

ISSN 0206-5657

ВІСНИК
ЛЬВІВСЬКОГО
УНІВЕРСИТЕТУ

СЕРІЯ БІОЛОГІЧНА

Випуск 79

2018

VISNYK | **ВІСНИК**
OF THE LVIV | **ЛЬВІВСЬКОГО**
UNIVERSITY | **УНІВЕРСИТЕТУ**

Series Biology | **Серія біологічна**

Issue 79 | **Випуск 79**

Scientific journal | Збірник наукових праць

Published 3–4 issues per year | Виходить 3–4 рази на рік

Published since 1962 | *Видається з 1962 року*

Ivan Franko | Львівський національний
National University of Lviv | університет імені Івана Франка

2018

Друкується за ухвалою Вченої ради
Львівського національного університету
імені Івана Франка
Протокол №60/12 від 26 грудня 2018 р.

Свідоцтво про державну реєстрацію серія
КВ №14810-3581Р від 28 жовтня 2008 р.,
перереєстровано як фахове видання України
(наказ МОН №528 від 12.05.2015 р.). Видання
включене до Thomson Scientific Master Journal
List (список ISI)

У “Віснику Львівського університету. Серія біологічна” опубліковані статті з актуальних проблем біології. Для наукових працівників, аспірантів і студентів старших курсів.

Papers on current problems in biology are published in the Visnyk. For scientific staff, Ph. D. students and Bachelors.

Редакційна колегія:

д-р біол. наук, проф. *В. Федоренко* – головний редактор; д-р біол. наук, проф. *В. Манько* – заступник головного редактора; *Н. Цимбалюк* – секретар; д-р біол. наук, проф. *С. Волгін* (Східноєвропейський національний університет імені Лесі Українки); канд. біол. наук, проф. *С. Гудзь*; д-р біол. наук *А. Бабський*; канд. біол. наук, доц. *І. Хамар*; чл.-кор. НАН України, д-р біол. наук *М. Козловський* (Інститут екології Карпат НАН України); канд. біол. наук, доц. *З. Мамчур*; д-р біол. наук, проф. *Н. Сибірна*; д-р біол. наук, проф. *Д. Санагурський*; канд. біол. наук, проф. *С. Гнатуш*; чл.-кор. НАН України, д-р біол. наук, проф. *Р. Стойка*; д-р біол. наук, проф. *Л. Тасенкевич*; д-р біол. наук, проф. *О. Терек*; д-р біол. наук, проф. *Н. Федірко*; д-р біол. наук, проф. *Й. Царик*; д-р біол. наук, проф. *Ю. Чорнобай* (Державний природознавчий музей НАН України); д-р біол. наук, проф. *Г. Антоняк*; д-р біол. наук *Б. Осташ*; канд. біол. наук *О. Головачов*; канд. біол. наук *М. Ватаманюк*; канд. біол. наук *О. Ватаманюк*; д-р біол. наук, проф. *М. Доліба*; д-р біол. наук *А. Лужецький*; канд. біол. наук, проф. *І. Медина*.

Dr. Biol. Sci., Professor *V. Fedorenko* – Editor-in-Chief

Dr. Biol. Sci., Professor *V. Manko* – Assistant Editor

N. Tymbalyuk – Managing Editor

Відповідальні за випуск: *В. Федоренко, Н. Цимбалюк*

Адреса редколегії:

Львівський національний університет
імені Івана Франка, біологічний факультет
вул. Грушевського, 4
Львів 79005, Україна
тел.: (032) 239-47-86

Editorial office address:

Ivan Franko National University
of Lviv, Biology faculty
4, Hrushevskiy St.
Lviv 79005, Ukraine
tel. (032) 239-47-86

E-mail: biovisnyk@franko.lviv.ua

<http://publications.lnu.edu.ua/bulletins/index.php/biology/index>

Редактор: **Л. СІДЛОВИЧ**

Комп'ютерна верстка: **В. ДЕМЧУК**

Адреса редакції, видавця і виготовлювача:

Львівський національний університет
імені Івана Франка
вул. Університетська, 1, Львів 79000, Україна
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої
справи до Державного реєстру видавців,
виготовників і розповсюджувачів видавничої
продукції. Серія ДК №3059 від 13.12.2007 р.

Формат 70x100/16
Ум. друк. арк. 16,8
Тираж 100 прим. Зам.

© Львівський національний університет
імені Івана Франка, 2018

УДК: 615.322:616.379-008.64:612.111

**ВПЛИВ ЕКСТРАКТІВ І СУСПЕНЗІЙ ЯКОНА
(*SMALLANTHUS SONCHIFOLIA*) НА ЗМІНИ СТРУКТУРИ ВУГЛЕВОДНИХ
ДЕТЕРМІНАНТ ГЛІКОКОН'ЮГАТІВ МЕМБРАН ЕРИТРОЦИТІВ ЗА УМОВ
ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ЦУКРОВОГО ДІАБЕТУ**

О. Горбулінська^{1*}, М. Нагалєвська¹, Л. Міщенко², Н. Сибірна¹

*¹Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: sybirna_natalia@yahoo.com*

*²Київський національний університет імені Тараса Шевченка
вул. Володимирська, 64/13, Київ 01601, Україна*

У статті наведено результати дослідження впливу водних екстрактів листя й кореневих бульб і суспензій кореневих бульб якона у дозі 500 мг/кг на зміни структури вуглеводних детермінант глікокон'югатів мембран еритроцитів та їхню стійкість до дії кислотного гемолітика за умов експериментального цукрового діабету 1-го типу. Досліджувана патологія супроводжується порушенням функціонального стану та зміною гліканового профілю плазматичної мембрани еритроцитів. Зокрема, встановлено, що розвиток цукрового діабету супроводжується зниженням стійкості мембран еритроцитів до дії кислотного гемолітика, зростанням кількості фізіологічно старих еритроцитів і зменшенням вмісту сіалових кислот у складі олігосахаридних глікокон'югатів мембран еритроцитів, приєднаних як ($\alpha 2 \rightarrow 6$)-, так і ($\alpha 2 \rightarrow 3$) – глікозидними зв'язками до субтермінальних цукрів, а також зростанням ступеня експонування субтермінальних залишків галактози. За введення досліджуваних екстрактів і суспензій якона тваринам з експериментальним цукровим діабетом відмічено позитивний ефект на фізико-хімічний стан мембран еритроцитів. Застосування екстрактів і суспензій якона демонструє зростання у кров'яному руслі кількості молодих форм еритроцитів і клітин середнього віку на фоні зниження старих еритроцитів. Встановлено, що найбільш виражений вплив притаманний водним суспензіям кореневих бульб якона, застосування яких приводить до нормалізації структури глікокаліксу мембран еритроцитів, до нормалізації вмісту сіалових кислот на поверхні еритроцитів, з одночасним зниженням вмісту субтермінальних залишків галактози. Коригуючий вплив досліджуваних екстрактів і суспензій на фізико-хімічний стан мембран еритроцитів може бути експериментальним підтвердженням потреби розробки функціональних харчових продуктів на основі якона, які можуть бути застосовані в комплексній терапії цукрового діабету й дадуть змогу уникнути шкідливих ефектів гіперглікемії.

Ключові слова: якон (*Smallanthus sonchifolia* Poerr. & Endl.), цукровий діабет, мембрани еритроцитів, глікокон'югати, фітотерапія

Структурно-функціональні порушення системи крові відіграють важливу роль в ініціації та прогресуванні цукрового діабету (ЦД). У формуванні реологічних параметрів крові головну роль відіграють еритроцити, оскільки вони становлять 98 % загального об'єму формених елементів крові [9, 19]. Хронічна гіперглікемія зумовлює порушення форми еритроцита, яка відрізняється від фізіологічної та призводить до скорочення тривалості життя цих клітин у кров'яному руслі більш ніж на 13 %, що спричинено посиленням процесів вільнорадикального окиснення. Інтенсифікація процесів вільнорадикального

окиснення сприяє пошкодженню ліпідних і білкових компонентів мембран еритроцитів, зростанню рівня токсичних ліпопероксидних сполук, які, у свою чергу, посилюють процеси дестабілізації клітинних мембран і субклітинних структур [19, 24, 30].

За фізіологічних умов на одному еритроциті зосереджено більше 50 мільйонів залишків ацетилнейрамінової (сіалової) кислоти. Сіалові кислоти задіяні у процесі розпізнавання великої кількості молекул, серед яких гормони, токсини, лектини й антитіла, а з іншого боку, ці кислоти виконують протилежну функцію – маскують і захищають вуглеводні залишки у структурі антигенних детермінант, рецептори та молекули клітинної поверхні [21, 25]. Сіалові кислоти є похідними нейрамінової кислоти, найбільш поширеними є N-ацетилнейрамінова (NeuAc) та N-гліколілнейрамінова (Neu5Gc) кислоти [22]. Відомо, що фізіологічно здорові тканини організму людини не містять N-гліколілнейрамінову (Neu5Gc) кислоту у вуглеводному ланцюзі глікопротеїнів та гліколіпідів, тому йому притаманні антигенні властивості для людини [17]. N-ацетилнейрамінова (NeuAc) кислота входить до складу гангліозидів і належить до класу глікосфінголіпідів, які є основним компонентом еритроцитарної мембрани. Відомо, що N-ацетилнейрамінова кислота (NeuAc) зв'язана глікозидними зв'язками з олігосахаридами, глікопротеїнами та гангліозидами, які переважно зв'язані з галактозою (Gal) через α 2,3- або α 2,6-зв'язки. Функціональна активність вуглеводних детермінант на мембрані клітин узалежнена не лише від кількості й типу похідних нейрамінової кислоти, але й від типу зв'язку, яким вони приєднані до субтермінальних моноцукрів. Старіння еритроцитів супроводжується видаленням сіалової кислоти з термінального положення глікопротеїнів плазматичної мембрани, що посилює процеси опсонізації поверхні мембрани цих клітин. Збільшення кількості імуноглобулінів на мембрані еритроцитів сприяє швидкому їх руйнуванню [20, 22].

До переліку засобів у комплексній терапії ЦД обов'язково мають бути включені біологічно активні речовини рослинного походження з високою антиоксидантною активністю (вітаміни А, Е, С, селен, каротиноїди, антоціанідини, флавоноїди та фенольні сполуки). Дослідженнями останніх років з'ясовано, що завдяки інгібуючому впливу на процеси переокисного окислення ліпідів (ПОЛ) антиоксиданти здатні стабілізувати структуру клітинних мембран, нормалізувати їхню проникність, покращувати мікроциркуляцію, прискорювати утилізацію продуктів ПОЛ [12].

Перспективним джерелом рослинних антиоксидантів є якон (*Smallanthus sonchifolius* Roeser. & Endl.), збагачений різноманітним поліфенолів, серед яких кавова, хлорогенова, ферулова і протокатехова кислоти, а також незамінна амінокислота – триптофан [27, 31]. Попередньо проведеними нами дослідженнями показано, що водні екстракти листя і кореневих бульб якона мають значну антиоксидантну дію [18].

Тому метою нашої роботи було дослідити мембраностабілізуючу дію водних екстрактів листя і кореневих бульб, а також суспензій кореневих бульб якона за кінетичними параметрами гемолізу, індукованого зниженням рН середовища та за змінами у структурі вуглеводних детермінант поверхневих глікокон'югатів еритроцитарних мембран щурів у нормі та за умов ЕЦД 1-го типу.

Матеріали та методи

Досліди проведено на білих безпородних щурах-самцях масою тіла 130–180 г, яких утримували у стандартних умовах віварію з дотриманням загальних етичних принципів проведення експериментів на тваринах згідно із „Загальними принципами роботи на тваринах”, затвердженими I Національним конгресом з біоетики (Київ, Україна, 2001) і погодженими з положеннями „Європейської конвенції із захисту хребетних тварин, які вико-

ристовуються в експериментальних та інших наукових цілях” (Страсбург, Франція, 1985) та Законом України „Про захист тварин від жорстокого поводження” від 26.02.2006 р.

ЕЦД 1-го типу індукували внутрішньоочеревинним введенням стрептозоточину (“Sigma”, США) з розрахунку 5,5 мг на 100 г маси тіла. Для експерименту використовували тварин із рівнем глюкози більше 15 ммоль/л (після 18-годинного голодування). Через два тижні після індукції ЕЦД тваринам *per os* вводили водні екстракти або суспензію порошку бульб якона.

Для досліджень використовували рослинну сировину якона, інтродукованого в Київській області, яку люб’язно передала професор Київського національного університету імені Тараса Шевченка Л.Т. Міщенко.

Водні екстракти з листя та кореневі бульби якона виготовляли за допомогою настоювання окремих частин рослини у воді (співвідношення 1:10) у два послідовних етапи: 15 хв за температури 100 °С і 45 хв за 20 °С. Отримані екстракти фільтрували й упарювали у вакуумі до одержання сухого залишку за допомогою роторного випарювача LABOROTA 4001 (Heidolph, Німеччина) за температури 60–65 °С. Для досліджень використовували водний розчин випарених екстрактів якона, який упродовж 14 днів вводили тваринам *per os* у дозі 500 мг/кг маси тіла на добу.

Суспензію виготовляли згідно із розробленим нами запатентованим методом [8]. Одержану суспензію і стабілізовану її форму протягом 14 днів вводили тваринам *per os* у дозі 500 мг/кг маси тіла. В експериментальних дослідженнях використовували такі групи тварин: 1) контрольні тварини (К); 2) контрольні тварини, яким вводили екстракт листя (К+Ел); 3) контрольні тварини, яким вводили екстракт кореневих бульб (К+Ек); 4) контрольні тварини, яким вводили нестабілізовану форму суспензії кореневих бульб якона (К+Ск); 5) контрольні тварини, яким вводили стабілізовану форму суспензії кореневих бульб якона (К+Ск^{Ps}); 6) тварини з ЕЦД (ЕЦД); 7) тварини з ЕЦД, яким вводили екстракт листя (ЕЦД+Ел); 8) тварини з ЕЦД, яким вводили екстракт кореневих бульб (ЕЦД+Ек); 9) тварини з ЕЦД, яким вводили нестабілізовану форму суспензії кореневих бульб якона (К+Ск); 10) тварини з ЕЦД, яким вводили стабілізовану форму суспензії кореневих бульб якона (К+Ск^{Ps}).

Для виділення еритроцитів гепаринізовану кров центрифугували за 3000 об/хв протягом 5 хв. Отримані еритроцити тричі відмивали 0,1 М фосфатним буфером, рН 7,4, приготованим на 0,86 % NaCl [11]. Стійкість еритроцитів до дії кислотного гемолітика визначали за методом Терскова і Гітельсона [5]. Криву часової залежності кількості гемолізованих еритроцитів розділяли на відрізки, на основі чого визначали три групи стійкості клітин: відрізок від 1,5 до 3 хв – еритроцити зі зниженою стійкістю (старі); від 3,5 до 4,5 хв – середньостійкі еритроцити (клітини середнього віку); відрізок після 5 хв спостереження характеризує еритроцити із підвищеною стійкістю (молоді).

Лектинофенотипування еритроцитів проводили лектинензиматичним аналізом – ELLA (від англ. Enzyme-Linked Lectin Assay) з використанням біотинільованих лектинів різної вуглеводозв’язувальної специфічності. Метод ґрунтується на здатності лектинів специфічно зв’язуватися з вуглеводними детермінантами глікокон’югатів плазматичних мембран клітин, іммобілізованих на багатолунковому планшеті. Ступінь зв’язування виявляли в ензиматичній реакції за участю лужної фосфатази, міченої авідином, яка каталізує перетворення р-нітрофенілфосфату на продукт жовтого кольору р-нітрофенол. Інтенсивність забарвлення кольорового продукту має пряму залежність від кількості біотинільованих лектинів, які зв’язалися з глікопротеїнами мембрани досліджуваних клітин.

Для досліджень використовували високоадсорбційні плоскодонні 96-лункові планшетки Nunc MaxiSorp. Дно лунок покривали розчином полі-L-лізину, інкубували 1 год за 37 °С і тричі промивали забуференим фізіологічним розчином (ЗФР). У лунки вносили 0,05 мл суспензії клітин (суспензії еритроцитів у концентрації 2 млн/мл) та інкубували 1,5 год за 37 °С. Вміст лунок витрушували та фіксували клітини 0,025 % розчином глутаральдегіду протягом 35 хв за кімнатної температури. Планшетку тричі відмивали ЗФР, додаючи у кожну лунку по 0,2 мл блокуючого буферу (2 % розчин БСА у ЗФР з додаванням Tween-20 до кінцевої концентрації 0,1 %) та залишали на 12 год за 4 °С. Після блокування лунки тричі промивали промиваючим буфером (10 мМ Tris-HCl на 150 мМ NaCl (рН 7,3) з додаванням Tween-20 до кінцевої концентрації 0,1 %), вносили 0,05 мл розчинів біотинільованих лектинів (MAA, RCA, PNA, SNA та NPL (ДАКО, США) та інкубували 1 год за 37 °С. Планшетку тричі відмивали промиваючим буфером, після чого вносили у кожну лунку по 0,05 мл розчину лужної, міченої авідином фосфатази. Інкубували 1 год за 37 °С, промивали, вносили 50 мкл розчину субстрату – р-нітрофенілфосфат і через 15 хв вимірювали оптичну густина за 405 нм на мікропланшетному спектрофотометрі EPOCH (США).

Для характеристики гліканового профілю мембран еритроцитів нами використано такі рослинні лектини: SNA – лектин бузини чорної (специфічний до послідовностей NeuNAc(α 2 \rightarrow 3)DGal/DGalNAc, не зв'язує при цьому NeuNAc(α 2 \rightarrow 3)DGal послідовності в олігосахаридах); MAA – лектин акації амурської (афінний до послідовності NeuNAc(α 2 \rightarrow 3)DGal, не зв'язує при цьому зазначені дисахаридні фрагменти, приєднані (α 2 \rightarrow 6) глікозидним зв'язком); RCA – лектин насіння рицини (афінний до термінальних залишків галактози у складі дисахаридних послідовностей DGal(β 1 \rightarrow 3(4))DGlсNAc, які зазвичай трапляються у структурі N-гліканів) та PNA – лектин насіння арахісу (специфічний до термінальних залишків галактози у складі дисахаридної послідовності DGal(β 1 \rightarrow 3)DGalNAc – так званого антигена Томсена-Фріденрайха, або Т-антигена. Т-антиген і Т-антиген-споріднені структури на поверхні еритроцитів представлені у вигляді О-зв'язаних гліканів); NPL – лектин нарциса несправжнього (специфічний до термінальних залишків манози у складі дисахаридної послідовності α ,D-Man-1,6-D-Man) [2].

Статистичну обробку результатів дослідження проводили, використовуючи *t*-критерій Стьюдента, за допомогою комп'ютерної програми *Microsoft Excel XP*. Дані представлено у вигляді $M \pm m$ (середнє арифметичне значення – *M*; стандартна похибка середнього арифметичного – *m*). Відмінність вважали вірогідною за загальноприйнятої у медико-біологічних дослідженнях ймовірності помилки $P < 0,05$.

Результати і їхнє обговорення

Нами досліджувалися показники стійкості мембран еритроцитів до дії кислотного гемолітика, які широко використовуються в експериментальній медицині з метою характеристики функціонального стану еритроцитарних мембран. Фізико-хімічну характеристику мембран еритроцитів проводили на основі оцінки: тривалості гемолізу, часу гемолізу максимальної кількості еритроцитів (пік гемолізу) та максимальної частки гемолізованих еритроцитів.

Під час визначення стійкості мембран еритроцитів до дії фізичних і хімічних чинників встановлено, що в червоних кров'яних тільцях у тварин зі стрептозотонін-індукованим ЕЦД відбувається швидке зростання основного піка еритрограми, який припадає на $2,83 \pm 0,44$ хв, зміщення його вліво, тоді як у здорових тварин основна маса еритроцитів гемолізує на $3,33 \pm 0,44$ хв (табл. 1). Отримані результати дослідження вказують на зниження стійкості мембран еритроцитів до дії кислотного гемолітика за умов досліджуваної патології,

порівняно зі здоровими тваринами. Відповідно до змін в еритрограмі встановлено зростання кількості старих клітин (на 79 %, порівняно з контролем) на фоні зменшення молодих (на 38 %) еритроцитів у кров'яному руслі тварин із ЕЦД (рис. 3). Таке зниження стійкості мембран еритроцитів та зміщення піка еритрограми ліворуч за досліджуваної патології може бути зумовлене мембранодеструктивними процесами, внаслідок активації перекисного окиснення ліпідів і змін пластичних властивостей еритроцитарної мембрани [3, 6, 7].

Показники резистентності еритроцитів до дії кислотного гемолітика у контрольних щурів і тварин із ЕЦД ($M \pm m$, $n=8-10$)

Умови експерименту	Тривалість гемолізу, хв	Час гемолізу мах кількості еритроцитів, хв	Мах частка гемолізованих еритроцитів %
К	8,89±1,55	3,33±0,44	33,51±5,76
ЕЦД	10,88±1,13*	2,83±0,44*	29,74±1,73

Примітка: тут далі * – різниця вірогідна, порівняно з контролем, $P < 0,05$; # – різниця вірогідна, порівняно з ЕЦД, $P < 0,05$

Під час введення водних екстрактів листя і кореневих бульб якона тваринам з ЕЦД відмічено позитивний коригуючий ефект на фізико-хімічний стан мембран еритроцитів, на що вказує зростання стійкості мембран еритроцитів до дії кислотного гемолітика (рис. 1). Показано зростання у кров'яному руслі кількості молодих форм еритроцитів у 3,44 разу під час застосування екстракту листя й у 1,77 разу під час введення екстракту кореневих бульб якона. Варто зазначити суттєве зниження кількості старих форм еритроцитів за умов діабету після використання як екстракту листя, так і екстракту кореневих бульб якона, відповідно, на 83 % та 56 % (рис. 3).

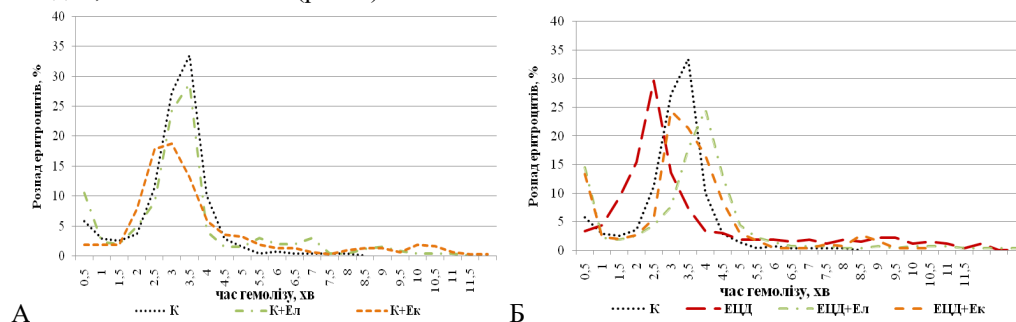
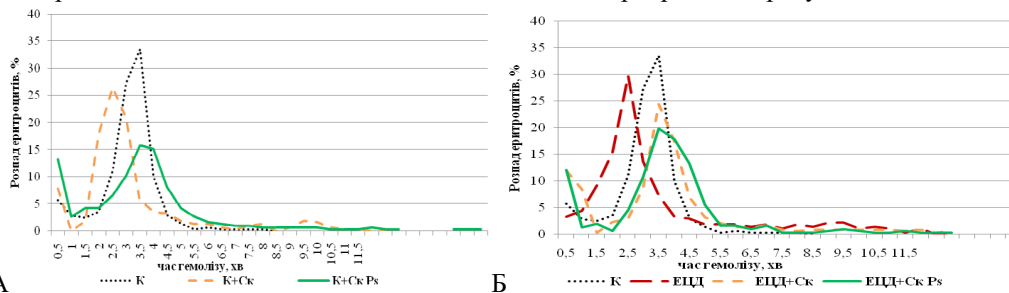


Рис.1. Типові кислотні еритрограми щурів за умов введення водного екстракту листя і кореневих бульб якона здоровим тваринам (А) і тваринам із ЕЦД (Б)

Застосування стабілізованої та нестабілізованої форми суспензій якона тваринам із ЕЦД зумовлювало подібний характер змін стійкості мембран еритроцитів до дії кислотного гемолітика з водними екстрактами якона (рис. 2). Проте за використання обох форм суспензій встановлено, що, порівняно з водними екстрактами, відбувається не таке різке зростання кількості молодих еритроцитів і клітин середнього віку, а вміст старих форм еритроцитів практично дорівнює їхньому вмісту в контрольній групі (рис. 3).

Варто відзначити, що застосування нестабілізованої форми суспензії кореневих бульб якона забезпечує різноспрямований її вплив за умов контролю та діабету. Так у тварин із ЕЦД встановлено зростання кількості стійких до кислотного гемолітика форм еритроцитів, натомість у контрольних тварин споживання такої суспензії призводить до зниження стійкості червоних клітин, із відповідною зміною співвідношення вікових популяцій еритроцитів (рис. 2). Можна припустити, що такі різноспрямовані фізіологічні

ефекти нестабілізованої суспензії кореневих бульб якона зумовлені різним його впливом, залежно від функціонального стану організму. Знижуючи концентрацію глюкози за умов ЕЦД, досліджувана суспензія призводить до елімінації деструктивного впливу глюкози на мембрани еритроцитів периферичної крові, тоді як за нормальних фізіологічних умов споживання суспензії зумовлює порушення функціонування певних метаболічних шляхів, що опосередковано виявляє негативний вплив на клітини еритроїдного ряду.



А Б
 Рис. 2. Типові кислотні еритрограми щурів за умов введення суспензій кореневих бульб якона здоровим тваринам (А) і тваринам із ЕЦД (Б)

Аналізуючи отримані результати, ми встановили, що застосування кореневих бульб якона як у вигляді екстрактів, так і у вигляді суспензій зумовлює зниження піка еритрограми з одночасною появою популяцій молодих клітин, лізис яких починається лише з 7,5 хв.

Таке зростання стійкості мембран еритроцитів до дії кислотного гемолітика може бути зумовлене високим вмістом біологічно активних речовин у складі якона з антиоксидантними властивостями, а саме поліфенолів (хлорогенової, кавової та ферулової кислот) [23, 32].

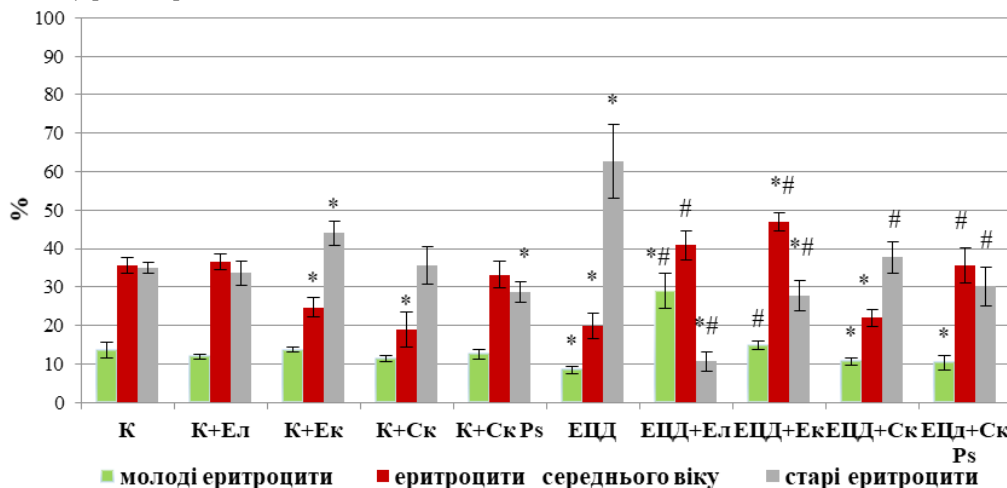


Рис. 3. Розподіл еритроцитів на віковій популяції (залежно від стійкості клітин до дії кислотного гемолітика) у здорових тварин і тварин із ЕЦД

Порушення функціонального стану еритроцитів супроводжується зміною гліканового профілю плазматичної мембрани цих клітин крові. Глікановий профіль мембран еритроцитів за нормального функціонування клітини містить залишки β -D-галактози, певну кількість N-ацетил- β -D-глюкозаміну, α -D-манози, L-фукози та значний

вміст N-ацетилнейрамінової кислоти, тоді як за умов ЦД спостерігається зміна у структурі вуглеводних детермінант і кількості глікопротеїнових рецепторів, які містяться на поверхні мембрани еритроцитів [10].

Нами встановлено, що розвиток ЕЦД супроводжується зменшенням вмісту сіалових кислот у складі олігосахаридних компонентів глікокон'югатів еритроцитів, про що свідчить зниження інтенсивності зв'язування, як SNA, так і MAA, відповідно на 30 % та на 44 %, із поверхневими глікокон'югатами еритроцитів (рис. 4). Зниження інтенсивності зв'язування лектинів бузини чорної та акації амурської може свідчити про зменшення рівня експресії та експонування рецепторів і адгезивних молекул глікопротеїнової природи на поверхні еритроцитів, які містять у своєму складі, як ($\alpha 2 \rightarrow 6$)-, так і ($\alpha 2 \rightarrow 3$)-зв'язані сіалові кислоти. Таке зниження вмісту сіалових кислот за ЦД спричинене не тільки відщепленням залишків цих цукрів, але й зменшенням кількості сіаловмісних гліканових епітопів, що узгоджується з літературними даними [4]. Десіалювання олігосахаридних ланцюгів змінює їхню структуру та сприяє впізнаванню імуноглобуліном G нових антигенів, що призводить до опсонізації еритроцитів і їхньої елімінації макрофагами селезінки та клітинами Купфера в печінці [29].

