

## СТАН ВИВЧЕНОСТІ ЕКОЛОГО-БІОЛОГІЧНИХ ТА ГЕНЕТИЧНИХ ОСОБЛИВОСТЕЙ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ SCOLYTIDAE

Поліщук П.В., Волошина Н.О.

Національний педагогічний університет імені М.П. Драгоманова  
вул. Пирогова 9, 01030, м. Київ  
ppolishchuk94@gmail.com

Масове враження хвойних насаджень жуками-короїдами (родина *Scolytidae*) стає проблемою світового рівню, оскільки набуває масовості в країнах Північної Америки, Центральної Європи та Азії. В Україні це явище спостерігається здебільшого в північно-західних та центральних областях, створюючи загрозу для карпатських пралісів. Так, зокрема, на початок 2019 року загальна площа уражених лісів, підпорядкованих Держлісагентству України, склала понад 413 тис. га та набуває ознак екологічної катастрофи.

Запроваджені наразі методи контролю популяцій шкідників, оскільки вилучення уражених дерев та застосування феромонних пасток виявилось не досить дієвими і не відповідає нормам концепції сталого розвитку, що своєю чергою породжує необхідність пошуку нових стратегій боротьби із цими шкідниками. Стаття узагальнює дані про напрями і тенденції досліджень, що стосуються аспектів вивчення жуків-короїдів (родина *Scolytidae*). У ній розглядаються особливості стаціонарного поширення жуків, як у минулому, так і сьогодні, сезонність льоту, спосіб харчування, хімічної комунікації, а також їх функціональна роль у біосфері. Одним із перспективних напрямів дослідження є аспекти генетичного аналізу жуків-короїдів та можливість вивчення їх екосистемних та симбіотичних взаємодій. Яскравими прикладами застосування генетичних досліджень є потенційна можливість використання транскриптомних даних для виявлення нових хемосенсорних сімейств генів, що здатне у подальшому значно сприяти розвитку альтернативних підходів контролю популяцій короїдів з використанням семіохімічних сполук на основі феромонів. Іншим прикладом є філогенетичні дослідження, які сьогодні створюють основу для перегляду класифікації шкідників та виявлення генетичної спорідненості їх популяцій, що визначає перспективи в прогнозуванні їх подальшого поширення. А завдяки дослідженням мікробіому жуків стає можливим вивчення різних груп коменсальних і симбіотичних організмів, котрі своєю присутністю в організмі можуть створювати численні згубні, нейтральні або сприятливі ефекти, відіграючи певні ролі у харчовій адаптації, виступати стресовими факторами у формуванні захисту та специфічного імунітету. Відповідно, логічним є припущення про необхідність зміщення акценту науковців до застосування молекулярно-генетичних підходів у дослідженнях філогенетики, класифікації та особливостей симбіотичного співіснування короїдів з грибами і бактеріями. *Ключові слова:* короїди, стовбурові шкідники, *Ips acuminatus*, *Ips typographus*, *Blastophagus piniiperda*, біологічні особливості, метагеноміка.

### State of studying environmental-biological and genetic features of the bark beetles (*Scolytidae* family) representatives Polishchuk P., Voloshyna N.

The mass affection of coniferous stands by bark beetles (*Scolytidae* family) is becoming a worldwide problem as it is observed in North America, Central Europe and Asia. In particular, it is observed in the northwest and central regions of Ukraine and poses a threat to the Carpathian forests. In particular, at the beginning of 2019 the total area of the affected forests, subordinated to the State Forestry Agency of Ukraine, amounted to more than 413 thousand hectares and is becoming a sign of ecological catastrophe. Currently, pest control methods, such as the removal of affected trees and the use of pheromone traps, have proven to be ineffective and do not comply with the concept of sustainable development, which in turn creates the need to seek new strategies to control these pests. The article summarizes information on current directions and trends of research regarding aspects of studying bark beetles (*Scolytidae* family). We discuss the peculiarities of beetle's stationary propagation, flight seasonality, the way of food, chemical communication, and their functional role in the biosphere. Aspects of genetic analysis of bark beetles and the possibility of studying their ecosystem and symbiotic interactions are considered as one of the promising areas of the study. A striking example of the using genetic research is the transcriptomic data analysis to identify new chemosensory gene families, which can further significantly contribute to the development of alternative approaches to bark beetles' populations control using pheromone-based semiochemical compounds. Another example is the phylogenetic studies that today provide the basis for pests' classification reviewing and identifying the genetic affinity of their populations, which defines the prospects for predicting their further spread. Through the beetles' microbiome researching, it becomes possible to study different groups of commensal and symbiotic organisms, which can create numerous injurious, neutral, or beneficial effects, playing certain roles in food adaptation, act as stress factors in the formation of specific immunity. Accordingly, it is logical to assume that there is a need to shift scientists' emphasis to the application of molecular genetic approaches in the studying of phylogenetics, classification, and features of symbiotic coexistence of bark beetles with fungi and bacteria. *Key words:* Bark beetles, forest ecology, stem pests *Ips acuminatus*, *Ips typographus*, *Blastophagus piniiperda*.

**Постановка проблеми.** Всихання хвойних насаджень внаслідок враження жуками-короїдами (родина *Scolytidae*), що набуло ознак надзвичайного екологічного стану в українському Поліссі, стало нагальною проблемою для України. Стрімке розмноження цих шкідників, зокрема *Ips acuminatus* (Верхівковий короїд) та *Ips typographus* (Короїд-типограф), було зареєстровано також на території

Республіки Білорусь і прилеглий частині європейських країн: Польщі, Чехії, Словаччини та Румунії. Світову тенденцію поширення цих видів короїдів пов'язують із глобальними кліматичними змінами [1; 2].

