

СУЧАСНІ МЕТОДИ БІОЛОГІЧНОГО КОНТРОЛЮ (БІОЛОГІЧНОГО РЕГУЛЮВАННЯ) АКТИВНОСТІ ІНВАЗІЙНИХ РОСЛИН: ПРИКЛАДИ Й ПЕРСПЕКТИВИ ЗАСТОСУВАННЯ

Андрій Сергійович Мосякін

Мосякін А. С. Сучасні методи біологічного контролю (біологічного регулювання) активності інвазійних рослин: приклади й перспективи застосування // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2012. – Том 3(10), № 1. – С. 93-109. – ISSN 2220-3087.

У статті критично розглянуто сучасні методи біологічного контролю (біологічного регулювання) активності інвазійних рослин за допомогою їхніх природних ворогів і порівняно стримувальні властивості представників різних груп організмів, що використовуються як агенти біоконтролю (членистоногі (комахи), гриби, бактерії, віруси тощо). Наведений огляд основних різновидів біологічного контролю зі сферами їх застосування, проаналізовані успішні випадки стримування інвазій та розробка нових поточних проєктів з біоконтролю інвазійних видів рослин, зокрема проєкту зі стримування *Tanacetum vulgare* L. у Північній Америці.

Ключові слова: інвазійні рослини, фітоінвазії, біологічний контроль, біологічне регулювання, агенти біоконтролю, *Tanacetum vulgare*

Інвазійні рослини становлять значну небезпеку як для цілісності природних екосистем, так і для різноманітних сфер господарської діяльності. На сьогодні збитки від інвазійних рослин є значними, особливо якщо це стосується їх впливу на сільське, лісове та водне господарства, території природно-заповідного фонду. Збитки від інвазій, що відбуваються не в агроценозах, а в природних екосистемах, важко безпосередньо оцінити матеріально, проте їх опосередкований вплив на біорізноманіття, фізико-хімічні показники ґрунтів, сукцесії в екосистемах і на екологічну рівновагу загалом, без сумніву, є досить масштабним (Huxel, 1999; Mooney, Cleland, 2001; Chornesky, Randall, 2003).

Механічні та хімічні методи регулювання активності інвазійних видів тривалий час були найуживанішими, проте їх ефективність і тривалість дії залишалися на досить низькому рівні (Myers, Ware, 2002).

Біологічний контроль або, точніше, біологічне регулювання, що ґрунтується на інтродукції природних ворогів інвазійних видів у межах вторинного ареалу, у поєднанні з традиційними методами або замість них, дає можливість отримувати стійкі результати стримування та, в окремих випадках, повного припинення інвазійного процесу (Harris, 1991). На думку автора, терміни “біологічний контроль” (biological control), “біоконтроль” (biocontrol), “агенти біоконтролю” (biological control agents, biocontrol agents), скальковані в україномовну фахову літературу з англійської мови, є менш вдалимими, ніж семантично правильніші – “біологічне регулювання”, “біорегулювання”, “агенти біологічного регулювання”. Крім того, визначення цих понять, наведені в

останній, 2011 року, редакції Закону України “Про карантин рослин” (<http://zakon.rada.gov.ua/cgi-bin/laws/main.cgi?nreg=3348-12>), яка, власне й вводить їх у правове поле України, на нашу думку, стилістично є вкрай невдалими й менш зрозумілими, ніж їх англомовні відповідники (див., наприклад, Lee, 1996). Проте, ми змушені використовувати терміни, визначені Законом України, оскільки вони однозначно введені цим законом у правове поле держави й вже широко використовуються у відповідних фахових україномовних публікаціях.

У статті, окрім загального огляду принципів і технологій біоконтролю, наводяться модельні приклади застосування у Європі та Північній Америці, а також оцінюються перспективи подальшого застосування.

Місце біологічного контролю серед наявних методів стримування інвазії рослин

З усвідомленням проблеми інвазійних рослин у різних частинах світу наразі здійснюють заходи щодо регулювання або “менеджменту” окремих їх видів. Традиційні методи стримування інвазій рослин включають механічне знищення та хімічну боротьбу (за допомогою гербіцидів). А одним із найбільш екологічно обґрунтованих і перспективних допоміжних методів вважається біологічний контроль. Ураховуючи успіх застосування біоконтролю для стримування інвазійних видів рослин, цей комплекс методів, за певних умов, може розглядатися як альтернативний до традиційних видів регулювання. Як окремі комплекси превентивних заходів можна ще згадати карантинний режим і, так званий, “культурний контроль насаджень”. Проте, під час використання карантинних та інших запобіжних заходів потрібного ефекту не завжди вдається досягнути. Коли певний адвентивний вид рослин набуває інвазійних рис і починає становити загрозу екосистемам, то, як правило, регулювати його поширення традиційними методами (механічними та хімічними) вже досить важко (Myers, Ware, 2002; Levin, 2003).

Варто зазначити, що механічні методи (викошування, вирубування, розорювання, вкривання інвазійних популяцій геотекстилем і створення механічних бар’єрів для поширення тощо) можуть бути ефективними лише на перших етапах розвитку інвазійного процесу й на відносно малих площах. Перш за все, подібні заходи необхідні для локалізації “точкових” інвазій і перешкоджання їх подальшому поширенню. Проте, ці методи є безсилими проти “важких випадків”, коли популяції інвазійних видів займають великі площі й активно захоплюють нові території (Westbrooks, Elpee, 1996; Callaway, Aschehoug, 2000). Окрім того, механічні методи регулювання мають додаткові недоліки, серед яких порушення місцевиростань, негативний вплив на види природної флори та фауни тощо. Ці методи є трудомісткими, мають високу вартість і часто потребують багаторазового повторення. Наприклад, приблизна вартість проведення робіт з механічного вилучення інвазійних рослин для США становить від 90 \$/га для наземних трав’яних рослин і аж до 20 000 \$/га для деяких водних рослин (Harris, 1991; Callaway, Ridenour, 2004).