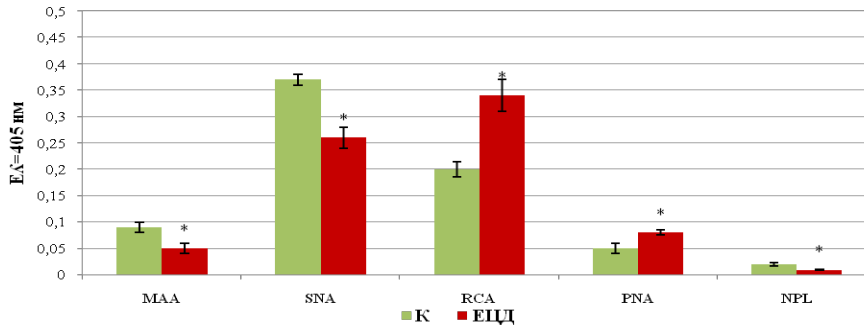


Рис. 4. Лектинензиматичний аналіз структури глікокон'югатів мембран еритроцитів у здорових тварин і тварин із ЕЦД

Для отримання інформації про інтенсивність процесу десіалювання мембранних глікокон'югатів еритроцитів ми також досліджували ступінь експонування цукрів, які у структурі олігосахаридних ланцюгів займають субтермінальну позицію щодо сіалових кислот. У тварин із ЕЦД порівняно з контролем встановлено зростання інтенсивності зв'язування з поверхневими глікокон'югатами галактоспецифічних лектинів: RCA та PNA відповідно на 69 % та 47 % і зниження інтенсивності зв'язування з поверхневими глікокон'югатами лектину NPL, що специфічно взаємодіє із залишками манози (рис. 4). Отже, зміна гліканового профілю мембран еритроцитів характеризується зменшенням кількості залишків манози та сіалових кислот на фоні зростання залишків галактози. Зростання інтенсивності зв'язування галактоспецифічних лектинів із поверхнею еритроцитів зумовлене десіалюванням, адже відомо, що сіалові кислоти маскують залишки галактози у структурі вуглеводних детермінант [15]. Залишки галактози на поверхні еритроцитів є маркерами для елімінації глікопротеїнів у печінці й інтенсифікації старіння еритроцитів [28].

Введення водного екстракту листя тваринам із ЕЦД сприяє відновленню кількісного та якісного складу вуглеводних детермінант глікокон'югатів мембран еритроцитів, характерного для здорових тварин, про що свідчить зростання кількості експонованих на поверхні клітини залишків N-ацетилнейрамінової кислоти в олігосахаридній послідовності

NeuNAc($\alpha 2 \rightarrow 3$)DGal (зв'язування з лектином MAA), β -D-галактози в олігосахаридній послідовності DGal($\beta 1 \rightarrow 3(4)$)DGlcNAc (зв'язування з лектином RCA), а також α -D-манози (зв'язування з лектином NPL). Водночас відмічено зниження кількості експонованих на поверхні клітини залишків N-ацетилнейрамінової кислоти з олігосахаридною послідовністю NeuNAc($\alpha 2 \rightarrow 6$)DGal/DGalNAc (зв'язування з лектином SNA) та β -D-галактози з олігосахаридною послідовністю DGal($\beta 1 \rightarrow 3$)DGalNAc (зв'язування з лектином PNA), порівняно з ЕЦД (рис. 5). У контрольних тварин введення досліджуваного екстракту листя зумовлювало зростання кількості експонованих на поверхні клітини залишків β -D-галактози (DGal($\beta 1 \rightarrow 3(4)$)DGlcNAc) та α -D-манози на фоні зниження N-ацетилнейрамінової кислоти, приєднаної $\alpha 2 \rightarrow 6$ глікозидним зв'язком (NeuNAc($\alpha 2 \rightarrow 6$)DGal/DGalNAc) (рис. 4).

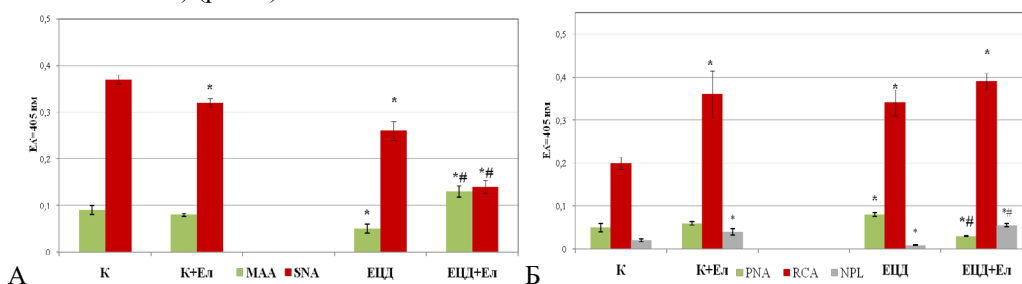


Рис. 5. Лектинензиматичний аналіз структури глікокон'югатів мембран еритроцитів за умов введення водного екстракту листя якона здоровим тваринам і тваринам з ЕЦД: А – лектини, що зв'язують сіалові кислоти; Б – лектини, що зв'язують галактозу та манозу

Під час застосування водного екстракту кореневих бульб якона ми встановили протилежний характер змін, зокрема, на поверхні мембран еритроцитів відмічено зниження кількості експонованих залишків сіалових кислот (NeuNAc($\alpha 2 \rightarrow 6$)DGal/DGalNAc і NeuNAc($\alpha 2 \rightarrow 3$)DGal) і β -D-галактози в олігосахаридній послідовності DGal($\beta 1 \rightarrow 3(4)$)DGlcNAc (зв'язування з лектином PNA), відповідно на 28 % та 38 % і 32 % та зростання кількості експонованих залишків β -D-галактози (DGal($\beta 1 \rightarrow 3$)DGalNAc) та α -D-манози, відповідно на 7 % та 34 %, порівняно з ЕЦД (рис. 6). Аналогічний характер змін відмічено під час введення екстракту кореневих бульб якона здоровим тваринам, виняток становлять лише залишки β -D-галактози (DGal($\beta 1 \rightarrow 3$)DGalNAc) і α -D-манози, кількість яких на поверхні мембран еритроцитів не відрізнялася від контрольних значень (рис. 5).

Встановлений біологічний ефект може бути обумовлений здатністю біологічно активних речовин якона впливати на активність ензимів, які задіяні у перенесенні залишків N-ацетилнейрамінової кислоти (сіалілтрансферази), адже з літературних джерел відомо, що деякі екстракти рослин здатні впливати на активність сіалілтрансфераз [1].

Суспензії кореневих бульб якона у тварин із ЕЦД зумовлювали зростання кількості експонованих на поверхні еритроцитів залишків N-ацетилнейрамінової кислоти і α -D-манози на фоні зниження кількості експонованих залишків β -D-галактози (рис. 7). Більш виражений коригуючий вплив має стабілізована суспензія кореневих бульб якона, що може бути зумовлено зростанням біодоступності біологічно активних речовин у його складі за використання поверхнево-активних біоПАР PS [16].

Отримані експериментальні дані, ймовірно, можна пояснити високим вмістом антиоксидантів у складі якона [14, 23, 26, 32]. Адже відомо, що саме накопичення продуктів перекисного окиснення ліпідів і зниження активності супероксиддисмутази сприяють дестабілізації гліканового профілю мембран еритроцитів [13].

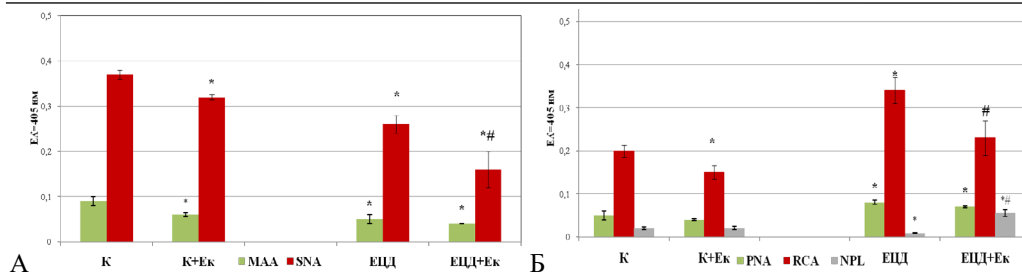


Рис. 6. Лектинензиматичний аналіз структури глікокон'югатів мембран еритроцитів за умов введення водного екстракту кореневих бульб якона здоровим тваринам і тваринам із ЕЦД: А – лектини, що зв'язують сіалові кислоти; Б – лектини, що зв'язують галактозу та манозу

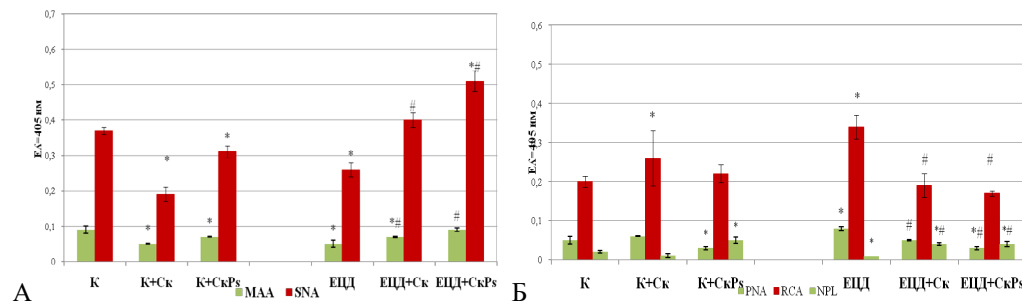


Рис. 7. Лектинензиматичний аналіз структури глікокон'югатів мембран еритроцитів за умов введення суспензій кореневих бульб якона здоровим тваринам і тваринам із ЕЦД: А – лектини, що зв'язують сіалові кислоти; Б – лектини, що зв'язують галактозу та манозу

Розвиток ЦД супроводжується зниженням стійкості мембран еритроцитів до дії кислотного гемолітика, зростанням кількості фізіологічно старих еритроцитів і зменшенням вмісту сіалових кислот у складі олігосахаридних глікокон'югатів мембран еритроцитів, приєднаних як ($\alpha 2 \rightarrow 6$)-, так і ($\alpha 2 \rightarrow 3$)-глікозидними зв'язками до субтермінальних цукрів, а також зростанням ступеня експонування субтермінальних залишків галактози. Застосування водних екстрактів листя і кореневих бульб якона та суспензій кореневих бульб якона призводить до нормалізації структурно-функціонального стану мембран еритроцитів периферичної крові, на що вказує підвищення стійкості мембран еритроцитів до дії кислотного гемолітика та нормалізація вмісту сіалових кислот на поверхні еритроцитів, з одночасним зниженням вмісту субтермінальних залишків галактози. Найбільш виражений протекторний ефект дають суспензії кореневих бульб якона.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Аксенов Д. В., Каплун В. В., Тертов В. В. и др. Влияние экстрактов растительного происхождения на активность транс-сиалидазы плазмы крови человека // Бюлл. эксперимент. биологии и медицины. 2007. Т. 143. № 1. С. 52–56.
2. Антонюк В. О. Лектини та їх сировинні джерела. Львів: Львів. нац. мед ун-т ім. Данила Галицького, 2005. 554 с.
3. Балаболкин М. И. Патогенез инсулинозависимого сахарного диабета // Пробл. эндокринол. 1985. Т. 31. № 5. С. 48–59.
4. Выдыборец С. В. Изменения эритроцитов при сахарном диабете (обзор) // Врачебное дело. 1990. № 2. С. 56–61.

5. Гительсон М. И., Терсков И. А. Эритрограммы как метод клинического исследования крови. Красноярск: Изд-во Сиб. отд. АН СССР, 1959. 246 с.
6. Горбулінська О., Хохла М., Гачкова Г. та ін. Вплив якона (*Smallanthus sonchifolius* Поерр. & Endl.) на клітини крові щурів за умов експериментального цукрового діабету // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2016. Вип. 71. С. 31–42.
7. Морозова В. Т. Эритроциты: структура, функции и клинико-диагностическое значение (лекция) // Клини. лаб. диагностика. 2007. № 10. С. 21–35.
8. Пат. 112625 Україна, МПК А61К 45/08 (2006.01), А61К 9/10 (2006.01), А61К 125/00 (2006.01), А61Р 3/10 (2006.01). Спосіб отримання стабілізованого функціонального харчового продукту на основі біологічно активних речовин кореневих бульб якона (*Smallanthus sonchifolius* Поерр. & Endl.) // Н. Сибірна, О. Горбулінська, М. Хохла, Р. Вільданова, О. Шульга, О. Карпенко, Н. Щеглова; заявник і власник Львівський національний університет імені Івана Франка. – а 2015 13092; заявл. 30.12.2015; опубл. 26.09.2016. Бюл. № 18. 8 с.
9. Салтыков Б., Пауков В. Диабетическая микроангиопатия. М.: Медицина, 2002. 238 с.
10. Себякин Ю. Л., Евстигнеева Р. М. Гликоконьюгаты, углеводные цепи гликопротеинов: структура // Успехи биол. химии. 1988. № 28. С. 213–225.
11. Сибірна Н. О., Бурда В. А., Чайка Я. П. Методи дослідження системи крові: навч.-метод. посіб. Львів: Вид. центр ЛНУ ім. І. Франка. 2005. 100 с.
12. Убашеев И. О. Морфофункциональные основы регенерационной терапии природными лекарственными средствами экспериментальных повреждений печени // Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2005. 224 с.
13. Berti G., Ventrelli I., Cangupta Y. Changes in phospholipids of red cell membrane in some diserythropoetic anemias // Indian. J. Pathol. Bacteriol. 1999. Vol. 16. N 3. P. 12–22.
14. Dunych A. A., Dashchenko A. V., Sereda A. V. Phenolic compounds yakon (*Polymnia sonchifolia* Поерр. & Endl.) Ukrainian introductions // VIII International Symposium on phenolic compounds: fundamental and applied aspects. 2012. P. 66–71. (In Russian).
15. Huang Y. X., Wu Z. J., Mehrishi J. et al. Human red blood cell aging: correlative changes in surface charge and cell properties // J. Cell. Mol. Med. 2011. Vol. 15. N 12. P. 2634–2642.
16. Imura T., Yanagishita H. Thermodynamically stable vesicle formation from glycolipid biosurfactant sponge phase // Biointerfaces Rev. 2005. Vol. 43. N 2. P. 115–121.
17. Irie A., Koyama S., Kozutsumi Y. et al. The molecular basis for the absence of N-glycolylneuraminic acid in humans // J. Biol. Chem. 1998. Vol. 273. N 5. P. 15866–15871.
18. Khokhla M., Horbulinska O., Hachkova H. et al. Yacon (*Smallanthus sonchifolius* (Поерр. & Endl.) Н. Робинсон) Improved Erythrocyte Resistance to Oxidative Stress in Streptozotocin-induced Diabetic Rats // Advances in Diabetes and Metabolism. 2015. Vol. 3. N 3. P. 17–25.
19. Lindmark K., Engstrom K. G. Theoretical and experimental aspects of erythrocyte filterability testing; flow acceleration and systemic resistance // J. Biomech. 2002. N 5. P. 683–688.
20. Marchesi V. T., Tillack T. W., Jackson R. L. Chemical characterization and surface orientation of the major glycoprotein of the human erythrocyte membrane // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1972. Vol. 69. N 6. P. 1445–1449.
21. Murai M., Aramaki Y., Tsuchiya S. Alpha 2-macroglobulin stimulation of protein tyrosine phosphorylation in macrophages via the mannose receptor for Fc gamma receptor-mediated phagocytosis activation // Immunology. 1996. Vol. 89. N 3. P. 436–441.
22. Nigam P. K., Narain V.S., Kumar A. Sialic acid in cardiovascular diseases // Indian. J. Clin. Biochem. 2006. Vol. 21. N 1. P. 54–61.

23. Park J. S., Yang J. S., Hwang B. Y. Hypoglycemic effect of Yacon tuber extract and Its constituent, chlorogenic acid, in streptozotocin-induced diabetic rats // *Biomolecules & Therapeutics*. 2009. Vol. 17. N 3. P. 256 – 262.
24. Riquelme B., Foresto P., D'Arrigo M. et al. A dynamic and stationary rheological study of erythrocytes incubated in a glucose medium // *J. Biochem. Biophys. Methods*. 2005. Vol. 62. N 2. P. 131–141.
25. Toegel S., Pabst M., Wu S. Q., Grass J. Phenotype-related differential alpha-2,6- or alpha-2,3-sialylation of glycoprotein N-glycans in human chondrocytes // *Osteoarthritis Cartilage*. 2010. Vol. 18. N 2. P. 240–248.
26. Valentova K., Cvak L., Muck A., Ulrichova J. Antioxidant activity of extracts from the leaves of *Smallanthus sonchifolius* // *Eur. J. Nutr.* 2003. Vol. 42. N 1. P. 61–66.
27. Valentová K., Lebeda A., Dolezalová I. et al. The biological and chemical variability of yacon // *J. Agr. Food Chem.* 2006. Vol. 54. N 4. P. 1347–1352.
28. Venerando B., Fiorilli A., Croci G. et al. Acidic and neutral sialidase in the erythrocyte membrane of type 2 diabetic patients // *Blood*. 2002. Vol. 99. N 3. P. 1064–70.
29. Vitak T., Taras Y., Wasser S. et al. Structural Changes of erythrocyte surface glycoconjugates after treatment with medicinal mushrooms // *Int. J. Med. Mushrooms*. 2015. Vol. 17. N 9. P. 867–878.
30. Watala C., Gwozdziński K., Malek M. Direct evidence for the alterations in protein structure and conformation upon in vitro nonenzymatic glycosylation [Text] // *Int. J. Biochem.* 1992. Vol. 24. P. 1295–1302.
31. Xiang Z., He F., Kang T. Anti-diabetes constituents in leaves of *Smallanthus sonchifolius* // *Natural Product Communication*. 2010. Vol. 5. N 1. P. 95–98.
32. Yan X., Suzuki M., Ohnishi-Kameyama M. Extraction and Identification of antioxidants in the roots of yacon (*Smallanthus sonchifolius*) // *J. Agric. Food Chem.* 1999. Vol. 47. N 11. P. 4711–4713.

Стаття: надійшла до редакції 14.05.18

доопрацьована 17.10.18

прийнята до друку 18.10.18

**INFLUENCE OF YACONS (*SMALLANTHUS SONCHIFOLIA*) EXTRACTS
AND SUSPENSIONS ON CHANGES IN THE STRUCTURE OF ERYTHROCYTES
MEMBRANES GLYCOCONJUGATES CARBOHYDRATE DETERMINANTS
UNDER EXPERIMENTAL DIABETES MELLITUS**

A. Horbulinska¹, M. Nagalievskaa¹, L. Mishchenko², N. Sybirna¹

*¹Ivan Franko National University of Lviv
4, Hryshchivskyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: sybirna_natalia@yahoo.com*

*²Taras Shevchenko National University of Kyiv
64/13, Volodymyrska St., Kyiv 01601, Ukraine*

The article presents the results of the study dedicated to the influence of yacons leaves and root tubers water extracts and suspensions of roots in a dose of 500 mg/kg on changes in the structure of erythrocytes membranes glycoconjugates carbohydrate determinants and erythrocytes resistance to acidic hemolytic activity under conditions of

experimental diabetes mellitus (EDM) type 1. Investigated pathology is accompanied by a violation of the functional state and by a change in the glycane profile of the erythrocyte plasma membrane. In particular, it has been established that the development of diabetes mellitus is accompanied by a decrease in the stability of erythrocytes membranes to the action of acid hemolysis, an increase in the number of physiologically old erythrocytes and a decrease in the content of sialic acids in oligosaccharide glycoconjugates of erythrocyte membranes attached by ($\alpha 2 \rightarrow 6$)- and ($\alpha 2 \rightarrow 3$)- glycoside bonds to subterminal sugars, as well as the growth of the expression of subterminal galactose residues. At administration of the studied extracts and suspensions to animals with an EDM the positive effect on the physicochemical state of the erythrocyte membranes was noted. The use of yacons extracts and suspensions cause in bloodstream the growth of number of erythrocytes young forms and middle-aged cells, on the background lowering of red blood cells old forms. It was established that the most pronounced effect is inherent in water suspensions of yacons roots tubers, the application of which leads to the normalization of the structure of the membranes glycocalyx of red blood cells, to normalization of sialic acids content on the surface of erythrocytes, with the simultaneous decrease in the content of subterminal galactose residues. Corrective effect of investigated extracts and suspensions on the physicochemical state of erythrocyte membranes can be an experimental confirmation of the need for the development of functional foods based on yacon, which can be used in complex therapy of diabetes and prevent the harmful effects of hyperglycemia.

Keywords: yacon (*Smallanthus sonchifolius* Poepp. & Endl.), diabetes mellitus, erythrocytes membranes, glycoconjugates, phytotherapy

БОТАНІКА

УДК: 581.9(477.51)»1899/2017»

ДИНАМІКА СТАТУСУ СОЗОФІТІВ НА ТЕРИТОРІЇ ЩОРСЬКО-СЕМЕНІВСЬКОГО ГЕОБОТАНІЧНОГО РАЙОНУ: 1899–2017 РР.

П. Бузунко¹, І. Левченко²

¹*Національний університет «Чернігівський колегіум» імені Т. Г. Шевченка
вул. Гетьмана Полуботка, 53, Чернігів 14013, Україна
e-mail: petr.buzunko@gmail.com*

²*Київський національний університет імені Тараса Шевченка
вул. Володимирська, 60, Київ 01033, Україна
e-mail: levchenko@knu.ua*

Хронологічні рамки дослідження означені виходом першої редакції «Флори Полісся й прилеглих територій» Йосипа Пачоського (кінець XIX ст.) та сьогоднішнім. У статті проаналізовано динаміку зміни статусу в історичній ретроспективі (кінець XIX ст. – 2017 р.) тих видів флори Щорсько-Семенівського геоботанічного району (Сновсько-Семенівського геоботанічного району), котрі були виявлені авторами упродовж 2012–2017 рр. на основі власних досліджень і завдяки опрацюванню студій науковців та зазначені як созологічно цінні види, до котрих уналежнено: 1) види, занесені до Червоної книги України; 2) види, занесені до Списку регіонально рідкісних видів судинних рослин Чернігівської області; 3) види, занесені до Списків регіонально рідкісних видів судинних рослин суміжних із Чернігівською областю. Зважаючи на значні прогалини в охопленні території флористичними дослідженнями, така міждисциплінарна постановка проблеми все ж дає змогу проаналізувати отримані у статті дані та з'ясувати причини зміни статусу того чи іншого виду, вказати обмежувальні чинники для видів, ужити відповідних заходів для охорони та чисельного збільшення популяційного складу видів. У загальних рисах з'ясовано не лише динаміку популяційно-видового складу флори означеного геоботанічного району (переважно негативну), а й відстежено ймовірні причини зміни статусів видів рослин Червоної книги України, які представлені у флорі регіону досліджень (знищення ареалу існування, заготівля, меліоративні заходи). Запропонований підхід, в основі якого лежить методико-методологічний інструментарій, що дає змогу в часовій ретроспективі простежити динаміку видів, може стати наріжним під час укладання Червоної книги та/або Списку регіонально рідкісних видів судинних рослин області. Подальшою перспективою дослідження є опрацювання масиву джерел (як наукових студій, так і гербарних зразків), які стосуються досліджуваного хронологічного й територіального проміжку, задля уточнення отриманих даних.

Ключові слова: фітосоцологія, рідкісна флора, Й. К. Пачоський, Щорсько-Семенівський геоботанічний район, Східне Полісся

Постановка проблеми

Протягом століття з окремих територій зникнуть 17–35 % видів, а у Європі, зокрема, до 2080 р. свій ареал скоротить близько 50 % видів рослин [9]. Наочний приклад – флора Бостона, у якій упродовж 1850–2007 рр. зникло майже 600 видів флори, із яких 32 % – рідкісні [9]. Історія досліджень того чи іншого геоботанічного району допоможе описати динаміку популяцій, чисельність видів у часовій ретроспективі, з'ясувати час, коли ті

чи інші види могли зникнути або з'явитися, відстежити динаміку зміни статусу рослин. Варто завважити й те, що історія флористичних досліджень Щорсько-Семенівського геоботанічного району не ставала предметом окремих студій, тоді як останніми роками в цьому регіоні активно провадяться флористичні дослідження.

Про вихід науки у другій половині ХХ ст. на якісно новий, безбар'єрний рівень, свого часу зазначав ще Карл Ясперс [29]. Це ставить перед наукою нові виклики: послуговуватися під час дослідження не лише міждисциплінарними методами, а й поєднанням специфічних методів, які притаманні винятково конкретним наукам; залучати широкий спектр дослідників із метою дослідження конкретного предмету; напрацьовувати специфічні методології та методики тощо.

Тема історії дослідження флори Щорсько-Семенівського геоботанічного району лежить на перехресті принаймні трьох наук – біології, екології, історії. Саме таке формулювання теми може забезпечити виконання поставлених завдань:

- 1) здійснити опис історії досліджень;
- 2) верифікувати дані дослідників флори Щорсько-Семенівського геоботанічного району за допомогою визначення джерел дослідження;
- 3) з'ясувати динаміку популяційно-видового складу флори означеного геоботанічного району;
- 4) відстежити причини та наслідки зміни статусів конкретних видів рослин упродовж зазначених часо-просторових меж.

Хронологічні рамки дослідження означені двома крайніми межами. Нижній часовий рубіж становить вихід у світ першої редакції «Флори Полісся й прилеглих територій» Йосипа Пачоського (кінець ХІХ ст.) [16–18], верхня межа дослідження стосується сьогодення (2017 року), зокрема, й через те, що статті сучасних дослідників соціологічно цінної флори Щорсько-Семенівського геоботанічного району є в цьому дослідженні не історіографією досліджень, а джерелом.

Географічні межі та фізико-географічна характеристика району

Щорсько-Семенівський геоботанічний район охоплює територію басейну верхньої та середньої течії р. Снов, межиріччя Снов-Ревна, а також піщані боріві тераси р. Ревна.

Долини Снову та Ревни урізані в крейдянні бучансько-канівські відкладення, завширшки 3–5 км, глибина врізу 20–30 м. Ґрунт їх підзолистий і піщаний. Потужність алювіальних відкладень сягає від 2–5 до 10–15 м. Боріві тераси поступово переходять у моренно-зандрову рівнину Снов-Деснянського вододілу. Перехідна смуга відрізняється тим, що антропогенний покрив має важчий механічний склад, що й алювіальні піски, підстелені водно-льодовиковим утворенням. Заплави, нерідко лівобережні, завширшки від 350 до 200 м, лугові, місцями заболочені й торф'яні. Для регіону досліджень характерна значна заболоченість – 13,7 % [15]. Болотам властиве поширення торфовищ. Особливістю району є чіткий розвиток карстових урочищ. Значне місце має тип покритого карсту – провальні вирви, які чітко виділяються на фоні зеліснених місцевостей у вигляді невеликих лісових гаїв – березових, осикових, дубових або мішаних [15].

Щорсько-Семенівський геоботанічний район розташований у рівнинній підобласті Атлантико-континентальної кліматичної області й характеризується помірно-континентальним температурним режимом із достатньою кількістю опадів. Домінантними є атлантичні повітряні маси. Сонячна радіація в холодний час як кліматотвірний чинник відступає на задній план. У цей період режим погоди відображає атмосферна циркуляція. У жовтні-травні вісь Воейкова опускається південніше, район потрапляє у сферу підвищеної циклонічної активності [15].

Матеріали та методи

Матеріалом для проведеного дослідження слугували первинні джерела (власне джерела: роботи Й. Пачоського, В. Хітрово тощо) та вторинні джерела (дослідницькі роботи із зазначеної проблематики, що є прямими науковими вивіреними даними) [2–8, 11–22, 25–27]. Методологічну основу пошуку становлять принципи комплексності й історизму, науковості.

Під час проведення дослідження послуговувалися різними загальнонауковими методами. *Метод системного аналізу* передбачав вивчення історії досліджень флори Щорсько-Семенівського геоботанічного району та створення конгруентного наративу на підставі розрізнених історичних джерел. *Квантитативний* метод використано під час підрахунків трапляння в тексті тих чи інших видів, а також у роботі з матрицею цифрових даних. *Метод аналітичної критики джерел*, який передбачає дослідження окремого джерела з метою встановлення фактів, поєднано зі *синтетичною критикою*, що дає змогу сформулювати завдяки критиці комплексу джерел сукупність наукових фактів як основи для достовірних наукових висновків. Також використано загальнонаукові методи аналізу, синтезу, контент-аналізу тощо. *Емпіричний метод* передбачає роботу з джерельною базою: *просопографічний метод* дає змогу зробити певні висновки про достовірність даних, поданих у працях того чи іншого вченого, дає змогу проаналізувати текст на *автопсію*. *Метод порівняльно-історичного аналізу* застосований для аналізу в різних часових проміжках поширення тих чи інших видів.

Автори аналізують історію досліджень соцологічно цінної флори в межах Щорсько-Семенівського геоботанічного району (див. рис. 1). Щорсько-Семенівський (Сновсько-Семенівський) геоботанічний район соснових зеленомохових лісів і евтрофних боліт уперше виокремлено у праці «Геоботанічне районування Української РСР» й залучено до XVI Чернігівсько-Новгородсіверського (Східнополіського) округу Поліської підпровінції Центральноєвропейської провінції Європейської широколистянолісової області. Район охоплює долину Снову в середній течії та його лівобережну водозбірну площу [8].



Рис. 1. Частина карти адміністративного поділу Чернігівської області із зазначенням меж геоботанічних районів (за даними «Геоботанічного районування УРСР», 1977 [8])

Джерельна база. Дослідження флори на території району мають досить солідну історію. У 1897–1900 рр. флору Полісся, у тому числі Східного, вивчав Й.К. Пачоський. У його праці «Флора Полісся и прилежащих местностей» [16–18] узагальнено результати флористичних досліджень. Етап первинного збору флористичної інформації завершують праці В. М. Хітрово [25–27], де узагальнено відомості про флору північно-східної частини регіону наших досліджень. Болота й торфовища Східного Полісся були частково охоплені геоботанічними дослідженнями експедиції Г.І. Танфільєва, результати яких висвітлено в його працях «Болота и торфяники Полісся» [21], «Геоботаническое описание Полісся» [20]. Сучасні дослідження флори означеного району представлено працями О. В. Лукаша, С. М. Панченка, О. О. Рака, П. А. Бузунка, І. К. Левченка [2–6, 12–14].

Теоретичне значення статті. Зроблено спробу системно проаналізувати динаміку кількісних змін популяцій обраних для дослідження видів флори на території сучасного Щорсько-Семенівського геоботанічного району за літературними джерелами.

Практичне значення отриманих матеріалів полягає в застосуванні отриманого матеріалу у спецкурсах історичної фітосозології, для укладання нових статей і вивчення зазначеної проблематики.

Результати і їхнє обговорення

Й. Пачоський (1864–1942) та його вклад у вивчення флори Східного Полісся

У праці Й. Пачоського «Флора Полісся и прилежащих местностей» узагальнено результати флористичних досліджень. За зведенням Й. К. Пачоського, флористичне багатство Східного Полісся можна оцінити приблизно 950 видами. Варто відзначити, що «Флора Полісся» є цінним історичним джерелом з огляду на те, що в ній зібрано не лише результати п'ятирічних власних досліджень, а й відомості з літератури, що стосуються окресленої проблеми [16–18]. Сам Й. Пачоський зазначав, що у праці він окреслив тільки флору північно-західного району Чернігівської губернії, а результати особистих досліджень представив лише в описі Городнянського повіту.