За даними Державного агентства лісових ресурсів України, перші осередки всихання соснових лісів, спричинені короїдами, було зафіксовано у 2011 році в Житомирській області. Починаючи з 2015 року стрімке поширення цих шкідників реєстрували у північно-західному напрямку, а з 2017 року – в центральних областях України, у лісостеповій зоні, зокрема, на її Лівобережжі. Станом на початок 2019 року загальна площа уражених лісів, підпорядкованих Держлісагентству, становила понад 413 тис. га, з яких: насадження сосни звичайної – 222 тис. га та ялини європейської – 27 тис. га, і сьогодні це набуває ознак екологічної катастрофи [3].

Осередки масового всихання хвойних насаджень охоплюють території Волинської, Житомирської, Київської, Львівської, Рівненської, Хмельницької, Черкаської, Сумської і Чернігівської областей та продовжують збільшуватися. Під значною загрозою перебувають і Карпатські праліси [4].

**Актуальність дослідження.** Відомості щодо екологічної ролі різних видів цієї родини короїдів, молекулярної філогенії та новітніх підходів щодо вирішення проблеми їх стрімкого поширення сьогодні є малочисельними і несистематизованими. Водночас відсутність ефективних засобів протидії цим стовбуровим шкідникам та недостатність даних щодо молекулярно-генетичних аспектів життєдіяльності короїдів потребує імплементації сучасних міждисциплінарних підходів у дослідженні означених питань.

**Виділення не вирішених раніше частин загальної проблеми, котрим присвячується означена стаття.** Враховуючи вищезазначене, наразі є проблема недостатньої систематизації літературних даних щодо представників родини *Scolytidae*. Водночас у загальносвітовій практиці набирають обертів сучасні молекулярно-генетичні способи дослідження організмів, що потребує розгляду перспектив використання отриманих даних для розробки принципово нових методів боротьби із шкідниками. Наприклад, методи секвенування нового покоління дозволяють у достатньо короткі терміни отримати геномні дані, котрі потім підлягають аналізу у класифікаційних, філогеографічних, генетичних, фармакологічних та екологічних дослідженнях.

**Метою статті** є актуалізація зазначеної проблеми в Україні та світі шляхом узагальнення розрізних відомостей про вже наявні напрями і тенденції досліджень представників родини *Scolytidae*, акцентуючись на визначенні ролі та місця сучасних молекулярно-генетичних методів у регулюванні чисельності стовбурових шкідників, пошуку засобів, котрі б відповідали нормам сучасної концепції сталого розвитку та природокористування.

Методологічне або загальнонаукове значення. Цей огляд сприятиме перегляду пріоритетних напрямів досліджень філогенії та генетичних особливостей жуків-короїдів, а також імплементації молекулярно-генетичних методів досліджень для розробки нових засобів боротьби із стовбуровими шкідниками.

**Виклад основного матеріалу.** Жуки-короїди (*Scolytidae*) мають значне поширення в світі і часто розглядаються в літературі як відокремлена підродина жуків-довгоносиків (*Curculionidae: Scolytinae*).

За сучасною систематикою короїди належать до царства: Тварини (*Animalia*), Тип: Членистоногі (*Arthropoda*), Клас: Комахи (*Insecta*), Ряд: Твердокрилі (*Coleoptera*), Підряд: Всеїдні жуки (*Polyphaga*), Надродина: Довгоносикоподібні (*Curculionoidea*), Родина: Короїди (*Scolytidae*), Підродина: (*Scolytinae*), Супертриба: *Hylesinitae* Erichson, 1836 [5].

Класична систематика короїдів базується на морфологічних ознаках, зокрема будові чола; особливостях будови кінцівок (шипи, кількість зубчиків на зовнішньому краю, бороздки на гомілках, форма третього членика); формі тачки – вершини надкрилків, котра слугує для очистки маточних ходів від бурової муки; шипах та зубчиках, будові едеагусу. Своєю чергою у макросистематиці короїдів велике значення надається пристосуванням, що сприяють замиканню надкрилків на задньогрудях, а також будові пластин жувального шлунку [6].

Таксономічний ранг жуків-короїдів до сьогоднішнього часу трактується неоднозначно, а їх систематика багаторазово переглядалась в другій половині ХХ ст. У більшості фауністичних та лісогосподарських робіт короїдів традиційно розглядали як окрему морфологічно і фізіологічно відокремлену родину – *Scolytidae* Latreille, 1807. Проте сучасні дослідження систематики, котрі базуються на молекулярно-генетичних дослідженнях і аналізі морфологічних ознак личинок та імаго, короїдів філогенетично зближують з підродинами *Cossoninae* і *Platodinae*, понижуючи їх систематичний статус до підродини *Scolytidae* Latreille, 1804 у складі сімейства *Curculionidae* Latreille, 1802 [7]. Важливий внесок у розвиток цього напрямку досліджень зробили дослідження С. Вуда, який здійснив рекласифікацію родів короїдів світової фауни і, зокрема, дав обґрунтування самостійності родини *Scolytidae* серед довгоносикоподібних сімейств, базуючись на будові швів голови короїдів [8]. Відповідно, ми вбачаємо за доцільне звернути увагу на поширену помилку вживання у вітчизняній науковій літературі застарілої назви родини короїдів *Ipidae*, що на цей час є абсолютно некоректним, адже у світових джерелах літератури відповідно до загальноприйнятої класифікації рекомендовано вживати назву *Scolytidae* [9].