До хімічних методів регулювання інвазій належить використання переважно синтетичних гербіцидів (інгібітори фотосинтезу, метаболізму ліпідів, жирних кислот та амінокислот, інгібітори клітинного поділу та клітинного дихання, синтетичні аналоги фітогормонів тощо), що пригнічують метаболізм інвазійних рослин. Такі хімічні агенти широко використовують у сільськогосподарській практиці, проте наслідки використання їх в екосистемах можуть бути непередбачуваними. Основний недолік хімічних інгібіторів – недостатня специфічність або взагалі відсутність чіткої специфічності дії. При цьому хімічний агент може пригнічувати не лише інвазійні види, але й види місцевої флори. Хоча зараз розроблені безпечніші та специфічні (до рівня родини) гербіциди, що мають малий період розпаду, їх використання в природних угрупованнях все одно є небажаним (Heap, 1997). Повсюдне використання синтетичних гербіцидів сприяє розвитку резистентності інвазійних рослин до цих сполук. Ці випадки є поширеними, отже відкидати таку можливість для будь-яких нових гербіцидів не варто. Наприклад, нині існує понад 450 основних хімічних сполук, що використовують як гербіциди, а кількість модифікацій і товарних назв препаратів є набагато більшою. За недавніми підрахунками, 177 видів інвазійних рослин і сільськогосподарських бур'янів виробили резистентність до одного або декількох гербіцидів з усіх 18 класів цих сполук (Heap, 1997; Twyman, 2003). За умов подальшого використання гербіцидів для регулювання інвазійних рослин, селективний тиск на ці види буде збільшуватися, а отже й поява нових ознак резистентності відбуватиметься ще швидше. Окрім того, використання гербіцидів, незалежно від ступеня їх “безпечності”, заявленої виробником, певною мірою, становить небезпеку для довкілля та здоров'я людини.

Інвазійні рослини, змінюючи характер рослинності, а також біогеохімічні особливості ландшафту, сприяють зменшенню господарської цінності та комерційної вартості (ціни) земель (Blossey, 1999; Chornesky, Randall, 2003). Альтернативний комплекс методів боротьби з інвазійними рослинами, який активно розвивається й впроваджується у Європі та Північній Америці – біологічний контроль. Теоретичною базою для біологічного контролю є гіпотеза “втечі від природних ворогів”, вперше сформульована ще Ч. Дарвіном (Darwin, 1859; Keane, Crawley, 2002; Müller-Schärer, Schaffner, Steinger, 2004; Mosyakin, 2009). Перші спроби біологічного контролю були здійснені наприкінці XIX століття. На сьогодні ж класичний біоконтроль ґрунтується на інтродукції спеціалізованих природних ворогів (паразитів, патогенів, фітофагів) для стримування популяцій інвазійних рослин (Harris, 1991; Myers, Ware, 2002). Метою біологічного контролю є зменшення впливу інвазійних рослин на місцеві види та рослинні угруповання до такої міри, коли ріст останніх майже не пригнічується. У первинному природному ареалі стримування певного виду відбувається за рахунок як консортів-генералістів, так і спеціалістів, тоді як у біоконтролі використовуються лише спеціалізовані паразити, фітофаги та патогени (Van Driesche, Hoodle, Center, 2008).

Агентами біоконтролю інвазійних рослин можуть бути різні організми, зокрема, тварини (переважно, комахи), гриби, бактерії, віруси тощо (Van Driesche, Hoodle, Center, 2008). Найбільш перспективними агентами біологічного контролю зараз справедливо вважають комах. Для цього є досить багато підстав, зокрема, їх значна видова та екологічна різноманітність, високий рівень облігатної видоспецифічності, зручний для роботи розмір тварин, високий потенціал росту популяцій, стійкість популяцій тощо (De Clerck-Floate, Bourchier, 2000; van Lenteren, 2008). Основними й найбільш уживаними для біологічного контролю інвазійних рослин є представники твердокрилих (*Coleoptera* L., особливо представники родин *Chrysomelidae* Latreille – листодїди, *Curculionidae* Latreille – довгоносики, *Cerambycidae* Latreille – вусачі, *Vuprestidae* Leach – златки), лускокрилих (*Lepidoptera* L.: переважно родини *Pyralidae* Latreille – вогнівки, *Arctiidae* Leach – ведмедиці), двокрилих (*Diptera* L.: зокрема, *Tephritidae* Newman – осетниці), напівтвердокрилих (*Hemiptera* L.: *Coccoidea* Handlirsch, – червеці та щитівки, особливо представники родини *Dactylopiidae* Signoret) і перетинчатокрылих (*Hymenoptera* L.). Видове та екологічне різноманіття цих груп є значним, що становить хороший матеріал для первинного відбору потенційних агентів біоконтролю (Van Driesche, Hoodle, Center, 2008).

Патогенні гриби використовують значно менше, адже, за винятком деяких іржастих (*Pucciniales* Clem. et Shear) та борошнисторосяних (*Erysiphales* H. Gwynne-Vaughan), вони є недостатньо видоспецифічними та, відповідно, недостатньо безпечними для використання. Існують окремі яскраві приклади біоконтролю з використанням означених груп організмів, особливо іржастих грибів. Представники *Pucciniales* активно поширюються вітром, інфікують рослини через інтактний епідерміс і продихи, до того ж, є достатньо видоспецифічними та вірулентними (Mitchell, Power, 2003; Van Driesche, Hoodle, Center, 2008). Основною складністю роботи з ними є те, що вони не надаються до культивування *in vitro*. Так, були повідомлення про успішне застосування *Puccinia chondrillina* Bubak et Sydenham для регулювання *Chondrilla juncea* L. (*Asteraceae* Bercht. et J. Presl) у США та Австралії, *Uromyces rumicis* (Schumach.) G. Winter – для регулювання *Rumex crispus* L. (*Polygonaceae* Juss.) у Північній Америці, та *Puccinia xanthii* Schw. – для *Ambrosia artemisiifolia* L. (*Asteraceae*) у Європі (Van Driesche et al., 2002; Culliney, 2005).

Численні труднощі, пов'язані з систематикою, філогенетичним положенням і специфічністю стосовно господарів, роблять використання одноклітинних мікроорганізмів, бактерій та вірусів у біоконтролі рослин здебільшого недоцільним (Mitchell, Power, 2003). Проте, *Bacillus thuringiensis* Berliner, грануловіруси, бакуловіруси з успіхом використовують для контролю популяцій інвазійних видів тварин, зокрема, вони набули широкого застосування у біологічному контролі артрод. На сьогодні існують дані щодо розробок програм контролю рослин представниками бактерій з родів *Xanthomonas* Dowson, *Pseudomonas* Migula (*P. syringae* Van Hall), *Rhizobium* Frank, *Agro-*

bacterium Smith et Townsend, а також вірусом TMGMV (Tobacco mild green mosaic virus). Проте, через свою значну генетичну мінливість і пластичність, бактерії та віруси мають обмежене застосування у біоконтролі інвазійних рослин (van Lenteren, 2008; Van Driesche, Hoodle, Center, 2008).