У написанні праці використано наукову літературу та гербарії (як авторські, так і інших ботаніків), які Й. К. Пачоський насамперед міг вивчати у стінах Київського Імператорського університету святого Володимира (нині – Київський національний університет імені Тараса Шевченка). Культурно-наукові комунікації з Університетом Святого Володимира беруть свій початок із 1887 р., коли Й. Пачоський узявся до колекцій перетинчастокрилих і напівтвердокрилих комах, що зберігалися в зоологічному кабінеті Київського університету Святого Володимира. Ці колекції зібрані Бессером, Ширмером і Єльським. У Ботанічний сад Київського університету Святого Володимира Й. Пачоський прийшов у 1888 р., де опрацьовував зібрані на Уманщині матеріали та визначав рослини, які зберігались у гербарії Ботанічного саду. Не менш важливим джерелом були гербарії, надані співробітниками Московського та Санкт-Петербурзького університетів. Колекції гербаріїв дають змогу окреслити флору м. Гродна, Мінської губернії, Литви, м. Мінська, Могилівської губернії, Київської губернії, міста Рівне (та Волинської губернії), околиць Житомира, м. Белостока (нині – Польща), Біловезької Пущі. Можемо резюмувати, що опис території Чернігівської губернії було представлено насамперед критичною літературою, а не гербарними матеріалами [7, 22].

До досліджуваних Й. Пачоським ділянок на території Чернігівської губернії належали такі: м. Любеч, с. Яриловичі, слобода Радуль, с. Кам'янка, с. Ріпки. Отже, подано відомості про флору території нинішнього Ріпкинського району Чернігівської обл. [17].

Кількість реєстрацій у Й. К. Пачоського наведено не для всіх видів, крім того, реєстрували рослини у нечисленних пунктах. Тому для складання діаграми поширеності

рідкісних видів вирішено скористатися словесною оцінкою автора, а саме: 0 – даних немає, 1 – дуже рідкісний вид, 2 – рідкісний, 3 – зрідка, 4 – нерідко, 5 – досить звичайний, 6 – звичайний, 7 – дуже звичайний. На діаграмі (рис. 2) наведено дані для Чернігівської губернії (далі – Ч. губ.) у межах 1897 р. Місцезнаходження (Чернігівська губернія) і чисельність популяцій визначали або за вказівкою автора, або за контекстом.

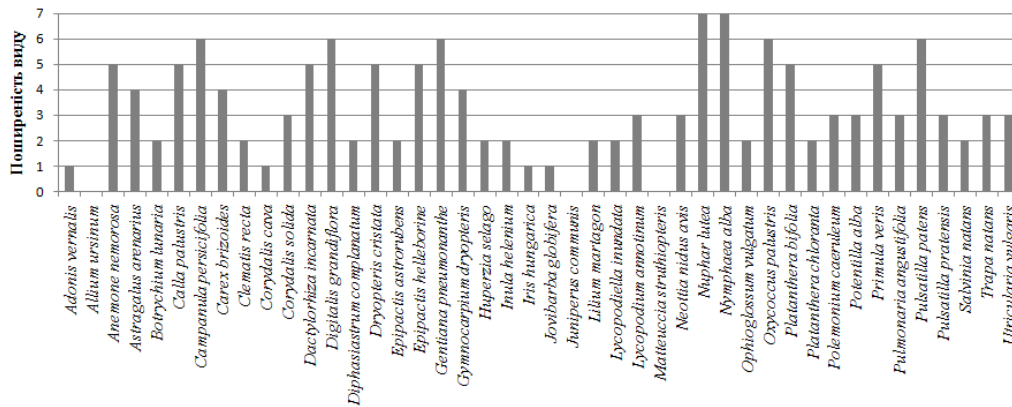


Рис. 2. Поширеність рідкісних видів флори у Чернігівській губернії за Й. Пачоським, 1899, 1900

- Adonis vernalis* L. [17, с. 9] – без означення статусу. Трапляється у всій південній Європі, південній і почасти середній Росії (очевидно, територія сучасної України), у світлих листяних лісах.
- Allium ursinum* L. [16, с. 13]: без зазначення статусу, дані лише про Волинську губернію. Найближче місцезнаходження до Чернігівської губернії – біля Житомира.
- Anemone nemorosa* L. [18, с. 7]. Й. Пачоський твердить, що ця рослина, яка росте в листяних і змішаних лісах, є цілком поширеною на просторі майже всієї Європи, північної й середньої Росії (тогочасної (кін. XIX ст.)), менш поширена на території південної Росії (тобто сучасної України). На території Ч. губ. виявлена І. Шмалгаузенем.
- Astragalus arenarius* L. нерідко трапляється на піщаних ґрунтах. На території Ч. губ. виявлена у Злинці та Кам'янці [17, с. 163–164].
- Botrychium lunaria* (L.) Sw. [16, с. 73–74] – рідкісна рослина. На території Ч. губ. не виявлена. Виявлена в сусідніх – Мінській, Могилівській, Київській.
- Calla palustris* L. [16, с. 21] – цілком звичайний вид на півночі Полісся, стає рідкіснішим до півдня. На території Ч. губ. не виявлено.
- Campanula persicifolia* L. [18, с. 35–36] Й. Пачоський називає «звичайним видом». У Ч. губ. зареєстровано в Кам'янці.
- Carex brizoides* L. [16, с. 34]: без зазначення статусу. На території Ч. губ. не виявлено. В Могилівській губернії (в Буді Кошельовській) – нерідко.
- Clematis recta* L. [17, с. 2]. Спорадично по березі Дніпра та інших річок. Виявлено в Камениці з зазначенням «по Дніпру».
- Corydalis cava* (L.) Schweigger & Koerte росте на окраїнах Полісся, на півдні Полісся взагалі не росте. На території Ч. губ. визначив Рогович [17, с. 38].
- Corydalis solida* (L.) Clairv. Часто трапляється лише у листяних лісах на краях Полісся, до центру ж сильно рідшає. Виявлено в Яриловичах [17, с. 39].
- Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó s.l. [16, с. 5]: доволі звичайний вид по всьому Полісся. На території Ч. губ. реєстрації відсутні.

13. *Digitalis grandiflora* Mill. [18, с. 62]: без зазначення статусу. На території Ч. губ. виявлено в Любечі. Реєстрацій у сусідніх губерніях багато. Очевидно, розглядається як звичайний.
14. *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub [16, с. 71]: рідко трапляється на піщаних ґрунтах у борах. У Ч. губ. не виявлено. Згадуються популяції в Могилівській, Київській губерніях.
15. *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray [16, с. 76]: без зазначення статусу, за описом – звичайний. На території Ч. губ. не виявлено. Зареєстровано числені популяції в сусідніх губерніях.
16. *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser [16, с. 4] – рідкісний вид. На території Ч. губ. не виявлений.
17. *Epipactis helleborine* (L.) Crantz [16, с. 4]. Про рідкісність мова не йде. На території Ч. губ. не виявлений. Описано місцезнаходження у сусідніх губерніях.
18. *Gentiana pneumonanthe* L. [18, с. 48]: без зазначення статусу. На території Ч. губ. виявлено в Ріпках, Злинці, Кам'янці. Багато реєстрацій у сусідніх губерніях.
19. *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. [16, с. 75]: без зазначення статусу. На території Ч. губ. не виявлено. По одному місцезнаходженню в Могилівській, Київській губерніях, 9 – у Мінській («рясно» на схилах Дніпра біля Мозира).
20. *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., [16, с. 70]: рідко трапляється в тінистих лісах, на півдні Полісся не росте. Популяції на території Ч. губ. невідомі.
21. *Inula helenium* L. [18, с. 9] є доволі рідкісною рослиною, хоч і часто привноситься в культуру.
22. *Iris hungarica* Waldst. et Kit. [16, с. 10]: дуже рідкісна рослина, що трапляється в кількох пунктах південного Полісся.
23. *Jovibarba globifera* (L.) J. Parn. [17, с. 210]: дуже рідкісна рослина, що росте на піщаних ґрунтах, передовсім у борах. Подеколи трапляється як здичавіла рослина на присадибних ділянках і цвинтарях. У Ч. губ. виявляв І. Шмальгаузен.
24. *Juniperus communis* L. [16, с. 68–70] – рідкісний вид, не поширений навіть на півночі південного Полісся (лиш окремі спорадичні популяції в Київщині). На території Ч. губ. не виявлений. У лісах, мало змінених «культурою», трапляється рідко. Натомість поширення набуває в місцях пасовищ. До півдня Полісся ареал майже не доходить. У Києві, покликаючись на І. Шмальгаузена, Й. Пачоський указує один екземпляр.
25. *Lilium martagon* L., [16, с. 15]: у північно-східних регіонах Полісся стає більш рідкісною і зникає. На території Ч. губ. виявлено в Любечі й Кам'янці.
26. *Lycopodium annotinum* L. [16, с. 70–71] росте зрідка у затінку вологих лісів. На території Ч. губ. не виявлено, описано знахідки з Могилівської та Мінської губерній.
27. *Lycopodiella inundata* (L.) Holub [16, с. 70] – рідкісна рослина, котра росте на вологих місцях, узбережжі. По Ч. губ. немає даних, є окремі знахідки в сусідніх – Могилівській і Мінській.
28. *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. [16, с. 77]: знайдено тільки біля Житомира.
29. *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. [16, с. 2] – рідкісна рослина. На території Ч. губ. не виявлено. Зрідка трапляється в Київській, Могилівській, Мінській губерніях.
30. *Nymphaea alba* L. [17, с. 35] – «зовсім звична рослина в застійних і повільно текучих водах цілого Полісся». Підтверджено місцевиростання в Бучках Чернігівської губернії.
31. *Nuphar lutea* L. [17, с. 35]: дуже звичайний вид. На території Ч. губ. дуже поширений.
32. *Ophioglossum vulgatum* L. [16, с. 73] – рідкісна рослина. На території Ч. губ. не виявлено.
33. *Oxycoccus palustris* Pers. [18, с. 39] росте на сфагнових болотах і до того ж – досить часто, особливо на півночі, хоча по Ч. губ. даних немає.

34. *Platanthera bifolia* (L.) Rich [16, с. 7] Й. Пачоський називає доволі звичайним видом. На території Ч. губ. не виявлено. Багато реєстрацій у Мінській губернії (19), Могилівській (4), Київській (2).
35. *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. [16, с. 8] – вид набагато рідкісніший за любку дволисту. На території Ч. губ. не виявлено.
36. *Polemonium caeruleum* L. [18, с. 49-50] росте зрідка на лісових луках. На території Ч. губ. не виявлено.
37. *Potentilla alba* L. [17, с. 188] трапляється частіше в південних територіях, у північній частині – рідше (у Мінську, Віленську, Прибалтиці не виявлено взагалі). На території Ч. губ. вказано знахідку в Бучках.
38. *Primula veris* L. [18, с. 44]: у південній частині Полісся звичайний вид, там, де немає листяних лісів – дуже рідкісний. На території Ч. губ. знайдено в Бучках.
39. *Pulmonaria angustifolia* L. [18, с. 52]: зрідка росте в гаях і між кущів. На території Ч. губ. зареєстровано в Яриловичах і Бучках.
40. *Pulsatilla patens* (L.) Mill. [17, с. 5] – вид, за контекстом, звичайний для соснових борів із піщаними ґрунтами. Відомі локалітети – Унеча, Бучки, Кам'янка.
41. *P. pratensis* (L.) Mill. [17, с. 6-7] – рослина, яка трапляється на території Ч. губ. (зокрема, Чернігово-Сіверщині) частіше, ніж у центрі Полісся.
42. *Salvinia natans* (L.) All. [16, с. 73] – рідкісна рослина, трапляється в деяких притоках Прип'яті й у Дніпрі (до впадання в Сож). На території Ч. губ. не виявлено.
43. *Trapa natans* L. [17, с. 220-223], за спостереженнями Й. Пачоського, у деяких місцях росте дуже часто, натомість у інших – є рідкістю. На території Ч. губ. росте на найпівнічніших територіях, також – біля берегів Дніпра уздовж Кам'янки.
44. *Utricularia vulgaris* L. [18, с. 73] – доволі рідкісний вид. На території Ч. губ. не виявлено.

Дослідження В. Хітрово (1879–1949)

У 1902 р. В. Хітрово закінчує Київський університет із дипломом I ступеня. У 1904 р. стає асистентом кафедри ботаніки університету. У 1910 р. був обраний приват-доцентом і читав курс «Рослинні співтовариства Європейської Росії». Василь Миколайович пропрацював на кафедрі до 1915 р., коли його мобілізували на військову службу [19].

У 1901 р. В. Хітрово організовує в маєтку батька в Орловській губернії ботанічну станцію. В. Хітрово залучав до роботи фахівців різного профілю: флористів, геоботаніків, морфологів, зоологів, геологів, ґрунтознавців, палеоботаніків. Результат спільного дослідження – фундаментальна праця «Природа Орловського краю», видана в 1925 р. У ній В.М. Хітрово, крім редагування книги, написав розділи: «Клімат», «Практичне значення місцевих фосфоритів» і «Рослинність». Для флори Орловської губернії В.М. Хітрово у своїй невиданій праці наводить 1116 видів рослин [11, 19].

Джерельна критика обмежена тими матеріалами, що є у авторів, а саме: «Критические заметки по флоре Орловской губернии» [25–27], де наведено лише деякі нові відомості про поширення видів:

1. *Astragalus arenarius* – дані про популяції у Брянському, Карачевському («рясно на пісках по берегу р. Снежеті») повітах і далі на північ [25, с. 5].
2. *Botrychium lunaria* – рідкісний вид [25, с. 13].
3. *Pulsatilla patens* – для Санкт-Петербурга доволі звичайний вид, інколи трапляються численні популяції. В Орловській губернії враження про поширення двояке: спорадичні масові популяції. Значно рідше на північному сході губернії. Згадується про знахідки популяцій виду на піщаних борових ґрунтах у лісовому краї по Десні [27, с. 1].

4. *Allium ursinum* – без означення статусу, проте з заувагою, що в період весни на базарах міст Середньої Росії продається в надлишку. Виявлено в Козельському уїзді. На початку травня піддається значному антропогенному впливові – рослина є не лише смаколикком для людей, а й поживою для корів, від чого їхнє молоко в цю пору має запах черемші (В. Хітрово наводить тривіальну назву – чермуш) [27, с. 31].
5. *Corydalis cava* – надаються дані про знахідку в Орловській губернії із зауваженням, що вид перебуває на східній межі ареалу, яка пролягає через Чернігівську губернію [26, с. 157.]
6. *Utricularia vulgaris* – зауважено, що трапляється значно частіше, ніж інші види цього роду [26, с. 161].
7. *Juniperus communis* – через Орловську губернію пролягає південно-східна межа поширення ареалу, яка потім у Чернігівській – захоплює Сураж, Мглин, Стародуб (автор уточнює цю межу щодо Орловської губернії, переміщуючи її східніше) [27, с. 37].
8. *Lycopodium annotinum* – повідомляється про те, що було відомо про два локалітети в Орловській губернії, надаються дані про три нові популяції [27, с. 39].

На початку ХХІ ст. вивчення рідкісної флори на території Східного Полісся загалом і регіону досліджень помітно активізувалося. Підвищення активності пов'язане, перш за все, з діяльністю О. В. Лукаша, а також із внеском авторів [2–6, 12–14].

Крім власних спостережень і дослідження гербарних матеріалів та історичних літературних джерел, О.В. Лукаш використав фундаментальні зведення, зокрема, такі видання як «Флора УРСР» [24], «Флора европейской части СССР» [23].

О. В. Лукаш [13] вказує дані про кількість реєстрацій видів у виділених ним фізико-географічних районах. До території досліджень у межах України належать частини районів: Сновсько-Ревнинського (далі – СР), Холминсько-Костобобринського (ХК) та Корюківсько-Щорського (КЩ). Інші скорочення: ЧКУ – Червона книга України [28], ККБО – Красная книга Брянской обл. [10], ЧО – Чернігівська обл., рег.-рідк. – регіонально рідкісний вид [1], кат. – категорія, м. – місцезнаходження.

1) *Adonis vernalis*, даних немає, ЧКУ (статус – неоцінений), ККБО (1 кат., під загрозою зникнення); 2) *Allium ursinum*, 2–4 м. у СР, ЧКУ (неоцінений), ККБО (2 кат., скорочує чисельність); 3) *Anemone nemorosa*, по 10–15 м. у ХК і КЩ, 5–9 м. у СР, рег.-рідк. ЧО, ККБО (3 кат., рідкісний); 4) *Astragalus arenarius*, по 2–4 м., ЧКУ (вразливий); 5) *Botrychium lunaria*, даних немає, ЧКУ (вразливий), ККБО (3 кат., рідкісний); 6) *Calla palustris*, даних немає, рег.-рідк. Сумська обл.; 7) *Campanula persicifolia*, по 16–35 м., рег.-рідк. Сумська обл.; 8) *Carex brizoides*, 5–9 м. у СР, 2–4 у КЩ, рег.-рідк. ЧО, Сумська обл., Київська обл.; 9) *Clematis recta*, по 2–4 м. у СР, КЩ, 1 м. у ХК, ККБО (1 кат., під загр. зникнення), рег.-рідк. Сумська обл.; 10) *Corydalis cava*, 10–15 м. у ХК, рег.-рідк. Сумська обл.; 11) *C. solida*, даних немає; 12) *Dactylorhiza incarnata*, 5–9 м. у СР, по 2–4 м. у ХК та КЩ, ЧКУ (вразливий), ККБО (3 кат., рідкісний); 13) *Digitalis grandiflora*, по 10–15 м. у СР і ХК, 2–4 м. у КЩ, рег.-рідк. Сумська обл., ККБО (3 кат., рідкісний); 14) *Diphasiastrum complanatum*, по 2–4 м., ЧКУ (рідкісний), ККБО (3 кат., рідкісний); 15) *Dryopteris cristata*, по 16–35 м. у СР, КЩ, 10–15 м. у ХК, рег.-рідк. ЧО; 16) *Epipactis atrorubens*, даних немає, ЧКУ (вразливий), ККБО (1 кат., під загр. зникнення); 17) *E. helleborine*, 10–15 м. у СР, 2–4 м. у ХК і КЩ, ЧКУ (неоцінений), ККБО (3 кат., рідкісний); 18) *Gentiana pneumonanthe*, 10–15 м. у СР, по 5–9 м. у ХК і КЩ, рег.-рідк. ЧО; 19) *Gymnocarpium dryopteris*, 5–9 м. у СР, 10–15 м. у ХК, 16–35 м. у КЩ, рег.-рідк. ЧО; 20) *Huperzia selago*, даних немає, ЧКУ (неоцінений), ККБО (2 кат., скороч.

чисельн.); 21) *Inula helenium*, даних немає, рег.-рідк. ЧО, ККБО (3 кат., рідкісний); 22) *Iris aphylla* L. ssp. *hungarica* Hegi (*Iris hungarica* Waldst & Kit), даних немає, рег.-рідк. Сумська обл., ККБО (1 кат., під загр. зникн.); 23) *Jovibarba globifera*, даних немає, ЧКУ (рідкісний), ККБО (3 кат., рідкісний); 24) *Juniperus communis*, 5–9 м. у СР, рег.-рідк. ЧО, ККБО (3 кат., рідкісний); 25) *Lilium martagon*, 2–4 м. у СР, ЧКУ (неоцінений), ККБО (3 кат., рідкісний); 26) *Lycopodium annotinum*, спорадично, по 16–35 м., ЧКУ (статус не вказано, вразливий вид на межі ареалу); 27) *Lycopodiella inundata*, даних немає, ЧКУ (вразливий), ККБО (1 кат., під загр. зникн.); 28) *Matteuccia struthiopteris*, 2–4 м. у СР, 1 м. у КЩ, рег.-рідк. ЧО, ККБО (3 кат., рідкісний); 29) *Neottia nidus-avis*, 5–9 м. у КЩ, 2–4 м. у СР, 1 м. у ХК, ЧКУ (неоцінений), ККБО (3 кат., рідкісний); 30) *Nymphaea alba*, 16–35 м. у КЩ, по 10–15 у СР і ХК, рег.-рідк. Сумська обл., ККБО (2 кат., скороч. чисельн.); 31) *Nuphar lutea*, 35–50 м. у СР, по 16–35 м. у ХК і КЩ, рег.-рідк. м. Київ; 32) *Ophioglossum vulgatum*, даних немає, рег.-рідк. ЧО, ККБО (3 кат., рідкісний); 33) *Oxycoccus palustris*, по 5–9 м. у ХК і КЩ, 2–4 м. у СР, рег.-рідк. ЧО; 34) *Platanthera bifolia*, по 10–15 м., ЧКУ (неоцінений), ККБО (3 кат., рідкісний); 35) *P. chloranta*, 2–4 м. у СР, ЧКУ (неоцінений), ККБО (3 кат., рідкісний); 36) *Polemonium caeruleum*, по 5–9 м., рег.-рідк. ЧО; 37) *Potentilla alba*, 10–15 м. у ХК, 5–9 м. у КЩ, 2–4 м. у СР, рег.-рідк. ЧО; 38) *P. veris*, даних немає, рег.-рідк. Київська обл.; 39) *Pulmonaria angustifolia*, 10–15 м. у СР, 5–9 м. у ХК, рег.-рідк. ЧО; 40) *Pulsatilla patens*, по 10–15 м., ЧКУ (неоцінений), ККБО (3 кат., рідкісний); 41) *P. pratensis*, 2–4 м. у ХК, ЧКУ (неоцінений), ККБО (1 кат., під загр. зникн.); 42) *Salvinia natans*, 1 м. у СР, ЧКУ (неоцінений), ККБО (1 кат., під загр. зникн.); 43) *Trapa natans*, даних немає, ЧКУ (неоцінений), ККБО (1 кат., під загр. зникн.); 44) *Utricularia vulgaris*, по 5–9 м., рег.-рідк. Сумська обл.

Щоб наочніше оцінити поширеність рідкісних видів, зручно представити дані проф. О.В. Лукаша у вигляді діаграми, де цифра по вертикалі вказує на відносну оцінку кількості реєстрацій популяцій кожного окремого виду як у 3-х досліджуваних фізико-географічних районах, так і в межах усього Східного Полісся: 0 – немає реєстрацій, 1 – поодинокі реєстрації (1–3 реєстрації сумарно в Сновсько-Ревнинському, Корюківсько-Щорському, Холминсько-Костобобринському фіз.-геогр. районах та 1–16 на 16 фіз.-геогр. районів Сх. Полісся відповідно), 2 – надзвичайно рідко (6-12/32-64), 3 – дуже рідко (15–27/80-144), 4 – відносно рідко (30-45/160-240), 5 – спорадично (48-105/256-560), 6 – часто (108-150/576-800), 7 – дуже часто (понад 150/800). Проміжні результати округляли до 0,5 (рис. 3).

Як видно з отриманої діаграми (рис. 3), у переважній більшості видів, представленість яких аналізується, немає різниці між середніми значеннями кількостей популяцій по 16 фіз.-геогр. районах Сх. Полісся і трьох районах, до складу яких входить територія Щорсько-Семенівського геоботанічного району (Сновсько-Ревнинський, Корюківсько-Щорський, Холминсько-Костобобринський).

Варто зауважити, що унаочнені дані не можна вважати такими, що цілком точно відображають реальне становище, позаяк є значні прогалини в охопленні території флористичними дослідженнями, утім вони дають загальне уявлення про відносне поширення видів, щодо яких виконується дана розвідка. Упадають в око значна кількість реєстрацій виду з Червоної книги [28] *Lycopodium annotinum* і відсутність реєстрацій *Botrychium lunaria*, *Calla palustris*, *Epipactis atrorubens*, *Huperzia selago*, *Inula helenium*, *Iris hungarica*, *Jovibarba globifera*, *Lycopodiella inundata*, *Ophioglossum vulgatum*, *Primula veris*.

Опубліковані [2–6, 12] та неопубліковані результати власних досліджень, що були здійснені в 2012–2017 рр. у північній частині Щорсько-Семенівського геоботанічного району, також не претендуючи на вичерпність, сприяють уточненню отриманих О.В. Лукашем даних. Для уникнення помилок із повторним підрахунком популяцій на

діаграмі (рис. 3) вказані тільки дані по видах, які раніше лишалися поза увагою: *Botrychium lunaria*, *Calla palustris*, *Inula helenium*, *Iris hungarica*, *Jovibarba globifera*, *Ophioglossum vulgatum*, *Primula veris*.

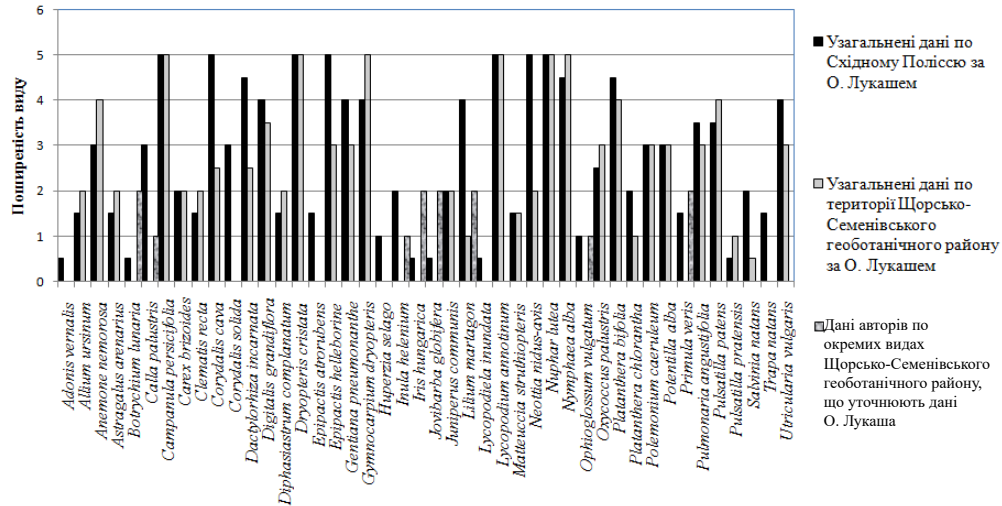


Рис. 3. Відносна поширеність популяцій рідкісних видів флори у Східному Поліссі й Щорсько-Семенівському геоботанічному районі за О. Лукашем, 2008 [13]

Якщо порівняти дані Й. Пачоського та О. Лукаша по Сх. Поліссю й узагальнені дані по Щорсько-Семенівському геоботанічному району (рис. 4), то можливо дійти певних висновків про динаміку досліджуваних видів.

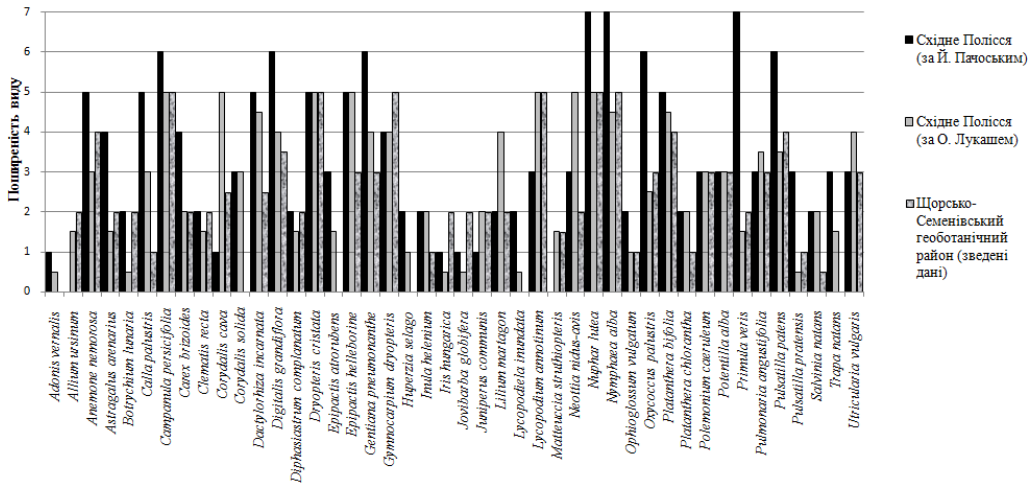


Рис. 4. Зведена діаграма відносної зміни поширеності видів

Очевидно, чим більшу різницю спостерігаємо між даними Й. Пачоського та даними О. Лукаша по Сх. Поліссю і зведеними даними по Щорсько-Семенівському геоботанічному районі, які в межах двох балів (за винятком *Corydalis cava* і *C. solida*) корелюють із даними О. Лукаша по Сх. Поліссю, тим імовірнішою є зміна в кількості популяцій виду за зазначений період. Найбільш точним вважаємо висновок про такі зміни щодо видів,

різниця в кількості популяцій у яких дорівнює 2 бали та більше за обраною шкалою. Це *Astragalus arenarius*, *Calla palustris*, *Carex brizoides*, *Digitalis grandiflora*, *Gentiana pneumonanthe*, *Nuphar lutea*, *Nimphaea alba*, *Oxycoccus palustris*, *Primula veris*, *Pulsatilla patens*, *P. pratensis*, чисельність яких упала, та *Corydalis cava*, *Lilium martagon*, *Lycopodium annotinum*, *Neottia nidus-avis*, чисельність яких зросла.

Порівнюючи дані щодо екології видів, чисельність яких упродовж описуваного періоду значно змінилася, із даними з інших джерел щодо зміни довкілля в окремому геоботанічному районі, можна зробити певні припущення про силу впливу змін у довкіллі на частоту трапляння виду. Наприклад, якщо переглянути записи щодо причин зміни чисельності досліджуваних видів, представлених у Червоній книзі України (2009), то на перше місце серед імовірних причин виступає знищення оселищ існування (здається 7 разів) – вирубування лісу, знищення степових, лугових екотопів; на другому (4) – надмірна рекреація, третє місце поділяють заготівля та природні процеси. Причини зниження чисельності рослин перезволожених місцевостей – меліоративні заходи (4) [28].

Отже, проаналізовано динаміку зміни статусу в історичній ретроспективі (кінець XIX ст. – 2017 р.) видів флори Щорсько-Семенівського геоботанічного району (Сновсько-Семенівського геоботанічного району), котрі були виявлені авторами упродовж 2013–2017 рр. на основі власних досліджень та опрацювання численних студій науковців і зазначені як соцологічно цінні види, а саме: 1) види, занесені до Червоної книги України; 2) види, що перебувають у Списку регіонально рідкісних видів судинних рослин Чернігівської області; 3) види, внесені до Списків регіонально рідкісних видів судинних рослин суміжних із Чернігівською областю територій. У загальних рисах з'ясовано не лише динаміку популяційно-видового складу флори означеного геоботанічного району (переважно негативну), а й відстежено ймовірні причини змін статусів видів рослин Червоної книги України, які представлені у флорі регіону досліджень (знищення ареалу існування, заготівля, меліоративні заходи).

