у цих регіонах, адже лишається не з'ясованою ситуація на інших континентах.

Серед інвазійних лускокрилих, личинки яких постійно живляться у мінах, 11 видів належать до родини молі-строкатки (Gracillariidae):

Cameraria ohridella Deschka and Dimić (1986), *Macrosaccus robiniella* (Clemens 1859), *Parectopa robiniella* Clemens 1863, *Phyllocnistis citrella* Stainton 1856, *Phyllocnistis vitegenella* Clemens 1859, *Phyllonorycter blancardella* (Fabricius 1781), *Phyllonorycter issikii* (Kumata 1963), *Phyllonorycter leucographella* (Zeller 1850), *Phyllonorycter mespilella* (Hübner 1805), *Phyllonorycter messaniella* (Zeller 1846), *Phyllonorycter platani* Staudinger 1870.

Як ми зазначали раніше, на території України станом на 2021 р. зареєстровано 5 видів інвазійних молей-строкаток, серед яких популяції *C. ohridella*, *M. robiniella*, *P. issikii* та *P. robiniella* через свою життєдіяльність викликають найбільше занепокоєння.

4.1. Особливості заселення ползахисних лісосмуг

Дослідження особливостей заселення інвайдерами штучних лісових екосистем (протиерозійних та ползахисних лісосмуг) здійснено на території національного природного парку «Великий Луг» (Запорізька область) та Микільського лісництва Дніпровського лісового господарства (Дніпропетровська область). Ці території обрано не випадково, адже головною лісовою породою в них є робінія звичайна, яка останні 10 років відчуває вплив життєдіяльності нових інвайдерів родини Graciilariidae.

Невід'ємною частиною дослідження сучасного біорізноманіття стають питання, пов'язані із з'ясуванням статусу інвазійних видів (Alien ..., 2010), їх впливом на місцеві екосистеми, господарство і здоров'я людини (Kirichenko et al., 2018). Особливого значення такі дослідження набувають при біологічному моніторингу територій природно-заповідного фонду, адже адекватний менеджмент їх біологічних ресурсів є запорукою вдалого функціонування таких об'єктів, що призведе до більш ефективної охорони й подальшого збереження природної спадщини.

У сучасних умовах степової зони України, де зареєстровано понад 286 адвентивних видів рослин (Baranovski et al., 2016), що становить 17 % від регіональної флори, все більшої актуальності набувають дослідження особливостей життєдіяльності інвазійного комплексу комах, провідну роль в якому, за масштабами впливу, відіграють фітофаги. Традиційно, велику увагу приділено дослідженням економічно небезпечних видів, яким надається статус «карантинних» через відомий вплив на господарство людини. У той час, як майже щорічно реєструються нові види-інвайдери, особливості життєдіяльності яких лишаються не дослідженими (Holoborodko et al., 2016).

Великий Луг – унікальний природний комплекс, який має велике біогеографічне, екологічне, природо-охоронне, історичне та рекреаційне значення (Голобородько, Махіна, 2013). Тільки у 2006 р. у цій місцевості створено Національний природний парк «Великий Луг». Першочерговим завданням функціонування цього природоохоронного об'єкта є інвентаризація його біологічних ресурсів. Особливе місце серед біоти парку посідають представники ряду Лускокрилі (Lepidoptera), з одного боку, вони відіграють провідну роль в існуванні місцевих фітоценозів, бо є активними запилювачами, а з іншого до цього ряду належить до 50% зареєстрованих інвазійних видів комах у цій підзоні.

Комплекс Лускокрилих НПП «Великий Луг» досліджується майже із дня заснування. Отримано попередню інформацію по деяким таксонам (Бидзиля и др., 2012; Кавурка, Голобородько, 2017), здійснено первинний моніторинг комплексу рідкісних і зникаючих видів (Голобородько, Махіна, 2013).

Матеріал був зібраний у 2010–2020 рр. Польовими дослідженнями було охоплено всі основні за розмірами та ступенем збереження екосистеми НПП (рис. 4.1).

За десятирічну історію спостережень нами зареєстровано 8 видів-інвайдерів (*Macrosaccus robiniella* (Clemens, 1859), *Parectopa robiniella* Clemens, 1863, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimič, 1986, *Plodia interpunctella* (Hübner, [1813]), *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859), *Hyles hippophaes* (Esper, 1789), *Hyphantria cunea* (Drury, 1773), *Ponometia candefacta* (Hübner, [1831])), які належать до 6 родин (3 види до Gracillariidae Stainton, 1854; 1 – Pyralidae Latreille, 1809; 1 – Crambidae Latreille, 1810; 1 – Sphingidae Latreille, 1802; 1 – Erebidae (Leach, [1815]) та 1 – Noctuidae Latreille, 1809) ряду Лускокрилі (Lepidoptera).

Усі з установлених видів трофічно пов'язані із інтродукованою рослинністю. Винятком є лише *H. cunea*, яка протягом періоду спостережень реєструвалась і на місцевій дендрофлорі. Відтак, вплив на автохтонні фітоценози екосистем, що охороняються на території НПП, не істотний або взагалі відсутній.

З іншого боку, до території НПП входять великі за площею ділянки, зайняті штучними насадженнями з робінії звичайної (*Robinia pseudoacacia* L.), на степових схилах Каховського водосховища – лоху вузьколистого (*Elaeagnus angustifolia* L.), фіто-санітарний стан яких потрібно контролювати. На останньому розвивається гусінь *H. hippophaes*. Цей бражник не численний, реєструється щорічно, спалахів чисельності не зафіксовано. Історія інвазії в Україні налічує 60 років, протягом яких вид розширює ареал.

Трофічні зв'язки *P. candefacta* як і для решти території України, не встановлені, але імаго реєструється постійно. Як відомо (Голобородько та ін., 2020), вид був інтродукований у якості біоагента боротьби із амброзією (*Ambrosia artemisiifolia* L.) до Краснодарського та Ставропольського країв Росії. Вдалих результатів контролю амброзії досягнуто не було, проте вид долучився до місцевої фауни. Поширення відбулось швидко: із 1994 по 2004 рр. новий ареал повністю покрити територію Степової зони України. Наразі

ця совка просунулась до Балканського п-ову, прогнозується поширення всією Південною Європою.



Рис.4.1. Карта-схема НПП «Великий Луг» з пунктами лову на світло:
1 – о-ви Великі Кучугури; 2 – урочище «Басанька»;
3 – урочище «Балка Маячанська».

Види *C. ohridella* та *C. perspectalis* на території НПП відомі лише з декоративних насаджень присадибних ділянок і паркових зон населених пунктів (с. Скельки та м. Дніпрорудне). Через специфіку свого живлення (обидва є монофагами інтродукованих *Aesculus hippocastanum* L. та відповідно *Buxus sempervirens* L.), своєю життєдіяльністю не становлять загрози для існування фітоценозів НПП. Самшитова вогнівка (*C. perspectalis*) на території НПП була вперше зареєстрована в окол. с. Скельки лише у 2016 р. (2♂ та 3♀ 20.08.2016 р., Голобородько К.К.)

P. interpunctella – синантропний вид вогнівок, розвиток якого відбувається, переважно, в амбарних сховищах на різних продуктах зберігання. Імаго реєструються постійно, протягом літнього, частково – осіннього періоду, на штучні джерела світла. Оскільки територія НПП оточена населеними пунктами, залишається відкритим питання про здатність цього інвайдера існувати самостійно, наприклад, у комплексі нідіколів гризунів.

До 70% із 681,9 га лісової рослинності НПП зайнято різного віку насадженнями робінії звичайної. Як і скрізь по степовій зоні України, за останні 10 років цією територією поширилися два види-інвайдери – *M robiniella* та *P. robiniella*, вплив яких на життєдіяльність цієї породи досі спеціально не вивчався. Обидва інвайдери реєструються із початку ентомологічного моніторингу на території НПП, зараз їх зафіксовано в усіх екосистемах НПП де є кормова рослина. Нами проведено дослідження особливостей заселення у двох урочищах, де основною деревною породою є робінія звичайна (табл.4.1. та табл.4.2.)

Таблиця 4.1

Морфометрична мінливість мін у популяціях *Parectopa robiniella* (n = 28) та *Marcosaccus robiniella* (n = 16) в урочищі «Басанька»

Характеристика	<i>Parectopa robiniella</i>			<i>Macrosaccus robiniella</i>		
	CV	SD	x	CV	SD	x
L	0,25	3,48	13,98	0,15	2,15	14,68
W	0,39	3,37	8,60	0,15	1,15	7,57
S	0,55	2162,93	3955,89	0,21	783,48	3712,09
Sl	0,23	6651,98	29124,97	0,35	10801,64	30911,76
L/W	0,20	0,35	1,74	0,20	0,40	1,97
S/Sl	0,48	0,06	0,13	0,24	0,03	0,13

Примітка: CV – коефіцієнт варіації; SD – стандартне відхилення; x – середнє значення; L – довжина міни, W – ширина міни, S – площа міни, Sl – площа листової пластинки, L/W – відношення довжини міни до її ширини, S/Sl – відношення площі міни до площі листової пластинки.

Таблиця 4.2

Морфометрична мінливість мін у популяціях *Parectopa robiniella* (n = 39) та *Marcosaccus robiniella* (n = 15) в урочищі «Балка Маячанська»

Характеристика	<i>Parectopa robiniella</i>			<i>Macrosaccus robiniella</i>		
	CV	SD	x	CV	SD	x
L	0,26	3,62	14,27	0,27	4,37	16,07
W	0,35	3,01	8,65	0,15	1,31	8,90
S	0,51	2007,88	3995,44	0,26	1104,82	4256,55
Sl	0,28	7644,51	28059,78	0,07	2323,14	31473,82
L/W	0,21	0,36	1,73	0,17	0,31	1,80
S/Sl	0,50	0,07	0,14	0,30	0,04	0,14

Примітка: CV – коефіцієнт варіації; SD – стандартне відхилення; x – середнє значення; L – довжина міни, W – ширина міни, S – площа міни, Sl – площа листової пластинки, L/W – відношення довжини міни до її ширини, S/Sl – відношення площі міни до площі листової пластинки.

За результатами дослідження, як коефіцієнт варіації, так і стандартне відхилення, вказують на те, що морфометрична пластичність мін *P. robiniella* проявляє більш варіативний поліморфізм, ніж *M. robiniella*. За довжиною міни *P. robiniella* у середньому менші, ніж міни *M. robiniella*.

При цьому ширина (W) і площа мін (S) *P. robiniella* у середньому більша, а площа листової поверхні (Sl) листків з мінами *P. robiniella* менша, ніж площа поверхні листків з мінами *M. robiniella*. Відношення довжини до ширини міни (L/W) більше у *M. robiniella*, що свідчить про більшу витягнутість мін, що утворюють особини.

Особливості заселення інвайдерами штучних насаджень робінії звичайної, що використовуються у полезахисних цілях, нами досліджувались на прикладі штучної лісосмуги у Дніпровському районі, Дніпропетровської області (Микільське лісництво Дніпровського лісового господарства).

Заселення полезахистних лісосмуг відбувається не рівномірно, як з'ясувалось, головним чинником у цьому процесі є вік дерев. Оскільки найбільшу площу серед штучних полезахисних насаджень в Україні займають посадки робінії звичайної, нами були здійснені дослідження особливостей їх заселення. З'ясувалось, що майже в усіх природних зонах України *R. pseudoacacia* проявляє себе відносно активно, переважно за рахунок поширення через кореневу поросль.

У лісах Північного Придніпровського байрачного Степу, що підпорядковані Державному агентству лісових ресурсів і входять до структури Дніпропетровського обласного управління лісового і мисливського господарства, деревостани *R. pseudoacacia* займають площу 17683,7 га, або 26,9 % від площі вкритих лісовою рослинністю земель (Основні..., 2011). Їх таксаційні показники наведено у Додатку Г.

Обстежені нами лісосмуги дозволили виділити три вікові варіанти дерев *R. pseudoacacia* (власне насадження під час створення лісосмуги (50-70 років), порослеві особини (15-25 років) та молодняк (до 15 років)). В усіх географічних зонах країни на робінії псевдоакації виявлено *P. robiniella* та *M. robiniella*. Моніторингові дослідження показали різний ступінь заселення інвазійними Gracillariidae трьох вікових груп дерев. З'ясувалось, що обидва інсайдери, переважно, утворюють міни на листках молодих дерев (до 15 років) (рис. 4.2.).

За результатами підрахунку середньої кількості мін на простому листочку з'ясувалось, що для всіх трьох вікових груп дерев найчастіше інвайдери міну утворювали на нижньому (причерешковому) сегменті. Визначення особливостей відносного заселення простих листочків від загальної кількості пошкоджених листочків показало, що заселеність листової пластинки найбільша у положеннях серединних листочків на складному листі робінії (рис. 4.2.).

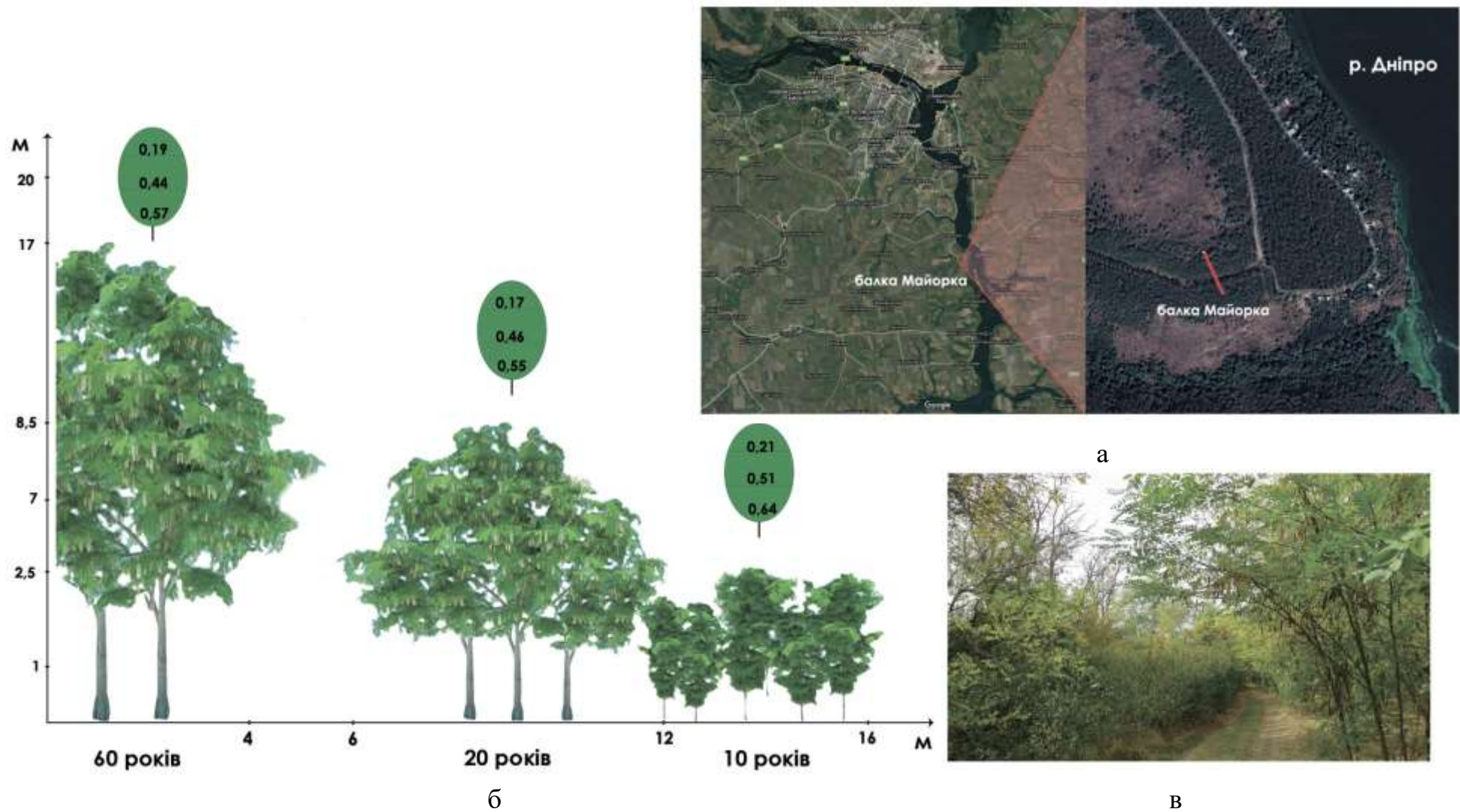


Рис. 4.2. Характеристика заселення *P. robiniella* лісосмуги: а – розташування профілю досліджень; б – особливості заселення різновікових ділянок; в – фотографія лісосмуги

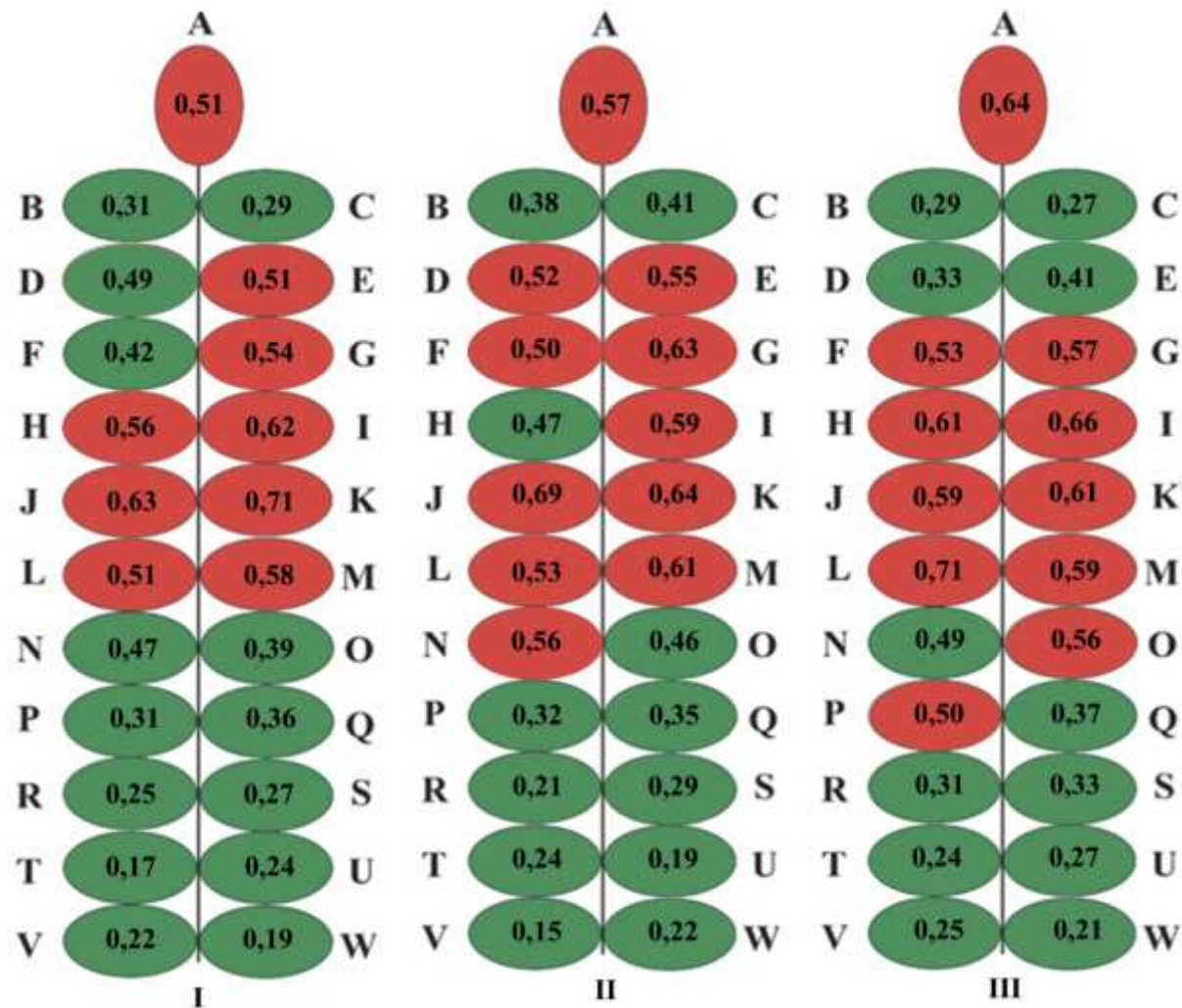


Рис. 4.3. Заселеність *P. robinella* простих листків складного листа робінії звичайної: I – особливості заселення лісосмуги (насадження 60-ти річного віку), II – особливості заселення порослі (вік дерев 15-25 р.), III – особливості заселення молодняка (вік дерев до 15 р.)

За результатами підрахунку середньої кількості мін та визначення відносного ступеня заселення простих листків від загальної кількості ушкоджених, з'ясувалось, що заселеність складної листкової пластинки робінії звичайної найбільша для листків серединної позиції: А, G, I, J, K, L та М (рис. 4.3.).

Установлено, що найбільшу перевагу для відкладання яєць самиці *P. robiniella* віддавали нижньому (причерешковому) сегменту простого листочка. Причому така перевага спостерігалась для всіх вікових груп дерев робінії.

Такі особливості заселення можна пояснити різними темпами росту листкової пластинки в *R. pseudoacacia* та якісними характеристиками тканин листка. Таким чином, наші дослідження підтвердили припущення О.В. Сінчука (2016), що топічна специфічність заселення обумовлена особливостями дивергентного розвитку листа та акропетальним розвитком листочка кормової рослини.

Як відомо (Яковлев, Челомбитько, 1990), тканина листків інтенсивніше наростає біля основи листкової пластинки, отже самиці *P. robiniella* відкладають яйця на більш молоді у фізіологічному розумінні тканину. Листки ростуть у ширину через поділ меристеми по краях листкової вісі (Яковлев, Челомбитько, 1990), обабіч якої гусінь першого віку й формує міну.

4.2. Особливості заселення міських зелених зон

Швидкість інвазії та екологічну пластичність, яку демонструють види-інвайдери родини молей-строкаток (Gracillariidae), надає важливого значення спостереженням за станом їх популяцій (Lakatos et al., 2006). Поява в Україні адвентивних видів робінієвих мінерів (білоакацієвої молі-строкатки *P. robiniella* та білоакацієвого мінера *M. robiniella*) викликає особливе занепокоєння, оскільки *R. pseudoacacia* в умовах глобального потепління

клімату відносять до стратегічних порід, надзвичайно витривалих до посухи (Enescu, Dănescu, 2013).

За результатами статистичної обробки даних, найбільша кількість мін реєструвалась у більш чистих зонах м. Дніпро (рис. 4.4) – Ботанічний сад ДНУ та парк імені Т.Г. Шевченка. Найменша кількість мін реєструвалась безпосередньо у центрі міста: у парку Сагайдак та парку імені Лазаря Глоби.

Крива мінливості середньої кількості мін на листку (а) майже повністю повторює криву мінливості абсолютної кількості мін (б). Відповідно, середня кількість мін *P. robiniella* не залежить від кількості листків *R. pseudoacacia*.

За результатами однофакторного дисперсійного аналізу заселення мінерів у різних зелених зонах м. Дніпро (табл. 4.3), статистично достовірні ($p < 0.05$) відмінності виявились між парком Сагайдак і парком Придніпровський, парком Сагайдак та парком 40-річчя визволення Дніпропетровська, парком Сагайдак та парком імені Т.Г. Шевченка, парком Сагайдак і Ботанічним садом ДНУ.

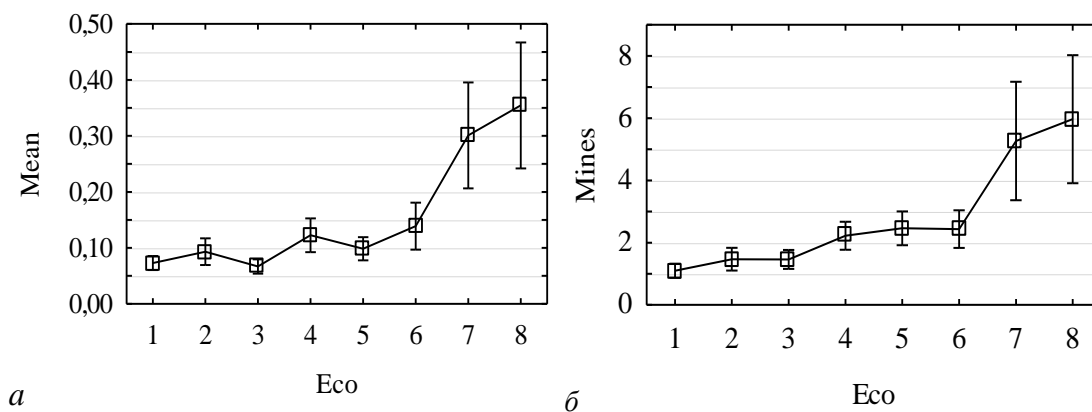


Рис. 4.4. Мінливість заселення *P. robiniella* на модельних гілках *R. pseudoacacia* L.: а – мінливість середньої кількості мін на листках (Mean), б – мінливість абсолютної кількості мін на листках (Mines); за віссю абсцис – номер екосистеми (Есо), за віссю ординат – значення характеристики.

Достовірні відмінності ($p < 0.05$) між парком імені Лазаря Глоби та іншими екосистемами виявились між (табл. 4.4) парком Придніпровський, парком 40-річчя визволення Дніпропетровська, парком імені Т.Г. Шевченка, а також між парком імені Лазаря Глоби та Ботанічним садом ДНУ ($p < 0.001$).

Достовірні відмінності ($p < 0.01$) між лісопарком Дружби народів та іншими екосистемами виявились між (табл. 4.5) ним і парком 40-річчя визволення Дніпропетровська, Парком імені Т.Г. Шевченка, а також між лісопарком Дружби народів та Ботанічним садом ДНУ ($p < 0.001$).

Достовірні відмінності спостерігаються між (табл. 4.6) парком Придніпровський та Ботанічним садом ДНУ ($p < 0.001$); парком 40-річчя визволення Дніпропетровська і Ботанічним садом ДНУ (табл.4.7), а також між парком імені Т.Г. Шевченка (табл. 4.8) та Ботанічним садом ДНУ ($p < 0.01$).

Таблиця 4.3

Результати однофакторного дисперсійного аналізу заселення мінерів у різних зелених зонах м. Дніпро ($n = 242$)

Есо	$x \pm SD$	SS	MS	F	P
1	1,10±0,32	1,0360	1,0360	1,2608	0,2682
2	1,47±1,02				
1	1,10±0,32	1,0403	1,0403	1,4135	0,2404
3	1,46±0,94				
1	1,10±0,32	9,8560	9,8560	6,8703	0,0120*
4	2,22±1,33				
1	1,10±0,32	15,7926	15,7926	4,4560	0,0387*
5	2,46±2,03				
1	1,10±0,32	14,2041	14,2041	5,0388	0,0295*
6	2,44±1,86				
1	1,10±0,32	130,2083	130,2083	6,5556	0,0146*
7	5,27±5,10				

Примітка: Есо – номер екосистеми (див. Матеріали і методи), $x \pm SD$, SS – сума квадратів, MS – значення квадратів, F – значення Фішера, P – ступінь достовірності, *, **, *** – ступінь достовірності, який відповідає 0,05, 0,01 та 0,001 відповідно.

Таблиця 4.4

Результати однофакторного дисперсійного аналізу заселення мінерів у
різних зелених зонах м. Дніпро ($n = 232$)

Есо	$x \pm SD$	SS	MS	F	P
2	1,47±1,02	0,0009	0,0009	0,0001	0,9754
3	1,46±0,94				
2	1,47±1,02	9,6179	9,6179	6,7393	0,0116*
4	2,22±1,33				
2	1,47±1,02	20,1822	20,1822	6,7301	0,0111*
5	2,46±2,03				
2	1,47±1,02	16,4415	16,4415	6,9361	0,0104*
6	2,44±1,86				
2	1,47±1,02	223,3420	223,3420	17,0526	0,0001***
7	5,27±5,10				

Примітка: Есо – номер екосистеми (див. Матеріали і методи), $x \pm SD$, SS – сума квадратів, MS – значення квадратів, F – значення Фішера, P – ступінь достовірності, *, **, *** – ступінь достовірності, який дорівнює 0,05, 0,01 та 0,001 відповідно.

Таблиця 4.5

Результати однофакторного дисперсійного аналізу заселення мінерів у
різних зелених зонах м. Дніпро ($n = 200$)

Есо	$x \pm SD$	SS	MS	F	P
3	1,46±0,94	10,8321	10,8321	8,2443	0,0053
4	2,22±1,33				
3	1,46±0,94	23,1160	23,1160	8,2805	0,0048**
5	2,46±2,03				
3	1,46±0,94	18,5128	18,5128	8,5126	0,0046**
6	2,44±1,86				
3	1,46±0,94	245,5135	245,5135	20,8866	2,15*10 ⁻⁵ ***
7	5,27±5,10				

Примітка: Есо – номер екосистеми (див. Матеріали і методи), $x \pm SD$, SS – сума квадратів, MS – значення квадратів, F – значення Фішера, P – ступінь достовірності, *, **, *** – ступінь достовірності, який дорівнює 0,05, 0,01 та 0,001 відповідно.

Таблиця 4.6

Результати однофакторного дисперсійного аналізу заселення мінерів у різних зелених зонах м. Дніпро ($n = 161$)

Есо	$x \pm SD$	SS	MS	F	P
4	$2,22 \pm 1,33$	1,2840	1,2840	0,401037	0,52816
5	$2,46 \pm 2,03$				
4	$2,22 \pm 1,33$	0,8547	0,8547	0,321926	0,572193
6	$2,44 \pm 1,86$				
4	$2,22 \pm 1,33$	151,6687	151,6687	11,89429	0,001***
7	$5,27 \pm 5,10$				

Примітка: Есо – номер екосистеми (див. Матеріали і методи), $x \pm SD$, SS – сума квадратів, MS – значення квадратів, F – значення Фішера, P – ступінь достовірності, *, **, *** – ступінь достовірності, який дорівнює 0,05, 0,01 та 0,001 відповідно.

Таблиця 4.7

Результати однофакторного дисперсійного аналізу заселення мінерів у різних зелених зонах м. Дніпро ($n = 125$)

Есо	$x \pm SD$	SS	MS	F	P
5	$2,46 \pm 2,03$	0,0185	0,0185	0,004819	0,9448
6	$2,44 \pm 1,86$				
5	$2,46 \pm 2,03$	153,4141	153,4141	13,15253	0,0005***
7	$5,27 \pm 5,10$				

Примітка: Есо – номер екосистеми (див. Матеріали і методи), $x \pm SD$, SS – сума квадратів, MS – значення квадратів, F – значення Фішера, P – ступінь достовірності, *, **, *** – ступінь достовірності, який дорівнює 0,05, 0,01 та 0,001 відповідно.

Результати однофакторного дисперсійного аналізу заселення мінерів у різних зелених зонах м. Дніпро ($n = 63$)

Есо	$x \pm SD$	SS	MS	F	P
6	2,44±1,86	135,8769	135,8769	10,2814	0,0020**
7	5,27±5,10				

Примітка: Есо – номер екосистеми (див. Матеріали і методи), $x \pm SD$, SS – сума квадратів, MS – значення квадратів, F – значення Фішера, P – ступінь достовірності.

Окрім з'ясування особливостей заселення різних паркових урбоценозів, було проведено дослідження топологічних особливостей заселення складних листочків робінії у різних урбоценозах та у природному заповіднику Дніпровсько-Орільський (рис. 4.5).

Виявилось, що в цілому й у межах міста, і в природному заповіднику заселення *P. robiniella* відбувається, переважно, на листках середньої позиції – А, F, G, I, J, та К, складного листа робінії. Як і у випадку із заселенням лісосмуг, перевагу до заселення у межах простого листочку, *P. robiniella* в урбоценозах віддавала причерешковому (нижньому) його сегменту.

Такі особливості заселення листків *P. robiniella* пояснюються різними темпами росту листкової пластинки, а отже – й різними якісними характеристиками тканин кормової рослини. Як нами було встановлено й для позаміських насаджень робінії звичайної, топічна специфічність заселення, ймовірно, викликана особливостями дивергентного розвитку складного листа та особливостями акропетального розвитку простого листка робінії.



Рис. 4.5. Особливості заселення *P. robiniella* паркових зон м. Дніпро: 1 – парк Дружби народів, 2 – парк Мануйлівський, 3 – природний заповідник «Дніпровсько-Орізький», 4 – парк ім. Т.Г. Шевченка, 5 – парк Лазаря Глоби, 6 – Ботанічний сад ДНУ, 7 – парк 40-річчя визволення Дніпра, 8 – парк Придніпровський.

На території Ботанічного саду ДНУ нами зареєстровано тотальне заселення дерев робінії. У результаті проведених досліджень з'ясувалось, що *P. robiniella* проявляє відносно велику пластичність до вибору умов існування всіх віків гусені. Про це свідчать статистичні дані (табл. 4.9), отримані при морфологічних дослідженнях мін.

За результатами дослідження (табл. 4.9), довжина міни у середньому становить 13,7 мм, а ширина – 8,4 мм. Площа міни у середньому 3787,6 мм². Відношення довжини до ширини міни становить 1,9, що сильно віддаляє форму міни від кола: вона має сильно витягнену форму.

Таблиця 4.9

Морфометрична мінливість мін у популяціях *P. robiniella* (n = 84)
на території Ботанічного саду ДНУ

Характеристика	CV	SD	x
L	0,40	5,50	13,70
W	0,60	4,90	8,40
S	0,80	3178,10	3787,60
Sl	0,40	11038,60	27137,70
L/W	0,30	0,50	1,90
S/Sl	0,80	0,10	0,10

Примітка: CV – коефіцієнт варіації; SD – стандартне відхилення; x – середнє значення; L – довжина міни, W – ширина міни, S – площа міни, Sl – площа листової пластинки, L/W – відношення довжини міни до її ширини, S/Sl – відношення площі міни до площі листової пластинки.

Коефіцієнт варіації довжини міни дорівнює 0,4, ширини – 0,6, а площі – 0,8. Відношення довжини до ширини менш варіативне, ніж відношення площі міни до площі листкової поверхні. Це, з одного боку, пов'язано з більш стабільною загальною формою міни, з іншого – досить мінливою площею міни, що, вірогідно, залежить від багатьох факторів навколишнього середовища.

За результатами нашого дослідження заселення мінерами робінії, найбільшу щільність мін зареєстровано у більш чистих зелених зонах – у Ботанічному саду ДНУ та у природному заповіднику Дніпровсько-Орільський. Причиною може бути різність умов існування; можливо, мінери, що населяють зелені зони м. Дніпро, відчувають вплив комплексу антропогенних факторів, що стримують розвиток їх популяцій.

Таким чином, робінія в межах міста менше проявляє схильність до зараження мінерами порівняно до дерев у більш чистих екосистемах. З цього можна зробити висновок, що найбільш уразливі особини робінії – ті, що знаходяться за межею міста.

Морфологічна мінливість є одним із проявів адаптацій, що формує пристосування живих організмів до змін умов навколишнього середовища (Слинько та ін., 2008). Ефекти впливу фактору накопичуються в біологічних об'єктах за певний проміжок часу.

Морфологічні особливості живих організмів значною мірою залежать від місця їх проживання. Зумовлено це особливостями раціону, періодом розмноження, пристосуванням до тієї чи іншої екосистеми тощо.

Морфологічна мінливість характеризується зміною вагових та лінійних показників – це результат впливу чинників довкілля. Морфологічна мінливість популяції є проявом загального генетичного поліморфізму і індикатором потенційної стійкості популяції в умовах високого антропогенного навантаження на природні екосистеми (Бригадиренко, Федорченко, 2008).

Дослідження морфологічної мінливості безхребетних тварин дозволяє оцінити здатність популяції підтримувати сталість, можливість змін в межах одного виду і відхилення від середніх розмірів (Brygadyrenko, Korolev, 2015), а також скласти оцінку якості довкілля (Hodkinson, Jackson, 2005). Морфологічні зміни найчастіше оцінюють за допомогою морфометричних індексів (Слинько та ін., 2008).

Морфологічні характеристики мін можна сприймати як головні показники успішного живлення гусені мінерів (Holoborodko et al., 2018). Оцінка площі міни визначає активність живлення гусені у ній (Fodor, Hâruța, 2009). Для перевірки цих гіпотез нами було здійснено морфометричні дослідження мін *P. robiniella*.

У результаті проведених у вегетаційних сезонах 2018-2020 рр. досліджень з'ясувалось, що *P. robiniella* проявляє відносно велику пластичність до вибору умов існування всіх вікових категорій гусені. Про це свідчать статистичні дані (табл. 4.9), отримані при морфологічних дослідженнях мін: коефіцієнт варіації довжини міни дорівнює 40, ширини – 60, а площі – 100%. Відношення довжини до ширини менш варіативне, ніж відношення площі міни до площі листкової поверхні. Це, з одного боку, пов'язано з більш стабільною загальною формою міни, з іншого – досить мінливою площею міни, що, вірогідно, залежить від впливу комплексу факторів навколишнього середовища.

Найбільша кількість мін реєструвалась у більш чистих зонах, що знаходяться на високих відмітках рельєфу м. Дніпро – Ботанічному саду ДНУ та парку імені Т.Г. Шевченка, а також у природному заповіднику Дніпровсько-Орільській. Найменша кількість мін реєструвалась, відповідно, ближче до центра міста: у парку Сагайдак та парку імені Лазаря Глоби. Робінія псевдоакація в межах міста менше проявляє схильність до заселення *P. robiniella* порівняно із деревами у більш чистих екосистемах. Найбільш уразливі особини робінії до заселення мінерами – ті, що знаходяться за межею міста.

Статистичні дані, отримані при дослідженні мін, показали у більшості випадків високу варіативність (40,1 – 100 %) морфометричних показників. За результатами дослідження, як коефіцієнт варіації, так і стандартне відхилення, вказують на те, що морфометрична пластичність мін *P. robiniella* проявляє більш варіативний поліморфізм, ніж *M. robiniella*.

Дослідження морфометричної пластичності мін *P. robiniella* надають особливого значення спостереженню за їх популяціями. Дослідження трофічних зв'язків мінерів-інвайдерів допоможуть виробленню сучасної стратегії контролю чисельності цих видів, а отже – захисту провідної для степової зони України лісо-меліоративної культури – *R. pseudoacacia*.

4.3. Вплив важких металів на поширення інвайдерів у міських агломераціях

Важкі метали виступають пріоритетними токсичними забруднювачами. Вони становлять надзвичайну небезпеку як забруднювачі природного середовища, які навіть у порівняно малих концентраціях можуть негативно впливати на різні організми (Opp et al., 2015; Marenkov et al., 2017; Маренков та ін., 2017).

Біологічні наслідки забруднення важкими металами природного середовища виявляються, насамперед, у прямій токсичній дії на організм, що призводить до ураження їх фізіологічних систем. Не винятком є й реакція видів-інвайдерів на вміст важких металів у новому для них середовищі (Marenkov et al., 2017).

Особливий інтерес становить вивчення адаптаційних можливостей нових видів-вселенців, які вперше вселяються до нових екосистем зі сталим екологічним режимом та сформованим токсикологічним фоном. У такому випадку нові види можуть або загинути, не витримавши тиску антропогенних чинників, або, навпаки, адаптуватися до нових умов.

Нашими дослідженнями встановлено (Маренков та ін., 2017; Voronkova et al., 2018), що при цьому процес адаптації, який відбувається на біохімічному та клітинному рівні, створює передумови виживання популяції інвазійного виду (Holoborodko et al., 2016).

Дослідження впливу іонів цинку та кадмію на дослідних тварин показали, що вони негативно впливали на масу тіла, їх репродуктивні показники та стан тканин внутрішніх органів.

Здійснені нами дослідження на прикладі інвазійних мармурових раків (Marenkov et al., 2017) довели, що у всіх дослідах з важкими металами спостерігалась загибель певного відсотка модельної популяції.

Патологічні зміни фіксували в антенальній залозі та гепатопанкреасі. Іони цинку та кадмію впливали на розміри glanduloцитів і викликали порушення нуклеарного апарату залозистих клітин. Гістологічна оцінка тканин мармурових раків показала, що найгірший вплив на організм дослідних раків мали іони кадмію (Маренков та ін., 2017), оскільки кадмій належить до найбільш шкідливих речовин-забруднювачів водного середовища.

Навіть залишкові концентрації кадмію здатні викликати незворотні функціональні порушення, деформації, навіть смертність інвайдерів. За токсичністю, наприклад, для прісноводних інвайдерів (Vogt et al., 2015; Маренков та ін., 2017), кадмію належить перше місце. У багатьох країнах світу вміст кадмію у воді жорстко регламентується для різних видів природокористування.

У відповідності з рекомендаціями експертів ФАО/ВОЗ (Food and Agricultural Organization/World Health Organization), вміст кадмію у питній воді регламентується на рівні 1 мкг/л. Нами встановлено, що змодельовані концентрації іонів кадмію (0,01 мг/л) викликали загибель частини дослідних раків (27,3%), що є характерним показником токсичності кадмію для вищих ракоподібних (Mirenda, 1986; Wigginton, Birge, 2007).

Одним з провідних факторів забруднення міського середовища є вміст поллютантів різного походження у атмосферному повітрі. Деревна рослинність в урбоекосистемах відчуває постійний вплив такого забруднення, що відображається, у тому числі, підвищенням вмісту важких металів у тканинах листків. Фітофаги, як консументи першого порядку, відчувають вплив вмісту важких металів, а певні їх концентрації навіть можуть впливати на процеси життєдіяльності личинкових стадій розвитку.

Дослідження із впливу важких металів (Zn, Cu, Pb, Cd) на міські популяції комплексу мінерів-інвайдерів робінії показали достовірні відмінності за типами урбоекосистем (рис. 4.6 та рис. 4.7).