Різновиди біологічного контролю, їхні переваги та недоліки

Традиційно виділяють такі різновиди біологічного контролю як класичний (classical biocontrol), біоконтроль шляхом створення нових асоціацій (new association biocontrol), метод “біологічного затоплення” (“inundative biocontrol”) та біохімічний контроль (McFadyen, 1998; Van Driesche, Hoodle, Center, 2008). Класичний біоконтроль полягає у застосуванні неаборигенних організмів як агентів контролю інвазійних рослин. Цей метод, попри відносно давню історію застосування, не втрачає своєї актуальності й сьогодні. Оскільки використовують неаборигенні організми, вимоги до їхньої видоспецифічності та ефективності стосовно регульованого інвазійного виду є надзвичайно високими, щоб звести до мінімуму можливість ураження представників місцевої флори (Goodwin, McAllister, Fahrig, 1999; Hufbauer, Roderick, 2005). Основними перевагами методу, за умови правильної організації заходів, є його тривалий ефект, високоспецифічна дія агентів контролю, відсутність значного впливу на місцеві види флори й фауни, відносно низька вартість, порівняно з традиційними методами (Culliney, 2005). Серед основних недоліків – небезпека видонеспецифічної дії, тривалість і складність підготовки заходів регулювання (не менше трьох років від визначення агентів біоконтролю до їх підселення у межах вторинного ареалу), труднощі з масовим розмноженням агентів, необхідність постійного детального моніторингу стану популяції як агента біоконтролю, так і власне регульованого виду (Blossey, 1999).

Метод створення нових асоціацій полягає у використанні аборигенних агентів контролю, які можуть мати ширший спектр господарів або взагалі бути генералістами. Часто філогенетично споріднені види рослин, що поширені в різних частинах світу, мають подібний характер взаємодії з фітофагами та патогенами, що є наслідком їх еволюційної та екологічної конвергенції. Такої специфічності, як під час класичного біоконтролю, методом створення нових асоціацій досягнути, як правило, не вдається, проте метод виправдовує себе тоді, коли природні консорти інвазійного виду з якихось причин є мало-ефективними (Callaway, Ridenour, 2004; Cappuccino, Carpenter, 2005; Van Driesche, Hoodle, Center, 2008). Імовірно, цей феномен має і загальнобіологічне пояснення: у таких “важких” випадках, коли природні консорти виду не спрацьовують як агенти біоконтролю, очевидно, що для цього виду основним чинником інвазійності рослини в новому ареалі є не “втеча від природних ворогів”, а якийсь інший фактор, що пояснюється, відповідно, іншою гіпотезою інвазійності.

Метод “біологічного затоплення” (“inundative biocontrol”) передбачає використання аборигенних видів для регулювання неаборигенних інвазійних

рослин. Організми, що зумовлюють стримування популяцій, є представниками місцевої фауни або аборигенних мікроорганізмів, проте щільність їх природних популяцій та відносно широкий спектр господарів не дозволяє їм стримувати інвазії *in situ*. Суть методу полягає у короточасних, але масових, вивільненнях таких патогенів чи фітофагів на інвазійні популяції. Після зменшення чисельності популяції інвазійного виду, чисельність популяції агента також зменшується, повертаючись до фонового рівня. Перевагами такого методу біоконтролю є менша тривалість підготовки до вивільнення, використання місцевих видів, потужний, але короткотривалий ефект. Серед недоліків – висока ймовірність ураження видів природної флори через недостатню специфічність агентів біоконтролю, необхідність періодичного повторення обробки (Carpenter, Cappuccino, 2005; Culliney, 2005; Van Driesche, Hoodle, Center, 2008).

Виділяють ще один різновид біологічного контролю – біохімічний. У цьому випадку використовують не самі організми, а біологічно активні речовини, які або безпосередньо впливають на інвазійні популяції, або є ад'ювантами чи атрактантами певних патогенів і фітофагів. Перевагами цього інноваційного методу є те, що маніпуляції проводять не з самим організмом, а з його метаболітами, і, відповідно, немає ризику виходу певного виду з-під контролю. Біохімічний контроль не можна зарахувати до методів біологічного контролю в “чистому” вигляді, проте подібність маніпуляцій екологічними зв'язками інвазійних рослин та їхніх консортів робить ці методи спорідненими. Цей метод, безумовно, має великий потенціал до подальшого застосування завдяки своїй безпечності та ефективності, проте його основним недоліком є складність пошуку та відбору видоспецифічних сполук-ад'ювантів та їх виділення або синтез у кількостях, що потрібні для масового застосування (McFadyen, 1998; van Lenteren, 2008).

Приклади успішного застосування біологічного контролю

Ранні спроби біологічного контролю інвазійних видів рослин, що мали місце від кінця ХХ століття, не можна однозначно назвати вдалими, адже тоді, переважно, не проводили всебічні дослідження видоспецифічності та потенційного спектру господарів обраного агента біоконтролю. Вивільнення здійснювалися без дотримання сучасних норм екологічної безпеки та карантину. Унаслідок цього, після зменшення щільності популяції регульованого виду, агент переходив на види місцевої флори, філогенетично споріднені з цільовим видом (Pemberton, 2000).

На сьогодні ж вироблені чіткі формальні вимоги до потенційних агентів біоконтролю, а також суворі процедури дослідження їхньої видоспецифічності. Для розробки успішного проекту з біологічного контролю існує певна послідовність дій. Перш за все, перед початком проекту визначають екологічні та економічні збитки, спричинені інвазійним видом, для з'ясування необхідності застосування заходів. Проводять дослідження організмів, що вражають інвазійну рослину у новому ареалі. У подальших дослідженнях

вплив цих аборигенних організмів урахують для визначення “чистого” впливу потенційних агентів біоконтролю. Етап відбору потенційних агентів починається з детального дослідження організмів, пов’язаних з рослиною у первинному ареалі, за наявними літературними даними, а згодом і в природі. Неспецифічні організми відкидають, тоді як основну увагу зосереджують на видоспецифічних організмах. Види-кандидати досліджують у стабільних умовах вторинного ареалу інвазійних рослин з метою визначення спектру господарів і видоспецифічності. Дослідження відібраних агентів біоконтролю проводять в умовах карантину для підтвердження видоспецифічності, а також для того, щоб елімінувати паразити, патогени та інші організми, що можуть бути внесені разом з видом-агентом. Лише після чіткого дотримання усіх вимог безпеки для довкілля, видоспецифічні агенти біоконтролю в достатній кількості розмножують у лабораторних умовах і здійснюють їх вивільнення у природу (Pemberton, 2000; Van Driesche, Hoodle, Center, 2008; Gassmann et al., 2011). На цьому проєкт з біоконтролю, власне, тільки починається, адже настає етап детального моніторингу динаміки популяцій інвазійного виду й агента його контролю. За результатами цього моніторингу визначають успішність проєкту з біоконтролю і, за необхідності, призначають повторне застосування або застосування агентів біоконтролю на інших територіях (Blossey, 1999).