Стаційне поширення короїдів видоспецифічне не лише щодо кормових рослин, а й у виборі мікростації. Одні види розвиваються лише на стоячих, а не повалених деревах, інші – заселяють винятково

гілочки високих дерев, що добре обдуваються вітром, або ж, навпаки, зустрічаються лише на корінні (наприклад, *Hylurgus ligniperda*) [10, 6].

За типом харчування більшість короїдів належить до флео- і ксилофагів. Водночас більшість ксилофагів варто було б називати ксиломіцетофагами, оскільки вони культивують у своїх ходах різні види грибів, якими разом з деревиною і харчуються личинки короїдів. Для короїдів-флеофагів часто видоспецифічними є будова утворених ними ходів або так званих галерей. У ряді груп короїдів перехід до ксиломіцетофагії розвинувся незалежно і є одним із напрямів прогресивної еволюції в межах сімейства. У помірних широтах більшість короїдів харчується лубом, тоді як в тропіках – є ксиломіцетофагами [6].

Більшості видів гетеросексуальних короїдів властивий специфічний життєвий цикл, проте число генерацій може бути непостійним та залежати від кліматичних умов або географічного розташування частини ареалу. Зазвичай генерації у короїдів слабо розділені в часі і не синхронізовані. Життєвий цикл у партеногенетичних видів практично невивчався [11].

Сезонна активність короїдів у помірних широтах у різних видів відрізняється – реєструють як ранньовесняні види, так і ті, що літають впродовж майже всього літа [12].

Сезонність льоту жуків в Україні пов'язана із кліматичною зоною розташування лісової екосистеми. Весняний літ жуків у горах можливий за сприятливих умов з третьої декади квітня. Так, наприклад, масовий літ короїда-типографа припадає на травень місяць, із настанням тепла. Після 25–35 діб після весняного льоту починають літати самки, які відкладають яйця сестринської генерації. В горах розвиток короїдів проходить неоднаково і залежить від висоти над рівнем моря та експозиції схилів [13; 14]. Кількість генерацій жука може залежати також і від місцеположення лісової зони, погодних умов та динаміки опадів. На північних схилах і високо в горах короїд поселяється на освітлених сонцем ділянках дерева [15].

Згідно з літературними даними хвойним породам дерев України завдає шкоди ціла низка короїдів: Короїд шести зубчастий (*Ips sexdentatus* Boern), трапляється повсюдно та пошкоджує всі види сосни, ялини, смереки, модрина; Короїд гравер (*Pityogenes chalcographus* L.), Короїд-двійник (*Ips duplicatus* Sahlb), Короїд багатохідний (*Ips amitinus* Eichh.), Гравер звичайний (*Pityogenes chalcographus* L.), Мікрограф звичайний (*Pityophthorus micrographus* L.), Короїд-крихітка ялиновий (*Crypturgus pusillus* Gyll.), Коренежил ялиновий (*Hylastes cunicularius* Er.). Серед деревних рослин вражаються переважно види хвойних деревостанів, залежно від виду короїдів та кліматичних умов [16].

Найбільш агресивними та шкідливими вважають Верхівкового короїда – *Ips acuminatus*, який пошкоджує різні види сосни, ялин, рідше смереку,

модрину, зрідка ялівець; та Короїда типографа – *Ips typographus* L, що вражає ялини, рідше сосну, кедр і дуже рідко інші хвойні породи. Ці види поширені здебільшого в Карпатах. Зокрема, *Ips typographus*, представники якого здатні поселятися не лише в зоні товстої кори дерева, а й в зоні перехідної кори чи на вершині або ж стовбурі дерева [17].

Явища кліматичних змін та поширення короїдів певною мірою є синергічними, адже ряд вчених відмічають у своїх роботах збільшення викидів вуглекислого газу внаслідок зменшення рівню лісистості [18].

Добова активність у короїдів також відрізняється: окремі види літають впродовж всього дня, деякі (наприклад види роду *Xyleborus* у помірних широтах) переважно на заході сонця; саме представники цього роду зазвичай і потрапляють у світлові пастки.

Короїдам властива турбота про потомство, котра полягає не лише в побудові ходів і відкладанні яєць у прихованих місцях, але й у зараженні кормових дерев специфічними грибами, котрі ферментують деревину для харчування личинок. Вентиляція ходів, здійснювана самками протягом всього періоду розвитку личинок, забезпечує в ходах певний гігротермічний режим [12].

У представників родини *Scolytidae* надзвичайно розвинена хімічна комунікація, що робить їх однією із найкращих груп для вивчення феромонів. Їх феромони часто представляють сполуки класу терпенів – модифіковані компоненти живиці дерев. За спектром пахучих сполук живиці короїди обирають достатньо ослаблені дерева для заселення. Феромони короїдів є не лише речовинами, що приваблюють протилежну стать, але й зумовлюють скупчення особин, необхідне для заселення ослаблених, проте життєздатних дерев [19]. У деяких видів короїдів є стридуляційні органи та притаманна лише їм звукова комунікація [20].

Регуляцію чисельності короїдів забезпечує специфічний спектр хижаків, паразитів і паразитоїдів [21]. Наприклад, окрім комах і птахів, велику роль у трофічних ланцюгах відіграють кліщі та нематоди. Водночас для цих жуків є характерними симбіотичні зв'язки із різними видами грибів: короїди виступають у ролі переносників супутніх хвороб дерев, спричинених грибами (наприклад, голландської хвороби в'язів, раку інжиру, різних видів синіх гнилей деревини хвойних порід тощо) [4]. Для перенесення спор грибів у самок багатьох видів короїдів є міцетангії – спеціальні органи на грудях [6].