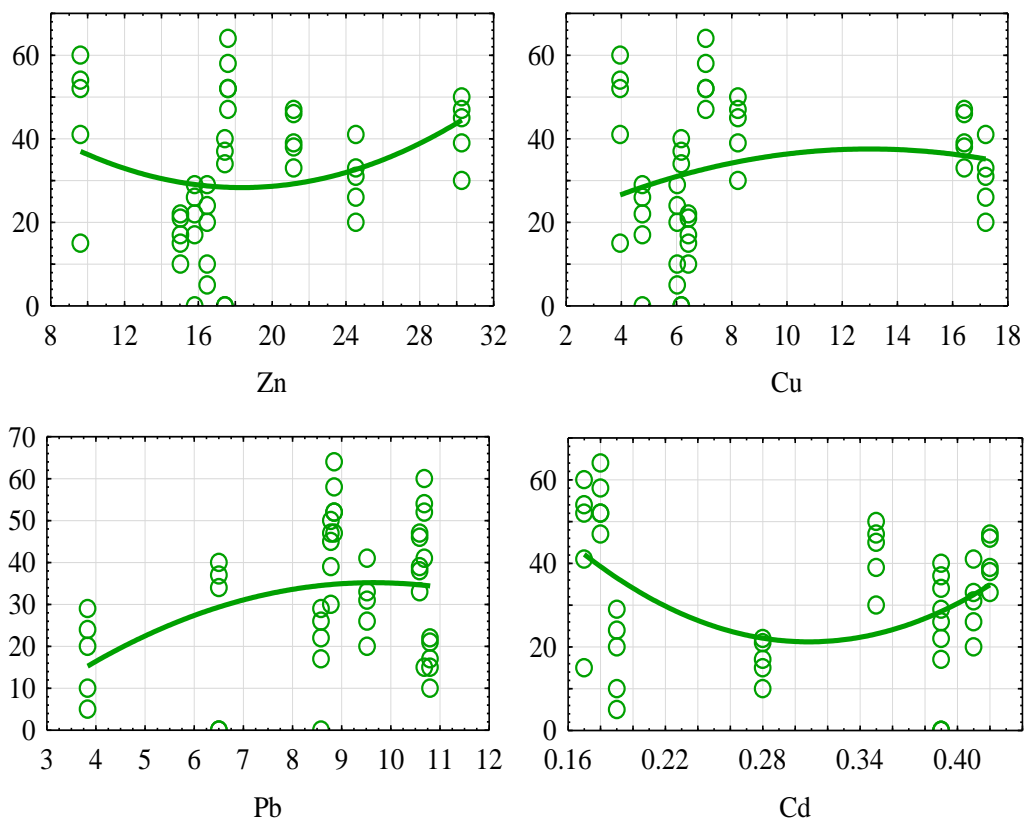


Рис. 4.6. Залежність кількості мін *P. robiniella* (ось ординат) від вмісту важких металів (ось абсцис, у мкг/г)

Також нами встановлено, що різні види-інвайдери по-різному реагують на вміст різних важких металів у тканинах кормових рослин.

Спільною рисою для фітофагів робінії звичайної виявився встановлений вплив вмісту цинку та свинцю на ступінь заселення листкових пластинок. Чим більший вміст вказаних елементів у тканині робінії, тим більше заселені такі листки обома видами-інвайдерами

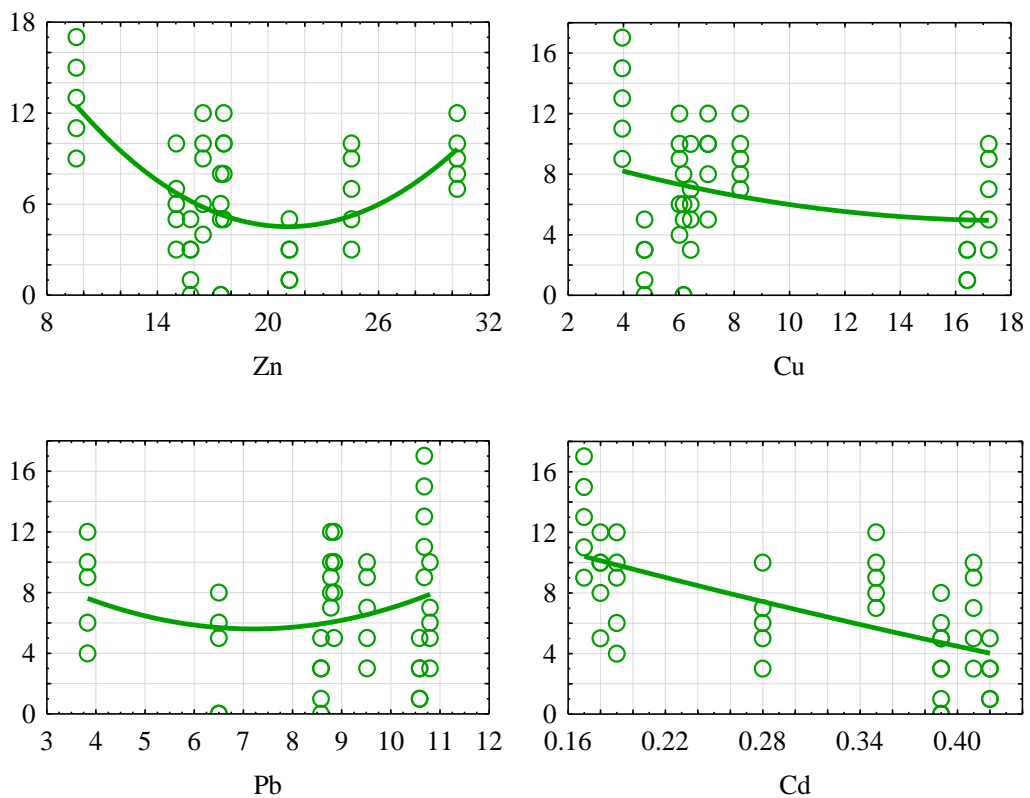


Рис. 4.7. Залежність кількості мін *M. robinella* (ось ординат) від вмісту важких металів (ось абсцис, у мкг/г)

Виявилось, що чим більший вміст важких металів (особливо цинку, міді та свинцю) у тканинах листків кормової рослини, тим більша кількість мін. Результати Загальних лінійних моделей впливу вмісту важких металів та висоти рельєфу на кількість мін обох інсайдерів, трофічно пов'язаних із робінією звичайною, в умовах м. Дніпро (табл. 4.10 та табл. 4.11) це продемонстрували.

Побудовані лінійні моделі для обох видів показали, що найбільш істотний вплив на заселення паркових урбоценозів чинить вміст міді у тканинах кормових рослин. Серед найпоширеніших у міському повітрі контаменантів найменший вплив на заселення інвазійних *Gracillariidae* має кадмій.

Таблиця 4.10

Результати Загальної лінійної моделі впливу вмісту важких металів та висоти рельєфу на кількість мін *P. robiniella*
($R^2_{adj} = 0,48$, $F = 7,8$, $p < 0,001$)

Вплив	Сума квадратів	Ступені вольності	Середня сума квадратів	F-відношення	p-рівень	Бета-регресійні коефіцієнти
Константа	2170,4	1	2170,4	14,75	<0,001	–
висота	537,7	1	537,7	3,65	0,06	0,25±0,13
Рік	2170,7	1	2170,7	14,75	<0,001	0,42±0,11
Zn	1288,0	1	1288,0	8,75	0,01	0,43±0,15
Cu	0,2	1	0,2	0,00	0,97	-0,01±0,17
Pb	1146,0	1	1146,0	7,79	0,01	0,34±0,12
Cd	1606,1	1	1606,1	10,92	<0,001	-0,50±0,15
Помилка	5591,4	38	147,1	–	–	–

Особливо цікавими виявились дані, що демонструють вплив важких металів (Zn, Cu, Pb, Cd) на особливості заселення паркових урбоценозів *M. robiniella*. Як бачимо з таблиці 4.9, найістотніше значення за роки спостережень встановлено лише для вмісту міді у тканинах кормової рослини.

Аналіз особливостей заселення *S. ohridella* гіркокаштанових насаджень у м. Дніпро також виявив схожий тренд. Як видно з рисунку 4.8, чим більший вміст важких металів у тканинах кормових рослин, тим більший відсоток ураження листка. Особливо така залежність спостерігається для кадмію та свинцю.

Таблиця 4.11

Результати Загальної лінійної моделі впливу вмісту важких металів та висоти рельєфу на кількість мін *M. robiniella*
($R^2_{adj} = 0,81$, $F = 33,9$, $p < 0,001$)

Вплив	Сума квадратів	Ступені вольності	Середня сума квадратів	F-відношення	p-рівень	Бета-регресійні коефіцієнти
Константа	174,81	1	174,81	56,33	<0,001	–
H	83,21	1	83,21	26,81	<0,001	-0,40±0,08
Рік	176,40	1	176,40	56,84	<0,001	0,49±0,06
Zn	38,92	1	38,92	12,54	<0,001	0,31±0,09
Cu	10,87	1	10,87	3,50	0,07	0,19±0,10
Pb	55,72	1	55,72	17,96	<0,001	0,30±0,07
Cd	376,94	1	376,94	121,46	<0,001	-0,98±0,09
Помилка	117,93	38	3,10	–	–	–

Висота насаджень *A. hippocastanum* над рівнем моря також впливає на особливості заселення *C. ohridella*. Як і в ситуації із заселенням комплексу робінієвих мінерів-інвайдерів, чим вище знаходяться насадження кормової рослини, тим більше відсоток ураження спостерігається для її листкових поверхонь.

Результати Загальної лінійної моделі (табл. 4.12) впливу вмісту важких металів та висоти рельєфу на ступінь заселення *C. ohridella* насаджень *A. hippocastanum* у різних урбоценозах м. Дніпро чітко демонструють наявність залежності від цих предикторів.

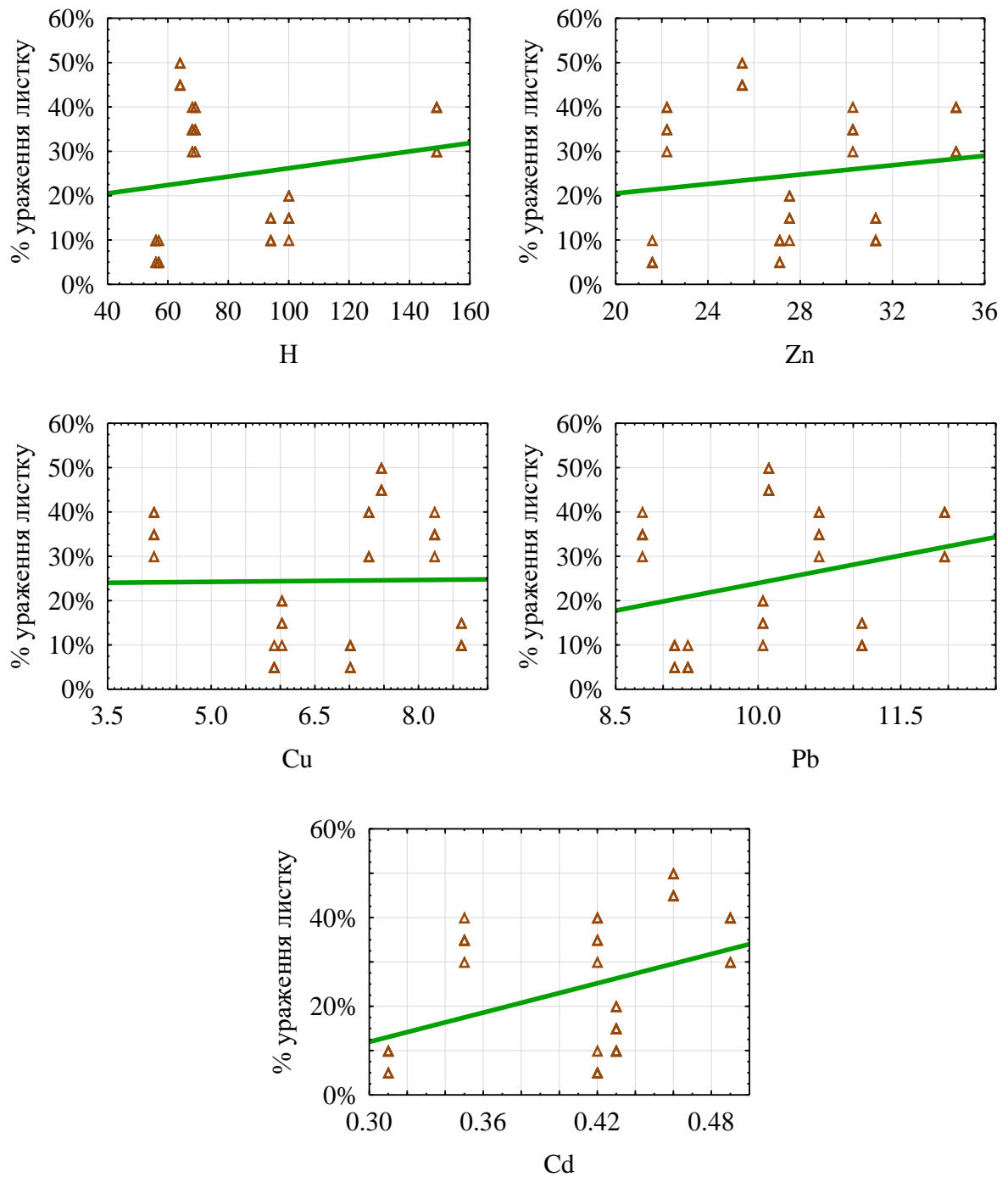


Рис. 4.8. Залежність ураження *C. ohridella* листку *A. hippocastanum* (ось ординат) від вмісту важких металів (ось абсцис, у мкг/г) та висоти рельєфу (ось абсцис, м)

Таблиця 4.12

Результати Загальної лінійної моделі впливу вмісту важких металів та висоти рельєфу на ступінь заселення *C. ohridella*

$$(R^2_{adj} = 0,81, F = 33,9, p < 0,001)$$

Вплив	Сума квадратів	Ступені вольності	Середня сума квадратів	F-відношення	p-рівень	Бета-регресійні коефіцієнти
Константа	0,61	1	0,61	301,84	<0,001	–
H	0,67	1	0,67	332,82	<0,001	-5,64±0,31
Zn	0,68	1	0,68	339,36	<0,001	6,63±0,36
Cu	0,60	1	0,60	300,97	<0,001	-3,37±0,19
Pb	0,08	1	0,08	40,90	<0,001	-0,70±0,11
Cd	0,74	1	0,74	368,09	<0,001	3,09±0,16
Помилка	0,07	34	0,00	–	–	–

За результатами статистичної обробки даних, найбільша кількість мін інвазійних Gracillariidae на листках кормових рослин зареєстрована в екологічно сприятливих для життєдіяльності кормових рослин екосистемах, де ключовими чинниками були вік рослини, положення насадження дерев над рівнем моря, а для міських насаджень – вміст важких металів (Zn, Cu, Pb, Cd) у тканинах листків.

РОЗДІЛ 5. ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ ІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ GRACILLARIDAE ДО НОВИХ УМОВ ІСНУВАННЯ

5.1. Характеристика морфометричної мінливості всередині популяційної групи одного урбоценозу

За результатами нашого дослідження, розподіл лялечок *M.robiniella*, відібраних у Придніпровському парку (табл. 5.1), проявляє серед лінійних характеристик достовірну асиметрію за висотою тіла (H_b , $A_s = 1,33$) та довжиною крил (H_b , $A_s = 0,76$), а також серед індексів – за відношенням довжини тіла до висоти тіла (L_b / H_b , $A_s = -1,09$) та відношенням довжини крил до висоти тіла (L_e / H_b , $A_s = -0,97$).

Значення ексцесу достовірні за висотою тіла (H_b , $E_x = 0,82$) та відношенням довжини тіла до довжини надкрил (L_b / L_e , $E_x = -1,11$). Довжина тіла (L_b) та довжина надкрил (L_e) не проявляють достовірної асиметрії чи ексцесу. Значимий коефіцієнт варіації CV також спостерігається за висотою тіла (H_b), відношенням довжини тіла до висоти тіла (L_b / H_b) та відношенням довжини крил до висоти тіла (L_e / H_b).

Серед лялечок, відібраних у Ботанічному саду ДНУ, достовірно значима асиметрія спостерігається лише за висотою тіла (H_b , $A_s = 0,66$) відношенням довжини крил до висоти тіла (L_e / H_b , $A_s = -0,73$), у той час, як достовірний ексцес спостерігається за довжиною тіла (L_b , $E_x = -1,15$), довжиною надкрил (L_e , $E_x = -1,03$), а також за відношенням довжини крил до висоти тіла (L_e / H_b , $E_x = 0,74$). Відношення довжини тіла до висоти тіла (L_b / H_b) та відношення довжини тіла до довжини крила (L_b / L_e) достовірно не проявляють асиметрію чи ексцес. Жодна з досліджених характеристик не проявляє значимий коефіцієнт варіації.

Достовірна асиметрія спостерігається серед вибірки лялечок з парку Дружби Народів: довжина тіла (L_b , $A_s = -0,91$), висота тіла (H_b , $A_s = 0,79$) відношення довжини тіла до довжини надкрил (L_b / L_e , $A_s = -1,49$),

відношення довжини тіла до висоти тіла (Lb / Hb , $As = -1,37$) та відношення довжини крил до висоти тіла (Le / Hb , $As = 0,65$).

Достовірно позитивний ексцес проявляється за (Hb , $Ex = 0,73$) відношенням довжини тіла до довжини надкрил (Lb / Le , $Ex = 1,35$) та відношенням довжини тіла до висоти тіла (Lb / Hb , $Ex = 1,75$); від'ємний ексцес проявляється за відношенням довжини тіла до висоти тіла (Lb / Hb , $Ex = -1,08$). За довжиною крил (Le) не спостерігається достовірних асиметрії чи ексцесу. Досліджені характеристики не проявляють значні показники коефіцієнту варіації.

Лялечок, що зібрали у парку 40-річчя визволення Дніпра, достовірну асиметрію не проявляє жодна з досліджених характеристик, окрім довжини крил (Le , $As = 0,62$). Проте достовірний негативний ексцес спостерігається за довжиною тіла (Lb , $Ex = -0,80$), відношенням довжини тіла до довжини крил (Lb / Le , $Ex = -0,76$) та відношенням довжини тіла до його висоти (Lb / Hb , $Ex = -1,14$).

Достовірні асиметрія та ексцес не проявляються за висотою тіла (Hb) та відношення довжини крил до висоти тіла (Le / Hb). Коефіцієнт варіації значимий за висотою тіла (Hb), відношенням довжини тіла до довжини крил (Lb / Le) та відношенням довжини тіла до його висоти (Lb / Hb).

Достовірна асиметрія серед лялечок, зібраних у парку імені Т.Г. Шевченка, проявляється за довжиною тіла (Lb , $As = -1,17$) та висотою тіла (Hb , $As = 0,65$). Достовірний негативний ексцес спостерігається за довжиною крил (Le , $Ex = -0,83$) та за відношенням довжини крил до висоти тіла (Le / Hb , $Ex = -1,21$). Достовірні асиметрія та ексцес не проявляються за відношенням довжини тіла до висоти тіла (Lb / Hb).

Таблиця 5.1

Морфометрична мінливість *M. robiniella* в межах популяційних груп
(n = 140)

Urbo	n	Characteristics	$\bar{x} \pm SD$	CV	As	Ex
Приліпівський парк	16	<i>Lb, mm</i>	3,48 ± 0,17	0,05	-0,20	0,12
		<i>Hb, mm</i>	0,79 ± 0,16	0,20	1,33	0,82
		<i>Le, mm</i>	2,12 ± 0,12	0,06	0,76	0,31
		<i>Lb / Le</i>	1,64 ± 0,11	0,07	0,18	-1,11
		<i>Lb / Hb</i>	4,55 ± 0,86	0,19	-1,09	0,05
		<i>Le / Hb</i>	2,76 ± 0,45	0,16	-0,97	0,02
Ботанічний сад ДНУ	34	<i>Lb, mm</i>	3,34 ± 0,28	0,08	-0,31	-1,15
		<i>Hb, mm</i>	0,82 ± 0,08	0,10	0,66	0,52
		<i>Le, mm</i>	1,88 ± 0,20	0,10	0,01	-1,03
		<i>Lb / Le</i>	1,79 ± 0,17	0,09	0,18	-0,43
		<i>Lb / Hb</i>	4,11 ± 0,42	0,10	0,08	-0,46
		<i>Le / Hb</i>	2,30 ± 0,20	0,09	-0,73	0,74
Парк Дружби Народів	18	<i>Lb, mm</i>	3,30 ± 0,19	0,06	-0,91	-0,32
		<i>Hb, mm</i>	0,81 ± 0,09	0,11	0,79	0,73
		<i>Le, mm</i>	1,73 ± 0,15	0,09	0,25	-0,17
		<i>Lb / Le</i>	1,92 ± 0,13	0,07	-1,49	1,35
		<i>Lb / Hb</i>	4,10 ± 0,37	0,09	-1,37	1,75
		<i>Le / Hb</i>	2,14 ± 0,18	0,08	0,65	-1,08
Парк 40-річчя визволення Дніпра	22	<i>Lb, mm</i>	3,46 ± 0,16	0,05	-0,23	-0,80
		<i>Hb, mm</i>	0,76 ± 0,09	0,12	0,28	-0,17
		<i>Le, mm</i>	1,96 ± 0,12	0,06	0,62	0,07
		<i>Lb / Le</i>	1,76 ± 0,08	0,05	0,27	-0,76
		<i>Lb / Hb</i>	4,60 ± 0,51	0,11	0,38	-1,14
		<i>Le / Hb</i>	2,61 ± 0,28	0,11	0,47	-0,58
Парк імені Т.Г. Шевченка	22	<i>Lb, mm</i>	3,44 ± 0,20	0,06	-1,17	0,37
		<i>Hb, mm</i>	0,78 ± 0,05	0,07	0,65	-0,37
		<i>Le, mm</i>	1,87 ± 0,15	0,08	-0,57	-0,83
		<i>Lb / Le</i>	1,85 ± 0,10	0,05	0,53	0,45
		<i>Lb / Hb</i>	4,40 ± 0,33	0,07	0,51	-0,22
		<i>Le / Hb</i>	2,38 ± 0,17	0,07	0,11	-1,21
Дніпровсько-Орільський заповідник	28	<i>Lb, mm</i>	2,79 ± 0,09	0,03	0,37	-0,95
		<i>Hb, mm</i>	0,67 ± 0,06	0,09	0,03	-0,88
		<i>Le, mm</i>	1,68 ± 0,16	0,10	2,19	4,82
		<i>Lb / Le</i>	1,67 ± 0,10	0,06	-2,32	5,39
		<i>Lb / Hb</i>	4,23 ± 0,36	0,08	0,40	-0,44
		<i>Le / Hb</i>	2,54 ± 0,27	0,11	0,51	-0,80

Примітка: Urbo – назва урбоценозу, n – кількість вимірюваних лялечок, Characteristics – досліджувані параметри та індекси, $\bar{x} \pm SD$ – середнє значення \pm середньоквадратичне відхилення, CV – коефіцієнт варіації, As – коефіцієнт асиметрії, Ex – коефіцієнт ексцесу.

У зібраних в Дніпровсько-Орільському заповіднику лялечках достовірно проявляється позитивна асиметрія за довжиною крил (L_e , $A_s = 2,19$), а також за відношенням довжини тіла до довжини крил (L_b / L_e , $A_s = -2,32$). Екссес достовірно проявляється за усіма дослідженими характеристиками, окрім відношення довжини тіла до його висоти (L_b / H_b): за довжиною тіла (L_b , $E_x = -0,95$), за висотою тіла (H_b , $E_x = -0,88$), за довжиною крил (L_e , $E_x = 4,82$). Достовірні асиметрія та екссес не проявляються за відношенням довжини тіла до висоти тіла (L_b / H_b).

5.2. Характеристика морфометричної мінливості популяційних груп у різних урбоценозах

За результатами однофакторного дисперсійного аналізу, за лінійними характеристиками спостерігається достовірна ($P < 1 \cdot 10^{-6}$) відмінність між вибірками з різних урбоценозів. Сума квадратів між досліджуваними групами за довжиною тіла (L_b) більша за суму квадратів всередині груп. За рештою лінійних характеристик сума квадратів всередині груп більша за суму квадратів між досліджуваними групами.

За результатами однофакторного дисперсійного аналізу ANOVA міжпопуляційної мінливості індексних характеристик *Macrosaccus robiniella*, як і у випадку лінійних характеристик, за всіма досліджуваними індексами проявляється достовірна ($P < 0,001$) відмінність між урбоценозами (табл. 5.2). Сума квадратів всередині груп більша за суму квадратів між групами за всіма дослідженими індексами.

Морфологічна мінливість є одним із проявів адаптацій, що формує пристосування живих організмів до змін умов навколишнього середовища (Komlyk, Brygadyrenko, 2019).

Ефекти впливу фактору накопичуються в біологічних об'єктах за певний проміжок часу. Морфологічні особливості живих організмів значною мірою залежать від місця їх проживання. Зумовлено це особливостями раціону, періодом розмноження, пристосуванням до того або іншого середовища тощо. Морфологічна мінливість характеризується зміною вагових та лінійних показників – це результат впливу чинників довкілля.

Таблиця 5.2

Результати однофакторного дисперсійного аналізу ANOVA мінливості морфологічних ознак індексних характеристик *M. robinella* (n = 140)

Characteristics	Urbo	n	$\bar{x} \pm SD$	SSi	SSb	F	P
Lb / Le	1	16	1,64 ± 0,11	2,064	1,0733	13,9359	<1*10 ⁻⁶
	2	34	1,79 ± 0,17				
	3	18	1,92 ± 0,13				
	4	22	1,76 ± 0,08				
	5	22	1,85 ± 0,10				
	6	28	1,67 ± 0,10				
Lb / Hb	1	16	4,55 ± 0,86	30,7168	5,3343	4,6541	0,0006
	2	34	4,11 ± 0,42				
	3	18	4,10 ± 0,37				
	4	22	4,60 ± 0,51				
	5	22	4,40 ± 0,33				
	6	28	4,23 ± 0,36				
Le / Hb	1	16	2,76 ± 0,45	9,14	4,9003	14,3685	<1*10 ⁻⁶
	2	34	2,30 ± 0,20				
	3	18	2,14 ± 0,18				
	4	22	2,61 ± 0,28				
	5	22	2,38 ± 0,17				
	6	28	2,54 ± 0,27				

Примітка: Urbo – номер уробенозу, $\bar{x} \pm SD$, SSi – сума квадратів в межах досліджених популяцій, SSb – сума квадратів між досліджуваними популяціями, F – значення Фішера, P – ступінь достовірності.

Морфологічна мінливість популяції є проявом загального генетичного поліморфізму і індикатором потенційної стійкості популяції в умовах високого антропогенного навантаження на природні екосистеми (Бригадиренко, Федорченко, 2008).

Вивчення морфологічної мінливості безхребетних тварин дозволяє оцінити здатність популяції підтримувати сталість, можливість змін в межах одного виду і відхилення від середніх розмірів (Brygadyrenko, Korolev, 2015), а також скласти оцінку якості довкілля (Hodkinson, Jackson, 2005).

За результатами нашого дослідження, за всіма лінійними характеристиками та індексами спостерігаються достовірні відмінності між групами лялечок *M. robiniella*. Кожна група відповідає урбоценозу, в якому проводили збір листя, враженого мінером. Проте на побудованих коробкових графіках, зображених на рисунку 5.1, можна помітити, що розподіл та значення як лінійних характеристик, так і індексів, у перших п'яти урбоценозах різко відрізняється від шостого.

Оскільки шостий ценоз – Дніпровсько-Орільський заповідник – знаходиться на значній відстані від центру міста та промислових районів, можна вважати його за контроль, порівнюючи між собою характеристики з урбоценозами у межах міста. Причиною таких відмінностей можуть бути суттєво різні умови середовища (рис. 5.1, а).

Лялечки, зібрані у Дніпровсько-Орільському заповіднику, проявляють менший поліморфізм порівняно до зібраних у місті лялечок за довжиною тіла, висотою тіла, довжиною крил та відношенням довжини тіла до довжини надкрил (рис 5.2, а, в, г, д).

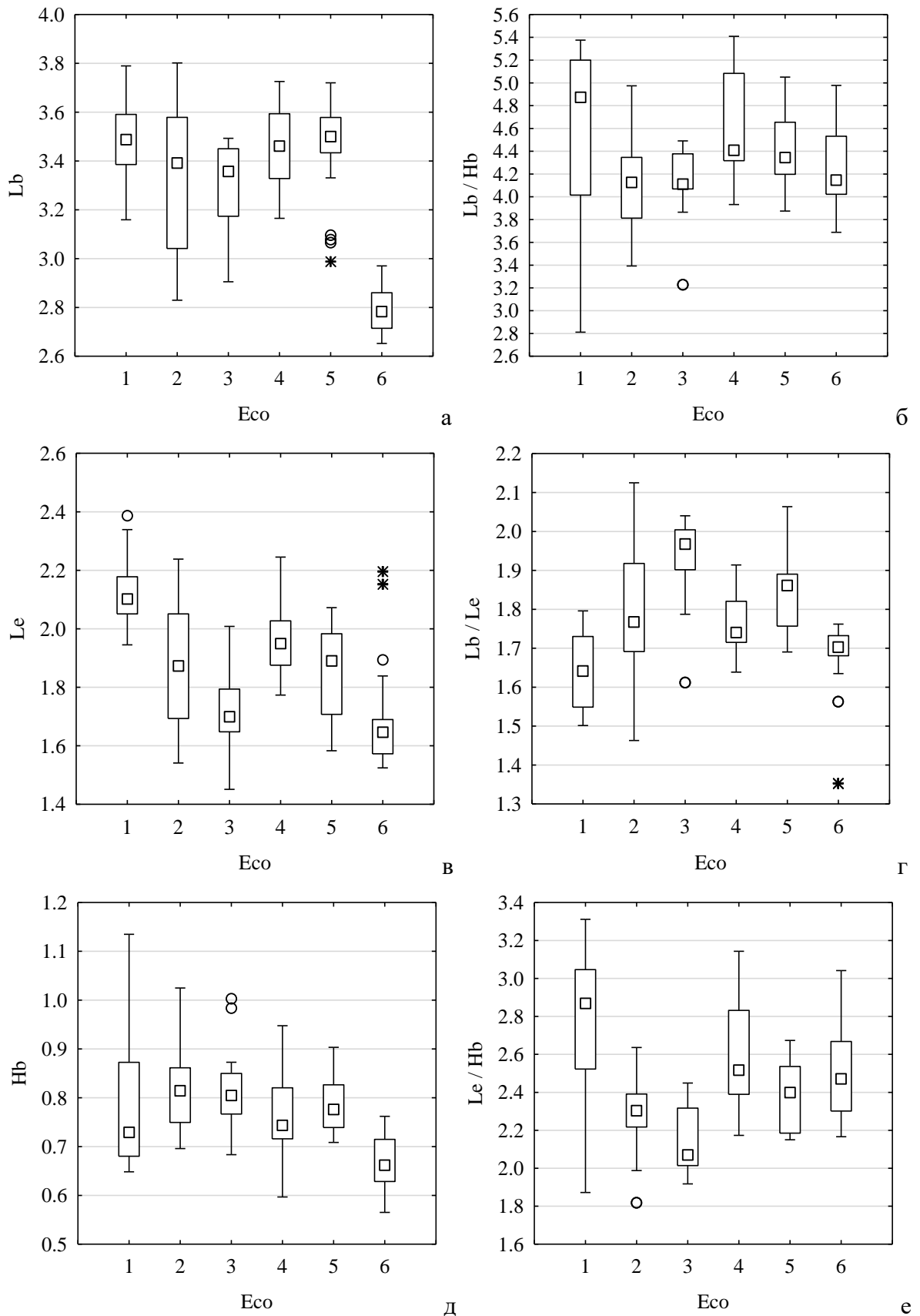


Рис. 5.1. Коробкові діаграми мінливості *M. robinella*: а – довжина тіла, б - відношення довжини тіла до його висоти, в – довжина крил, г – відношення довжини тіла до довжини крил, д – висота тіла, е – відношення довжини крил до висоти тіла

Поліморфізм всередині однієї популяційної групи двох лінійних характеристик та трьох індексів більший за такий між різними популяційними групами. З цього можна зробити висновок, що різноманітність лялечок в межах певного урбоценозу або популяційної групи більша, ніж різноманітність лялечок із різних урбоценозів. Тобто, умови середовища в межах міста мало впливають на різноманітність лялечок мінера.

Проте, за порівняння вибірок лялечок, зібраних у межах міста та зібраних за його межами, морфометричні характеристики можуть досить сильно відрізнятися.

Дослідження морфометричних характеристик лялечок *M. robiniella* показали, що і лінійні характеристики, і індекси лялечок популяції стабільні відносно середнього значення, оскільки значимий коефіцієнт варіації спостерігається лише у лялечок, зібраних у Придніпровському парку. Це може бути пов'язано з недостатнім об'ємом вибірки, тому для подальших досліджень варто проводити подібний аналіз для більшої вибірки.

Проте коефіцієнти асиметрії та ексцесу вказують на те, що більшість з досліджених популяційних груп *M. robiniella* проявляють тенденцію відхилення від нормального розподілу. Причому в цьому випадку також сильно вирізняється вибірка з Дніпровсько-Орільського природного заповідника: за довжиною крил та відношенням довжини тіла до довжини крил спостерігається високий коефіцієнт ексцесу порівняно з іншими урбоценозами.

Найближча популяційна група за цим показником – з парку Дружби Народів, яка також знаходиться під меншим антропічним впливом порівняно до центру міста. Високий коефіцієнт ексцесу свідчить про тенденцію до зменшення кількості особин з характеристиками, що суттєво відрізняються від середніх.

Проте в інших популяційних групах спостерігається, навпаки, збільшення кількості особин, що потенційно можуть сильно відрізнятись від середніх. Це може бути обумовлено тим, що в межах міста на *M. robiniella* впливають більш жорсткі умови існування, тому з популяційної групи елімінуються особини, що не можуть пристосуватися.

Коефіцієнт асиметрії також вказує на подібні процеси в популяціях: особини, що живуть в умовах міста, проявляють тенденцію до відхилення за різними показниками, тоді як у Дніпровсько-Орільському заповіднику тенденція до відхилення проявляється лише за довжиною надкрил, проте інші з досліджуваних показників відносно стабільні.

Такі процеси в популяціях вказують на те, що на лялечок *M. robiniella* певною мірою впливають стресові чинники, зокрема, антропічні.

Поліморфізм лялечок *P. robiniella*, зібраних в зелених зонах міста, більший, порівняно до зібраних лялечок в екосистемі природного заповідника. За всіма лінійними характеристиками та індексами спостерігається достовірні відмінності між групами лялечок *P. robiniella*, зібраних в різних урбоценозах із різним рівнем антропічного навантаження.

Поліморфізм двох лінійних характеристик та трьох індексів з шести досліджених характеристик усередині однієї популяційної групи більший за поліморфізм установлених для різних популяційних груп. З цього можна зробити висновок, що морфологічна різноманітність лялечок в межах певної групи або урбоценозу більша, ніж така різноманітність у різних урбоценозах.

Отже, умови середовища в межах міста мало впливають на різноманітність морфометричних параметрів лялечок. Проте за порівняння вибірок лялечок, зібраних у межах міста та зібраних за його межами, морфометричні характеристики можуть досить сильно відрізнятись.

РОЗДІЛ 6. ВПЛИВ ЖИВЛЕННЯ ГУСЕНІ ІНВАЗІЙНИХ GRACILLARIDAE НА ОСОБЛИВОСТІ БІОХІМІЧНИХ ПРОЦЕСІВ У ЛИСТІ КОРМОВИХ РОСЛИН

В останні роки все більше уваги дослідників привертає проблема оксидативного стресу, що розвивається в організмі тварин та людини в ході активізації окисних реакцій за участю активних форм кисню (АФК) при порушенні системи прооксидантно-антиоксидантного гомеостазу (Kohen, Nyska, 2002; Blokhina et. al., 2003; Apel, Hirt, 2004; Halliwell, Gutteridge, 2007; Jones, 2008).

Згідно з даними і думкою ряду вчених (Sies, 1991; Young, Woodside, 2001; Lushchak, 2015), в основі багатьох важких патологічних станів лежить саме процес розвитку оксидативного стресу. Оксидативний стрес – це стан, при якому утворення АФК переважає над процесами їх знешкодження, в результаті чого відбувається порушення основних життєво важливих процесів (Sies, 1991; Hansen et al., 2006).

У сучасній екології досить актуальним постає питання вивчення та оцінки потенціалу адаптаційних можливостей інвазійних організмів у новому для них середовищі. Для оцінки життєдіяльності та екологічних функцій інвазійних видів, окрім класичних видових і популяційних досліджень, можна запропонувати здійснювати біохімічну оцінку стресостійкості інвазійних видів.

Адже стресостійкість можна розглядати як основну реакцію організму на зміни сталих компонентів зовнішнього середовища. Отримані результати нададуть можливість зробити більш якісний прогноз щодо адаптаційних можливостей інвазійного виду, екологічних функцій та проміжку часу, за який він зможе їх виконувати в нових для себе екосистемах.

Патогенез стресорних пошкоджень, як відомо, тісно пов'язаний з активацією процесів вільнорадикального окиснення (Blokina et al, 2003). Живі системи стикаються з різними стресами в процесі їх постійної взаємодії з навколишнім середовищем (Regoli et al, 2002; Davies, 2005; Lushchak, 2011).

Під впливом шкідливих чинників (важкі метали, токсичні речовини) в організмі виникає оксидативний стрес, зумовлений дисбалансом антиоксидантної системи захисту. При цьому посилюються процеси пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ) та порушується метаболізм.

Екологічно індуковані стреси часто здатні активувати виробництво ендогенних активних форм кисню, більшість з яких генеруються як побічні продукти тканинного дихання. Отже, постійний вплив стресових факторів може посилювати АФК-опосередковане окисне пошкодження. Велика кількість сільськогосподарських і промислових відходів потрапляє до навколишнього середовища і, в свою чергу, підхоплюючись різними організмами, викликає їх множинні зміни.

Деяко з них безпосередньо посилює утворення активних форм кисню, в той час як інші діють опосередковано, наприклад, шляхом зв'язування з клітинними тілами і зниженням антиоксидантного потенціалу. Але чітких досліджень щодо вивчення адаптаційних можливостей інвазійних видів майже не проводиться. Тому досить актуальним постає питання вивчення системи антиоксидантного захисту організмів за умови розвитку оксидативного стресу.

За нормальних фізіологічних умов рівноважні концентрації АФК, подібно до інших параметрів, підтримуються у відповідних межах (Kühn, Borchert, 2002; Hansen et al., 2006). Але переважна більшість інформації про АФК на сьогодні пов'язана з їхньою шкідливою дією на живі організми. Так, відомо, що у підвищених

концентраціях АФК спричиняють пошкоджуючий вплив, перш за все, на клітинні мембрани, ініціюють процеси ПОЛ, здійснюють окисну модифікацію білків та нуклеїнових кислот, викликаючи в них деструктивні порушення (Halliwell, Chirico, 1993).

Утворення АФК призводить до каскаду взаємопов'язаних реакцій, у результаті яких з'являються ще більш реакційноздатні інтермедіати й молекули – вільні радикали (Novo, Parola, 2008). В нормі обидва процеси – утворення і деградація АФК *in vivo* – добре збалансовані.

Концентрація вільних радикалів, які генеруються в процесі метаболізму, може підвищуватись у випадку недостатньої активності компенсуючих антиокиснювальних систем, що призводить до зростання окиснювального пошкодження ліпідів, окиснення деяких білкових груп, пошкодження нуклеїнових кислот та інактивації ферментів (Halliwell, Chirico, 1993).

Відповідно до сучасних концепцій (Blokhina et al., 2003; Halliwell, J.M.C. Gutteridge, 2007), шкідлива дія вільних радикалів реалізується завдяки наступним механізмам:

- 1) пошкодження внутрішньоклітинних структур, що веде до порушення їх нормального функціонування;
- 2) розбалансування захисних систем;
- 3) порушення процесів репарації та елімінування.

До найбільш відомих АФК відносять: супероксидний аніон-радикал ($\bullet\text{O}_2^-$), пероксид водню (H_2O_2), гідроксильний радикал ($\bullet\text{OH}$) та синглетний кисень ($^1\text{O}_2$) (Sies, 1991; Lushchak, 2015). Відповідь організму на дію АФК залежить від його типу, концентрації, локалізації та взаємодії з іншими молекулами. Даний процес може відрізнятися у різних видів організмів на різних стадіях розвитку, а також у видів, які попередньо зазнали дії стресу (Lushchak, 2011).

АФК, маючи високу реакційну здатність, є потенційно небезпечними для організмів, а отже, живі істоти в процесі еволюції виробили складну і чітко регульовану систему детоксикації АФК. У фізіологічних умовах утворення АФК стримується на низькому рівні системою ферментативних та неферментативних антиоксидантів. Перевищення продукції АФК внаслідок підвищення їх утворення або виснаження систем антиоксидантного захисту супроводжується саме розвитком оксидативного стресу (Воронкова та ін., 2016).

Процеси ПОЛ, як вже зазначалося вище, є однією з перших та найбільш мобільних складових адаптаційної перебудови організму за дії екстремальних чинників (Воронкова та ін., 2016).

При взаємодії з білковими молекулами АФК та інші прооксиданти можуть призвести до: окиснення кінцевих амінокислотних залишків, наприклад тіолових груп цистеїну; формування дисульфідних містків всередині молекули; тіол-дисульфідних змін, що призводять до утворення або руйнування міжмолекулярних дисульфідних зв'язків; зшивання білку; іони заліза і міді можуть спричинити утворення[•]ОН радикалів у реакції Фентона, що може сприяти деструкції білка, з наступною його повною деградацією (Novo, Parola, 2008).

Зокрема відомо, що під впливом екстремальних факторів в організмі відбувається активація окисно-відновних процесів (Воронкова та ін., 2016). Інтенсифікація реакцій вільно-радикального окиснення призводить до активації різних форм захисту клітин від кисню – систем антиоксидантного захисту клітин. Їх поділяють на ферментативні та неферментативні антиоксидантні системи (АОС).

До неферментативної АОС відносять низькомолекулярні сполуки, біополімери та надмолекулярні структури, що перешкоджають утворенню вільних радикалів і мають високу швидкість взаємодії з АФК. Неферментативна АОС включає різні за хімічною будовою та

властивостями сполуки, до яких відносять антиоксидантні ферменти мітохондрій і цитозолу клітин (розчинні й мембрано-асоційовані), ферменти крові, жиро- і водорозчинні антиоксиданти, тіолові сполуки, металотіонеїни, а також репаративні системи, що функціонують координовано (Young, Woodside, 2001).

Основні антиоксидантні ферменти – супероксиддисмутаза (СОД) і каталаза. Фермент супероксиддисмутаза, СОД, (КФ 1.15.1.1) каталізує реакцію дисмутації супероксидного радикала ($\cdot\text{O}_2^-$), який може вступати у хімічну взаємодію як окиснювач, так і відновник (Воронкова та ін., 2016). У клітині знаходиться незначна кількість супероксиду ($10^{-12} - 10^{-11}$ М), фізіологічна роль якого пов'язана з участю у різноманітних біологічних процесах: піноцитозі, диференціації, фагоцитозі, сперматогенезі, регуляції проникності мембрани, механізмі зору, нервового збудження і т. ін. (Weisburger, Fridovsich, 1973; Kohen, Nyska, 2002).

Є мітохондріальна, цитозольна та екстрацелюлярна СОД (Marklund, 1984). Найбільш розповсюдженою формою є Cu, Zn-СОД супероксиддисмутаза, що присутня в цитозолі, а Mn-СОД – у мембранах і матриксі мітохондрій. Синергістом СОД у клітині є каталаза (КФ 1.11.1.6), що перешкоджає накопиченню продукту супероксиддисмутазної реакції – перекису водню (H_2O_2), інгібітору СОД (Fush, Borders, 1983; Marklund, 1984; Lushchak, 2015).

Між активністю каталази і СОД виявлена велика ступінь кореляції, до того ж каталітична активність каталази, що має, як і СОД, в активному центрі іони цинку, у клітині досить висока (Weisburger, Fridovsich, 1973). Оскільки СОД утилізує $\cdot\text{O}_2^-$ з утворенням H_2O_2 , важливим для життєздатності клітини виявляється баланс між активністю СОД і ферментів, що руйнують H_2O_2 .

