

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДНІПРОВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ ОЛЕСЯ ГОНЧАРА

ГОЛОБОРОДЬКО
Кирило Костянтинович

УДК 591.5:595.782

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

03.00.16 – екологія
03.00.24 – ентомологія

АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

Дніпро – 2021

Дисертацією є рукопис

Робота виконана у Дніпровському національному університеті імені Олеся Гончара Міністерства освіти і науки України.

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Маркіна Тетяна Юріївна,
Харківський національний педагогічний
університет імені Г. С. Сковороди, кафедра зоології,
професор, природничий факультет, декан;

доктор сільськогосподарських наук, професор
Мешкова Валентина Львівна,
Український науково-дослідний інститут лісового
господарства та агролісомеліорації ім. Г. М. Висоцького,
лабораторія захисту лісу, завідувач;

доктор біологічних наук, професор
Грицан Юрій Іванович,
Дніпровський державний аграрно-економічний
університет, проректор з наукової роботи.

Захист дисертації відбудеться «28» квітня 2021 року о 10⁰⁰ годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 08.051.04 для захисту дисертацій на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук у Дніпровському національному університеті імені Олеся Гончара за адресою: 49010, м. Дніпро, пр. Гагаріна, 72, корпус 17, біолого-екологічний факультет, ауд. 711.

З дисертацією можна ознайомитися в науковій бібліотеці Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара за адресою: 49010, м. Дніпро, вул. Казакова, 8.

Автореферат розісланий «26» березня 2021 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради,
кандидат біологічних наук, доцент



А. О. Дубина

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. 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, Ķimsaitė, 2008). Результатом такого проникнення часто можуть бути невідповідні 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 збитки господарству. Коло потенціальних інвайдерів 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 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 легкокорозчинних 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 особливості заселення паразитоїдами мін видів-інвайдерів родини *Gracillariidae* на території України;

- виявити особливості захворювань преімагінальних стадій видів-інвайдерів родини *Gracillariidae* в Україні.

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 багатфакторного дисперсійного аналізу.

Наукова новизна одержаних результатів. Уперше:

– визначено масштаби та спрямованість інвазії п'ятьох видів Gracillariidae на території України;

– з'ясовано біологічні особливості інвазійних видів Gracillariidae на території України;

– отримані результати, що демонструють механізми заселення нових умов існування комплексом видів родини молей-строкаток в Україні;

– 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.

– 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 чинники, що впливають на особливості заселення паразитоїдами мін інвазійних видів Gracillariidae;

– установлений патогенний для личинок інвазійних видів Gracillariidae гриб (*Lecanicillium sp.*).

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 присвяченої 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.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

БІОЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ GRACILLARIIDAE НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ

Молі-строкатки (Gracillariidae Stainton, 1854) у таксономічному розумінні утворюють окрему родину. У результаті молекулярно-філогенетичного дослідження 2017 р. (Kawahara et al. 2017) було виділено 8 підродин: 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.

Описано 98 родів, 1900 видів світової фауни. У Палеарктиці 42 роди із понад 500 видами. В Україні 94 види, що належать до 18 родин. Серед

фауністичного комплексу Gracillariidae, 8 видів мають статус інвазійних на території Європи (табл. 1), серед яких в межах України зареєстровано 5 видів – *Parectopa robiniella* (Clemens, 1863), *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963), *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870), *Macrosaccus* (Clemens, 1859) та *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986.

Таблиця 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	<i>Pyracantha</i>
<i>Phyllonorycter platani</i> (Staudinger, 1870)*	Не відомо	1870	Італія	<i>Platanus</i>
<i>Caloptilia azaleella</i> (Brants, 1913)	Східна Азія	1920	Нідерланди	<i>Rhododendron</i>
<i>Parectopa robiniella</i> (Clemens, 1863)*	Північна Америка	1970	Італія	<i>Robinia</i>
<i>Macrosaccus robiniella</i> (Clemens, 1859)*	Північна Америка	1983	Швейцарія	<i>Robinia</i>
<i>Phyllonorycter issikii</i> (Kumata, 1963)*	Східна Азія	1985	Росія	<i>Tilia</i>
<i>Phyllocnistis citrella</i> (Stainton, 1856)	Азія	1993	Іспанія	<i>Citrus</i>
<i>Phyllocnistis vitegenella</i> (Clemens, 1859)	Північна Америка	1997	Італія	<i>Vitis</i>

*види зареєстровані на території України

Майже всі рецентні види Gracillariidae протягом розвитку всіх віків гусені є постійними мінерами. Переважна більшість видів – вузькі олігофаги або монофаги, рідко поліфаги, трофічно пов'язані з дводольними і частково з голонасінними рослинами. Трофічні зв'язки більшості палеарктичних видів встановлено із буковими, розоцвітними, бобовими, вербовими, кленовими та ін. Здатні ушкоджувати плодові, декоративні і технічні культури, переважно інтродукованої дендрофлори. При масовому розмноженні спостерігаються масштабні спалахи чисельності. У розділі надано оцінку масштабам сучасної інвазії на території України. Здійснено аналіз досвіду дослідження біоекологічних особливостей видів-інвайдерів у новому ареалі.

ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ

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). Більша частина території знаходиться на Східно-Європейській рівнині (95 % площі країни), в межах якої розташовані Поліська, Придніпровська і Причорноморська низовини; Волинська, Подільська, Придніпровська і Приазовська височини, Словечансько-Овручський і Донецький кряжі. До 3% території займають Карпатські (г. Говерла 2061 м.) та Кримські (г. Роман Кош 1545 м) гори. При фізико-географічному районуванні виділяють 5 зон: мішаних лісів, лісостепова, степова, Карпатські і Кримські гори. Клімат всієї території помірно-континентальний. Річна кількість опадів на рівнинній частині 300–700 мм, у Карпатах – понад 1500 мм. (Половина, 1998). Середня багаторічна температура повітря: у січні – 1... –6°C, липня + 18...+23°C. Сезонний температурний режим залежить від регіону. Морозний період із середньою температурою повітря нижче 0°C переважно коливається від 15 діб на півдні до 4 місяців на півночі (Україна..., 2016). На території України майже 63 тис. річок загальною довжиною 206 тис.км, у тому числі майже 3 тис. довжиною понад 10 км (Україна..., 2016). Ґрунтовий покрив України різноманітний і представлений понад 650 видами ґрунтів, що зумовлено значною протяжністю території в широтному і меридіональному напрямках, загальною ґрунторослинною 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). Флора нараховує понад 27 тисяч видів (Дендрофлора..., 2002). 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 видів (Атлас..., 1973).

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Методи польових досліджень. Дослідження проведені протягом 15 років (2006–2021 рр.) у межах степової зони України на 10 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. Ступінь ураженості листових пластинок гіркокаштану звичайного *C. ohridella* оцінювали візуально за модифікованою шкалою запропонованою М. Д. Зеровою та ін. (2007). Всі інвазійні види утворюють міни на листках кормових рослин, їх фіксували при візуальних обстеженнях. 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 мінеринвайдери. Пошкоджене мінами листя фотографували на цифрову фотокамеру з роздільною здатністю 5 мегапікселів. До листя прикладали об'єкт-мікромметр для калібрування вимірюваних параметрів. Вимірювання проводили за цифровими фотографіями за допомогою програми TourView 3.7. Вимірювали (Holoborodko et al., 2018). Довжину міни (L) за центральною жилкою, максимальну ширину міни (W) перпендикулярно до її довжини, площу міни (S), площу листкової пластинки (Sl). Розраховували відношення довжини до ширини міни (L/W) та відношення площі міни до площі листкової поверхні (S/Sl). Обробку даних проводили у пакеті програм Statistica 12.5.

Методи визначення важких металів у тканинах рослин. Листкові пластинки дегідратували у фарфорових тиглях за допомогою сушильної шафи при $t^{\circ} = 100^{\circ}\text{C}$. Електронними вагами AXIS AD500 сухий залишок листків 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 дистилату та фільтрували за допомогою беззольних фільтрів, далі промивали тигель 10 мл бідистильованої води та доводили об'єм розчину до 25 мл. У пробах аналізувалася вміст таких елементів, як Zn, Cu, Pb, Cd. Вміст важких металів у листкових пластинках визначали з використанням методу атомно-абсорбційної спектрофотометрії на спектрофотометрі AAS-30 за стандартною методикою І.П. Хавезова, 1983.

Методи морфометричних досліджень. Комах фотографували через бінокляр МБС–10 за допомогою цифрової фотокамери з роздільною здатністю 5 МП. До комах прикладали об'єкт-мікромметр для калібрування вимірюваних параметрів. Вимірювання проводили за цифровими фотографіями за допомогою програми TourView. Первинну обробку даних проводили у MS Excel 2019, подальшу – у пакеті програм Statistica 13. Для порівняння виявлення відхилень морфометричних характеристик від нормального розподілу використовували показники ексцесу (Ex) та асиметрії (As). Для проведення аналізу внутрішньопопуляційного різноманіття використовували коефіцієнт варіації (CV) та середньокватричне відхилення (SD). Для порівняння лінійних характеристик та індексів з метою виявлення міжпопуляційного поліморфізму застосовували однофакторний дисперсійний аналіз (ANOVA).