Всі означені біологічні та екологічні характеристики шкідників є генетично детермінованими. Отже, є логічним припущення про те, що більшість із генів, відповідальних за розмноження, морозостійкість і чутливість до феромонів є потенційними молекулярними мішенями для пошуку засобів боротьби із цими шкідниками.

Останніми десятиліттями спостерігаються стрімкі глобальні зміни клімату, структури ланд-

шафтів, поширення різних інвазійних видів рослин і членистоногих, експансія яких спричинена переважно антропогенним впливом. Реакція на такі зміни проявляється у формуванні динаміки взаємодії між короїдами та деревами. Неконтрольоване поширення короїдів наукова спільнота схильна пов'язувати з глобальними кліматичними змінами, особливо з підвищенням суми ефективних температур, зменшенням кількості днів зі сніговим покривом та збільшенням тривалості вегетаційного періоду [15; 1].

Ареал сімейства короїдів охоплює практично всі материки за винятком Антарктиди, в тому числі і безлісові території з аридним (пустельним) кліматом, де короїди розвиваються на трав'янистих рослинах. Окрім України, вони зустрічаються також у північній Норвегії, Данії та центральній Європі [22]. Родина Короїдів сучасних нараховує близько 6 000 видів, переважна більшість яких є мешканцями тропічних лісів Південної Америки і Південно-Східної Азії [23; 24].

У найсучаснішому каталозі жорсткокрилих Палеарктики описано 956 видів цієї родини. Так, за останніми даними в Україні нараховується близько 122 видів короїдів із 37 родів і 15 триб, що на видовому рівні складає 12,7% від фауни Палеарктики і близько 2% світової фауни [25; 8]. Найбільш розповсюдженим на території Європейських країн є Короїд-типограф. Він розмножується здебільшого на зламаних та ослаблених деревах, а за високої щільності популяції здатний колонізувати й здорові деревостани. На території сучасної України найбільше випадків масових спалахів *Ips typographus* документально зафіксовано з середини XIX століття, де реєстрували значне ураження лісових насаджень на великих територіях. Зокрема, підтвердженням стрімкої експансії цього виду є неконтрольоване його розмноження у Харківській області в 2012–2013 роках, попри те, що раніше, впродовж попередніх десятиліть, його там не реєстрували [26].

Загалом у межах України чітко виділяють 2 центри видового різноманіття родини *Scolytidae*: на території Кримського і Карпатського гірських ландшафтних масивів. Зокрема, субендеміками Карпат є 6 видів і 1 рід [7]. Вичерпний перелік видів короїдів у 2014 р. було представлено В.В. Тереховою та М.О. Сальницькою [26], а в дослідженнях Т.В. Нікуліної (2014) представлено таксономічну структуру підродини *Scolytinae* фауни України і види, вперше вказані для окремих її регіонів.

Аналіз наукових публікацій вказує, що питаннями вивченості жуків-короїдів в Україні, їх екології, систематики та філогеографії займалися фрагментарно. Зокрема, П.Я. Слободян та О.М. Нищей (2002) вказують на недостатність вивчення питань закономірностей розселення, розмноження, структури і чисельності популяцій комах-шкідників залежно від мікроклімату [27]. Головна увага здебільшого надається лише тим видам, що завдають значної економічної шкоди лісовим насадженням,

залишаючи поза увагою комплексний систематичний опис родини на території нашої та сусідніх країн. Тому, на жаль, простежити увесь ланцюг історії досліджень на сьогоднішній день доволі складно. Однак із доступних інформаційних джерел відомо, що родина жуків-короїдів вперше була виокремлена Латреєм [28]. Першими публікаціями, що містять згадки про знаходження короїдів на території сучасної України, вважаються роботи К. Ліндемана «Монографія короєдов Росии» та І. Шевирєва [29; 7]. Подальші дослідження продовжувались у середині та у другій половині XIX ст. Наступний пік публікацій починається із середини XX ст., коли увагу вчених почали привертати питання феромонних взаємодій жуків-короїдів. Так, наприклад, ці публікації датуються 1960-ми роками, коли досліджувався вплив видоспецифічності феромонів, що синтезуються короїдами на основі терпенів деревного походження [30].

Дослідження останніх років в Україні присвячені переважно питанням поширення короїдів на території Карпат, Полісся і південно-східних районів України, аналізу динаміки чисельності різних видів та їх екологічної щільності [17; 7; 31; 32]. Аналогічні дослідження проводили на лісгосподарських територіях Європи [33], Азії [34] та Північної Америки [35] в період масових спалахів стовбурових шкідників.

Функціональна роль популяції короїдів полягає в утилізації целюлози, що міститься в ксилемі деревних порід та сприянні обігу органічних речовин у біосфері [6]. Збитки, зумовлені короїдами, зростають здебільшого в областях з нераціональним лісокористуванням. Багато видів короїдів (наприклад, Короїд-друкар) здатні викликати спустошення лісових насаджень внаслідок спалахів масового розмноження їх популяцій. Значна частина родини цих шкідників здатна до перенесення грибкових хвороб дерев, технічного пошкодження деревини, насаджень «зеленого» будівництва тощо. Зокрема, Українські вчені вказують на те, що в умовах Українських Карпат масовому всиханню смерекових лісостанів Бескид значною мірою сприяли неправильне ведення лісового господарства в минулому, зміна змішаних корінних деревостанів на чисті ялинові, проведення лісовідновних та лісгосподарських робіт без урахування санітарного стану ділянок, недотримання профілактичних засобів, спрямованих на попередження поширення збудників хвороб [27].