Каталаза міститься в пероксисомах. Відновлений глутатіон (GSH) є головним фактором підтримання внутрішньоклітинного редокс-

гомеостазу, він безпосередньо інактивує АФК і функціонує як кофактор і косубстрат GSH-залежних ферментів; при цьому вміст GSH становить 95 % від загальної кількості низькомолекулярних тіолів клітини (Pio et al., 2003).

Визначення концентрації GSH необхідно тому, що він є основним компонентом АОС, який швидко мобілізується при підвищенні вмісту пероксидів та відновлює їх у реакції, що супроводжується утворенням окисненого глутатіону (GSSG), який є токсичним для клітини (Imlay, 2003). У нормальному фізіологічному стані кількість GSSG не перевищує 1 % від кількості GSH (Świdarska-Kończak et al, 2007).

Група ферментів: глутатіонредуктаза (ГР; К.Ф. 1.6.4.2), глутатіонпероксидаза (ГП; К.Ф. 1.11.1.9) і глутатіон-S-трансфераза (ГСТ; КФ 2.5.1.18) – дезактивують внутрішньоклітинні вільні радикали (Meister, Tate, 1976). Так, глутатіонпероксидаза розкладає H_2O_2 до води у взаємозв'язку з окисненням глутатіону (Świdarska-Kończak et al, 2007), глутатіонредуктаза – каталізує відновлення GSSG до GSH за рахунок НАДФН+ H^+ , який є донором протонів. Така регенерація глутатіону зменшує необхідність його синтезу *de novo*.

Другу лінію антиоксидантного захисту утворюють ліполітичні ферменти (ліпази й фосфоліпази), які захоплюють і сприяють видаленню з ліпідного бішару окиснених жирних кислот, що обриває ланцюгові реакції ліпідної пероксидації; протеолітичні ферменти, які прискорюють деградацію окиснених білків.

Стресові білки (білки теплового шоку) відновлюють нормальну конформацію частково окиснених, денатурованих білків і прискорюють деградацію глибоко змінених білків. Ферменти репаративних систем клітини ліквідують ушкодження структури ДНК. Кожен з компонентів АОЗ необхідний для виконання своєї, притаманної тільки йому функції на різних стадіях процесу окиснення. Усі ці численні компоненти клітини

створюють складну АОС, що взаємодіють між собою і в сукупності забезпечують підтримку і збереження гомеостазу в умовах дії стресорів різної природи.

Отже, оксидативний стрес може розвиватися під впливом екстремальних факторів різноманітної природи, що включають хімічне забруднення навколишнього середовища, іонізуюче та інші види опромінення, такі ендо- та екзогенні фактори, як гіпоксія, вплив ксенобіотиків, дія деяких лікарських препаратів, запальні процеси (Regoli et al., 2002; Kohen, Nyska, 2002; Halliwell, Gutteridge, 2007).

Генерація радикалів у клітині визначається її метаболічною активністю, концентрацією кисню, рівнем клітинних відновників тощо. У зв'язку з проблемою оксидативного стресу важливо зрозуміти не тільки механізми гіперпродукції активних форм кисню у різних типах клітин організму, а й характер регуляції клітинного метаболізму в даних умовах розвитку стресу, формування захисних реакцій, що спрямовані на знешкодження фактора-збудника стресу, мобілізацію систем антиоксидантного захисту та метаболічних шляхів, що ведуть до відновлення гомеостазу (Blokhina et al., 2003; Apel, Hirt, 2004).

Загалом же порушення рівноваги між антиоксидантами, що містяться в більшій кількості, ніж це потрібно для виконання біологічних функцій, і високореакційними частинками спричинює антиоксидант-індукований стрес. Одним із надійних шляхів боротьби з яким є збільшення ендогенного антиоксидантного захисту.

Таким чином, вивчення механізмів окисного стресу є актуальною проблемою біохімічних досліджень, оскільки дисбаланс окисного метаболізму є важливою ланкою у процесі адаптації організмів до нових умов існування.

Зміни гомеостазу організму забезпечуються за рахунок врівноваженості між ферментативними та неферментативними системами генерації активних форм кисню та системами їх елімінації.

При порушенні прооксидантно-антиоксидантної рівноваги в організмі розвивається оксидативний стрес, який можна розглядати як один із ключових факторів формування загального адаптаційного рівня організмів до нових умов існування.

Тому, дослідження активності системи АОЗ виступає індикатором функціонального стану організму, а також дозволить оцінити рівень впливу тих чи інших факторів навколишнього середовища.

6.1. Вплив гусені на зміну активності і складу пероксидазної системи листя кормових рослин

Проблема антиоксидантного захисту є дуже актуальною в наш час. Але, незважаючи на те, що багато уже відомо про функціонування і регулювання антиоксидантної системи, чимало питань залишається без відповідей. Наприклад, до цього часу немає чіткої відповіді на питання про те, як реагують на вплив різних чинників, на стрес інвазійні організми, потрапляючи у нове середовище, та чому клітина використовує різні захисні системи адаптації до дії одного і того ж чинника (Halliwell, Gutteridge, 2007).

Оксидативний стрес – це стан, при якому утворення активних форм кисню (АФК) переважає над процесами їх знешкодження, в результаті чого відбувається порушення основних життєво важливих процесів (Hansen, Go, Jones, 2006).

Активні форми кисню викликають багато різноманітних пошкоджень через окисну модифікацію ліпідів, білків, ДНК та інших компонентів. Вони утворюються як побічні продукти клітинного аеробного метаболізму чи в результаті дії багатьох ксенобіотиків.

Активні форми кисню разом з антиоксидантами складають систему клітинної редокс-сигналізації, яка, в свою чергу, є невід'ємним елементом загальної сигнальної мережі як клітини, так і цілого організму (Sies, 1991). Водночас порушення балансу між утворенням АФК та їх знешкодженням антиоксидантами може призводити до пошкоджень біополімерів, ліпідів та, в кінцевому випадку, до загибелі клітини.

Індукція АФК-залежних шляхів сигнальної трансдукції під впливом різних зовнішніх чинників може спричиняти активацію антиоксидантної системи, а отже – підвищувати стійкість організмів до стресорів різної природи у різних умовах існування. При цьому механізми взаємодії різних компонентів антиоксидантної системи все ще залишаються маловивченими.

Незалежно від тривалості життя організму, яка вимірюється днями чи десятиліттями, O_2 є небезпечним для всіх організмів: рослин, комах, хребетних тварин. Так, комахи не захищені від шкідливої дії АФК, які утворюються при відновленні O_2 . Вони можуть бути особливо схильні до оксидативного стресу (Felton, Summers, 1995).

Рослини, потрапляючи до нового середовища, зазнають осмотичного та іонного стресів, які поряд з сольовим стресом можуть викликати розвиток вторинного оксидативного стресу. Останній визначають, як короткочасне або тривале підвищення стаціонарної концентрації АФК, що призводить до порушення клітинного метаболізму та його регуляції, а також до пошкодження клітинних компартментів (Arel, 2004).

У захисті як рослин, так і тварин від дії стресових чинників ключову роль відіграють антиоксиданти, які можуть бути представлені низькомолекулярними сполуками та антиоксидантними ферментами (Blokina, Virolainen, Fagerstedt, 2003; Gill, Tuteja, 2010).

Супероксиддисмутаза та каталаза є ферментами першої лінії захисту від АФК. Супероксиддисмутаза (СОД, К.Ф. 1.15.1.1) є постійним компонентом антиоксидантної системи клітин.

СОД каталізує дисмутацію $O_2\bullet$ до H_2O_2 . Активність СОД залежить від редокс-активного іону металу в активному центрі молекули ферменту і, залежно від типу ензиму, цим іоном може бути манган, ферум або купрум, які беруть безпосередню участь в процесі знешкодження радикалу.

На першому етапі відбувається одноелектронне окислення, а на другому – одноелектронне відновлення. Ці реакції не потребують зовнішнього джерела окисно-відновних еквівалентів, тому є самостійним компонентом антиоксидантної системи (Kohen, Nyska, 2002).

Каталаза (К.Ф. 1.11.1.6) – фермент, що присутній в більшості анаеробних клітин і каталізує реакцію перетворення пероксиду водню до води та кисню. У тваринних тканинах каталаза локалізована в пероксисомах та цитоплазмі.

Каталази представляють велику групу оксидоредуктаз, яку поділяють на три підгрупи, залежно від фізичних та біохімічних властивостей (Kohen, Nyska, 2002; Halliwell, Gutteridge, 2007).

Більшість аеробних організмів містять каталази, за винятком деяких водоростей та паразитичних гельмінтів (Imlay, 2003).

Різні редокс-групи можуть бути використані, як індикатори змін окисно-відновного балансу клітини (Hansen, 2006; Lushchak, 2011). В клітині існує три основні окисно-відновні системи.

До основної відновної системи еукаріот, що підтримує окисно-відновний баланс, відносять глутатіон-залежну систему (GSH/GSSG) (Anderson, 1998).

Глутатіон виступає найбільш важливим внутрішньоклітинним низькомолекулярним тіоловим антиоксидантом. Важливість глутатіону в клітині визначається його антиоксидантними властивостями. Фактично глутатіон не лише захищає клітину від таких токсичних агентів, як вільні радикали, але й, в цілому, визначає редокс-статус внутрішньоклітинного середовища (Anderson, 1998; Lushchak, 2012).

Пероксидаза (1.11.1.7) – функціонально дуже лабільний ензим, який виконує різноманітні функції в рослинах. Основною функцією пероксидази є захист організму від шкідливої дії перекису водню і активних форм кисню, які утворюються при окиснювальному стресі.

Іншою важливою функцією пероксидази є безпосередня участь у процесах диференціації тканин і органів рослин, регуляції метаболізму в ході онтогенеза і також вона має особливу важливість для рослин у забезпеченні швидкого пристосування до постійних змін навколишнього середовища. Наявність декількох ферментів, які виконують одну і ту ж саму каталітичну функцію – цінна властивість, яка розширює адаптаційні можливості організму.

В захисну ферментативну антиоксидантну систему клітини входить ряд ферментних систем, у тому числі пероксидази (PODs), які беруть активну участь у механізмах адаптації рослин до фізичних і біологічних впливів.

На дію стресорів різного походження ген-ензимна система реагує або зміною сета ізоформ ферментів, або зміною рівня їх експресивності (Breda et al., 1993; Dowd et al., 2000; Grene, 2002; Shupranova et al., 2019; Seliutina et al., 2020).

Результати багаточисельних досліджень впливу стресорів біотичного походження (патогени, комахи) на рослини значно поглибили уявлення про захисні механізми рослин, індукованих пероксидазами.

Широкий спектр ізоферментів PODs забезпечує синтез лігніну, суберину для обмеження вторгнення патогенів і комах-фітофагів у присутності H_2O_2 . POD-опосередковане фенольне окислення синтезує антипатогенні феноли, такі як фітоалексини (Takashima et al., 2013).

Встановлене нами підвищення активності BPOD і GPOD за впливу молей-пістрянок можна пояснити зміною генної експресії окремих ізоформ пероксидаз. Активні перебудови пероксидазної системи в листі робінії свідчать про участь бензидин- і гваякол-пероксидаз у захисті рослин від атак комах-фітофагів.

Перша, ймовірно, бере участь у нейтралізації активних форм кисню за участі пероксиду водню, а друга – в захисті клітинних стінок шляхом їх лігніфікації та суберинізації для запобігання вторгненню фітофага.

Дерева робінії показали підвищення активності як бензидин-, так і гваякол-пероксидази в листках за інвазії обох досліджених шкідників (табл. 6.1).

У 10-15-річних деревах з присутністю молі-пістрянки *P. robiniella* на листочках зафіксовано тенденцію до підвищення активності BPOD на 24,6% порівняно контролем ($F = 2,80$; $P = 0,10$). Виявлено суттєву варіабельність (55.3%) цього показника.

Таблиця 6.1.

Активність антиоксидантних ензимів (BPOD, GPOD) у листках *R. pseudoacacia* за дії*P. robiniella* та *M. robiniella* (mean \pm SD)

Variant of leaves damage	n	BPOD, U/g FW min (10-15-річні дерева)	CV, %	n	BPOD, U/g FW min (5-річне дерево)	CV, %	n	GPOD, mM guaiacol/ g FW min	CV, %
Without mines	24	592,13 \pm 140,77 ^a	23,8	4	728,90 \pm 3,57 ^a	0,49	30	6,09 \pm 2,87 ^a	47,1
<i>P. robiniella</i>	34	737,59 \pm 408,25 ^a	55,3	4	2784,81 \pm 20,68 ^b	0,74	26	9,94 \pm 5,10 ^b	51,3
<i>M. robiniella</i>	24	948,42 \pm 320,27 ^b	33,8	-	-	-	12	15,97 \pm 5,92 ^c	37,1

Достовірно підвищення активності бензидин-пероксидази виявлено за впливу молі *M. robiniella* на рівні 60,2% ($F = 24,89$; $P = 9,11 \cdot 10^{-6}$) порівняно з контролем, а порівняно із впливом *P. robiniella* – на 28.6% ($F = 4,46$; $P = 0,04$). Дерево 5-річного віку показало найвищу реакцію на дію *P. robiniella*: в листі, враженому інвайдером, активність ферменту підвищувалась у 3,8 рази, порівняно з контролем ($F = 3,8 \cdot 10^{-5}$; $P = 1,19 \cdot 10^{-12}$).

Активність GPOD також показала достовірно підвищену реакцію на ураження листочків інвайдерами як за наявності *P. robiniella*, так і *M. robiniella*. За присутності *P. robiniella* активність підвищувалась на 63,2% ($F = 9,51$; $P = 3,4 \cdot 10^{-3}$), а за дії *M. robiniella* – в 2,6 рази ($F = 48,12$; $P = 3,44 \cdot 10^{-3}$). Достовірна відмінність в активності ензиму зафіксована також між *P. robiniella* і *Ph. robiniella*. Активність GPOD останньої була вищою на 60,7% ($F = 8,77$; $P = 5,7 \cdot 10^{-3}$).

Обробку електрофореграм здійснювали з розрахунку тих смуг, які чітко візуалізувались у кожній групі дерев (рис. 6.1, 6.2). Стрессова ситуація, спричинена нападом шкідників, призводить до змін експресивності ізопероксидаз у листі робінії в екологічно сприятливій зоні – Ботанічному саду ДНУ (табл. 6.2).

Таблиця 6.2

Відносний вміст ізоформ ВРОD в листі дерев *R. pseudoacacia*, які зростають у Ботанічному саду ДНУ під впливом *P. robiniella* та *M. robiniella* (n = 3; ± SD)

Варіант досліджу	Значення R _f ізопероксидаз					
	0,08	0,42	0,48	0,51	0,55	0,71
Листя без мін	17,89 ± 0,39 ^a	16,10 ± 0,46 ^a	10,39 ± 0,48 ^a	24,24 ± 0,66 ^a	9,74 ± 1,99 ^a	21,64 ± 0,99 ^a
Листя з мінами <i>P. robiniella</i>	12,19 ± 0,57 ^b	13,63 ± 1,03 ^b	5,32 ± 0,25 ^b	25,70 ± 0,24 ^b	14,35 ± 0,56 ^b	28,81 ± 2,33 ^b
Листя з мінами <i>M. robiniella</i>	13,49 ± 0,04 ^c	12,58 ± 1,15 ^b	10,82 ± 0,06 ^a	27,74 ± 0,16 ^c	6,22 ± 0,64 ^c	29,17 ± 1,14 ^b

Бензидин-пероксидаза із тканин листя робінії звичайної розділяється на 6 фракцій зі значеннями R_f 0,25 – 0,76 (рис. 6.1, табл. 6.3). Вміст всіх шістьох ізопероксидаз листя, ураженого фітофагом, відрізняється від контрольних зразків. У листі робінії вища частка ізоформ 4 і 6 у дослідних зразків порівняно з контролем на 6,0 і 13,1% (*P.robiniella*) і 14,4 і 34,8% (*M. robiniella*) відповідно.

У листі 5-річних рослин *R. pseudoacacia* з Ботанічного саду, на відміну від 10-15-річних, зареєстровано 10 ізоформ пероксидази (рис. 6.2), а підвищеною виявилась питома вага компонентів 6, 8, 9 і 10 відповідно на 26,1, 16,5, 37,3 і 22,3% (табл. 6.3).

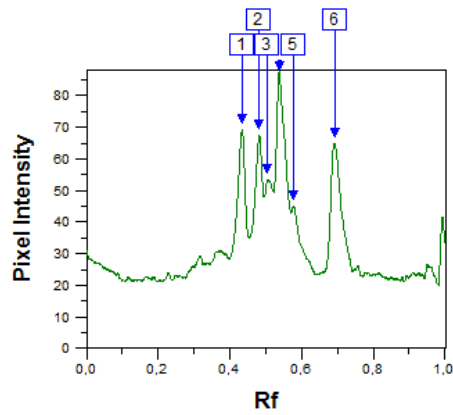
У насаджень в парку ім. Т.Г. Шевченка в листі *R. pseudoacacia* спостерігаються суттєві зміни в спектрі ВРОД (рис. 6.3). За дії *P.robiniella* зареєстровано додаткові три ізоформи пероксидази з R_f 0,09, 0,29 і 0,51 з питомою вагою від 4,90 до 9,14%, порівняно з контролем (табл. 6.4).

Під впливом *M. robiniella* порівняно з листям без мін, кількість компонентів зменшилась на одну ізоформу (з R_f 0,51). Спільні зони з контролем мають R_f 0,44, 0,48, 0,53, 0,56 і 0,75.

Остання ізоформа суттєво зменшує активність за дії шкідників: на 27.4% (*P. robiniella*) і на 39.8% (*M. robiniella*). Суттєво підвищується активність компонента з R_f 0,48 (на 21,5 і на 92,5% відповідно до варіантів з *P. robiniella* і *M. robiniella*). Зниження питомої ваги за дії комах відзначається для ізопероксидази з R_f 0,53 (на 49,4 і 20,0% відповідно до варіантів з *P. robiniella* і *M. robiniella*).

Кількість компонентів ВРОД у листі Робінії з *P. robiniella* з парку 40-річчя визволення Дніпра однакова з контролем (рис. 6.4, табл. 6.5).

А



Б

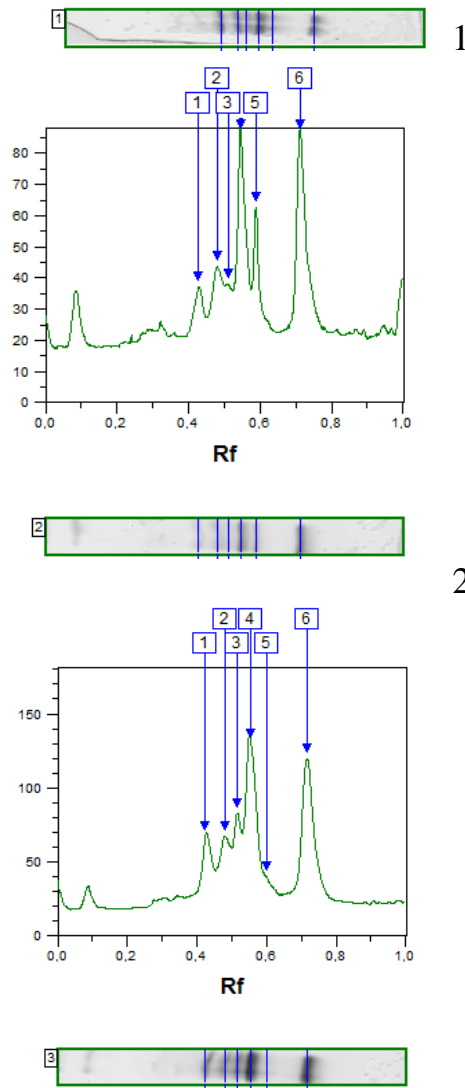


Рис. 6.1. Зміни ІЕФ профілів бензидин-пероксидази листя 10-15-річних дерев робінії звичайної з Ботанічного саду ДНУ за впливу:
 А – денситограми; Б – ІЕФ спектр бензидин-пероксидази; 1 – листя без мін; 2 – листя з мінами *P. robiniella*; 3 – листя з мінами *M. robiniella*

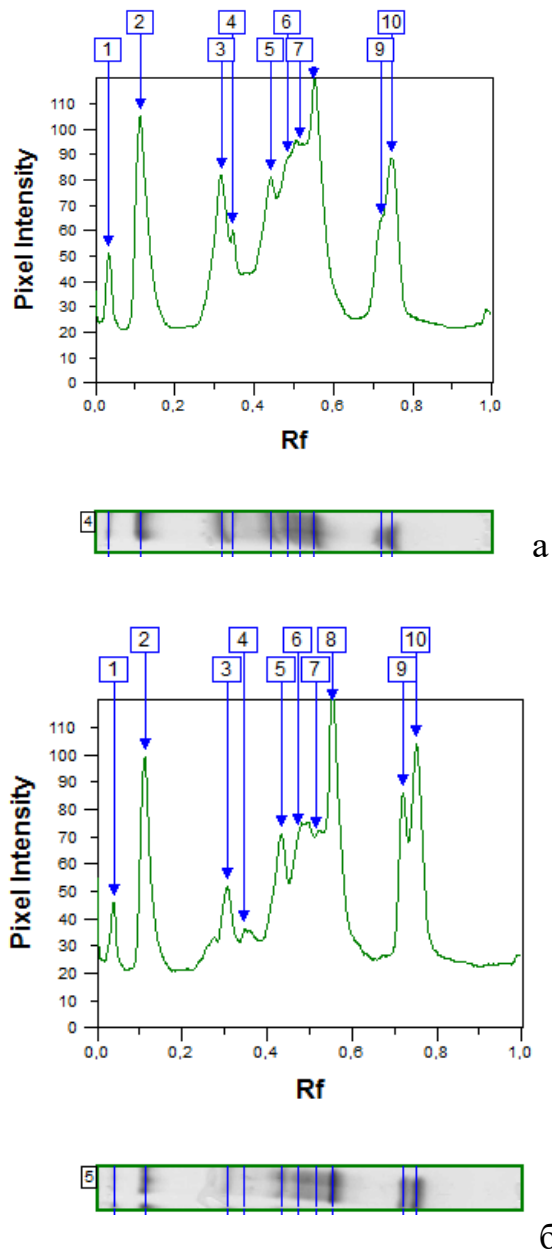


Рис. 6.2. Ізоферментний спектр пероксидази листя 5-річних дерев дерев робінії звичайної з Ботанічного саду ДНУ під впливом живлення інвайдера ($n = 3; \pm SD$): а – листя без мін; б – листя з мінами *P. robiniella*

Таблиця 6.3

Відносний вміст ізоформ ВРОД в листі 5-річних дерев *R. pseudoacasia*, які зростають у Ботанічному саду ДНУ під впливом *P. robiniella* (n = 3; ± SD)

Варіант досліджу	Значення R _f ізопероксидаз									
	0,03	0,10	0,31	0,34	0,44	0,48	0,50	0,55	0,71	0,75
Листя без мін	4,13 ± 0,11 ^a	15,23 ± 0,36 ^a	12,64 ± 0,32 ^a	3,59 ± 0,09 ^a	13,03 ± 0,80 ^a	8,25 ± 0,21 ^a	9,68 ± 0,15 ^a	15,66 ± 0,52 ^a	6,01 ± 0,25 ^a	11,77 ± 0,30 ^a
Листя з <i>P.robiniella</i>	4,18 ± 0,08 ^a	13,43 ± 0,26 ^a	9,06 ± 0,18 ^b	3,21 ± 0,25 ^a	11,28 ± 0,72 ^a	10,40 ± 0,20 ^b	7,56 ± 0,77 ^a	18,24 ± 0,74 ^b	8,25 ± 0,08 ^b	14,39 ± 0,38 ^b

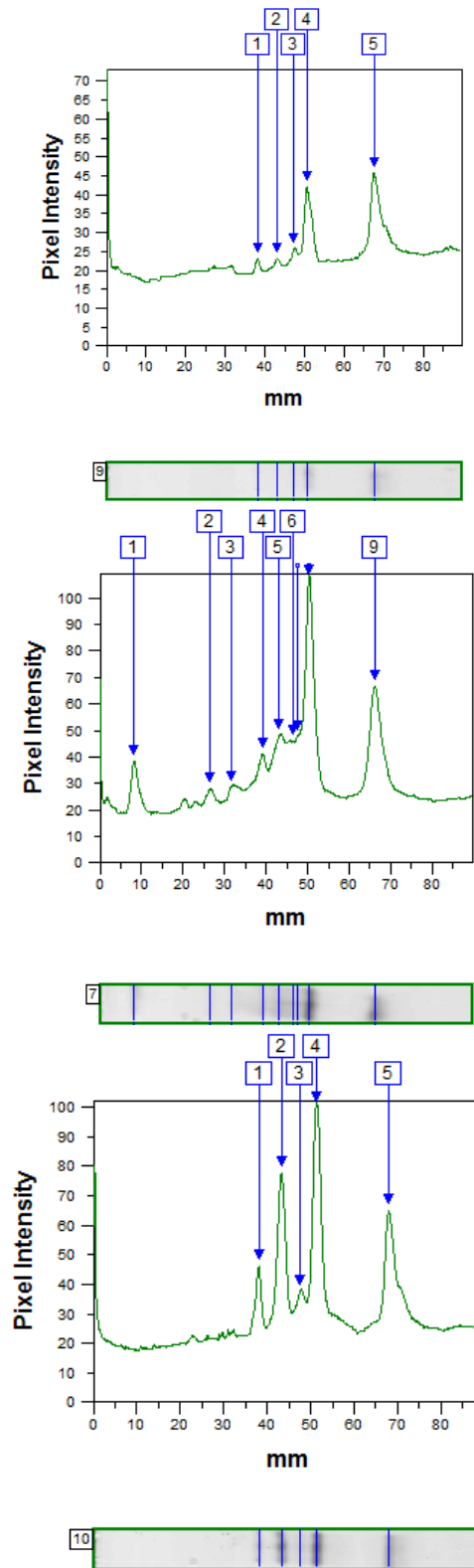
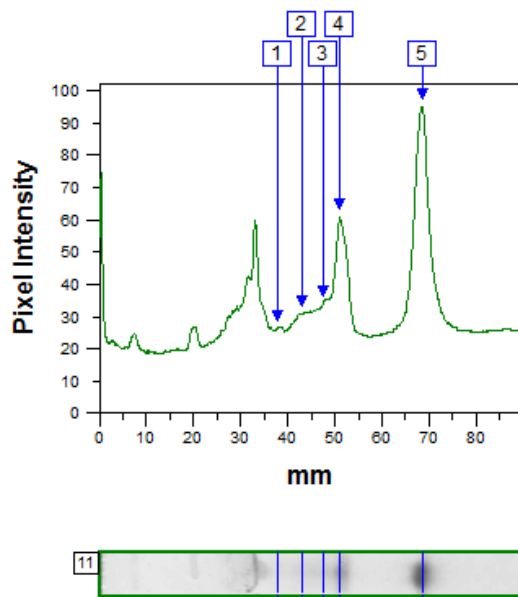
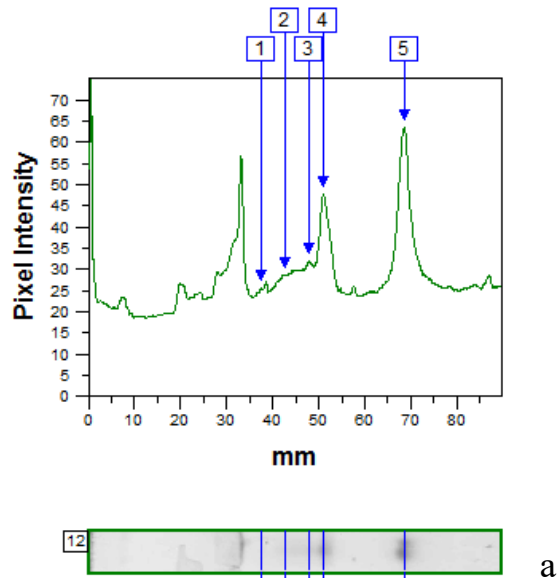


Рис. 6.3. Зміни ІЕФ профілів пероксидази листя дерев робінії звичайної з парку ім. Т.Г. Шевченка під впливом живлення інвайдера ($n = 3; \pm SD$):
 а – листя без мін; б – листя з мінами *P. robiniella*

Таблиця 6.4

Питома вага ізоформ ВРОD у листі дерев *R. pseudoacacia* з парку
ім. Т.Г. Шевченка під впливом живлення *P. robiniella* і *M. robiniella* (n = 3; ± SD)

Варіант досліду	Значення R _f ізопероксидаз							
	0,09	0,29	0,36	0,44	0,48	0,51	0,53	0,56
Листя без мін	-	-	3,83± 2,52	10,08± 0,72	8,87± 3,81	-	8,36± 3,53	23,40± 10,84
Листя з <i>P. robiniella</i>	9,14± 0,55	4,90± 0,86	6,41± 0,84	8,61± 0,35	10,78± 0,71	5,90± 0,81	4,23± 0,27	26,57± 1,05
Листя з <i>M. robiniella</i>	-	-	-	10,62± 0,11	17,31± 11,23	-	6,69± 4,11	22,74± 14,79



б

Рис. 6.4. Зміни ІЕФ профілів пероксидази листя дерев *R. pseudoacacia* з парку 40-річчя визволення Дніпра під впливом *P. robiniella* ($n = 3; \pm SD$): а – листя без мін; б – листя з мінами

Однак, питома вага ізоформ з R_f 0,48 і 0,57 достовірно змінюється за впливу *P. robiniella* (табл. 6.5).

Таблиця 6.5

Питома вага ізоформ ВРОD у листі дерев *R. pseudoacacia* з парку
40-річчя визволення Дніпра під впливом *P. robiniella* (n = 3; ± SD)

Варіант досліджу	Значення R _f ізопероксидаз					
	0,37	0,43	0,48	0,53	0,57	0,77
Листя без мін	15,96	5,36	6,67	6,92	25,87	39,22
Листя з <i>P.robiniella</i>	15,33	4,92	10,94	6,43	23,26	39,12

Спостерігається суттєве підвищення експресивності ізоформи з R_f 0,48 на 64%, а зниження питомої ваги на 10% відзначається для ізопероксидази з R_f 0,57. Активність інших компонентів залишається практично на рівні контролю.

Дослідження пероксидази непошкодженого шкідниками листя дерев Робінії з п. Придніпровський показало в їх складі три ізоформи. Основна активність припадала на компонент з R_f 0,73 (табл. 6.6).

Таблиця 6.6

Питома вага ізоформ ВРОD у листі дерев *R. pseudoacacia* з парку
Придніпровський під впливом *P. robiniella* і *M.robiniella* (n = 3; ± SD)

Варіант досліджу	Значення R _f ізопероксидаз							
	0,07	0,25	0,33	0,38	0,44	0,47	0,54	0,73
	Питома вага, %							
Листя без мін	17,25	-	-	-	-	-	28,46	54,29
Листя з <i>P.robiniella</i>	14,54	7,33	-	8,81	3,98	8,95	29,47	27,05
Листя з <i>M.robiniella</i>	16,35	-	4,72	6,49	5,36	9,53	29,13	28,40

У той час як листя, пошкоджене *P. robiniella* і *M. robiniella* проявило по сім активних зон (рис. 6.5).

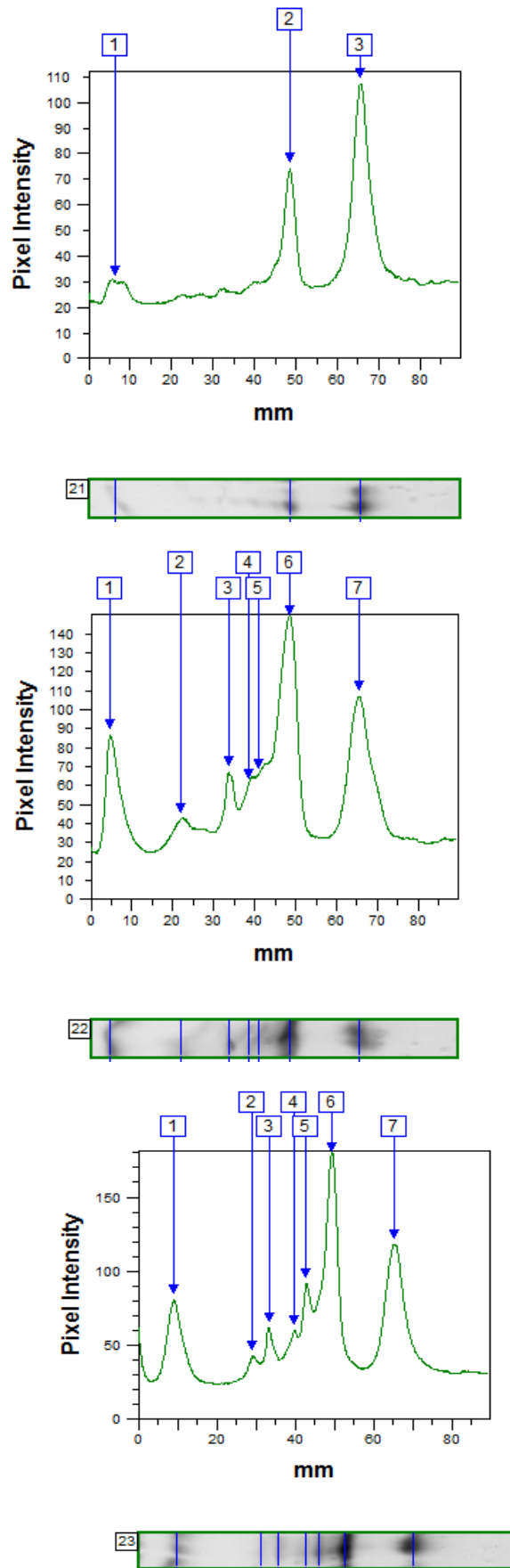


Рис. 6.5. Зміни ІЕФ профілів пероксидази листя дерев *R. pseudoacacia* з парку Придніпровський під впливом *P. robiniella* і *M. robiniella* (n = 3; ± SD)

Спільними ізопероксидазами виявились форми з R_f 0,07, 0,54 і 0,73. Порівняно з непошкодженим листям, у пошкодженого *P. robiniella* і *M. robiniella* у компонентів з R_f 0,07 і 0,73 зафіксовано зниження активності ферменту на 15,9 і 5,2%, а з R_f 0,73 – на 50,2 і 47,7% відповідно.

У нашому дослідженні виявлено, що ферментні комплекси враженого мінерами листя завжди проявляють більшу активність, порівняно із ферментними комплексами неураженого листя. Проте це відбувається завдяки збільшенню компонентів ферментних комплексів, що відносяться до певної групи, або завдяки збільшенню їх активності. Таким чином, гіпотеза про те, що активність пероксидази ураженого листя буде більша, підтверджується.

У парку імені Т.Г. Шевченка більшою мірою спостерігається тенденція до збільшення компонентів ферментних комплексів, у той час як у парку спостерігається зворотна ситуація: у цьому випадку росте активність, але у іншого фенотипу спостерігається збільшення компонентів ферментних комплексів.

Отримані дані дозволяють зробити висновок, що *R. pseudoacacia* має досить значну чутливість до заселення личинок молей-строкаток, які живляться її листям. Необхідно також брати до уваги антропогенний тиск, що чинить навколишнє середовище як на білу акацію, так і на мінерів. У зв'язку з цим необхідно розглядати трофічний зв'язок між цими двома об'єктами з багатьох сторін, зокрема, підрахунком кількості мін на модельних гілках, а також морфометрією мін, які утворює *P. robiniella*.

У листі кормових рослин встановлено підвищення активності як бензидин-, так і гваякол-пероксидази за умов живлення на ньому гусені інвайдерів. Рівень активності ензиму залежав від віку дерев та екологічних умов, за яких вони зростали. У 10-15-річних дерев, під впливом гусені на листочках активність ВРОД підвищувалась на 24,6%, порівняно контролем. Достовірне підвищення активності бензидин-пероксидази

виявлено за впливу *M. robiniella* (на 60,2%) порівняно з контролем, а порівняно з впливом *P. robiniella* – на 28,6%. Дерево 5-річного віку показало найвищу реакцію на дію *P. robiniella*: в листі, пошкодженому шкідником, активність ферменту підвищувалась у 3,8 рази, порівняно з контролем.

Отримані дані характеризують кількісні та якісні зміни в складі пероксидазної системи у листі різних вікових груп *R. pseudoacacia* в умовах живлення інвазійних Gracillariidae. Механічне пошкодження листків активує синтез ряду ізопероксидаз, що розширює пристосованість організму дерева до стресових ситуацій. Адаптивною можна вважати тенденцію до зниження рівня вмісту розчинних білків у листі робінії для збереження енергетичних витрат на синтез цих макромолекул.

Активні перебудови пероксидазної системи в листі кормових рослин інвайдерів свідчать про участь бензидин- і гваякол-пероксидаз у захисті рослин від впливу гусені Gracillariidae. Перша, ймовірно, бере участь у нейтралізації активних форм кисню за участі пероксиду водню, а друга – в захисті клітинних стінок шляхом їх лігніфікації та суберинізації для запобігання руйнації гусінню.

6.2. Вплив гусені на вміст легкокорозчинних білків в асимілюючих органах кормових рослин

Електрофоретичний аналіз білків і ферментів є потужним інструментом при вирішенні питань екофізіології, біохімії та молекулярної біології. При цьому основна увага дослідників приділяється дискретним характеристикам спектрів: наявності тих чи інших білкових компонентів, їх розподілу в спектрі і кількісним показникам окремих компонентів спектра.

Системний аналіз спектру множинних форм білків-ферментів може виявитися корисним при вивченні закономірностей генетичної регуляції

біохімічних процесів, формування компенсаторних механізмів на фізіолого-біохімічному рівні, а також у порівняльних дослідженнях (Тортыков et al., 2010). Цей підхід нами використано для дослідження рівня складності спектрів при порівнянні контрольних (без мін) і уражених мінерами-строкатками листочків робінії.

У листках як з мінами *P. robiniella*, так і з мінами *M. robiniella* зареєстровано тенденцію до зниження вмісту білка і, більшою мірою, за впливу *M. robiniella* (рис. 6.6). Вміст протеїнів за дії комах-фітофагів знижувався на 4,9 і 12,0% відповідно до *P. robiniella* і *M. robiniella*.

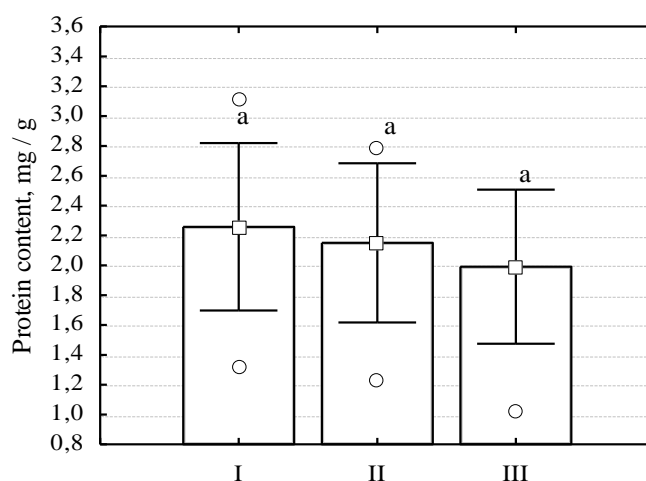


Рис. 6.6. Зміни в рівні розчинних білків листя *R. pseudoacacia* під впливом *P. robiniella* і *M. robiniella*

Адаптивною можна вважати тенденцію до зниження рівня вмісту розчинних білків у листі робінії для збереження енергетичних витрат на синтез цих макромолекул.

Живлення гусені впливає на функціональний стан кормової рослини, що підтверджується змінами у вмісті розчинних білків. Дослідження показали зменшення вмісту легкорозчинних білків ушкодженого листя. Вміст білка значно знижується в листках, уражених інвайдерами, оскільки рослина знижує швидкість синтезу легкорозчинного білка в умовах біотичного стресу, а весь механізм трансляції зміщений на вироблення білків, пов'язаних із захисною реакцією рослин.

6.3. Вплив гусені на особливості біохімічних процесів різних вікових груп кормової рослини

Вивчення електрофоретичного складу пероксидази в листі *R. pseudoacacia* дозволило спостерігати особливості зміни гетерогенності і питомої ваги окремих ізопероксидаз у посадках дерев робінії звичайної різного віку (рис. 6.7; табл. 6.7).

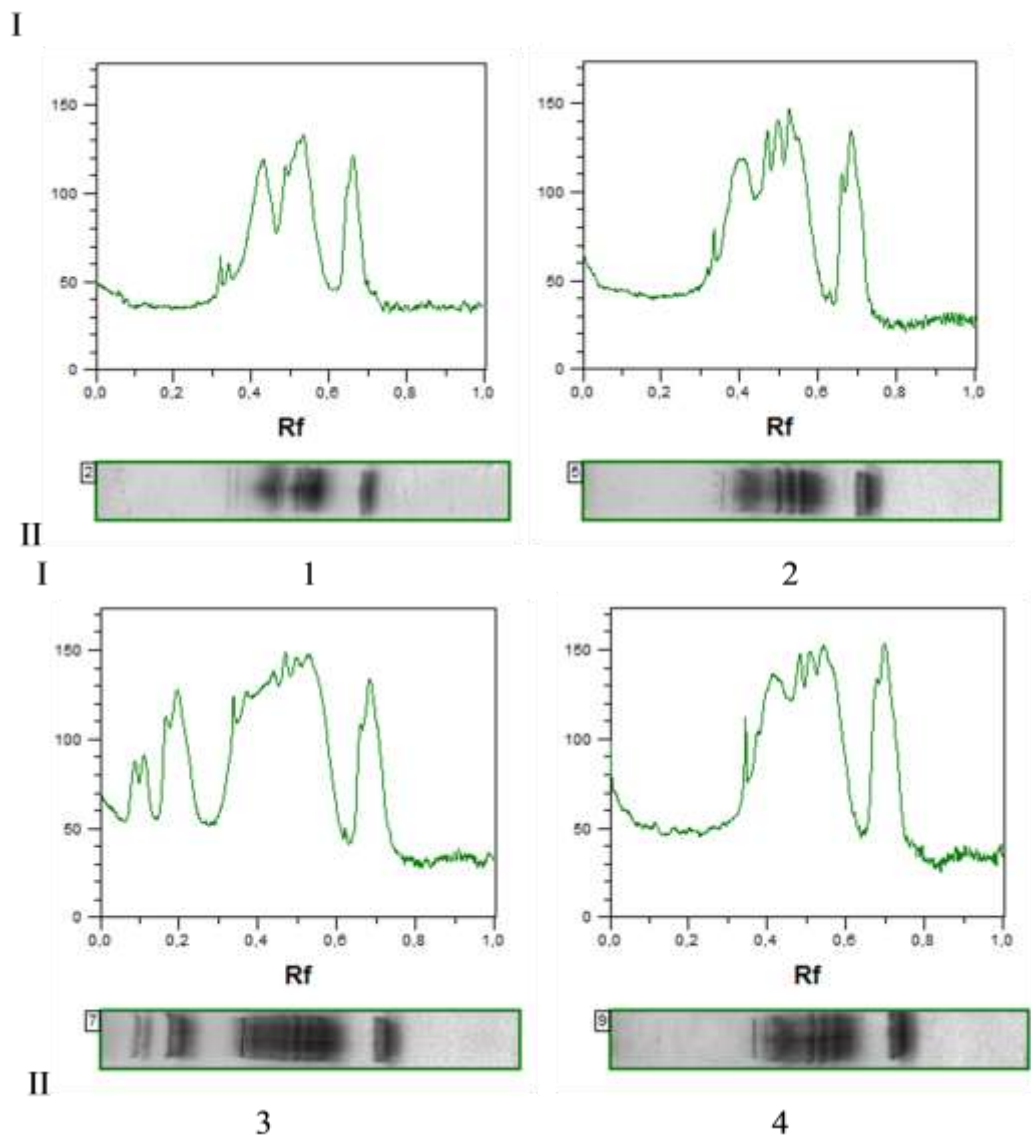


Рис. 6.7. ІЕФ профілі бензидин-пероксидази листя дерев робінії звичайної різного віку: 1 – молодняк; 2 – порослева посадка; стара лісосмуга: 3, 4; I – денситограми; II – ІЕФ спектр бензидин-пероксидази

В ІЕФ профілі пероксидази виділено шість груп ізоформ пероксидази, які відрізняються за значеннями відносної електрофоретичної рухомості (R_f) (табл. 6.7).