Подібна міждисциплінарна постановка проблеми дає змогу в майбутньому проаналізувати отримані у статті дані та з'ясувати причини зміни статусу того чи іншого виду, вказати обмежувальні чинники для видів, ужити відповідних заходів для охорони та чисельного збільшення популяційного складу видів.

Автори висловлюють найбільшу подяку за натхнення в написанні статті – професорові кафедри екології та охорони природи Національного університету «Чернігівський колегіум» ім. Т. Г. Шевченка Олександрові Васильовичу Лукашу. Дякуємо О. І. Яковенкові за допомогу в укладанні картосхем.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Андрієнко Т. Л., Перегрим М. М. Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України: довідкове видання. К.: Альтерпрес, 2012. 148 с.
2. Бузунко П. А. Особливості зростання *Primula veris* L. у Сновсько-Семенівському геоботанічному районі *in situ* та *ex situ* // Тернопільські біологічні читання – Тернопіль Bioscience – 2017: матеріали Всеукр. наук.-практ. конф. з міжнар. участю, присвяченої 20-річчю заснування наукового фахового видання України «Наукові записки Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. біол.» / ред. кол. М.М. Барна (відп. ред.) та ін. Тернопіль, 2017. С. 27–31.
3. Бузунко П. А. Поширення і стан популяцій созофітів родини Orchidaceae у лісових екосистемах Сновсько-Семенівського геоботанічного району // Сучасні проблеми

- екології: тези XIII Всеукр. наук. on-line конф. студентів, магістрів та аспірантів з міжнародною участю 15 березня 2017 р. Житомир, 2017. С. 16.
4. Бузунко П. А., Левченко І. К. Созологічно цінні види рослин Семенівського району Чернігівської області та їх поширення на природно-заповідних територіях // Приоритеты научной ценности особо охраняемых природных территорий Полесья: материалы междунар. науч.-практ. семинара (20 февраля 2014 г., Чернигов, Украина). Чернігів, 2014. С. 118–120.
 5. Бузунко П. А. Еколого-ценотична приуроченість та вирощування *ex situ* *Jovibarba globifera* (L.) J. Parn. у Сновсько-Семенівському геоботанічному районі // Крок у науку: дослідження у сфері природничого напрямку. матеріали VI університет. конф. студентів та аспірантів хіміко-біол. ф-ту (11 квітня 2017 р., Чернігів). Чернігів, 2017. С. 23.
 6. Бузунко П. А. Еколого-ценотична приуроченість *Primula veris* L. у Сновсько-Семенівському геоботанічному районі та її розмноження *ex situ* // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. біол. 2017. № 1. С. 48–52.
 7. Гармаш Т. Природоохоронні аспекти наукової та практичної діяльності Й. К. Пачоського // Українська полоністика. Історико-філософські дослідження. 2008. Вип. 5. С. 80–89.
 8. Геоботанічне районування Української РСР. К.: Наукова думка, 1977. 304 с.
 9. Дідух Я. П. Екологічні аспекти глобальних змін клімату: причини, наслідки, дії // Вісн. НАН України. 2009. № 2. С. 34–44.
 10. Евстигнеев О. И., Федотов Ю. П., Панасенко Н. М. и др. Красная книга Брянской области. Растения. Грибы. Брянск: Читай-город, 2004. 272 с.
 11. Калиниченко И. М. О рукописи В. Н. Хитрово «Конспект флоры Орловской губернии» // Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 11. С. 1760–1763.
 12. Левченко І. К., Бузунко П. А. Созологічно цінні види флори урочища Великий Бір (Семенівський район Чернігівської області) та загроза їх знищення внаслідок вирубування лісу // Природні та антропогенно трансформовані екосистеми прикордонних територій у постчорнобильський період: матеріали міжнар. наук. конф. «Природні та техногеннозмінені екосистеми прикордонних територій у постчорнобильський період» і міжнар. наук.-практ. конф. Чернігів, 2014. С. 38–41.
 13. Лукаш О. В. Флора судинних рослин Східного Полісся: історія дослідження, конспект. К.: Фітосоціоцентр, 2008. 436 с.
 14. Лукаш А. В., Бузунко П. А., Левченко І. К. Оптимизация территориальной охраны фиторазнообразия Щорско-Семеновского геоботанического района (Восточное Полесье) в связи с новыми флористическими находками // Эколого-биологические аспекты состояния и развития Полесского региона и сопредельных территорий: наука, образование, культура: материалы VII Междунар. заоч. науч.-практ. конф. (Мозырь, 2016). Мозырь, 2016. С. 77–79.
 15. Наш край родной, Семёновщина: материалы по истории и географии Семёновского района Черниговской области. К.: Техніка, 2000. 174 с.
 16. Пачоский И. К. Флора Полесья и прилежащих местностей // Тр. С.-Петербургского общ-ва естествоиспытателей. 1900. Т. 30. Вып. 3. 103 с.
 17. Пачоский И. К. Флора Полесья и прилежащих местностей // Тр. С.-Петербургского общ-ва естествоиспытателей. 1899. Т. 27. Вып. 2. 113 с.
 18. Пачоский И. К. Флора Полесья и прилежащих местностей // Тр. С.-Петербургского общ-ва естествоиспытателей. 1899. Т. 29. Вып. 3. 115 с.

19. *Радыгина В. И., Пузина Т. И., Державина Н. М.* Всероссийская научная конференция с международным участием, посвященная 135-летию со дня рождения профессора В. Н. Хитрово «Актуальность идей В. Н. Хитрово в исследовании биоразнообразия России» и круглый стол «Продукционный процесс растений и его регуляция» в честь 110-летия со дня рождения профессора С. И. Ефремова (Орел, Орловский государственный университет, 18–20 сентября 2014 г.) // Бюлл. Брянского отделения Русского ботан. общ-ва. 2014. № 2. С. 81–83.
20. *Танфильев Г. И.* Геоботаническое описание Полесья. К., 1899. 114 с.
21. *Танфильев Г. И.* Географические работы / сост., вступ. ст. и примеч. С.Т. Белозорова. М.: Географгиз, 1953. 676 с.
22. *Трускавецька І. Я.* Становлення Й. К. Пачоського як особистості та науковця // Вісн. Нац. техн. ун-ту «ХПІ»: зб. наук. пр. Темат. вип.: Історія науки і техніки. 2011. № 1. С. 152–158.
23. Флора европейской части СССР: в 11 т. Л.: Наука, 1974–2003.
24. Флора УРСР: в 12 т. К.: Вид-во колгосп. і радгосп. літ-ри УРСР, 1935–1965.
25. *Хитрово В. Н.* Критические заметки по флоре Орловской губернии. I. Новинки орловской флоры и новые данные о распространении более редких растений // Материалы к познанию природы Орловской губ. СПб., 1904. № 2. 14 с.
26. *Хитрово В. Н.* Критические заметки по флоре Орловской губернии. IV. Важнейшие находки и наблюдения исследователей за 1907–1910 гг. // Изд. Об-ва для исслед. природы Орлов. губ. К.: 1910. Вып. 2. С. 157–185.
27. *Хитрово В. Н.* Критические заметки по флоре Орловской губернии. II. Важнейшие находки и наблюдения исследователей за последнее время (1904–1906) // Материалы к познанию природы Орловской губ. К., 1907. № 6. 39 с.
28. Червона книга України. Рослинний світ / під заг. ред. Я. П. Дідуха. К.: Глобалконсалтинг, 2009. 900 с.
29. *Ясперс К. Т.* Смысл и назначение истории / пер. с нем. М.: Политиздат, 1991. 527 с.

Стаття: надійшла до редакції 20.10.17

доопрацьована 16.10.18

прийнята до друку 08.11.18

DYNAMICS OF THE STATUS OF SOZOPHYTES IN THE TERRITORY OF THE SHCHORSKO-SEMENIVSKYY GEOBOTANIC DISTRICT: 1899–2017

P. Buzunko¹, I. Levchenko²

¹*T.G. Shevchenko National University «Chernihiv Collegium»
53, Hetman Polubotok St., Chernihiv 14013, Ukraine
e-mail: petr.buzunko@gmail.com*

²*Taras Shevchenko National University of Kyiv
60, Volodymyrska St., Kyiv 01033, Ukraine
e-mail: levchenko@knu.ua*

The chronological framework of the research is indicated with the publication of the first edition of «Flora of Polissya and adjoining territories» by Joseph Pachosky (the end of the XIX century) and modern times. The article analyzes the dynamics of the status

change in the historical retrospective (end of the nineteenth century – 2017) of those species of the flora of the Shchorsko-Semenivsky geobotanical region (the Snovsko-Semenivsky geobotanical region), which were discovered by authors during 2012–2017 on the basis of their own research and by studying the studios of scientists and referred to as the zoologically valuable species, to which belong: 1) the species included in the Red Data Book of Ukraine; 2) species included in the list of regionally rare species of vascular plants of the Chernihiv region; 3) species included in the Lists of regionally rare species of vascular plants adjacent to the Chernihiv region. Despite the significant gaps in the coverage of the territory by floristic research, such an interdisciplinary formulation of the problem nevertheless allows us to analyze the data obtained in the article and to find out the reasons for changing the status of the species, to indicate the restrictive factors for the species, to take appropriate measures to protect and increase the population size of the population species. In general, not only the dynamics of the populational and species composition of the flora of the identified geobotanic region (mostly negative) is determined, but also possible causes of changes in the status of plant species in the Red Book of Ukraine, which are represented in the research area's flora (destruction of habitat, harvesting, reclamation measures), are investigated. The proposed approach, based on methodological tools which allows in the time retrospective to follow the dynamics of species, may become a cornerstone when making the Red Book and (or) a list of regionally rare species of vascular plants. A further perspective of the study is the processing of an array of sources (both scientific studies and herbarium specimens) that relate to the investigated chronological and territorial gap, in order to clarify the data obtained.

Keywords: phytosoology, rare flora, J. K. Pachosky, Shchorsko-Semenivsky geobotanical region, Eastern Polissya

**ISOENZYME VARIATION AND GENETIC AFFINITIES AMONG
FIVE *FESTUCA* SPECIES OF SECTION *AULAXYPER* DUMORT.**

G. Angelov^{1*}, I. Bednarska²

¹*Institute of Biodiversity and Ecosystem Research Bulgarian Academy of Sciences
23, Acad. G. Bonchev St., 1113 Sofia, Bulgaria*

**e-mail: jorkata_1953@mail.bg*

²*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine*

e-mail: ibednarska@ukr.net

Despite a considerable number of taxonomical and biosystematic studies of genus *Festuca* L. in Europe, there are few papers discussing phylogeny and systematic of genus *Festuca* as well the evolution of its different groups. The most important among them are the studies of N. Tzvelev, who proposed three sections within type subgenus *Festuca*: *Variatae* Hack., *Aulaxyper* Dumort. and *Festuca*. There are many studies on species belonging to section *Festuca*, including chemosystematic ones, but the species of section *Aulaxyper* are rather neglected. For this reason we choose *F. rubra* L., *F. nigrescens* Lam., *F. picturata* Pils., *F. amethystina* L. and *F. heterophylla* Lam., which belong to section *Aulaxyper*. The aim of the study was to examine the isoenzyme variation and to evaluate the genetic affinities among the above-listed species of genus *Festuca*.

Ten natural Bulgarian populations were examined. The isoforms of enzymes glutamate-oxaloacetate transaminase, malate dehydrogenase, glutamate dehydrogenase, isocitrate dehydrogenase and 6-phosphogluconate dehydrogenase were resolved by polyacrylamide gel electrophoresis. Based on mean allelic frequencies/locus/taxon, genetic identities (I) values for all pair-wise comparisons among the studied species were calculated.

The group of *F. rubra* s.l. is more primitive compared to *F. ovina* s.l. and has sheaths closed nearly to the mouth while the sheaths of species of section *Festuca* are closed to the base. *Festuca amethystina* occupies an intermediate position as its sheaths are closed for 1/3-1/2 of their length. This character indicates for its specific position within section *Aulaxyper* and isolates it from the rest taxa of the group. Our results confirmed its peculiar position within section *Aulaxyper*. *Festuca heterophylla* at the same time includes both primitive traits which are specific for the ancient species of genus *Festuca*, and the number of highly-specialized characters. The obtained molecular data confirm a peculiar position of *F. heterophylla* within genus *Festuca*. On the contrary, the closely related to *F. rubra* polyploids, namely *F. nigrescens* and *F. picturata* should be considered as more recent “new” species. *Festuca amethystina* showed the greatest divergence and should be considered also as an ancient species.

Keywords: Festuca, isoenzymes, variation, systematic relationships

Introduction

Festuca (fescue) is a genus of flowering plants belonging to the grass family, Poaceae (subfamily Pooideae). Because of its complicated taxonomy, it is not clear how many true species belong to the genus, but estimates range from over 400 to over 500. Since Hackel's *Monographia Festucarum Europaeorum* [16] and the studies of many festucologists from the first several decades of 20-th century, Markgraf-Dannenberg [20] proposed a contemporary treatment of this genus in *Flora Europaea*. Since *Flora Europaea*, series of taxonomical and biosystematic studies on critical groups of *Festuca* were carried out [9–11, 26–28].

© Angelov G., Bednarska I., 2018

However there are few papers discussing phylogeny and systematic of genus *Festuca* as well as the evolution of its different groups. Most important among them are the studies of N. Tzvelev [29, 30]. His main approach is comparative analysis of morphological and anatomical traits (primitive/advanced) of different taxa within *Festuca*. Recently N. Tsvelev [31] proposed three sections: *Variae* Hack., *Aulaxyper* Dumort. and *Festuca* within type subgenus *Festuca*. There are many studies on species belonging to section *Festuca*, including chemosystematic ones [1–3, 15] but the species of section *Aulaxyper* are rather neglected. For this reason we choose species belonging to section *Aulaxyper* (type *F. rubra*) which is among the most primitive sections of thin-leaves fescues. These species are characterized with extravaginal shoots, often flat leaves, specific anatomy of vegetative leaves (multifaceted leaf cross-sections, more than 3 sclerenchyma strands, deep grooves between ribs on adaxial surface), in certain species ovary hairy at apex, sheaths closed to the mouth. For comparison, the evolutionary more advanced section *Festuca* is characterized with hairless ovary, lack of extravaginal shoots, very thin leaves (sclerenchyma as subepidermal layer or 3 strands), with less prominent ribs on adaxial surface, as well sheaths closed to no more than 1/3.

The present study includes *F. rubra* L., *F. nigrescens* Lam. (syn. *F. rubra* subsp. *fallax* (Thuill.) Nym.), *F. picturata* Pils. (syn. *F. violacea* subsp. *picta* (Kit.) Hegi), *F. amethystina* L. and *F. heterophylla* Lam. They belong to the section *Aulaxyper* Dumort. of the type subgenus *Festuca*. The comparative characteristics of the species [32, 33] are given in Table 1.

Table 1

Comparative characteristics of the species [32, 33]

Species	Life form	Non-flowering shoots	Flowering shoots
<i>F. rubra</i>	Laxly caespitose, with rhizomes, extravaginal shoots	(0,5-)0,6–1,2 mm, flat; sheaths closed nearly to the mouth	30–80 cm; under a panicle glabrous; ovary glabrous, rarely with solitary hairs 2n=14, 28, 42, 56
<i>F. nigrescens</i>	Densely caespitose, most of shoots intravaginal	0,4–0,7 mm, flat; sheaths closed to the mouth	30–80 cm, under a panicle glabrous; ovary glabrous 2n=42
<i>F. picturata</i>	Densely caespitose, all or most of shoots extravaginal	(0,4-)0,5–0,75 mm, flat; sheaths closed nearly to the mouth	(20-)30–40(-50) cm, under a panicle densely shortly hairy; ovary usually sparsely hairy at apex 2n=14
<i>F. amethystina</i>	Densely caespitose, extravaginal shoots from few (subsp. <i>amethystina</i>) to numerous (subsp. <i>orientalis</i>)	0,4–0,6 mm, glabrous or nearly glabrous, pruinose; sheaths purple-violet, closed for 1/3-1/2 of their length	30–60 cm; under a panicle glabrous to slightly scabrid; ovary glabrous or subglabrous 2n=28
<i>F. heterophylla</i>	Densely caespitose, most of shoots intravaginal	(0,3-)0,4–0,6 mm, scabrid; sheaths closed, glabrous or slightly scabrid	(50-)60–120 cm, cauline leaves 2-3 mm wide; ovary densely hairy at apex 2n=28, 42

Within the group *F. rubra* is the most polymorphic and widely spread. This is a laxly caespitose species, usually with more or less long rhizomes, distributed almost throughout Europe. The rest of species have combined type of reproduction with different combinations of intra/extravaginal shoots. A common feature of these species is also their origin and distribution is related to mountain systems of Europe. For example, *F. nigrescens* is a densely caespitose species, which firstly was occurring in high mountain meadows. At present it is used as a component in seed mixtures for artificial meadows. It widened its distribution but made difficult the distinction between *F. nigrescens* and *F. rubra*. Its distribution range encompasses S., W. & C.

Europe, reaching to S. Sweden. *Festuca picturata* is rather densely caespitose plant. It is usually calcicole, occurring in E. Alps; Carpathians and the mountains of Bulgaria. *Festuca amethystina* and *F. heterophylla* are a densely caespitose species. The first one occupies dry places in Alps, C. Europe and Balkan peninsula, while the second species prefers habitats mainly in woods and it is distributed from S. England and Poland southwards to N.W. Spain and Greece.

Isoenzymes are valuable genetic markers. Their most significant advantage is the simple genetic basis of their polymorphism. Being proteins, they can directly reflect alterations in the genome. Electrophoretic methods for isoenzyme analysis testified their value to resolving systematic and evolutionary problems on species and subspecies level [6, 14]. In the last two decades several isoenzyme studies of subarctic/arctic [1–3, 15] and temperate zone fescues [19] were conducted in attempt to investigate species delimitation based on isoenzyme markers.

The aim of the study was to examine the isoenzyme variation and to evaluate the genetic affinities among the above-listed species of genus *Festuca*.

Materials and Methods

Living plants (25–30 individuals/population) belonging to 10 natural Bulgarian populations were examined (Table 2). Vouchers are deposited at the Herbarium of Institute of Biodiversity and Ecosystem Research in Sofia (SOM).

Table 2

Species and populations' localities	
Species	Populations' localities
<i>F. rubra</i>	Rila Mt., in the vicinity of Vada chalet Stara Planina Mt., around Chumerna charcoal mine
<i>F. nigrescens</i>	Rila Mt., Parangalitsa reserve Rhodopes Mt., Kupena reserve
<i>F. picturata</i>	Vitosha Mt., around Aleko chalet, Platoto Rila Mt., in the vicinity of Dodov vrah peak
<i>F. heterophylla</i>	Vitosha region, around Iskar dam Rila Mt., in the vicinity of Treshtenik chalet
<i>F. amethystina</i>	Rila Mt., around Gorna Cadiitsa peak Rila Mt., along Bistritsa river, 2–3 km westwards Ivan Vazov chalet

The isoforms of enzymes glutamate-oxaloacetate transaminase (GOT, EC 2.6.1.1), malate dehydrogenase (MDH, EC 1.1.1.37), glutamate dehydrogenase (GDH, EC 1.4.1.2), isocitrate dehydrogenase (IDH, EC 1.1.1.6) and 6-phosphogluconate dehydrogenase (6PGDH, EC 1.1.1.44) were resolved by polyacrylamide gel electrophoresis. Leaf samples (0.1g) were ground in 0.3 ml extraction buffer (0.01M Tris, 0.08 M glycine, 0.005M cysteine and 20 % sucrose) at pH 8.3. Ion-exchange resin Dowex 1 x 8 (0.4g / 1g fresh tissue) was added to the extraction buffer to eliminate polyphenols. Homogenates were centrifuged at 10 000 rpm for 10 min. The supernatant was used as a source of enzymes. The enzymes were resolved on 7.5 % separating gel (3 % stacking gel) polyacrylamide slabs using the electrophoretic system of B. Davis [7]. The length of the separating gel was 7 cm and stacking gels were 2 cm long. Electrophoresis was conducted at 200V until the indicator dye bromophenol blue reached the gel end. Staining of gels followed procedures described by C. Shaw & R. Prasad [25] for MDH and GDH, J. Przybylska *et al.* [23] for GOT, N. Henderson [17] for 6PGDH and F. Yeh & D. O'Malley [35] for IDH.

Zones of enzyme activity that varied independently of other such zones were considered to be coded by single gene loci. According to D. Crawford [6], different genes (loci) coding the same enzymes (isoenzymes) were designated according to the relative mobility of the enzymes they specify. That is, the gene coding the most anodal isoforms was designated by (1), the next most anodal one, (2), etc. In each locus the allele coding the fastest isoform was designated by

(a), the next fastest by (b), and so on. Based on mean allelic frequencies/locus/taxon, genetic identities (I) were calculated [21].

Genetic affinities among the studied *Festuca* species were presented graphically as a dendrogram produced from Nei's identities matrix using STATISTICA 7.0. An index of group affinity (GA) was calculated for each taxon as a sum of its I values.

Results and Discussion

Genetic interpretation of enzyme banding patterns was based on two lines of evidence – the known subunit structure of enzymes and their segregation patterns within species. Three gene loci and dimeric subunit structure are supposed for GOT in *Secale* [8, 22] and *Triticum* [18, 24]. The enzymes MDH and 6-PGDH are dimers coded by three genes in maize and *Secale* [8, 22]. Two gene loci and dimeric subunit structure was proposed for IDH in barley [5].

The patterns of variation observed in the studied species of genus *Festuca* conform to the above-mentioned genetic models. The studied populations of each taxon were electrophoretically similar. Hence, the data for a taxon were pooled and mean frequencies were calculated. Mean allelic frequencies in the studied species are presented in Table 3. Totally, four enzymes, putatively coded by eleven gene loci, namely, 6-PGDH 1, 2, 3, GOT 1, 2, 3, MDH 1, 2, 3 and IDH 1, 2 were scored. Most of alleles were shared by all studied species – an indication for their close relationships. Excepting *F. heterophylla*, the studied species were monomorphically fixed for allele c of gene locus 6-PGDH 2. The species *F. rubra*, *F. nigrescens*, *F. picturata* were invariant for allele c of gene locus 6-PGDH 3, while *F. amethystina* and *F. heterophylla* were fixed for alleles a and b, respectively. Similarly, *F. rubra*, *F. nigrescens*, *F. picturata* were monomorphic for allele a of locus GOT 1. Excepting *F. heterophylla*, the examined species were monomorphically fixed for allele a of gene locus MDH 1. All studied species but *F. heterophylla* were invariant for allele a of MDH 3. Excluding *F. amethystina*, all species were fixed for allele b of locus IDH 1. The former was invariant for allele a. The same pattern was observed in respect to locus IDH 2.

Table 3

Mean allele frequencies in the studied species of genus *Festuca*

Locus	Allele	<i>F. rubra</i>	<i>F. nigrescens</i>	<i>F. picturata</i>	<i>F. amethystina</i>	<i>F. heterophylla</i>
6PGDH 1	a	0.42	0.25	0.50	1.00	1.00
	b	0.58	0.75	0.50	0.00	0.00
6PGDH 2	a	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	b	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
	c	1.00	1.00	1.00	1.00	0.00
6PGDH 3	a	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00
	b	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
	c	1.00	1.00	1.00	0.00	0.00
GOT 1	a	1.00	1.00	1.00	0.20	0.84
	b	0.00	0.00	0.00	0.80	0.16
GOT 2	a	0.65	0.46	0.68	0.20	0.16
	b	0.35	0.54	0.32	0.80	0.84
GOT 3	a	1.00	1.00	0.47	0.00	0.00
	b	0.00	0.00	0.53	0.42	1.00
	c	0.00	0.00	0.00	0.58	0.00
MDH 1	a	1.00	0.97	1.00	1.00	1.00
	b	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00
MDH 2	a	0.63	0.33	0.73	0.43	0.59
	b	0.37	0.67	0.27	0.57	0.41
MDH 3	a	1.00	1.00	1.00	1.00	0.50
	b	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50
IDH 1	a	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00
	b	1.00	1.00	1.00	0.00	1.00
IDH 2	a	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00
	b	1.00	1.00	1.00	0.00	1.00

Genetic identities values for all pair-wise comparisons among the studied species are given in Table 4. The values of coefficient I varied from 0.98 (*F. rubra* vs. *F. nigrescens*) to 0.40 when *F. heterophylla* was contrasted to *F. amethystina*. The species *F. rubra*, *F. nigrescens*, *F. picturata* were genetically tightly related, while but *F. heterophylla* demonstrated isolation within the group. *Festuca amethystina* was the most distant taxon (Fig 1). Index of group affinity contributed further to revealing the relationships within the examined group of genus *Festuca*. Lower values of index GA mean greater distance for a given taxon, and vice versa, higher values indicate a closer affinity within the group. The values of index GA for *F. rubra* and *F. picturata* (3.10) as well for *F. picturata* (3.01) are an indication for their close affinity within the studied group. *F. heterophylla* (GA=2.30) was relatively distant while *F. amethystina* (GA=1.93) proved to be the most isolated within the group. In short, the examined species could be arranged by their decreasing affinity and increasing genetic divergence as follows: *F. rubra*, *F. nigrescens*, *F. picturata*, *F. heterophylla*, *F. amethystina*.

Table 4

Genetic identities (I) for all pair-wise comparisons among the studied species of genus *Festuca*

Species	Genetic identity (I)				
	1	2	3	4	5
1 <i>F. rubra</i>	1.00	0.98	0.97	0.53	0.62
2 <i>F. nigrescens</i>	0.98	1.00	0.94	0.49	0.6
3 <i>F. picturata</i>	0.97	0.94	1.00	0.51	0.68
4 <i>F. amethystina</i>	0.53	0.49	0.51	1.00	0.4
5 <i>F. heterophylla</i>	0.62	0.60	0.68	0.40	1.00

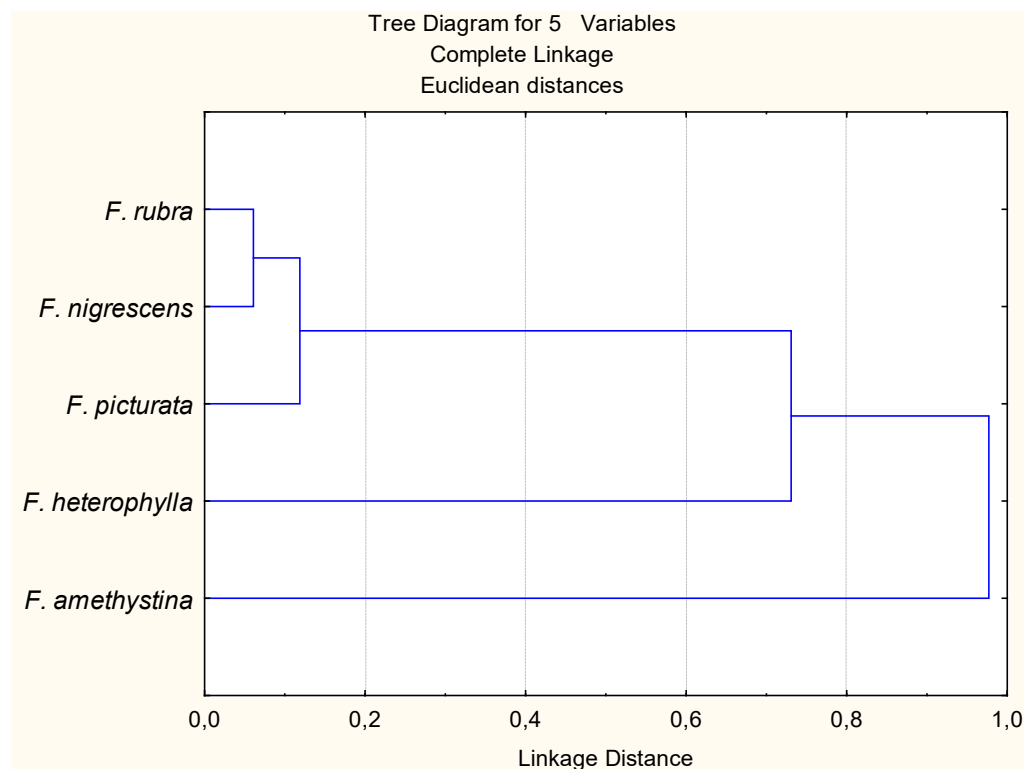


Fig. 1. The dendrogram of Cluster analysis for studied species of genus *Festuca* based on I coefficient (Genetic identities, Tabl. 4)

The results of the study afforded an opportunity to shed light on the hypothetical evolution of section *Festuca*. Before discussing the topic, some considerations should be taken into account. First, analyzing progenitor-derivative species' pair as an example of rapid speciation, L. Gottlieb [12, 13] found that they possess an identical or very similar isoenzyme structure. A contrasting pattern of divergence was found in plants where speciation is thought to have taken place by a gradual geographic mode. For example, S. Warwick and L. Gottlieb [34] showed that isoenzyme divergence paralleled the degree of divergence in morphology and ecology. These findings mean: the more two taxa diverge in their evolutionary history, the more differences accumulate on a molecular level, resulting in a gradually decreasing homology between their isoenzyme structure [6]. Generally speaking, genetic divergence reflects evolutionary distance between the taxa. Second, similarity of isoenzyme structure implies a common origin and progenitors. When considering a group of related taxa, it is reasonable to assume that each taxon's genome is shared partly by the rest ones. Such groups possess a common ancestral gene pool from which the separate lines (taxa) have originated. One should expect that the genome of more ancient "old" taxa will demonstrate a greater divergence from the common gene pool compared to the more recent "new" taxa within the group.

Bearing in mind the above discussed topic, an attempt will be made to analyze the evolutionary history of the studied group. Using morphological, cytological, ecological and paleobotanical methods, N. Tsvelev [30] proposed a hypothesis about evolution of genus *Festuca*. Type subgenus *Festuca* is supposed to have polytopic and paraphyletic origin connected with the Alps' stage of orogenesis. Its prototypes were growing in open high mountains habitats. The main trends of evolution were xeromorphogenesis and cryomorphogenesis. The high mountains' species *F. picturata* is closely related to *F. rubra*. It is considered as an ecologic and geographic race of Alps' *F. violacea* and it is treated as its subspecies in some floras. The Carpathian and Balkan's species *F. amethystina* is also connected with Alps' orogenesis and it is considered as a transition to more xeromorphic species of *Festuca*.