Складність боротьби з короїдами полягає у недостатній ефективності хімічних методів їх знищення внаслідок низької доступності об'єктів застосування. Тому протидію цим стовбуровим шкідникам орієнтовано на раціональне ведення лісового господарства, використання викладки ловчих дерев і феромонних пасток та дотримання карантинних заходів. Деякі автори [36] рекомендують як головний засіб профілактики вилучення уражених дерев якомога раніше, до появи нового покоління. Однак К. Каусруд та спі-

вавтори (2011) зазначають, що неоднорідні мішані ліси є менш сприятливими до масових спалахів враження лісу жуком-короїдом, а вивезення змертвілої деревини може виступати і контрпродуктивним засобом стримування росту популяції цих шкідників, оскільки зменшує різноманіття хижаків, паразитів та паразитоїдів, здатних до регуляції чисельності короїдів. Водночас санітарні рубки здатні пошкоджувати кореневу систему дерев, знижуючи тим самим їх природній опір до шкідників [1].

Безумовно, також важливим для протистояння стовбуровим шкідникам є моніторинг та прогнозування їх поширеності на різних територіях. Відповідно, для того, аби мати змогу прогнозувати спалахи лісових уражень, необхідно розуміти видову приналежність, поведінкові, фізіологічні та генетичні особливості комах-шкідників, їх міграцію, кормові види рослин. Тобто необхідно мати узагальнені дані про його класифікацію, філогеографію та фізіологічні і генетичні особливості.

Враховуючи раніше окреслену проблематику класифікації та дефіцит інформації щодо філогеографії жуків-короїдів, питання їх філогенії може бути остаточно вирішене лише з використанням методів молекулярної систематики [37; 38], оскільки багато видів конвергентно дуже подібні та мають схожість життєвого циклу. Так, наприклад, австрійські вчені на підставі аналізу алозимних локусів *Aat-2*, *Amy-1* та *Est-2* *Ips typographus* L. представили ступінь взаємозв'язків між дев'ятьма популяціями, генетична спорідненість шести із яких підтвердила гіпотезу про виникнення популяції короїдів у Динарських Альпах, паралельно з міграцією їх господаря *Picea abies* (Ялини Європейської) після льодовикового періоду [39].

Окрім цього, застосування молекулярно-генетичних досліджень представників родини *Scolytidae* не обмежується лише філогенетикою. Як приклад, дослідження, в якому на основі аналізу послідовностей мітохондріальних 16S рРНК та ядерного фактору елонгації 1- $\alpha$  (EF-1 $\alpha$ ) Cognato та Vogler у 2001 році створили кладограму, яка слугувала основою для перегляду класифікації роду *Ips* [40].

У дослідженні М.Н. Андерсона (2013) ідентифіковано основні елементи хемосенсорних мультигенних сімейств у *Ips typographus* та *Dendroctonus ponderosae* шляхом підбору і подальшого аналізу транскриптомних даних, отриманих шляхом секвенування нового покоління [41].

Значна увага дослідників приділяється також і вивченню симбіотичних грибів короїдів, в тому числі й дослідженням їх геному і транскриптому, оскільки встановлено, що деякі види бактерій здатні стимулювати або гальмувати ріст симбіотичних для короїдів грибів. Тобто гіпотетично вони є посередниками симбіотичних комплексів [42].

У перспективі дані, які можна отримати з використанням методів секвенування геномної ДНК, зможуть

розкрити проблеми сучасної філогенії та класифікації короїдів, а також відкрити можливість подальших досліджень у пошуку молекулярних мішеней для розробки ефективних засобів протидії стовбуровим шкідникам. Такими мішенями можуть бути, наприклад, ензими, що допомагають розщеплювати стінку рослинних клітин, синтезувати специфічні феромони тощо. На цей час робіт, присвячених секвенуванню, підбору нуклеотидних послідовностей та анотації геному короїдів, вкрай мало, що пов'язано з технічною складністю і трудозатратністю секвенування геномів еукаріотичних організмів, домішками геномів симбіотичних організмів, відносно високою вартістю досліджень тощо. Водночас перші вагомі кроки у цьому напрямі науковці вже роблять. Значна кількість досліджень за цією тематикою належить групі канадських вчених "The Trea Project". Зокрема, Keeling et al. в 2013 році опублікували зібраний та анотований «чорновий» геном короїда *Dendroctonus ponderosae* Hopkins. Враховуючи той факт, що це лише другий опублікований геном жука (першим був просеквенований та зібраний геном *Tribolium castaneum*), матеріали, оприлюднені в цій публікації, стають опорними під час роботи з аналогічними представниками твердокрилих [43].

Яскравим прикладом використання генетичних даних є дослідження мікробіому кліщів, де автори роботи зазначають, що кліщі також є переносниками не лише хвороботворних, а й різноманітних груп коменсальних і симбіотичних мікроорганізмів та на відміну від хвороботворних мікроорганізмів, вивченням їх біології й впливу на кліщів часто нехтують. Тим не менше, своєю присутністю в організмі вони можуть створювати численні згубні, нейтральні або сприятливі ефекти, відіграючи різні ролі у харчовій адаптації, виступати стресовими факторами у формуванні захисту та специфічного імунітету [44].