Наразі, вдалося досягти стабільного успіху щодо біологічного контролю таких інвазійних видів європейського походження, як *Carduus nutans* L., *Jacobaea vulgaris* Gaertn. (= *Senecio jacobea* L.) з родини *Asteraceae*, *Hypericum perforatum* L. (*Hypericaceae* Juss.), *Lythrum salicaria* L. (*Lythraceae* J. St.-Hil.), *Euphorbia esula* s. l. (*Euphorbiaceae* Juss.) (Cruftwell Mc Fadyen, 2000; van Lenteren, 2008). Серед видів неєвропейського походження зазначають *Alternanthera philoxeroides* Griseb. (родина *Amaranthaceae* Juss.), види роду *Opuntia* spp. (*Cactaceae* Juss.), *Sesbania punicea* Scop. (*Fabaceae* Lindl.), види роду *Acacia* s. l. (*Fabaceae*) (McFadyen, 2000; Van Driesche, Hoodle, Center, 2008). Проте, у цій статті ми зосередимо увагу на представниках природної флори України, визнаних інвазійними в інших частинах світу. Основними умовами успішності проєктів з біологічного контролю є правильний підбір агентів, що добре пристосовані до умов вторинного ареалу та життєвого циклу рослини-господаря. Не менш важливим є підбір одразу декількох агентів, що здатні впливати на різні органи рослини на різних етапах життєвого циклу, виявляючи кумулятивну дію на популяції інвазійних рослин (Blossey, 1995; Blossey, Nötzold, 1995; Blossey, Hunt-Joshi, 2003).

Для регулювання інвазійних популяцій *Carduus nutans*, який був випадково завезений у Північну Америку ще в 1860-і роки й досяг високого ступеня інвазійного поширення у 1960-і роки, було використано комах *Rhinocyllus conicus* (Frölich, 1792) (*Coleoptera: Curculionidae*) та *Urophora solstitialis* (Linnaeus, 1758) (*Diptera: Tephritidae*), що уражували насіння, та *Trichosirocalus horridus* (Panzer, 1801) (*Coleoptera: Curculionidae*), який пошкоджував розетки

молодих рослин. Саме така комбінація агентів біоконтролю завдяки певному синергетичному ефекту дозволяла забезпечити зменшення продуктивності насіння *C. nutans* на 67-80%. Перед регулюванням щільність популяцій *C. nutans* у центральних штатах США досягала 50 000-20 000 рослин/га. У літературних джерелах повідомляли про випадки зменшення щільності популяцій *C. nutans* в штаті Оклахома від 20 000 до 10 рослин/га вже через 2 роки після застосування зазначених агентів біоконтролю. Нині неодноразові вивільнення агентів біоконтролю в Північній Америці зумовили зменшення площ інвазійних популяцій *C. nutans* на 95% у Канаді та майже на 80-99% у США (Roduner et al., 2003).

Для регулювання інвазійного поширення *Hypericum perforatum* у межах антропогенного ареалу (Північна Америка, Австралія) були використані види жуків-листодів (*Chrysomelidae*), що знищували листові пластинки (*Chrysolina quadrigemina* (Suffrian, 1851) та *C. hyperici* (Forster, 1771), а також представник двокрилих *Zeuxidiplosis giardi* (Kieffer, 1896) з родини *Cecidomyiidae* (галиці), здатний деформувати стебло рослини, затримуючи вертикальний ріст. *C. hyperici* було вивільнено в 1943 році, інші два зазначених види – 20 років потому. Усі агенти добре адаптувалися в умовах антропогенного ареалу, проте *C. hyperici* справляла найбільший вплив на *H. perforatum*. Так, вже через 4 роки в місці інтродукції фітофагу вдалося звільнити близько 180 гектарів земель, на яких відбувалася інвазія *H. perforatum*. В умовах середземноморського клімату вплив *H. perforatum* на природні біотопи та сільськогосподарські угіддя був значним, а тому звільнення більш як 1 млн. акрів земель у Каліфорнії було сприйнято як однозначний успіх (Morrison, Reekie, Jensen, 2001). Проте, остаточного успіху в регулюванні *H. perforatum* вдалося досягнути шляхом використання комах у поєднанні зі збудником антракнозу рослин *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. et Sacc. (анаморфна стадія виду, телеоморфна стадія якого відома як *Glomerella cingulata* (Ston.) Spauld. et Schrenk), які є облігатними симбіонтами-ендофітами рослин, які раніше вивчали з перспективою застосування як мікогербіциди для основних сільськогосподарських бур'янів, проте можливості їх використання в природних біотопах часто недооцінювали. Найефективнішим, наразі, виявилось використання *C. hyperici* як вектора для *C. gloeosporioides*. Високоспецифічні фітофаги, що переносять конідії гриба, завдяки спрямованому кумулятивному впливу на інвазійні популяції *H. perforatum*, показали ефективність від 63 до 100% (Morrison, Reekie, Jensen, 2001; Blossey, Hunt-Joshi, 2003).

Jacobaea vulgaris тривалий час залишався видом, що захоплював пасовища, будучи при цьому отруйним для худоби та виділяючи в ґрунт аллопатичні речовини, здатні пригнічувати види природної флори у Північній Америці, Австралії та Новій Зеландії. Представник лускокрилих *Tyria jacobaeae* L. (ведмедиця кривава) був вивільнений для стримування інвазії ще в 1920-х роках. Попри спроби подальшого поширення цього агента біоконтролю, був досягнутий лише тимчасовий успіх на розрізаних територіях.

Окремий ефект *T. jacobaeae* виявився досить незначним; крім того, вивільнення цього виду спровокувало серію неспецифічних атак на представників місцевої флори у Північній Америці, таких як *Senecio triangularis* Colla, *Packera pseud aurea* (Rydb.) W. A. Weber et A. Löve (*Senecio pseud aureus* Rydb.), а також декоративний вид *Jacobaea maritime* (L.) Pelser et Meijden (*Senecio bicolor* (Willd.) Tod.) (Pemberton, 2000; Jacobs, Sing, 2009). Проте, у 1930-х та 1980-х роках були інтродуковані ще два види комах – *Botanophila jacobaeae* (Hardy, 1872) (*Diptera: Anthomyiidae*) та *Longitarsus jacobaeae* (Waterhouse, 1861) (*Coleoptera: Chrysomelidae*). *B. jacobaeae* здатний уражати основу суцвіття та насіння. Результат регулювання з'явився вже через 4-5 років після інтродукції. У багатьох штатах США, де спостерігали інвазії *J. vulgaris*, унаслідок використання подібних програм контролю вдалося досягти зменшення популяції цього виду на 95-99% (Jacobs, Sing, 2009; Rapo et al., 2010).