У той же час відзначаються відмінності в кількості ізоферментів в спектрі пероксидази листя дерев різного віку. Особливо це стосується дерев робінії зі старої посадки, де в одному зразку зареєстровано чотири ізоензима, не виявлені в листі інших дерев робінії (рис. 6.7., спектр 3; табл. 6.7). Це може свідчити про наявність поліморфізму пероксидази серед дерев старої посадки (рис. 6.7., спектри 3, 4), чого не спостерігалось у дерев порослевої посадки і молодняку.

Таблиця 6.7

Питома вага ізоформ ВРОД в листі дерев *R. pseudoacacia* різного віку, які зростають на ділянці штучної лісосмуги окол. б. Майорка (n = 3; \pm SD)

Групи ізоформ	Питома вага ізоформ ВРОД, %				
	Діапазон величини R_f	Поросль	Молодняк	Стара лісосмуга, типи спектрів	
				1	2
1	0,09-0,11	-	-	10,85 \pm 0,95	-
2	0,17-0,20	-	-	16,23 \pm 1,74	-
3	0,32-0,36	4,45 \pm 0,35	10,08 \pm 1,09	-	-
4	0,39-0,43	21,19 \pm 0,23	26,39 \pm 0,87	14,59 \pm 1,46	27,01 \pm 2,51
5	0,48-0,55	49,62 \pm 1,32	42,59 \pm 3,25	38,63 \pm 4,11	48,91 \pm 2,73
6	0,66-0,68	24,75 \pm 2,54	21,29 \pm 1,49	19,70 \pm 0,37	27,43 \pm 1,82

У листі дерев молодняка зареєстровано підвищену питому вагу ізоферментів з 3 і 4 груп порівняно з поросл'ю на 124 і 24,5% відповідно. В групі ізопероксидаз 5 і 6 молодняка спостерігалось зниження їх експресивності на 14,2 і 14,0% відповідно у порівнянні з листям порослі. У листках дерев зі старої лісосмуги (тип спектру 1) відзначається 5, а в 2 типі спектру – 3 групи ізоформ пероксидази з різними значеннями R_f .

За отриманими даними основна активність пероксидази у всіх досліджених зразків листя зосереджена в 5 групі ізоферментів, найвища активність якої спостерігається в листі порослі робінії.

Шоста група ізоферментів (найбільш кисла зона спектру) у всіх досліджених зразках листя дерев робінії різного віку представлена стабільно двома ізопероксидазами. Найбільша експресивність цих ізоформ виявлена у порослевих рослин і в другому типу спектру листя з дерев старої лісосмуги (рис. 6.7).

Таким чином, ізоелектрофокусування активності пероксидази в блоках поліакриламідного гелю після фарбування фракцій розчинних білків листків бензидином / H_2O_2 виявило наявність від 9 до 12 кислих ізопероксидаз, активність яких відрізнялась між листками різного віку.

Відомо, що відмінності в експресивності ізопероксидаз листя рослин покращує їх адаптивну пластичність при стресах різного походження.

Крім того, при старінні в листках відбуваються процеси лігніфікації і суберинізації, в яких активну участь беруть пероксидази. Можна припустити, що ізопероксидази, експресивність яких підвищується з віком у листках робінії звичайної, залучені до процесу відкладення лігніну на стінках клітини.

Рівень розчинних білків листя дерев робінії з насаджень різного віку складає 1,80 – 1,90 мг/г (рис. 6.8).

Сбілку, мг/г

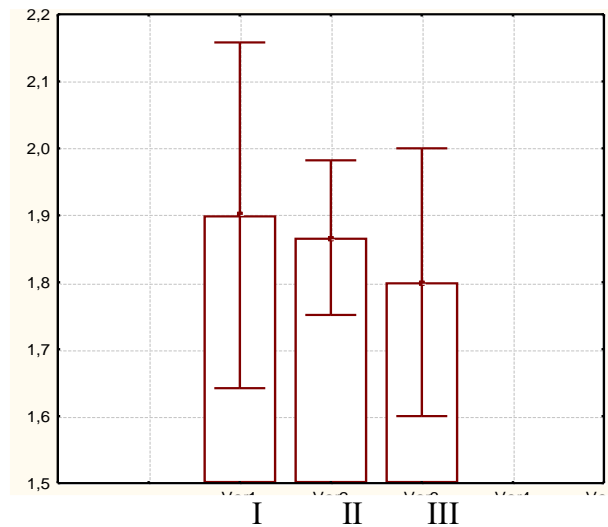


Рис. 6.7. Зміни в рівні розчинних білків листя *R. pseudoacacia* різного віку: I – стара лісосмуга; II – порослева посадка; III – молодняк

Достовірної різниці у вмісті розчинних білків, як видно з рис. 2, не виявлено. Порівняно із вмістом протеїну в листі робінії зі старої лісосмуги, у дерев порослевої посадки і молодняку спостерігається лише тенденція до зниження цього показника (зниження складає 1,6 і 5,5% відповідно).

РОЗДІЛ 7. ВПЛИВ ЖИВЛЕННЯ ГУСЕНІ ІНВАЗІЙНИХ GRACILLARIIDAE НА ПАРАМЕТРИ КРИВИХ ІНДУКЦІЇ ФЛУОРЕСЦЕНЦІЇ ХЛОРОФІЛУ КОРМОВИХ РОСЛИН

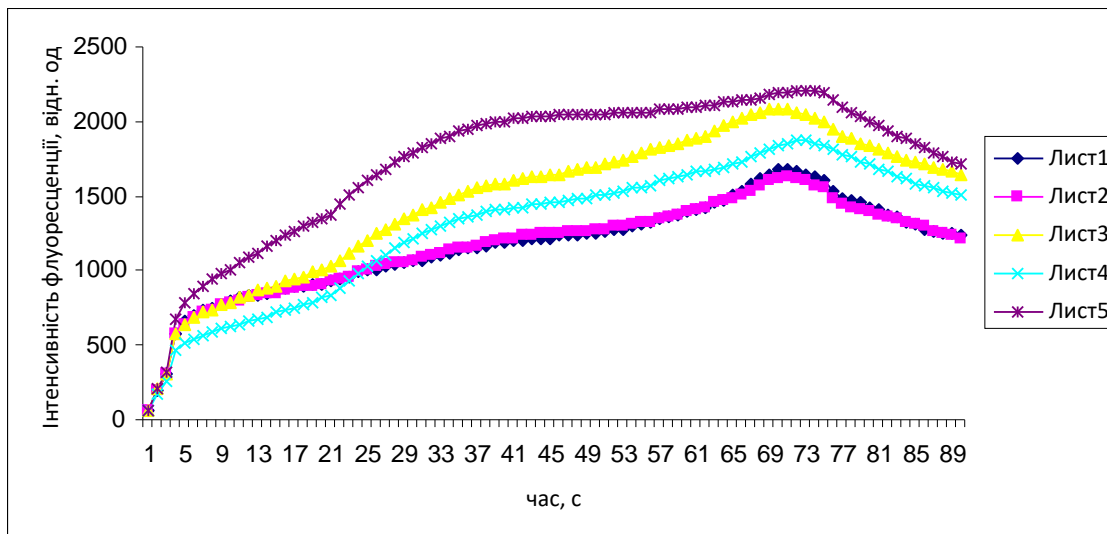
Фотосинтез є одним з найуразливіших до стресових чинників процесів, тому вагому інформацію про стан фотосинтетичного апарату рослини за дії на неї різних абіотичних та біотичних чинників можна дослідити методом флуоресценційного аналізу (Huang et al., 2012; Kargar et al., 2019; Pérez-Bueno et al., 2019).

Флуоресценція хлорофілу – це показник, що дозволяє досліджувати в живих об'єктах протікання фотохімічних реакцій, пов'язаних з роботою фотосистеми II (ФСII), яка є найбільш чутливою до факторів зовнішнього середовища. Результати досліджень інтенсивності флуоресценції хлорофілу (ІФХ) сприяють більш глибокому розумінню регуляторних механізмів, що забезпечують ефективне перетворення енергії в первинних і наступних стадіях фотосинтезу (Kalaji et al., 2017; Chen et al., 2019; Marques da Silva et al., 2020).

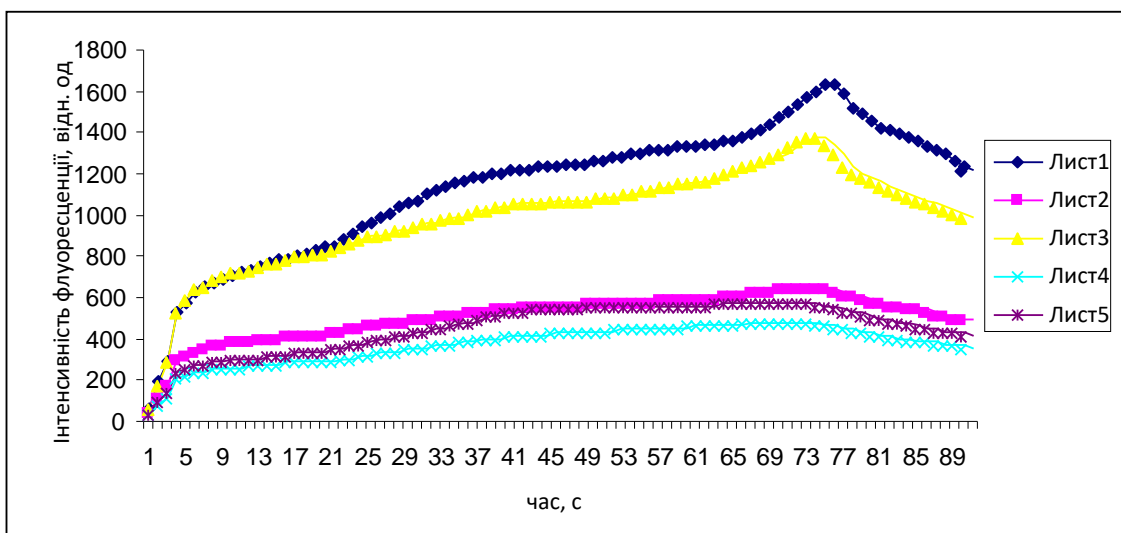
Застосувавши портативний флуорометр «Флоратест» на живих уражених *C. ohridella* та не уражених листках *A. hippocastanum*, ми отримали дані, які яскраво демонструють вплив живлення гусені мінера на інтенсивність флуоресценції хлорофілу (криву Каутського) (рис. 7.1).

У нормальних умовах рівень флуоресценції незначний (1–2 % загального поглинутого світла), що свідчить про активне використання клітинами енергії поглинутого світла. Після освітлення адаптованих до темноти листків рослин спочатку протягом декількох секунд спостерігається різкий підйом інтенсивності флуоресценції хлорофілу – швидка фаза, а потім уже протягом декількох хвилин відбувається

поступове зниження через певні стадії – від повільної фази до стаціонарного рівня F_{St} (Martinazzo et al., 2012).



а



б

Рис. 7.1. Криві індукції флуоресценції хлорофілу (криві Каутського): а – не ушкоджених листків (n=5); б – ушкоджених листків (n=5)

Графік зміни флуоресценції від моменту початку освітлювання до досягнення стаціонарного рівня несе інформацію про стан фотосинтезуючого апарата листа рослини. Зміни O-I-D-P називають першою хвилею, або швидкою індукцією флуоресценції. Вона протікає за 1–3 с в залежності від інтенсивності світла та інших факторів і

спостерігається як у живих об'єктах, так і в ізольованих хлоропластах. Більш повільні зміни P–S–M–T відомі як друга хвиля, або повільна індукція флуоресценції. Ці зміни протікають за час від декількох десятків секунд до декількох хвилин, в залежності від об'єкта та умов експерименту (Tseng, Chu, 2017).

У початковий момент часу всі канали фотосинтетичного переносу електронів відкриті й максимум енергії збудження електронів йде на фотосинтетичний процес. У цей період флуоресценція хлорофілу мінімальна, і її інтенсивність на кривій Каутського позначають буквою F з індексом "0", тобто F_0 .

Показник фонові флуоресценції (F_0) характеризує кількість неактивного хлорофілу, який не має функціонального зв'язку з реакційними центрами, тобто виступає початковим рівнем ІФХ. Він залежить від втрат енергії збудження під час міграції пігментною матрицею. Перехід $F_0 - F_p$ пов'язаний зі зменшенням транспорту електронів. Він характеризує період теплової адаптації листка. При малому значенні періоду адаптації перехід має більшу крутизну, а при великих значеннях він більш повільний (Rühle et al., 2018).

Параметр F_m вказує на найвищий рівень флуоресценції, який реєструється на індукційній кривій у вигляді максимуму. Всю ділянку $F_0 - F_m$ називають швидкою фазою флуоресценції. Повільна фаза індукції флуоресценції хлорофілу являє собою всі індукційні переходи після досягнення максимального значення (піку).

Стаціонарний рівень флуоресценції (F_{St}) характеризується динамічною рівновагою між процесами, які обумовлюють збільшення флуоресценції, та процесами, які призводять до її зменшення. Із таблиці 7.1 видно, що гусінь *C. ohridella* своїм живленням чинить вплив на всі основні параметри кривої індукції флуоресценції хлорофілу.

Для характеристики фотосинтетичного апарату в умовах стресу на рівні листка на етапі швидкої фази частіше використовують співвідношення варіабельної флуоресценції F_v до максимального рівня F_m , яке вважається показником потенційної фотосинтетичної активності листка (Starychenko et al., 2016; Tseng, Chu, 2017).

Таблиця 7.1.

Вплив живлення гусені *C. ohridella* на параметри кривих індукції флуоресценції хлорофілу *A. hippocastanum* (у відн. од.)

Параметр	Лист не ушкоджений	Лист ушкоджений
F_0	582	264
F_p	1460	722
F_m	1890	940
F_{St}	1530	746

Варіабельність флуоресценції (F_v) розраховується, як різниця показників F_m та F_0 і є фізіологічним показником, який віддзеркалює дію екологічних та експериментальних чинників на рослину (Huliaieva et al., 2018). Однак цей параметр має деякі обмеження, оскільки він належить виключно до первинних фотохімічних процесів у ФСII і лише протягом перших 100–500 мс.

Дія будь-якого несприятливого чинника (у нашому випадку це можливе ураження каштановою мінуючою міллю *C. ohridella*) зменшує атрагуючу здатність циклу Кальвіна, що призупиняє потік електронів, і реакційні центри переходять у неактивний (закритий) стан.

При цьому поглинута енергія світла вже не може використовуватися в процесі фотосинтезу, і тому флуоресценція хлорофілу зростає в усьому часовому діапазоні реєстрації її індукційних змін.

Установлено, що гусінь *C. ohridella* чинить істотний вплив на фотосинтетичний апарат *A. hippocastanum*. Цей вплив вдалось чітко визначити методом флуоресценційного аналізу, який ми здійснили портативним флуорометром «Флоратест».

Аналіз кривих Каутського ураженого та не ураженого листків дозволив стверджувати, що живлення мінера істотно впливає на чотири основні параметри інтенсивності флуоресценції хлорофілу (ІФХ), а саме: початкове значення ІФХ, значення ІФХ «плато», максимальне значення ІФХ та стаціонарне значення ІФХ після світлової адаптації листка.

Наші дослідження показали, що метод ІФХ дозволяє визначити загальний стан рослини в експресному режимі за допомогою оцінки основного процесу життєдіяльності рослин – фотосинтезу. Аналіз параметрів флуоресценції хлорофілу є потужним та ефективним інструментом визначення впливу фітофагів на організм рослини.

Ключовими мікрокліматичними параметрами для здійснення фотосинтетичного процесу є режими вологості, температури та освітлення. Мікрокліматичні показники, в яких знаходиться піддослідне дерево, впливають на життєдіяльність всіх віків гусені *C. ohridella* (рис. 7.2).

Температурний режим та режим вологості достовірно впливають на особливості індукційних змін флуоресценції хлорофілу, які відбуваються під впливом живлення гусені *C. ohridella*. Різниця такого впливу достовірна як для різних генерацій *C. ohridella*, так і для різного положення піддослідних листків у кроні (затінена-освітлена частини). Достовірного впливу умов освітлення листка на живлення гусені не виявлено (рис. 7.2).

Протягом розвитку гусені (5 віків) відбувається поступове зниження значень всіх основних показників (F_0 , F_m , F_p та F_{St}) кривої індукції флуоресценції хлорофілу (кривої Каутського) (рис. 7.3) пошкоджених листків *A. hippocastanum*. Установлена достовірна різниця впливу різних віків гусені та положення у кроні листка для всіх основних показників кривої індукції флуоресценції хлорофілу. Винятком є лише початкове значення індукції флуоресценції (F_0) для якого такої залежності не встановлено (рис. 7.3).

Розрахункові параметри – змінна флуоресценція хлорофілу ($F_v = F_m - F_0$) та максимальна ефективність первинних процесів фотосинтезу ($E_f = F_v / F_m$) достовірно залежить від положення листка, на якому знаходиться міна (рис. 7.4). Бачимо достовірну різницю між тіньовою та освітленою (рис. 7.4) частинами. Вплив різних генерацій гусені на ефективність фотохімічного перетворення енергії в ФС II ($E = (F_m - F_{St}) / F_{St}$) не встановлено (рис. 7.4). Бачимо лише відмінність для I та V генерацій за положенням листка в кроні.

За умов живлення гусені, часова залежність інтенсивності флуоресценції хлорофілу мала характерний вигляд кривої з одним максимумом, що графічно відображає ефект Каутського.

Форма кривих Каутського демонструє, що в листках затіненої частини крони фонові флуоресценція під впливом живлення гусені зросла, порівняно із освітленою частиною. Це свідчить про збільшення кількості хлорофілу, що не бере участі у фотосинтетичному перенесенні енергії на реакційні центри в ушкоджених листках.

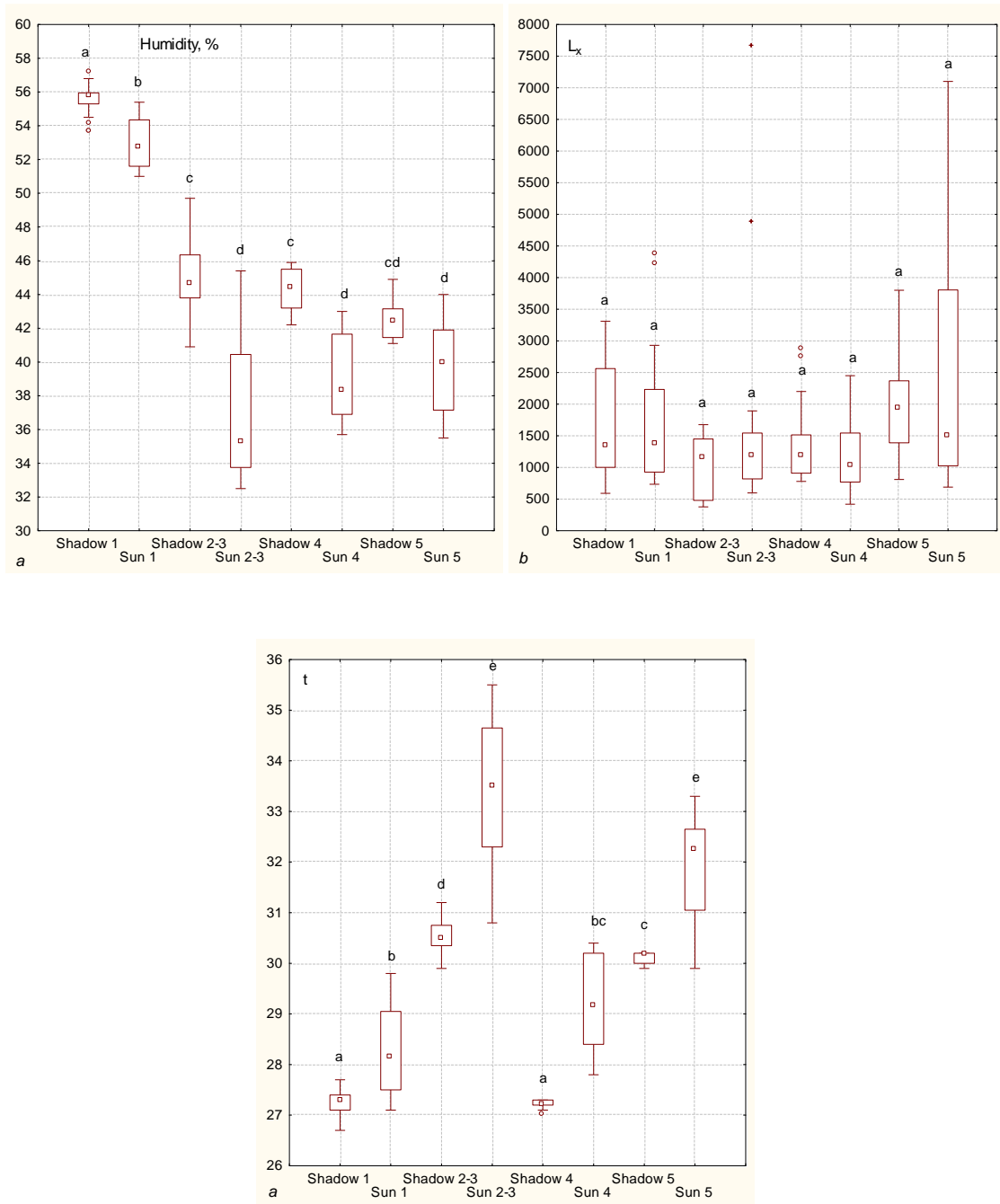


Рис. 7.2. Вплив гусені *C. ohridella* на процес фотосинтезу *A. hippocastanum* (Linnaeus, 1753) залежно від мікрокліматичних чинників: а – вологість; б – освітлення; с – температура

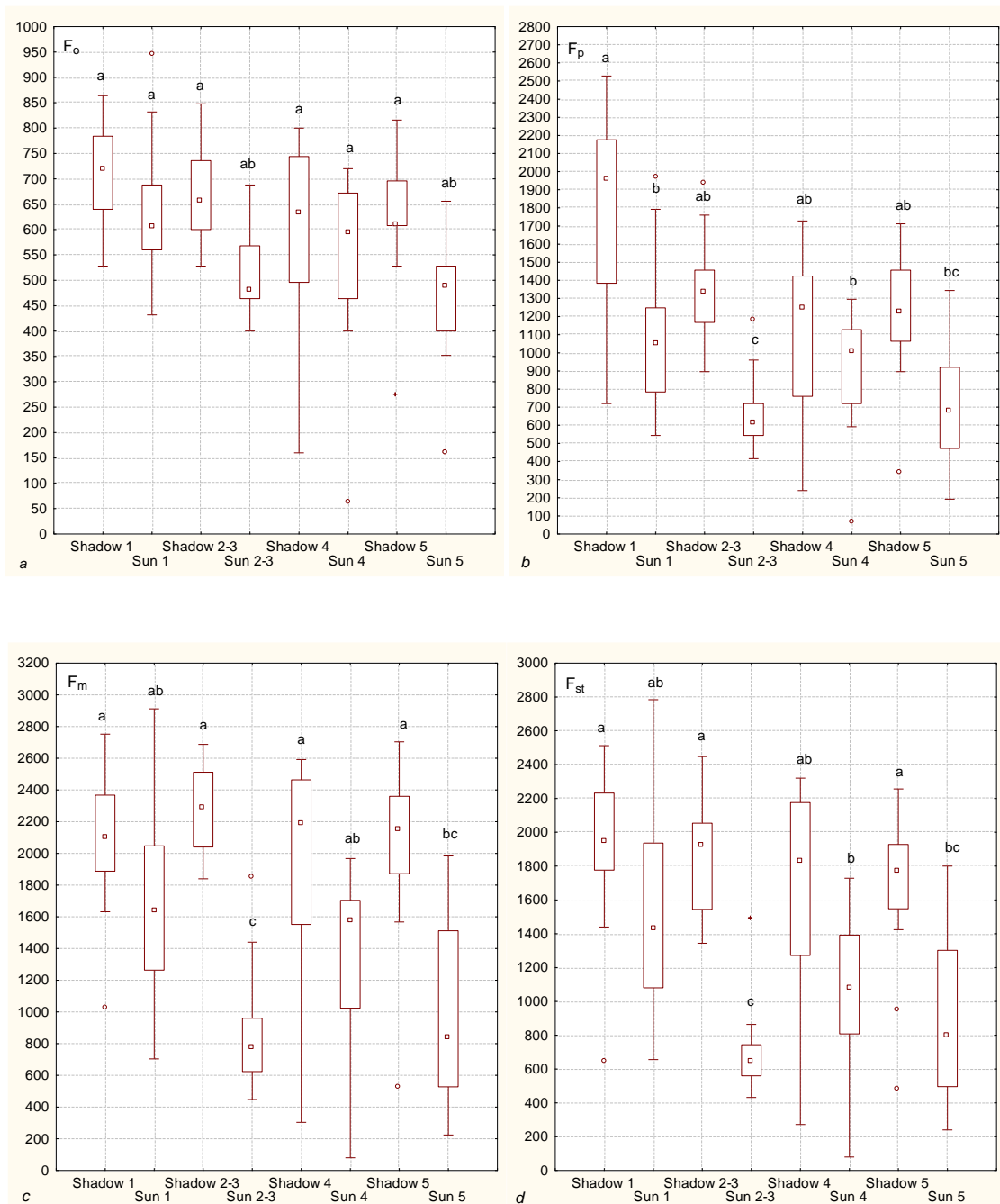


Рис. 7.3. Мінливість показників кривої індукції флуоресценції хлорофілу (кривої Каутського) листків *A. hippocastanum*, пошкоджених *C. ohridella*:
 F_0 – початкове значення індукції флуоресценції після ввімкнення опромінення; F_p – значення індукції флуоресценції «плато»;
 F_m – максимальне значення індукції флуоресценції; F_{st} – стаціонарне значення індукції флуоресценції після світлової адаптації листка рослини.

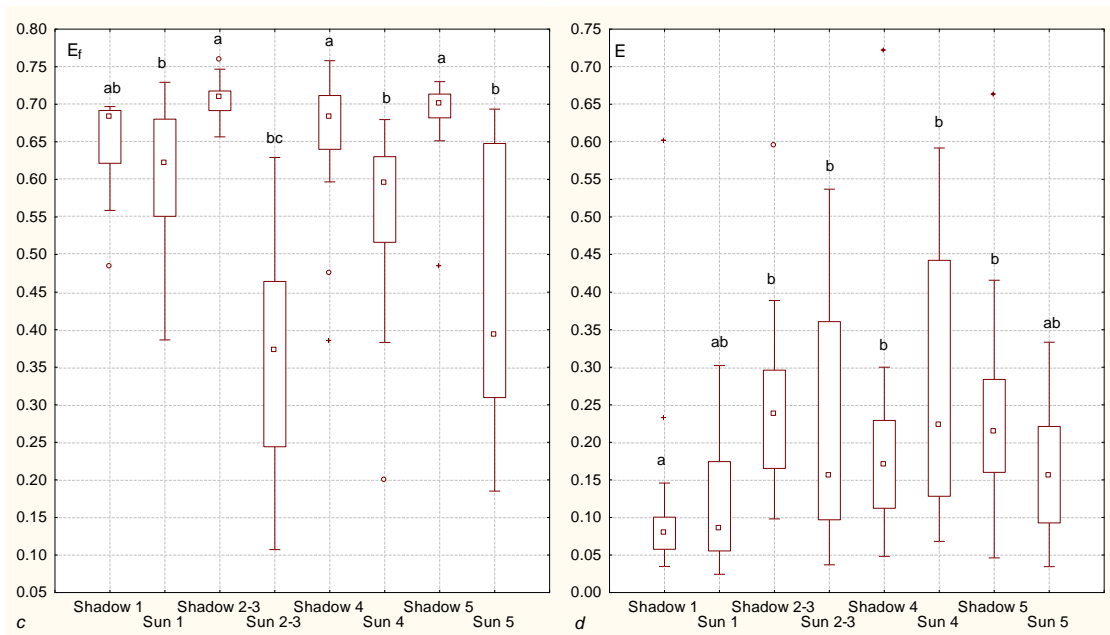
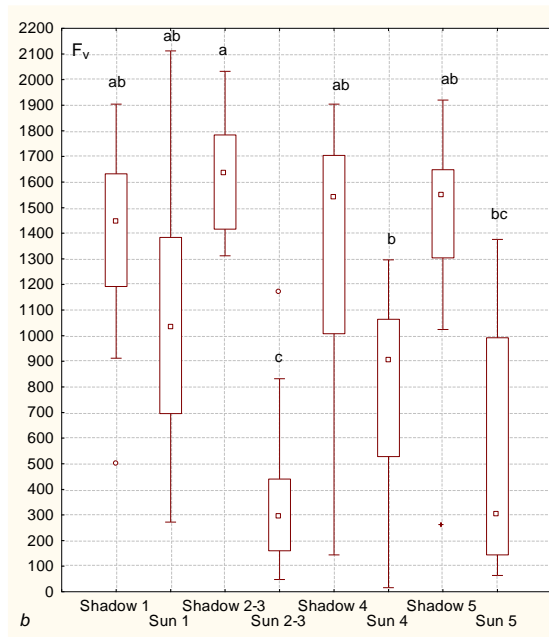


Рис. 7.4. Критичні параметри індукції флуоресценції хлорофілу листків *A. hippocastanum*, пошкоджених *C. ohridella*

Зміни в інтенсивності флуоресценції хлорофілу ФСII віддзеркалюють окисно-відновні процеси в реакційному центрі цієї фотосистеми. Поглинута енергія квантів світла може переноситися трьома шляхами: фотохімічні реакції, дисипація в вигляді тепла та випромінення світла – флуоресценція хлорофілу.

Ці процеси конкурують між собою, так що підвищення ефективності одного призводить до пригнічення двох інших. Тому інтенсивність флуоресценції чутлива до змін інтенсивності фотохімічних процесів та теплової дисипації (Essemine et al., 2012; Rühle et al., 2018). Підвищення температури призводить до появи термоіндукції хлорофілу при певних значеннях температури.

Спосіб визначення параметрів явища фотосинтезу хлорофілу у листі рослин (кривої Каутського) забезпечує незалежність результатів вимірювання від температури листка рослини, що призводить до появи термоіндукції хлорофілу при певних значеннях температури і до підвищення точності (Starodub et al., 2015; Kalaji et al., 2016; Chen et al., 2018). У нормальних умовах рівень флуоресценції незначний (1 – 2 % загального поглинутого світла), що свідчить про активне використання клітинами енергії поглинутого світла.

Після освітлення адаптованих до темноти листків рослин спочатку протягом декількох секунд спостерігається різкий підйом інтенсивності флуоресценції хлорофілу – швидка фаза, а потім уже протягом декількох хвилин відбувається поступове зниження через певні стадії – від повільної фази до стаціонарного рівня F_{St} (Martinazzo et al., 2012; Ruban, 2016).

Графік зміни флуоресценції від моменту початку освітлювання до досягнення стаціонарного рівня несе інформацію про стан фотосинтезуючого апарата листа рослини. Зміни O – I – D – P називають першою хвилею або швидкою індукцією флуоресценції.

Вона протікає за 1–3 с в залежності від інтенсивності світла та інших факторів і спостерігається як у живих об'єктах, так і в ізольованих хлоропластах. Більш повільні зміни P – S – M – T, відомі як друга хвиля або повільна індукція флуоресценції. Ці зміни протікають за час від декількох десятків секунд до декількох хвилин, в залежності від об'єкта та умов експерименту.

У початковий момент часу всі канали фотосинтетичного переносу електронів відкриті й максимум енергії збудження електронів йде на фотосинтетичний процес. У цей період флуоресценція хлорофілу мінімальна, і її інтенсивність на кривій Каутського позначають буквою F з індексом "0", тобто F_0 .

Показник фонові флуоресценції (F_0) характеризує кількість неактивного хлорофілу, який не має функціонального зв'язку з реакційними центрами, тобто виступає початковим рівнем індукції флуоресценції хлорофілу.

Він залежить від втрат енергії збудження під час міграції пігментною матрицею. Так, за активного фотосинтезу, коли всі реакційні центри перебувають у відкритому робочому процесі, використовується майже вся поглинута енергія сонячного світла, і тільки невелика її кількість (близько 3%) переходить в енергію світла у вигляді фонові флуоресценції (F_0).

Як правило, величина F_0 за нормальних умов має невисокі значення, що обумовлено активним використанням клітинами енергії поглинутого світла.

Під впливом живлення *C. ohridella* чи інших несприятливих умов порушується стан фотосинтетичних мембран, і реакційні центри стають неактивними, призупиняючи потік електронів. Водночас поглинута енергія світла вже не може використовуватися в процесі фотосинтезу, і тому флуоресценція хлорофілу зростає (рис. 7.3).

Перехід F_0 – F_p пов'язаний зі зменшенням транспорту електронів. Він характеризує період теплової адаптації листка. При малому значенні періоду адаптації перехід має більшу крутизну, а при великих значеннях він більш повільний.

Параметр F_m вказує на найвищий рівень флуоресценції, який реєструється на індукційній кривій у вигляді максимуму. Всю ділянку F_0 – F_m називають швидкою фазою флуоресценції. Повільна фаза індукції флуоресценції хлорофілу являє собою всі індукційні переходи після досягнення максимального значення (піку) P .

Стаціонарний рівень флуоресценції (F_{St}) характеризується динамічною рівновагою між процесами, які обумовлюють збільшення флуоресценції та процесами, які призводять до її зменшення.

Як видно на рисунку 7.3, існує достовірна різниця для значення всіх ключових параметрів індукції флуоресценції хлорофілу. Нами показано, що із розвитком гусені (протягом всіх 5-х її віків) відбувається поступове зниження значень всіх основних показників (F_0 , F_m , F_p та F_{St}), що впливає на загальний фізіологічний стан листка, на якому знаходиться міна *C. ohridella*.

Для характеристики фотосинтетичного апарату в умовах стресу на рівні листка на етапі швидкої фази частіше використовують співвідношення варіабельної флуоресценції F_v до максимального рівня F_m , яке вважається показником потенційної фотосинтетичної активності листка (Starychenko et al., 2016; Tseng, Chu, 2017; Scognamiglio et al., 2019).

Варіабельність флуоресценції (F_v) розраховується, як різниця показників F_m та F_0 і є фізіологічним показником, який віддзеркалює дію екологічних та експериментальних чинників на рослину (Alonso et al., 2017; Chitband et al., 2017; Huliaieva et al., 2018).

Однак цей параметр має деякі обмеження, оскільки він належить виключно до первинних фотохімічних процесів у ФСII і лише протягом перших 100–500 мс.

Дія будь-якого несприятливого чинника (у нашому випадку це можливе ураження *C. ohridella*) зменшує атрагуючу здатність циклу Кальвіна, що призупиняє потік електронів, і реакційні центри переходять у неактивний (закритий) стан. При цьому поглинута енергія світла вже не може використовуватися в процесі фотосинтезу і тому флуоресценція хлорофілу зростає в усьому часовому діапазоні реєстрації її індукційних змін (Duarte et al., 2017; Rühle et al., 2018).

Показник F_v / F_m залежать від ефективності фотохімічних реакцій ФСII. Він у темно-адаптованих рослин відображує потенційну квантову ефективність ФСII. Цей показник використовують, як індикатор продуктивності фотосинтезу. Його оптимальне значення для більшості видів рослин, за умов насичуючої інтенсивності збуджуючого світла, не перевищує значення 0,83 (Martinazzo et al., 2012).

Встановлено, що підвищення температури навколишнього середовища щодо оптимальної для даного виду рослин призводить до зменшення різниці $F_v = (F_m - F_0)$.

Причиною є зниження активності електронно-транспортного ланцюжка або світлової стадії фотосинтезу. При підвищенні температури до рівня руйнування (45 °C...50 °C) помітно зростає рівень інтенсивності F_0 . У селекційному процесі за цими показниками швидко відбирали сорти рослин, які були стійкими до впливів високих температур (Essemine et al., 2012, Martinazzo et al., 2012).

Зниження температури навколишнього середовища до оптимальної для даного виду рослини також призводить до зменшення величини $F_v = (F_m - F_0)$, причиною чого є пригнічення фотохімічної активності ФСII.

Зростає відношення $(F_m - F_0)/F_v$. За цими ознаками можна відбирати холодостійкі рослини. Водний дефіцит приводить до зменшення різниці $F_m - F_0$ пропорційно зменшенню водного потенціалу листка. За цим показником можна відбирати посухостійкі екземпляри рослин (Chen et al., 2019). Для оцінювання індукції флуоресценції хлорофілоносних тканин використовують розрахунковий параметр – змінну флуоресценції хлорофілу (F_v), що виражається, як різниця показника найвищого рівня флуоресценції і фонові флуоресценції $F_v = F_m - F_0$, інформуючи про величину амплітуди змін кривої Каутського.

На рисунку 7.4. бачимо достовірну різницю впливу положення листка у кроні. Максимальну ефективність первинних процесів фотосинтезу, що обумовлено фізіологічним станом рослини, характеризує параметр $E_f = F_v / F_m$. Ефективність фотосинтезу, як і вказаний параметр, залежить від інтенсивності впливу абіотичних чинників.

Найвищим інтегрованим показником, що характеризує ефективну структуру організації пігментної системи ФС II, є коефіцієнт F_v/F_m . Параметр F_m характеризує найвищий рівень флуоресценції хлорофілу, що реєструється як максимум на індукційній кривій. У цій точці фотосинтез відповідає мінімальному рівню, а його значення залежить від динамічного зрівноваження між процесами флуоресценції, фотохімії та теплової дисипації.

Отримані дані демонструють зниження квантової ефективності ФС II (пригнічення фотосинтетичної активності) в листках освітленої частини крони, що свідчить про деструктивний вплив живлення гусені *C. ohridella* на фотосинтетичний апарат *A. hippocastanum* (рис. 7.4).

Ефективність фотохімічного перетворення енергії в ФС II розраховують за формулою $E=(F_m-F_{St})/F_{St}$, яка характеризує швидкість лінійного транспорту електронів і є інтегрованим показником процесу фотосинтезу. Співвідношення $(F_m-F_{St})/F_{St}$ називають індексом життєздатності рослини, де F_m – максимальний рівень флуоресценції, а F_{St} – стаціонарний рівень.

Дослідження впливу живлення гусені *C. ohridella* на ефективність головного ферменту циклу Кальвіна, що тісно корелює із коефіцієнтом індукції флуоресценції, який характеризує ефективність перебігу темнових фотосинтетичних процесів, продемонструвало істотне зниження його активності в листках як освітленої, так і затіненої частини крони (рис. 7.4) для I та V генерацій.

Одна з проблем способу порівняння параметрів кривої Каутського для рослин як одного виду так й різних, полягає в тому, що зазначені вище інтервали часу можуть суттєво розрізнятися для різних видів рослин і також для різних листків однієї рослини, які мають різний вік чи адаптувалися до різних умов освітлення (наприклад, ростуть біля коренів чи на кроні, на старих гілках чи на молодих паростках, добре освітлені чи

весь час затемнені). У міру підсилення дії стресового фактору показники явища флуоресценції, такі як "індекс життєздатності", а також інтенсивність фотосинтезу, як правило, знижуються.

Можливість оцінки стану рослин за зміною форми кривої Каутського підтверджена експериментально (Elahifard et al., 2013; Duarte et al., 2017; Kuguschenko et al., 2019). Обмеження, що мають місце, обумовлені тим, що на сьогодні відсутні зразки кривої Каутського для різного виду рослин при нормальних умовах їх існування та для різного віку. Тобто відсутня "міра", з якою можливо порівнювати криві Каутського при інших умовах існування рослин.

Як показали наші дослідження (рис. 7.5), серед основних екологічних предикторів найбільший вплив на всі критичні показники кривої Каутського має якраз ступінь заселення *C. ohridella* листка *A. hippocastanum*. Чим більший ступінь ураження листкової пластинки мінами *C. ohridella*, тим менші показники основних параметрів кривої індукції флуоресценції хлорофілу.

Виявилось, що істотний вплив на показники кривої індукції флуоресценції хлорофілу чинять також такі мікрокліматичні показники, як вологість та температура повітря (табл. 7.2). Умови освітлення найбільший вплив мають на такий показник, як F_{St} (стаціонарне значення індукції флуоресценції після світлової адаптації листка рослини).