Подібні молекулярно-генетичні підходи мають значні перспективи і в екологічних дослідженнях твердокрилих. Однак, навіть враховуючи технічну складність, відносно високу вартість метагеномних досліджень та незначну кількість публікацій щодо використання молекулярно-генетичних методів у вивченні короїдів, все ж варто звернути увагу на перспективність означеного напрямку стосовно інших симбіотичних організмів вмісту кишківника короїда. Перевагою цього методу є можливість знаходження генів грибів або бактерій, яких наразі неможливо виростити в культуральному середовищі. Це своєю чергою дозволить знайти екологічні й трофічні взаємозв'язки між досліджуваним об'єктом та його мікробіомом. Pora et al. (2012) вказують, що використання ентомопатогенних мікроорганізмів проти популяцій короїдів є привабливим альтернативним інструментом для багатьох програм біологічного контролю в лісовому господарстві. Однак на ефективність цих біологічних засобів контролю сильно впливають фактори навколишнього середовища,

а також сприйнятливість самого жука. Дослідники також зазначають, що для контролю популяцій шкідників потенційно можуть застосовуватися дві основні стратегії: 1) порушення симбіотичної асоціації між грибами, бактеріями та, власне, комахою; 2) генетична маніпуляція симбіонтами короїдів, їх здатність виділяти метаболіти, що беруть участь у живленні та механізмах захисту членистоногого [40].

У контексті глобальних кліматичних змін та стрімкого розширення ареалу жуків-короїдів у лісових екосистемах України є логічною імплементація сучасних фармакологічних підходів до вирішення проблеми експансії шкідників родини *Scolytidae* шляхом розробки інсектицидних засобів. Порівнюючи ураження лісових насаджень інфекційними хворобами, ці підходи передбачають проходження тих самих етапів створення лікарських засобів, але у відношенні екосистем. Зокрема, накопичення геномних даних про різні види жуків-короїдів дозволить за допомогою біоінформатичних інструментів знайти специфічні для цієї родини життєво важливі гени, завдяки яким можливо буде підібрати хімічні сполуки, здатні їх блокувати. Означеними мішенями для зменшення популяції короїдів можуть бути гени, що відповідають за такі процеси, як: смертність личинок в зимовий період, сприйнятливість до метаболітів дерев, метаболізм феромонів на основі терпеноїдів деревного походження [45], синтез вітамінів та інших біологічно активних сполук мутуалістичними бактеріями, механізми забезпечення життєвого циклу тощо. Подальші етапи розробки передбачають підбір *in silico* та хімічний синтез необхідних сполук, здатних взаємодіяти з означеними мішенями, та зрештою, їх експериментальну перевірку *in vitro*. Головною проблемою хімічних методів контролю популяції є складнощі, пов'язані із видоспецифічністю штучно синтезованих сполук відносно інших учасників лісових екосистем. Тобто засіб боротьби з короїдами мусить бути вузьконаправленим, аби втручання в екосистему було мінімальним, що відповідає концепції сталого природокористування. Однак цей підхід не може бути панацеєю, адже, як зазначалось раніше, представники родини *Scolytidae* мають не лише господарське значення як шкідники, а й біоферне, як утилізатори целюлози – складника ксилеми деревних порід. Також видається доцільним вивчення властивостей короїдів як біоіндикаторів, що можуть допомогти у розв'язанні широкого кола екологічних, лісознавчих та лісівничих задач [27].

Альтернативні підходи контролю популяцій короїдів з використанням сіміохімічних сполук на основі феромонів вже тривалий час вивчаються в США. Передбачається, що застосування сполук, подібних до феромонів короїдів, на неспецифічних деревах шляхом їх оприскування дозволить суттєво зменшити ступінь агрегації жуків на специфічних рослинах [46].

Водночас засобами протидії шкідникам можуть виступати не лише препарати проти власне самого жука, але і паразитичні організми (гриби, бактерії, нематоди тощо), або ж засоби опосередкованого впливу – антибіотики специфічного спрямування, націлені винятково на мутуалістичних бактерій. Проте їх застосування потребує більш повного розуміння екологічних взаємозв'язків між шкідником і мікроорганізмами та паразитами, які його населяють, а також більш деталізованих знань щодо його трофічних ланцюгів.

Означене вказує на потребу використання сучасних підходів, що дозволять у відносно короткий термін зібрати необхідні масиви даних про геноми цих організмів та встановити екологічні і трофічні взаємозв'язки між ними.

Найбільш оптимальним, на нашу думку, способом для збору такого масиву даних видається методологія отримання геномних, транскриптомних і метагеномних даних шляхом секвенування нового покоління (NGS – Next Generation Sequencing) з подальшою обробкою цих результатів сучасними біоінформатичними методами.

**Головні висновки.** Вивчення жуків-короїдів, зважаючи на значний перелік видів, проводиться фрагментарно, і увага дослідників спрямована здебільшого на види-шкідники лісового господарства.

Ефективність сучасних методів контролю чисельності популяцій короїдів є неоднозначною та потребує перегляду і пошуку новітніх підходів до вивчення цієї проблематики. У цьому контексті перспективним видається також і вивчення коменсальних та симбіотичних організмів вмісту кишківника жука, що своєю чергою дасть можливість встановлення генів грибів або бактерій, які наразі неможливо виростити в культуральному середовищі, та дозволить знайти екологічні й трофічні взаємозв'язки між досліджуваним об'єктом та його мікробіомом.

Привабливим альтернативним інструментом для багатьох програм біологічного контролю в лісовому господарстві може бути використання ентомопатогенних мікроорганізмів проти популяцій короїдів. Однак на ефективність цих біологічних засобів контролю сильно впливають фактори навколишнього середовища, а також і сприйнятливість самого жука.

Водночас засобами протидії шкідникам можуть виступати як препарати проти короїдів, так і їх паразитичні організми (гриби, бактерії, нематоди тощо), або ж засоби опосередкованого впливу – антибіотики специфічного спрямування, націлені винятково на мутуалістичних бактерій. Проте застосування цих засобів потребує більш повного розуміння екологічних взаємозв'язків між шкідником і мікроорганізмами та паразитами, які його населяють, а також більш деталізованих знань щодо його трофічних ланцюгів.