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 $+40^{\circ}\text{C}$ 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 якої 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 Shermen (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, ЕС 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 mM⁻¹ cm⁻¹) і виражали в мМ гваякол/г. сирої речовини.

Визначення активності каталази (CAT, ЕС 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 M⁻¹ cm⁻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.

Методи визначення впливу живлення гусені Gracillariidae на стан фотосинтетичного апарату кормових рослин. Для діагностики порушень фотосинтезу нативного хлорофілу у живому листку використано портативний флуорометр «Флоратест», розроблений Інститутом кібернетики імені В.М. Глушкова НАН України. Портативний флуорометр «Флоратест» складається з базового блоку з графічним рідиннокристалічним дисплеєм і виносного оптоелектронного сенсора, кабелю під'єднання до USB-порту персонального комп'ютера та мережевого адаптера. У виносному оптоелектронному сенсорі знаходиться світлодіод, який має максимальну

інтенсивність випромінення 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 від 670 до 800 нм; площа приймального вікна 9 мм^2 ; чутливість фотоприймача на $\lambda = 650 \text{ нм}$ $0,45 \text{ А/В}$.

Спостереження проводили на живих листках *A. hippocastanum* ушкоджених *C. ohridella* і не ушкоджених. Після початку дії світла інтенсивність флуоресценції хлорофілу (індукція флуоресценції або флуоресценція, індукована (наведена) світлом) починає істотно змінюватись з часом. Часова залежність інтенсивності флуоресценції хлорофілу (ІФХ) має характерний вигляд кривої з одним чи кількома максимумами і отримала назву кривої ІФХ (крива Каутського) (рис.1.).

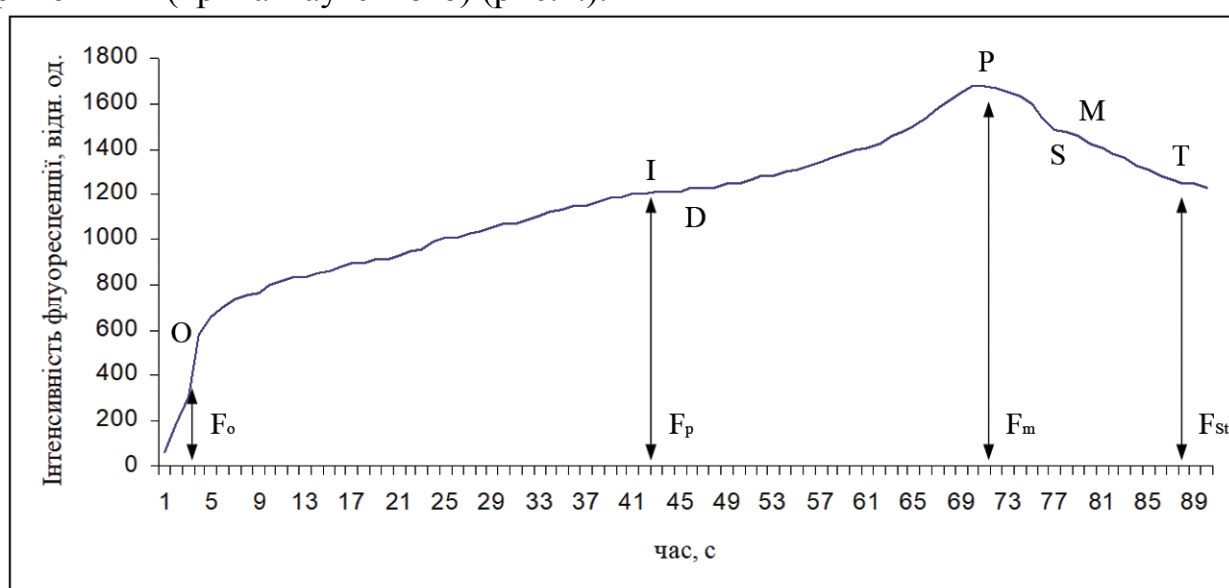


Рис. 1. Типова крива індукції флуоресценції хлорофілу: F_0 – початкове значення індукції флуоресценції після включення опромінення; F_p – значення індукції флуоресценції «плато»; F_m – максимальне значення індукції флуоресценції; F_{st} – стаціонарне значення індукції флуоресценції після світлової адаптації листка рослини

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.

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).

МЕХАНІЗМИ ЗАСЕЛЕННЯ ІНВАЗІЙНИМИ ВИДАМИ GRACILLARIIDAE РІЗНИХ ТИПІВ ЕКОСИСТЕМ

Особливості заселення полежахисних лісосмуг. Заселення полежахистних лісосмуг відбувається не рівномірно, як з'ясувалось головним чинником у цьому процесі є вік дерев. Оскільки найбільшу площу серед штучних полежахисних насаджень в Україні займають посадки робінії звичайної (*Robinia pseudoacacia* Linnaeus, 1753), 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. Обстежені нами лісосмути, дозволили виділити три вікові варіанти дерев *R. pseudoacacia* (власне насадження під час створення лісосмути (50-70 років), порослеві особини (15-25 років) та молодняк (до 15 років)). В усіх географічних зонах країни на робінії псевдоакації виявлено *Parectopa robiniella* (Clemens, 1863) та *Macrosaccus robiniella* (Clemens, 1859). Моніторингові дослідження показали різний ступінь заселення інвазійними Gracillariidae трьох вікових груп дерев. З'ясувалось, що обидва інвайдери переважно утворюють міни на листках молодих дерев (до 15 років).

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 листкової пластинки найбільша у положеннях серединних листочків на складному листі 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.

Особливості заселення видами-інвайдерами міських зелених зон. Дослідження проведено у межах м. Дніпро (1 – парк Мануйлівський; 2 – парк імені Лазаря Глоби; 3 – лісопарк Дружби народів; 4 – парк Придніпровський; 5 – парк 40-річчя визволення Дніпра; 6 – парк імені Т.Г. Шевченка; 7 – Ботанічний сад ДНУ.) та природному заповіднику «Дніпровсько-Орільський». За результатами статистичної обробки даних, найбільшу кількість мін реєстрували у паркових зонах м. Дніпро (рис. 2) що знаходяться на високих відмітках рельєфу (понад 100 м). Крива мінливості середньої кількості мін на листку (а) майже повністю повторює криву мінливості абсолютної кількості мін (б). Відповідно, середня кількість мін не залежить від кількості листків кормової рослини. За результатами однофакторного дисперсійного аналізу заселення мінерів у різних зелених зонах м. Дніпро (табл. 2), виявлено статистично достовірні ($p < 0.05$) відмінності.

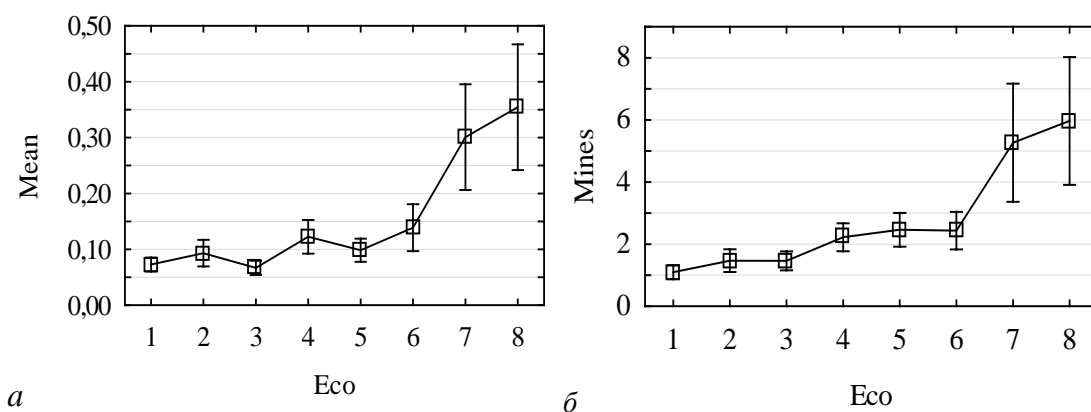


Рис. 2. Мінливість заселення *Parectopa robiniella* на модельних гілках *R. pseudoacacia* L.: а – мінливість середньої кількості мін на листках (Mean), б – мінливість абсолютної кількості мін на листках (Mines); за віссю абсцис – номер урбоценозу (Eco), за віссю ординат – значення характеристики.

Таблиця 2

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

Eco*	$x \pm SD$	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				

* Урбоценози: 1 – парк Мануйлівський; 2 – парк імені Лазаря Глоби; 3 – лісопарк Дружби народів; 4 – парк Придніпровський; 5 – парк 40-річчя визволення Дніпра; 6 – парк імені Т.Г. Шевченка; 7 – Ботанічний сад ДНУ.

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 *Parectopa robiniella* та *Macrosaccus robiniella*. У результаті проведених досліджень з'ясувалось, що обидва види проявляють відносно велику

пластичність до вибору умов існування. Про це свідчать статистичні дані, отримані нами при морфологічних дослідженнях мін обох видів (табл. 3).