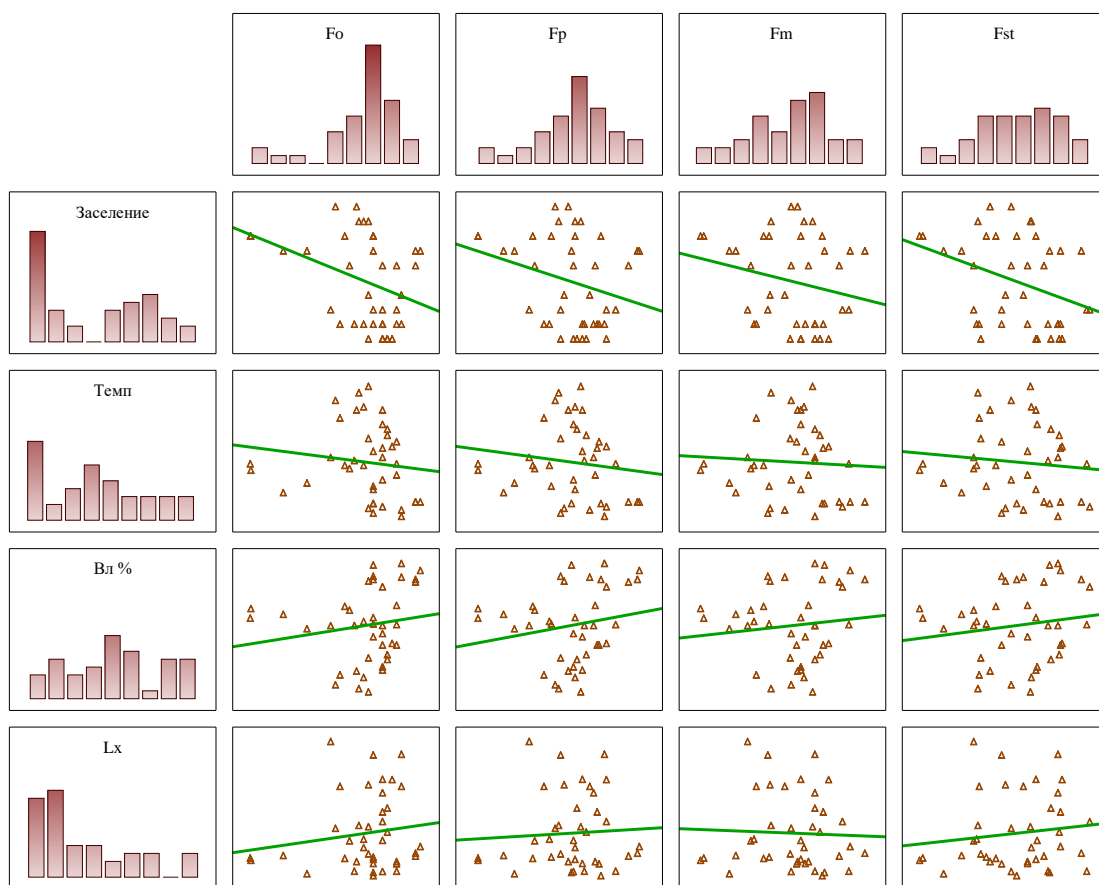


Рис. 7.5. Діаграми розсіювання між показниками кривої індукції флуоресценції хлорофілу та екологічними предикторами

Живлення гусені *C. ohridella* спричиняє зниження активності фотосинтетичного апарату *A. hippocastanum* незалежно від просторового розташування листків у кроні дерева.

У листках *A. hippocastanum* під впливом живлення *C. ohridella* кількість хлорофілу, що не бере участі у фотосинтетичному переносі енергії на реакційні центри, зростає. І навпаки: протягом розвитку лише однієї генерації *C. ohridella* спостерігається постійне зниження квантової ефективності ФС II (пригнічення фотосинтетичної активності).

Вже на початку розвитку міни (перший вік гусені *C. ohridella*) на листках освітленої і затіненої частини крони спостерігалось істотне зниження активності та підвищення коефіцієнта плато, що, у свою чергу свідчить про інгібування фотофізичних і фотохімічних процесів

Таблиця 7.2

Залежність показників кривої індукції флуоресценції хлорофілу від екологічних предикторів

Предиктори	$F_0, R_{adj}^2 = 0,07$		$F_p, R_{adj}^2 = 0,16$		$F_m, R_{adj}^2 = 0,16$		$F_{St}, R_{adj}^2 = 0,14$	
	b*	p-рівень	b*	p-рівень	b*	p-рівень	b*	p-рівень
Заселення мінером, %	$-0,39 \pm 0,18$	0,03	$-0,33 \pm 0,17$	0,05	$-0,30 \pm 0,17$	0,08	$-0,39 \pm 0,17$	0,03
Температура, °C	$0,48 \pm 0,57$	0,41	$1,23 \pm 0,54$	0,03	$1,43 \pm 0,54$	0,01	$1,10 \pm 0,55$	0,05
Вологість, %	$0,63 \pm 0,57$	0,27	$1,47 \pm 0,54$	0,01	$1,58 \pm 0,54$	0,01	$1,28 \pm 0,55$	0,03
Освітлення, Lx	$-0,05 \pm 0,18$	0,79	$-0,23 \pm 0,17$	0,19	$-0,35 \pm 0,17$	0,04	$-0,16 \pm 0,17$	0,35

фотосинтезу та скорочення пулу акцепторів електронів у електрон-транспортному ланцюзі. Такі патологічні зміни зумовлені зниженням вмісту активного хлорофілу (складової пігмент-білкових комплексів ФС II) та його деструкцією.

Величини ключових параметрів індукції флуоресценції хлорофілу свідчать про істотне інгібування процесів фотосинтезу та порушення злагодженості реакцій циклу Кальвіна. Наслідком пошкодження фотосинтетичного апарату рослин є зниження вмісту пігментів фотосинтезу, оскільки ці метаболічні перетворення визначаються локальними змінами в структурі і функціях хлоропластів.

РОЗДІЛ 8. ВПЛИВ БІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ НА ПОПУЛЯЦІЇ ІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ GRACILLARIIDAE

8.1. Особливості ураження паразитоїдами

Дослідження зараження інвазійних видів Gracillariidae на території Східної Європи (Meу, 1991; Girardoз et al., 2007; Аїмбетова, Єрмолаєв, 2016) дозволили виявити комплекс з 30 видів паразитичних Нуменоптера, з яких:

- 23 види належить до родини Eulophidae Westwood, 1829 (підродини Eulophinae Westwood, 1829, Entedoninae Förster, 1856 та Tetrastichinae Graham, 1987);

- 4 види родини Braconidae Latreille, 1829;

- 3 види родини Ichneumonidae Latreille, 1802.

За літературними даними для *P. issikii* на території України встановлено 9 видів паразитоїдів (Мешкова, Микулина, 2013), у сусідній Угорщині 12 видів (Szöcs et al., 2014), Словатчині – 23 види (Аїмбетова, Єрмолаєв, 2016) на території Російської Федерації 22 види (Єрмолаєв и др., 2011).

Комплекс паразитоїдів *P. platani* на території центральної Європи вивчається достатньо давно (Аїмбетова, Єрмолаєв, 2016), у результаті чого, на початок ХХІ ст., для країн сусідів України встановлено: для Польщі – 5 видів (Vidal, Buszko, 1990), для Угорщини – 23 види (Györfi, 1941), для Словатчині – 17 (Аїмбетова, Єрмолаєв, 2016), для Болгарії – 11 (Girardoз et al., 2007).

У сусідних країнах на сьогодні виявлений комплекс паразитоїдів *M. robiniella* нараховує 19 видів: в Чехії – 6 видів (Girardoз et al., 2007), в Угорщині 19 видів (Melika et al., 2006; Csóka et al., 2009), в Словаччині – 13 (Аїмбетова, Єрмолаєв, 2016).

Найменшу кількість паразитоїдів встановлено для *P. robiniella*. Він нараховує 12 видів. Найбільше вони досліджені в Угорщині (Melika et al., 2006; Csóka et al., 2009), де зареєстровано 12 видів, у Словатчині – 7 видів (Аїмбетова, Єрмолаєв, 2016).

За даними С. І. Аїмбетової та І. В. Єрмолаєва (2016) 4 види паразитоїдів у центральній Європі – *Pnigalio soemius* (Walker, 1839), *Sympiesis sericeicornis* (Nees, 1834), *Pediobius saulius* (Walker, 1839) та *Minotetrastichus frontalis* (Nees, 1834) були спільними для 4 видів-інвайдерів.

Окремо слід розглядати ситуацію із ураженням преїмагіналів *C. ohridella*. Незважаючи на європейське походження цього інвайдера у новому ареалі, який відповідає штучному кормової рослини поширення паразитоїдів не відбулось. Для території України встановлено лише два види родини Eulophidae (Акимов и др., 2003) – *Cirrospilus vittatus* Walker, 1838 та *Pnigalio longulus* (Zetterstedt, 1838).

Моніторингові дослідження у степовій зоні України дозволили встановити зараження паразитоїдами лише *M. robiniella*. Заражені міни цього інвайдера зафіксовано в усіх типах екосистем. З'ясувалось (рис. 8.1), що існує залежність між кількістю мін інвайдера та ступенем їх ураження. Виявилось, що найбільша кількість паразитоїдів властива урбоценозам, в яких на робінії зареєстровано середні показники заселення *M. robiniella*.

Оскільки ми з'ясували залежність ступеня заселеності *M. robiniella* різних урбоценозів від їх ценотичних характеристик (в першу чергу, від орографічних), провели аналіз такого впливу на ступінь зараження мін інвайдера.

У результаті наших досліджень не було виявлено залежності між параметрами урбоекосистем (рис. 8.2), в яких відбувався розвиток мінерів-інвайдерів, та кількістю уражених паразитоїдами мін.

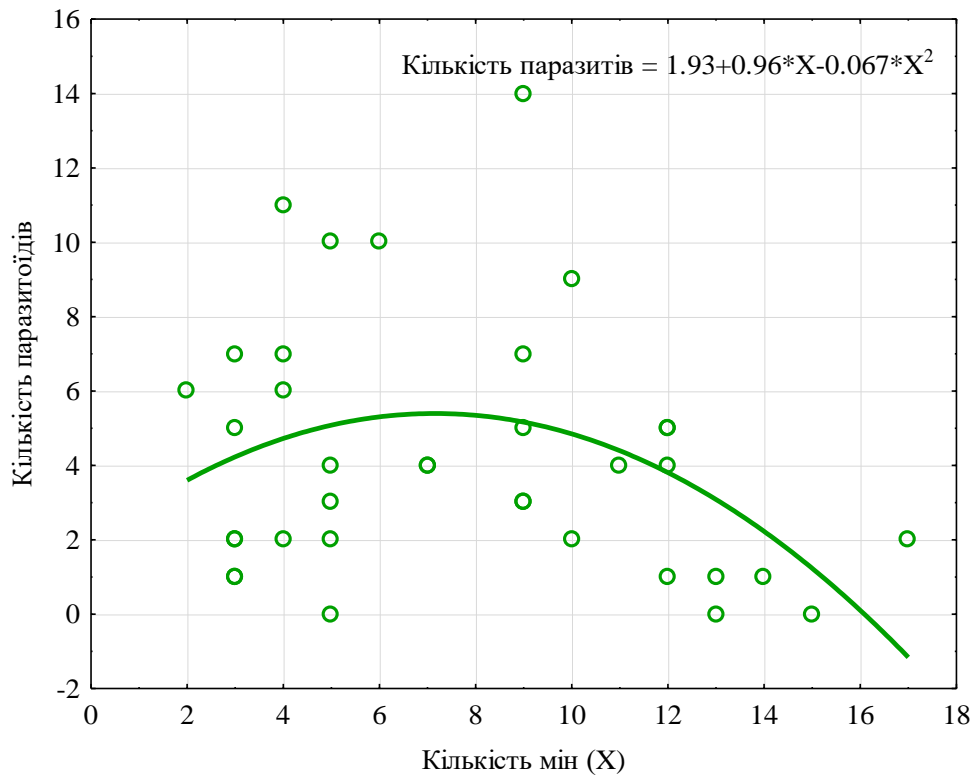


Рис. 8.1. Залежність кількості паразитоїдів від кількості мін *M. robiniella*

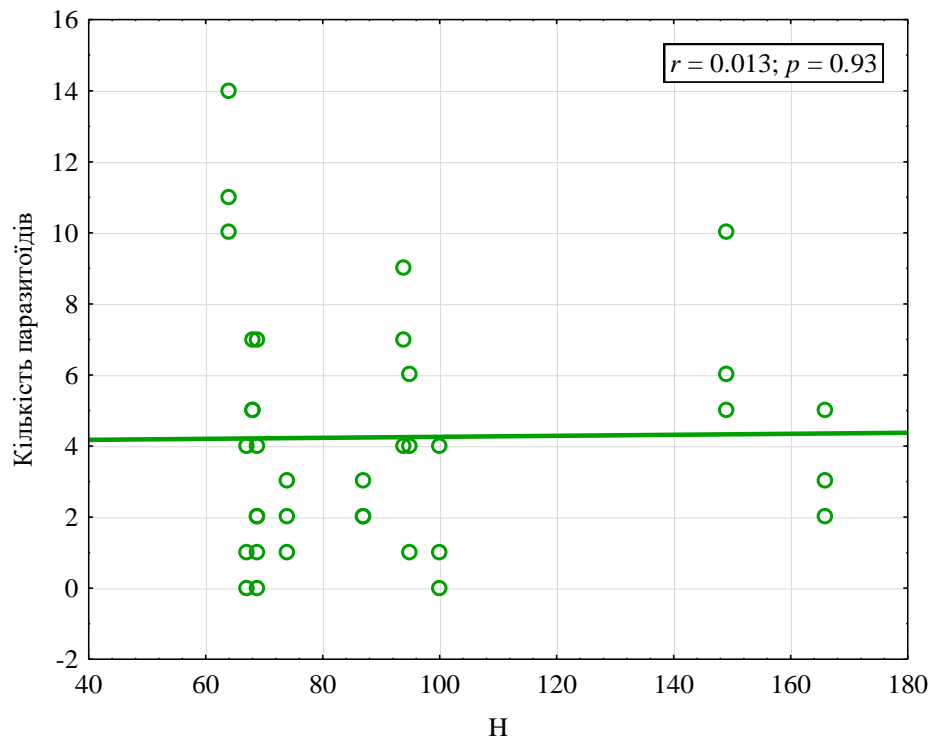


Рис. 8.2. Залежність від висоти рельєфу кількості виявлених у мінах *M. robiniella* паразитоїдів у м. Дніпро

Побудувавши генералізовану модель Пуасона (табл. 8.1) впливу висоти рельєфу, кількості мін та року (як категоріальна змінна) на кількість паразитоїдів, з'ясували, що у різні роки спостережень картина заселення в урбоценозах дещо різниться.

Таблиця 8.1

Генералізована модель Пуасона впливу висоти рельєфу, кількості мін та року (як категоріальна змінна) на кількість паразитоїдів

Предиктори	Рівень ефекту	Регресійний коефіцієнт±ст. помилка	Статистика Вальда	Довірчий інтервал регресійного коефіцієнту		p-рівень
				-95%	+95%	
Константа	–	0,80±0,50	2,53	–0,19	1,78	0,11
Н	–	0,0022±0,0027	0,69	–0,01	0,00	0,41
Кількість мін (X)	–	0,35±0,12	8,57	0,12	0,59	<0,001
X ²		-0,03±0,01	11,43	–0,04	–0,01	<0,001
Рік	2018	-0,20±0,12	2,70	–0,44	0,04	0,10
Рік	2019	0,07±0,11	0,43	–0,15	0,29	0,51

У результаті наших досліджень не було виявлено залежності між параметрами урбоценозів, в яких відбувався розвиток мін інсайдерів, та кількістю уражених паразитоїдами личинок. Встановлено лише залежність між кількістю мін інвайдера та ступенем їх ураження паразитоїдами (Hymenoptera).

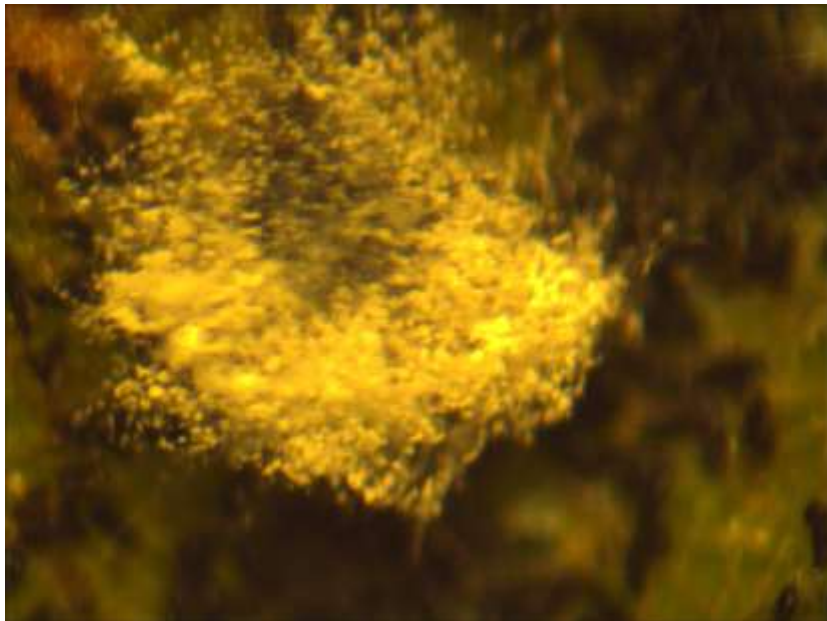
8.2. Патогенні організми

Патогенні захворювання інвазійних видів Gracillariidae на території України не досліджено. У вересні 2020 р. при обстеженні міни *Phyllonorycter robiniella* нами було виявлено загиблу гусінь (рис. 13.а). Ідентифікація грибка дозволила встановити належність цього ентомопатогена до *Lecanicillium* sp. (*Verticillium*), що надалі було підтверджено при культивуванні (рис. 13.б, в).

Lecanicillium W.Gams & Zare (2001) – рід грибів ряду Нурочеалес Lindau (1897), яких зараз описано 21 вид (Kirk et al., 2008). Останнім часом (de Faria, Wraight, 2007) через значну ентомопатогенність представники роду розглядаються у якості перспективних для створення продуктів біозахисту проти фітофагів.

На поточний момент вже запатентовані препарати на основі грибів *Lecanicillium* (переважно, це різні штами *Lecanicillium muscarium* (Petch) Zare & W. Gams 2001) (Патент РФ RU 93028452/13, Патент РФ RU 2487542, Патент №2120756 (РФ), EP 1774854 A1, JP 2008061530 (A) та US 8535932 B2), але всі препарати, створені на їх базі вважаються недостатньо ефективними, через вузьку спеціалізацію використаних штамів (Патнт РФ RU 2598251 C1). На поточний момент, переважна більшість таких препаратів використовується у системах закритого ґрунту (Патент РФ RU 93028452/13, Патент РФ RU 2487542) та, переважно, спрямована на контроль сисних фітофагів ряду Homoptera.

Штам V-5 *Lecanicillium muscarium* проявляє інсектоакарицидну активність, розроблені на його основі препарати, заявлені, як препарати проти різних рядів і рослинноїїдних кліщів (US 8535932 B2). Але існують підтвердження (Патнт РФ RU 2598251 C1) того, що найбільша ефективність проявляється лише у застосуванні проти різних видів білокрилок (переважно проти *Bemisia tabaci* (Gennadius, 1889))



а



б



в

Рис.13. Зараження гусені *M. robinella* грибом *Lecanicillium sp.*:
а – фото загиблої у міні гусені, вкритої грибом (збільшення x4);
б – штучно культивовані колонії гриба;
в – конідії гриба (збільшення x100)

На основі штаму гриба *Verticillium lecanii* F-8 розроблено препарат із акарицидною та ентомопатогенною дією (Патент №2120756 (РФ)). Як відомо (Патнт РФ RU 2598251 C1), недоліками цього штаму є порівняно невисока інсекти- та акарицидна активність, тривалий період очікування захистного ефекту, а також відсутність активності проти широкопоширених *Frankliniella occidentalis* (Pergande, 1895) та окремих представників *Aleyrodidae* Westwood, 1840.

Окрім ентомо- та акарипатогенних ефектів, представники *Lecanicillium* здатні до антибіотичних проявів (Чоглокова та ін., 2015). Наприклад, штами *Lecanicillium muscarium* (A1, B2, C2), окрім інсектицидної активності, проявляли вплив на розвиток грибних хвороб рослин (EP 1774854 A1). Недоліком цих штамів також вважається вузька направленість фунгіцидних властивостей по відношенню до окремих видів хвороб рослин, повна відсутність антибактеріальної активності.

Таким чином, з'ясована відносна стійкість інвазійних *Gracillariidae* у новому для них середовищі до захворювань. Факт ураження преімагінальних стадій розвитку ентомопатогеном було встановлено лише для *Macrosaccus robiniella*. Уперше для території України встановлено факт зараження гусені інвайдерів грибом *Lecanicillium* sp. (*Verticillium*).

ВИСНОВКИ

Багаторічні дослідження інвазійних Gracillariidae, як елементів штучних і природних екосистем України дозволили з'ясувати масштаби їх інвазії, механізми заселення різних типів екосистем, адаптивні можливості у новому середовищі, особливості трофічних зв'язків та вплив на фізіолого-біохімічний стан кормових рослин, стійкість до паразитоїдів та ентомопатогенів, що підтверджують такі висновки:

1. За результатами статистичної обробки даних, найбільша кількість мін інвазійних Gracillariidae на листках кормових рослин зареєстрована в екологічно сприятливих для життєдіяльності кормових рослин екосистемах, де ключовими чинниками були вік рослини, положення насадження дерев над рівнем моря, а для міських насаджень – вміст важких металів (Zn, Cu, Pb, Cd) у тканинах листків.

2. Статистичні дані, отримані при дослідженні мін, показали у більшості випадків високу варіативність (40,1 – 100 %) морфометричних показників. За результатами дослідження, як коефіцієнт варіації, так і стандартне відхилення, вказують на те, що морфометрична пластичність мін *Parectopa robiniella* проявляє більш варіативний поліморфізм, ніж *Macrosaccus robiniella*.

3. Поліморфізм лялечок *Parectopa robiniella*, зібраних в зелених зонах міста, більший, порівняно до зібраних лялечок в екосистемі природного заповідника. За всіма лінійними характеристиками та індексами спостерігаються достовірні відмінності між групами лялечок *Parectopa robiniella*, зібраних з різних урбоценозів із різним рівнем антропогенного навантаження.

4. Поліморфізм двох лінійних характеристик та трьох індексів з шести досліджених характеристик усередині однієї популяційної групи більший за поліморфізм установлених для різних популяційних груп. З цього можна зробити висновок, що морфологічна різноманітність лялечок в межах певної групи або урбоценозу більша, ніж така різноманітність у різних урбоценозах. Отже, умови середовища в межах міста мало впливають на різноманітність морфометричних параметрів лялечок. Проте, за порівняння вибірок лялечок, зібраних у межах міста та зібраних за його межами, морфометричні характеристики можуть досить сильно відрізнятись.

5. У листі кормових рослин встановлено підвищення активності як бензидин-, так і гваякол-пероксидази за умов живлення на ньому гусені інвайдерів. Рівень активності ензиму залежав від віку дерев та екологічних умов, за яких вони зростали. У 10-15-річних дерев, під впливом гусені на листочках активність ВРОД підвищувалась на 24,6%, порівняно із контролем. Достовірне підвищення активності бензидин-пероксидази виявлено за впливу *Macrosaccus robiniella* (на 60,2%) порівняно із контролем, а порівняно із впливом *Parectopa robiniella* – на 28,6%. Дерево 5-річного віку показало найвищу реакцію на дію *Parectopa robiniella*: в листі, пошкодженому шкідником, активність ферменту підвищувалась у 3,8 рази, порівняно із контролем.

6. Отримані дані характеризують кількісні та якісні зміни в складі пероксидазної системи у листі різних вікових груп *R. pseudoacacia* в умовах живлення інвазійних Gracillariidae. Механічне пошкодження листків активує синтез ряду ізопероксидаз, що розширює пристосованість організму дерева до стресових ситуацій. Адаптивною можна вважати тенденцію до зниження рівня вмісту розчинних білків у листі робінії для збереження енергетичних витрат на синтез цих макромолекул.

7. Активні перебудови пероксидазної системи в листі кормових рослин інвайдерів свідчать про участь бензидин- і гваякол-пероксидаз у захисті рослин від впливу гусені *Gracillariidae*. Перша, ймовірно, бере участь у нейтралізації активних форм кисню за участі пероксиду водню, а друга – в захисті клітинних стінок шляхом їх лігніфікації та суберинізації для запобігання руйнації гусінню.

8. Живлення гусені впливає на функціональний стан кормової рослини, що підтверджується змінами у вмісті розчинних білків. Дослідження показали зменшення вмісту легкокорозчинних білків ушкодженого листа. Вміст білка значно знижується в листках, уражених інвайдерами, оскільки рослина знижує швидкість синтезу легкокорозчинного білка в умовах біотичного стресу, а весь механізм трансляції зміщений на вироблення білків, пов'язаних із захисною реакцією рослин.

9. Установлено, що гусінь інвайдерів чинить істотний вплив на фотосинтетичний апарат кормових рослин. Цей вплив вдалось чітко визначити методом флуоресценційного аналізу. Аналіз особливостей кривої Каутського ураженого та не ураженого листків показав, що живлення гусені істотно впливає на чотири критичні параметри.

10. Живлення гусені *Cameraria ohridella* спричиняє зниження активності фотосинтетичного апарату *A. hippocastanum* незалежно від просторового розташування листків у кроні дерева. В ушкоджених листках кількість хлорофілу, що не бере участі у фотосинтетичному переносі енергії на реакційні центри, зростає. Протягом розвитку лише однієї генерації *Cameraria ohridella* спостерігається постійне зниження квантової ефективності ФС II (пригнічення фотосинтетичної активності).

11. У результаті наших досліджень не було виявлено залежності між параметрами урбоценозів, в яких відбувався розвиток мін інвайдерів та кількістю уражених паразитоїдами личинок. Встановлено лише залежність між кількістю мін інвайдера та ступенем їх ураження паразитоїдами (Hymenoptera).

12. З'ясована відносна стійкість інвазійних *Gracillariidae* у новому для них середовищі до захворювань. Факт ураження преімагінальних стадій розвитку ентомопатогеном було встановлено лише для *Macrosaccus robiniella*. Уперше для території України встановлено факт зараження гусені інвайдерів грибом *Lecanicillium sp. (Verticillium)*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Аимбетова С.И., Ермолаев И.В. (2016) Паразитоиды четырех инвазионных видов молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidea) г. Братиславы. Вестник Удмурдского университета. 26 (1). 105-110.
2. Акимов И. А., Зерова М. Д., Гершензон З. С. и др. (2003) Первое сообщение о появлении в Украине каштановой минирующей моли *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) на конском каштане обыкновенном *Aesculus hippocastanum* (Hippocastanaceae). Вестн. зоологии. 37(1) 3–12.
3. Акимов И. А., Зерова М. Д., Нарольский Н. Б. (2003). Фенология каштановой минирующей моли небезопасного вредителя конского каштана в Украине. Экобезопасность, (6), 44-46.
4. Акимов А.И., Зерова М.Д., Нарольский Н.Б., Свиридов С.В., Коханец А.М., Никитенко Г.Н., Гершензон З.С. (2003). Биология каштановой минирующей моли *Cameraria ochridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Украине. Вестник зоологии. 37 (5). 41-52.
5. Андреева, В. А. (1988). Фермент пероксидаза: участие в защитном механизме растений. М.: Наука, 8-40.
6. Аникин В. В., Золотухин В. В., Кириченко Н. И. (2016). Минирующие моли-пестрянки (Lepidoptera: Gracillariidae) Среднего и Нижнего Поволжья / отв. ред. Ю. Де Принс. – Ульяновск : Изд-во «Корпорация технологий продвижения». 152 с.
7. Аникин В. В., Золотухин В. В., Полумордвинов О. А. (2019). Массовое повреждение листьев конского каштана (*Aesculus hippocastanum*) охридским минером (*Cameraria ohridella*) на территории Пензы в 2019 году. Бюл. Бот. сада Сарат. гос. Университета, (17) 4, 235-241.

8. Антюхова О.В. Биоэкологические особенности минирующих молей и защита от них декоративных растений-интродуцентов в Приднестровье: диссертация ... кандидата биологических наук: 06.01.07. Всерос. науч.-исслед. ин-т защиты растений РАСХН. – Тирасполь, 2010.
9. Антюхова О.В. (2010). Белоакациевая моль-пестрянка (*Parectora robiniella* Clemens) – опасный вредитель *Robinia pseudoacacia* L. в Приднестровье. Известия Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. 192. 4–11.
10. Антюхова, О.В., Мешкова В. Л. (2011). Фитофаги декоративных древесно-кустарниковых пород в Приднестровье. Тирасполь, 2011. 204 с.
11. Атлас дерев та кущів заходу України (1973) / Укл. Т. М. Бродович, М. М. Бродович. Львів: Вища шк. 240 с.
12. Атлас світу (2005). / голов. ред. І. С. Руденко; зав. ред. В. В. Радченко; відп. ред. О. В. Вакуленко. – К.: ДНВП «Картографія». 336 с.
13. Бабидорич М. М. (2003). Каштанова мінуюча міль вражає кінський каштан на Україні. Стан та розвиток агропромислового виробництва в межах Єврорегіону. Верхній Прут; Матеріали 1-ї міжнар. наук.-практ. конфер. Чернівці, 40-41.
14. Белоусов Ю.В. (2007). Сапозжниковая М.Н. Новые вредители конского каштана в Одессе. Проблемы озеленения крупных городов. Альманах. Прима, (12), 172-173.
15. Белова Н. А. (1997) Екологія, мікроморфологія, антропогенез лісових ґрунтів степової зони України. – Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ, 1997. – 264 с.

16. Бондарчук В. Г. (1949). Геоморфологія УРСР.— Х.: Радянська школа. 246 с.
17. Бригадиренко, В.В.; Федорченко, Д.О. (2008). Морфологічна мінливість популяції *Sarabus hungaricus scythus* (Coleoptera, Carabidae) в умовах острова Хортиця (Запорізька область). Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. 1(16), 20–27.
18. Будашкин, Ю. И., Потапенко И. Л., Летузова В. Ю. (2004). Организация мониторинга состояния популяций платановой моли *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Юго-Восточном Крыму. Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана: темат. сб. науч. тр. 14. 19–28.
19. Водний фонд України: Штучні водойми - водосховища і ставки: Довідник (2014) / За ред. В.К. Хільчевського, В.В. Гребеня. - К.: Інтерпрес. 164 с.
20. Воронкова, Ю.С., Голобородько, К.К., Маренков, О.М., Горбань, В.А. (2016). Проблема дослідження оксидативного стресу у біологічних дослідженнях. Питання біоіндикації та екології. 21 (1-2), С. 222-234.
21. Гаманова О. М. (2011). Каштанова мінуюча міль та захист гіркокаштана звичайного в міських насадженнях: Автореферат дисертації кандидата сільсько-господарських наук. Київ, 20 с.
22. Географічна енциклопедія України: [у 3 т.] (1989–1993) / редкол.: О.М. Маринич (відповід. ред.) та ін. К.
23. Герасимов А.М. (1952). Гусеницы – М.; Л.: Наука, 1952. 338 (Фауна СССР; Т. 1: Насекомые чешуекрылые, вып. 2, ч. 1).

24. Гниненко, Ю.И. (2002). Инвазии чуждых видов в лесные сообщества. Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов: Матер. Круглого стола Всерос. конф. по экологической безопасности России. 4–5 июня 2002 г. 65–74.
25. Гниненко, Ю.И., Козлова Е.И. (2008). Прогрессирующие вредители липы в городских посадках. Защита и карантин растений. 1. 47.
26. Гниненко Ю.И., Костюков В.В., Кошелева О.В. (2011). Новые инвазивные насекомые в лесах и озеленительных посадках Краснодарского края. Защита и карантин растений. 4: 49–51.
27. Гниненко Ю.И., Орлинский А.Д., Голосова М. А. (2002). Охридский минёр, минирующая моль листьев конского каштана *Cameraria ohridella* – угроза для России. Вестник лесного карантина. № 3. С. 134 – 138.
28. Гниненко Ю. И, Голосова М. А., Жуков А. М. (2003). Состояние конского каштана обыкновенного в некоторых странах Европы. Лесохозяйственная информация, (7), 61-63.
29. Гниненко Ю.И., Раков А.Г. (2011). Белоакациевая паректопа *Parectora robiniella* Cl. – новый инвазивный фитофаг. Пушкино: Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, ВПРС МОББ. 14.
30. Гниненко Ю.И., Раков А.Г. (2011). Охридский минер, или каштановая минирующая моль-пестрянка. Защита и карантин растений, (2), 34-36.
31. Голобородько, К.К., Рябка, К.О., Зайцева, І.А., Кондратьева, К.В. (2009). Поширення та сучасний стан каштанової мінуючої молі (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986) у м. Дніпропетровськ. Питання біоіндикації та екології. 14 (2), 163-168.

32. Голобородько, К.К., Русинов, В.І., Селютіна, О.В. (2018). Інвазійні молі-строкатки (*Gracillariidae* Stainton, 1854) фауни Ботанічного саду Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара. Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. 47, 87-91.
33. Голобородько, К.К., Алексеєва, А.А., Селютіна, О.В., Горбань, В.А. (2020). Оцінка впливу каштанової мінуючої молі (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986) на процеси фотосинтезу гіркокаштану звичайного (*Aesculus hippocastanum* Linnaeus, 1753). *Ecol. Noospher.*, 31(1), 11–15
34. Голобородько, К.К., Селютіна, О.В., Крайник, Ю.М., Пахомов, О.Є. (2020). Комплекс інвазійних Лускокрилих (*Lepidoptera*) на території Національного природного парку «Великий Луг». Український ентомологічний журнал. 1-2, 11-17.
35. Голосова М. А., Гниненко И. Ю. (2003). Возможность появления Охридского минера в России. Мониторинг лесных урбосистем. Международная конференция. М.: МГУЛ, 43–44.
36. Голосова М. А., Гниненко Ю. И., Голосова Е. И. (2008). Каштановый минер *Cameraria ohridella* – опасный карантинный вредитель. М.: ВПРС МОББ, МГУЛ, ВНИИЛМ, 26 с.
37. Городков К. Б. (1984). Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР. Ареалы насекомых. Европ. части СССР. Атлас. Карты 179–221. Л. : Наука. 3–20.
38. Григорюк І. П., Машковська С. П., Яворовський П. П., Колесніченко О. В. (2004). Біологія каштанів. Київ: Логос, 380 с.
39. Григорюк І. П., Пентелюк О. С., Ліханов А. Ф., Костенко С. М., Оверченко О. В., Субін О. В. (2017). Фізіологічна адаптація і стійкість рослин роду *Aesculus* L. проти каштанової мінуючої молі (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimić). Монографія. Київ, 160 с.

40. Грунти України: властивості, генезис, менеджмент родючості (2010): навч. посіб. / В. І. Купчик, В. В. Іваніна, Г. І. Нестеров, О. Л. Тонха ; за ред. В. І. Купчика. – Київ : Кондор. 416 с.
41. Гугля Ю. А., Зиненко А. И. (2008). Новые данные о расселении каштановой минирующей моли, *Cameraria ochridella* (Lepidoptera, Gracillariidae), на территории Украины. Вестник зоологии. (42) 3, 220.
42. Дендрофлора України. Дикорослі та культивовані дерева і кущі. Голонасінні (2001). Довідник / М. А. Кохно, С. І. Кузнецов, В. І. Гордієнко, Г. С. Захаренко. К.: Вища школа. 207 с.
43. Дендрофлора України. Дикорослі та культивовані дерева і кущі. Покритонасінні (2002): довідник / Кохно М. А., Пархоменко Л. І., Зарубенко А. У. та ін.; за ред. М. А. Кохна. К.: Фітосоціоцентр. 448 с.
44. Дендрофлора України. Дикорослі та культивовані дерева і кущі. Покритонасінні (2002): довідник / Кохно М. А., Трофименко Н. М., Пархоменко Л. І. та ін.; за ред. М. А. Кохна та Н. М. Трофименко. – К.: Фітосоціоцентр. 716 с.
45. Дрозда В. Ф., Кочерга О. М., Мельничук С. Д., Гойчук А. Ф., Брайко В. Б. (2013). Особливості біології, екології та контроль чисельності каштанової мінуючої молі *Cameraria ohridella* Desch. & Dimic (Lepidoptera, Gracillariidae) в умовах Полісся. Науковий вісник НЛТУ України, (23) 2, 23-30.
46. Евдошенко С.И., Сауткин, Ф.В. (2012). Моли-пестрянки (Lepidoptera: Gracillariidae) – вредители декоративных деревьев и кустарников зеленых насаждений Беларуси. Часть 1: Подсемейство Lithocolletinae. Веснік Гродзенскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя Янкі Купалы. Серыя 5. Эканоміка. Сацыялогія. Біялогія. 3. С. 128–135.

47. Емельянов А. Ф. (1974). Предложение по классификации и номенклатуре ареалов. Энтомолог. обзор. 3. 497–522.
48. Ермолаев И.В. (2014). Биологическая инвазия липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) в Европе. Сибирский экологический журнал. 21(3). 423–433.
49. Ермолаев И.В. (2016). О трофической специализации липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae). Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 26(4). 60–68.
50. Ермолаев, И.В., Зорин Д.А. (2010). Липовая моль-пестрянка - экономически значимый вид. Защита и карантин растений. 12. 37–38.
51. Ермолаев И.В, Зорин Д.А. (2011). Анализ фитосанитарного риска липовой моли-пестрянки. Защита и карантин растений. 10. 28–29.
52. Ермолаев, И.В., Зорин Д.А. (2011). Особенности распределения липовой моли-пестрянки в естественных насаждениях. Зоологический журнал. 90(10). 1193–1196.
53. Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Ижболдина Н.В. (2011) Паразитоиды как фактор смертности липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae). Зоологический журн. 90 (1). 24–32.
54. Ермолаев И. В., Ижболдина Н. В. (2010). Факторы смертности липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии. Известия Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. 192. 93– 101.

55. Ермолаев И. В., Ижболдина Н. В. (2012). Влияние плотности популяции липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) на соотношение внутривидовых форм // Энтомологическое обозрение. 91(1) 131–142.
56. Ермолаев, И.В., Мотошкова Н.В. (2007). Липовая моль-пестрянка. Защита и карантин растений. 5. 40–41.
57. Ермолаев И.В., Рублёва Е.А. (2017). История, скорость и факторы инвазии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Евразии. Российский журнал биологических инвазий. 10(1). 2–19.
58. Ермолаев И. В., Сидорова О. В. (2012). Особенности повреждения липы мелколистной липовой молью-пестрянкой (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в городе Ижевске. Зоологический журнал. 91(3). 310–315.
59. Заставний Ф. Д. (1994). Географія України. Л.: Світ. 472 с.
60. Зерова М. Д., Никитенко Г. Н., Нарольский Н. Б., Гершензон З. С., Свиридов С. В., Лукаш О. В., Бабидорич М. М. (2007). Каштановая минирующая моль в Украине К.: Велес, 88 с.
61. Ижболдина, Н.В. (2008). Особенности биологии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии: автореф. дис.... канд. биол. наук.: 03.00.16. Пермь, Удмуртский гос. ун-т., 2008. 19.

62. Ижболдина Н.В., Зорин Д.А. (2008). Особенности распределения мин липовой моли-пестрянки в системе "древостой-дереволлист". Известия Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. 182. 128–129.
63. Ижевский С.С. (1998). Прогнозирование заноса чужеземных вредителей растений. Защита и карантин растений. 4: 39–41.
64. Ижевский С.С., Масляков В.Ю. (2008). Новые инвазии чужеземных насекомых в Европейскую Россию. Российский журнал биологических инвазий. 2: 45–54.
65. Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России (2008). под ред. С.Ю. Синева. – СПб. – М. : Товарищество научных изданий КМК. 424 с
66. Капітоненко, С В. (1998). Нові знахідки шкідників деревних рослин в дендропарку «Асканія-Нова». Вісті біосферного заповідника «Асканія-Нова» ім. Ф. Е. Фальц-Фейна. 52–58.
67. Каштановая минирующая моль в Украине / М. Д. Зерова, Г. Н. Никитенко, Н. Б. Нарольский, З. С. Гершензон, С. В. Свиридов, О. В. Лукаш, М. М. Бабидорич. К., 2007. 90 с.
68. Кириченко Н.И. (2013). Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* в западной Сибири: некоторые экологические характеристики популяции недавнего инвайдера. Сибирский экологический журнал. 20(6) 813–822.
69. Кириченко Н.И. (2014). Методические подходы к исследованию насекомых, минирующих листья древесных растений. Известия Санкт Петербургской лесотехнической академии. 207. 235-246.

70. Климат Украины (1967). / Под ред. Г.Ф. Прихотько, А. В. Ткаченко, В. Н. Бабиченко. Л.: Гидрометеиздат. 413 с.
71. Клімат України (2003). / За ред. В. М. Ліпінського, В. А. Дячука, В. М. Бабіченко. К.: Вид-во Раєвського. 343 с.
72. Конвенция о биологическом разнообразии. – 1992. // Интернет: <http://www.biodiv.org/convention/articles.asp>
73. Коротун І. М., Коротун Л. К., Коротун С. І. (2000). Природні умови та ресурси України. Рівне: Принт хауз, 192 с.
74. Кузьминская Т. П., Торба А. И., Ковалено В. А., Кузьминский А. В. (2016). Особенности развития каштановой минирующей моли *Cameraria ohridella* Deschk & Dimic. в условиях Донецкой Степи. Весник Донского агроуниверситета, (2), 53-59.
75. Кузнецов В.И. (1981). Сем. Gracillariidae (Lithocolletidae) – моли-пестрянки. Определитель насекомых европейской части СССР. Л.: Наука. 4, 2. С. 149–311.
76. Кузнецов В.И., Барышникова С.В. (1998). Краткий каталог минирующих молей сем. Gracillariidae (Lepidoptera) фауны России и сопредельных стран. Труды Зоологического института РАН. Т. 274. 60 с.
77. Кузнецов В.И., Барышникова С.В. (2001). Обзор палеарктических родов молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) с описанием нового подсем. *Ornixolinae* Kuznetzov et Baryshnikova, Subfam. N. Энтомологическое обозрение. 80(1). 96–120.
78. Кузнецов В. А., Беднова О. В., Полтавский Е. А. (2020). Оценка влияния качества атмосферного воздуха и почв на состояние каштана конского и его устойчивость к минирующей моли-пестрянке (*Cameraria ohridella*). Успехи в химии и химической технологии. (34) 2, 15-17.

79. Лакида П. І., Ситник С. А. (2014). Особливості таксаційної структури деревостанів *Robinia pseudoacacia* L. Придніпровського Північного Степу України. Лісівництво і агролісомеліорація. 125. 25–31.
80. Лобановський Г., Федоненко В. (2005). Каштанова міль та заходи обмеження її шкодочинності. Карантин і захист рослин. (3), 26-27.
81. Лук'яненко Т. Л., Бойко О. А., Іванова Т. В. (2014). Акумуляція вмісту аденозин фосфатів в листках стійких і нестійких до каштанової мінуючої молі (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic) рослин роду *Aesculus* L. Національний університет біоресурсів і природокористування України, Жур. Біоресурси і природокористування, (6), №1-2, 120-124.
82. Маренков, О.М., Голобородько, К.К., Воронкова, Ю.С., Нестеренко, О.С. (2017). Вплив іонів цинку та кадмію на масу тіла, плодючість і стан тканин і органів *Procambarus fallax f. virginalis* (Decapoda, Cambaridae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 8 (4), 628–632.
83. Маренков, О.М., Голобородько, К.К., Воронкова, Ю.С., Горбань, В.А. (2017). Особливості гістологічної адаптації мармурових раків *Procambarus fallax f. virginalis* (Decapoda) до різних концентрацій кадмію в умовах модельного експерименту. *Екологія та ноосферологія*. 28. (3–4), 58–65.
84. Маринич О. М. (1990). Географічна енциклопедія України. Видання 3. К.: УРЕ, (2), 324с.
85. Маринич О. М., Шищенко П. Г. (2006). Фізична географія України. Підручник. Видавництво З. К.: Знання, 511 с.