Перспективними, на нашу думку, є перехід до молекулярно-генетичних методів, а саме поєднання геномних, транскриптомних і метагеномних даних,

зібраних шляхом секвенування нового покоління *typographus* (Короїд-типограф), *Ips acuminatus* для вивчення представників родини *Scolytidae*, (Верхівковий короїд) та *Blastophagus piniperda* зокрема, найпоширеніших в Україні видів *Ips* (Великий сосновий лубоїд).

### Література

1. Kausrud, K. et al. Population dynamics in changing environments: the case of an eruptive forest pest species. *Biological Reviews*. 2011 № 87(1), P. 34–51. doi:10.1111/j.1469-185x.2011.00183.x.
2. Sambaraju K.R. et al. Climate change could alter the distribution of mountain pine beetle outbreaks in western Canada. *Ecography*. 2012. № 35(3), P. 211–223. doi:10.1111/j.1600-0587.2011.06847.x.
3. Публічний звіт державного агентства лісових ресурсів України за 2018 рік. С. 20 URL: [https://drive.google.com/file/d/194P-skQpV9f1B0dYBGSKix\\_u1yHlfhQ/view](https://drive.google.com/file/d/194P-skQpV9f1B0dYBGSKix_u1yHlfhQ/view) (дата звернення: 22.04.20).
4. Крамарець В. Роль біотичних чинників у всиханні ялиників Українських Карпат. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*. № 17. 2018. DOI: <https://doi.org/10.15421/411827>.
5. Lawrence J.F. et al. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names) *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Vol. 2, P. 779–1006, 1995.
6. Мандельштам, М.Ю. Короеды (Scolytidae). 2001. URL: <https://www.zin.ru/ANIMALIA/COLEOPTERA/RUS/incosl.htm> (дата звернення: 20.04.20).
7. Нікуліна Т.В. Жуки-короїди (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) південного сходу України (фауна, географічне поширення, особливості біології) : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : 03.00.24. Київ, 2014. 22 с.
8. Wood S.L. A reclassification of the genera of Scolytidae (Coleoptera). *Great Basin Naturalist Memoirs*. 1986. Vol. 10, Article 2.
9. Lobl I., Smetana A. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Curculionidae. *Apollo Books*. 2011, Vol. 7. 373 p.
10. Hobeke R.E. Hylurgus ligniperda: A New Exotic Pine Bark Beetle in the United States. *Newsletter of the Michigan entomological society*. 2001, Vol. 46, №1 & 2.
11. Пушкин С.В. Зооразнообразные: конспект лекций. М-Берлин : директ-Медиа. 2015, 105 с.
12. Старк В.Н. Жесткокрылые. Короеды. Издательство Академии Наук СССР (Фауна СССР. Т. 31). 1952. 462 с.
13. Дербак І.С., Тюх Ю.Ю. Феромонний лісівничо-біологічний метод захисту ялини від жуків-короїдів в умовах лісових насаджень НПП «Синевир». *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. Випуск 23. 2008, С. 170–173.
14. Васечко Г.И. Короеды и борьба с ними в еловых лесах Карпат : автореф. дисс. канд. биол. наук. Киев, УНИИЗР. 1967, 20 с.
15. Гриник Г.Г., Пукман. В.В. Аналіз впливу зміни кліматичних показників на санітарний стан ялинових деревостанів в українських Карпатах. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2009, Вип. 19. С. 271–285.
16. Гайченя П.А., Серіков О.Я., Фасулаті К.К. Стовбурні шкідники лісу. Київ «Урожай». 1970.
17. Бурдуланюк А.О. та ін. Динаміка чисельності жуків-короїдів в екосистемі хвойних лісів Полісся Сумщини. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2018, № 8(2). С. 95–104. DOI: 10.15421/2018\_315
18. Scheller R.M. et al. Interactions Among Fuel Management, Species Composition, Bark Beetles, and Climate Change and the Potential Effects on Forests of the Lake Tahoe Basin. *Ecosystems*. 2017, № 21(4). P. 643–656. doi: 10.1007/s10021-017-0175-3.
19. Wallin K.F. and Raffa K.F. Density-mediated responses of bark beetles to host allelochemicals: a link between individual behaviour and population dynamics. *Ecological Entomology*. 2002, № 27. P. 484–492. doi:10.1046/j.1365-2311.2002.00431.x.
20. Eiji O., Haruo K. Close range sound communications of the oak platypodid beetle *Platypus quercivorus* (Murayama) (Coleoptera: Platypodidae). *Appl. Entomol. Zool*. 2001, № 36 (3). P. 317–321.
21. Kenis M., Wermelinger B., Gregoire J.C. Research on parasitoids and predators of Scolytidae in living trees in Europe – a review. In: Lieutier F., Day K., Battisti A., Gregoire J.C. and Evans H.F., editors *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe. A Synthesis*. Kluwer, Dordrecht. 2004, P. 237–290.
22. Wichmann, L., Ravn, H.P. The spread of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark, analysed using GIS. *Forest Ecology and Management*. 2001, № 148(1-3). P. 31–39. doi:10.1016/s0378-1127(00)00477-1.
23. Wood S.L., Bright D.E., A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera). Part 1: Bibliography. *Great Basin Naturalist Memoirs*. 1987, № 11. 685 p.
24. Wood S.L., Bright D.E., A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera). Part 2: taxonomic index. *Great Basin Naturalist Memoirs*. 1992, № 13(A). P. 1- 833; № 13(B). P. 835–1553.
25. Никулина Т.В., Мандельштам М.Ю., Мартынов В.В. Материалы к фауне жуков-короедов (Coleoptera, Scolytidae) Украины. *Сучасні проблеми ентомології: тези доп. ентомол. наук. конф., присвяченої 60-й річниці створення Укр. ентомол. тов-ва (Умань, 12-15 жовтня 2010 р.)*. Київ : Колобів. 2010, С. 68–69.
26. Терехова В.В., Сальніцька М.О. Анований список видів жуків-короїдів (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) лісостепової зони Лівобережної України. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: біологія*. 2014, 195 с.
27. Слободян П.Я., Нишей О.М. Моніторинг та біоіндикаційні особливості *Ips typographus* L. в умовах Бескид. *Український державний лісотехнічний університет. Науковий вісник*. 2002, Вип. 12.4 С. 154
28. Latreille P.A. Tableau méthodique des insectes. Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle, Appliquée aux Arts, Principalement à l'Agriculture et à l'Economie Rurale et Domestique. 1804, T. 24. P. 129–200.
29. Шевырев И. Загадка короедов. Издание 3-е исправленное и дополненное. Санкт-Петербург, типография товарищества «Общественная польза», 1910. Репринтное издание. Москва, МГУЛ. 2000, 108 с.
30. Лебедева К.В., Вендило Н.В., Курбатов С.А. Феромоны короедов рода *Ips*. *Лесной вестник*. 2006 № 2. С. 91–97.
31. Мешкова В.Л., Кочетова А.І., Зінченко О.В. Верхівковий короїд *Ips acuminatus* (Gyllenhal, 1827) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) у північно-східному степу України. *Вісті Харківського ентомологічного товариства*. 2015, Т. 13. Вип. 2.