Таблиця 3

Морфометрична мінливість мін у популяціях
Parectopa robiniella (n = 184) та *Macrosaccus robiniella* (n = 180)
на території Ботанічного саду ДНУ

Характеристика	<i>Parectopa robiniella</i>			<i>Macrosaccus robiniella</i>		
	CV	SD	x	CV	SD	x
L	0,40	5,50	13,70	0,30	4,20	15,80
W	0,60	4,90	8,40	0,20	1,30	7,40
S	0,80	3178,10	3787,60	0,30	1131,90	3628,20
Sl	0,40	11038,60	27137,70	0,30	10281,20	31877,40
L/W	0,30	0,50	1,90	0,10	0,30	2,10
S/Sl	0,80	0,10	0,10	0,40	0,01	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.

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

Вплив важких металів на поширення інвайдерів у міських агломераціях. 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 *Parectopa robiniella* показали достовірні відмінності за типами урбоекосистем (рис.3.). Виявилось, що чим більший вміст важких металів (особливо цинку, міді та свинцю) у тканинах листків кормової рослини, тим більша кількість мін. Результати Загальної лінійної моделі впливу вмісту важких металів та висоти рельєфу на кількість мін *Parectopa robiniella* в умовах м. Дніпро (табл. 4.) також це продемонстрували.

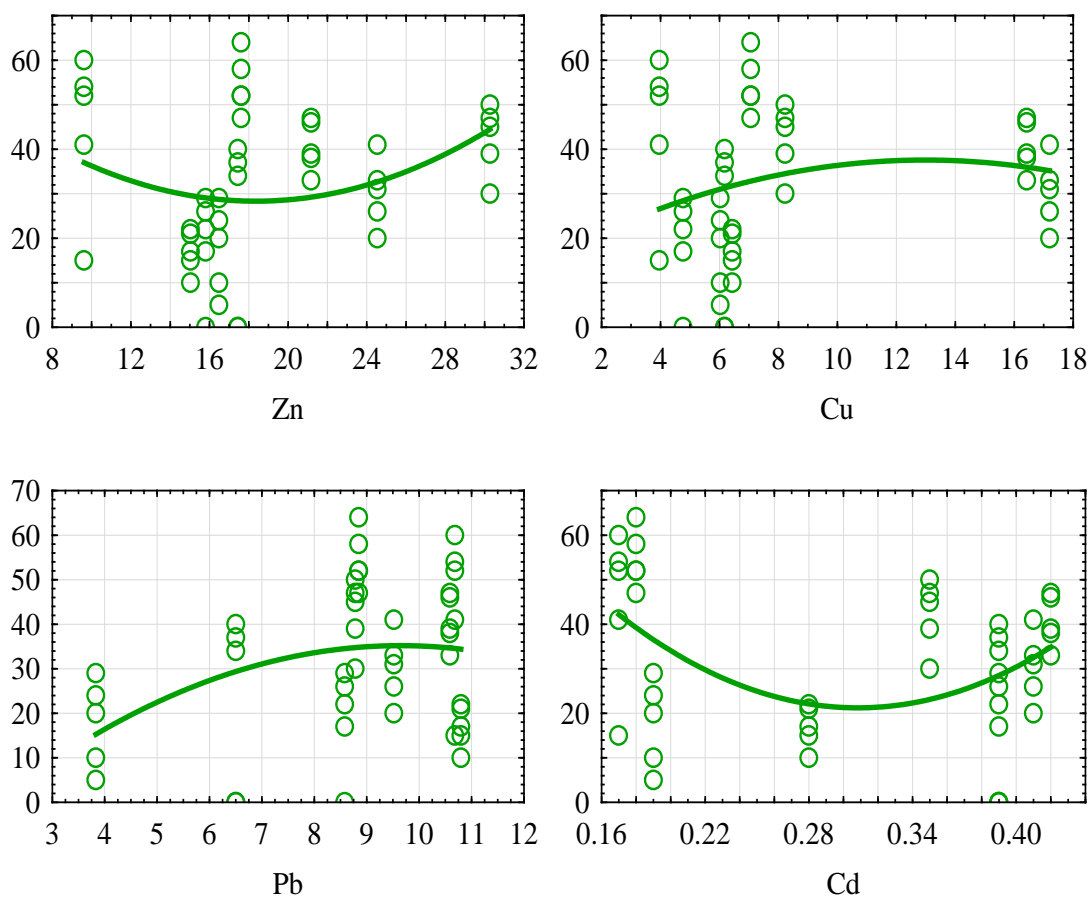


Рис. 3. Залежність кількості мін *Parectopa robiniella* (ось ординат) від вмісту важких металів (ось абсцис, у мкг/г)

Таблиця 4.

Результати Загальної лінійної моделі впливу вмісту важких металів та висоти рельєфу на кількість мін *Parectopa 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	–
H	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	–	–	–

ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ ІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ GRACILLARIIDAE ДО НОВИХ УМОВ ІСНУВАННЯ

Характеристика морфометричної мінливості в середині популяційної групи одного урбоценозу. За результатами нашого дослідження, розподіл лялечок *Macrosaccus robiniella*, відібраних у Придніпровському парку (табл. 5), 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 (L_b / H_b , $A_s = -1.37$) та відношення довжини крил до висоти тіла (L_e / H_b , $A_s = 0.65$).

Достовірно позитивний ексцес проявляється за (H_b , $E_x = 0.73$) відношенням довжини тіла до довжини надкрил (L_b / L_e , $E_x = 1.35$) та відношенням довжини тіла до висоти тіла (L_b / H_b , $E_x = 1.75$); від'ємний ексцес проявляється за відношенням довжини тіла до висоти тіла (L_b / H_b , $E_x = -1.08$). За довжиною крил (L_e) не спостерігається достовірних асиметрії чи ексцесу. Досліджені характеристики не проявляють значні показники коефіцієнту варіації.

Лялечок, що зібрані у Парку 40-річчя визволення Дніпра, достовірну асиметрію не проявляє жодна з досліджених характеристик, окрім довжини крил (L_e , $A_s = 0.62$). Проте, достовірний негативний ексцес спостерігається за довжиною тіла (L_b , $E_x = -0.80$), відношенням довжини тіла до довжини крил (L_b / L_e , $E_x = -0.76$) та відношенням довжини тіла до його висоти (L_b / H_b , $E_x = -1.14$). Достовірні асиметрія та ексцес не проявляються за висотою тіла (H_b) та відношенням довжини крил до висоти тіла (L_e / H_b). Коефіцієнт варіації значимий за висотою тіла (H_b), відношенням довжини тіла до довжини крил (L_b / L_e) та відношенням довжини тіла до його висоти (L_b / H_b).

Морфометрична мінливість *Macrosaccus robinella*
в межах популяційних груп (n = 140)

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

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

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).

У зібраних в Дніпровсько-Орільському заповіднику лялечках достовірно проявляється позитивна асиметрію за довжиною крил (Le , $As = 2.19$), а також за відношенням довжини тіла до довжини крил (Lb / Le , $As = -2.32$). Ексцес достовірно проявляється за усіма дослідженими характеристиками, окрім відношення довжини тіла до його висоти (Lb / Hb): за довжиною тіла (Lb , $Ex = -0.95$), за висотою тіла (Hb , $Ex = -0.88$), за довжиною крил (Le , $Ex = 4.82$). Достовірні асиметрія та ексцес не проявляються за відношенням довжини тіла до висоти тіла (Lb / Hb).

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 (Lb) 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. 6.). 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.

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).

Результати однофакторного дисперсійного аналізу ANOVA мінливості морфологічних ознак індексних характеристик *Macrosaccus robiniella* (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 урбенозу, $\bar{x} \pm SD$, SSi – сума квадратів в межах досліджених популяцій, SSb – сума квадратів між досліджуваними популяціями, F – значення Фішера, P – ступінь достовірності.

За результатами нашого дослідження, за всіма лінійними характеристиками та індексами спостерігається достовірні відмінності між групами лялечок *Macrosaccus robiniella*. Кожна група відповідає урбенозу, в якій проводили збір листя, враженого мінером. Проте, на побудованих коробкових графіках, зображених на рисунку 4, можна помітити, що розподіл та значення як лінійних характеристик, так і індексів, у перших п'яти урбенозах 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 урбенозами у межах міста. Причиною таких відмінностей можуть бути суттєво різні умови середовища (рис. 4, 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 4, а, в, г, д).