86. Масляков В.Ю., Ижевский С.С. (2011) Инвазии растительоядных насекомых в европейскую часть России. М.: ИГРАН. 289.
87. Мельничук М. Д., Посудін Ю. І., Годлевська О. О. (2009). Флуоресцентний аналіз рослин протягом розвитку та в стресових умовах. Агробіологія: зб. наук. праць. Біла Церква, 1 (64), 1-8.
88. Мешкова В. Л., Мікуліна І. М. (2008). Оптимізація обліку чисельності каштанового мінера *Cameraria ochridella* (Lepidoptera, Gracillariidae). Лісівництво і агролісомеліорація. 114. 182–186.
89. Мешкова В. Л., Мікуліна І. М. (2009). Поширеність каштанового мінера (*Cameraria ochridella* Deschka and Dimic, 1986: Lepidoptera: Gracillariidae) у зелених насадженнях Харківщини. Вісник ХНАУ Серія Ентомологія та фітопатологія, 8. 105–109.
90. Мешкова В.Л., Мікуліна І.М. (2011). Сезонний розвиток білоакацієвого мінера *Phyllonorycter robiniella* Clem. (Lepidoptera, Gracillariidae) у зелених насадженнях м. Харкова. Лісівництво і агролісомеліорація. 119. 176–183.
91. Мешкова В.Л., Мікуліна І.М. (2012). Просторово-часова динаміка популяцій липового мінера у зелених насадженнях Харківщини. Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Сер.: Лісівництво та декоративне садівництво. 171 (3). 159–166.

92. Мешкова В.Л., Микулина И.М. (2012). Сезонное развитие инвазионных молей-минеров в зеленых насаждениях г. Харькова. Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Красноярск, 25-27 сентября. 168.

93. Мешкова В.Л., Назаренко С.В. (2012). Платановая моль-пестрянка, *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lepidoptera: Gracillariidae) в Херсонской области. Известия Харьковского энтомологического общества. 20 (2). 63–64.

94. Мешкова В.Л., Микулина И.Н. (2013) Энтомофаги адвентивных молей-минёров в зеленых насаждениях Харьковщины // Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития :материалы международ. науч.-прак. конф. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси. 92–96.

95. Мешкова В. Л., Туренко В. П., Байдик Г. В. (2014). Адвентивні шкідливі організми в лісах України. Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Серія «Фітопатологія та ентомологія». 1–2. 112–121.

96. Мікуліна І. М. (2009). Інвазійні комахи-мінери у зелених насадженнях м. Харків//Зоологічна наука у сучасному суспільстві: матер. Всеукр. наук. конф., присвяч. 175-річчю заснування кафедри зоології. К.: Фітосоціоцентр, 307–312.

97. Мікуліна І. М. (2011). Ефективність інсектицидів проти каштанового мінера (*Cameraria ohridella* Deschka and Dimic, 1986: Lepidoptera: Gracillariidae) при різних термінах оброблення. Вісник Харківського національного аграрного університету. Фітопатологія та ентомологія. (9), 122-127.

98. Мікуліна І. М. (2011). Сезонний розвиток липового мінера *Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963 (Lepidoptera: Gracillariidae) у зелених насадженнях Харківщини. Изв. Харьк. ентомол. о-ва, 19(1). 57–61.
99. Мильков Ф. Н. (1970) Физико-географическое районирование Украинской ССР. Изв. Всесоюз. Геогр. о-ва. (102) 4, 402–403.
100. Мирзоян, С. А. (1977). Дендрофильные насекомые лесов и парков Армении. Ереван : Айастан, 1977. 452 с.
101. Мищенко А.В. (2014). Обзор минирующих молей-пестрянок рода *Phyllonorycter* Hübn. (Lepidoptera, Gracillariidae) Среднего Поволжья и таблица для определения видов с использованием морфологических особенностей гениталий самок. Энтомологическое обозрение. 93(2). 448–455.
102. Мусієнко М. М., Паршикова Т. В., Славний, П. С. (2001). Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин. К.: Фітосоціоцентр, 200 с.
103. Нарольский Н. Д., Никитенко Г. Н. (2004). Распространение каштановой минирующей моли *Cameraria ohridella* Desch. & Dem (Lepidoptera, Gracillariidae) в Украине. Матер. докладов междунар. научн.-практ. конф. Краснодар, 46-48.
104. Національний атлас України (2007). / НАН України, Інститут географії, Державна служба геодезії, картографії та кадастру; голов. ред. Л. Г. Руденко; голова ред. кол. Б.Є. Патон. К.: ДНВП «Картографія». 435 с.
105. Определитель насекомых европейской части СССР: в 5 т. / редкол.: Г.С. Медведев (гл. ред.) [и др.]. – М. – Л.: Наука, 1964–1988. – Т. 4: Чешуекрылые. Часть 2 / З.С. Гершензон [и др.]. 1981. 787.

106. Основні засади управління якістю водних ресурсів та їхня охорона (2015)./ За ред. В. К. Хільчевського. К.: ВПЦ "Київський університет". 154 с.

107. Основні положення організації і розвитку лісового господарства Дніпропетровської області (2011). В. П. Гульчак, М. Ф. Кравчук, А. Я. Дудинець та ін. Ірпінь. 129 с.

108. Панов В.Е. Биологическое загрязнение как глобальная экологическая проблема: международное законодательство и сотрудничество. Internet: http://www.zin.ru/projects/invasions/rus/rtable_1.htm

109. Патент РФ RU 93028452/13, дата приоритета. 21.06.1993. Опубликовано: 10.05.1995. Третьяков А.П., Щербаков Г.Я., Стирманова Н.И. Штамм микроциста *Verticillium lecanii* для производства инсектицидного препарата.

110. Патент РФ RU 2487542, дата приоритета 21.10.2011. Опубликовано: 20.07.2013 Бюл. №20 С. 1-12. Митина Г.В., Сокорнова С.В., Павлюшин В.А. (2013). Энтомопатогенный биопрепарат для защиты растений от вредителей и способ его получения.

111. Патнт РФ RU 2598251 С1, дата приоритета 25.08.2015. Опубликовано 20.09.2016 Бюл. № 26 С. 1-10. Митина Г.В., Борисов Б.А., Первушин А.Л., Чоглокова А.А., Павлюшин В.А. Штамм гриба *Lecanicillium muscarium*, обладающий инсектоакарицидной и антибиотической активностью для борьбы против сосущих вредителей, грибных и бактериальных болезней.

112. Патент №2120756, 27.10.1998. Андреева И.В., Штерншис М.В., Степанова Е.В., Репин В.Е. Штамм гриба *Verticillium lecanii* для получения акарицидного и энтомопатогенного препарата.

113. Позняк С. П. (2010) Ґрунтознавство і географія ґрунтів: підручник. У двох частинах. Ч. 2 – Львів: ЛНУ імені Івана Франка.
114. Позняк С.П., Красєха Є.Н., Кіт М.Г. (2003) Картографування ґрунтового покриву – Львів: Видавничий центр ЛНУ імені Івана Франка.
115. Половина І.П. (1998). Фізична географія Європи: навч. посібник. К: Артєк. 272 с.
116. Попов Г.В., Свиридов С.В. (2009). Каштановая моль и борьба с ней в Донецкой области. Донецк: Донецкий ботанический сад НАН Украины. 20 с.
117. Попова В. П. (1968). Физико-географическое районирование Украинской ССР. К.: Изд-во Киев. ун-та, 683 с.
118. Природа Украинской ССР. Климат (1984) / Под ред. К. Т. Логвинова, М. И. Щербаня. К.: Наукова думка. 231 с.
119. Природа Украинской ССР. Животный мир (1985) / Под ред. В. А. Топачевского. Киев: Наукова думка. 240 с.
120. Природа Украинской ССР. Почвы (1986) / АН УССР ; отв. ред. тома П. Б. Вернандер, Д. А. Тютюнник. Киев : Наук. думка. 214 с.
121. Рельєф України (2010). За ред. В.В. Стецюк. Навчальний посібник. – К.: Видавничий дім «Слово». 688 с.
122. Рогинский А. С., Синчук О. В., Сауткин Ф. В., Буга С. В. (2014). Распространение и вредоносность каштановой минирующей моли (*Campteria ohridella* Deschka & Dimić) в зеленых насаждениях Беларуси. Труды БГУ, 9 (2), 95–103.

123. Рогинский А. С., Синчук О. В., Сауткин Ф. В., Буга С. В. (2015). Каштановая минирующая моль (*Cameraria ohridella* Deshka & Dimić, 1986) в Беларуси, экспансия завершена. Зоологические чтения. Материалы международной научно-практической конференции, посвященной памяти профессора Бенедикта Дыбовского, Гродно, ГрГУ им. Я. Купалы. Гродно: ГрГУ, 215–217.

124. Рогинский А. С., Буга С. В. (2016). Динамика развития мин личинок каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986) на листовых пластинках каштана конского обыкновенного (*Aesculus hippocastanum* L.) в условиях Беларуси. Труды БГУ, том 11, часть 1, 314-319.

125. Рогинский А. С., Буга С. В. (2017). Краткая морфометрическая характеристика личинок каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986; Lepidoptera: Gracillariidae). Минск, сб. статей XI Зоологической Международной научно-практической конференции, 371-374.

126. Рослинний світ Українських Карпат: Чорногора: екологічні мандрівки (2003) / Ю. Нестерук; наук. ред. К. Малиновський. Львів: БаК. 520 с.

127. Сауткин Ф.В., Евдошенко С.И. (2012). Современное распространение в условиях Беларуси инвазивных видов минирующих молей (Lepidoptera: Gracillariidae) – филофагов-минёров белой акации (*Robinia pseudoacacia*). Вестник Белорус. гос. ун-та. Серия 2. Химия. Биология. География. 1. 103–104.

128. Сауткин Ф.В., Евдошенко С.И. (2013). Моли-пестрянки (Lepidoptera: Gracillariidae) – вредители декоративных деревьев и кустарников зеленых насаждений Беларуси. Часть 2: Подсемейства Gracillariinae, Orniinae, Phyllocnistinae. Веснік Гродзенскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя Янкі Купалы. Серыя 5. Эканоміка. Сацыялогія. Біялогія. 1 (147). С. 151–159.

129. Сауткин Ф.В., Синчук О.В. (2014). Оценка уровня вредоносности *Phyllonorycter robiniella* Clemens, 1859 – вредителя робинии обыкновенной (*Robinia pseudoacacia*, L 1753) в условиях зеленых насаждений разных районов интродукции растений в Белорусии. Труды БГУ. 9(2). 110-115.

130. Селиховкин А.В., Тимофеева Ю.А. (2012). Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Санкт-Петербурге. Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Красноярск, 25–27 сентября 2012 г. – Красноярск: ИЛ СО РАН. 175–178.

131. Селиховкин А.В., Мусолин Д. Л. (2013). Биологические инвайдеры в городской среде. Нерешенные проблемы климатологии и экологии мегаполисов. Материалы научной конференции. Санкт-Петербург, 20 марта 2013 г.. 75–79.

132. Селиховкин А. В., Поповичев Б. Г., Мусолин Д. Л. (2016). Моли-пестрянки (*Lepidoptera: Gracillariidae*) – важнейшие вредители городских насаждений Санкт-Петербурга. Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике: матер. Всерос. конф. с междунар. участием. Красноярск: ИЛ СО РАН, 202–203.

133. Синчук О.В., Рогинский А.С., Даниленок В.В., Гончаров Д.А., Трещева А.Б. (2016). Количественная оценка поврежденности инвазивными минирующими насекомыми листовых пластинок декоративных древесных растений: учеб. материалы. Минск: БГУ.
134. Слинько, В.А. Бригадиренко, В.В. Пахомов, А.Е. (2008). Морфологическая изменчивость *Vembidion varium* (Carabidae, Coleoptera) в условиях антропогенного воздействия. Известия НАН Азербайджана (биологические науки). 63 (5-6), 208–214.
135. Трибель С.О., Гарманова О. Н. (2008). Каштанова мінуюча міль. К.: Видавництво «Колобіг», 69 с.
136. Трибель С. О., Гарманова О. Н. (2009). Методи моніторингу каштанової мінуючої молі. Ж.:Захист і карантин рослин, 54, 404-417.
137. Украинская Советская Социалистическая Республика: Энцикл. справ. (1987)/ Гл. редкол.: Кудрицкий А. В. (отв. ред.) и др. К.: Гл. ред. УСЭ. 516 с
138. Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов (2002): Сборник материалов Круглого стола Всероссийской конференции по экологической безопасности. М. 116.
139. Хавезов И., Цалев Д. (1983). Атомно-абсорбционный анализ. Д.: Химия. с. 40.
140. Чоглокова А.А., Первушин А. Л., Митина Г.В. (2015) Антибиотическая активность и связь с морфолого-культуральными характеристиками природных изолятов грибов рода *Lecanicillium* // Современная микология в России. Т. 4. 312-314.
141. Allan A.C., Fluhr R. (1997). Two distinct sources of elicited reactive oxygen species in tobacco epidermal cells. *Plant Cell*. 9(9) 1559–1572.

142. Allison, S. D., Schultz, S. C. (2004). Differential activity of peroxidase isozymes in response to wounding, Gypsy Moth, and plant hormones in Northern Red Oak (*Quercus rubra* L.). *Journal Chemical Ecology*, 30(7), 1363–1379.
143. Alien terrestrial arthropods of Europe., 2010. ed. by Roques, A., Kenis, M., Lees, D., Vaamonde, C.L., Rabitsch, W., Rasplus, J.-Y. and Roy, D.B. *BioRisk*. Special Is. 4 (1-2).
144. Alonso, L., Van Wittenberghe, S., Amorós-López, J., Vila-Francés, J., Gómez-Chova, L. & Moreno, J. (2017). Diurnal Cycle Relationships between Passive Fluorescence, PRI and NPQ of Vegetation in a Controlled Stress Experiment. *Remote Sensing*, 9, (770).
145. Anderson M.E. (1998). Glutathione: an overview of biosynthesis and modulation. *Chemico-Biological Interactions*. 111. 1-14.
146. Apel K., Hirt H. (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*. 55. 373–399.
147. Apers, S., Naessens, T., Pieters, L., Vlietinck, A. (2006). Densitometric thin-layer chromatographic determination of aescin in a herbal medicinal product containing *Aesculus* and *Vitis* dry extracts. *Journal of Chromatography, A*. 1112 (1-2), 165–170.
148. Argov Y., Rüssler Y. (1996). Introduction, release and recovery of several exotic natural enemies for biological control of the citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella*, in Israel. *Phytoparasitica*. 24:33–38.
149. Auerbach, M.J., Simberloff D. (1989) Oviposition Site Preference and Larval Mortality in a Leaf-Mining Moth, *Ecol. Entomol.*, 14:131–140.

150. Augustin, S., Guichard S., Svato, A., Gilbert M. (2004). Monitoring the regional spread of the invasive leafminer *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) by damage assessment and pheromone trapping. *Environmental Entomology*. 33, 1584-1592.
151. Augustin, S. (2005). La mineuse du marronnier *Cameraria ohridella*: un Lépidoptère invasif en ville. *Insectes*. 28, 137.
152. Augustin, S., Guichard, S., Heitland, W., Freise, J., Svatoš, A., Gilbert, M. (2008). Monitoring and dispersal of the invading Gracillariidae *Cameraria ohridella*. *Journal of Applied Entomology*, 133(1), 58–66.
153. Augustin, S. (2009). *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, horse chestnut leaf-miner (Gracillariidae, Lepidoptera). Species accounts of 100 of the most invasive alien species in Europe, in: Drake, J.A. (Ed.), *Handbook of Alien Species in Europe. Invading Nature Springer Series in Invasion Ecology*, Vol. 3. Springer, Knoxville, p. 331.
154. Aukema J.E., McCullough D.G., Von Holle B. (2010). Historical accumulation of non-indigenous forest pests in the continental United States. *BioSci* 60:886–897
155. Aukema J.E., Leung B., Kovacs K. (2011). Economic impacts of non-native forest insects in the continental United States. *PLoS ONE* 6(9): e24587.
156. Bagnoli, F., Capuana, M., Racchi M. L. (1998). Developmental changes of catalase and superoxide dismutase isoenzyme, in zygotic and somatic embryos of horse chestnut. *Australian Journal of Plant Physiology*, 25(8), 909–913.

157. Bakay, L., Kollar J. (2010)/ Insect pests on the black locust trees (*Robinia pseudoacacia* L.) in the locality Čebovce. *Acta horticulturae et regiotecturae*, special issue/ 13, Nitra: Slovak Agricultural university, 55 – 57.
158. Balder, H., Feilhaber L., Jäckel B., (2003). Effect of organized foliage-collection in the control of *Cameraria ohridella* in the city of Berlin, Proc. of the Second International Symposium on Plant health in urban horticulture, Berlin, 27-29 august Mitt. Biol. Bundesanst. Land-Forstwirtschaft, 394.
159. Baraniak, E., Walczak, U., Zduniak, P. (2005). Appearance and migration of the horse-chestnut leafminer *Cameraria ohridella* in relation to city size and leaf-raking, using the example of two cities in Western Poland, *Journal Pest Science*, 78, 145–149.
160. Barta, M. (2018). In planta bioassay on the effects of endophytic *Beauveria* strains against larvae of horse-chestnut leaf miner (*Cameraria ohridella*). *Biological Control*, 121, 88–98.
161. Bede, J. C., McNeil, J. N., Tobe, S. S. (2006). The role of neuropeptides in caterpillar nutritional ecology. *Peptides*, 28, 185–196.
162. Behmer, S. T., Joern, A. (2008). Coexisting generalist herbivores occupy unique nutritional feeding niches. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United State of America (PNAS)*, 105(6), 1977–1982.
163. Behmer, S. T. (2009). Insect herbivore nutrient regulation. *Annual Review Entomology*, 54, 165–187.
164. Bennet R.N., Wallsgrave R.M. (1994). Secondary metabolites in plant defense mechanisms. *New Phytol.* 127:617–633
165. Bladmineerders van Europa [Electronic resource] / Dr. W.N. Ellis // Zoölogisch Museum Amsterdam. – Nijmegen, 2007. – Mode of access : <http://www.bladmineerders.nl>. – Date of access : 12.02.2012.

166. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. (2003). Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*. 91. 179–194.
167. Bradford M.M. (1976). A rapid and sensitive method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Anal. Biochem.* 72. 248–254.
168. Brygadyrenko, V.V.; Korolev, O.V. (2015). Morphological polymorphism in an urban population of *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) (Coleoptera, Carabidae). *Graellsia*. 71(1), 1–15.
169. British Leafminers [Electronic resource] / R. Edmunds [et al.]. – London, 2003. – Mode of access : <http://www.leafmines.co.uk>. – Date of access : 12.02.2012.
170. Buerki S, Forest F, Acevedo-Rodríguez P, Callmander MW, Nylander JAA, Harrington M, Sanmartín I, Küpfer P, Alvarez N. (2009). Plastid and nuclear DNA markers reveal intricate relationships at subfamilial and tribal levels in the soapberry family (Sapindaceae) *Molecular Phylogenetics and Evolution*; 51: p. 238–258.
171. Butterflies and Moths of the World: Generic Names and their Type-species [Electronic resource] / B. Pitkin, P. Jenkins. – London, 2003. – Mode of access : <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/butmoth>. – Date of access : 10.01.2012.
172. Buszko J. (1996). Family Gracillariidae. The Lepidoptera of Europe. A Distributional Checklist. Stenstrup: Apollo Books. 48–55.
173. Buszko, J. 2007. About the dynamics of distribution ranges of some Gracillariidae in Central Europe. 15th European congress of lepidopterology 8–12 September 2007, Erkner, Germany

174. CABI (2018) Invasive Species Compendium. CAB International, Wallingford, UK. www.cabi.org/isc. Accessed 5 Feb 2018
175. Campa, A. (1991). Biological roles of plant peroxidases: known and potential functions. In *Peroxidases in Chemistry and Biology*. Vol. II. Eds. J. Everse, K.E. Everse, M.B. Grisham. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 25–47.
176. Chen, J., Burke, J. J. & Xin Zh. (2018). Chlorophyll fluorescence analysis revealed essential roles of FtsH11 protease in regulation of the adaptive responses of photosynthetic systems to high temperature. *BMC Plant Biology*, (18), 11
177. Chen, X., Mo, X., Hu, S., & Liu, S. (2019). Relationship between fluorescence yield and photochemical yield under water stress and intermediate light conditions. *Journal of Experimental Botany*, 70(1), 301–313.
178. Chen, Z., Silva, H., Klessing, D. F. (1993) Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid. *Science*, 262, 12, 1883–1886.
179. Chitband, A.A., Ghorbani, R., Rashed Mohassel, M. H., Nabizade, M. (2017). The effect of sugar beet broadleaf herbicides on fluorescence induction curves in *Amaranthus retroflexus* L. and *Portulaca oleracea* L. *Notulae Scientia Biologicae*, 9 (3), 433–442.
180. Connor E.F., Taverner M. (1997). The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit. *Oikos* 79:6–25.
181. CONTROCAM: Sustainable control of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae), a new invasive pest of *Aesculus hippocastanum* in Europe // Intranet: <http://www.nf-2000.org/secure/FP5/S1315.htm>

182. Csóka G (2001) Recent invasions of five species of leafmining Lepidoptera in Hungary. In: Liebhold AM et al (eds) Proceedings: integrated management and dynamics of forest defoliating insects, 1999 August 15–19, Victoria, BC. Gen. Tech. Rep. NE-277. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station, Newtown Square, PA, pp 31–36
183. Csóka G. (2003) Leaf mines and leaf miners. Agroinform, Budapest
184. Csóka, G., Hirka, A., Mikó, I., Matosevic, D., Melika, G. (2009). Parasitoid assemblages of two invading blacklocust leaf miners, *Phyllonorycter robiniella* (Clemens, 1859) and *Parectopa robiniella* (Clemens, 1859) in Hungary. *Periodicum Biologorum*. 111(4), 405-411.
185. da Silva J. M., Figueiredo A., Cunha J., Eiras-Dias J. E., Silva S., Vanneschi L., Mariano P. (2020). Using rapid chlorophyll fluorescence transients to classify *Vitis* genotypes. *Plants*, 9, 174.
186. Dabrowska, G., Kata, A., Goc, A., Szechynska-Hebda, M., Skrzypek, E. (2007). Characteristics of the plant ascorbate peroxidase family. *Acta biologica cracoviensia: Series Botanica*, 49(1), 7–17.
187. Dahlsten D.L, Hall R.W. (1999). Biological control of insects in outdoor urban environments. In: Bellows TS, Fisher TW (eds) Handbook of biological control: principles and applications. Academic Press, San Diego, New York.
188. Dautbasic, M. (1999). Occurrence of *Cameraria ohridella* Deschka et Dimič in BosniaHerzegovina. M. Dautbasic, N. Dimič. Radovi. Works of the Faculty of Forestry. 1. 11–14.
189. Davies M.J. (2005). The oxidative environment and protein damage. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1703. 93–109.

190. Davis D.R., De Prins J. (2011). Systematics and biology of the new genus *Macrosaccus* with descriptions of two new species (Lepidoptera, Gracillariidae). *ZooKeys* 98. 29–82.
191. D'Costa L, Koricheva J, Straw N, Simmonds MSJ (2013) Oviposition patterns and larval damage by the invasive horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* on different species of *Aesculus*. *Ecol Entomol* 38:456–462.
192. de Faria M.R., Wraight S.P. (2007). "Mycoinsecticides and mycoacaricides: a comprehensive list with worldwide coverage and international classification of formulation types". *Biological Control*. 43 (3): 237–256.
193. de Prins W., de Prins J. (2005). Gracillariidae (Lepidoptera). *World Catalogue of Insects*, Volume 6. Apollo Book, Stenstrup.
194. De Prins J., De Prins W. (2018). Global taxonomic database of gracillariidae (Lepidoptera). <http://www.gracillariidae.net/>. Accessed 25 Jan 2018.
195. de Prins, J., de Prins, W., De Coninck, E. (2003). The pupal morphology of *Cameraria ohridella* compared with that of the genus *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Anzeiger für Schädlingkunde*. 76(6), 145.
196. de Prins J., Kawahara, A. Y. (2012). Systematics, revisionary taxonomy, and biodiversity of Afrotropical Lithocolletinae (Lepidoptera: Gracillariidae). *Zootaxa*. 3594. 1–283.
197. Deans, C. A., Sword, G. A., Behmer, S. T. (2016). Nutrition as a neglected factor in insect herbivore susceptibility to Bt toxins. *Current Opinion in Insect Science*, 15, 97–103.

198. Decision VI/23 COP6 of the Convention on Biological Diversity. Hague, 2002. Интернет: <http://www.biodiv.org/decisions/>
199. Deschka G., Dimic N. (1986). *Cameraria ohridella*, n. sp. aus Macedonien Jugoslavien (Lepidoptera, Lithocolletidae). *Acta Entomol. Jugosl.* 22(1). 11–23.
200. Digweed S.C., MacQuarrie C.J.K., Langor D.W. (2009). Current status of invasive alien birch-leafmining sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae) in Canada, with keys to species. *Can Entomol* 141:201–235.
201. Dimić N., Graora D., Magud B., Peric P. (1999): Opet jedna nova vrsta minera lista [*Phyllonorycter robiniella*] u entomofauni Jugoslavije. *Biljni lekar* 27(1): 34-37.
202. Dobrosavljević J., Marković Č., Stojanović A. (2018). Contribution to the knowledge of *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Serbia // *Acta entomologica serbica*, 23 (1). 25–32.
203. Dowd, D., Lagrimini, L. M., Hermis, D. A. (1999). Tobacco Anionic Peroxidase Often Increases Resistance to Insects in Different Dicotyledonous Species. *Pesticide Science*, 55, 633–634.
204. Dowd, P. F., Hermis, D. A., Berhow, M. A., Lagrimini, L. M. (2000). Mechanism of insect resistance in transgenic plants (over) expressing a tobacco anionic peroxidase. *Plant Peroxidase Newsletter.*, 14, 93–101.
205. Duarte, B., Pedro, S., Marques, J. C., Adão, H. & Caçador, I. (2017). *Zostera noltii* development probing using chlorophyll a transient analysis (JIP-test) under field conditions: Integrating physiological insights into a photochemical stress index. *Ecological Indicators*. (76), 219–229.
206. Dutch leafminers. <http://www.bladmineerders.nl/>.

207. Dzięgielewska M., Kaup G. (2007). Occurrence of chesnut leaf miner (*Cameraria ohridella*) on red horse chustnut (*Aesculus x carnea*) in Szczecin. *Prog. Plant Prot.*; 47: 218–222.
208. Elahifard, E., Ghanbari, A., Mohassel, M.H.R., Zand, E., Kakhki, M.A. Abbaspoor, M. (2013). Measuring chlorophyll fluorescence parameters for rapid detection of ametryn resistant junglerice (*Echinochloa colona* (L.) Link.). *Plant Knowledge Journal*, 2(2), 76–82.
209. Ellis W. (2018). Leafminers and plant galls of Europe. Plant parasites of Europe: leafminers, gallers and fungi. <http://bladmineers.nl/>. Accessed 5 Feb 2018
210. Enescu, C.M.; Dănescu, A. (2013). Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) - an invasive neophyte in the conventional land reclamation flora in Romania. *Bulletin of the Transilvania University of Braşov Series II: Forestry, Wood Industry, Agricultural Food Engineering*. 6 (55), 2, 24-30.
211. EP 1774854 A1. 28.04.2004. Microbial pesticide inhibiting the outbreak of plant disease damage.
212. Essemine, J., Govindachary, S., Joly, D., Ammar, S., Bouzid, S. & Carpentiera, R. (2012). Effect of moderate and high light on photosystem II function in *Arabidopsis thaliana* depleted in digalactosyl-diacylglycerol. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 1817 (8), 1367–1373.
213. Faeth S. H. (1992). Do plants manipulate the third trophic level // *Proc. 8th Int. Symp. Insect-Plant Relationships*. 49. 361–362.
214. Fauna Europaea (2011): Fauna Europaea version 2.4. [Electronic resource] / Stichting Academisch Rekencentrum Amsterdam (SARA). – Mode of access : <http://www.faunaeur.org>. – Date of access : 15.02.2012.

215. Fauna Europaea (2013): Fauna Europaea version 2.6 [Electronic resource] / Stichting Academisch Rekencentrum Amsterdam (SARA). – Mode of access: <http://www.faunaeur.org>. – Date of access: 15.09.2014.
216. Felton G.W., Summers C.B. (1995). Antioxidant systems in insects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*. 29 (2). 187-197.
217. Fodor E., Hâruga O. (2009) Niche partition of two invasive insect species, *Parectopa robiniella* (Lepidoptera, Gracillariidae) and *Phyllonorycter robiniella* (Clem.) (Lepidoptera, Gracillariidae). *Research Journal of Agricultural Science*, 41 (2). 261-269.
218. Freise J.F., Heitland W. (2004). Bionomics of the horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić 1986, a pest on *Aesculus hippocastanum* in Europe (Insecta: Lepidoptera: Gracillariidae). *Senckenberg Biol* 84. 1–20.
219. Fush H.I.R., Borders C.Z. (1983). Affinity inactivation of bovine Cu, Zn-superoxide dismutase by hydroperoxide anion HO₂. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 116 (6). 1107–1113.
220. Gastaldo R.A., (1994). The genesis and sedimentation of phytoclasts with examples from coastal environments: in Traverse, A., ed. *Sedimentation of Organic Particles*: Cambridge University Press, Cambridge.103-127.
221. Gibogini B., Alma A., Arzone A. (1996). Bio-ethological researches on the Hymenoptera of the biocenosis of *Phyllonorycter robiniellus* (Clemens) (Lepidoptera: Gracillariidae). *Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura* 28: 13–22.
222. Gill S.S., Tuteja N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 48. 909–930.

223. Gilbert M., Gregoire J. C., Freise J. F., Heitland W. (2004). Long-distance dispersal and human population density allow the prediction of invasive patterns in the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*. *Journal of Animal Ecology*, 73, 459–468.
224. Gilbert M., Guichard S., Freise J. (2005). Forecasting *Cameraria ohridella* invasion dynamics in recently invaded countries: from validation to prediction. *J Anim Ecol* 45:805–813.
225. Girardoz S., Volter L., Tomov R., Quicke D.L.J., Kenis M. (2007) Variations in parasitism in sympatric populations of three invasive leaf miners. *Journal of Applied Entomology*. 131 (9-10). 603-612.
226. Global Invasive Species Programme (GISP), 1999 // Интернет: <http://jasper.stanford.edu/gisp/>
227. Global Invasive Species Programme. Case Study 5.32 — Development of a European Research Programme on Horse Chestnut Leafminer // Internet: <http://www.cabi-bioscience.ch/wwwgisp/gtc5cs32.htm>
228. Global taxonomic database of Gracillariidae (Lepidoptera) [Electronic resource] / Vrije Universiteit Brussel in association with Universite Libre De Bruxelles. – Brussels, 2010. – Mode of access : <http://www.gracillariidae.net>. – Date of access : 12.02.2012.
229. Grabenweger G., Avtzis N., Girardoz S. (2005). Parasitism of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) in natural and artificial horse-chestnut stands in the Balkans. *Agric For Entomol* 7:291–296.
230. Grabenweger, G., Kehrli, P., Schlick-Steiner, B., Steiner, F., Stolz, M., Bacher, S. (2005). Predator complex of the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*: identification and impact assessment. *Journal of Applied Entomology*. 129 (7), 353.

231. Grabenweger G, Kehrli P, Zweimuller I. (2010). Temporal and spatial variations in the parasitoid complex of the horse chestnut leafminer during its invasion of Europe. *Biol Invasions* 12. 2797–2813.
232. Gregory R.P.F. (1966). A rapid assay for peroxidase activity. *Biochem. J.* 101(3). 582–583.
233. Gorbunov, M. Y., & Falkowski, P. G. (2021). Using chlorophyll fluorescence kinetics to determine photosynthesis in aquatic ecosystems. *Limnology and Oceanography*, 66(1), 1–13.
234. Govindjee, G. (2004). «Chlorophyll a fluorescence: a bit of basics and history», in *Chlorophyll a Fluorescence: a Signature of Photosynthesis*, eds G. C. Papageorgiou, and Govindjee (Dordrecht, NL: Springer), 1–41.
235. Gudžinskas, Z. (1999). Conspectus of alien plant species of Lithuania. 10. Fabaceae. *Botanica Lithuanica* 5 (2): 103–114.
236. Guichard S., Augustin S. (2002). Acute spread in France of an invasive pest, the horse chestnut leaf-miner *Cameraria ohridella* (*Lepidoptera: Garcillariidae*) *J. Pest Sci.*;75:145–149.
237. Gulsen, O., Eickhoff. T., Heng-Moss, T., Shearman, R., Baxendale, F., Sarath, G., Lee, D. (2010). Characterization of peroxidase changes in resistant and susceptible warm season turf grasses challenged by *Blissus occiduus*. *Arthropod-Plant Interactions*, 4(1), 45–55.
238. Györfi J. (1941). *Lithocolletis platani* Stgr. és parazitái. *Erdészeti Kísérletek*. 43. 224-235.
239. Halliwell B., Chirico S. (1993). Lipid peroxidation: its mechanism, measurement, and significance. *Am. J. Clin. Nutr.* 57 (7). 15–25.
240. Halliwell B., Gutteridge J.M.C. (2007). Free radicals in biology and medicine. *Free Radical Biology and Medicine*. 10(6). 449-450.

241. Hansen J.M., Go Y.M., Jones D.P. (2006). Nuclear and mitochondrial compartmentation of oxidative stress and redox signaling. *Annual Reviews of Pharmacology and Toxicology*. 46. 215-234.
242. Hartmann T. (2007). From waste products to ecochemicals. Fifty years of research of plant secondary metabolism. *Phytochemistry*, 68, 2831-2846.
243. Hellrigl K. (2001). Neue Erkenntnisse und Untersuchungen über die Roßkastanien-Miniermotte *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae). *Gredleriana* 1. 9–81.
244. Hering M.E. (1951). *Biology of the leafminers*. Junk's, Gravenhage.
245. Hideki K., Takayuki O. (2002): Oviposition stimuli for host plant recognition and clutch size determination in a leaf-mining moth, *Ecological Entomology*, 27, 622-625.
246. Hiraga, S., Sasaki, K., Ito, H., Ohashi, Y., Matsui H. (2001). A large family of class III Plant Peroxidases. *Plant Cell Physiology*, 42 (5), 462–468.
247. Hodkinson I.D. Jackson J.K. (2005). Terrestrial and aquatic invertebrates as bioindicators for environmental monitoring, with particular reference to mountain ecosystems. *Environmental Management*. 5 (35), 649– 666.
248. Holec, J., Krmelová, K., Soukup, J. (2009). Intensity of occurrence of locust gall midge (*Obolodiplosis robiniae*), leaf miner moth (*Phyllonorycter robiniella*), and locust digitate miner (*Parectopa robiniella*) on invasive black locust tree (*Robinia pseudoacacia*). XVIII. Česká a slovenská o ochrane rostlin, Brno: MZLU, 189 p

249. Holoborodko, K.K., Marenkov, O.M., Gorban, V.A., Voronkova, Y.S. (2016). The problem of assessing the viability of invasive species in the conditions of the steppe zone of Ukraine . *Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol.* 24(2), 466–472.
250. Holoborodko, K.K., Rusynov, V.I., Seliutina, O.V. (2018). Addition to analysis of morphological parameters of mines on two invasive leaf-mining Lepidoptera species ((*Parectopa robiniella* (Clemens, 1863) and *Phyllonorycter robiniella* (Clemens, 1859)) on black locust. *Problems of bioindications and ecology* 23 (2), 134-141.
251. Hoy M.A, Singh R, Rogers M. (2007). Citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae), and natural enemy dynamics in central Florida during 2005. *Fla Entomol* 90. 358–369.
252. Huang, Y., Thomson, S.J., Molin, W.T., Reddy, K.N. & Yao, H. (2012). Early detection of soybean plant injury from glyphosate by measuring chlorophyll reflectance and fluorescence. *Journal of Agricultural Science*, 4(5), 117–124.
253. Huliaieva, H., Tokovenko, I., Maksin, V., Kaplunenko, V., Kalinichenko, A. (2018). Effect of nanoaquacitrates on physiological parameters of Fodder galega infected with phytoplasma. *Ecological Chemistry and Engineering S*, 25(1), 153–168.
254. Ilio C.D. , Sacchetta P., Angelucci S. (1995). Glutathione peroxidase and glutathione reductase activities in cancerous and non-cancerous human kidney tissues. *Cancer Letters*. 91. 19–23.
255. Imlay J.A. (2003). Pathways of oxidative damage . *Annual Reviews in Microbiology*. 57 (1). 395-418.

256. Inghilesi, A. F., Mazza, G., Cervo, R., Gherardi, F., Sposimo, P., Tricarico E., Zapparoli, M. (2013). Alien insects in Italy: Comparing patterns from the regional to European level. *Journal of Insect Science*. 13(73), 1–13.
257. Ivinskis P., Rimsaite J. (2008). Records of *Phyllonorycter robiniella* (Clemens, 1859) and *Parectopa robiniella* Clemens, 1863 (Lepidoptera, Gracillariidae) in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica*. 18,(2). 130–133.
258. Jagiełło, R., Baraniak, E., Karolewski, P., Łakomy, P., Behnke-Borowczyk, J., Walczak, U., Giertych M. J. (2017). Ecophysiological aspects of the interaction between *Cameraria ohridella* and *Guignardia aesculi* on *Aesculus hippocastanum*. *Dendrobiology*, 78, 146-156.
259. Jagiello, E., Baraniak, E., Guzicka, M., Karolewsk, P., Ukowski, A., Giertych M. J. (2019). One step closer to understanding the ecology of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae): The effects of light conditions. *European Journal of Entomology*, 116, 42-51.
260. Jaworski T. (2009). Gracillariidae (Lepidoptera) of the «Skarpa Ursynowska» nature reserve in Warsaw. *Wiadomosci Entomologi*. 28 (1). 53–60.
261. Jones D.P. (2008). Radical-free biology of oxidative stress. *American Journal of Physiology*. 295 (4). 849–868.
262. JP 2008061530 (A). 2008-03-21. Insect-pathogenic microorganism and method for controlling harmful organism by using the same.
263. Jurc, M., 2011: Tujeroden lipov listni zavrtač *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) od leta 2006 tudi v Sloveniji, *Novice iz varstva gozdov*, 4:2–2, Ljubljana, dostupno na: <http://www.zdravgozd.si/nvg/prispevek.aspx?idzapis=4-2>
264. Kalaji, H.M., Schansker, G., Brestic, M., Bussotti, F., Calatayud, A., Ferroni, L., Goltsev, V., Guidi, L., Jajoo, A., Li, P., Losciale, P., Mishra,

V.K., Misra, A.N., Nebauer, S.G., Pancaldi, S., Penella, C., Pollastrini, M., Suresh, K., Tambussi, E., Yannicari, M., Zivcak, M., Cetner, M.D., Samborska, I.A., Stirbet, A., Olsovska, K., Kunderlikova, K., Shelonzek, H., Rusinowski, S. & Bąba, W. (2017). Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. *Photosynthesis Research*, 132(1), 13–66.

265. Kargar, M., Ghorbani, R., Rashed Mohassel, M. H. & Rastgoo, M. (2019). Chlorophyll fluorescence – a tool for quick identification of Accase and ALS inhibitor herbicides performance. *Planta Daninha*, 37, e019166813.

266. Kautsky, H., Hirsch, A. (1931). Neue Versuche zur Kohlensäureassimilation. *Naturwissenschaften* 19, 964

267. Kawahara A.Y, Plotkin D, Ohshima I., Lopez-Vaamonde C., Houlihan P.R., Breinholt J.W., Kawakita A., Xiao L., Regier J.C., Davis D.R., Kumata T., Sohn J.-C., De Prins J., Mitter C. (2017). A molecular phylogeny and revised higher-level classification for the leaf-mining moth family Gracillariidae and its implications for larval host-use evolution. *Systematic Entomology*: 42. 60–81.

268. Kehrlı, P., Bacher, S. (2003). Date of leaf litter removal to prevent emergence of *Cameraria ohridella* in the following spring. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 107, 159–162.

269. Kenis M, Auger-Rozenberg M-A, Roques A. (2009). Ecological effects of invasive alien insects. *Biol Invasions* 11. 21–45.

270. Kenis M, Rabitsch W, Auger-Rozenberg M-A, Roques A (2007) How can alien species inventories and interception data help us prevent insect invasions? *Bulletin of Entomological Research* 97: 489–502.

271. Kim Y. H., Lee H. S., Kwak S. S. (2010). Differential responses of sweet potato peroxides to heavy metals. *Chemosphere*. 81,79–85.

272. Kirichenko, N., Augustin, S. and Kenis, M., 2018. Invasive leafminers on woody plants: a global review of pathways, impact, and management. *Journal of Pest Science*. First Online: 29 June 2018.
273. Kirichenko N., Triberti P., Ohshima I. (2017). From east to west across the Palearctic: Phylogeography of the invasive lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae) and discovery of a putative new cryptic species in East Asia. *PLoS ONE* 12(2):e0171104.
274. Kirk PM, Cannon PF, Minter DW, Stalpers JA (2008). *Dictionary of the Fungi* (10th ed.). Wallingford: CABI. p. 150.
275. Kobza M, Juhásová G, Adamčíková K, Onrušková E. (2011). Tree injection in the management of horse-chestnut leaf miner. *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Gesunde Pflanz* 62. 139–143.
276. Kohen R., Nyska A. (2002). Invited review: Oxidation of biological systems: oxidative stress phenomena, antioxidants, redox reactions, and methods for their quantification. *Toxicologic Pathology*. 30 (6). 620-650.
277. Kraus M. (1996). Erste Nachweise der eingeschleppten Kastanien-Miniermotte (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimič) (Lepidoptera. Gracillariidae) in Mittelfranken, Bayern. *Galathea*. – 12. – P. 82– 84.
278. Kukuła-Młynarczyk A., Hurej M., Jackowski J. (2006). Development of horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella* Deschka and Dimič) on red horse chestnut. *J. Plant Prot. Res.*; 46: p. 41–47.
279. Kullberg, J., A. Albrecht, L. Kaila, V. Varis, 2002: Checklist of Finnish Lepidoptera – Suomen perhostenluettelo, *Sahlbergia*, 6(2):45–190.
280. Kuldová, J., Hrdy, I., Janšta, P. (2007). The horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*: Chemical control and notes on parasitization. *Plant Protection Science*, 43 (2), 47–56.