It should be mentioned that the degree of integration of vegetative shoots' sheaths (Tabl. 1) has not only diagnostic value but is an indication for the relationships among narrow-leaved fescues. The group of *F. rubra* s.l. is more primitive compared to *F. ovina* s.l. and has sheaths closed nearly to the mouth while the sheaths of species of section *Festuca* are closed to the base [4]. *Festuca amethystina* occupies intermediate position as its sheaths are closed for 1/3–1/2 of their length. This character indicates for its specific position within section *Aulaxyper* and isolates it from the rest taxa of the group. Our results confirmed its peculiar position within section *Aulaxyper*.

Festuca heterophylla has unique morphological trait (ovary hairy at apex) which is specific for the ancient species of genus *Festuca*. This character differentiates it from the rest taxa of the group. But *F. heterophylla* has a number of highly-specialized characters: transition to intravaginal reproduction, reduction of veins number of vegetative shoots, reduction of ribs' number on leaves, width reduction of vegetative leaves to 0.3–0.5 mm in diameter. Such combination of traits is quite unique and confirms the peculiar position of *F. heterophylla* within genus *Festuca*.

In general, molecular data conform to the above stated hypothesis. In the light of the results, one can suppose that *F. heterophylla* is an ancient species because its genome diverged substantially from the common gene pool. On the contrary, the closely related to *F. rubra* polyploids, namely *F. nigrescens* and *F. picturata* should be considered as more recent "new" species. *Festuca amethystina* showed the greatest divergence and should be considered also as an ancient species.

Finally, the molecular data corresponded to the main points of the proposed hypothesis. The more ancient species *F. heterophylla* and *F. amethystina* demonstrated the greatest divergence on molecular level. Their divergence reflected the evolutionary time which had elapsed since the formation of the more advanced polyploids.

REFERENCES

1. Aiken S., Consaul L., Davis J., Manos P. Systematic inferences from variation in isoenzyme profiles of arctic and alpine cespitose *Festuca* (Poaceae) // Amer. J. Bot. 1993. Vol. 80. P. 76–82.
2. Aiken S., Spidle A., May B. Allozyme and morphological observations on *Festuca hyperborea* compared with *F. baffinensis* and *F. brachyphylla* (Poaceae) from Canadian Arctic // Nord. J. Bot. 1994. Vol. 14. P. 137–143.
3. Aiken S., Lefkoviitch L. *Festuca edlundinae* (Poaceae), a high Arctic, new species compared enzymatically and morphologically with similar *Festuca* species // Syst. Bot. 1995. Vol. 20. P. 374–392.
4. Alexeev E. B. The significance of the degree of integration of leaf vagina of vegetative shoots for taxonomy *Festuca ovina* L. s.l. group // Vestnik Moskovskogo Universiteta. 1972. N 5. P. 48–51. (In Russian).
5. Brown A., Munday J. Population genetic structure and optimal sampling of land races of barley from Iran // Genetica. 1982. Vol. 58. P. 85–96.
6. Crawford D. Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies. In: Isoenzymes in plants genetics and breeding (A) Amsterdam: Elsevier, 1983. P. 257–287.
7. Davis B. Disc electrophoresis. I. Method and application to human serum proteins // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1964. Vol. 121. P. 404–427.
8. Figueiras D., Gonsales-Jaen M., Salinas J., Benito S. Association of isozymes with a reciprocal translocation in cultivated rye (*Secale cereale*) // Genetics. 1984. Vol. 109. P. 177–193.
9. Foggi B., Rossi G. A survey of the genus *Festuca* L. (Poaceae) in Italy. I. The species of the summit flora in the Tuscan-Emilian Apennines and Apuan Alps // Willdenowia. 1996. Vol. 26. P. 1–33.
10. Foggi B., Rossi G., Signorini M. A. The *Festuca violacea* aggregate in the Alps and Apennines (Central Southern Europe) // Can. J. Bot. 1999. Vol. 77. P. 989–1013.
11. Fuente de la V., Ferrero L.M., Ortúñez E. Chromosome counts in the genus *Festuca* section *Festuca* (Poaceae) in the Iberian Peninsula // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 137. P. 385–398.
12. Gottlieb L. Genetic differentiation, sympatric speciation and origin of diploid species of *Staehlanomeria* // Amer. J. Bot. 1973a. Vol. 60. P. 545–555.
13. Gottlieb L. Genetic confirmation of the origin of *Clarkia lingulata* // Evolution. 1973b. Vol. 88. P. 244–250.
14. Gottlieb L. Conservation and duplication of isoenzymes in plants // Sci. 1982. Vol. 216. P. 373–380.
15. Guldahl A., Borgen L., Nordal I. Variation in the *Festuca brachyphylla* (Poaceae) complex in Svalbard, elucidated by chromosome numbers and isozymes // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 137. P. 107–126.
16. Hackel E. Monographia festucarum europearum. T. Fischer, Berlin. 1882.
17. Henderson N. Isozymes of isocitric dehydrogenase: subunit structure and intracellular location // J. Exp. Zool. 1965. Vol. 158. P. 263–272.
18. Jaaska V. Aspartatate aminotransferase isoenzymes in the polyploid wheats and their diploid relatives // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1976. Vol. 170. P. 159–171.

19. Livesey V., Norrington-Davies J. Isoenzyme polymorphism in *Festuca rubra* L. // Euphytica. 1991. Vol. 55. P. 52–79.
20. Markgraf-Dannenbergh I. Genus *Festuca*. In: eds. Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. Flora europaea. 1980. Vol. 5. London: Cambridge University Press. P. 125–153.
21. Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Natur. 1972. Vol. 106. P. 283–292.
22. Perez de la Vega M., Allard D. Mating system and genetic polymorphism in populations of *Secale cereale* and *S. vavilovii* // Can. J. Genet. Cytol. 1984. Vol. 26. P. 308–317.
23. Przybylska J., Blixt S., Parzys H., Zimniak-Przybylska Z. Isoenzyme variation in the genus *Pisum*. I. Electrophoretic patterns of several enzyme systems // Genet. Pol. 1982. Vol. 23. P. 103–121.
24. Salinas J., Perez de la Vega M., Benito S. Identification of hexaploid wheat cultivars based on isoenzyme patterns // J. Sci. Food Agr. 1982. Vol. 33. P. 221–226.
25. Shaw C., Prasad R. Starch gel electrophoresis of enzymes – a compilation of recipes // Biochem. J. 1970. Vol. 4. P. 297–310.
26. Šmarda P. DNA ploidy level variability of some fescues (*Festuca* subg. *Festuca*, Poaceae) from central and southern Europe measured in fresh plants and herbarium specimens // Biologia. 2008. Vol. 63. P. 349–367.
27. Šmarda P., Bureš P., Horová L. et al. Genome size and GC content evolution of *Festuca*: ancestral expansion and subsequent reduction // Annals of Botany. 2008. Vol. 101. P. 421–433.
28. Šmarda P., Kocí K. Chromosome number variability in Central European members of the *Festuca ovina* and *F. pallens* groups (sect. *Festuca*) // Folia Geobotanica. 2003. Vol. 38. P. 65–95.
29. Tzvelev N. On the taxonomy and phylogeny of genus *Festuca* L. of U.S.S.R. flora. I. The system of the genus and the main trends of evolution // Botanicheskii Zhurnal. 1971. Vol. 56. P. 1252–1262 (In Russian).
30. Tzvelev N. On the taxonomy and phylogeny of genus *Festuca* L. of U.S.S.R. flora. II. Evolution of subgenus *Festuca* // Botanicheskii Zhurnal. 1972. Vol. 57. P. 161–181 (In Russian).
31. Tzvelev N. Zlaki SSSR [Grasses of the U.S.S.R.]. Leningrad: Nauka, 1976. 788 p. (In Russian).
32. Tzvelev N. About some species of fescues (*Festuca* L., Poaceae) Russia. In: Botany (research): Collection of the scientific works. 2010. Vol. 39. P. 114–130. Institute of Experimental Botany of the NAS of Belarus, Minsk (In Russian).
33. Tveretinova V. V. Genus *Festuca* L. In: Prokudin Yu.N. et al. [eds.] Grasses of Ukraine. Kyiv: Naukova Dumka, 1977. P. 265–320. (In Russian).
34. Warwick S., Gottlieb L. Genetic divergence and geographic speciation in *Laja* (Compositae) // Evol. 1985. Vol. 39. P. 1236–1241.
35. Yeh F., O'Malley D. Enzyme variations in natural populations of Douglas fir, (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, from British Columbia. 1. Genetic variation in coastal populations // Sylvae Genet. 1980. Vol. 29. P. 83–92.

Стаття: надійшла до редакції 25.09.18

доопрацьована 15.11.18

прийнята до друку 16.11.18

**МІНЛИВІСТЬ ІЗОЕНЗИМІВ ТА ГЕНЕТИЧНА СПОРІДНЕНІСТЬ
П'ЯТЬОХ ВИДІВ *FESTUCA* СЕРІЇ *AULAXYPER DUMORT.*****Г. Ангелов¹, І. Беднарська²**¹*Інститут Біорізноманіття та Вивчення Екосистем**Болгарської академії наук**вул. акад. Г. Бончева, 23, Софія 1113, Болгарія***e-mail: jorkata_1953@mail.bg*²*Інститут екології Карпат НАН України**вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна**e-mail: ibednarska@ukr.net*

Незважаючи на значну кількість таксономічних і біосистематичних досліджень роду *Festuca* L. в Європі, є вкрай мало статей, у яких би обговорювали філогенію та систематику роду *Festuca*, а також еволюцію її різних груп. Найбільш важливими серед них є дослідження Цвельова, який запропонував поділ на три секції у межах типового підроду *Festuca*: *Variae* Hack., *Aulaxyper* Dumort. і *Festuca*. Є багато досліджень щодо видів, які належать до секції *Festuca*, включаючи хемосистематичні, тоді як видами секції *Aulaxyper* практично нехтують. З цієї причини ми обрали *F. rubra* L., *F. nigrescens* Lam., *F. picturata* Pils., *F. amethystina* L. і *F. heterophylla* Lam., які належать до останньої. Метою дослідження було вивчення мінливості ізоензимів і відповідна оцінка генетичної спорідненості серед вищезгаданих видів роду *Festuca*.

Було розглянуто десять природних популяцій із Болгарії. Ізоформи ферментів плутамато-оксалоацетатної трансамінази, малатдегідрогенази, глутаматдегідрогенази, ізоцитратдегідрогенази та 6-фосфоглуконатдегідрогенази були досліджені методом електрофорезу в поліакриламідному гелі. Виходячи зі середніх алельних частот / локусів на таксон, були розраховані значення генетичної ідентичності (I) для парних порівнянь усіх досліджуваних видів.

Група *F. rubra* s.l. є примітивнішою порівняно з *F. ovina* s.l. – їхні піхви замкнені практично по всій довжині, тоді як краї піхов видів секції *Festuca* зрослі тільки при основі. *Festuca amethystina* посідає проміжне місце, оскільки її піхви замкнені на 1/3–1/2 довжини. Ця ознака вказує на особливий статус виду в секції *Aulaxyper* і виділяє його з-поміж інших таксонів групи. Результати наших біохімічних досліджень повністю підтвердили особливе місце виду в секції *Aulaxyper*. *Festuca heterophylla* має водночас як примітивні риси, специфічні для давніх видів роду *Festuca*, так і численні ознаки високої спеціалізації. Отримані молекулярні дані підтверджують своєрідну позицію *F. heterophylla* у роді *Festuca*. На противагу їй, тісно пов'язані з політроїдною *F. rubra* такі види як *F. nigrescens* і *F. picturata* слід розглядати як більш пізні «молоді» види. *Festuca amethystina*, що показала найбільшу розбіжність з іншими, має розглядатись як один із давніх видів.

Ключові слова: *Festuca*, ізоферменти, мінливість, систематичні відносини

БИОМОРФОЛОГІЧНА ТА БІОЛОГІЧНА СТРУКТУРИ ФЛОРИ НАЦІОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКУ «ПИРЯТИНСЬКИЙ»

О. Коваленко

*Національний науково-природничий музей НАН України
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ 10601, Україна
e-mail: corydalis@ukr.net*

Проаналізовано біоморфологічну структуру флори Національного природного парку «Пирятинський». Встановлено, що вона типова для регіональних флор помірних широт Голарктики й відображає домінування безрозеткових і напіврозеткових, безкореневищних і короткореневищних трав'янистих полікарпиків із літньозеленим типом вегетації. Адвентивний компонент зміщує розподіл біоморф у бік більш термофільних флор. З'ясовано, що на розподіл видів за типом запліднення впливає ценотичне й оселишне різноманіття національного парку. У флорі національного парку переважають ентомогами, також значна участь анемогамів, а автомогами та гідрогами представлені меншою кількістю видів. Найчастіше додатковою стратегією запліднення слугує автогамія, яка є вимушеним способом утворення діаспор в умовах, що не сприяють перехресному запиленню. Досліджено стратегії дисемінації видів флори НПП. Встановлено, що специфікою компоненти аборигенних рослин є вагома роль балістохорів і гідрохорів, тоді як з-поміж алохтонних елементів виокремлюється численна група антропохорів. Успішна дисемінація часто супроводжується поєднанням механізмів розповсюдження діаспор. Як результат пристосування до строкатих еколого-ценотичних умов НПП й антропогенного пресингу у представників флори виокремилась 70 стратегія дисемінації. Найчастіше трапляється поєднання пристосувань до анемохорії, барохорії та епізоохорії. Розподіл видів за кольором оцвіттини є типовим для голарктичних флор. На відміну від давньосередземноморських, субтропічних і тропічних флор, спостерігається знижена частка рослин із червоним та пурпуровим забарвленням на фоні суттєвого збільшення ролі фіолетово- й рожевоквіткових видів. Проаналізовано особливості флорифікації спонтанної флори НПП «Пирятинський». Невідповідність кліматичних умов до оптимуму видів-вселенців зумовлює зміщення піку фенограми флорифікації у адвентивної фракції на липень–вересень.

Ключові слова: біоморфологічна структура, національний природний парк «Пирятинський», життєва форма, аналіз флори

Біоморфологічний аналіз є інформативним методом класифікації різнорівневих флористичних і ценотичних систем, що знайшов своє застосування у порівняльній флористиці, фітосоціології та популяційній біології. Біоморфологічна структура флори є наочним відображенням давніх і сучасних процесів флорогенезу, а її аналіз дає змогу виявити шляхи морфологічних пристосувань рослин до еколого-ценотичних умов конкретних місцезростань, визначити на основі лабільності життєвих форм широту їхньої екологічної пластичності й виступає надійним критерієм адаптації флори до антропогенного впливу.

Особливої актуальності набувають дослідження біоморфологічної структури різнорівневих фітосистем природно-заповідних територій найвищого рангу, однією з яких є Національний природний парк (далі НПП) «Пирятинський», що був створений у 2009 р. на площі 12 028,42 га.

У системі біогеографічного районування України [10] територія НПП належить до Низиннодніпровського й Удайсько-Хорольського районів Лівобережнопридніпровсько-Середньоросійської підпровінції Східноєвропейської провінції Лісостепової підзони Неморальної зони Атлантично-Європейського сектору Помірного поясу та характеризується переважанням степових і східноєвропейських видів флори та фауни, домінуючою роллю широколистянолісового й засоленолучного типів рослинності.

Територія НПП «Пирятинський» має велике видове, ценотичне і флористичне багатство [6].

Матеріали та методи

Дослідження рослинного покриву НПП «Пирятинський» проводили упродовж 2008–2017 рр. із використанням маршрутно-польових флористичних, геоботанічних, варіаційно-статистичних і популяційно-біологічних методів. Конспект флори національного парку налічує 1174 види вищих судинних рослин із 509 родів, 122 родин, 55 порядків, 16 підкласів і 9 класів, що належать до 6 відділів рослинного царства [6].

Біоморфологічний блок аналізу флори включає 10 параметрів, які диференціюють види згідно з основною життєвою формою у розумінні І.Г. Серебрякова [9], а також за елементами лінійної системи біоморф В.М. Голубева [3]: типом надземних пагонів, типом кореневої системи, типом підземних пагонів і характером вегетації. Ці відомості доповнюються біологічними характеристиками способу запилення [12], дисемінації [8], забарвлення квітки [1, 7, 11], ступеня опушення пагонів рослин [1] і фенології цвітіння.

Результати і їхнє обговорення

Відповідно до розподілу основних життєвих форм у спонтанній флорі НПП «Пирятинський» переважають трав'янисті полікарпіки (718; 61,1 %). Їхня чисельність майже втричі вища, ніж монокарпиків (250; 21,1 %). В аборигенній фракції флори перевага трав'янистих багаторічників над однорічниками ще більш показова (673; 69,6 % та 143; 14,8 % відповідно), тоді як для адвентивної компоненти характерне обернене співвідношення цих життєвих форм – монокарпіки (107; 51,4 %) більш ніж удвічі численніші за полікарпиків (45; 21,63 %).

Екологічні умови місцезростань значною мірою зумовлюють тип надземних пагонів. Як і в більшості мезотермофільних флор Голарктичного флористичного царства, у флорі НПП «Пирятинський» спостерігається рівноважне співвідношення рослин із безрозетковими (562; 47,8 %) та напіврозетковими (526; 44,8 %) надземними пагонами. Подібний розподіл характерний також для деяких інших конкретних флор Лівобережного Придніпров'я [2, 5]. Рослини з розетковими пагонами представлені 87 видами (7,4 %).

Аборигенна фракція флори має подібний розподіл життєвих форм. Спостерігається незначне переважання напіврозеткових рослин (450; 46,5 %), тоді як безрозеткові незначно кількісно поступаються їм (434; 44,9 %).

Адаптація рослин до зовнішніх факторів часто виражається в опушенні поверхні, що відіграє важливу роль у газообміні, транспірації, захисті, формуванні буферного шару повітря, рецепції патогенів і в підтриманні складних взаємозв'язків усередині угруповань [1]. Відповідно до типу опушення, рослини НПП «Пирятинський» переважно неопушені (552; 47,0 %), набагато менше опушених видів – 269 (22,9 %) і злегка опушених – 245 (20,8 %). Найменше густоопушених видів (100; 8,5 %). Подібний розподіл спостерігається в аборигенній фракції флори, в адвентивній фракції флори трохи підвищений рівень злегка опушених (47; 22,6 %) і опушених (56; 26,9 %) видів, тоді як густоопушених видів лише 6 (2,9 %).

Адвентивна фракція флори вирізняється значним переважанням безрозеткових видів (128; 61,5 %) на фоні зниженої участі напіврозеткових (76; 36,5 %) і майже повної відсутності розеткових життєвих форм (4; 1,9 %).

За типом кореневої системи у спонтанній флорі національного парку переважають стрижнекореневі (614; 52,3 %) біоморфи над мичкуватокореневими (548; 46,6 %). Це свідчить не лише про хорошу представленість на території національного парку сухих, добре закріплених субстратів, скільки є результатом синантропізації флори, адже в аборигенній фракції панують види з мичкуватою кореневою системою (511 проти 445 стрижневокореневих видів), в адвентивній – зі стрижневою (169 проти 37 мичкуватокореневих). Рослин без коренів у спонтанній флорі налічується 13 видів (1,1 %), які в аборигенній фракції представлені паразитами та водяними рослинами, а в адвентивній – лише представниками роду *Cuscuta* L.

Особливості підземних пагонів видів флори НПП відображають характер субстрату, особливо такі його риси як рухливість і зволоженість. У спонтанній флорі домінують безкореневищні (445; 37,9 %) види, що є прямим наслідком антропогенної трансформації флори. В адвентивній фракції їхня частка становить 75,0 % (156 видів). Численними є безкореневищні види і в аборигенній фракції флори (289; 29,9 %), де їм незначно поступається фракція короткокореневищних рослин (276; 28,5 %).

За характером вегетації у флорі НПП «Пирятинський» домінують літньозелені рослини (691; 58,8 %), що зумовлено наявністю холодного зимового періоду. Аборигенна фракція налічує 519 видів (53,7 %) літньозелених рослин, тоді як адвентивна – 172 (82,7 %).

Для 39 видів спонтанної флори характерний стійкий вічнозелений феноритмотип (3,3 %). Більшість із них є елементами аборигенної фракції (36; 3,7 %), і лише 3 (1,4 %) – адвентивні. Види з таким типом вегетації надзвичайно цікаві в біогеографічному аспекті, тому що їхнє становлення відбувалося за кліматичних умов, відмінних від термофітоградієнтів помірної зони Голарктики. Вічнозелені види є представниками древнього гідрофільного ядра флори (*Lemnetea*, *Potametea*, *Littorellietea*, *Alnetea*) та глибоко бореалізованими представниками псамофітних і дериватних угруповань хвойних лісів у мікропониженнях рельєфу борової тераси р. Удай (*Vaccinio-Piceetea*). На частку ефемерів і ефемероїдів припадає 59 видів (5,0 %), і лише 5 із них (2,4 %) належать до адвентивної фракції флори.

У флорі національного парку переважають ентомогами (838; 71,3 %), також значною є участь анемогамів (313; 26,6 %). На види, яким притаманна автогамія, припадає 11,1 % (135 видів). Ще менше представників флори – гідрогами (44; 3,7 %).

Подібні співвідношення між видами за типами запилення отримано також для флор Високогір'я Карпат [11], Дунайського біосферного заповідника [4], природної флори Гірської Середньої Азії [7] й, очевидно, є характерними рисами флор Голарктичного флористичного царства.

Аборигенний і адвентивний компоненти флори за даними показниками майже не відрізняються. Серед алохтонних елементів майже немає гідрогам (2; 0,9 %), але широко представлені автогами (31; 14,9 % проти 104; 10,7 % для аборигенної фракції флори) й ентомогами (154; 74,0 % проти 684; 70,7 %). Деякі види флори НПП «Пирятинський» мають кілька способів запліднення (табл. 1). Такі види індіферентно розподілені між екоценофітонами й ценофлорами. Найчастіше додатковою стратегією запліднення слугує автогамія, – це вимушений спосіб утворення діаспор в умовах, які не сприяють перехресному запиленню. Для багатьох видів узлісних і лісових угруповань характерні пристосування для анемо- й ентомогамії.

Переважаючим типом розповсюдження діаспор у спонтанній флорі НПП «Пирятинський» є анемохорія (634; 54,0 %). Її успішність полягає у наявності відкритих місцевостей. Анемохори домінують і в аборигенній (525; 54,3 %), і в адвентивній (116; 55, 7 %) фракціях флори, причому в останній їхня роль важливіша.

Таблиця 1

Стратегії запліднення видів флори НПП «Пирятинський»

Стратегія запліднення	Спонтанна флора		Аборигенна фракція		Адвентивна фракція	
	Абс.	Відн., %	Абс.	Відн., %	Абс.	Відн., %
Автогамія	14	1,19	9	0,93	5	2,40
автогамія-анемогамія	2	0,17	2	0,21	0	0,00
автогамія-анемогамія-гідрогамія	1	0,09	1	0,10	0	0,00
автогамія-анемогамія-ентомогамія	8	0,68	6	0,62	2	0,96
автогамія-гідрогамія	1	0,08	1	0,10	0	0,00
автогамія-ентомогамія	109	9,28	85	8,78	24	11,54
Анемогамія	280	23,83	232	23,97	48	23,08
анемогамія-гідрогамія	1	0,09	1	0,10	0	0,00
анемогамія-ентомогамія	21	1,79	18	1,86	3	1,44
Гідрогамія	38	3,23	36	3,72	2	0,96
гідрогамія-ентомогамія	3	0,26	3	0,31	0	0,00
Ентомогамія	697	59,32	572	59,09	125	60,09

Рослини з балістохорією численні у спонтанній флорі (133; 11,3 %) та її аборигенній фракції (128; 13,2 %), і лише 12 адвентивних видів (5,8 %) мають пристосування до цього типу дисемінації.

Розгалужена річкова система та хороша збереженість перезвожених екоотопів сприяє широкій представленості гідрохорії (164; 14,0 %) як способу розповсюдження діаспор. Її роль вагома виключно для автохтонних рослин (51; 17,0 %), адвентивних гідрохорів у флорі НПП – лише 17 видів (5,2 %).

Антропохори посідають передостаннє місце у спектрах дисемінації спонтанної флори (105; 8,9 %) та її аборигенної фракції (75; 7,8 %). В адвентивній фракції вони займають третю позицію, лише незначно чисельно поступаючись анемохорам і барохорам (100; 48,1 %).

Мірмекохорію як спосіб дисемінації використовують 66 видів (5,6 %), які представлені як в аборигенній (51; 5,3 %), так і в адвентивній (17; 8,1 %) фракціях флори.

Успішна дисемінація часто супроводжується поєднанням механізмів розповсюдження діаспор. Як результат пристосування до строкатих еколого-ценотичних умов НПП й антропогенного пресингу у представників флори виокремилась 70 стратегія дисемінації (табл. 2). Найчастіше трапляється поєднання пристосувань до анемохорії, барохорії та епізоохорії. Види з такими пристосуваннями широко представлені як у ценофлорах класів *Alnetea* та *Salicetea*, так і у квазіприродних угрупованнях класів *Agrostietea* та *Galio-Urticetea*. Більш ніж по 5 % від кількості видів у спонтанній флорі припадає на анемохорів-барохорів, що найчастіше трапляються в лісових і чагарникових фітоценозах, барохорів-ендзоохорів, які тяжіють до термоксерофільних умов степових, псамофітних та узлісних угруповань і барохорів-гідрохорів, які превалюють у складі прибережноводних екосистем. Для антропогенотрансформованих фітоценозів характерне зростання ролі анемохорів-антропохорів.

Адаптивне значення забарвлення квітки ще не повністю з'ясоване, але цілком вірогідно, що воно відображає коеволюцію видів флори та фауни певної території, відіграє роль у терморегуляції рослин, пристосуванні до екстремальних умов [1]. З часу першої

Таблиця 2

Стратегії дисемінації видів флори НПП «Пирятинський»							
№	Стратегія дисемінації	Абс.	%	№	Стратегія дисемінації	Абс.	%
1	Анемохорія	170	14,47	36	антропохорія-барохорія-епізоохорія	5	0,43
2	анемохорія-барохорія-епізоохорія	105	8,94	37	балістохорія-гідрохорія	5	0,43
3	Барохорія	83	7,06	38	барохорія-гідрохорія-ендозоохорія	5	0,43
4	анемохорія-барохорія	62	5,28	39	ендозоохорія-гідрохорія	5	0,43
5	барохорія-ендозоохорія	62	5,28	40	анемохорія-антропохорія-епізоохорія	4	0,34
6	барохорія-гідрохорія	61	5,19	41	анемохорія-гідрохорія-епізоохорія	3	0,26
7	анемохорія-балістохорія	57	4,85	42	балістохорія-ендозоохорія	3	0,26
8	анемохорія-антропохорія	48	4,09	43	барохорія-ендозоохорія-мірмекохорія	3	0,26
9	Балістохорія	48	4,09	44	епізоохорія	3	0,26
10	автомеханохорія-барохорія-ендозоохорія	37	3,15	45	автомеханохорія-антропохорія	2	0,17
11	анемохорія-барохорія-гідрохорія	30	2,55	46	автомеханохорія-антропохорія-барохорія	2	0,17
12	анемохорія-ендозоохорія	30	2,55	47	автомеханохорія-барохорія	2	0,17
13	Автомеханохорія	27	2,3	48	анемохорія-балістохорія-гідрохорія	2	0,17
14	анемохорія-антропохорія-барохорія-епізоохорія	25	2,13	49	анемохорія-балістохорія-гідрохорія-епізоохорія	2	0,17
15	автомеханохорія-мірмекохорія	24	2,04	50	анемохорія-барохорія-ендозоохорія-епізоохорія	2	0,17
16	Гідрохорія	24	2,04	51	антропохорія-барохорія-ендозоохорія	2	0,17
17	антропохорія-барохорія	17	1,45	52	антропохорія-гідрохорія-епізоохорія	2	0,17
18	анемохорія-антропохорія-барохорія-ендозоохорія	16	1,36	53	балістохорія-гідрохорія-ендозоохорія	2	0,17
19	Ендозоохорія	16	1,36	54	балістохорія-епізоохорія	2	0,17
20	автомеханохорія-анемохорія	13	1,11	55	гідрохорія-ендозоохорія	2	0,17
21	антропохорія-барохорія-ендозоохорія	13	1,11	56	автомеханохорія-анемохорія-антропохорія	1	0,09
22	Мірмекохорія	13	1,11	57	автомеханохорія-анемохорія-антропохорія-барохорія	1	0,09
23	анемохорія-барохорія-ендозоохорія	12	1,02	58	автомеханохорія-анемохорія-гідрохорія	1	0,09
24	антропохорія-ендозоохорія	12	1,02	59	автомеханохорія-балістохорія	1	0,09
25	барохорія-мірмекохорія	11	0,94	60	автомеханохорія-ендозоохорія-мірмекохорія	1	0,09
26	барохорія-балістохорія	9	0,77	61	анемохорія-антропохорія-барохорія-гідрохорія	1	0,09
27	анемохорія-балістохорія-ендозоохорія	8	0,68	62	анемохорія-гідрохорія-ендозоохорія	1	0,09
28	анемохорія-мірмекохорія	8	0,68	63	антропохорія	1	0,09
29	гідрохорія-епізоохорія	8	0,68	64	антропохорія-автомеханохорія-барохорія-ендозоохорія	1	0,09
30	анемохорія-антропохорія-барохорія	7	0,6	65	антропохорія-балістохорія	1	0,09
31	анемохорія-гідрохорія	7	0,6	66	антропохорія-гідрохорія	1	0,09
32	автомеханохорія-гідрохорія	6	0,51	67	антропохорія-гідрохорія-ендозоохорія	1	0,09
33	барохорія-епізоохорія	6	0,51	68	антропохорія-ендозоохорія-мірмекохорія	1	0,09
34	анемохорія-барохорія-гідрохорія-епізоохорія	5	0,43	69	антропохорія-епізоохорія	1	0,09
35	анемохорія-барохорія-мірмекохорія	5	0,43	70	ендозоохорія-епізоохорія	1	0,09

розвідки І.І. Гранітова [7], досліджень Р.В. Камеліна [7] та Р.І. Бурди [1] новий матеріал із вказаної проблеми не з'являвся, проте широкі порівняння за даним показником мають значну перспективу. Більшість рослин НПП «Пирятинський» мають невиразне забарвлення квітки (309; 26,3 %), що характерно також для аборигенної фракції флори (261; 19,9 %). У адвентивній компоненті вони займають третю позицію (48; 23,1 %). Види з білим (2478; 21,1 %) і жовтим (264; 25,5 %) кольорами квітки у спонтанній флорі НПП майже еквівалентно представлені, як в її аборигенній (192; 19,9 % – білоцвіті; 215; 22,2 % – жовтоцвіті), так і в адвентивній (56; 26,9 % – білоцвіті; 49; 23,6 % – жовтоцвіті) фракціях. Такі види забарвлення також домінують у флорі України, Криму, флорах-ізолятах південно-східної України [1], флорі Гірської Середньої Азії та Південно-Західних Кизилкумів [7]. Це дає підстави припустити, що даний розподіл видів за кольором квітки є типовим для голарктичних флор. Відносна участь білоцвітих рослин у флорі НПП – типова для теперішніх флор [1]. Порівняно з давньосередземноморськими, субтропічними і тропічними [7] флорами, у флорі НПП «Пирятинський» помітно зменшена кількість рослин із червоним (21; 1,8 %) і пурпуровим (53; 4,5 %) забарвленням квітки. Натомість суттєво збільшена роль фіолетово- (52; 4,4 %) та рожевоквіткових (107; 9,1 %) рослин.