32. Новак Л.В., Гамаюнова С.Г. Биологические особенности массовых видов вязовых короедов (Coleoptera, Scolytidae) в дубравах Харьковской области. *Лісівництво і агролісомеліорація: збірник наукових праць*. Харків : УкрНДЛГА. 2008, Вып. 114. С. 187–193.
33. Cognato A.I. Biology, Systematics, and Evolution of Ips Bark Beetles. 2015, P. 351–370. DOI:10.1016/b978-0-12-417156-5.00009-5
34. Wood S., Yin H. Relict occurrence of three “American” Scolytidae (Coleoptera) in Asia. *The Great Basin Naturalist*. 1986. P. 461–464.
35. Cudmore T.J., Björklund N., Carroll A.L., Lindgren S.B. Climate change and range expansion of an aggressive bark beetle: evidence of higher beetle reproduction in naïve host tree populations. *Journal of Applied Ecology*. 2010, Vol. 47(5). P. 1036–1043. DOI:10.1111/j.1365-2664.2010.01848.x.
36. Harding S. and Ravn H.P. Seasonal activity of Ips typographus L. (Col., Scolytidae) in Denmark1. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 1985. P. 123–131. DOI:10.1111/j.1439-0418.1985.tb01969.x.
37. Stauffer C., Lakatos F., Hewitt G.M. The phylogenetic relationships of seven European Ips (Scolytidae, Ipinae) species. *Insect Molecular Biology*. 1997, Vol. 6. № 3. P. 233–240. doi:10.1046/j.1365-2583.1997.00177.x.
38. Cognato A.I. Phylogenetic analysis reveals new Genus of Ipini bark beetle (Scolytidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 2000, Vol. 93 №3. P. 362–366. doi:10.1603/0013-8746(2000)093[0362:parngo]2.0.co;2.
39. Stauffer C., Leitinger R., Simsek Z., Schreiber J.D., Führer E. Allozyme variation among nine Austrian Ips typographus L. (Col., Scolytidae) populations. *Journal of Applied Entomology*. 1992, Vol. 114 № 1–5. P. 17–25. doi:10.1111/j.1439-0418.1992.tb01091.x.
40. Cognato A.I., Vogler A.P. Exploring Data Interaction and Nucleotide Alignment in a Multiple Gene Analysis of Ips (Coleoptera: Scolytinae). *Systematic Biology*. 2001, Vol. 50 № 6. P. 758–780. doi:10.1080/106351501753462803.
41. Andersson M.N. et al. Antennal transcriptome analysis of the chemosensory gene families in the tree killing bark beetles, Ips typographus and Dendroctonus ponderosae (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *BMC Genomics*. 2013, Vol. 14 № 1. 198 p. DOI:10.1186/1471-2164-14-198.
42. Popa V., Déziel E., Lavallée R., Bauce E., Guertin C. The complex symbiotic relationships of bark beetles with microorganisms: a potential practical approach for biological control in forestry. *Pest Management Science*. 2012, Vol. 68. № 7. P. 963–975. doi:10.1002/ps.3307.
43. Keeling C.I. et al. Draft genome of the mountain pine beetle, Dendroctonus ponderosae Hopkins, a major forest pest. *Genome Biol*. 2013, Vol. 14, R. 27 DOI:10.1186/gb-2013-14-3-r27.
44. Bonnet S.I. et al. The tick microbiome: why non-pathogenic microorganisms matter in tick biology and pathogen transmission. *Front. Cell. Infect. Microbiol*. 2017, Vol. 7. P. 236. DOI: 10.3389/fcimb.2017.00236.
45. Huber D.P.W. et al. Isolation and extreme sex-specific expression of cytochrome P450 genes in the bark beetle, Ips paraconfusus, following feeding on the phloem of host ponderosa pine, Pinus ponderosa. *Insect Molecular Biology*. 2007, Vol. 16. P. 335–349. DOI:10.1111/j.1365-2583.2007.00731.x.
46. Negrón J. et al. US Forest Service Bark Beetle Research in the Western United States: Looking Toward the Future. *Journal of Forestry*. 2008, Vol. 106. P. 325–331.