281. Kulfan M. (1989). Occurrence of the American species *Parectopa robiniella* in south Slovakia. *Biologia (Bratislava)*.44. (2).185–188.
282. Kumata T. (1963).Taxonomic studies on the Lithocolletinae of Japan (Lepidoptera: Gracillariidae). Part I. *Insecta matsumurana: journal*. 25 (2). 53–90.
283. Kumata T. (1973). On the genus *Phyllonorycter* or *Lithocolletis* from Central Nepal, with descriptions of twelve new species – notes on Gracillariidae (Lepidoptera) of Nepal, I. *Insecta Matsumurana*, N. S. 1. 1–45.
284. Kumata, T., H. Kuroko, K.T. Park, (1983) Some Korean Species of the Subfamily Lithocolletinae (Gracillariidae, Lepidoptera), *Korean J. Plant Prot*, 22(3):213–227.
285. Kühn H. , Borchert A. (2002). Regulation of enzymatic lipid peroxidation: the interplay of peroxidizing and peroxide reducing enzymes. *Free Radical Biology and Medicine*. 33(2). 154–172.
286. Lakatos, F.; Kovacs, Z.; Staujfer, C.; Kenis, M.; Tomov, R.; Davis, D.R. (2006). The Genetic Background of Three Introduced Leaf Miner Moth Species – *Parectopa robiniella* Clemens 1863, *Phyllonorycter robiniella* Clemens 1859 and *Cameraria ohridella* Deschka et Dimič 85 1986. *Proceedings Forest Insect Population Dynamics and Host Influences (Kanazawa, Japan 14-19 September 2003)*. – Kanazawa, 67-71.
287. Labandeira C.C., Dilcher D.L., Davis D.R., Wagner, D.L. (1994). Ninety-Seven Million Years of Angiosperm-Insect Association: Paleobiological Insights into the Meaning of Coevolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(25): 12278-12282.

288. Leaf and stem mines of British flies and other insects [Electronic resource] / The Natural History Museum. – London, 2003. – Mode of access : <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/britishinsect-mines>. – Date of access : 12.02.2012.

289. Lee, K. P., Cory, J. S., Wilson, K., Raubenheimer, D., Simpson, S. J. (2006). Flexible diet choice offsets protein costs of pathogen resistance in a caterpillar. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273 (1588), 823–829.

290. Lee, K. P., Cory, J. S., Wilson, K., Raubenheimer, D., Simpson, S. J. (2006). Flexible diet choice offsets protein costs of pathogen resistance in a caterpillar. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273 (1588), 823–829.

291. Lees D. (2010). *Phylloncyter robiniella* (Clemens 1859) (Lepidoptera, Gracillariidae). In: Roques A et al (eds) *Alien terrestrial arthropods of Europe*. *BioRisk*, vol 4, pp 996–997.

292. Lees, D. C., Lack, H. W., Rougerie, R., Hernandez-Lopez, A., Raus, T., Avtzis, N. D., Augustin, S., Lopez-Vaamonde, C. (2011). Tracking origins of invasive herbivores through herbaria and archival DNA: the case of the horse-chestnut leaf miner. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 322–328.

293. Lehmann M., Stuebner A. (2004). Recent situation of the invasion by *Phyllonorycter issikii* in Brandenburg. Abstracts of the 1st International *Cameraria* Symposium «*Cameraria ohridella* and other invasive leaf-miners in Europe». IOCB Prague, March 24–27. 26.

294. Lev-Yadun, S., Gould K. S. (2009). Role of anthocyanins in plant defence. In: Gould K, Davies K, Winefield Ch (eds) Anthocyanins, biosynthesis, functions, and applications. Springer, New-York, 21–48.
295. Liebhold A.M., Brockerhoff E.G., Garrett L.J. (2012). Live plant imports: the major pathway for forest insect and pathogen invasions of the US. *Front Ecol Environ* 10:135–143.
296. Lopez-Vaamonde C., Godfray H.C.J., Cook J.M. (2003). Evolutionary dynamics of host-plant use in a genus of leaf-mining moths. *Evolution*, 57(8): 1804-1821.
297. Lopez-Vaamonde C., Wikström N., Labandeira C., Godfray H.C.J., Goodman S.J., Cook J.M. (2006). Fossil-calibrated molecular phylogenies reveal that leaf-mining moths radiated millions of years after their host plants. *Journal of Evolutionary Biology*, 19 (4): 1314-1326.
298. Lopez-Vaamonde C. (2010). Chapter 11. Lepidoptera / Lopez-Vaamonde C., Agassiz D., Augustin S, De Prins J., De Prins W., Gomboc S., Ivinskis P., Karsholt O., Koutroumpas A., Kouttoumpa F., Laštůvka Z., Marabuto E., Olivella E., Przybylowicz L., Roques A., Ryrholm N., Šefrová H., Šima P., Sims P., Sinev S., Skulev B., Tomov R., Zilli A., Lees D. // *Alien terrestrial arthropods of Europe* / Eds. A. Roques et al. *BioRisk*. 4 (2). 603–668.
299. Low, P. S., Merida, J. R. (1996). The Oxidative Burst in Plant Defence: Function and Signal Transduction. *Physiol. Plant*, 96, 533–542.
300. Lupi D. (2005). A 3 year sciens sur wei of the natural enemies of the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella* in Lom-bardy, Italy. *BioControl*, № 50, p. 113-126.

301. Lushchak V.I. (2011). Adaptive response to oxidative stress: Bacteria, fungi, plants and animals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology and Pharmacology*. 153 (2). 175-190.
302. Lushchak V.I. (2012). Glutathione Homeostasis and Functions: Potential Targets for Medical Interventions / V.I. Lushchak // *Journal of Amino Acids*. 12. 1-12.
303. Lushchak V.I. (2015). Free radicals, reactive oxygen species, oxidative stresses and their classifications. *Ukr. Biochem. J.* 87(6). 11–18.
304. Maceljski M., Igrc J. (1983). *Parectopa robiniella* Clemens – Novi stetni insekt nearktskog porijekla u Jugoslaviji. *Zaštita Bilja*. 165.427–430.
305. Maceljski M., Mešić A. (2001). *Agriculturae conspectus scientificus*. 4. 225.
306. Marenkov, O., Holoborodko, K., Voronkova, Y., Gorban, V. (2017). Effect of zinc and cadmium ions on histostructure of antennal glands of marbled crayfish *Procambarus fallax* (Hagen, 1870) *f. virginalis* (Decapoda). *Acta Biol. Univ. Daugavp.* 17 (2), 219-224.
307. Marklund S.L. (1984). Extracellular superoxide dismutase and other superoxide dismutase isoenzymes in tissues from nine mammalian species. *Biochem. J.* 222, (3). 649-655.
308. Martinazzo E.G., Ramm A., Bacarin M.A. (2012). The chlorophyll a fluorescence as an indicator of the temperature stress in the leaves of *Prunus persica*. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 24(4), 237–246.
309. Martinez M., Chambon J.P. (1987). Note sur la presence en France de *Parectopa robiniella*, la mineuse americaine des feuilles de Robinier (Lep. Gracillariidae). *La Nouvelle Revue*. 1.4. (3).323–328.

310. Marzano F. N., Scalici M., Chiesa S., Gherardi F., Piccinini A., Gibertini G. (2009). The first record of the marbled crayfish adds further threats to fresh waters in Italy. *Aquatic Invasions*, 4(2), 401–404.

311. Matorin, D.N., Timofeeva, N.P., Sindalovskaya, M.L., Shidlovskaya, N.A., Todorenkoa, D.A. & Alekseev, A.A. (2019). Chlorophyll Fluorescence of Summer Phytoplankton in Reservoirs of the Zvenigorod Biological Station of Moscow State University. *Biophysics*, 64(6), 858–865.

312. Matošević, D., Pernek M. (2011) Strane i invazivne vrste fi tofagnih kukaca u šumama Hrvatske i procjena njihove štetnosti, *Šumarski list, posebni broj* (2011): 264–271.

313. Mattson, W., H. Vanhanen, T.Veteli, S. Sivonen, P. Niemelä, 2007: Few immigrant phytophagous insects on woody plants in Europe: legacy of the European crucible? *Biol. Invasions*, 9:957–974.

314. McCord J.M., Fridovich I. (1969). Superoxide dismutase. *Journal of Biological Chemistry*. 244(22). 6049–6055.

315. Meshkova V., Mikulina I., Shatrovskaja V. (2013). Host specificity of some Gracilariid leafminers. *Recent Developments in Research and Application of Viruses in Forest Health Protection*. Edited by Research Inst. of Forest Ecology, Environment and protection, Chinese Academy of Forestry and Russian Res. Inst. for Silviculture and Mechanization of Forestry. Beijing: China Forestry Publishing House. 1. 13-27.

316. Meshkova V., Mikulina I. (2013). Seasonal development of horse-chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* Deschka et Dimić, 1986 (Lepidoptera: Gracillariidae) in the green stands of Kharkov. *The Kharkov Entomol. Soc. Gaz.* 21 (2). 29-37.

317. Meister A., Tate S.S. (1976). Glutathione and related gamma-glutamyl compounds: biosynthesis and utilization. *Annu Rev. Biochem.* 45. 559-604.
318. Melika G., Péntzes Z., Miko I., Csóka Gy., Hirka A., Bechtold M. (2006) Two invading black leaf miners, *Parectopa robiniella* and *Phyllonorycter robiniella* and their native parasitoids assemblages in Hungary // Biotic damage in forest. Proceedings of the IUFRO (WP 7.03.10). Symposium held in Mátrafüred, Hungary. 144-156.
319. Mey W. (1991). Über die Bedeutung autochthoner Parasitoidenkomplexe bei der rezenten Arealexension von vier *Phyllonorycter*-Arten im Europa (Insecta, Lepidoptera, Hymenoptera) // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. 67 (1). 177–194.
320. Meyer A.J. (2007). The integration of glutathione homeostasis and redox signaling. *J. of Plant Phys.* 164 (9). 1489–1498.
321. Mierziak, J., Kostyn, K., Kulma, A. (2014). Flavonoids as important molecules of plant interactions with the environment. *Molecules*, 19, 16240–16265.
322. Mihajlović Lj., Spasić R., Milošević G., Šestović M. (1994): Bagremov miner (*Parectopa robiniella* Clemens) (Lepidoptera, Gracillaridae) nova štetočina bagrema na Deliblatskoj peščari. *Deliblatski pesak – Zbornik radova VI*: 503-510.
323. Milevoj, L., Macek J. (1997). Horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella*) in Slovenia. *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes*. – 1997. – V. 49, n. 1. – P. 1.

324. Mircheva, A. , Subchev M., Šefrová H. (2004). Use of pheromone traps for seasonal monitoring of *Phyllonorycter platani* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Bulgaria and in The Czech Republic. *Cameraria ohridella* and other invasive leaf-miners in Europe: theses of 1st Int. *Cameraria* Symp. IOCB (Prague, 24–27 March 2004). 35.
325. Mirenda, R. J. (1986). Toxicity and accumulation of cadmium in the crayfish, *Orconectes virilis* (Hagen). *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 15(4), 401–407.
326. Mohamed, H., El-Hady, A. A., Mansour, T., El-Rahim El-Samawaty, A. (2012). Association of oxidative stress components with resistance to flax powdery mildew. *Tropical Plant Pathology*, 37 (6), 386–392.
327. Moise E.R.D, Forbes G.B.H., Morrison A. (2015). Evidence for a substantial host-use bottleneck following the invasion of an exotic, polyphagous weevil. *Ecol Entomol* 40. 796–804.
328. Muus, T.S.T., Zwier J.H.H., (2009) De Nederlandsenamen van de kleine vlinders (microlepidoptera) in Nederland en België, dostupno na: <http://Microlepidoptera.nl>. (15.8.2011)
329. Nash D.R, Agassiz D.J.L., Godfray H.C.J. (1995). The pattern of spread of invading species: two leafmining moths colonizing Great Britain. *J Anim Ecol* 64. 225–233.
330. Nagy, N. E., Fossdal, C. G., Krokene, P., Krekling, T., Lönneborg, A., Solheim, H. (2004). Induced responses to pathogen infection in Norway spruce phloem: changes in polyphenolic parenchyma cells, chalcone synthase transcript levels and peroxidase activity. *Tree Physiology*, 24 (5), 505–515.

331. Nardini, A., Raimondo, F., Scimone, M., Salleo, S. (2004). Impact of the leaf miner *Cameraria ohridella* on whole-plant photosynthetic productivity of *Aesculus hippocastanum*: insights from a model. *Trees*, 18 (6), 714–721.
332. Nețoiu C., Tomescu R. (2006). Moliile miniere ale salcâmului (*Parectopa robiniella* Clemens, 1863 și *Phyllonorycter robiniella* Clemens, 1859, Lepidoptera, Gracillariidae). *Analele ICAS*. 49. 119–131.
333. Nieuwerkerken E. J. (2001). *Cameraria ohridella* rukt op naar het westen. *Entomol. Berichten*. 61. 200-201.
334. Nikolaos, A. (2006). Zusammenfassende Betrachtung über die Verbreitung und die Biologie von *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidoptera, Gracillariidae) in Griechenland. A. Nikolaos, A. Dimitrios. *Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew.* 15. 177–182.
335. Noreika R. (1998). *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica. Entomologia*. 8(3). 34–37.
336. Novo E., Parola M. (2008). Redox mechanisms in hepatic chronic wound healing and fibrogenesis. *Fibrogenesis Tissue Repair*. 1. 5.
337. NPPO of Estonia, 2003–10, *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae – Lime leaf miner), *Növényvédelem*, 40(6):301–302.
338. Nuss M., Stübner A. (2000). Aktuelle Daten zur Fauna der Lithocolletinae in Sachsen (Lep., Gracillariidae). *Entomologische Nachrichten und Berichte*. 44 (4). 225-228.

339. Olenici N., Duduman M.-L. (2016). Noi semnalări ale unor specii de insecte forestiere invazive în România. *Bucovina Forestieră*, 16(2). P. 1–14.
340. Opp, C., Hahn, J., Zitzer, N., & Laufenberg, G. (2015). Heavy Metal Concentrations in Pores and Surface Waters during the Emptying of a Small Reservoir. *Journal of Geoscience and Environment Protection*, 3, 66–72.
341. Oszmianski, J., Kalisz, S., Wojdyło, A. (2014). The content of phenolic compounds in leaf tissues of white (*Aesculus hippocastanum* L.) and red horse chestnut (*Aesculus carnea* H.) colonized by the horse chestnut leaf miner (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic). *Molecules*, 19, 14625–14636.
342. Oszmianski, J., Kolniak-Ostek, J., Biernat A. (2015). The content of phenolic compounds in leaf tissues of *Aesculus glabra* and *Aesculus parviflora* Walt. *Molecules*, 20, 2176–2189.
343. Parenti U., Varalda P.G. (2002). A guide to the microlepidoptera of Europe. Torino: Museo regionale di scienze naturali. 426 p.
344. Part II // United Nations Convention on the Law of the Sea.– New York: United Nations.– Дата звернення: 21 лютого 2017 року.
345. Part VI // United Nations Convention on the Law of the Sea. – New York: United Nations. – Дата звернення: 21 лютого 2017 року.
346. Patel, S., Nag, M. K., Daharwal, S. J., Singh, M. R. & Singh D. (2013). Plant Toxins: An Overview. *Research Journal of Pharmacology and Pharmacodynamics*, 5 (5), 283–288.
347. Pavan, F., Barro P., Dernadinell, I. (2003). Cultural control of *Cameraria ohridella* on horsechestnum in urban areas by removing fallen leaves in autumn. *Arboriculture*, 29. – P. 253-258.

348. Pereira C.M., Arévalo-Maldonado H.A., Triberti P., Brito R., Isaias R.M.S., Goncalves G.L., Moreira G.R.P (2019). Vallissiana universitaria (Lepidoptera, Gracillariidae): a new genus and species of leaf-mining moth associated with *Erythroxyllum* (Erythroxyllaceae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zootaxa* 4604: 141–160.
349. Pérez-Bueno, M. L, Pineda, M. & Barón, M. (2019) Phenotyping plant responses to biotic stress by chlorophyll fluorescence imaging. *Frontiers Plant Science*, (10), 1135.
350. Percival G.C., Barrow I., Noviss K., Keary I., Pennington P. (2011). The impact of horse chestnut leaf miner (*Cameraria ohridella* Deschka and Dimic) on vitality, growth and reproduction of *Aesculus hippocastanum* L. *Urban For. Urban Green.*; 10:11–17.
351. Percival, Glynn C., Jonathan M. Banks. (2014). Studies of the interaction between horse chestnut leaf miner (*Cameraria ohridella*) and bacterial bleeding canker (*pseudomonas syringae* pv. *aesculi*). – Vol. 13.
352. Péré Ch. (2009). Ecological impact of the invasive horsechestnut leaf miner, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimiš (Lepidoptera: Gracillariidae) on native species [dissertation]. Neuchâtel, Switzerland. 97 p.
353. Ponton, F., Wilson, K., Cotter, S.C., Raubenheimer, D., Simpson, S.J., (2011). Nutritional immunology: a multi-dimensional approach. *PLoS Pathog* 7, e1002223.
354. Principi, M. M. (1953). Sviluppo postembrionale ed etologie della *Lithocolletis platani* Stgr. (Lepidoptera Gracillariidae). *Boll. Ist. Ent. Univ. Stud. Bologna*. 19. 171–250.

355. Pschorn-Walcher H. (1994). Field biology of the introduced horse-chestnut leafminer *Cameraria ohridella* Deschka et Dimič (*Lepidoptera: Gracillariidae*) in the Vienna Woods. *Linzer Biol. Beitr.*; 26: 633–642.
356. Prins W., Puplesiene J. (2001). *Cameraria ohridella*, een nieuwe soort voor de Belgische fauna (*Lepidoptera: Gracillariidae*). *Phegea*. 29(3). 1–6.
357. Raimondo, F., Ghirardelli, L.A., Nardini, A., Salleo, S. (2003). Impact of the leaf miner *Cameraria ohridella* on photosynthesis, water relations and hydraulics of *Aesculus hippocastanum* leaves. *Trees*, 17, 376–382.
358. Ranieri A., Castagna A., Baldam B., Soldatini G.F. (2001) Iron deficiency differently affects peroxidase isoforms in sunflower. *J. Exp. Bot.* 52 (354). 25–35.
359. Rämert, B., Kenis, M., Kärnestam, E., Niström, M., Rännbäck L.–M. (2005). Host plant suitability, population dynamics and parasitoids of the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella* (*Lepidoptera: Gracillariidae*) in southern Sweden. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Soil & Plant Science*, 61(5), 480–486.
360. Regoli F., Gorbi S., Frenzilli G. (2002). Oxidative stress in ecotoxicology: from the analysis of individual antioxidants to a more integrated approach. *Mar Environ Res.* 54 (3-5). 419–423.
361. Retevoi Gh. R. (2010): The dynamics of the population of *Parectopa robiniella* and *Phylonorycter robiniella* in the acacia woods. *The Annals of the University of Craiova, the series Biology, Horticulture, Food Produce Processing Technology, Environment Engineering XV(XLXI)*: 481-486.

362. Roques, A. (2010). Taxonomy, time and geographic patterns. *BioRisk*. 4 (1). 11–26.
363. Ruban, A.V. (2016). Nonphotochemical Chlorophyll Fluorescence Quenching: Mechanism and Effectiveness in Protecting Plants from Photodamage. *Plant Physiology*, 170, 1903–1916.
364. Rühle, T., Reiter, B. & Leister, D. (2018). Chlorophyll Fluorescence Video Imaging: A Versatile Tool for Identifying Factors Related to Photosynthesis. *Frontiers Plant Science*, 9(55).
365. Safrankova I. (1996). The new species of *Cameraria* in Czech and the calamity damage of the chestnut trees. *Ziva*. – 44, N 4. – P. 172-173.
366. Salleo S. (2003). Effects of defoliation caused by the leaf miner *Cameraria ohridella* on wood production and efficiency in *Aesculus hippocastanum* growing in north-eastern. S. Salleo, A. Nadini, F. Raimondo, M. Logullo. - *Trees-Berlin*. - Vol. 17, № 4. - Pp. 367-375.
367. Samuilov V.D., Lagunova E.M., Beshta O.E., Kitashov A.V. (2000). CN–Induced degradation of nuclei in cells of pea leaves. *Biochemistry (Mosc.)*. 2000. 65 (6) 696–702.
368. Sánchez–Sánchez, H., Morquecho–Contreras, A. (2017). In *Chemical Plant Defence Against Herbivores*. *Herbivores* (chapter I). Ed. Vonnie D. C. Shields. IntechOpen, 1–28.
369. Scognamiglio, V., Antonacci, A., Arduini, F., Moscone, D., Campos, V.R.E., Fraceto, L.F. & Palleschi, G. (2019). An eco-designed paper-based algal biosensor for nanoformulated herbicide optical detection. *Journal of Hazardous Materials*, 5(373), 483–492.

370. Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E. (2018) The global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. PNAS.

371. Sediva A., Vlasinova H., Mertelik J. (2013). Shoot regeneration from various explants of horse chestnut (*Aesculus hippocastanum* L.). Sci. Horticult. 161. P. 223-227.

372. Sefrova.com [Electronic resource] / H. Šefrová // Mendel University of Agriculture and Forestry in Brno. – Brno, 2003. – Mode of access : <http://www.sefrova.com>. – Date of access: 05.01.2012.

373. Šefrova, H. (2001). Phyllonorycter platani (Staudinger) — a review of its dispersal history in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae). Acta Univ. Agric. Silvic. Mendel. Brun. 49(5). 71-75.

374. Šefrová H. (2002). Phyllonorycter issikii (Kumata, 1963) – bionomics, ecological impact and spread in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae). Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. 10(3). 99–104.

375. Šefrova H. (2002). Phyllonorycter robiniella (Clemens, 1859) – egg, larva, bionomics and its spread in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae). Acta Universitatis agriculturae mendelianae Brunensis. 50. 7–12.

376. Šefrova, H. (2003). Invasions of Lithocolletinae species in Europe – causes, kinds, limits and ecological impact (Lepidoptera, Gracillariidae). Ecologia (Bratislava), 22 (2). 132–142.

377. Sefrova H., Skuhavy V. (2000). The larval morphology of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic compared with the genus *Phyllonorycter* Hubner (Lepidoptera, Gracillariidae). Acta univ. agric. et silvic. Mendel. Brun. (Brno). 48(4) 23–30.

378. Šefrova H., Lastuvka. Z. (2001). Dispersal of the horse-chestnut leafminer *Cameraria ohridella* in Europe: its course, ways and causes. *Entomol. Zeit. Stuttgart*. 111. 195–198.
379. Seliutina, O.V., Shupranova, L.V., Holoborodko, K.K., Shulman, M.V., Bobylev, Y.P. (2020). Effect of *Cameraria ohridella* on accumulation of proteins, peroxidase activity and composition in *Aesculus hippocastanum* leaves. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 11 (2), 299-304.
380. Seljak G. (2013). The dynamics of introduction of alien phytophagous insects and mites into Slovenia. *Acta Entomologica Slovenica*. 21(2).85–122.
381. Seprös I. (1988). Újabb adatok az akáclevél-hólyagomoly *Parectopa robiniella* Clemens (Lepidoptera, Gracillariidae) magyarországi elterjedéséhez. *Növényvédelem*. 24(5). 218.
382. Schemmer, R., Chládeková, P., Medo, J., Barta, M. (2016). Natural prevalence of entomopathogenic fungi in hibernating pupae of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) and virulence of selected isolates. *Plant Protection Science*, 52 (3), 199–208.
383. Shupranova, L.V., Holoborodko, K.K., Seliutina, O.V., Pakhomov, O.Y. (2019). The influence of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) on the activity of the enzymatic antioxidant system of protection of the assimilating organs of *Aesculus hippocastanum* in an urbogenic environment. *Biosyst. Divers.*, 2019, 27(3). 238-243.
384. Shupranova, L., Holoborodko, K., Seliutina, O., Pakhomov, O. (2019). Influence of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic on the activity of antioxidant enzymes in horse chestnut leaves (*Aesculus hippocastanum* L.). *Problems of bioindications and ecology* 24 (1), 116-122.

385. Sies H. (1991). Role of reactive oxygen species in biological processes. *Journal of Molecular Medicine*. 69 (21). 965-968.
386. Simova-Tosic D., Filev S. (1985). Contribution to the knowledge of leaf miners of horse chestnut. *Zastita bilja*. 36, 235-239.
387. Simpson D.D. (2002). A conceptual framework for transferring research to practice. *Journal of Substance Abuse Treatment*;22(4):171–182.
388. Singh, H., Dixit, S., Verma, P. C., Singh P. K. (2013). Differential peroxidase activities in three different crops upon insect feeding. *Plant Signal and Behaviour*, 8 (10), 1-7.
389. Sinclair RJ, Hughes L (2010) Leaf miners: the hidden herbivores. *Austral Ecol* 35:300–313
390. Skuhavy V. (1998). On the leaf mining moth *Cameraria ohridella* Desch. & Dim. (Lep., Lithocolletidae) attacking *Aesculus hippocastanum* L. in the Czech Republic. *Anz. Schädlingkunde. Pflanzenschutz. Umweltschutz*. 71. 81–84.
391. Skuhavy V. (2003) *Cameraris ohridella* Des x Dem. 1986. *Forestry Compendium*. CABI. UK. 2003.
392. Smolinska, B., Leszczynska, J. (2017). Photosynthetic pigments and peroxidase activity of *Lepidium sativum* L. during assisted Hg phytoextraction. Smolinska, B., Leszczynska, J. Smolinska, B., Leszczynska, J. *Environmental Science and Pollution Research International*, 24 (15), 13384–13393.
393. Snieškienė, V. (2011). State of horse-chestnut, *Aesculus hippocastanum* L. in Lithuania: diseases and pest damages. V. Snieškienė, L. Baležentienė, A. Stankevičienė. *Ekologija*. – Vol. 57, n. 2. – P. 62–69.

394. Sorenson, J.S., McLister, J.D., Dearing, M.D. (2005) Novel plant secondary metabolites impact dietary specialist more than generalist (*Neotoma* spp.) Ecological Society of America, 86, 140-154.
395. Spencer K.A. (1973). Agromyzidae (Diptera) of economic importance, vol 9. Series entomologica. Springer, Berlin, pp 1–405.
396. Spencer K.A. (1976). The agromyzidae of fennoscandia and Denmark, vol 5, Part 1, 2. Scandinavian science press ltd, Klempenborg.
397. Starodub, N.F., Guidotti, M., Shavanova, K.E., Taran, M.V. Son'ko R.V. (2015). Ways for the control of the total toxicity of environmental objects and their instrumental providing. Biosensors & Bioelectronics, (6), 180.
398. Stanić, G., Jurišić, B. & Brkić, D. (1999). HPLC analysis of Esculin and Fraxin in horse-chestnut bark (*Aesculus hippocastanum* L.) Croatica Chemica Acta, 72, 827-834.
399. Starychenko, V., Golyk, L. & Patyka, M. (2016). Fluorescence of chlorophyll pigment in leaves of soft winter wheat annual at different stages of organogenesis. Bulletin of Agricultural Science, 9, 25–29.
400. Stelinski LL, Czokajlo D (2010) Suppression of citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* with an attract-and-kill formulation. Entomol Exp Appl 134:69–77
401. Stigner, H. (2000). De paardenkastan-jeminier-motte, *Cameraria ohridella*, een nieuwe bladmineerder voor Nederland (Lepidoptera: Gracillariidae). H. Stigner. Entomol. Berichten. O. 60. 159–163.

402. Stojanović, A. and Marković, Č. (2005). Parasitoid complex of *Phyllonorycter robiniella* (Clemens, 1859) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Serbia. *Journal of Pest Science* 78: 109–114.
403. Straw, N., Bellet-Travers, M., (2004). Impact and management of the horsechestnut leaf-miner (*Cameraria ohridella*). *Arboricultural Journal* 28, 67–83.
404. Straw N., Tilbury C. (2006). Host plants of the horse-chestnut leaf-miner (*Cameraria ohridella*), and the rapid spread of the moth in the UK 2002–2005. *Arboricultural J.* – 29. – P. 83–90.
405. Stojanovic A, Markovic C (2005) Parasitoid complex of *Phyllonorycter robiniella* (Clemens, 1859) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Serbia. *J Pest Sci* 78:109–114
406. Sukovata, L., Czokajlo, D., Kolk, A., Ślusarski, S., Jabłoński, T. (2011). An attempt to control *Cameraria ohridella* using an attract-and-kill technique. *Journal of Pest Science*, 84 (2), 207–212.
407. Swan D.I. (1973). Evaluation of biological control of the oak leaf-miner *Phyllonorycter messaniella* (Zell.) (Lep., Gracillariidae) in New Zealand. *Bull Entomol Res* 63:49–55.
408. Sweeney J., Johns R., Moise E. (2015). European beech leaf mining weevil: a new invasive established in Nova Scotia. The 26th USDA Interagency Research Annapolis, Forum on Invasive Species, January 13–16, 2015, Maryland, pp. 42–43.
409. Sweeney J., Meating J., Goble T. (2017). Effect of dosage and treatment frequency of efficacy of TreeAzin Systematic Insecticide for protecting foliage from the beech leaf-mining weevil and preventing mortality of American beech in high value urban environments. *SERG International* 2017

workshop. Proceedings, 7-9. Feb 2017. Nat Resour Can Can For Serv 46:1124–1132.

410. Świdarska-Kończak G., Klusek J., Kończak A. (2007). The effect of exogenous GSH, GSSG and GST-E on glutathione concentration and activity of selected glutathione enzymes in the liver, kidney and muscle of mice. *Animal Science Papers and Reports*. 25. 111–117.

411. Szaboky C., Vas J. (1997). Ujabb adatok a Vadgesztenyelevel-Aknazo-Moryrol *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic 1986, Lep., Lithocolletidae). *Növényvédelem*, 33(1). 29-33.

412. Szöcs L., George M., Thuryczy C., Csyka G. (2015). Parasitoids of the lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae) recorded throughout the area it recently colonized. *Eur J Entomol* 112. 591–598.

413. Szöcs L., Melika G., Thuróczy Cs., Csóka Gy.(2014). Adatok az invázió hárslevél sátorosmoly (*Phyllonorycter issikii* Kumana, 1963) magyarországi parazitoid együtteseinek ismeretéhez. *Növényvédelem*. 2014. 50 (10). 445-451.

414. Takashima Y., Suzuki M., Ishiguri F., Iizuka K., Yoshizawa N., Yokota S. (2013). Cationic peroxidase related to basal resistance of *Betula platyphylla* var. *japonica* plantlet No. 8 against canker-rot fungus *Inonotus obliquus* strain IO-U1 *Plant Biotechnology*, 30 (2). 199-205.

415. Taiz, L. and Zeiger, E. (1991) *Plant physiology: Mineral nutrition*. The Benjamin Cummings Publishing Co., Inc. Redwood City, 100-119.

416. Takos, I., Varsamis, G., Avtzis, D., Galatsidas, S., Merou, T., Avtzis, N. (2008). The effect of defoliation by *Cameraria ohridella* Deschka and Dimic (Lepidoptera: Gracillariidae) on seed germination and seedling vitality in *Aesculus hippocastanum* L. *Forest Ecology and Management*, 255 (3-4), 830-835.

417. Tarwacki G., Bystrowski C., Celner-Warole K. (2012). Effect of sun-exposure of the horse chestnut (*Aesculus hippocastanum* L.) on the occurrence and number of parasitoids of the horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic) in central Poland in 2004-2006. *Folia Forestalia Polonica, series A*, 54 (1), pp. 56-62.
418. Thalmann, C., Freise, J., Heitland, W. & Bacher, S. (2003). Effects of defoliation by horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella*) on reproduction in *Aesculus hippocastanum*. *Trees*, 17(5), 383–388.
419. Thuróczy, C., Balózs, K., Reider-Saly, K. (2002). Change of the parasitoid complex of horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* Des & Dem, from the appearance of the pest in Hungary, Csopak, Hungary 17–20 september 2002.
420. Tilbury, C. (2004). Recent establishment of horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella*, in the United Kingdom. C. Tilbury, N.A. Straw, H. Evans. Proceedings of 1st International *Cameraria* Symposium. *Cameraria ohridella* and other invasive leaf-miner in Europe. IOCB Prague, 24–27 March 2004. Prague. 43.
421. Timus, A. (2005). Evolutia moliei miniere a castnului *Cameraria ohridella* Den. et Dimič in 2005 / A. Timus, I. Mihailov. *Acta Universitatis. Seria Stiinte Agricole.* – N. 1. – P. 358–363.
422. Tognolli M, Penel C, Greppin H, Simon P (2002) Analysis and expression of the class III peroxidase large gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Gene* 288: 129–138.
423. Tomczyk A., Kropczyńska-Linkiewicz D., Ptak A. (2008). Use of extracts from the leaves of white and red horse-chestnut to the studies on the plant acceptance by horse-chestnut leafminer (*Cameraria ohridella*) *Prog. Plant Prot.*; 48: 1370–1373.

424. Tseng Yi-Chin & Chu Shi-Wei. (2017). High spatio-temporal-resolution detection of chlorophyll fluorescence dynamics from a single chloroplast with confocal imaging fuorometer. Tseng and Chu Plant Methods, 13(43).
425. Turcani M., Csoka G., Grodzki W., Zahradnik P. (2001) Recent invasions of exotic forest insets in Eastern Central Europe. Propection of World Forests from Insect Pests: Advaces in Research ; IUFRO Word Serios.. 11. – Vienna: IUFRO Secretariat. 99–106.
426. Ukraine // The World Factbook. – Washington, D.C.: Central Intelligence Agency, 2017. – 8 April. – Дата звернення: 21 лютого 2019 року.
427. US 8535932 B2. Lecanicillium muscarium strain V-5, pest extermination method using the same, and microorganism pesticide comprising the same.
428. Valade, R., Kenis, M., Hernandez-Lopez, A., Augustin, S., Mari Mena, N., Magnoux, E., Rougeric, R., Lakatos, F., Rogues, A., Lopez-Vaamonde, C. (2009). Mitochondrial and microsatellite DNA markers reveal a Balkan origin for the highly invasive horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae). Molecular Ecology, 18 (6), 3458–3470.
429. van Nieukerken E., Wagner D., Baldessari. M. (2012). Antispila oinophylla new species (Lepidoptera, Heliozelidae), a new North American grapevine leafminer invading Italian vineyards: taxonomy, DNA barcodes and life cycle. ZooKeys 170:29–77.
430. Vidal S., Buszko J. (1990) Studies on the mining Lepidoptera of Poland. VIII. Chalcidoid wasps reared from mining Lepidoptera (Hymenoptera, Chalcidoidea). Polskie pismo entomologiczne (Bulletin entomologique de Pologne). 60. 73-103.

431. Vidano C. (1970). Foglioline di Robinia pseudoacacia con mine di un Microlepidottero nuovo per l'Italia. – L'Apicoltore Moderno 61(10): 1–2.
432. Villalva, S. (2003). Presencia en España de Cameraria ohridella Deska & Dimič (Lepidoptera: Gracillariidae) plaga del castaño de Indias / S. Villalva, P. Del Estal // III. Congreso Nacional de Entomología Aplicada. IX. Jornadas científicas de la Sociedad Española de Entomología Aplicada, Ávila, España, 20–24 October 2003: Programa de sesiones. – Avila, – 39.
433. Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L., Westbrooks R. (1996) Biological invasions as global environment change. American Scientist. 84. 468–478.
434. Vogt, G., Falckenhayn, C., Schimpf, A., Schmid, K., Hanna, K., Panteleit, J., Helm, M., Schulz, R., Lyko, F. (2015). The marbled crayfish as a paradigm for saltational speciation by autopolyploidy and parthenogenesis in animals. Biology Open, 4(11), 1583–1594.
435. Voronkova, Y.S., Marenkov, O.M., Holoborodko, K.K. (2018). Liver antioxidant system of the Prussian carp and pumpkinseed as response to the environmental change. Ukrainian Journal of Ecology. 8 (1), 749-754.
436. Voronkova, Y.S., Voronkova, O.S., Gorban, V.A., Holoborodko, K.K. (2018). Oxidative stress, reactive oxygen species, antioxidants: a review. Ecology and Noospherology. 29(1), 52–55.
437. Walczak U, Baraniak E, Jerzak E (2010) Host range of an invasive moth, Phyllonorycter leucographella. J Appl Entomol 134:714–717
438. Walter M, Binimelis R (2009) The multiple meanings of the Cameraria ohridella biological invasion in Paris's Green Areas. Landscape Res 34:527–544.

439. War, A. R., Taggar, G. K., Hussain, B., Taggar, M. S., Nair, R. M., Sharma, H. C. (2018). Plant defence against herbivory and insect adaptations. *AoB PLANTS*, 10(4).
440. Weisburger J.H., Fridovsich J. (1973). Superoxide dismutase organelle specificity. *J. Biol Chem.* 248. 3582–3591.
441. Weryszko-Chmielewska, E., Haratym, W. (2011). Changes in leaf tissues of common horse chestnut (*Aesculus hippocastanum* L.) colonised by the horse-chestnut leaf miner (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimić). *Acta Agrobotanica*, 64, 11–22.
442. Whitebread S.E. (1989). *Phyllonorycter robiniella* (Clemens, 1859) in Europe (Lepidoptera: Gracillariidae). *Nota Lepidopterologica*. 12. 344–353.
443. Wigginton, A. J., Birge, W. J. (2007). Toxicity of cadmium to six species in two genera of crayfish and the effect of cadmium on molting success. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 26(3), 548–554.
444. Wojciechowicz-Żytka E., Jankowska, B. (2004). The occurrence and harmfulness of *Phyllonorycter robiniella* (Clem.), a new leafminer of *Robinia pseudoacacia* L. trees. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities, Horticulture* 7 (1): <http://www.ejpau.media.pl/series/volume7/issue1/horticulture/art-06.html>
445. Wullaert S. (2012). *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae), new to the Belgian fauna. *Phegea*. 40(3). 63–65.
446. Young I., Woodside J. (2001). Antioxidant in health and disease. *J. ClinPathol* 54. 176–186.

447. Zare R., Gams W. (2001). A revision of *Verticillium* sect. *Prostrata*. III. Generic classification. *Nova Hedwigia*. 72 (3–4): 329–337.
448. Zare R., Gams W. (2001). A revision of *Verticillium* sect. *Prostrata*. IV. The genera *Lecanicillium* and *Simplicillium* gen. nov. *Nova Hedwigia*. Vol. 73. 1-50.
449. Zhelokhovtsev A.H. (1994). Tribe heterarthrini. In: Tobias VI, Zinov'ev AG (eds) *Keys to the insects of the European part of the USSR*, Vol. III. Hymenoptera, Part IV. Symphyta, EJ Brill, Leiden, Germany, 297–318.
450. Zubrik M., Kunca A., Csoka C. (2013). Insect and disease damaging trees and shrubs of Europe. 536.