Характер цвітіння представників флори – типовий для регіональних флор помірної зони Голарктики (рис. 1). Флорифікація максимального числа видів припадає на травень, червень, липень і серпень. Тривалість квітування значно варіює, у більшості видів вона становить 1,5–3 місяці (943; 80,2 %), менше видів із довгим (120; 11,1 %) і коротким (112; 10,4 %) періодом флорифікації, що також відображає фізико-географічні та кліматичні умови території НПП «Пирятинський» загалом. Фенологія цвітіння видів аборигенної фракції у загальних рисах збігається з такою для спонтанної флори.

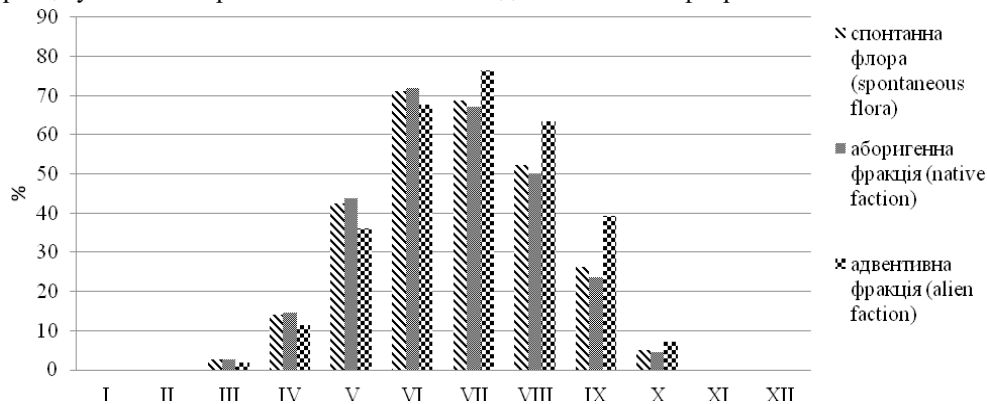


Рис. 1. Фенограма флорифікації видів спонтанної флори та її фракцій

Невідповідність умов Лівобережного Придніпров'я для видів-вселенців зумовлює зміщення піку фенограми флорифікації членів адвентивної фракції на липень–вересень.

Таким чином, біоморфологічна структура флори НПП «Пирятинський» – типова для регіональних флор помірних широт Голарктики та відображає домінування безрозеткових і напіврозеткових, безкореневищних і короткокореневищних трав'янистих полікарпиків із літньозеленим типом вегетації. Адвентивний компонент зміщує розподіл біоморф у бік більш термофільних флор.

На розподіл видів за типом запліднення впливає ценотичне й оселищне різноманіття національного парку. У спонтанній флорі переважають ентомогами, висока участь анемогамів, тоді як автогами та гідрогами суттєво їм поступаються (44; 3,7 %).

Переважаючим типом розповсюдження діаспор у спонтанній флорі й обох її фракціях є анемохорія. Специфікою компоненти аборигенних рослин є вагома роль балістохорів і гідрохорів, тоді як з-поміж чужинних видів виокремлюється численна група антропохорів.

Розподіл видів за кольором оцвітини є типовим для голарктичних флор. На відміну від давньосередземноморських, субтропічних і тропічних флор спостерігається знижена частка рослин із червоним і пурпуровим забарвленням на фоні суттєвого збільшення ролі фіолетово- та рожевоквіткових видів.

Оскільки серед чужинних видів флори НПП переважають ксерофітні гідроморфи, в адвентивній фракції спостерігається переважання злегка опушених і опушених видів порівняно з аборигенною.

Флорифікація більшості видів флори припадає на травень, червень, липень і серпень. Спектр цвітіння видів аборигенної фракції в загальних рисах збігається з такою для спонтанної флори. Невідповідність кліматичних умов до оптимуму видів-вселенців зумовлює зміщення піку фенограми флорифікації в адвентивної фракції на липень–вересень.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Бурда Р.И.* Критерии адаптации региональной флоры к антропогенному влиянию // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики: материалы IV Раб. совещ. по сравн. флористике. СПб., 1998. С. 260–272.
2. *Гальченко Н.П.* Регіональний ландшафтний парк «Кременчуцькі плавні». Рослинний світ. К.: Фітосоціоцентр, 2006. 176 с.
3. *Голубев В.Н.* Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, № 6. С. 72–80.
4. *Дубина Д.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р.* Дунайський біосферний заповідник. К.: Фітосоціоцентр, 2003. 459 с.
5. *Жигаленко О.А.* Флора, рослинність та соціологічна цінність Ічнянського національного природного парку: автореф. дис. ... канд. біол. наук. К., 2011. 24 с.
6. *Коваленко О.А.* Аналіз флори НПП „Пирятинський“ // Укр. ботан. журнал. 2014. Т. 71. № 4. С. 460–470.
7. *Камелин Р.В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука. Ленингр. отд., 1973. 356 с.
8. *Левина Р.Е.* Способы распространения плодов и семян. М.: Наука, 1957. 358 с.
9. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
10. *Удра И.Ф.* Новый методологический подход к региональному биогеографическому районированию на примере территории Украины // Вісн. Нац. наук.-природн. музею. 2003–2004. № 2–3. С. 128–144.
11. *Чотик В.І.* Високогірна флора Українських Карпат. К.: Наукова думка, 1976. 269 с.
12. *Faegri K., Pijl L.* Principles of Pollination Ecology. Oxford: Pergamon, 1979. 256 pp.

Стаття: надійшла до редакції 25.10.17

доопрацьована 29.03.18

прийнята до друку 24.05.18

**BIOMORPHOLOGICAL STRUCTURE OF FLORA OF THE
NATIONAL NATURE PARK “PYRIATYNSKY”****O. Kovalenko**

*National Museum of Natural History, NAS of Ukraine
15, B. Khmelnytskyi St., Kyiv 10601, Ukraine
e-mail: corydalis@ukr.net*

The biomorphological structure of the flora of the National Nature Park “Pyryatynsky” is analyzed. It is found that it is typical for the regional floras of the temperate latitudes of the Holarctic. The dominance of semi-rosette and non-rosette, non-rhizome and short-rhizome herbaceous perennials with summer-green type of vegetation is discussed. The fraction of alien species shifts the life-form’s distribution toward more thermophilic flora. In the flora of the national park species with entomogamy prevail. A significant proportion of wind-pollinated species are presented in spontaneous flora, its native and alien fractions. Self-pollinated and water-pollinated plant species are represented by fewer species. Most often, as an additional fertilization strategy, autogamy is used, which is a forced way to form diaspores in conditions that do not contribute to cross-pollination. Dissemination strategies of flora NPP species are explored. It has been established that aboriginal fraction includes plants with ballistic dissemination and distribution seeds by the water. The allochthonous element of flora has a numerical group of anthropochores. Successful dissemination is often accompanied by a combination of mechanisms for the dissemination. As a result of adaptation to the varied ecological-cenotic conditions of the national park and anthropogenic pressure, among species of the flora we identified 70 strategy of dissemination. The most common is combination of adaptations to anemochoria, barochoria and epizoochoria. The distribution of species by the color of the perianth is typical for the Holarctic floras. In contrast to the ancient Mediterranean, subtropical and tropical flora, there is a reduced proportion of plants with red and purple coloration, with a significant increase in the role of plants with violet and pink flowers. The peculiarities of florifying of spontaneous flora of national park are analyzed. The discrepancy of the climatic conditions with the optimum of alien species causes the fluctuation of the phenogram of florification in the adventive fraction for July-September.

Keywords: biomorphological structure, National Nature Park “Pyryatynsky”, life form, analysis of flora

ГЕНЕТИКА

УДК 575.22: 633.854.78

**ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ОЗНАКИ ВІЯЛОПОДІБНОГО
ЖИЛКУВАННЯ ЛИСТКІВ СОНЯШНИКА**

К. Ведмедєва

*Інститут олійних культур НААН України
вул. Інститутська, 1, с. Сонячне, Запорізька обл. 70417, Україна
e-mail: vedmedeva.katerina@gmail.com*

У нашій колекції ліній, яка включає більше 400 ліній різного походження, було знайдено сім зразків із віялоподібним жилкуванням листка: ВІР130, МВ8, ІnK630, КГ16, ІnK2218, LD835, ІnK1589. В опублікованих іншими дослідниками результатах дослідів встановлено контроль ознаки рецесивними алелями одного або двох генів. Дослідження проводили за схемою класичної генетики. Вирощували за звичайною технологією в польових умовах лінії соняшника, ізолювали, проводили ручну кастрацію, схрещували з іншими лініями. Лінії з віялоподібним жилкуванням листової пластинки були включені до схрещування з лініями зі звичайним жилкуванням. У першому поколінні спостерігали звичайне жилкування. У другому поколінні було отримано два класи рослин: зі звичайним жилкуванням та з віялоподібним у співвідношенні 3:1. Для встановлення ідентичності генетичного контролю ознаки віялоподібного жилкування листків усі лінії з цією ознакою були схрещені між собою. Встановлено під час схрещування ідентичність ліній КГ16 та ІnK1589 за проявом комплексу морфологічних ознак. У першому поколінні від схрещування ліній з віялоподібним жилкуванням не спостерігали рослин зі звичайним жилкуванням. Встановлено, що ознака віялоподібного жилкування обумовлена рецесивним станом одного гена у семи лініях ВІР130, МВ8, ІnK630, КГ16, ІnK2218, LD835, ІnK1589. Для позначення гена, який контролює ознаку віялоподібного жилкування, застосовано символ “vs”, який вже публікувався дослідниками. Ідентифікацію нашого лінійного матеріалу з використаними ними лініями не проводили. У рослинах гібридів першого та другого покоління спостерігали зміну форми крайових квітів на більш звужену та видовжену. Віялоподібне жилкування супроводжувалося сильною або дуже сильною вирізаністю краю листової пластинки. Встановлено, що рецесивний алель “vs” гена, який обумовлює віялоподібне жилкування листка в лініях МВ8, ІnK630, КГ16, LD835, ІnK1589, одночасно обумовлює звуження крайових квіток соняшника та сильну порізаність краю листової пластинки.

Ключові слова: ген, лінія, листки, соняшник, ознака

Листки соняшника – дуже важливий орган, від форми, площі та кількості якого залежить забезпечення існування рослини. Вже відома досить велика кількість морфологічних ознак листків зі встановленим генетичним контролем. Встановлення успадкування форми листків стикається з рядом труднощів, а саме складністю розділення на класи за формою, оскільки листок – це орган соняшника, який зазнає великого впливу зовнішнього середовища. Так вважають В.О. Гаврилова та І.М. Анісімова, які займалися вивченням генетичного контролю форми листка [1]. Під дією світла та вологи збільшуються розміри листка, наявність умов, сприятливих для розвитку грибків, бактерій і вірусів, зумовлює їхній розвиток, який у першу чергу відображається на формі листка.

Дослідженням Д. Шкоріч встановлено, що посилене жилкування обумовлене рецесивними алелями двох генів *vd1* та *vd2* [8]. Я.М. Демурін і В.В. Толмачов доповіли, що віялоподібне жилкування контролюється одним рецесивним геном [2]. Крім цього, шляхом мутагенезу А.І. Сорокою та В.О. Ляхом отримано дві лінії з віялоподібним жилкуванням і встановлено, що ця ознака контролюється в них двома рецесивними алелями різних генів [3]. Крім ознак специфічного жилкування, до форми листка долучаються й інші відомі форми: асиметричності листка, ложкоподібної листкової пластинки, деградації верхівки листка, зубчастості краю листкової пластинки та ін. [6]. Про генетичний контроль деяких із них вже доповідали у результатах наукових досліджень. Зокрема, з нашим авторством були раніше опубліковані результати дослідження про успадкування ложкоподібної листкової пластинки та деградації верхівки листка [4, 5]. Обидві ознаки мали моногенний рецесивний контроль.

У нашій колекції було знайдено сім зразків різного походження з віялоподібним жилкуванням листка. Усі зразки, які підтримуються в колекції Інституту олійних культур НААН, залучають для всебічного вивчення, в тому числі для встановлення генетичного контролю окремих ознак. Тому ми поставили за мету встановити характер успадкування та кількість генів, які обумовлюють ознаку віялоподібного жилкування у нашій колекції.

Матеріали та методи

Дослідження проводили за схемою класичної генетики. Вирощували за звичайною технологією в польових умовах лінії соняшника, ізолювали, проводили ручну кастрацію, схрещували з іншими лініями. Рослини першого покоління на наступний рік ізолювали, самозапильовали й отримували насіння другого покоління, яке висівали на ділянках у кількості 200 насінин. Рослини другого покоління від схрещувань описували за морфологічними ознаками та розподіляли на класи. Достовірність отриманих співвідношень у розщепленнях оцінювали за критерієм Пірсона. Як матеріал до схрещувань були залучені лінії з ознакою віялоподібного жилкування. Це лінії зі встановленим раніше успадкуванням ВІР 130 [2], МВ8 [3] та п'ять не досліджених раніше ліній: InK630, InK1589, LD835, InK2218, КГ16. Форма листка ліній представлена на рис. 1.

Їхній листок мав більшу кількість великих жилок. Листкова пластинка була гофрована завдяки кільком жилкам, які розходилися від основи листка під гострими кутами і створювали віялоподібну пластинку. До того ж спостерігали сильно вирізаний край листкової пластинки. У лінії ВІР 130 жилки були більш схожі на нормальні за положенням. У лінії InK2218 спостерігали відсутність сильних вирізів по краю листкової пластинки, але край не був вирівняний. Останні п'ять ліній мали дуже схожий листок із сильним опушенням. Спостереження кількох років за цими лініями показало, що ознака форми листка мала різну силу прояву в різні роки й у різних умовах, але завжди була досить помітна. На лінії ВІР130 в окремі роки можна було спостерігати прояв жилкування листків бічних гілок більш слабкий, ніж центральної, а на лінії InK630, в умовах іншого року – навпаки. У більшості ліній, крім ВІР130 та InK2218, спостерігали завужені та довгі крайові квітки (рис. 2).

Результати і їхнє обговорення

Лінії з віялоподібним жилкуванням листкової пластинки: ВІР130, InK630, КГ16, InK2218, МВ8 були включені до схрещування з лініями зі звичайним жилкуванням та у схрещування між собою для ідентифікації генів, що контролюють ознаку віялоподібного жилкування. Гібриди першого покоління від схрещування ліній зі звичайним жилкуванням з лініями, які мали ознаку віялоподібного жилкування, мали звичайне жилкування листя.

У другому поколінні спостерігали розщеплення нащадків на звичайні за формою листка рослини та рослини з віялоподібним жилкуванням. У комбінаціях схрещувань:



Рис. 1. Форма листка ліній: зліва направо вгорі: ВІР 130, МВ8, ІпК630, зліва направо внизу: КГ16, ІпК2218, LD835



Рис. 2. Форма крайових квіток ліній: зліва направо вгорі: ВІР 130, МВ8, ІпК630, зліва направо внизу: КГ16, ІпК2218, LD835

ЗЛ169 х ВИР130, Temp1254хInK630, InK630хTemp1254, InK630хMV4, КГ16хЗЛ169, I2K439хI2K2218, I2K2218хI2K439, InK1724хMV8, ВИР130хLD1231-2, КГ16хLD1231-2 було отримано два класи рослин: зі звичайним жилкуванням і з віялоподібним. Останній клас завжди був у меншості, й отримані нащадки другого покоління відповідали співвідношенню 3:1 за критерієм Пірсона (див. таблицю). У розщепленнях від комбінацій схрещувань Temp1254хInK630, InK630хTemp1254, InK630хMV4, КГ16хЗЛ169, InK1724хMV8, КГ16хLD1231-2 у рослинах другого покоління спостерігали звуження крайових квіток разом із наявністю віялоподібного жилкування. Крім того, листки з віялоподібним жилкуванням мали сильно порізаний край листової пластинки. Серед нащадків другого покоління не було виявлено жодної рослини з віялоподібним жилкуванням і нормальною овальною формою крайових квіток, або рослин зі звуженими крайовими квітками та нормальним жилкуванням листків.

Для встановлення генетичної спорідненості лінії з ознакою віялоподібного жилкування листка були схрещені між собою. Отримано нащадки першого і другого покоління таких комбінацій: ВИР130 х LD835, InK2218 х ВИР130, MB8 х LD835, ВИР130 х MB8, InK630 х InK2218, КГ16 х ВИР130. Усі рослини першого та другого покоління мали віялоподібне жилкування. Лінії мали відмінності за іншими ознаками з відомим успадкуванням, а це нам дає підстави стверджувати, що отримано справжні гібриди. Так, лінія ВИР130 характеризувалася наявністю темно-фіолетового забарвлення дискових квіток. У комбінаціях схрещування без антоціанового забарвлення були задіяні лінії з гілкуванням і без нього. Так, у комбінації InK630 х InK2218 перша лінія мала гілкування, а друга була однокошикова. У комбінації MB8 х LD835 – навпаки, материнська лінія була однокошикова, а батьківська мала нижнє гілкування. Наявність у другому поколінні в усіх комбінаціях схрещування розщеплень за іншими морфологічними ознаками забезпечила контроль над здійсненням схрещування.

Успадкування ознаки віялоподібного жилкування листка соняшнику

Мати/фенотип жилкування	Батько /фенотип жилкування	Фенотип гібридів F2 за ознакою жилкування		Співвідношення	χ^2
		Звичайне	Віялоподібне		
♀ЗЛ169 Звичайне	♂ВИР130 Віялоподібне	122	45	3:1	0,34
♀Temp 1254 Звичайне	♂InK630 Віялоподібне	111	31	3:1	0,75
♀InK630 Віялоподібне	♂Temp 1254 Звичайне	60	26	3:1	1,41
♀InK630 Віялоподібне	♂MV4 Звичайне	103	34	3:1	0,02
♀КГ16 Віялоподібне	♂ЗЛ169 Звичайне	158	50	3:1	0,10
♀I2K439 Звичайне	♂I2K2218 Віялоподібне	131	35	3:1	1,35
♀I2K2218 Віялоподібне	♂I2K439 Звичайне	115	34	3:1	0,39
♀InK1724 Звичайне	♂MV8 Віялоподібне	29	14	3:1	1,31
♀ВИР130 Віялоподібне	♂LD1231-2 Звичайне	140	49	3:1	0,09
♀КГ16 Віялоподібне	♂LD1231-2 Звичайне	92	28	3:1	0,18

Примітка: $\chi^2_{0,05 (df=1)} = 3,84$

Також було виділено з колекції лінію InK1589 з подібним віялоподібним жилкуванням. За морфологічними ознаками (забарвленням, формою квітів, листків, обгортки, висотою рослин) вона була ідентична з лінією КГ16. Ці дві лінії ми також схрестили для ідентифікації генів, що обумовлюють ознаку віялоподібного жилкування листка, в обох напрямках. Отримані рослини були повністю ідентичні за морфологічними ознаками з материнською та батьківською лініями і навіть не виявили ефекту гетерозису за ознаками висоти, розмірами кошика або іншими у першому поколінні. Це свідчить про повну ідентичність ліній, тобто зразки хоча й мають різні назви, але скоріш за все за генетичним набором є найближчими родичами і походять одна від одної. Загалом усі виділені лінії були ідентифіковані як обумовлені рецесивним алелем одного гена.

У комбінаціях схрещування з ідентифікації за участю ліній ВІР130 та ІпК2218 в розщепленнях можна було спостерігати відмінності у формі краю листкової пластинки та наявності більшої або меншої звуженості крайових квіток, але виділити такі рослини в окремі класи з чіткою градацією нам не вдалося. Тому напевно стверджувати можна лише про наявність одного гена, який контролює віялоподібне жилкування. Можливо, цей ген має і кілька алелів, з яких є такі, що додатково обумовлюють форму краю листкової пластинки та видовженість крайових квіток.

Щодо порівняння встановленого успадкування з інформацією, що вже була опублікована науковцями: Д. Шкоріч [8] було встановлено, що посилене жилкування обумовлене двома рецесивними генами, але В.О. Гаврилова та І.М. Анісімова [1] вважають, що досить складно визначити ознаку посиленого жилкування у розщепленнях другого покоління. У нашій колекції є ще ряд ліній, у яких жилки на листку сильно виділені за рахунок або їхнього збільшення, або світлого забарвлення. Але ці лінії мають звичайну форму листка, і якщо не придивлятися і не порівнювати, то ця ознака малопомітна і відрізняється від віялоподібного жилкування. Крім цього, шляхом мутагенезу А.І. Сорокою та В.О. Ляхом було отримано дві лінії з віялоподібним жилкуванням і встановлено, що ця ознака контролюється в них двома різними генами [7].

У дослідників ВНДЮК віялоподібне жилкування контролюється одним рецесивним геном "vs" [2]. Наша колекція була заснована на зразках соняшнику з ВІРу та ВНДЮК, тому зрозуміло, що наші дослідження підтвердили результати Я.М. Демуріна та В.О. Гаврилової [1,2]. У процесі наукової роботи ми неодноразово спостерігали різний ступінь посиленого жилкування у розщепленнях другого покоління. Крім того, спостереження за самозапиленнями рослин під час створення ліній показало, що неодноразово виникають рослини з дуже сильним жилкуванням, яке супроводжується повною або частковою стерильністю. Такі потомства зазвичай не дають насіння, а рослини мають дуже деградований вигляд (рис. 3).



Рис. 3. Рослина з дуже сильним віялоподібним жилкуванням (самозапилення селекційних номерів)

У наших схрещуваннях в другому поколінні таких сильно деформованих рослин не спостерігали. Проте в селекційній роботі під час створення ліній у самозапилених потомствах 4–5 поколінь траплялися такі рослини. Вони не залишили по собі насіння для встановлення успадкування цієї ознаки. Крім того, в окремі роки спостерігається поява більш деградованих листків із віялоподібним жилкуванням листків у рослин на вивчених у цьому дослідженні колекційних лініях. Такі рослини бувають практично стерильні й також не дають змоги зберегти і вивчити їх у колекції. Ці рослини зацікавили свого часу вірусологів, які сповістили, що ці рослини мали велику враженість вірусами порівняно зі звичайними рослинами. Але, на жаль, наукової публікації з цього приводу так і не зроблено.

Новим у проведеному нами дослідженні було збирання семи ліній з ознакою віялоподібного жилкування листка та встановлення гене-

тичного контролю ознаки рецесивним алелем одного гена “vs” одночасно у групі ліній. Багаторічні спостереження за цими лініями показали досить великий розмах прояву ознаки в різні роки. Уперше встановлено плейотропний вплив гена “vs” на форму крайових квіток.

Встановлено, що ознака в'ялоподібного жилкування обумовлена рецесивним станом одного гена у семи лініях ВІР 130, МВ8, ІnК630, КГ16, ІnК2218, LD835, ІnК1589.

Визначено генетичну ідентичність ліній КГ16 та ІnК1589 за морфологічними ознаками під час схрещування.

Встановлено, що рецесивний алель “vs” гена, який обумовлює в'ялоподібне жилкування листка в лініях МВ8, ІnК630, КГ16, LD835, ІnК1589 одночасно обумовлює звуження крайових квіток соняшнику та сильну порізаність краю листкової пластинки.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Гаврилова В. А., Анисимова И. Н. Генетика культурных растений. Подсолнечник. СПб.: ВІР, 2003. 203 с.
2. Демури Я. Н., Толмачёв В. В. Наследование некоторых маркерных признаков подсолнечника. Вопросы прикладной физиологии и генетики масличных культур. Краснодар, 1986. С. 14–19.
3. Сорока А. И., Лях В. А. Особенности наследования жилкования листьев у подсолнечника. Актуальные вопросы биологии, экологии и химии. Розділ Генетика та фізіологія рослин. 2011. Вип. № 2. С. 58–63. http://sites.znu.edu.ua/bio-eco-chem-sci/issues/files/2011/11/45/6619_1320835754_11sailup.pdf
4. Толмачев В. В., Ведмедева Е. В. Генетический контроль некоторых морфологических признаков подсолнечника // 36. наук. праць Ін-ту олійних культур УААН. Запоріжжя, 1999. Вип. 4. С. 27–35.
5. Толмачев В. В., Ведмедева К. В., Солоденко А. Е. Использование рецессивных генов морфологических признаков ДНК-маркеров в семеноводстве подсолнечника // Вісн. ЗГУ. 2014. № 1. С. 45–48.
6. Kovačik A., Škaloud V. Collection of sunflower marker genes available for genetic studies // *Helia*. 1980. N 3. P. 27–28.
7. Soroka A. I., Lyakh V. A. Inheritance of two types of modified leaf venation in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Indian. J. Genet.* 2015. №75(1): P.75–78. DOI: 10.5958/0975-6906.2015.00009.7
8. Škorić D. Sunflower breeding. *Sunflower-Monograph*, Nolit, Beograd, 1989. P. 285–393.

Стаття: надійшла до редакції 29.01.18

доопрацьована 16.04.18

прийнята до друку 23.05.18

GENETIC CONTROL OF THE TRAIT FAN-LIKE NERVATION LEAVES IN SUNFLOWER

K. Vedmedeva

*Institute of Oilseed Crops, NAAS of Ukraine
1, Institutaska St., settl. Sonyachny, Zaporizhzhya region 70417, Ukraine
e-mail: vedmedeva.katerina@gmail.com*

The leaves of sunflower – a very important organ from the shape, area and quantity of which depends on the maintenance of the existence of the plant. Setting the inheritance of leaf shapes faces a number of difficulties, namely the difficulty of dividing into classes

by form. In the study of D. Shkorich and it was found that increased venation is due to two recessive genes *vd1* and *vd2*. Demurin Y.M. and Tolmachov V.V. reported that fan-like venation is controlled by one recessive gene. In addition, due to mutagenesis, Soroka AI and Lyakhom VO Two lines with fan-like venom were obtained and it was established that this sign is controlled by two different genes in them. In our collection were found 7 samples of different origins with fan-like vein leaf. We set the goal to determine the nature of the inheritance, the number of genes that determine the sign of fan-like vein in our collection.

The studies were conducted according to the classical genetics scheme. As a material, lines with signs of fan-like venation were involved in cross-breeding. This is a line with previously established inheritance of VIR 130, MV8 and 5 not investigated earlier lines: InK630, InK1589, LD835, InK2218, KG16. Their leaf had an enhanced vein. The sheet plate was coated with several veins that diverged from the bottom of the leaf under sharp angles and created a fan-shaped plate. Until then, the severely cut edge of the leaf blade was observed. In most of the lines, narrow and long edge flowers were observed. Except lines VIR130 and InK2218. Lines with fan-like fluidization of the leaf blade: VIR130, InK630, KG16, InK2218, and MV8 were included in the crossing with lines with conventional leaves. The crossing of lines with the usual leaves with the lines having a sign of fan-like venation in the first generation had no manifestation of fan-like venation.

In the second generation, splitting of plants into conventional plants and plants with fan-like licking were observed. In the combinations of crosses: the ZL169 x VIR130, Temp1254xInK630, InK630hTemp1254, InK630xMV4, KG16xZL169, I2K439hI2K2218, I2K2218hI2K439, InK1724xMV8, VIR130hLD1231-2, KG16hLD1231-2, two classes of plants were obtained: with normal feminine and fan-like. The last class has always been in the minority and the descendants of the second generation corresponded to the ratio of 3: 1 on the basis of Pearson. In the splits from the combinations of Temp1254xInK630, InK630xTemp1254, InK630xMV4, KG16xZL169, InK1724xMV8, KГ16xLD1231-2 in the plants of the second generation, narrowing of the ray flowers was observed along with the presence of fan-like veins. In addition, the leaves with fan-like veins had a very cut edge of the leaf blade. By observation, these signs were not separated in any one offspring of the second generation from the presented crosses.

To establish the genetic affinity of a line with similar leaves was crossed with each other. The descendants of the first and second generation of the following combinations were obtained: VIR130 x LD835, InK2218 x VIR130, MV8 x LD835, VIR130 x MV8, InK630 x InK2218, KG16 x VIR130. All plants of the first and second generation had the leaves with fan-like veins. The lines had differences based on other features with a well-known inheritance, which allows us to assert that getting true hybrids. The line InK1589 with the same the leaves with fan-like veins was also selected from the collection. According to morphological features, it was similar to KG16. We also crossed these two lines for identification in both directions. The resulting plants were completely identical and did not even the effect of heterosis on signs of height, basket sizes or others in the first generation. This indicates the complete identity of the lines. In general, all isolated lines were identified as being due to the recessive allele of one gene.

In the combinations of identification with the participation of the lines VIR130 and InK2218 in the splits, one could observe the differences in the shape of the edge of the leaf blade. But the presence of more or less narrower ray flowers, but to allocate such plants in separate classes with a clear gradation we failed. Possible to assert only the presence of one gene that controls fan-like venation. Perhaps this gene also has several alleles, of which there are those that additionally determine the shape of the edge of the leaf blade and the elongation of the ray flowers.