Поліморфізм в середині 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 урбенозу або популяційної групи більша, ніж різноманітність лялечок із різних урбенозів. Тобто, умови середовища в межах міста мало впливають на

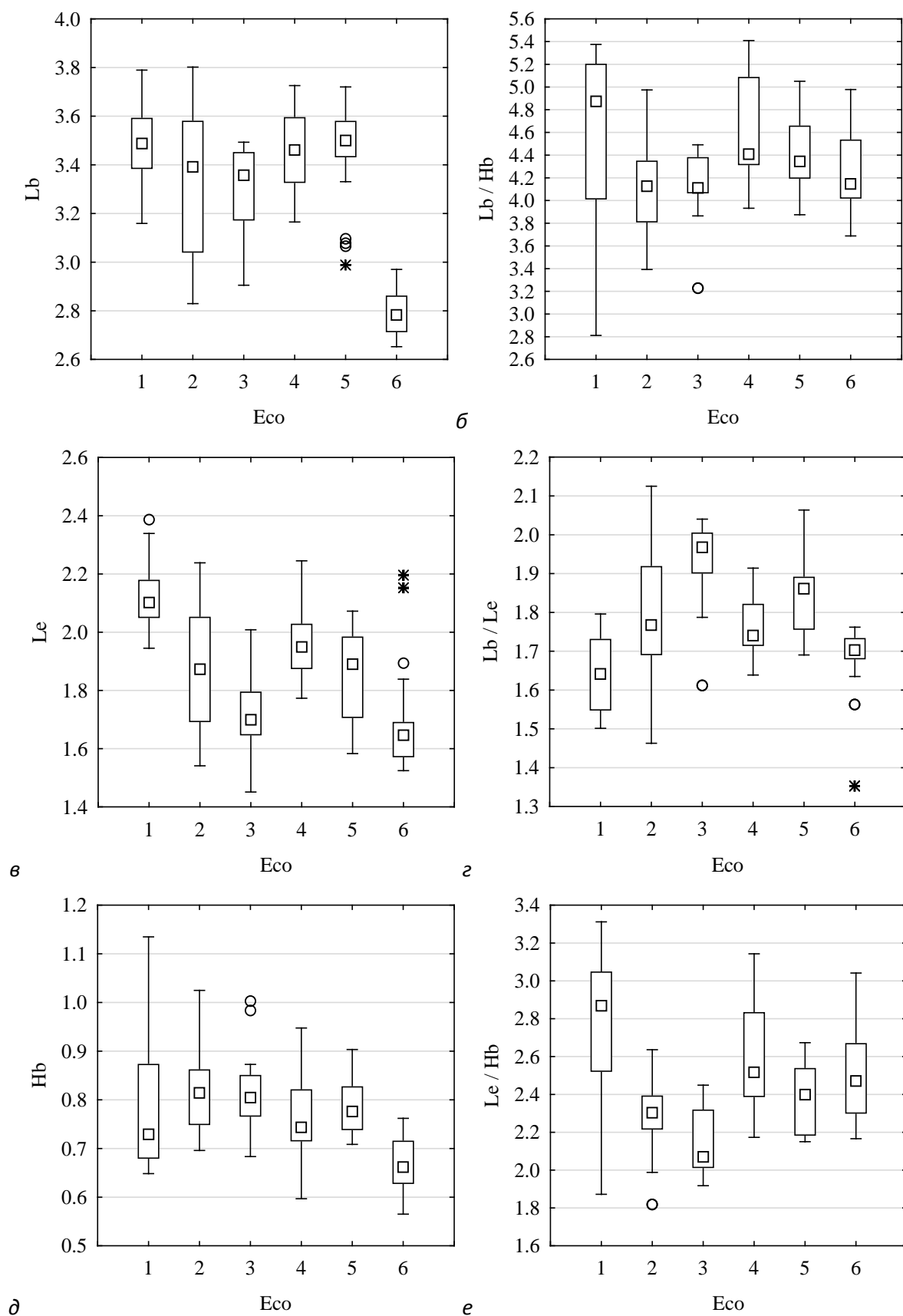


Рис. 4. Коробкові діаграми мінливості *Macrosaccus robinella*: а – довжина тіла, б - відношення довжини тіла до його висоти, в – довжина крил, г – відношення довжини тіла до довжини крил, д – висота тіла, е – відношення довжини крил до висоти тіла

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

Дослідження морфометричних характеристик лялечок *Macrosaccus 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 *Macrosaccus 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 антропоїчним 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 *Macrosaccus 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 *Macrosaccus robiniella robiniella* певною мірою впливають стресові чинники, зокрема, антропоїчні.

ВПЛИВ ЖИВЛЕННЯ ГУСЕНІ ІНВАЗІЙНИХ GRACILLARIIDAE НА ОСОБЛИВОСТІ БІОХІМІЧНИХ ПРОЦЕСІВ У ЛИСТІ КОРМОВИХ РОСЛИН

Вплив гусені на зміну активності і складу пероксидазної системи листя кормових рослин. 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 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 ВРОD 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 умов живлення гусені інвайдерів (табл. 7).

У 10-15-річних деревах з присутністю *Parectopa robiniella* на листочках, зафіксовано тенденцію до підвищення активності ВРОD на 24,6% порівняно контролем ($F = 2.80$; $P = 0.10$). Виявлено суттєву варіабельність (55.3%) цього показника. Достовірне підвищення активності бензидин-пероксидази виявлено за впливу *Macrosaccus robiniella* на рівні 60.2% ($F = 24.89$; $P = 9.11 \cdot 10^{-6}$) порівняно з контролем, а порівняно з впливом *Parectopa robiniella* – на 28.6% ($F = 4.46$; $P = 0.04$). Дерево 5-річного віку показало найвищу реакцію на дію *Parectopa robiniella*: в листі, враженого шкідником, активність ферменту підвищувалась у 3,8 рази порівняно з контролем ($F = 3,8 \cdot 10^{-5}$; $P = 1.19 \cdot 10^{-12}$).

Таблиця 7

Активність антиоксидантних ензимів (ВРОD, GPOD) у листках *R. pseudoacacia* за дії *Parectopa robiniella* та *Macrosaccus robiniella* (mean \pm SD)

Варіанти заселення	n	ВРОD, U/g FW min (10-15-річні дерева)	CV, %	n	ВРОD, U/g FW min (5-річне дерево)	CV, %	n	GPOD, мМ guaiacol/ g FW min	CV, %
Без мін	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

Активність GPOD також показала достовірно підвищену реакцію на ураження листочків інвайдерами як за наявності *Parectopa robiniella*, так і *Macrosaccus robiniella*. За присутності *Parectopa robiniella* активність

підвищувалась на 63.2% ($F = 9.51$; $P = 3.4 \cdot 10^{-3}$), а за дії *Macrosaccus robiniella* в 2.6 рази ($F = 48.12$; $P = 3.44 \cdot 10^{-3}$). Достовірна відмінність в активності ензиму зафіксована також між *Parectopa robiniella* і *Macrosaccus 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. 5, 6). Стрессова ситуація, спричинена нападом шкідників, призводить до змін експресивності ізопероксидаз у листі Робінії в екологічно сприятливій зоні Ботанічному саду ДНУ (табл. 8).

Таблиця 8

Відносний вміст ізоформ ВРОД в листі дерев *R. pseudoacacia*, які зростають у Ботанічному саду, за дії *Parectopa robiniella* та *Macrosaccus robiniella* ($n = 3$; \pm SD)

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

Бензидин-пероксидаза із тканин листя Робінії розділяється на 6 фракцій зі значеннями R_f 0,25 – 0,76 (рис. 5, табл. 8). Вміст всіх шістьох ізопероксидаз листя, ураженого шкідниками 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% (*Parectopa robiniella*) і 14,4 і 34,8% (*Macrosaccus robiniella*) відповідно. У нашому дослідженні виявлено, що ферментні комплекси ураженого мінерами листя завжди проявляють більшу активність порівняно із ферментними комплексами неуразеного 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 (рис. 6) спостерігається зворотна ситуація: у цьому випадку росте активність (а, б, в, д), але у іншого фенотипу спостерігається збільшення компонентів ферментних комплексів (г, е).

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 *Parectopa robiniella*.