ДОДАТОК А

Систематичний список таксонів родини родини Gracillariidae України

№	Назва таксону	Географічна зона				
		Зона мішаних лісів	Рівнинні ландшафтні структури		Гірські ландшафтні структури	
			Лісостепова зона	Степова зона	Українські Карпати	Кримські гори
GRACILLARIINAE						
Parectopa Clemens, 1860						
1	<i>P. ononidis</i> (Zeller, 1839)	+	+	+	+	+
2	<i>P. robiniella</i> (Clemens, 1863)	+	+	+	+	+
Micrurapteryx Spuler, 1910						
3	<i>M. gradatella</i> (Herrich-Schäffer, 1855)	+	+	+		+
4	<i>M. kollariella</i> (Zeller, 1839)	+				
Gracillaria Haworth, 1828						
5	<i>G. loriolella</i> Frey, 1881			+		
6	<i>G. syringella</i> (Fabricius, 1794)	+	+	+	+	+
Caloptilia Hübner, [1825]						
7	<i>C. alchimiella</i> (Scopoli, 1763)	+	+	+	+	+
8	<i>C. betulicola</i> (M. Hering, 1928)	+			+	
9	<i>C. cuculipennella</i> (Hübner, 1796)	+	+	+	+	+
10	<i>C. elongella</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+
11	<i>C. fidella</i> (Reutti, 1853)					+
12	<i>C. flava</i> (Staudinger, 1871)			+		+
13	<i>C. falconipennella</i> (Hübner, [1813])	+	+	+		
14	<i>C. fribergensis</i> (Fritzsche, 1871)			+		

№	Назва таксону	Географічна зона				
		Рівнинні ландшафтні структури		Гірські ландшафтні структури		
		Зона мішаних лісів	Лісостепова зона	Степова зона	Українські Карпати	Кримські гори
15	<i>C. hemidactylella</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)		+	+		+
16	<i>C. onustella</i> (Hübner, [1813])			+		
17	<i>C. populetorum</i> (Zeller, 1839)	+	+	+	+	
18	<i>C. robustella</i> Jäckh, 1972	+	+	+		+
19	<i>C. rufipennella</i> (Hübner, 1796)		+	+		
20	<i>C. semifascia</i> (Haworth, 1828)	+	+	+		+
21	<i>C. stigmatella</i> (Fabricius, 1781)	+	+	+	+	+
22	<i>C. suberinella</i> (Tengström, 1848)	+			+	
Aspilapteryx Spuler, 1910						
23	<i>A. limosella</i> (Duponchel, 1843)			+		
24	<i>A. tringipennella</i> (Zeller, 1839)	+	+	+	+	+
Euspilapteryx Stephens, 1835						
25	<i>E. auroguttella</i> (Stephens, 1835)	+	+	+	+	+
Calybites Hübner, [1822]						
26	<i>C. phasianipennella</i> (Hübner, [1813])	+	+	+	+	+
27	<i>C. quadrisignella</i> (Zeller, 1839)	+	+	+	+	+
Sauterina Kuznetzov, 1979						
28	<i>S. hofmanniella</i> (Schleich, 1867)			+		
Acrocercops Wallengren, 1881						
29	<i>A. brongniardella</i> (Fabricius, 1798)	+	+	+	+	+
Dialectica Walsingham, 1897						

№	Назва таксону	Географічна зона				
		Зона мішаних лісів	Рівнинні ландшафтні структури		Гірські ландшафтні структури	
			Лісостепова зона	Степова зона	Українські Карпати	Кримські гори
30	<i>D. imperialella</i> (Zeller, 1847) Leucospilapteryx Spuler, 1910	+				
31	<i>L. omissella</i> (Stainton, 1848) ORNIXOLINAE	+			+	
	Ornixola Kuznetzov, 1979					
32	<i>O. caudulatella</i> , (Zeller, 1839) Callisto Stephens, 1834			+		+
33	<i>C. coffeella</i> (Zetterstedt, 1839)	+				
34	<i>C. denticulella</i> (Thunberg, 1794)	+	+	+	+	+
35	<i>C. insperatella</i> (Nickerl, 1864) Parornix Spuler, 1910	+				
36	<i>P. anguliferella</i> (Zeller, 1847)			+		
37	<i>P. anglicella</i> (Stainton, 1850)	+	+	+	+	+
38	<i>P. devoniella</i> (Stainton, 1850)	+	+	+	+	+
39	<i>P. finitimella</i> (Zeller, 1850)			+		
40	<i>P. scoticella</i> (Stainton, 1850)	+	+	+		+
41	<i>P. szoecsi</i> (Gozmány, 1952) Gammaornix Kuznetzov, 1979					+
42	<i>G. avellanella</i> (Stainton, 1854)	+			+	
43	<i>G. petiolella</i> (Frey, 1863) Deltaornix Kuznetzov, 1979			+		
44	<i>D. torquillella</i> (Zeller, 1850)	+	+	+	+	+

№	Назва таксону	Географічна зона				
		Зона мішаних лісів	Рівнинні ландшафтні структури		Гірські ландшафтні структури	
			Лісостепова зона	Степова зона	Українські Карпати	Кримські гори
LITHOCOLLETINAE						
Cameraria Chapman, 1902						
45	<i>C. ohridella</i> Deschka & Dimič, 1986	+	+	+	+	+
Macrosaccus Davis and De Prins, 2011						
46	<i>M. robiniella</i> (Clemens, 1859)	+	+	+	+	+
Phyllonorycter Hübner, [1822]						
47	<i>P. blancardella</i> (Fabricius, 1781)			+		
48	<i>P. cavella</i> (Zeller, 1846)	+	+	+	+	+
49	<i>P. cerasicolella</i> (Harrich-Schäffer, 1855)	+	+	+		+
50	<i>P. comparella</i> (Duponchel, 1843)	+	+			
51	<i>P. coryli</i> (Nicelli, 1851)			+		+
52	<i>P. corylifoliella</i> (Hübner, 1796)			+		
53	<i>P. froelichiella</i> (Zeller, 1839)	+			+	
54	<i>P. gerasimowi</i> (M. Hering, 1930)	+	+			
55	<i>P. harrisella</i> (Linnaeus, 1761)	+				
56	<i>P. heegeriella</i> (Zeller, 1846)	+	+			
57	<i>P. issikii</i> (Kumata, 1963)	+	+	+	+	
58	<i>P. klemannella</i> (Fabricius, 1781)	+	+	+		+
59	<i>P. lantanella</i> (Schrank, 1802)			+		
60	<i>P. lautella</i> (Zeller, 1846)	+				
61	<i>P. medicaginella</i> (Gerasimov, 1930)			+		+
62	<i>P. messaniella</i> (Zeller, 1846)		+	+		

№	Назва таксону	Географічна зона				
		Рівнинні ландшафтні структури			Гірські ландшафтні структури	
		Зона мішаних лісів	Лісостепова зона	Степова зона	Українські Карпати	Кримські гори
63	<i>P. muelleriella</i> (Zeller, 1839)			+		
64	<i>P. nicellii</i> (Stainton, 1851)			+		+
65	<i>P. nigrescentella</i> (Logan, 1851)	+				
66	<i>P. oxyacanthae</i> (Frey, 1856)			+		
67	<i>P. pastorella</i> (Zeller, 1846)	+	+		+	
68	<i>P. platani</i> (Staudinger, 1870)	+	+	+		+
69	<i>P. populifoliella</i> (Treitschke, 1833)	+	+	+	+	+
70	<i>P. pyrifoliella</i> (Gerasimov, 1933)	+	+	+		+
71	<i>P. quercifoliella</i> (Zeller, 1839)	+	+	+	+	+
72	<i>P. rajella</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
73	<i>P. roboris</i> (Zeller, 1839)	+	+	+	+	+
74	<i>P. sagitella</i> (Bjerkander, 1790)	+	+	+	+	+
75	<i>P. sorbi</i> (Frey, 1855)	+				
76	<i>P. spinicolella</i> (Zeller, 1846)		+	+		+
77	<i>P. stettinensis</i> (Nicelli, 1852)	+				
78	<i>P. strigulatella</i> (Lienig & Zeller, 1846)	+			+	
79	<i>P. ulmifoliella</i> (Hübner, [1817])	+	+	+	+	+
Asymmetrivalva Kuznetsov & Baryshnikova, 2004						
80	<i>A. acerifoliella</i> (Zeller, 1839)	+	+	+	+	+
81	<i>A. dubitella</i> (Herrich-Schäffer, 1855)	+				
82	<i>A. insignitella</i> (Zeller, 1846)	+	+	+	+	+
83	<i>A. joannisi</i> (Le Marchand, 1936)			+		

№	Назва таксону	Географічна зона				
		Зона мішаних лісів	Рівнинні ландшафтні структури		Гірські ландшафтні структури	
			Лісостепова зона	Степова зона	Українські Карпати	Кримські гори
84	<i>A. salicicolella</i> (Sircom, 1848)	+	+	+		
85	<i>A. salictella</i> (Zeller, 1846)	+	+	+		+
86	<i>A. viminetorum</i> (Stainton, 1854)			+		+
Juxtafera Baryshnikova, 2006						
87	<i>J. agilella</i> (Zeller, 1846)		+	+		
88	<i>J. emberizaepennella</i> (Bouché, 1834)	+	+	+	+	+
89	<i>J. schreberella</i> (Fabricius, 1781)			+		+
90	<i>J. trifasciella</i> (Haworth, 1828)					+
PHYLLOCNISTINAE						
Phyllocnistis Zeller, 1848						
91	<i>P. extrematrix</i> Martynova, 1955			+		
92	<i>P. labyrinthella</i> (Bjerkander, 1790)					+
93	<i>P. saligna</i> (Zeller, 1839)			+		
94	<i>P. unipunctella</i> (Stephens, 1834)	+	+	+	+	+
Всього		61	51	70	38	51

ДОДАТОК Б

Типи ареалів Gracillariidae фауни України

№	Вид	Тип ареалу*						
		Голарк- тичний	Транспале- арктичний	Євроси- бірський	Західно- палеарк- тичний	Євро- пейський	Серед- земно- морський	Ірано- туран- ський
1	<i>P. ononidis</i> (Zeller, 1839)					+		
2	<i>P. robiniella</i> (Clemens, 1863)	+						
3	<i>M. gradatella</i> (Herrich-Schäffer, 1855)			+				
4	<i>M. kollariella</i> (Zeller, 1839)			+				
5	<i>G. loriolella</i> Frey, 1881					+		
6	<i>G. syringella</i> (Fabricius, 1794)					+		
7	<i>C. alchimiella</i> (Scopoli, 1763)		+					
8	<i>C. betulicola</i> (M. Hering, 1928)		+					
9	<i>C. cuculipennella</i> (Hübner, 1796)		+					
10	<i>C. elongella</i> (Linnaeus, 1761)		+					
11	<i>C. fidella</i> (Reutti, 1853)					+		
12	<i>C. flava</i> (Staudinger, 1871)						+	
13	<i>C. falconipennella</i> (Hübner, [1813])					+		
14	<i>C. fribergensis</i> (Fritzsche, 1871)					+		
15	<i>C. hemidactylella</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)					+		

№	Вид	Тип ареалу*						
		Голарк- тичний	Транспале- арктичний	Євроси- бірський	Західно- палеарк- тичний	Євро- пейський	Серед- земно- морський	Ірано- туран- ський
16	<i>C. onustella</i> (Hübner, [1813])					+		
17	<i>C. populetorum</i> (Zeller, 1839)		+					
18	<i>C. robustella</i> Jäckh, 1972					+		
19	<i>C. rufipennella</i> (Hübner, 1796)					+		
20	<i>C. semifascia</i> (Haworth, 1828)					+		
21	<i>C. stigmatella</i> (Fabricius, 1781)		+					
22	<i>C. suberinella</i> (Tengström, 1848)		+					
23	<i>A. limosella</i> (Duponchel, 1843)					+		
24	<i>A. tringipennella</i> (Zeller, 1839)					+		
25	<i>E. auroguttella</i> (Stephens, 1835)					+		
26	<i>C. phasianipennella</i> (Hübner, [1813])		+					
27	<i>C. quadrisignella</i> (Zeller, 1839)					+		
28	<i>S. hofmanniella</i> (Schleich, 1867)			+				
29	<i>A. brongniardella</i> (Fabricius, 1798)					+		
30	<i>D. imperialella</i> (Zeller, 1847)					+		
31	<i>L. omissella</i> (Stainton, 1848)					+		
32	<i>O. caudulatella</i> , (Zeller, 1839)		+					

№	Вид	Тип ареалу*						
		Голарк- тичний	Транспале- арктичний	Євроси- бірський	Західно- палеарк- тичний	Євро- пейський	Серед- земно- морський	Ірано- туран- ський
33	<i>C. coffeella</i> (Zetterstedt, 1839)					+		
34	<i>C. denticulella</i> (Thunberg, 1794)			+				
35	<i>C. insperatella</i> (Nickerl, 1864)					+		
36	<i>P. anguliferella</i> (Zeller, 1847)						+	
37	<i>P. anglicella</i> (Stainton, 1850)				+			
38	<i>P. devoniella</i> (Stainton, 1850)		+					
39	<i>P. finitimella</i> (Zeller, 1850)					+		
40	<i>P. scoticella</i> (Stainton, 1850)		+					
41	<i>P. szoecsi</i> (Gozmány, 1952)							+
42	<i>G. avellanella</i> (Stainton, 1854)					+		
43	<i>G. petiolella</i> (Frey, 1863)						+	
44	<i>D. torquillella</i> (Zeller, 1850)					+		
45	<i>C. ohridella</i> Deschka & Dimič, 1986				+			
46	<i>M. robiniella</i> (Clemens, 1859)	+						
47	<i>P. blancardella</i> (Fabricius, 1781)				+			
48	<i>P. cavella</i> (Zeller, 1846)					+		
49	<i>P. cerasicolella</i> (Harrich-Schäffer, 1855)			+				
50	<i>P. comparella</i> (Duponchel, 1843)					+		
51	<i>P. coryli</i> (Nicelli, 1851)					+		

№	Вид	Тип ареалу*						
		Голарк- тичний	Транспале- арктичний	Євроси- бірський	Західно- палеарк- тичний	Євро- пейський	Серед- земно- морський	Ірано- туран- ський
52	<i>P. corylifoliella</i> (Hübner, 1796)			+				
53	<i>P. froelichiella</i> (Zeller, 1839)					+		
54	<i>P. gerasimowi</i> (M. Hering, 1930)					+		
55	<i>P. harrisella</i> (Linnaeus, 1761)					+		
56	<i>P. heegeriella</i> (Zeller, 1846)					+		
57	<i>P. issikii</i> (Kumata, 1963)		+					
58	<i>P. klemannella</i> (Fabricius, 1781)					+		
59	<i>P. lantanella</i> (Schrank, 1802)					+		
60	<i>P. lautella</i> (Zeller, 1846)					+		
61	<i>P. medicaginella</i> (Gerasimov, 1930)						+	
62	<i>P. messaniella</i> (Zeller, 1846)					+		
63	<i>P. muelleriella</i> (Zeller, 1839)					+		
64	<i>P. nicellii</i> (Stainton, 1851)					+		
65	<i>P. nigrescentella</i> (Logan, 1851)					+		
66	<i>P. oxyacanthae</i> (Frey, 1856)			+				
67	<i>P. pastorella</i> (Zeller, 1846)		+					
68	<i>P. platani</i> (Staudinger, 1870)							+
69	<i>P. populifoliella</i> (Treitschke, 1833)			+				
70	<i>P. pyrifoliella</i>					+		

№	Вид	Тип ареалу*						
		Голарк- тичний	Транспале- арктичний	Євроси- бірський	Західно- палеарк- тичний	Євро- пейський	Серед- земно- морський	Ірано- туран- ський
	(Gerasimov, 1933)							
71	<i>P. quercifoliella</i> (Zeller, 1839)						+	
72	<i>P. rajella</i> (Linnaeus, 1758)						+	
73	<i>P. roboris</i> (Zeller, 1839)						+	
74	<i>P. sagitella</i> (Bjerkander, 1790)				+			
75	<i>P. sorbi</i> (Frey, 1855)						+	
76	<i>P. spinicolella</i> (Zeller, 1846)				+			
77	<i>P. stettinensis</i> (Nicelli, 1852)						+	
78	<i>P. strigulatella</i> (Lienig & Zeller, 1846)		+					
79	<i>P. ulmifoliella</i> (Hübner, [1817])		+					
80	<i>A. acerifoliella</i> (Zeller, 1839)						+	
81	<i>A. dubitella</i> (Herrich-Schäffer, 1855)						+	
82	<i>A. insignitella</i> (Zeller, 1846)				+			
83	<i>A. joannisi</i> (Le Marchand, 1936)						+	
84	<i>A. salicicolella</i> (Sircom, 1848)		+					
85	<i>A. salictella</i> (Zeller, 1846)		+					
86	<i>A. viminetorum</i> (Stainton, 1854)						+	
87	<i>J. agilella</i> (Zeller, 1846)						+	
88	<i>J. emberizaepennella</i>			+				

Тип ареалу*

№	Вид	Голарктичний	Транспалеарктичний	Євросибірський	Західнопалеарктичний	Європейський	Середземно-морський	Ірано-туранський
	(Bouché, 1834)							
89	<i>J. schreberella</i> (Fabricius, 1781)					+		
90	<i>J. trifasciella</i> (Haworth, 1828)						+	
91	<i>P. extrematrix</i> Martynova, 1955					+		
92	<i>P. labyrinthella</i> (Bjerkander, 1790)			+				
93	<i>P. saligna</i> (Zeller, 1839)					+		
94	<i>P. unipunctella</i> (Stephens, 1834)			+				
	Всього	2	17	11	6	51	4	2

* Зоогеографічний аналіз виконано на підставі визнаних зоогеографічних схем (Емельянов, 1974; Городков, 1984): Голарктичний ареал – поширення в Палеарктиці та Неарктиці, за винятком Крайньої Півночі; Транспалеарктичний ареал – поширення в Палеарктиці, крім Крайньої Півночі; Євросибірський ареал – поширення в бореальній частині Палеарктики; Західнопалеарктичний ареал – поширення в Палеарктиці на сході обмежене східною межею Сибіру; Європейський ареал – поширення на більшій частині Європи; Ірано-туранський ареал – Мала Азія, Іран, Ірак, Закавказзя, Центральна Азія, диз'юнктивно Північний Китай, південь Західного Сибіру, Південне Приуралля, Північне Причорномор'я.

ДОДАТОК В

Спектр трофічних зв'язків гусені *Gracillariidae* в Україні

Родини квіткових рослин

№	Вид	Fabaceae	Oleaceae	Fagaceae	Betulaceae	Cannabaceae	Sapindaceae	Salicaceae	Lamiaceae	Plantaginaceae	Hypericaceae	Primulaceae	Polygonaceae	Rhamnaceae	Boraginaceae	Asteraceae	Rosaceae	Malvaceae	Platanaceae	Caprifoliaceae	Ulmaceae	
1	<i>P. ononidis</i> (Zeller, 1839)	+																				
2	<i>P. robiniella</i> (Clemens, 1863)	+																				
3	<i>M. gradatella</i> (Herrich-Schäffer, 1855)	+																				
4	<i>M. kollariella</i> (Zeller, 1839)	+																				
5	<i>G. loriolella</i> Frey, 1881		+																			
6	<i>G. syringella</i> (Fabricius, 1794)		+																			
7	<i>C. alchimiella</i> (Scopoli, 1763)			+																		
8	<i>C. betulicola</i> (M. Hering, 1928)				+																	
9	<i>C. cuculipennella</i> (Hübner, 1796)		+																			
10	<i>C. elongella</i> (Linnaeus, 1761)				+																	
11	<i>C. fidella</i> (Reutti, 1853)					+																
12	<i>C. flava</i> (Staudinger, 1871)	+																				
13	<i>C. falconipennella</i> (Hübner, [1813])				+																	
14	<i>C. fribergensis</i> (Fritzsche, 1871)																					+
15	([Denis & Schiffermüller], 1775)																					+
16	<i>C. onustella</i> (Hübner, [1813])																					+

Родини квіткових рослин

№	Вид	Fabaceae	Oleaceae	Fagaceae	Betulaceae	Cannabaceae	Sapindaceae	Salicaceae	Lamiaceae	Plantaginaceae	Hypericaceae	Primulaceae	Polygonaceae	Rhamnaceae	Boraginaceae	Asteraceae	Rosaceae	Malvaceae	Platanaceae	Caprifoliaceae	Ulmaceae	
17	<i>C. populetorum</i> (Zeller, 1839)				+																	
18	<i>C. robustella</i> Jäckh, 1972			+																		
19	<i>C. rufipennella</i> (Hübner, 1796)						+															
20	<i>C. semifascia</i> (Haworth, 1828)						+															
21	<i>C. stigmatella</i> (Fabricius, 1781)							+														
22	<i>C. suberinella</i> (Tengström, 1848)				+																	
23	<i>A. limosella</i> (Duponchel, 1843)								+													
24	<i>A. tringipennella</i> (Zeller, 1839)									+												
25	<i>E. auroguttella</i> (Stephens, 1835)										+											
26	<i>C. phasianipennella</i> (Hübner, [1813])											+	+									
27	<i>C. quadrisignella</i> (Zeller, 1839)													+								
28	<i>S. hofmanniella</i> (Schleich, 1867)	+																				
29	<i>A. brongniardella</i> (Fabricius, 1798)			+																		
30	<i>D. imperialella</i> (Zeller, 1847)														+							
31	<i>L. omisella</i> (Stainton, 1848)															+						
32	<i>O. caudulatella</i> , (Zeller, 1839)								+													
33	<i>C. coffeella</i> (Zetterstedt, 1839)								+													
34	<i>C. denticulella</i>																					+

Родини квіткових рослин

№	Вид	Fabaceae	Oleaceae	Fagaceae	Betulaceae	Cannabaceae	Sapindaceae	Salicaceae	Lamiaceae	Plantaginaceae	Hypericaceae	Primulaceae	Polygonaceae	Rhamnaceae	Boraginaceae	Asteraceae	Rosaceae	Malvaceae	Platanaceae	Caprifoliaceae	Ulmaceae	
	(Thunberg, 1794)																					
35	<i>C. insperatella</i> (Nickerl, 1864)																+					
36	<i>P. anguliferella</i> (Zeller, 1847)																+					
37	<i>P. anglicella</i> (Stainton, 1850)																+					
38	<i>P. devoniella</i> (Stainton, 1850)				+																	
39	<i>P. finitimella</i> (Zeller, 1850)																+					
40	<i>P. scoticella</i> (Stainton, 1850)																+					
41	<i>P. szoeci</i> (Gozmány, 1952)																+					
42	<i>G. avellanella</i> (Stainton, 1854)																+					
43	<i>G. petiolella</i> (Frey, 1863)																+					
44	<i>D. torquillella</i> (Zeller, 1850)																+					
45	<i>C. ohridella</i> Deschka & Dimič, 1986						+															
46	<i>M. robiniella</i> (Clemens, 1859)	+																				
47	<i>P. blancardella</i> (Fabricius, 1781)																+					
48	<i>P. cavella</i> (Zeller, 1846)				+																	
49	<i>P. cerasicolella</i> (Harrich-Schäffer, 1855)																+					
50	<i>P. comparella</i> (Duponchel, 1843)							+														
51	<i>P. coryli</i> (Nicelli, 1851)				+																	
52	<i>P. corylifoliella</i> (Hübner, 1796)																+					
53	<i>P. froelichiella</i> (Zeller, 1839)				+																	

Родини квіткових рослин

№	Вид	Fabaceae	Oleaceae	Fagaceae	Betulaceae	Cannabaceae	Sapindaceae	Salicaceae	Lamiaceae	Plantaginaceae	Hypericaceae	Primulaceae	Polygonaceae	Rhamnaceae	Boraginaceae	Asteraceae	Rosaceae	Malvaceae	Platanaceae	Caprifoliaceae	Ulmaceae	
54	<i>P. gerasimowi</i> (M. Hering, 1930)																+					
55	<i>P. harrisella</i> (Linnaeus, 1761)			+																		
56	<i>P. heegeriella</i> (Zeller, 1846)			+																		
57	<i>P. issikii</i> (Kumata, 1963)																	+				
58	<i>P. klemannella</i> (Fabricius, 1781)			+																		
59	<i>P. lantanella</i> (Schrank, 1802)																+					
60	<i>P. lautella</i> (Zeller, 1846)				+																	
61	<i>P. medicaginella</i> (Gerasimov, 1930)	+																				
62	<i>P. messaniella</i> (Zeller, 1846)			+																		
63	<i>P. muelleriella</i> (Zeller, 1839)			+																		
64	<i>P. nicellii</i> (Stainton, 1851)				+																	
65	<i>P. nigrescentella</i> (Logan, 1851)	+																				
66	<i>P. oxyacanthae</i> (Frey, 1856)																+					
67	<i>P. pastorella</i> (Zeller, 1846)							+														
68	<i>P. platani</i> (Staudinger, 1870)																			+		
69	<i>P. populifoliella</i> (Treitschke, 1833)							+														
70	<i>P. pyrifoliella</i> (Gerasimov, 1933)																+					
71	<i>P. quercifoliella</i> (Zeller, 1839)			+																		
72	<i>P. rajella</i> (Linnaeus, 1758)				+																	

Родини квіткових рослин

№	Вид	Fabaceae	Oleaceae	Fagaceae	Betulaceae	Cannabaceae	Sapindaceae	Salicaceae	Lamiaceae	Plantaginaceae	Hypericaceae	Primulaceae	Polygonaceae	Rhamnaceae	Boraginaceae	Asteraceae	Rosaceae	Malvaceae	Platanaceae	Caprifoliaceae	Ulmaceae	
73	<i>P. roboris</i> (Zeller, 1839)			+																		
74	<i>P. sagitella</i> (Bjerkander, 1790)							+														
75	<i>P. sorbi</i> (Frey, 1855)																+					
76	<i>P. spinicolella</i> (Zeller, 1846)																+					
77	<i>P. stettinensis</i> (Nicelli, 1852)				+																	
78	<i>P. strigulatella</i> (Lienig & Zeller, 1846)				+																	
79	<i>P. ulmifoliella</i> (Hübner, [1817])				+																	
80	<i>A. acerifoliella</i> (Zeller, 1839)						+															
81	<i>A. dubitella</i> (Herrich-Schäffer, 1855)							+														
82	<i>A. insignitella</i> (Zeller, 1846)	+																				
83	<i>A. joannisi</i> (Le Marchand, 1936)						+															
84	<i>A. salicicolella</i> (Sircom, 1848)							+														
85	<i>A. salictella</i> (Zeller, 1846)							+														
86	<i>A. viminetorum</i> (Stainton, 1854)							+														
87	<i>J. agilella</i> (Zeller, 1846)																					+
88	<i>J. emberizaepennella</i> (Bouché, 1834)																				+	
89	<i>J. schreberella</i> (Fabricius, 1781)																					+

Родини квіткових рослин

№	Вид	Fabaceae	Oleaceae	Fagaceae	Betulaceae	Cannabaceae	Sapindaceae	Salicaceae	Lamiaceae	Plantaginaceae	Hypericaceae	Primulaceae	Polygonaceae	Rhamnaceae	Boraginaceae	Asteraceae	Rosaceae	Malvaceae	Platanaceae	Caprifoliaceae	Ulmaceae
90	<i>J. trifasciella</i> (Haworth, 1828)																			+	
91	<i>P. extrematrix</i> Martynova, 1955							+													
92	<i>P. labyrinthella</i> (Bjerkander, 1790)							+													
93	<i>P. saligna</i> (Zeller, 1839)							+													
94	<i>P. unipunctella</i> (Stephens, 1834)							+													
Всього		10	3	10	15	1	8	15	1	1	1	1	1	1	1	1	19	1	1	2	2

ДОДАТОК Г

Середні таксаційні показники деревостанів робінії звичайної
Придніпровського Степу України за класами віку

Клас віку*	Загальна площа виділів, га	Запас деревостанів, тис. м ³	Середня висота, м	Середній діаметр, см	Відносна повнота	Клас бонітету
1	22,0	0,15	2,5	2,7	0,65	II,5
2	348,2	6,26	4,6	4,9	0,71	II,5
3	543,1	10,48	5,7	6,5	0,71	II,2
4	416,5	13,29	6,9	8,2	0,76	II,3
5	502,3	24,70	8,99	10,7	0,73	II,3
6	493,9	36,59	11,4	13,6	0,74	II,0
7	656,6	73,92	14,4	17,0	0,76	I,9
8	2057,4	290,31	16,9	19,3	0,76	I,9
9	3784,8	614,73	17,7	19,9	0,75	I,8
10	5898,1	1052,13	19,2	21,6	0,76	I,7
11	1428,6	244,28	19,1	21,8	0,74	I,7
12	800,3	131,88	19,9	23,3	0,75	I,7
13	342,6	59,28	20,1	23,5	0,75	I,8
14	193,9	31,87	20,1	25,1	0,74	I,9
15	138,0	25,16	21,0	25,5	0,76	II,1
16	48,8	8,53	20,1	26,1	0,75	II,4
17	1,8	0,35	21,9	23,0	0,76	II,0
18	3,6	0,51	23,3	26,3	0,50	II,0
21	3,2	0,32	13,0	19,1	0,71	V

*За П.І. Лакидою та С.А. Ситник (2014) до вікових груп робінії входять такі класи віку: молодняки – 1, 2; середньовікові – 3, 5; пристиглі – 6; стиглі – 7 та перестиглі – 8 і старші.

ДОДАТОК Д

Впровадження результатів дисертаційної роботи в освітній процес
Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара

ПОГОДЖЕНО

Проректор з наукової роботи
Дніпровського національного
університету імені Олеся Гончара

 Сергій ОКОВИТИЙ

" 16 " 03 2021 р.

ЗАТВЕРДЖЕНО

Проректор з науково-педагогічної
роботи Дніпровського національного
університету імені Олеся Гончара

 Дмитро СВИНАРЕНКО

" 16 " 03 2021 р.



А К Т

впровадження результатів роботи,
поданої на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук
Голобородька К.К. „Інвазійні молі-строкатки (Lepidoptera, Gracillariidae)
України: екологія, масштаби інвазії”
в освітній процес Дніпровського національного університету
імені Олеся Гончара

1. Протокол № 8 “15” березня 2021 р. Вчена рада біолого-екологічного факультету
у складі 17 осіб заслухала повідомлення к.б.н., п.н.с. Кирила ГОЛОБОРОДЬКА,

про результати виконання дисертаційного дослідження.

2. Стисла характеристика результатів дослідження:

Багаторічні дослідження інвазійних Gracillariidae, як елементів штучних і природних екосистем України дозволили з'ясувати історію проникнення, хронологію і спрямованість розселення інвазійних видів родини молей-строкаток (Gracillariidae) в Україні; встановити масштаби інвазій на території України чужорідних видів молей-строкаток; дослідити біологічні особливості комплексу видів-інвайдерів Gracillariidae на території України; оцінити адаптивні можливості до нових умов існування інвазійних Gracillariidae на території України; визначити особливості трофічних зв'язків інвазійних видів Gracillariidae; встановити вплив життєдіяльності інвазійних видів Gracillariidae на онтогенез кормових рослин; дослідити кількісні та якісні зміни в складі пероксидазної системи у листі різних вікових груп кормових рослин під впливом живлення видів-інвайдерів Gracillariidae; оцінити вплив інвазійних видів молей-строкаток на активність та склад бензидинової пероксидази у листках кормових рослин; оцінити вплив інвазійних видів молей-строкаток на вміст легкорозчинних білків у листках кормових рослин; з'ясувати механізми захисту кормових рослин від стресу, спричиненого життєдіяльністю видів-інвайдерів родини Gracillariidae.

3. Використання в освітньому процесі:

Використано при викладанні курсів «Зоологія», «Ентомологія», «Екологія» «Методи дослідження біосистем», «Просторова структура біосистем», «Екологія», «Урбоекологія», «Екотоксикологія», «Моніторинг довкілля», «Екологічна безпека».

Використано при проведенні літніх польових практик.

4. Відомості про впроваджені об'єкти права інтелектуальної власності:

Holoborodko, K.K., Marenkov, O.M., Gorban, V.A., Voronkova, Y.S. (2016). The problem of assessing the viability of invasive species in the conditions of the steppe zone of Ukraine. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 24(2), 466–472.; Маренков, О.М., Голобородько, К.К., Воронкова, Ю.С., Нестеренко, О.С. (2017). Вплив іонів цинку та кадмію на масу тіла, плодючість і стан тканин і органів *Procambarus fallax f. virginalis* (Decapoda, Cambaridae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 8 (4), 628–632.; Voronkova, Y.S., Marenkov, O.M., Holoborodko, K.K. (2018). Liver antioxidant system of the Prussian carp and pumpkinseed as response to the environmental change. *Ukrainian Journal of Ecology*. 8 (1), 749-754.; Shupranova, L.V., Holoborodko, K.K., Seliutina, O.V., Pakhomov, O.Y. (2019). The influence of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) on the activity of the enzymatic antioxidant system of protection of the assimilating organs of *Aesculus hippocastanum* in an urbogenic environment. *Biosyst. Divers.*, 2019, 27(3). 238-243; Seliutina, O.V., Shupranova, L.V., Holoborodko, K.K., Shulman, M.V., Bobylev, Y.P. (2020). Effect of *Cameraria ohridella* on accumulation of proteins, peroxidase activity and composition in *Aesculus hippocastanum* leaves. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 11 (2), 299-304; Голобородько, К.К., Рябка, К.О., Зайцева, І.А., Кондратьєва, К.В. (2009). Поширення та сучасний стан каштанової мінуючої молі (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimič, 1986) у м. Дніпропетровськ. *Питання біоіндикації та екології*. 14 (2), 163-168; Афанасьєва, В.О., Ключко, З.Ф., Голобородько, К.К., Жаков, О.В. (2011). Совки (Lepidoptera: Noctuidae) фауни колишньої порожистої частини Дніпра. *Изв. Харьк. энтомол. о-ва*, 19 (2), 55–60; Бидзиля, А.В., Будашкин, Ю.П., Голобородько, К.К., Дем'яненко, С.А., Жаков, А.В. (2012). Новые и интересные находки микрочешуекрылых (Lepidoptera) в Украине. *Сообщение 2. Эверсмания*. 33, 23-30; Голобородько, К.К., Махіна, В.О. (2013). Рідкісні та зникаючі види Лускокрилих (Lepidoptera), що охороняються на території НПП «Великий Луг». *Вісник Дніпропетровського університету. Серія Біологія, екологія*. 21 (2), 89–94; Голобородько, К.К., Пахомов, О.С., Селютіна, О.В. (2015). Ретроспективний аналіз спалахів чисельності вищих різновусих лускокрилих (Lepidoptera) у штучних лісових насадженнях Дніпропетровської області. *Питання біоіндикації та екології*. 20 (1), 201-216; Воронкова, Ю.С., Голобородько, К.К., Маренков, О.М., Горбань, В.А. (2016). Проблема дослідження оксидативного стресу у біологічних дослідженнях.

Питання біоіндикації та екології. 21 (1-2), С. 222-234; Кавурка, В.В., Голобородько, К.К. (2017). Перші результати дослідження листовійок (Lepidoptera, Tortricidae) Національного природного парку «Великий Луг» (Запорізька область). Український ентомологічний журнал. 2 (13), 61-66; Shupranova, L., Holoborodko, K., Seliutina, O., Pakhomov, O. (2019). Influence of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic on the activity of antioxidant enzymes in horse chestnut leaves (*Aesculus hippocastanum* L.). Problems of bioindications and ecology 24 (1), 116-122.

5. Пропозиції ради:

Запропоновано впровадити результати дисертаційної роботи Кирила ГОЛОБОРОДЬКА «Інвазійні молі-строкатки (Lepidoptera, Gracillariidae) України: екологія, масштаби інвазії» в освітній процес.

Голова вченої ради
біолого-екологічного факультету,
д.б.н., проф.

Олена СЕВЕРИНОВСЬКА

ДОДАТОК Є

Впровадження результатів дисертаційної роботи в освітній процес
Дніпровського державного аграрно-економічного університету

Затверджую
Перший проректор – проректор з
навчальної роботи,

проф. Онопрієнко Д.М.
« 18 » 03 2021 р.

Погоджено
Проректор з наукової роботи,

проф. Грицан Ю.І.
« 18 » 03 2021 р.



АКТ

**про впровадження/використання результатів роботи,
поданої на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук
Голобородька К.К. „Інвазійні молі-строкатки (Lepidoptera,
Gracillariidae) України: екологія, масштаби інвазії”
у навчальний процес**

Даним актом стверджується, що результати роботи поданої на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук Голобородька К.К. „Інвазійні молі-строкатки (Lepidoptera, Gracillariidae) України: екологія, масштаби інвазії” у навчальний процес при підготовці фахівців ОС «Бакалавр» спеціальності 101 «Екологія» ОС «Магістр» спеціальності 101 «Екологія». Матеріали впроваджено при викладанні наступних дисциплін:

- «Загальна екологія»,
- «Біогеоценологія та охорона навколишнього середовища»,
- «Біологія»,
- «Природоохоронна діяльність»,
- «Заповідна справа»,
- «Моделювання та прогнозування стану довкілля».

Окремі положення та напрацювання отримані у ході виконання дисертаційного дослідження включено до програм лекційних курсів вказаних дисциплін. Певні методичні здобутки Голобородька К.К. використано для проведення лабораторних практикумів і практичних занять з курсів біологічного циклу, що викладаються на кафедрі екології.

Результати дисертаційної роботи Голобородька Кирила Костянтиновича використовуються під час проведення наукових досліджень на кафедрі екології факультету водогосподарської інженерії та екології Дніпровського державного аграрно-економічного університету, а саме особливості організації та здійснення моніторингових досліджень стану штучних деревних насаджень різного призначення; оцінка ризиків біологічного забруднення штучних лісових насаджень та міських зелених зон; біоіндикаційні особливості фітофагів у міському середовищі; аналітичні матеріали впливу інвазійних видів на різні екосистеми, тощо.

Матеріали отримані у ході підготовки дисертації „Інвазійні молі-строкатки (Lepidoptera, Gracillariidae) України: екологія, масштаби інвазії” використано під час проведення літніх навчальних практик студентів кафедри.

Завідувач кафедри екології,
д.б.н., проф.



В.І. Чорна

ДОДАТОК Е

Впровадження результатів дисертаційної роботи в науково-виробничий процес природного заповідника «Дніпровсько-Орільський»



МІНІСТЕРСТВО ЗАХИСТУ ДОВКІЛЛЯ ТА ПРИРОДНИХ
РЕСУРСІВ УКРАЇНИ
ПРИРОДНИЙ ЗАПОВІДНИК «ДНІПРОВСЬКО-ОРІЛЬСЬКИЙ»
52030, Дніпропетровська область, Дніпровський район, територія
Обухівської селищної ради, комплекс будівель і споруд №1. тел./факс
(056)735-12-77 e-mail: dopz@ukr.net

Від 12 04 2021 № 45
№ _____

АКТ

про впровадження/використання результатів роботи,
поданої на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук
Голобородька К.К. „Інвазійні молі-строкатки (Lepidoptera,
Gracillariidae) України: екологія, масштаби інвазії”
у науково-виробничий процес

Матеріали дисертаційної роботи Голобородька Кирила Костянтиновича було використано при підготовці Літопису природи природного заповідника «Дніпровсько-Орільський», удосконалення фіто-санітарного моніторингу території.

Дослідження було проведено згідно із договором №2-18 від 15.05.18 про науково-технічну співпрацю між Дніпровським національним університетом імені Олеся Гончара та природним заповідником «Дніпровсько-Орільський».

У межах договору, Голобородько К.К., здійснював моніторингові дослідження інвазійних видів лускокрилих на території природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» (ПЗ «Дніпровсько-Орільський»).

У результаті досліджень, для ПЗ «Дніпровсько-Орільський» встановлено видовий склад інвазійних видів родини молі-строкатки (Gracillariidae). На території зафіксовано два види – *Parectopa robiniella* (Clemens, 1863) та *Macrosaccus robiniella* (Clemens, 1859). Установлено, що обидва види проникли на територію ПЗ «Дніпровсько-Орільський» на початку 2010-х років.

На поточний момент інвайдери встановлені в усіх кварталах ПЗ «Дніпровсько-Орільський» де існують насадження робінії звичайної, адже є її монофагами.

Спалахів чисельності не зареєстровано. Дослідження здійснені Голобородьком К.К. дозволили встановити морфометричні характеристики місцевих популяцій, з чого було зроблено висновки про адаптаційні можливості цих видів на території природного заповідника.

Завдяки матеріалам досліджень Голобородька К.К., створено методичні рекомендації, для здійснення фіто-санітарного моніторингу на території лісових кварталів ПЗ «Дніпровсько-Орільський».

Головний природознавець
ПЗ «Дніпровсько-Орільський»



I. A. Акулова

ДОДАТОК Ж

Впровадження результатів дисертаційної роботи в науково-виробничий процес національного природного парку «Великий Луг»



УКРАЇНА
МІНІСТЕРСТВО ЗАХИСТУ ДОВКІЛЛЯ ТА ПРИРОДНИХ РЕСУРСІВ УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ ПРИРОДНИЙ ПАРК
«ВЕЛИКИЙ ЛУГ»

вул. Зелена, 3, м. Дніпрорудне, Василівський р-н, Запорізька обл., 71630, т/ф. (06175)7-65-21
E-mail: grandmeadow@i.ua Код ЄДРПОУ 34120220

від 14.04.2017 № 131/01

А К Т

**про впровадження/використання результатів роботи,
поданої на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук
Голобородька К.К. „Інвазійні молі-строкатки (Lepidoptera, Gracillariidae)
України: екологія, масштаби інвазії”
у науково-виробничий процес**

Науковий супровід ентомологічних досліджень на території національного природного парку «Великий Луг», Голобородько Кирило Костянтинович здійснює із 2011 року.

За цей період, згідно декільком договорам про науково-технічну співпрацю між Дніпровським національним університетом імені Олеся Гончара та національним природним парком «Великий Луг» було виконано інвентаризацію фауністичного різноманіття Лускокрилих, керівництво цих наукових робіт здійснював Голобородько К.К.

Серед комплексу Лускокрилих НПП «Великий Луг» було встановлено наявність інвазійних видів. У різних природних комплексах, що входять до складу природоохоронної території було виявлено 8 видів –інвайдерів, що належать до ряду Лускокрилих – *Macrosaccus robiniella* (Clemens, 1859), *Parectopa robiniella* Clemens, 1863, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimič, 1986, *Plodia interpunctella* (Hübner, [1813]), *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859), *Hyles hippophaes* (Esper, 1789), *Hypphantria cunea* (Drury, 1773), *Ponomotia candefacta* (Hübner, [1831]).

Зроблено аналіз трофічних зв'язків установлених видів-інвайдерів в умовах НПП «Великий Луг». З'ясовано, що своєю життєдіяльністю найбільший вплив на

фітоценози НПП чинять так звані робінієві мінери (*Macrosaccus robiniella* та *Parectopa robiniella*). У 2015-16 рр. зареєстровано спалах чисельності *Hyphantria cunea* в екосистемах природного комплексу «острови Великі Кучугури».

Для комплексу мінерів робінії псевдоакації здійснено оцінку заселення різних урочищ НПП та проведено морфометричний аналіз мін, що дало змогу з'ясувати адаптивний потенціал цих видів вселенців на території НПП «Великий Луг».

Матеріали дисертаційної роботи Голобородька Кирила Костянтиновича було використано при підготовці Літопису природи національного природного парку «Великий Луг». Рекомендації розроблені Голобородьком К.К. впроваджено до виробничих заходів по здійсненню фіто-санітарного моніторингу та контролю в різних типах екосистем НПП «Великий Луг».

Завдяки матеріалам досліджень Голобородька К.К., створено методичні рекомендації, для здійснення фіто-санітарного моніторингу на території національно природного парку «Великий Луг».

В.о. директора



Тамара ЙОСИПЕНКО

ДОДАТОК 3

Впровадження результатів дисертаційної роботи в науково-виробничий процес Дніпропетровського обласного управління лісового та мисливського господарства



ДЕРЖАВНЕ АГЕНТСТВО ЛІСОВИХ РЕСУРСІВ УКРАЇНИ
**ДНІПРОПЕТРОВСЬКЕ ОБЛАСНЕ УПРАВЛІННЯ ЛІСОВОГО
ТА МИСЛИВСЬКОГО ГОСПОДАРСТВА**

49094, вул. Набережна Перемоги 38, тел. 722-25-05, E-mail: dnoulg_office@ukr.net

А К Т

**про впровадження/використання результатів роботи,
поданої на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук
Голобородька К.К. „Інвазійні моли-строкатки (Lepidoptera,
Gracillariidae) України: екологія, масштаби інвазії”
у науково-виробничий процес**

Здійснений великий об'єм наукових досліджень є вкрай необхідним для вдосконалення ведення лісового господарства в Дніпропетровській області. Загальновідомо, що площа лісового фонду Дніпропетровської області становить 198,6 тис. га. Дніпропетровському обласному управлінню лісового та мисливського господарства належить 109,3 тис. га, або 55 % лісових насаджень регіону. Лісові культури у середньому за останні роки створюють на площі до 500 га.

Площа лісовідновлення і лісорозведення, яка необхідна для збільшення лісистості регіону до оптимальної науково обгрунтованої у 8–10 %, становить 32,3 тис. га. Збільшення площі лісів у регіоні дослідження не розглядається компетентними органами як дієвий механізм запобігання наслідкам зміни клімату у площині заходів, спрямованих на реалізацію положень Паризької кліматичної угоди.

Станом на 01.01.2011 р. фітомаса лісових насаджень, підпорядкованих Державному агентству лісових ресурсів України у Дніпропетровській області сягала 7,2 млн т, у якій акумульовано понад 3,6 млн т вуглецю зі щільністю 5,59 т·га⁻¹.

Більш як сторічна історія використання робінії несправжньоакації (*Robinia pseudoacacia* L.) у Дніпропетровській області для цілей протиерозійного захисту ґрунтів та лісової рекультиваци техногенно трансформованих ландшафтів довела доцільність функціонування робінієвих лісостанів у степовій природній зоні. Через інвазії молей-строкаток, виникло обґрунтоване занепокоєння станом робінієвих насаджень на території області. Матеріали отримані Голобородьком К.К. надають змогу оцінити масштаби екологічної та економічної небезпеки від нових видів-інвайдерів.

Матеріали отримані під час здійснення дисертаційного дослідження використано для створення теоретичної основи прогнозування вірогідності спалахів чисельності зареєстрованих у межах Дніпропетровської області п'яťох інвазійних видів родини молі-строкатки (Gracillariidae): *Macrosaccus robiniella* (Clemens, 1859), *Paractopa robiniella* Clemens, 1863, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimič, 1986, *Plodia interpunctella* (Hübner, [1813]), *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859), *Hyles hippophaes* (Esper, 1789), *Hyphantria cunea* (Drury, 1773), *Ponomelia candefacta* (Hübner, [1831]).

Результати досліджень Голобородька К.К. використані як теоретична основа для прогнозу вірогідності інвазій нових видів лускокрилих на території лісових господарств Дніпропетровської області.

Окремі результати дисертаційної роботи стали підґрунтям для розробки практичних заходів з організації фіто-санітарного моніторингу природних і штучних лісових екосистем області, інших деревних насаджень, впровадження нових технологій захисту рослин та удосконалення менеджменту штучних лісових насаджень.

У Дніпропетровській області контроль та ефективний менеджмент штучними насадженнями робінії несправжньоакації, як швидкорослого, технічно-цінного лісотвірного виду, повинен забезпечити їх доцільне функціонування на регіональному рівні, сприяти вирішенню енергетичних питань, надавати екосистемні функції – продукувати кисень і депонувати вуглець техногенного походження. Всі перелічені параметри об'єктивно залежать від фіто-санітарно стану.



Начальник управління

О.О. Кравченко