Ще одним з класичних прикладів застосування методу біологічного контролю є стримування експансії *Lythrum salicaria* у Північній Америці. Цей вид був, імовірно, завезений у Північну Америку в XIX сторіччі, проте набув інвазійного поширення лише в XX сторіччі, формуючи подекуди монодомінантні зарості та витісняючи види природної флори. Наразі вид трапляється в усіх штатах США, окрім Флориди, Аляски, Гаваїв та в дев'яти провінціях Канади. Причому, у місцях застосування біоконтролю вид нині існує як фоновий, без характерних рис інвазійності (Purple loosestrife. *L. salicaria* L. USDA/NRCS Plant Guide). Інвазії *L. salicaria* змінювали біогеохімічні та гідрологічні процеси у зволжених і заболочених біотопах. Серед значущих екологічних змін, спричинених інвазією виду, повідомляли про зменшення капілярного пулу розчинених фосфатів ґрунту, значне збільшення кількості рослинного детриту в ґрунті, погіршення запилення видів місцевої флори внаслідок “переманювання” комах-запилювачів (Rejmánek, 2000; Mooney, Cleland, 2001). Основні господарські збитки були зумовлені, переважно, блокуванням системи іригаційних каналів і деградацією пасовищних угідь. Ситуація ускладнювалася тим, що інвазійні популяції *L. salicaria* було важко регулювати традиційними методами; одноразові обробки земель гербіцидами давали лише короткочасний результат. Саме тому, у 1986 р. було розпочато проект з біологічного контролю зазначеного виду (Blossey, 1995; Blossey, Nötzold, 1995). Після ретельних пошуків потенційних агентів для біоконтролю на території Західної та Північної Європи було відібрано понад 100 видів комах, трофічно пов'язаних з рослиною, лише 6 з яких було взято для детальних подальших досліджень на видоспецифічність стосовно 48 видів рослин, філогенетично споріднених з об'єктом біоконтролю. Зрідка неспецифічний вплив агентів контролю мав місце на північноамериканські види з родини *Lythraceae*. Спочатку не всі тестовані види комах були ухвалені для інтродукції в межах інвазійного ареалу *L. salicaria*. Проте, зважаючи на значно більшу шкоду для довкілля інвазії *L. salicaria*, порівняно з потенційним ризиком з боку агентів біоконтролю,

було прийнято остаточне рішення про вивільнення чотирьох видів комах у природу: *Galerucella californiensis* (Linnaeus, 1767), *G. pusilla* (Duftschmidt, 1825) (*Coleoptera: Chrysomelidae*), *Hylobius transversovittatus* (Goeze, 1771), *Nanophyes marmoratus* Schoenherr, 1838 (*Coleoptera: Curculionidae*). Усі зазначені види успішно адаптувалися до умов Північної Америки. Найефективнішими виявилися *Galerucella californiensis*, що пошкоджував листові пластинки, та *Nanophyes marmoratus*, що вражав апікальну частину стебла й суцвіття. У більшості місць, де були проведені вивільнення згаданих агентів біоконтролю в природу, спостерігали дефоліацію пагонів і зумовлене цим зменшення біомаси *L. salicaria* на 95%. Тривалий моніторинг результатів цього проекту показав часткове відновлення природної рослинності в місцях попереднього домінування *L. salicaria* (Blossey, 1995; Blossey, Nötzold, 1995; Blossey, Hunt-Joshi, 2003).

Наведені приклади успішного біоконтролю інвазійних рослин євразійського походження демонструють можливість досягнення стабільного й тривалого ефекту за умов правильного використання комплексу спеціалізованих агентів біологічного контролю, здатних діяти на рослину сукупно.

Проте, попри ефективність біологічного контролю інвазійних рослин, цей метод не позбавлений деяких недоліків. Окрім можливої неспецифічної дії агентів, імовірність якої досить незначна після проведення відповідних тестувань, навіть видоспецифічні агенти можуть мати опосередкований негативний вплив. Було доведено, що сила взаємодії консортів з рослиною-господарем є не менш вирішальним фактором, ніж власне їхня видоспецифічність (Pearson, Callaway, 2003, 2005).

Загалом, більшість непрямих негативних впливів агентів біологічного контролю можна розподілити за трьома основними типами: ефект екологічного заміщення, компенсаторні відповіді, взаємодія через трофічні ланцюги. Особливий інтерес становлять компенсаторні відповіді, коли підселення агента біоконтролю лише мобілізує захисні механізми в інвазійних рослин, активізуючи їх ріст, виділення аллопатичних сполук тощо. Яскравим прикладом компенсаторної відповіді було застосування у Північній Америці агента *Agapeta zoegana* (Linnaeus, 1767) (*Lepidoptera*) для регулювання *Centaurea stoebe* L., що спричинило тільки активізацію росту інвазійної рослини та виділення нею кореневих ексудатів, які пригнічували види місцевої флори, зокрема *Festuca idahoensis* Elmer. Взаємодія через трофічні ланцюги та ефект екологічного заміщення має не менш негативний ефект. Коли агент біоконтролю успішно натуралізується, проте не справляє істотного пригнічувального впливу на регульований вид, він стає своєрідним екологічним “містком”, який ще сильніше поєднує інвазійний вид з місцевими організмами через трофічні зв’язки, збільшуючи опосередкований вплив на екосистему (Pearson, Callaway, 2003, 2005).

Варто зазначити, що зараз теорія біологічного контролю базується на дещо спрощеній моделі взаємодій рослини-господаря з фітофагами, патогенами та паразитами, яка потребує поглиблення. Лише в разі врахування всіх

можливих екологічних зв'язків та опосередкованих взаємодій видоспецифічного агента біоконтролю, можна говорити про цілком безпечне його використання.

Чинний проект з біологічного контролю *Tanacetum vulgare* L.

Tanacetum vulgare – вид європейського походження, уперше інтродукований у Північній Америці як лікарська та ароматична рослина, який зараз все більше поширюється як “екосистемний бур’ян”, створюючи екологічні проблеми на пасовищах і прибережних смугах річок по всій території Північної Америки. У поширенні виду основну роль відіграє його висока насіннева продуктивність. Окрім того, рослина виробляє цілу низку вторинних метаболітів (камфори, бета-туйон), які є токсичними для людей і тварин та які, потрапляючи в ґрунт, можуть пригнічувати розвиток місцевих видів рослин (Callaway, Ridenour, 2004; McClay, 2010). Дослідження з хемотипування *T. vulgare*, проведені в Канаді, Німеччині та Швейцарії показали, що існує значна варіабельність хімічного складу летких олій між рослинами з різних місцевиростань. Загальною тенденцією є те, що рослини з антропогенного ареалу в Північній Америці мають набагато вищий рівень вторинних метаболітів, аніж рослини, що ростуть у межах природного ареалу. Можливо саме цим частково пояснюється інвазійний успіх цього виду (Gassmann et al., 2011; Wolf et al., 2011).