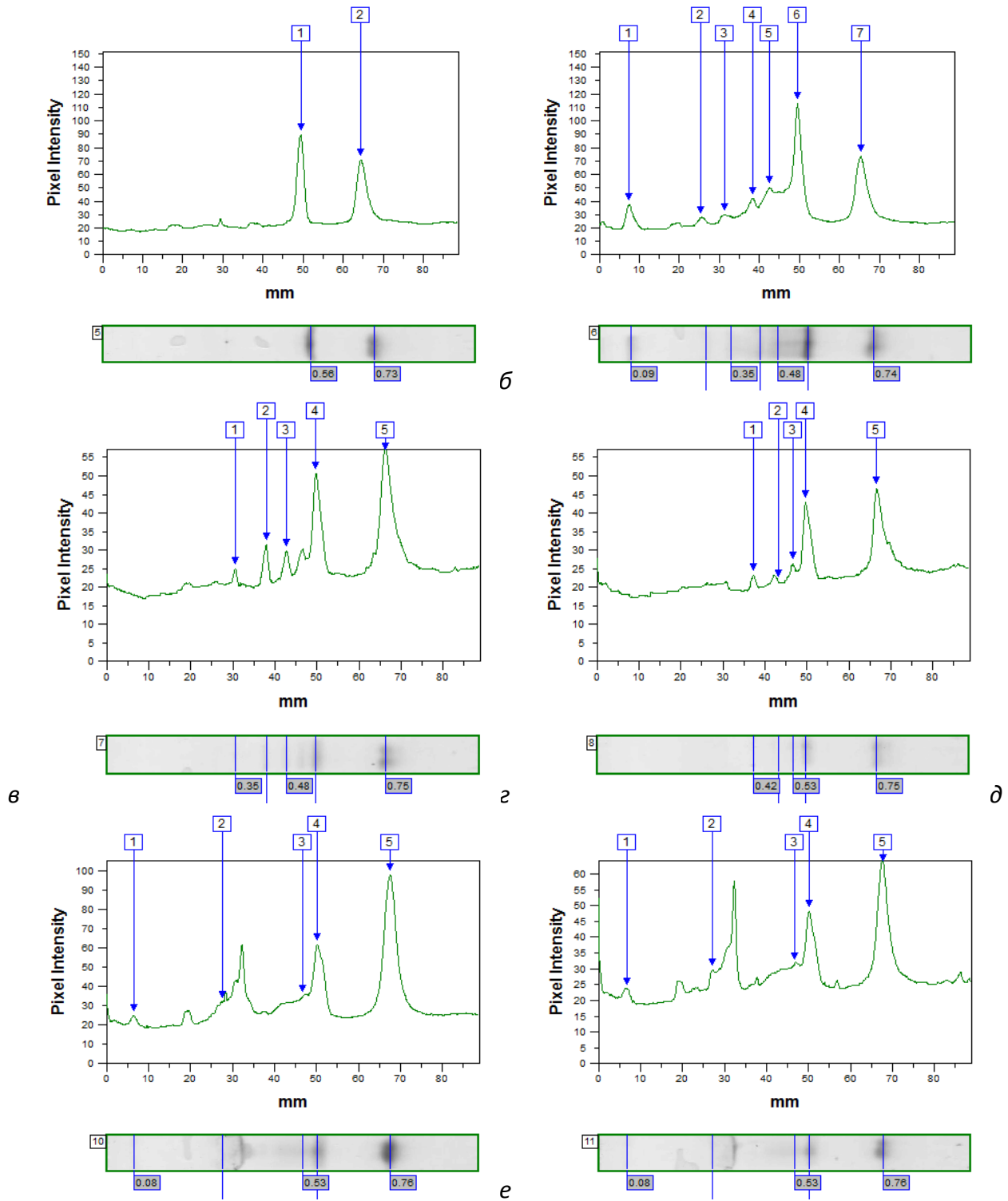


Рис. 5. Графік ІЕФ пероксидази *R. pseudoacacia* L. у парку імені Т.Г. Шевченка: *а* – ушкоджені листя І, *б* – ушкоджені листя ІІІ, *в* – ушкоджені листя ІІ, *г* – неушкоджені листя, *д* – ушкоджені листя, *е* – неушкоджені листя; стрілками позначені піки активності ферментних комплексів; за віссю ординат – величина електрофоретичної зони, r_x , за віссю абсцис – точка розташування зони від полюсів, мм.

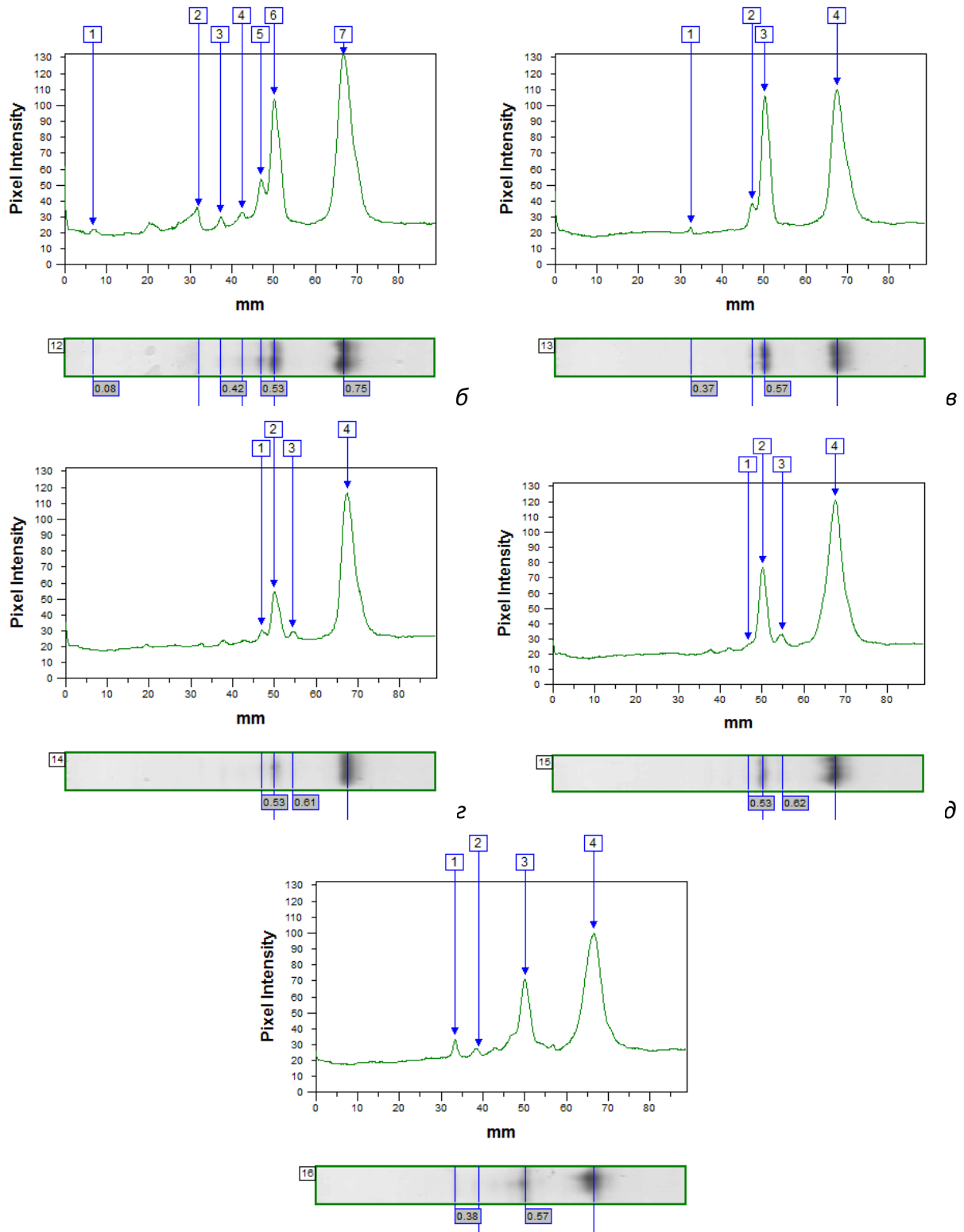


Рис. 6. Графік ІЕФ пероксидази *R. pseudoacacia* L. у парку 40-річчя визволення Дніпропетровська: а – неушкоджені листя I, б – ушкоджені листя I, в – неушкоджені листя II, г – ушкоджені листя II, д – ушкоджені листя II; стрілками позначені піки активності ферментних комплексів; за віссю ординат – величина електрофоретичної зони, рх, за віссю абсцис – точка розташування зони від полюсів, мм.

Вплив гусені на вміст легкорозчинних білків в асимілюючих органах кормових рослин. Електрофоретичний аналіз білків є потужним інструментом при вирішенні питань екологічної фізіології, 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.

У листках як з мінами *Parectopa robiniella*, так і з мінами *Macrosaccus robiniella* зареєстровано тенденцію до зниження вмісту білка і в більшій мірі за впливу *Macrosaccus robiniella* (рис. 7). Вміст протеїнів за дії комах-фітофагів знижувався на 4,9 і 12,0% відповідно до *Parectopa robiniella* і *Macrosaccus robiniella*.

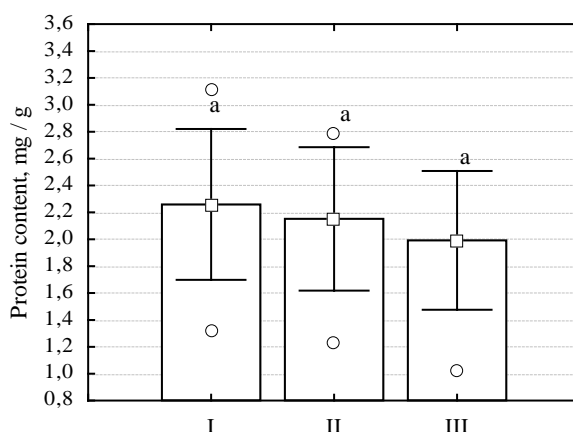


Рис. 7. Зміни в рівні розчинних білків листя *R. pseudoacacia* за дії *Parectopa robiniella* і *Macrosaccus robiniella*

Системний аналіз спектра 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 (Тортуков et al., 2010). Цей підхід нами використано для дослідження рівня складності спектрів при порівнянні контрольних (без мін) і уражених інвазійними *Gracillariidae* листочків кормових рослин.

Вплив гусені на особливості біохімічних процесів різних вікових груп кормової рослини. Вивчення електрофоретичного складу пероксидази в листі *R. pseudoacacia* L. дозволило спостерігати особливості зміни гетерогенності і питомої ваги окремих ізопероксидаз у посадках дерев робінії різного віку (рис. 8). В ІЕФ профілі пероксидази виділено шість груп ізоформ пероксидази, які відрізняються за значеннями відносної електрофоретичної рухомості (R_f). У той же час відзначаються відмінності в кількості ізоферментів в спектрі пероксидази листя дерев різного віку. Особливо це стосується дерев Робінії із старої посадки, де в одному зразку зареєстровано чотири ізоензима, не виявлені в листі інших дерев Робінії (рис. 8, спектр 3). Це може свідчити про наявність

поліморфізму пероксидази серед дерев старої посадки (рис. 8, спектри 3, 4), чого не спостерігалось у дерев порослевої посадки і молодняку.