Keywords: gene, line, leaves, sunflower, trait

УДК 582.99 : 581.5

**ФАКТОРИ ПОШИРЕННЯ *AMBROSIA ARTEMISIFOLIA* L.
(*ASTERACEAE* DUMORT.) НА ТЕРИТОРІЇ М. ЛУЦЬКА
(ВОЛИНСЬКА ОБЛАСТЬ)**

І. Бесарабчук, С. Волгін

*Східноєвропейський національний університет імені Лесі Українки
просп. Волі, 13, Луцьк 43025, Україна
e-mail: i.besarabchuk@bk.ru*

Досліджено поширення карантинного виду рослин – *Ambrosia artemisifolia* L. (*Asteraceae*) у м. Луцьку; цей вид росте на територіях із різними екологічними умовами: на залізничних насипах, поблизу річок, сміттєзвалищ, оброблюваних полів, житлових будинків. Первинні осередки поширення відмічені поблизу залізничних станцій і придорожніх смуг. Перші масові сходи амброзії полинолистої на території міста спостерігаються наприкінці квітня – на початку травня, цвітіння починається в середині серпня і триває до жовтня місяця. Виявлено основні локалітети росту і складено карту поширення *A. artemisifolia* на території міста. Виділено п'ять основних районів поширення амброзії полинолистої в межах міста: три райони промислових вузлів (північного, південного та східного), залізничний район і район садибної забудови. Найбільшим за площею поширення *A. artemisifolia* у місті є район садибної забудови, а основні осередки росту з найбільшою щільністю припадають на залізничний район і район південного промислового вузла. Виявлено, що розповсюдження *A. artemisifolia* вглиб міста відбувається із залізничного та промислових районів, а також від в'їзних автотрас – вулиць Ковельської, Володимирської та Львівської. Висунуто гіпотезу, що успішне захоплення площ цим видом у межах міста пов'язане з екологічними уподобаннями *A. artemisifolia*: у місцях найбільших осередків поширення спостерігається високий рівень освітлення території, збільшення кількості обмінних Ca^+ , K^+ , Na^+ у ґрунті, його нейтральна або слаболужна реакція рН, порушення щільності рослинного покриву, за рахунок чого зростає конкурентоспроможність досліджуваного виду та його подальше утримання у фітоценозах. Використання лише механічних (періодичне скошування) методів боротьби з цим видом не дає позитивних результатів, тому рекомендується застосування у доступних місцях хімічних і біологічних контрольних заходів боротьби, а також впровадження правових аспектів та підвищення обізнаності населення щодо шкідливості цього виду.

Ключові слова: адвентивний вид, *Ambrosia artemisifolia* L., карантинний бур'ян, осередок поширення, антропогенний вплив

У складі природної флори України значну частку становлять адвентивні види рослин [4, 15], серед яких суттєва кількість походить з Північної Америки, де вони поширені на великих площах. Найбільший інвазійний потенціал зазвичай мають широкоареальні види, у яких площа вторинного ареалу буде наближена до первинного [11, 12]. Одним із таких видів є амброзія полинолиста (*Ambrosia artemisifolia* L.) – північноамериканський однорічний карантинний бур'ян родини *Asteraceae* Dumort. Цей вид належить до видів-трансформерів [14, 31], поширення його негативно позначається на врожайності сільськогосподарських культур. Завдяки високій конкурентоспроможності амброзія здатна витіснити навіть деякі види бур'янів [2, 3, 18]. У період цвітіння цей вид є причиною виникнення

сильної сезонної алергії у людей. Трапляється на територіях із різноманітними екологічними умовами: на залізничних насипах, поблизу річок, сміттєзвалищ, оброблюваних полів, житлових будинків тощо.

На територію Європи *A. artemisifolia* потрапила у XVIII ст. внаслідок імпорту зерна та кормів, забруднених насінням амброзії [26, 32]. Через значний антропогенний вплив на рослинний покрив цей вид поступово збільшив ареал свого поширення і перетворився у наш час на досить агресивний інвазійний вид. Дослідження останніх років засвідчили, що, порівняно з минулим століттям, за рахунок проникнення амброзії полинолістої в нове середовище відбуваються поступові генетичні внутрішньовидові зміни [21, 28], у зв'язку з чим у більшості країн проводять дослідження спорідненості європейських і північноамериканських популяцій для встановлення основних механізмів, які дають змогу *A. artemisifolia* швидко натуралізуватися [19, 26, 27, 29].

Деякі дослідники [20, 32] вважають, що потепління клімату може призвести до значного розширення площі вторинного ареалу *A. artemisifolia*, і результати моделювання щодо поширення амброзії на території Європи у майбутньому [22] не є оптимістичними. Тому на даний час досить важливим є регулювання поширення амброзії полинолістої, особливо на тих територіях, де цей вид вже є і поводить себе досить агресивно. У зв'язку з цим актуальним стає систематичне картування поширення амброзії [22, 25, 30, 33]. Таку карту складено і для території України [13], де основні осередки поширення припадають на південну та східну частини країни, проте з кожним роком межі поширення *A. artemisifolia* змінюються і потребують регіональних уточнень. Досить важливим для розробки необхідних заходів боротьби та контролю амброзії є дослідження територій, де цей вид уже відзначали раніше, беручи до уваги не лише шляхи заносу й особливості поширення *A. artemisifolia*, а й причини такого розповсюдження на захопленій цим видом території.

Переважно амброзія росте разом із агрокультурами, проте останнім часом її дедалі більше відзначають у складі рослинного покриву міст [13]. На території м. Луцька перші флористичні знахідки і подальші спостереження за поширенням амброзії полинолістої розпочалися з 2008 р. і тривають досі [1, 5, 7–9]. Первинні осередки поширення було відмічено поблизу залізничних станцій і придорожніх смуг, але постійна розбудова міста й недостатня увага до проблеми сприяли розширенню займаної амброзією площі вглиб міста. Тому нині можна говорити про ознаки високої інвазивності цього виду на території м. Луцька. Про це свідчать останні дослідження особливостей проникнення та поширення *A. artemisifolia* в м. Луцьку та його околицях авторів О.Я. Іванців та В.В. Іванців (2017) [5]. Щоби встановити основні способи проникнення амброзії на територію міста і простежити рух амброзії вглиб міста, основну увагу автори зосередили на в'їзних автомагістралях, при цьому промислові райони та деякі гілки залізничних колій не були детально досліджені. Для відображення реальної картини поширення цього виду в межах міста виникає потреба зведення як вже оприлюднених, так і нових даних щодо місцезнаходження *A. artemisifolia* на території м. Луцька, в тому числі встановлення не лише шляхів заносу, а й основних умов успішного розселення цього виду на території міста.

Мета роботи – встановити сучасний стан поширення виду *Ambrosia artemisifolia* на території м. Луцька та виявити основні причини його успішного розселення.

Матеріали та методи

В основу дослідження покладено матеріали польових обстежень поширення *A. artemisifolia* на території м. Луцька, що проводились маршрутним методом протягом вегетаційних періодів 2016–2017 рр. у різних типах міських екоотопів. Використано картографічну основу м. Луцька, яка складена за допомогою програмного забезпечення MapInfo [16].

Результати і їхнє обговорення

У результаті власних польових досліджень ми встановили, що перші масові сходи амброзії полинолістої на території міста спостерігаються наприкінці квітня – на початку травня (рис. 1), цвітіння починається в середині серпня (рис. 2, 3) і триває до жовтня місяця.

На рис. 4 наведено точкову карту оселищ *A. artemisifolia*, складену за даними, оприлюдненими попередніми дослідниками, та результатами наших досліджень. Можна виділити п'ять основних районів поширення амброзії полинолістої на території м. Луцька: три райони промислових вузлів (північного, південного та східного), залізничний район і район садибної забудови.

Район 1 являє собою північний промисловий вузол, включно із прилеглими будинками, до якого підходить гілка залізничної колії. *A. artemisifolia* найбільш поширена вздовж залізничної колії від вул. Наливайка до вул. Єршова, де чисельність особин коливається від 40 до 100 особин на 1 м². У деяких місцях осередки амброзії простягаються смугою до 8 м завдовжки. Біля житлових будинків (по вул. Наливайка та вул. Гуцанській) амброзія росте поблизу місць годівлі домашніх птахів, де рослинний покрив сильно трансформований.



Рис. 1. Перші сходи *Ambrosia artemisifolia* L. біля залізничної колії поблизу заводських складів (вул. Стрілецька) 5 травня 2017 р.

Рис. 2. Початок бутонізації *Ambrosia artemisifolia* L. біля залізничної колії поблизу ТОВ «Волинь-Зерно-Продукт» (вул. Ранкова) 8 серпня 2017 р.

Рис. 3. Цвітіння *Ambrosia artemisifolia* L. поблизу заводських складів на залізничній колії (вул. Єршова) 31 серпня 2017 р.

Район 2 охоплює всю залізничну колію вздовж вулиць Карпенка-Карого та Ківерцівської, включно із залізничним вокзалом, а також прилеглими гілками залізничної колії в районі вул. Стрілецька-Залізнична, яка веде до заводських складів і гаражів, де відбувається відстій вагонів. Саме тут було виявлено найбільші осередки росту *A. artemisifolia* поміж залізничними коліями, у яких щільність досягала понад 100 особин на 1 м². Щоправда, саме в цьому районі час від часу проводиться скошування, проте воно не зупиняє поширення амброзії вглиб міста. Також трапляються поодинокі особини по вул. Набережній (з боку р. Стир), поблизу заплави р. Сапалаївки в парку 900-річчя Луцька, або групами до 30 особин по вул. Чорновола (район новобудов), просп. Соборності (біля супермаркету «Там-Там» на місці приїзного цирку), по вул. Кравчука (біля ТЦ «Слон») та Конякіна (район АС-1).

Район 3 – частина східного промислового вузла, яка включає пустирі, гаражі та складські забудови, де контроль за *A. artemisifolia* не здійснюється взагалі. Значну частину



Рис. 4. Основні райони поширення *Ambrosia artemisifolia* L. на території м. Луцька:

- – за даними О. Я. Іванців та В. В. Іванців (2017)
- – за власними польовими дослідженнями
- 1 – Район північного промвузла
- 2 – Залізничний район
- 3 – Район східного промвузла
- 4 – Район садибної забудови
- 5 – Район південного промвузла

території забудовано не суцільно, що дає амброзії полинолистій змогу легко поширюватися на нові території. Найбільш уражені цим видом вул. Електроапаратна, Героїв Крут і Трунка – райони постійного руху автотранспорту. Кількість на 1 м² становить понад 50 особин, у деяких місцях росте суцільними смугами 5 м завдовжки і 1 м завширшки.

Район 4 є одним із найбільших за площею районів поширення *A. artemisifolia* в межах садибної забудови міста. Первинні осередки поширення амброзії містяться вздовж узбіччя основних автомобільних доріг вулиць Львівської, Володимирської та Ковельської

з подальшим розселенням на прилеглі території. Через пилок амброзії, який є сильним алергеном, найбільшу небезпеку становлять осередки поширення в житловому мікрорайоні Кічкарівка, зокрема, поблизу школи № 2 та довкола ставів по вул. Застав'я.

Амброзія полинолиста значно поширилась і в межах південного промвузла, а саме вздовж вул. Ранкової та Мамсурова – район 5. Найбільші осередки росту *A. artemisifolia* відмічено по вул. Ранковій (рис. 3), паралельно якій проходить гілка залізничної колії, через яку транспортують зерно та іншу продукцію ТОВ «Волинь-Зерно-Продукт». Щільність *A. artemisifolia* на даній території перевищує 100 особин на 1 м², подекуди суцільні смуги тягнуться до 10 м завдовжки і 1,5 м завширшки. З даного осередку амброзія поступово поширюється і на вул. Миколи Куделі, вздовж якої розташовуються житлові будинки. *A. artemisifolia* спорадично росте невеликими групами по 10–15 особин уздовж вулиць Молодогвардійців і Мамсурова, а також поблизу прилеглої залізничної колії.

Таким чином, встановлення основних осередків поширення *A. artemisifolia* на території міста дає підстави стверджувати, що досліджуваний вид відзначено переважно у місцях зі сильно трансформованим несучільним рослинним покривом, де цьому виду легше утриматись у складі рослинних угруповань. Згідно зі значеннями екологічних показників Елленберга, визначених для центральноевропейських видів рослин [23], амброзія полинолиста дуже світло- й теплолюбна рослина посушливих місцевостей, віддає перевагу ґрунтам із низькою кислотністю і трохи підвищеним вмістом поживних речовин. Саме такі екологічні умови формуються вздовж автомобільних і залізничних шляхів, особливо у місцях поєднання двох видів транспорту: сухий піскуватий ґрунт, високий рівень освітлення території та невелика конкуренція з іншими видами рослин. Для ґрунтів Луцька характерним є нейтральне та слаболужне значення рН і певна незбалансованість поживними речовинами, зі збільшенням кількості обмінних Са⁺, К⁺, Na⁺ ближче до транспортних комунікацій [6, 17], де і спостерігаються найбільші осередки поширення *A. artemisifolia*.

На більшій території міста сформувалися сірі опідзолені, легкосуглинисті ґрунти (> 80 %) [10] і у районах садибної забудови, де є відведені ділянки для сільського господарства, внесення добрив, особливо азоту, є додатковим чинником успішного росту *A. artemisifolia*. У ґрунтах центральної та східної частини міста, а також у зелених зонах, де спостерігається збільшення щільності забудови, зменшення ступеня освітленості, зміна гідрологічного режиму ґрунтів, зменшення вмісту азоту й підкислення ґрунтів [17], відзначаються лише одиничні знахідки амброзії полиноистої або взагалі її відсутність.

У місцях, де переважають неглибокі опідзолені чорноземи [10] зі слабкислою чи нейтральною реакцією ґрунту, які добре забезпечені поживними речовинами, спостерігається найбільша щільність популяції амброзії полиноистої – район південного промислового району, де, окрім екологічних уподобань *A. artemisifolia*, характерним є також поєднання різних видів транспорту.

У результаті проведених флористичних досліджень було встановлено, що за останні роки чисельність *A. artemisifolia* на території м. Луцька значно зросла. Осередки росту цього виду виявлено не лише у місцях потенційного заносу, але й на інших ділянках у місті з придатними екологічними умовами. Окрім встановлення основних локалітетів і шляхів занесення амброзії полиноистої, було виявлено, що для більшості осередків поширення *A. artemisifolia*, попри різну реакцію ґрунтового розчину (від слабкислої до слаболужної), спільними умовами успішного росту і подальшого утримання у фітоценозах є порушення цілісності рослинного покриву через нераціональне використання території міста, високий рівень освітленості території, збільшення кількості поживних речовин у

грунті в місцях внесення добрив і збільшенням кількості обмінних Ca^+ , K^+ , Na^+ ближче до транспортних комунікацій. Найбільшим за площею районом поширення амброзії у місті є територія, відведена під садибну забудову. Основні осередки росту з найбільшою щільністю припадають на залізничний район і район південного промислового вузла, а в їзні автотраси – Ковельська, Володимирська та Львівська через постійний «рух повітря» стають основними міграційними коридорами, якими насіння амброзії полинолістої легко поширюється уздовж шосе і на суміжні ділянки, позбавлені щільного рослинного покриву, де за відповідних умов відбувається проростання і подальший ріст *A. artemisiifolia* у місцях, що відповідають її екологічним уподобанням. Враховуючи це, варто використовувати не лише механічні (скошування), а й по можливості хімічні та біологічні контрольні заходи боротьби у тих місцях, де шкідливий вплив обраних засобів на здоров'я населення буде мінімальним. Також доцільним є впровадження правових методів і підвищення обізнаності населення щодо шкідливості цього виду [24].

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Бесарабчук І. В. Нові дані про поширення *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) в м. Луцьку (Волинська область) // Рослини та урбанізація: матеріали VI Міжнар. наук-практ. конф. Дніпро, 2017. С. 9–11.
2. Богословська М. С. Моніторинг агроценозів та особливості поширення амброзії полинолістої // Корми і кормовиробництво. 2009. № 65. С. 47–51.
3. Богословська М. С. Особливості конкурентних взаємовідносин багаторічних злакових трав з рослинами амброзії полинолістої // Агроекол. журнал. 2011. № 3. С. 90–94.
4. Бурда Р. І., Ігнатюк О. А. Методика дослідження адаптивної стратегії чужорідних видів рослин в урбанізованому середовищі. К.: НЦЕБМ НАН України, ЗАТ «Віпол», 2011. 112 с.
5. Іванців О. Я., Іванців В. В. Особливості поширення *Ambrosia artemisiifolia* L. в м. Луцьку // Природа Західного Полісся та прилеглих територій: зб. наук. пр. Т. II. Луцьк: Східноєвроп. ун-т ім. Лесі Українки, 2017. № 14. С. 73–77.
6. Ковальчук Н. П. Еколого-біологічні особливості формування зелених насаджень м. Луцька: автореф. дис. ... канд. с.-г. наук: 06.03.01. Львів, 2006. 19 с.
7. Коцун Л. О., Кузьмішина І. І., Войтюк В. П. та ін. Інвазійні рослини в місті Луцьку (Волинська область) // Наук. вісн. Львів. ун-ту ветеринарної медицини та біотехнологій ім. Гжицького. 2011. Т. 13. № 4 (50). Ч. 4. С. 261–264.
8. Коцун Л. О., Кузьмішина І. І., Войтюк В. П. та ін. Систематичний аналіз урбанофлори міста Луцька // Природа Західного Полісся та прилеглих територій: зб. наук. пр. Т. II. Луцьк: Східноєвроп. ун-т ім. Лесі Українки, 2008. С. 112–129.
9. Коцун Л. О., Кузьмішина І. І., Войтюк В. П. та ін. Сучасний стан урбанофлори міста Луцька // Природа Західного Полісся та прилеглих територій: зб. наук. пр. Т. II. 2009. № 6. С. 130–135.
10. Мольчак Я. О., Фесюк В. О., Картава О. Ф. Луцьк: сучасний екологічний стан та проблеми. Луцьк: РВВ ЛДТУ, 2003. 488 с.
11. Мосякін А. С. Судинні рослини флори України, що є високоінвазійними в Північній Америці: таксономічний аналіз // Укр. ботан. журнал. 2014. Т. 71. № 6. С. 665–672.
12. Мосякін А. С. Судинні рослини флори України, що є високоінвазійними в Північній Америці: географічний аналіз // Укр. ботан. журнал. 2016. Т. 73. № 5. С. 431–439.
13. Протопопова В. В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. К.: Наук. думка, 1991. 204 с.

14. Протопопова В. В., Шевера М. В., Мосякін С. Л. та ін. Інвазійні види у флорі Північного Причорномор'я. К.: Фітосоціоцентр, 2009. 56 с.
15. Протопопова В. В., Мосякін С. Л., Шевера М. В. Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманіттю: сучасний стан і завдання на майбутнє. К.: Ін-т ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 2002. 28 с.
16. Руденко Л. Г., Козаченко Т. І., Ляшенко Д. О. та ін. Геоінформаційне картографування в Україні. Концептуальні основи і напрями розвитку. К.: Наук. думка, 2011. 104 с.
17. Шепелюк М. О. Едафічні умови зростання зелених насаджень міста Луцька // Наук. вісн. НЛТУ України: зб. наук-техн. пр. Сер. Лісове та садово-паркове господарство. 2016. № 26 (3). С. 204–208.
18. Шерстобоева О. В., Мар'юшкіна В. Я., Подберезко І. М. Біорізноманіття фітоценозу і біологічна активність мікрофлори ризосфери амброзії полинолістої // Агроекол. журнал. 2012. № 2. С. 70–76.
19. Boheemen L. A., Lombaert E., Nurkowski K. A. et al. Multiple introductions, admixture and bridgehead invasion characterize the introduction history of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe and Australia // Mol. Ecol. 2017. Vol. 26. N 20. P. 5421–5434.
20. Brandes D., Nitzsche J. Biology, introduction, dispersal, and distribution of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) with special regard to Germany // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutz zd. 2006. Vol. 58. N 11. P. 286–291.
21. Chun Y., Fumanal B., Laitung B. Bretagnolle F. Gene flow and population admixture as the primary post-invasion processes in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations in France // New Phytologist. 2010. Vol. 185. N 4. P. 1100–1107.
22. Cunze S., Leiblein M., Tackenberg O. Range expansion of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe is promoted by climate change // ISRN Ecology. 2013. Vol. 2013. P.1–9.
23. Ellenberg H., Weber H., Düll R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 // Scripta Geobotanica. Göttingen, Germany: Erich Goltze, 1992. Vol. 18. 258 p.
24. European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO). *Ambrosia artemisiifolia* in European countries: impacts and management options // EPPO Reporting Service. 2006. N 9. P. 12–13.
25. Gentili R., Gilardelli F., Bona E. et al. Distribution map of *Ambrosia artemisiifolia* L. (*Asteraceae*) in Italy // Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology. 2017. Vol. 151. N 3. P. 381–386.
26. Genton B. J., Shykoff J. A., Giraud T. High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction // Mol. Ecol. 2005. Vol. 14. P. 4275–4285.
27. Li X-M., Liao W-J., Wolfe L. M., Zhang D-Y. No evolutionary shift in the mating system of North American *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) following its introduction to China // PloS One. 2012. Vol. 7. P. 319–335.
28. Martin M. D., Zimmer E. A., Olsen M. T. et al. Herbarium specimens reveal a historical shift in phylogeographic structure of common ragweed during native range disturbance // Mol. Ecol. 2014. Vol. 23. P. 1701–1716.
29. Meyer L., Causse R., Pernin F. et al. New gSSR and EST-SSR markers reveal high genetic diversity in the invasive plant *Ambrosia artemisiifolia* L. and can be transferred to other invasive *Ambrosia* species // PloSone. 2017. Vol. 12. N 5. P. 176–197.
30. Rich T. C. G. Ragweeds (*Ambrosia* L.) in Britain // Grana. 1994. Vol. 33. N 1. P. 38–43.
31. Richardson D. M., Pysek P., Rejmanek M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distribution. 2000. Vol. 6. P. 93–107.

32. Smith M., Cecchi L., Skjoth C. et al. Common ragweed: a threat to environmental health in Europe // Environ. Int. 2013. Vol. 61. P. 115–126.
33. Tokarska-Guzik B., Bzdęga K., Koszela K. et al. Allergenic invasive plant *Ambrosia artemisiifolia* L. in Poland: threat and selected aspects of biology // Biodiversity: Research and Conservation. 2011. Vol. 21. P. 39–48.

Стаття: надійшла до редакції 16.02.18

доопрацьована 21.06.18

прийнята до друку 04.09.18

DISTRIBUTION FACTORS OF *AMBROSIA ARTEMISIFOLIA* L. (*ASTERACEAE* DUMORT.) IN THE TERRITORY OF LUTSK (VOLYN REGION)

I. Besarabchuk, S. Volgin

Lesya Ukrainka Eastern European National University
13, Volya Ave., Lutsk 43025, Ukraine
e-mail: i.besarabchuk@bk.ru

The distribution of the plant quarantine species – *Ambrosia artemisiifolia* L. (*Asteraceae*) in Lutsk city has been investigated, which grows in territories with different ecological conditions was investigated: on railroad, near rivers, landfills, cultivated fields, residential buildings. Primary distribution centers were marked near railway stations and roadside lanes of the road. The first massive appearance of *A. artemisiifolia* on the territory of the city are observed at the end of April – the beginning of May, the flowering begins in mid-August and lasts until October. The basic localities were indentified and the map of *A. artemisiifolia* distribution on the territory was compiled. There are five main areas of distribution of *A. artemisiifolia* within the city: three areas of industrial units (northern, southern and eastern), railway area and area of building. The largest area of distribution of *A. artemisiifolia* in the city is the area of the building, and the main centers of growth with the highest density fall into the railway area and the area of the southern industrial place. It was found that the distribution of *A. artemisiifolia* deep into the city takes place from the railway and industrial areas as well, as from the entry roads – the streets Kovelska, Volodymyrska and Lvivska. It was hypothesis established that the successful area capture by this species within the city is connected with the environmental preferences of *A. artemisiifolia*: in places of distribution there is a high level of illumination of the territory, an increased amount of exchangeable Ca^{+} , K^{+} , Na^{+} in the soil, it neutral or light-grained soil pH reaction, violation of vegetation density, due to which the competitiveness of the investigated species and its further maintenance in phytocoenoses increases. Usage of only mechanical (periodic abatement) methods of combating with this species do not give positive results, so it is recommended that chemical and biological control measures be used in accessible places, as well as the introduction of legal aspects and raising public awareness of the harmfulness of this species.

Keywords: adventitious species, *Ambrosia artemisiifolia* L., quarantine weed, distribution center, anthropogenic influence

БІОАКУМУЛЯЦІЯ ЛУЖНИХ, ЛУЖНОЗЕМЕЛЬНИХ МЕТАЛІВ І ОКРЕМИХ АКТИНОЇДІВ У МІЦЕЛІІ ТА ПЛОДОВИХ ТІЛАХ ЕКТОМІКОРИЗНИХ ГРИБІВ

М. Вінічук

*Житомирський державний технологічний університет
вул. Чуднівська, 103, Житомир 10005, Україна
e-mail: mykhailo59@gmail.com*

У статті узагальнено результати кількісної оцінки вмісту лужних і лужноземельних металів, а також окремих актиноїдів у вільноростучому міцелії ектомікоризних грибів верхніх (0–10 см) шарів ґрунту бореальних лісових екосистем Швеції. Досліджено та порівняно вміст цих елементів у загальній масі ґрунту, ризоплані, ризосфері та плодових тілах грибів. У згаданих фракціях було досліджено вміст і дано порівняльну оцінку калію (K), рубідію (Rb), стабільного цезію (^{133}Cs), радіоактивного цезію (^{137}Cs), кальцію (Ca), стронцію (Sr), а також торію (Th) та урану (U). Показано, що у грибниці може бути локалізовано до 50 % (у середньому ≈ 15 %) радіонуклідів від загального його вмісту в даному шарі ґрунту. Плодові тіла грибів містять приблизно на порядок меншу частку радіонуклідів – не більше 0,12 % від загальної кількості радіоцезію, зосередженого у надземній фітомасі лісових рослин. Крім радіоактивного цезію, всі три лужні метали – K, Rb та ^{133}Cs також активно накопичуються як міцелієм грибів, так і їхніми плодовими тілами. Концентрація калію в міцелії грибів у 4–5, а у плодових тілах \approx у 70 разів перевищує вміст цього елемента в загальній масі ґрунту – едафосфері. Вміст рубідію у міцелії грибів перевищує його вміст у ґрунті у 3,5 рази, а у їхніх плодових тілах – майже у 70 разів. Концентрація стабільного цезію у міцелії грибів та їхніх плодових тілах перевищує його вміст в едафосфері майже у 3 та 20 разів відповідно. У той же час гриби не накопичують лужноземельні метали Ca і Sr – у міцелії грибів та едафосфері концентрація цих елементів приблизно однакова. Концентрація актиноїдів (Th та U) у міцелії грибів є помітно нижчою, ніж в едафосфері. Встановлено, що у міцелії грибів може бути зосереджено від ≈ 2 % (Th) до ≈ 27 % (K) від загального вмісту елемента у верхньому (0–10 см) шарі лісового ґрунту.

Ключові слова: едафосфера, міцелій, метали, плодові тіла, ризоплана, ризосфера

У радіоактивного цезію (^{137}Cs), що потрапив у навколишнє середовище внаслідок аварії на Чорнобильській АЕС у 1986 р., уже відбувся період напіврозпаду. Разом з тим, ^{137}Cs , що надійшов у довкілля після аварії та АЕС Фукусіма у 2011 р., все ще залишається одним із критичних продуктів поділу. Міграція радіоцезію в лісових екосистемах істотно відрізняється від його поведінки в інших екосистемах, насамперед через велику кількість грибного міцелію у верхніх, багатих на органічну речовину горизонтах ґрунту [13]. У ґрунтах бореальних лісових екосистем гриби є домінуючим компонентом біомаси мікроорганізмів, а міцелій як сапротрофних, так і мікоризних видів відіграє важливу роль і в руйнуванні органічної речовини, і у процесах мінерального живлення рослин через густу мережу симбіотичних мікоризних асоціацій [10]. Екзоферменти, що виділяються грибним міцелієм, сприяють вивільненню елементів живлення з органічних субстратів, у результаті чого як міцелій, так і плодові тіла грибів здатні накопичувати значну кількість як есенціальних макроелементів, так і тих стабільних і радіоактивних природних ізотопів,

які, будучи антропогенними забруднювачами, можуть за підвищених концентрацій бути токсичними для людини [12]. Особлива роль належить грибам у процесах міграції радіоактивного цезію у ґрунтах лісових екосистем [13].

Незважаючи на важливість радіоекологічних функцій грибів у лісових системах [1, 13], причини та механізми, що пояснювали би високі концентрації цього радіонукліду у грибах, порівняно з рослинами, залишаються недостатньо вивченими. Крім радіоцезію, гриби також ефективно накопичують у своїх плодових тілах лужні елементи: калій (K), рубідій (Rb) і стабільний цезій (^{133}Cs) [5, 8]. Показано, що вміст цезію як радіоактивного (^{137}Cs), так і стабільного (^{133}Cs), а також Rb у плодових тілах грибів може на порядок перевищувати вміст цих елементів у рослинах, що зростають у тих же біотопах [15].

Плодові тіла грибів здатні акумулювати у значних кількостях як радіонукліди, зокрема, радіоактивний цезій, так і інші стабільні ізотопи. На сьогодні опубліковано цілу низку досліджень, у яких показано, як ті чи інші види грибів, зокрема, їхні плодові тіла, накопичують і радіонукліди, й інші елементи [3]. Проте плодове тіло ектомікоризних грибів – це лише порівняно невелика ($\approx 5\%$) частина тіла окремого організму, яку можна побачити під час грибного сезону, тоді як основна частина грибною біомаси, грибний міцелій, міститься нижче поверхні ґрунту [9].

Експериментальні дані щодо здатності міцелію грибів накопичувати ті чи інші елементи, у тому числі радіоізотопи, досить обмежені. На сьогодні відомі лише окремі роботи, у яких були намагання на основі експериментальних досліджень, проведених у природних умовах, дати кількісну оцінку акумуляційної здатності грибною міцелію щодо радіоактивних і стабільних ізотопів [4, 12]. Важливою є роль окремих ґрунтових фракцій, таких як ризосфера та ризоплана, які можуть розглядатись як окремі ланки у трофічних взаємозв'язках, зокрема, для ектомікоризних грибів. Хоча оцінити величину біомаси міцелію ґрунту надзвичайно складно, деякі оцінки все ж є [9, 13], що дає змогу визначити, яка кількість того чи іншого елемента може бути зосереджена у грибах, зокрема, у міцелії.

Метою даної роботи є узагальнення відомостей про вміст радіоцезію, лужних і лужноземельних металів, а також окремих актиноїдів у міцелії ектомікоризних грибів, як фактора, що великою мірою визначає рівень цих елементів у верхніх, багатих на органічну речовину шарах лісового ґрунту. У розрахунках було використано отримані нами оцінки біомаси міцелію у верхніх (0–10 см) шарах досліджуваних лісових ґрунтів [13].