Метою чинного багатостороннього проекту з біологічного контролю *T. vulgare*, який курує міжнародний екологічний центр CAB International, є відбір європейських видів комах, що можуть бути випущені в Північній Америці як агенти контролю. Основними завданнями дослідження є збирання матеріалу в областях, які, за сукупністю кліматичних факторів, відповідають інвазійному ареалу в Північній Америці, а також подальший відбір пріоритетних агентів біоконтролю з використанням узгодженого переліку тестувань, щоб звести до мінімуму ризик їх видонеспецифічної дії. Результатом досліджень має бути інтродукція агентів і, як наслідок, стримування інвазії *T. vulgare*.

Польові та лабораторні дослідження європейських видів комах, які є потенційними агентами біологічного контролю, були розпочаті в 2006 р. на дослідній базі CAB International у м. Делемон, Швейцарія, і тривають дотепер. Попереднє вивчення літературних джерел показало, що 169 видів комах-фітофагів пов'язані з родом *Tanacetum* L. та іншими спорідненими видами *Asteraceae* у Євразії. Три види комах розвиваються на *Tanacetum achilleifolium* (Bieb.) Sch. Bip. або *T. pseudachillea* C. Winkl., у той час як решта 166 пов'язані з *T. vulgare*. 29 видів є тісно пов'язаними з родом *Tanacetum*. Види комах, які були відібрані потенційними агентами біологічної боротьби (три представники *Coleoptera* – *Longitarsus noricus* Leonardi, 1976, *Microplontus millefolii* (Schultze, 1897), *Cassida stigmatica* Suffrian, 1844 та один представник *Lepidoptera* – *Isophrictis striatella* (Denis et Schiffermüller, 1775) були зібрані на території Німеччини, України та Росії

(McClay, 2010; Gassmann et al., 2011). Території для польових досліджень у первинному ареалі були визначені на основі екстраполяції параметрів клімату районів Канади та США, де *T. vulgare* утворює інвазійні популяції, на кліматичну мапу Європи за допомогою програмного пакету CLIMEX® (McClay, 2010). Подібна кліматична прив'язка збільшує імовірність того, що агенти біоконтролю, отримані з цих районів, будуть адаптовані до клімату вторинного ареалу.

У рамках меморандуму між Інститутом ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України та CABI Europe-Switzerland проводили дослідження популяцій *T. vulgare* та відбір агентів біоконтролю в Україні з подальшими лабораторними дослідженнями зібраного матеріалу в CABI Europe-Switzerland, м. Делемон, Швейцарія.

Дослідження видоспецифічності потенційних фітофагів проводили стосовно цілої низки видів рослин, що були відібрані на основі їх філогенетичної спорідненості до *T. vulgare*, природоохоронного статусу, економічного значення та подібності складу вторинних метаболітів. Запропонований список рослин загалом містив 56 видів: шість видів *Tanacetum* окрім *T. vulgare*, 32 інших видів з триби *Anthemideae*, 13 інших видів з родини *Asteraceae* (у тому числі кілька економічно важливих видів, таких як *Helianthus annuus* L., *Lactuca sativa* L., *Carthamus tinctorius* L. і *Cynara cardunculus* subsp. *scolymus* (L.) Benth.) і 5 видів рослин з інших родин, які мають деякі риси біохімічної подібності до *T. vulgare*. За сучасними даними, для Північної Америки відомий лише один аборигенний вид з роду *Tanacetum*, *Tanacetum bipinnatum* Sch. Bip., який поширений від Аляски до Ньюфаундленду. За сучасними таксономічними опрацюваннями, цей вид об'єднує *T. camphoratum* Less., *T. huronense* Nutt. і *T. douglasii* DC., які раніше були описані як окремі види. Проте, для чистоти експерименту, у дослідженнях видоспецифічності наведені вище три таксони розглядали як окремі види (McClay, 2010).

Трапляння комах, обраних потенційними агентами контролю, було різним і залежало від території дослідження. Так, види *Microplontus millefolii* та *Cassida stigmatica* були знайдені в усіх обстежених популяціях *T. vulgare*, проте найбільше в Україні, в околицях Києва. *IsophRICTIS striatella* був знайдений у північній і південній Німеччині, але цей вид не був відзначений на обстежених ділянках в Україні та Росії. *Longitarsus noricus* був знайдений у Росії та Україні, проте, через складнощі морфологічного визначення, видова приналежність зразків може бути підтверджена лише після молекулярно-генетичних досліджень (ДНК-типсування) (Gassmann et al., 2011).

За попередніми результатами проведених досліджень було встановлено, що представники *C. stigmatica*, окрім *T. vulgare*, здатні розвиватися на *Tanacetum bipinnatum* Sch. Bip. та *Achillea millefolium* L., але не на *T. corymbosum* (L.) Sch. Bip., *T. parthenium* (L.) Sch. Bip., *T. cinerariifolium* (Trevir.) Sch. Bip., *T. coccineum* (Willd.) Grierson або *T. macrophyllum* (Waldst. et Kit.) Sch. Bip. Репродукція, розвиток і виживання *Cassida stigmatica* на інших видах *Tanacetum* відбувається значно повільніше та менш ефективно,

ніж на *T. vulgare*. Хоча для *Cassida stigmatica* властивий дещо ширший спектр господарів, ніж очікувалося, цей вид залишається перспективним агентом біоконтролю, перш за все тому, що може харчуватися на північноамериканських хемотипах *T. vulgare*, які мають значно вищий рівень захисних вторинних метаболітів (Gassmann et al., 2011).

Microplontus millefolii має високу специфічність. Його розвиток спостерігали виключно на *T. vulgare* з різних місцевиростань у Європі, США та Канаді. Це перспективно для використання цього виду в біологічному контролі *T. vulgare*. Що стосується досліджень *Isophrictis striatella*, біологічні особливості цього виду поки що не до кінця з'ясовані. Імовірно, личинки можуть залишатися у сухих стеблах *T. vulgare* понад 12 місяців і, відповідно, комаха може мати дворічний життєвий цикл, що перешкоджає використанню цього виду як ефективного агента контролю (Gassmann et al., 2011).

Проект з біологічного контролю поширення *T. vulgare* потребує подальших досліджень специфічності стосовно цільового виду та ступеня його пригнічення у природі. У подальшому основна увага буде зосереджена на вже обраних видах, переважно *Microplontus millefolii*, *Cassida stigmatica* та *Longitarsus noricus*. Проте, можливими також є подальші дослідження нових агентів контролю, зокрема ще одного представника *Coleoptera* – *Phytoecia nigricornis* (Fabricius, 1781) (McClay, 2010; Gassmann et al., 2011).