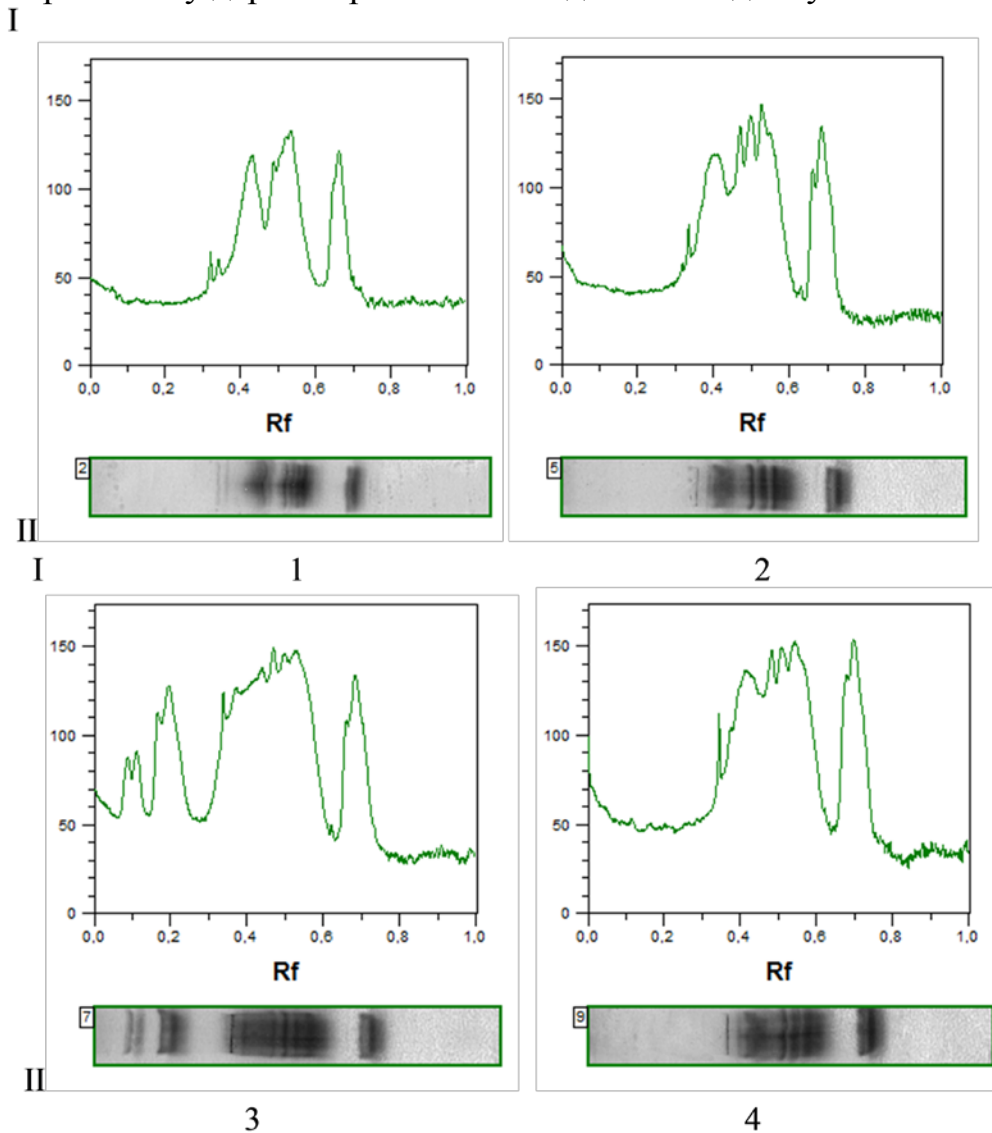


Рис. 8. ІЕФ профілі бензидин-пероксидази листя дерев *R. pseudoacacia* різного віку: 1 – молодняк; 2 – порослеві особини; 3 – стара лісосмуга; 3, 4; I – денситограми; II – ІЕФ спектр бензидин-пероксидази

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 молодняку 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 типі спектру листя з дерев старої лісосмуги.

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, 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. 9).

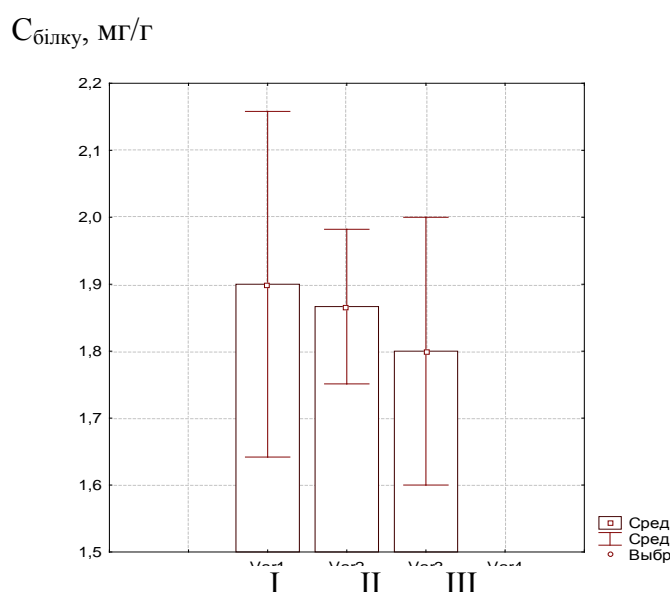


Рис. 9. Зміни в рівні розчинних білків листя *R. pseudoacacia* різного віку: I – стара лісосмуга; II – порослеві особини; III – молодняк

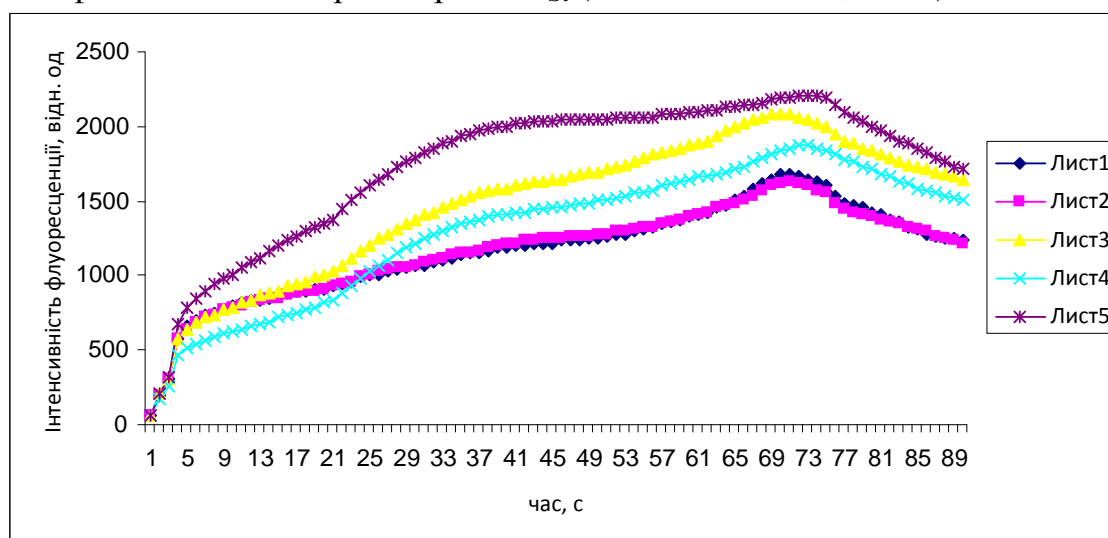
Достовірної різниці у вмісті розчинних білків, як видно з рис. 2, не виявлено. Порівняно із вмістом протеїну в листі робінії із старої лісосмуги у дерев порослевої посадки і молодняку спостерігається лише тенденція до зниження цього показника (зниження складає 1,6 і 5,5% відповідно).

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

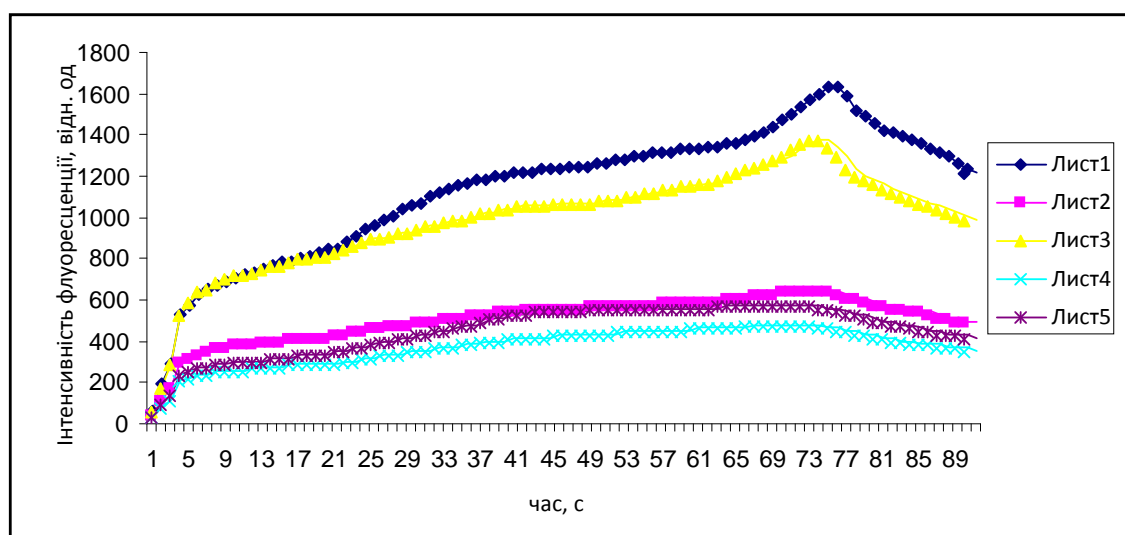
Застосувавши портативний флуорометр «Флоратест» на живих уражених *Cameraria ohridella* та не уражених листках *A. hippocastanum* ми отримали дані, які яскраво демонструють вплив живлення гусені мінера на інтенсивності флуоресценції хлорофілу (криву Каутського) (рис. 10).

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

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 "о", тобто F_o . Показник фонові флуоресценції (F_o) – 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 по пігментній матриці. Перехід $F_o - F_p$ 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. Протягом розвитку гусені (5 віків гусені *Cameraria ohridella*) відбувається поступове зниження значень всіх основних показників (F_0 , F_m , F_p та F_{St}) кривої індукції флуоресценції хлорофілу (кривої Каутського) (рис. 11) пошкоджених листків *A. hippocastanum*.

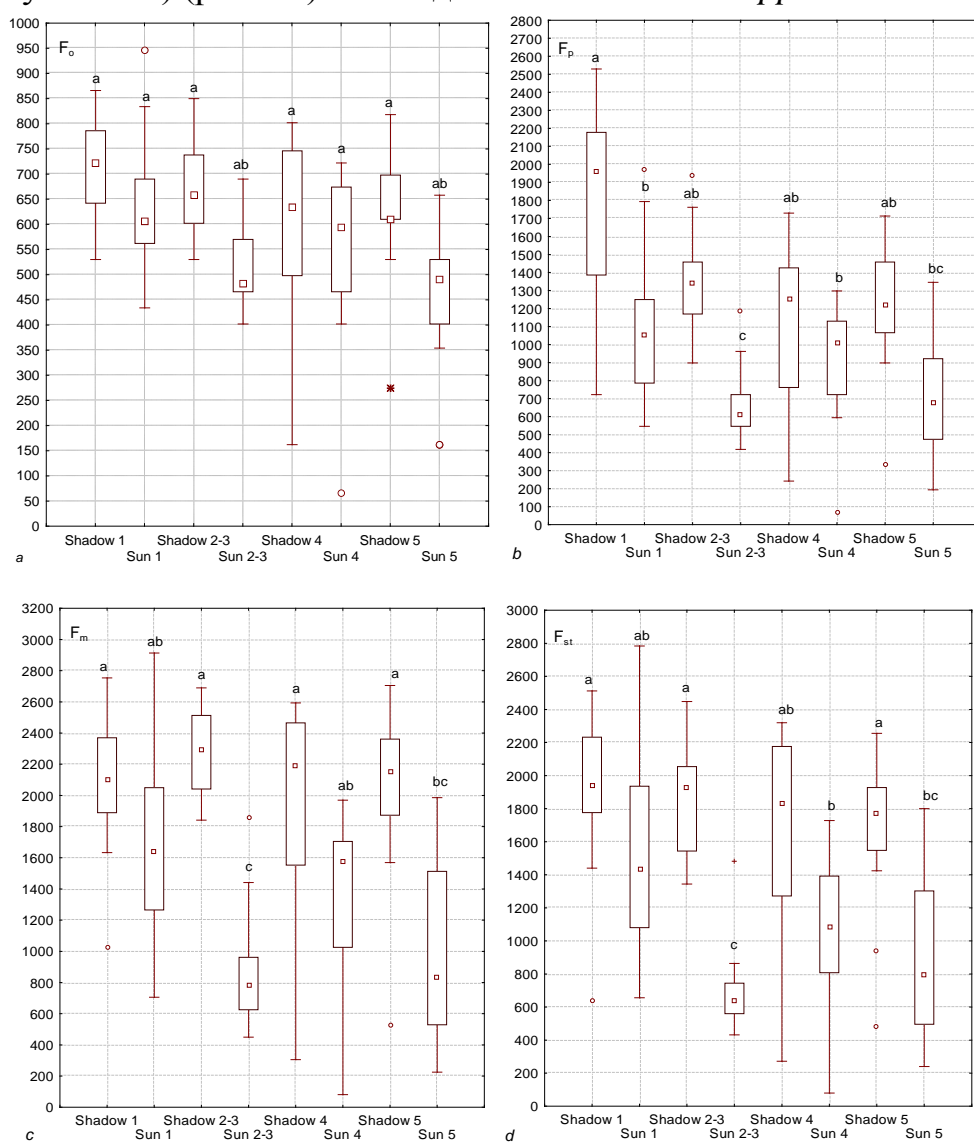


Рис.11. Мінливість показників кривої індукції флуоресценції хлорофілу (кривої Каутського) листків *A. hippocastanum* пошкоджених *Cameraria ohridella*: F_0 – початкове значення індукції флуоресценції після включення опромінення; F_p – значення індукції флуоресценції «плато»; F_m – максимальне значення індукції флуоресценції; F_{St} – стаціонарне значення індукції флуоресценції після світлової адаптації листка рослини.

Установлена достовірна різниця впливу різних віків гусені та положення у кроні листка для всіх основних показників кривої індукції флуоресценції хлорофілу. Виключенням є лише початкове значення індукції флуоресценції (F_0) для якого такої залежності не встановлено.

ВПЛИВ БІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ НА ПОПУЛЯЦІЇ ІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ GRACILLARIIDAE

Особливості ураження паразитоїдами. Дослідження зараження інвазійних видів Gracillariidae на території Східної Європи (Аімбетова, Єрмолаєв, 2016) дозволили виявити комплекс з 30 видів паразитичних Нуменоптера, з яких 23 представники родини Eulophidae Westwood, 1829 (підродини Eulophinae Westwood, 1829, Entedoninae Förster, 1856 та Tetrastichinae Graham, 1987), 4 види родини Braconidae Latreille, 1829 та 3 види родини Ichneumonidae Latreille, 1802. Моніторингові дослідження у степовій зоні України дозволили встановити зараження лише *Macrosaccus robiniella*. Заражені міни цього інвайдера зафіксовано в усіх типах екосистем. З'ясувалось (рис. 12), що існує залежність між кількістю мін інвайдера та ступенем їх ураження.

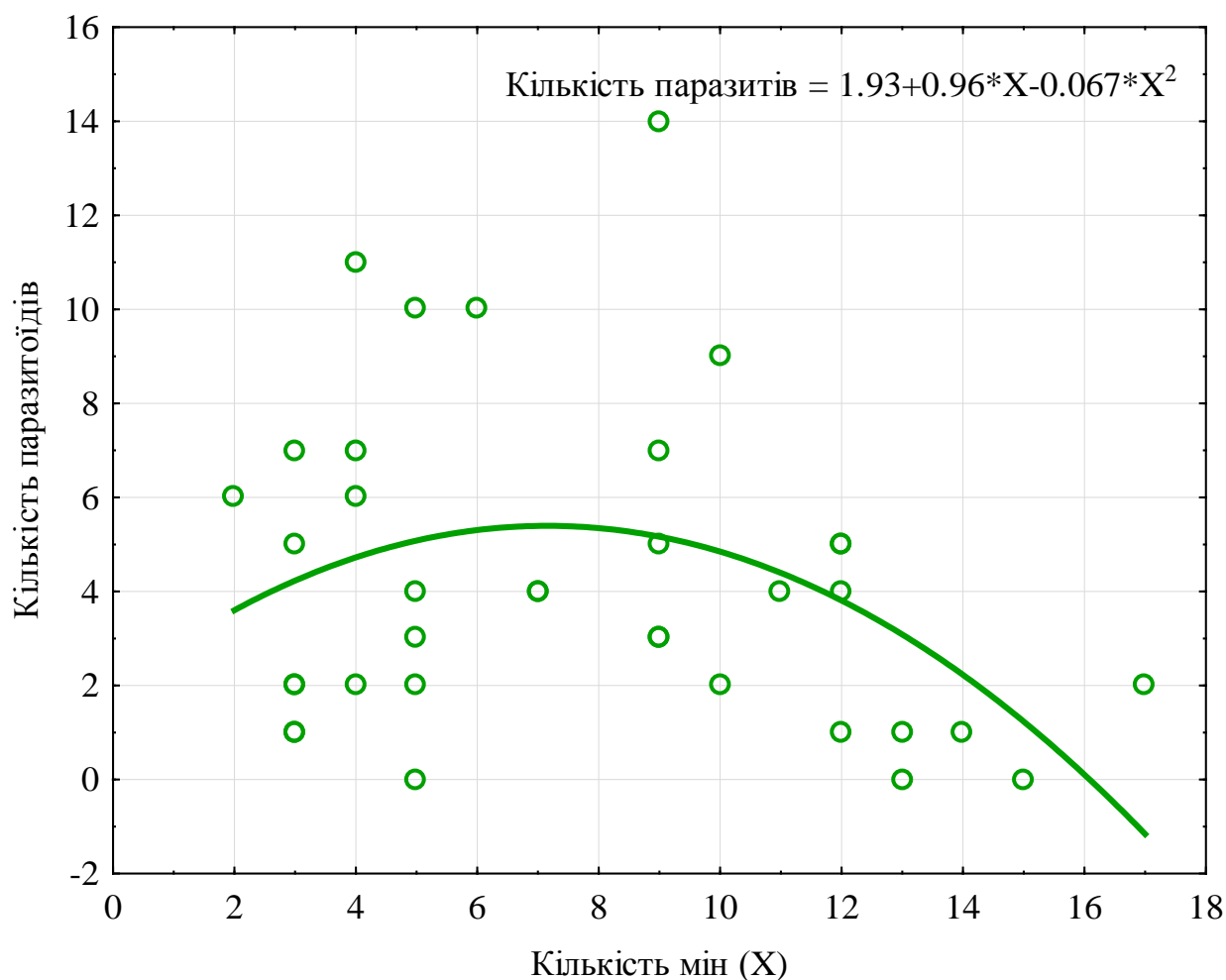


Рис. 12. Залежність кількості паразитоїдів від кількості мін *Macrosaccus robiniella*

У результаті наших досліджень не було виявлено залежності між параметрами урбоєкосистем в яких відбувався розвиток мінерів-інвайдерів та кількістю їх уражених мін.