Висновки

В останній час збільшується потреба в надійних методах регулювання інвазій, оскільки процеси біотичної глобалізації зумовлюють збільшення кількості інвазійних рослин і пов'язаних з ними екологічних проблем. Сучасні вимоги безпеки для довкілля зумовлюють зменшення застосування традиційних методів хімічного та механічного регулювання інвазій на користь нових довготривалих і спрямованих біологічних методів. У майбутньому біологічний контроль інвазійних рослин набуватиме значно ширшого застосування, порівняно з біоконтролем тварин, оскільки процедура оцінки екологічного ризику для рослин набагато краще відпрацьована провідними науковими установами Австралії, Канади, США, Нової Зеландії та низки європейських країн. Класичний біологічний контроль інвазійних видів рослин з використанням комах залишається ключовим методом, оскільки він полягає у застосуванні організмів, асоційованих з інвазійним видом, що підтвердили свою ефективність у ході багатьох проектів з регулювання інвазій рослин. Для успішного використання методу важливим є не лише підбір видоспецифічних агентів, але, також, формування такої комбінації агентів, яка здійснюватиме кумулятивний ефект впливу на інвазійний вид. Зокрема, у цьому контексті ефективним є використання спеціалізованих комах-векторів специфічних патогенів.

Оскільки обмін інвазійними видами є невинним і двостороннім процесом між віддаленими або географічно розмежованими територіями, наприк-

лад, такими як Європа та Північна Америка, на сучасному етапі проекти з біоконтролю потребують тісної міжнародної співпраці профільних наукових установ.

Щодо біологічного контролю в Україні, то така діяльність дозволена державою й регулювана згідно з Законом України “Про карантин рослин” (<http://zakon.rada.gov.ua/cgi-bin/laws/main.cgi?nreg=3348-12>). В Україні є випадки використання біологічного контролю шкідників рослин та окремі випадки використання комерційних мікогербіцидів, проте приклади застосування біоконтролю інвазійних рослин з дотриманням усіх норм екологічної безпеки та проведенням усіх необхідних тестувань (аналіз ризиків), не були знайдені в літературі.

Перспективи класичного біологічного контролю “екосистемних бур’янів” в Україні поки що залишаються нереалізованими. Біологічний контроль адвентивних та інвазійних видів можливий за умов співпраці з науковими установами країн, де інвазійні види флори України є аборигенними. Взаємна зацікавленість сторін у пошуках і дослідженнях потенційних агентів біологічного контролю має найбільший потенціал подальшого успіху для стримування інвазій неаборигенних видів рослин.

Подяки

Автор висловлює щирю подяку за співпрацю й консультації проф. Андре Гассману (Andre Gassmann, CAB International, Europe Switzerland), науковому керівнику к.б.н., с.н.с. Ірині Андріївни Коротченко, д.б.н., проф. Сергію Леонідовичу Мосякіну (Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України).

ЗАКОН України “Про карантин рослин” / Електронний ресурс: <http://zakon.rada.gov.ua/cgi-bin/laws/main.cgi?nreg=3348-12> (25.08.2011).

BLOSSEY B. A comparison of various approaches for evaluating potential biological control agents using insects on *Lythrum salicaria* // Biological Control. – 1995. – Vol. 5. – P. 113-122.

BLOSSEY B. Before, during, and after: the need for long-term monitoring in invasive plant species management // Biological Invasions. – 1999. – Vol. 1. – P. 301-311.

BLOSSEY B., HUNT-JOSHI T. R. Belowground herbivory by insects: influence on plants and aboveground herbivores // Annual Review of Entomology. – 2003. – Vol. 48. – P. 521-547.

BLOSSEY B., NÖTZOLD R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis // Journal of Ecology. – 1995. – Vol. 83. – P. 887-889.

CALLAWAY R. M., ASCHEHOUG E. T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion // Science. – 2000. – Vol. 290. – P. 521-523.

CALLAWAY R. M., RIDENOUR W. M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability // Front. Ecol. Environ. – 2004. – Vol. 2. – P. 419-426.

CAPPUCCINO N., CARPENTER D. Invasive exotic plants suffer less herbivory than non-invasive plants // Biol. Lett. – 2005. – Vol. 1. – P. 435-438.

CARPENTER D., CAPPUCCINO N. Herbivory, time since introduction and the invasiveness of exotic plants // J. Ecol. – 2005. – Vol. 93. – P. 315-321.

- CHORNESKY E. A., RANDALL J. M. The threat of invasive alien species to biological diversity: setting a future course // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 2003. – Vol. 90, № 1. – P. 67-76.
- CULLINEY T. W. Benefits of classical biological control for managing invasive plants // *Critical Reviews in Plant Sciences.* – 2005. – Vol. 24. – P. 131-150.
- DARWIN C. R. On the origin of species by means of natural selection. – London: John Murray, 1859. – 459 p.
- DE CLERCK-FLOATE R., BOURCHIER R. S. Ecological principles of biological control: from population theory to weed biocontrol practice // *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds, 4-14 July 1999, Montana State University, Bozeman, Montana, USA / Ed. N.R. Spencer.* – Bozeman, Montana, USA, 2000. – P. 517-520.
- GASSMANN A., SCHWANN A., MOSYAKIN A., WOLF V., JOVIĆ J., TOŠEVSKI I. Annual Report 2010. Biological control of common tansy, *Tanacetum vulgare*. – CABI Europe-Switzerland Ref: VM10012. – 2011. – 44 p.
- GOODWIN B. J., MCALLISTER A. J., FAHRIG L. Predicting invasiveness of plant species based on biological information // *Conservation Biology.* – 1999. – Vol. 13. – P. 422-426.
- HARRIS P. Classical biocontrol of weeds: Its definitions, selection of effective agents, and administrative-political problems // *The Canadian Entomologist.* – 1991. – Vol. 123. – P. 827-849.
- HEAP I. M. The occurrence of herbicide-resistant weeds worldwide // *Pesticide Science.* – 1997. – Vol. 51. – P. 235-243
- HUFBAUER R. A., RODERICK G. K. Microevolution in biological control: Mechanisms, patterns, and processes // *Biological Control.* – 2005. – Vol. 35. – P. 227-239.
- HUXEL G. R. Rapid displacement of native species by invasive species: effects of hybridization // *Biol. Conserv.* – 1999. – Vol. 89. – P. 143-152.
- JACOBS J., SING SH. Ecology and management of tansy ragwort (*Senecio jacobaea* L.) // United States Department of Agriculture. Invasive Species Technical Note. – 2009. – Vol. 24. – P. 1-13.
- KEANE R. M., CRAWLEY M. J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // *Trends in Ecology and Evolution.* – 2002. – Vol. 17, № 4. – P. 164-170.
- LEE C.C. Dictionary of environmental legal terms / written and edited by C.C.Lee. – New York: McGraw-Hill, 1996. – 818 p.
- LEVIN D. A. Ecological speciation: lessons from invasive species // *Systematic Botany.* – 2003. – Vol. 28, № 4. – P. 643-650.
- MCCLAY A. Development of a biological control program for common tansy: Final Report 2006 – 2009. // Alberta Invasive Plants Council, 2010. – 21 p.
- MCFADYEN R., CRUTTWELL E. Biological control of weeds // *Annu. Rev. Entomol.* – 1998. – Vol. 43. – P. 369-93.
- MCFADYEN R., CRUTTWELL E. Successes in biological control of weeds // *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds 4-14 July 1999 / ed. Spencer N. R.* – Bozeman, Montana, USA: Montana State University, 2000. – P. 3-14.
- MITCHELL C. E., POWER A. G. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens // *Nature.* – 2003. – Vol. 421. – P. 625-627.
- MOONEY H. A., CLELAND E. E. The evolutionary impact of invasive species // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2001. – Vol. 98, № 10. – P. 5446-5451.
- MORRISON K. D., REEKIE E. G., JENSEN K. Biocontrol of Common St. Johnswort (*Hypericum perforatum*) with *Chrysolina hyperici* and a host-specific *Colletotrichum*