Патогенні організми. Патогенні організми, здатні уражати преімагінальні стадії інвазійних видів Gracillariidae на території України ще не були досліджені. Нами, у вересні 2020 р. при обстеженні міни *Macrosaccus robiniella* було виявлено загиблу гусень (рис. 13.а). Ідентифікація гриба дозволила встановити приналежність цього ентомопатогена до *Lecanicillium sp. (Verticillium)*, що надалі було підтверджено при культивуванні (рис. 13.б, в).

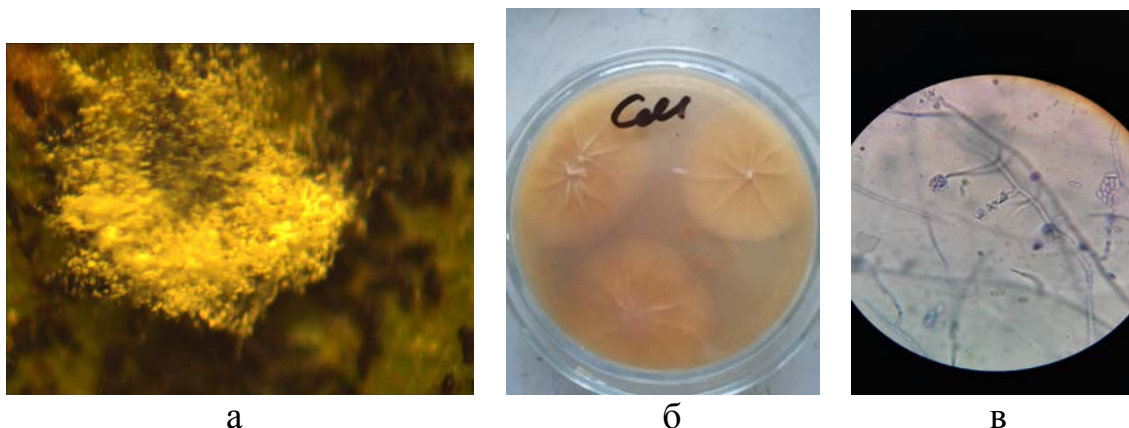


Рис.13. Зараження гусені *Macrosaccus robiniella* грибом *Lecanicillium sp.*: а – фото загиблої у міні гусені вкритої грибом (збільшення x4); б – штучно культивовані колонії гриба; в – конідії гриба (збільшення x100)

Lecanicillium W.Gams & Zare (2001) – рід грибів ряду Нурocreales 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.

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, 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 спостерігається достовірні відмінності між групами лялечок *Parectopa robiniella*, зібраних з різних урбоценозах із різним рівнем антропоічного навантаження.

4. Поліморфізм двох лінійних характеристик та трьох індексів з шести досліджених характеристик у середині 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 відрізнитися.

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 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, пошкодженого шкідником, активність ферменту підвищувалась у 3,8 рази порівняно з 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 легкорозчинних білків ушкодженого листа. 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.

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 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 . *Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol.* 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 & Dimić, 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.**, Алексеева, 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. – № u 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 (*Cameraria 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 агроекосистем: 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 юбилейної конференції, посвященної 80-літтю основи Єреванського ботаничного саду. (С.26-29). Єреван: Інститут 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 *Cameraria 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 (*Parectopa 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. Травлеєва. (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 & Dimić 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).

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

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.16 – екологія, 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'ятох видів Gracillariidae на території України. Виявлені особливості заселення різниз екосистем. У роботі показано вплив живлення гусені Gracillariidae на кормові рослини. Гусінь видів-інвайдерів впливає на функціональний стан кормових рослин, що підтверджується змінами у вмісті розчинних білків, активності та ізоферментному складі бензидинової пероксидази протягом їх вегетації. Дослідження динаміки вмісту легкорозчинних білків показало їх зниження за високого рівня ураження гусінню листя. Показником біохімічної адаптації рослин до живлення гусені інвазійних молей-строкаток виявилась перебудова як активності, так й ізозимного профілю пероксидази. Статистично значимі відмінності встановлено для розчинної пероксидази, активність якої підвищувалась у середньому в 2,1 рази за високого ураження гусінню листя кормових рослин. Високий рівень ураження листя фітофагом знайшов своє відображення в зміні ізозимного профілю бензидин-пероксидази. Основною закономірністю за негативного впливу гусені Gracillariidae є суттєве підвищення активності найбільш кислих молекулярних форм цитоплазматичної пероксидази в листі кормових рослин. 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. Найбільш вагомим для захисту клітин від гусені є підвищення активності гваякол-пероксидази, що свідчить про посилення бар'єрних властивостей клітин. 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 своєю чергою 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 злагоженості 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.

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

Дисертація на соискание научной степени доктора биологических наук по специальности 03.00.16 – экология, 03.00.24 – энтомология. Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара. Днепр, 2021.

Дисертационная 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 и изоферментном составе бензидиновой пероксидазы на протяжении вегетации растений. Исследования динамики

содержания легкорастворимых белков показало их снижение из-за высокого уровня 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 явилось 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. 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. Выявлены особенности заселения мин инвайдеров паразитоидами, зафиксировано заражение энтомопатогеном.

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

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 elucidating the bioecological characteristics of the existence and the influence degree of invasive leaf-mining insect species from Gracillariidae family (Lepidoptera) on dendroflora in Ukraine. Results were obtained for the first time that demonstrate the taxonomic, faunal and zoogeographic structure of the species complex in family of leaf-mining insects (Gracillariidae) in Ukraine. Biological characteristics of invasive insect species within this family of Lepidoptera were clarified. The invasion degree in five Gracillariidae species on the territory of Ukraine has been determined. The scientific work found the effect of Gracillariidae

feeding on the forage plants. Caterpillars of invasive species affect the functional state of forage plants, which was confirmed by changes in soluble protein content, activity and isoenzyme composition of benzidine peroxidase during the growing season of these plants. The study of easily soluble protein dynamics showed their decrease when a high-degree leaf damage. An indicator of biochemical adaptation of plants to the diet of caterpillars of invasive leaf miners involves the restructuring of both the activity and the isozyme profile of peroxidase. Statistically significant differences were found for soluble peroxidase which activity increased by average of 2.1 times due to the high-level damage of leaves in forage plant by the caterpillars. High level of leaf damage by the phytophage was reflected in the change in the isozymic profile of benzidine peroxidase. The main pattern of negative effects of Gracillariidae caterpillars involves a significant increase in the activity of the most acidic molecular forms of cytoplasmic peroxidase in the leaves of forage plants. The results obtained demonstrate an activation of enzymatic antioxidant protection system in forage plants due to the damaging effect of Gracillariidae invasive caterpillars, which allows a plant organism to survive and complete the ontogenesis program in adverse conditions. The most significant factor in protecting cells from caterpillar activity involves an increase in the activity of guaiacol peroxidase, which indicates an increase in the cell barrier properties. It was established that the caterpillars of Gracillariidae invasive species effect significantly on the photosynthetic apparatus of forage plants. This effect was clearly determined with the fluorescence technique which was carried out using a portable fluorometer "Floratest". Analysis of the Kautsky curves in damaged and non-damaged leaves allow to state that the feeding of miners from the Gracillariidae family significantly affects the four main parameters of chlorophyll fluorescence intensity (CFI). The studies have shown that CFI technique allows to determine the general condition of plant organism in an express regime by evaluating photosynthesis as the main process in plant life. A range of parasitoids and fungal diseases of preimaginal stages of invasive development has been identified for the first time in Ukraine.

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

Підписано до друку 25.03.2021
Формат 60×84/16. Папір офсетний. Друк цифровий.
Ум. друк. арк. 2,56. Наклад 100 прим. Замовлення № 059.

Видавництво та друкарня ПП «Ліра ЛТД».
вул. Наукова, 5, м. Дніпро, 49107.
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців, виготовлювачів
та розповсюджувачів видавничої продукції
ДК № 6042 від 26.02.2018.

dnipro.lira@gmail.com | +38 (067) 561-57-05 | lira.dp.ua