- gloeosporioide // *Weed Technology*. – 2001 – Vol. 12. – P. 426-435
- MOSYAKIN A. S. Charles Darwin and ecological explanations of biotic invasions: a historical analysis and modern concepts // *Укр. ботан. журн.* – 2009. – 66, № 6. – С. 757-769.
- MÜLLER-SCHÄRER H., SCHAFFNER U., STEINGER T. Evolution in invasive plants: implications for biological control // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2004. – Vol. 19, № 8. – P. 417-422.
- MYERS J. H., WARE J. Setting priorities for the biological control of weeds: What to do and how to do it // *Proceedings of Hawaii Biological Control Workshop, Report 129* / ed. Denslow J. E., High S. D., Smith C. W. – Honolulu: University of Hawaii, 2002. – P. 62-74.
- PEARSON D. E., CALLAWAY R. M. Indirect effects of host-specific biological control agents // *TRENDS in Ecology & Evolution*. – 2003. – Vol. 18, № 9. – P. 456-461.
- PEARSON D. E., CALLAWAY R. M. Indirect nontarget effects of host-specific biological control agents: Implications for biological control // *Biological Control*. – 2005. – Vol. 35. – P. 288-298.
- PEMBERTON R. W. Predictable risk to native plants in weed biological control // *Oecologia*. – 2000. – Vol. 125. – P. 489-494.
- (2003 onwards) Purple loosestrife. *Lythrum salicaria* L. USDA/NRCS Plant Guide http://plants.usda.gov/plantguide/pdf/pg_lysa2.pdf (22.08.2011).
- RAPO C., MÜLLER-SCHÄRER H., VRIELING K., SCHAFFNER U. Is there rapid evolutionary response in introduced populations of tansy ragwort, *Jacobaea vulgaris*, when exposed to biological control? // *Evolutionary Ecology*. – 2010. – Vol. 24, № 5. – P. 1081-1099.
- REJMÁNEK M. Invasive plants: approaches and predictions // *Austral Ecology*. – 2000. – Vol. 25. – P. 497-506.
- RODUNER M., CUPERUS G., MULDER P., STRITZKE J., PAYTON M. Successful biological control of the musk thistle in Oklahoma using the musk thistle head weevil and the rosette weevil // *American Entomologist*. – 2003. – Vol. 49, № 2. – P. 112-120.
- TWYMAN R. M. Weeds: Herbicide resistance. // *Encyclopedia of Applied Plant Sciences* / ed. Thomas B., Murphy D. J., Murray B. – London: Elsevier Science, 2003. – P. 1516-1521.
- VAN DRIESCHE R., BLOSSEY B., HODDLE M., LYON S., REARDON R. Biological control of invasive plants in the eastern United States. – Morgantown, West Virginia: USDA Forest Service, 2002. – 413 p.
- VAN DRIESCHE R., HOODLE M., CENTER T. Control of pests and weeds by natural enemies. – Malden, MA: Blackwell Publishing, 2008. – 473 p.
- VAN LENTEREN J. C. IOBC Internet Book of Biological Control, version 5. <http://www.iobc-global.org/download/IOBC%20InternetBookBiCoVersion5January2008.pdf> (25.08.2011)
- WESTBROOKS R., ELPEE R. E. Strategies for preventing the world movement of invasive plants // *Proceedings of the Norway/UN Conference on Alien Species*. Trondheim, 1-5 July 1996 / ed. by Sandlund T. O., Schei P. J. – P. 125-144.
- WOLF V., BERGERU., GASSMANN A., MÜLLER C. High chemical diversity of a plant species is accompanied by increased chemical defence in invasive populations // *Biological Invasions*. – 2011 – Vol. 13, № 9. – P. 2091-2102.

СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ (БИОЛОГИЧЕСКОГО РЕГУЛИРОВАНИЯ) АКТИВНОСТИ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ: ПРИМЕРЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ

А. С. МОСЯКИН

В статье критически рассматриваются методы биологического контроля (биологического регулирования) активности инвазивных растений с помощью их естественных врагов, сравниваются сдерживающие свойства представителей разных групп организмов, используемых в качестве агентов биоконтроля (членистоногие, грибы, бактерии, вирусы и др.). Представлен обзор основных разновидностей биологического контроля со сферами их применения, анализируются успешные случаи сдерживания инвазий и разработка новых текущих проектов по биоконтролю инвазивных видов растений, в частности проект по сдерживанию экспансии *Tanacetum vulgare* L. в Северной Америке.

Ключевые слова: инвазивные растения, фитоинвазии, биологический контроль, агенты биоконтроля, *Tanacetum vulgare*

MODERN METHODS FOR BIOLOGICAL CONTROL (BIOLOGICAL REGULATION) OF ACTIVITY OF INVASIVE PLANTS: THE CASE STUDIES AND APPLICATION PROSPECTS

A. S. MOSYAKIN

The article critically reviews the methods of biological control (biological regulation) of activity of invasive plants with their natural enemies, compares the potential and efficiency of various groups of organisms used as biocontrol agents (arthropods, fungi, bacteria, viruses, etc.). The paper gives an overview of the main types of biological control and their applications, analyzes the cases of successful invasion inhibition along with ongoing development of new projects of biocontrol, including the project on *Tanacetum vulgare* L. in North America.

Key words: invasive plants, phytoinvasions, biological control, biocontrol agents, *Tanacetum vulgare*

Надійшла 20.09.2011

Прийнята до друку 29.05.2012

МОСЯКІН А. С. Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України вул. Терещенківська, 2, МСП-1, 01601, м. Київ, Україна; e-mail: amosyakin@gmail.com

MOSYAKIN A. S. M. G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2, Tereshchenkivska St, 01601, Kyiv, Ukraine; e-mail: amosyakin@gm e-mail