Матеріали і методи

Дослідження проводили у лісових екосистемах центральної Швеції, на глинисто-піщаних ґрунтах. Переважними видами у 80–100-річних деревостанах є ялина європейська (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) та сосна звичайна (*Pinus sylvestris* L.) а у трав'янистому покриві здебільшого трапляються чорниця (*Vaccinium myrtillus* L.), орляк звичайний (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), підбіл звичайний (*Tussilago farfara* L.), хвощ лісовий (*Equisetum silvaticum* L.). Зразки ґрунту і плодові тіла грибів відбирали протягом вересня–листопада з десяти ділянок (близько 10 м² кожна), розміщених на відстані 20–50 м одна від одної із загальної площі близько 2,0 га. У межах кожної ділянки за допомогою циліндричного бура (5,7 см у діаметрі) відбирали 4 зразки ґрунту до глибини 10 см навколо та безпосередньо у місцях зростання плодових тіл грибів ($\approx 0,5$ м²). Там же відбирали плодові тіла (12 видів грибів – зразків), визначали їхню видову приналежність, висушували за температури 35 °С до постійної маси для елементного аналізу. Аліквотні частини зразків ґрунту (30–50 г з глибини 0–5 і 5–10 см) використовували для хімічного аналізу та вилучення міцелію. Грибні структури (всього 9 зразків – окремі гіфи, їхні сполучення, ризоморфні утворення, окремі

склероції, окремі інфіковані мікоризні кінчики коренів) отримували із зразків ґрунту під мікроскопом середнього (х60) збільшення з додаванням невеликої кількості дистильованої води. Метод детально описано у Vinichuk & Johanson [13]. Із ґрунтових зразків також вилучали такі фракції ґрунту: едафосфера (9 зразків) – фракція після просіювання ґрунту крізь сито з розміром отворів 2 мм; ризосфера (6 зразків) – частки ґрунту, асоційовані з дрібними та середнього розміру коренями, що залишилися на ситі після просіювання; ризоплана (6 зразків) – дрібні корені рослин (≤ 2 мм) і частки ґрунту безпосередньо на них [6].

Концентрацію елементів у зразках (на суху вагу, с.в.) визначали мас-спектрометричним методом (ICP-MS) у лабораторії ALS Scandinavia AB, Luleå за методикою, наведеною у Rodushkin et al. [11]. Статистичну обробку даних проводили з використанням дисперсійного аналізу (ANOVA) і коефіцієнтів кореляції за Пірсоном. Програмне забезпечення Minitab (© 2010 Minitab Inc).

Результати і їхнє обговорення

Ми вивчали такі види ектомікоризних грибів: *Boletus edulis* (Bull); *Collybia peronata* (Bolton) P. Kumm. (сапротроф); *Cortinarius odorifer* Britzelm.; *Cortinarius armeniacus* (Schaeff.) Fr.; *Cortinarius* sp.; *Cantharellus tubaeformis* Fr. ; *Hypholoma capnoides* (Fr.) P. Kumm. (сапротроф); *Lactarius deterrimus* Gröger; *Lactarius scrobiculatus* (Scop.) Fr.; *Lactarius trivialis* (Fr.) Fr.; *Sarcodon squamosus* (Schaeff.) Quél.; *Suillus granulatus* (L.) Roussel; *Suillus variegatus* (Sw.) Richon & Roze; та *Tricholoma equestre* (L.) P. Kumm.

Згідно з отриманими нами даними, вміст вільноростучого міцелію у лісовому ґрунті (до глибини 0–10 см) варіює у широкому діапазоні – від 0,07 до 70 мг сухої речовини в одному грамі ґрунту. Враховуючи те, що отримані величини біомаси міцелію у верхніх шарах досліджуваних лісових ґрунтів швидше недооцінені, ніж переоцінені, та враховуючи показник щільності ґрунту $0,4 \text{ г см}^{-3}$, приймаємо, що питомий вміст міцелію у цьому шарі ґрунту становитиме від 3 до 6 об'ємних відсотків. Наведені значення досить добре узгоджуються з оцінками, наведеними у наших попередніх роботах [13, 14]. Оцінюючи біомасу тонких (≤ 2 мм у діаметрі) коренів у ґрунті, використовували дані (400 г/м^2 до глибини 90 см) для ґрунтів хвойних лісів Бельгії, де у насадженнях переважає сосна звичайна віком 70 років [7]. Розрахунки показують, що середня біомаса коренів (≤ 2 мм) до глибини 0–10 см може бути в межах від 18,4 до 23,4 мг коренів у одному кілограмі ґрунту. Як показано у нашій попередній роботі [16], середня біомаса плодових тіл грибів (переважно види *Cortinarius*, *Suillus* та *Russula*, всього проаналізовано 318 зразків) дорівнює $0,67$ (діапазон $0,5 \times 10^{-5}$ – $3,1$) г / 1 м^2 , що в перерахунку на 1 кг ґрунту до глибини 10 см становитиме $\approx 0,017$ мг/кг.

Вміст радіоцезію у плодових тілах грибів приблизно на порядок перевищує концентрацію радіонукліду у вегетативному тілі гриба – міцелії (табл. 1). Ґрунтуючись на величині питомої активності радіоактивного цезію в міцелії ектомікоризних грибів і оцінках біомаси його у ґрунті, можна стверджувати, що у грибниці може бути локалізовано до 50 % радіонукліду від загального його вмісту в даному шарі ґрунту [12, 13]. У середньому ж, згідно з тими ж даними, міцелій лісових ґрунтів здатен вміщувати у собі ≈ 15 % радіонукліду. Плодові тіла грибів містять приблизно на порядок меншу частку радіонукліду – не більше 0,12 % від загальної кількості радіоцезію, зосередженого у надземній фітомасі лісових рослин [16].

Усі три лужні метали – калій (K), рубідій (Rb) і стабільний цезій (^{133}Cs) активно накопичуються як міцелієм грибів, так і їхніми плодовими тілами [7, 15]. Так, встановлено, що вміст калію у фракції ризосфера перевищує, а у фракції ризоплана значно перевищує

концентрацію цього елемента в едафосфері, тоді як концентрація калію у міцелії грибів у 4–5 разів перевищує його вміст у загальній масі ґрунту – едафосфері (табл. 1). Оскільки фракція ризоплана являє собою дрібні корені рослин, можна стверджувати, що вміст калію у міцелії грибів і рослинах приблизно однаковий. Плодові тіла досліджуваних видів грибів містять у середньому 44 956 мг калію на 1 кг маси, що приблизно у 70 разів перевищує вміст цього елемента у ґрунті, та приблизно в 14 разів у рослинах (ризоплана), що зростають у тих же умовах. Високий вміст калію у грибах пояснюється участю останнього у процесах осморегуляції та формуванні плодових тіл.

Рубідію у міцелії грибів містилось у середньому 13,8 мг/кг, а у плодових тілах грибів – 269,2 мг/кг, тоді як у загальній масі ґрунту концентрація рубідію була на рівні 3,98 мг/кг. У фракціях ризосфера та ризоплана вміст рубідію трохи вищий, ніж у ґрунті, – 5,4 та 6,8 мг/кг відповідно (табл. 1). Таким чином, у міцелії грибів вміст рубідію перевищує його вміст у ґрунті у 3,5 разу, а у їхніх плодових тілах – майже у 70 разів. Порівняно з рослинами (ризоплана), що зростають у тих же місцях, вміст рубідію у міцелії грибів є вищим приблизно удвічі, а у їхніх плодових тілах – майже у 40 разів (табл. 1).

Концентрація стабільного цезію в міцелії грибів (0,8 мг/кг) майже втричі перевищує його вміст у загальній масі лісового ґрунту – едафосфері (0,3 мг/кг). Середній вміст цього елемента у плодових тілах досліджуваних видів грибів виявився приблизно у 20 разів вищим від його фонові концентрації. Концентрації цезію у фракції ризосфера та ризоплана мало відрізнялися від концентрації у ґрунті і становили відповідно 0,37 та 0,19 мг/кг (табл. 1). Таким чином, вміст стабільного цезію у міцелії грибів у 4 рази, а у плодових тілах грибів – у 20 разів перевищує вміст цього елемента у рослинах (ризоплана). Отже, стабільний цезій гриби накопичують у менших кількостях, ніж радіоактивний, оскільки стабільний цезій зафіксований у кристалічних решітках мінералів, а отже, біологічна доступність його є нижчою.

Таблиця 1

Середня концентрація елементів у фракціях ґрунту і грибах, $M \pm SD$, мг/кг сухої ваги.

n – кількість проаналізованих зразків

Елементи	Едафосфера (n=9)	Ризосфера (n=6)	Ризоплана (n=6)	Міцелій (n=9)	Плодові тіла (n=9)
Калій	643±215	899±301	3 215±843	2 868±728	44 959±20 446
Рубідій	3,98±2,7	5,40±4,40	6,80±1,73	13,8±6,90	269±234
Цезій	0,30±0,23	0,37±0,29	0,19±0,05	0,80±0,80	6,10±6,40
Кальцій	11 785±11 335	16 042±9 513	10 514±7 122	15 780±9 992	323±287
Стронцій	17,1±10,6	22,6±7,77	18,7±7,85	17,9±6,76	0,74±0,73
Торій	1,10±0,89	1,45±1,23	0,28±0,22	0,74±0,70	0,004±0,003
Уран	6,85±12,06	9,36±9,77	5,79±6,89	3,11±3,72	0,02±0,05
Радій	<0,005	<0,005	<0,005	<0,005	<0,005

Розрахунки показують, що за вмісту міцелію у межах від 30 до 60 мг сухої речовини в одному грамі ґрунту в ньому може бути зосереджена значна частина загальної кількості калію ґрунту – від 13,4 до 26,8 %. Вміст стабільного цезію (^{133}Cs) у вегетативному тілі ектомікоризних грибів може становити від 7,6 до 15,2 % від загального його вмісту у ґрунті, тоді як частка рубідію, зосередженого у міцелії грибів, становить від 10,4 до 20,9 % (рис. 1).

Вміст кальцію (Ca) та стронцію (Sr) у міцелії грибів виявився трохи вищим, ніж їхні концентрації у фракції едафосфера. Так, концентрація кальцію та стронцію становила 15 780 та 17,9 мг/кг у міцелії грибів і 11 785 та 17,1 мг/кг у фракції едафосфера відповідно. Плодові тіла містять мало кальцію – в середньому 323 мг/кг речовини (табл. 1). З огляду на вміст міцелію у ґрунті, частка кальцію, яка може бути зосереджена у вегетативному тілі

гриба, від загального вмісту елемента у ґрунті є незначною і становитиме від 4,0 до 8,0 %. Близькі значення отримано і для стронцію: грибний міцелій може містити від 3,2 до 6,3 % від загального вмісту елемента у ґрунті (рис. 1). Вміст стронцію у плодкових тілах грибів у середньому становить 0,74 мг/кг, тоді як у ґрунті – 14,3 мг/кг. Хоча структурні функції кальцію у грибах невідомі і його доступ до апопласту обмежений, він все ж наявний у клітинах грибів у відносно невисоких концентраціях. Відомо також, що даний елемент концентрується переважно на поверхні міцелію у вигляді великих кристалів, які можна спостерігати, наприклад, на щільно переплетених гіфах маслака зернистого (*Suillus granulatus* (L.)) [17].

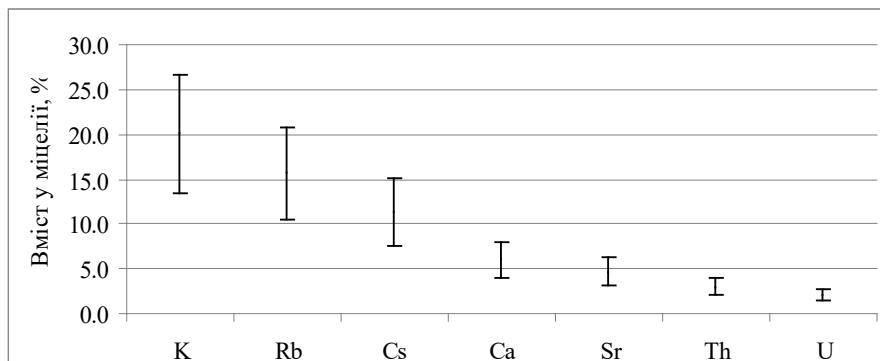


Рис. 1. Відносний вміст лужних і лужноземельних металів, а також актиноїдів у міцелії ектомікоризних грибів від загальної їхньої кількості у верхньому (0-10 см) шарі лісового ґрунту, %

Середній вміст торію (Th) у міцелії грибів виявився приблизно на третину нижчим від його концентрації у фракціях едафосфера та ризосфера. У фракції ризоплана середня концентрація цього елемента становила 0,28 мг/кг. У плодкових тілах грибів вміст торію виявився на порядки нижчий (0,004 мг/кг) від його вмісту у міцелії (табл. 1).

Концентрація урану (U) в міцелії грибів приблизно удвічі нижча від його вмісту у загальній масі лісового ґрунту – едафосфері, та втричі нижча від концентрації у ризосфері. Вміст урану у фракції ризоплана був на рівні 5,8 мг/кг, а концентрація у плодкових тілах грибів – 0,02 мг/кг (табл. 1).

Очевидно, що обидва актиноїди не накопичуються ані грибами, ні рослинами. Низький вміст обох елементів у плодкових тілах грибів може свідчити про наявність ефективного механізму запобігання надходженню в них як урану, так і торію. Розрахунки показують, що за таких концентрацій у міцелії грибів може бути зосереджено від 1,4 до 2,7 % урану та від 2,0 до 4,1 % торію загального їхнього вмісту у верхньому, 0–10 см шарі лісового ґрунту [2].

Вміст радію ($^{226, 228}\text{Ra}$) у всіх досліджуваних фракціях, включаючи і гриби, становив менше 0,005 мг/кг.

Розрахунки показують, що у фракції ризоплана (дрібні корені рослин) зосереджена порівняно незначна частина загального вмісту досліджуваних елементів у ґрунті. Так, виходячи з умови, що вміст даного компоненту у ґрунті становить 18,4–23,4 мг в одному кілограмі ґрунту, у ньому відповідно може міститись у % від загального вмісту у ґрунті 9,2–11,7 % калію; 3,2–4,0 % рубідію; 2,0–2,6 % стронцію; 1,6–2,9 % кальцію; 1,6–2,0 % урану. Вміст інших елементів у фракції ризоплана виявився < 2,0 % від загального їхнього вмісту у ґрунті.

Розрахунки також показують, що навіть за значно вищої концентрації окремих із досліджуваних елементів у плодкових тілах грибів, порівняно з їхнім вмістом у загальній

масі ґрунту, останні, внаслідок незначної їхньої біомаси, містять у собі дуже малу частину елементів від їхньої загальної кількості у ґрунті. Так, найбільше у плодових тілах грибів зосереджено калію (0,12 %) та рубідію (0,11 %), тоді як вміст інших елементів вимірюється сотими й тисячними частками відсотка.

Вміст елементів у плодових тілах досліджуваних видів грибів також помітно варіює. Так, підвищені концентрації Ca та Sr виявлено у плодових тілах рядовки зеленої (*Tricholoma equestre*), торію у плодових тілах хряща-молочника (*Lactarius deterrimus*), калію, рубідію, цезію та урану у плодових тілах павутичників (*Cortinarius* spp.).

Мікроскопічний метод, за допомогою якого отримані кількісні оцінки (біомасу) вільноростучого міцелію, зосередженого у верхніх шарах лісового ґрунту, має певні обмеження, оскільки не забезпечує повного вилучення досліджуваного матеріалу із ґрунту. Тому величина біомаси міцелію у ґрунті швидше недооцінена, ніж переоцінена. Наведені у даній роботі відсотки вмісту того чи іншого елемента у вегетативному тілі грибів хоча і добре узгоджуються з результатами інших досліджень, але насправді можуть бути навіть вищими.

Поряд із цим, дані дослідження свідчать про таке:

1. У міцелії грибів концентрація Ca, Rb, ^{133}Cs та Th вища, ніж у рослинах (фракція ризоплана), що зростають у тих же місцях.
2. Концентрація K, Sr та U в міцелії грибів є такою ж або навіть нижчою, ніж у рослинах.
3. Серед досліджуваних елементів K, Rb та ^{133}Cs інтенсивно акумулюються міцелієм грибів – концентрація їх у міцелії грибів є значно вищою, ніж у загальній масі ґрунту (едафосфері).
4. Найбільш інтенсивно міцелій грибів накопичує K, Rb та ^{133}Cs .
5. Такі елементи як Ca та Sr не накопичуються грибами: у міцелії грибів і едафосфері концентрація їх приблизно однакова.
6. Концентрація актиноїдів (Th та U) у міцелії грибів є помітно нижчою, ніж у едафосфері, що може свідчити про наявність ефективного механізму перешкоджання надходження їх у гриби.
7. У міцелії грибів може бути зосереджено від $\approx 2\%$ (Th) до $\approx 27\%$ (K) від загального вмісту елемента у верхньому (0–10 см) шарі лісового ґрунту.
8. Серед досліджуваних видів найбільш інтенсивно накопичують плодові тіла *Tricholoma equestre* (Ca, Sr), *Lactarius deterrimus* (Th), *Cortinarius* spp. (K, Rb, Cs, U). Відносний вклад названих видів у загальну кількість того чи іншого елемента у ґрунті $< 1\%$.
9. Фракція ризоплана (дрібні корені рослин) містить у собі приблизно удвічі меншу частку від загального вмісту досліджуваних елементів у ґрунті, порівняно з їхнім вмістом у міцелії грибів.

Робота виконана на кафедрі ґрунтів і навколишнього середовища Шведського університету сільськогосподарських наук. Автор висловлює подяку Шведському університетові сільськогосподарських наук і Житомирському державному технологічному університетові за фінансову підтримку цього проекту. Автор також вдячний професорові Karl J. Johanson, докторові Ivanka Nikolova та докторові Andy F. S. Taylor за цінні поради та допомогу.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Вінчук М.* Радіоекологічні функції мікоризоутворюючих макроміцетів. Житомир, 2011. 238 с.
2. *Вінчук М.* Торій та уран у фракціях ґрунту та окремих видах макроміцетів бореальних лісових екосистем // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. 2012. № 20 (2). С. 10–17.
3. *Плотников М. А.* Биологическая аккумуляция радионуклидов высшими грибами в условиях лесных экосистем Пензенской области: дис. канд. биол. наук: 03.02.08. М., 2011. 136 с.
4. *Berthelsen B. O., Olsen R. A., Steinnes E.* Ectomycorrhizal heavy metal accumulation as a contributing factor to heavy metal levels in organic surface soils // *Sci. Total Environ.* 1995. Vol. 170. N 1–2. P. 141–149.
5. *Gasó M., Segovia N., Morton O.* et al. ¹³⁷Cs and relationships with major and trace elements in edible mushrooms from Mexico // *Sci. Total Environ.* 2000. Vol. 262. N 1–2. P. 73–89.
6. *Gorban G. R., Clegg S.* A conceptual model for nutrient availability in the mineral soil-root system // *Can. J. Soil Sci.* 1996. Vol. 76. P. 125–131.
7. *Janssens I. A., Sampson D. A., Curiel-Yuste J.* et al. The carbon cost of fine root turnover in a Scots pine forest // *Forest Ecol. Management.* 2002. Vol. 168. P. 231–240.
8. *Johanson K. J., Vinichuk M. M., Taylor A., Nikolova I.* Uptake of elements by fungi in the Forsmark area. SKB Rapport, SKB TR-04-26. SLU, 2004. 77 p.
9. *Olsen R. A.* The transfer of radiocaesium from soil to plants and fungi in seminatural ecosystems. In: *Nordic Radioecology: The transfer of radionuclides through Nordic ecosystems to man.* Edited by H. Dahlgard, 1994. 62. Elsevier, Amsterdam, P. 265–287.
10. *Read D., Perez-Moreno J.* Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? // *New Phytologist.* 2003. Vol. 157. P. 475–492.
11. *Rodushkin I., Engström E., Sörlin D., Baxter D.* Levels of inorganic constituents in raw nuts and seeds on the Swedish market // *Sci. Total Environ.* 2008. Vol. 392. P. 290–304.
12. *Vetter J.* Zinc content of sporocarps of basidiomycetous fungi / J. Vetter, I. Siller, Zx. Horváth // *Mycologia.* 1997. Vol. 89. P. 481–483.
13. *Vinichuk M., Johanson K.* Accumulation of ¹³⁷Cs by fungal mycelium in forest ecosystems of Ukraine // *J. Environ. Radioact.* 2003. Vol. 64. P. 27–43.
14. *Vinichuk M., Johanson K., Taylor A.* ¹³⁷Cs in the fungal compartment of Swedish forest soils // *Sci. Total Environ.* 2004. Vol. 323. P. 243–251.
15. *Vinichuk M., Rosén K.* Cesium (¹³⁷Cs and ¹³³Cs) and Selected Metals in the Environment, Publisher: Science Publishing Group, (In English). 2015. 102 pp.
16. *Vinichuk M., Rosén K., Dahlberg A.* ¹³⁷Cs in fungal sporocarps in relation to vegetation in a bog, pine swamp and forest along a transect // *Chemosphere.* 2013. Vol. 90. N 2. P. 713–720.
17. *Wallander H., Mahmood S., Hagerberg D.* et al. Elemental composition of ectomycorrhizal mycelia identified by PCR-RFLP analysis and grown in contact with apatite or wood ash in forest soil // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2003. 44 (1). P. 57–65.

Стаття: надійшла до редакції 17.11.17

доопрацьована 16.04.18

прийнята до друку 02.05.18

**BIOACCUMULATION OF SELECTED ALKALI METALS,
ALKALINE EARTH METALS AND ACTINIDES IN MYCELIUM AND FRUIT
BODIES OF ECTOMYCORRHIZAL FUNGI**

M. Vinichuk

*Zhytomyr State Technological University
103, Chudnivska St., Zhytomyr 10005, Ukraine
e-mail: mykhailo59@gmail.com*

We attempted to quantify the content of alkaline and alkaline earth metals as well as selected actinides in the free-growing mycelium of ectomycorrhizal fungi in the upper (0–10 cm) soil layers of the boreal forest ecosystems of Sweden. The content of these elements in the bulk soil, rhizosphere, soil-root interface, and fungal fruit bodies was also measured and compared. Specifically we analyzed the content of potassium (K), rubidium (Rb), stable cesium (^{133}Cs), radioactive cesium (^{137}Cs), calcium (Ca), strontium (Sr), thorium (Th) and uranium (U). It has been shown that within fungal mycelium may be localized up to 50 % (on average, ≈ 15 %) of the total radioactivity of the radioactive radiocaesium in the soil. Fruit bodies of fungi contain approximately an order of magnitude less of the radionuclide – up to 0,12 % of the total activity concentration of radiocaesium concentrated in the above-ground forest vegetation. In addition to radioactive caesium, all three alkali metals – K, Rb and ^{133}Cs actively accumulated by fungal mycelium as well as their fruit bodies. The concentration of potassium in the mycelium of fungi was 4–5, and in the fruit bodies about 70 times greater than the content of this element in the bulk soil. The concentration of rubidium in the mycelium of fungi was found to be 3.5 times higher, and in their fruit bodies – almost 70 times higher of that in bulk soil. The concentration of stable cesium in the mycelium of fungi and their fruit bodies exceeded its content in the bulk soil by factor 3 and 20 respectively. Fungi do not accumulate alkaline earth metals Ca and Sr – its concentrations in the fungal mycelium and bulk soil was nearly the same. The concentration of actinides (Th and U) in the fungal mycelial is found to be significantly lower than in bulk soil. Within the body of wild growing fungal mycelia may be comprised between ≈ 2 % (Th) and ≈ 27 % (K) of the total content of the element in the upper (10 cm) organic reach layers of forest soil.

Keywords: bulk soil, metals, mycelium, fruiting bodies, rhizosphere, soil-root interface

ТЕОРЕТИЧНІ АСПЕКТИ ОЦІНКИ РЕЗИСТЕНТНОСТІ РОСЛИН ЗА УМОВ УРБАНІЗОВАНОГО СЕРЕДОВИЩА (БІОМОРФОЛОГІЧНИЙ ПІДХІД)

О. Щербакова¹, О. Литвиненко², В. Новосад¹, К. Новосад¹

¹Національний науково-природничий музей НАН України
вул. Б.Хмельницького, 15, Київ 01601, Україна
e-mail: botmuseum@ukr.net

²КВНЗ «Херсонська академія неперервної освіти»
вул. Покришева, 41, Херсон 73034, Україна
e-mail: suitti.ks@mail.com

Резистентність видів рослин зумовлена високим рівнем їхньої пластичності щодо факторів довкілля і проявляється через здатність зберігати й відновлювати основні риси структури за умов впливу стрес-факторів, при цьому будь-які зміни параметрів відбуваються у межах норми реакції. Оцінка рекреаційної складової довкілля як реакційної константи щодо видів рослин урбанізованих територій дає змогу використовувати похідний термін «рекреаційна резистентність» для позначення диференційованої стійкості рослин до різного роду порушень, викликаних факторами рекреації. На засадах біоморфологічного аналізу в рамках популяційно-онтоморфогенетичного напрямку досліджень запропоновано алгоритм диференціації рекреаційної резистентності рослин на різних організаційних рівнях. Резистентність автономної особини, яка проявляється фізіономічно в ознаках основної біоморфи розглядаємо як аутирезистентність; демрезистентність – стійкість елементарних популяційних структур у певних умовах місцевиростання; син-, флорорезистентність – стійкість фітоценотичних позицій, конкурентоспроможність у різновидових саморегульованих природних фітосистемах (флорокомплексах, фітоценозах) за різних еколого-ценотичних і антропогенних умов. Показана можливість і пріоритетність використання біоморфологічних (популяційно-онтоморфогенетичних) ознак як маркерних в оцінці рекреаційної резистентності на кожному з організаційних рівнів. За запропонованою методикою оцінки рекреаційної резистентності означені та попередньо охарактеризовані 4 категорії резистентних груп видів рослин: рекреатофіли, мезо-, оліго- та рекреатофоби. Характеристики резистентних груп інтегруються за результатами аналізу диференціальних ознак резистентності різних рівнів. Поглиблений біоморфологічний аналіз видів рослин дає можливість обґрунтувати припущення щодо причин їхнього критичного стану та перспектив виживання за умов рекреатопресії в урбанізованому середовищі.

Ключові слова: біоморфологічний аналіз рослин, рекреаційна резистентність, урбанізоване середовище

Аналіз стійкості й можливостей виживання рослин у трансформованих урбоекосистемах і прилеглих напівтрансформованих екотонах створює нові перспективи розширення знань біології видів та оцінки їхнього адаптивного потенціалу в умовах ландшафтно-деградації й надмірної рекреації. Такий напрям активно розвивається в рамках популяційно-онтогенетичних, фітоценотичних і флористичних досліджень. Особливої уваги потребує розробка питання методології комплексної оцінки структурно-функціональної організації рослинних систем за умов еколого-ценотичного оптимуму, а також помірної та сильної антропопресії [24].

Виходячи із загальної теорії про адаптацію, встановлення закономірностей адаптивних процесів рослин і їхньої результуючої – резистентності (стійкості), необхідно проводити на різних організаційних рівнях: організмівому, популяційному, фітоценотичному (флорокомплексному) із виділенням ключових для кожного рівня комплексу ознак, які би слугували маркерами стійкості. На сьогодні найбільш теоретично розробленим і апробованим залишається тільки популяційний рівень дослідження.

На організмівому рівні досліджень ґрунтується біоморфологічний (онторморфогенетичний) аналіз. У широкому колі публікацій показано адаптивні характеристики фітобіоморф. На практиці комплексна оцінка адаптаційних властивостей рослин одночасно на організмівому й популяційному рівнях частіше використовується лише під час аналізу їхніх життєвих стратегій [26, 28, 34, 35, 41 та ін.]. Інформативність результатів такого аналізу стосовно можливості їхньої інтерпретації для оцінки рівня стійкості та прогнозування динаміки популяцій зумовлена застосуванням широкого спектра саме біоморфологічних ознак і фітоценотично значущих популяційних характеристик [9, 33, 34 та ін.].

У широкій практиці популяційних досліджень частіше застосовують підхід визначення стану та прогнозування стійкості популяцій за допомогою інтегральної оцінки їхніх демографічних характеристик із використанням низки математично обчислених показників та індексів [1, 5, 8, 18, 36, 43, 53 та ін.]. На підставі аналізу вікової структури запропоновано різні класифікації популяцій, що відображають її стійкість [5, 37 та ін.].

Демографічні характеристики популяцій є відображенням їхнього реального стану в конкретних умовах місцевиростань, проте лише їхній аналіз є недостатнім для оцінки резистентних потенцій рослин щодо забезпечення формування компенсаційної відповіді на зміну зовнішніх факторів окремого елемента популяції чи популяції загалом.

У зарубіжній літературі широко висвітлюються теоретичні аспекти і практичні результати застосування методології математико-статистичної моделі комплексного аналізу життєздатності окремих особин та популяцій загалом (PVA – «population viability analysis») [46, 48, 49, 51, 52 та ін.]. Аналіз життєздатності популяцій застосовується для оцінки стійкості або визначення загрози повного вимирання видів і потребує проведення багаторічного моніторингу за динамікою демографічних, просторових, фенологічних, репродуктивних і багатьох інших характеристик популяцій з урахуванням комплексу еколого-фітоценотичних факторів середовища. Ґрунтовний літературний огляд і оцінка методології PVA проведени Г.О. Клименко, Ю.А. Злобіним [17].

Мало розробленим у теоретичному та практичному аспектах залишається напрям досліджень стійкості популяцій до впливу антропічних факторів [2, 4, 12, 17, 19, 21, 45, 47 та ін.]. Частіше висновки про стан і рівень стійкості популяцій рослин щодо антропічних факторів ґрунтуються лише на порівнянні популяційних демографічних показників, життєвості, еколого-ценотичної стратегії видів за умов антропопресії та еколого-ценотичного оптимуму. Питання відбору критеріїв оцінки стійкості популяцій до антропопресії, зокрема, рекреації, залишається актуальним.

Популяційно-ценотичний (біоценотичний) рівень дослідження [4, 9, 40, 49 та ін.] окреслено лише в загальних рисах. Він передбачає вивчення характеру, напрямку та швидкості зміни структури ценозу у зв'язку зі змінами у структурі популяцій окремих видів, стратегій їхньої поведінки, фітоценотичної ролі, зокрема, залежно від ступеня рекреації [4]. На цьому рівні пропонується оцінка фітоценотичної значущості й активності видів [4], спряженості з певними типами фітоценозів і відповідність фенологічного розвитку термінам вегетаційного періоду.

Можливості оцінки рівня резистентності видів одночасно на організмовому, популяційному та ценотичному (флорокомплексному) рівнях розширює аналіз біоморфологічних і пов'язаних із ними популяційно-онтоморфогенетичних характеристик рослин. Біоморфологічний аналіз із властивою для нього натуралістичною основою – характеристикою фізіономічної організації тіла рослин у просторі та часі, яка відображає пристосованість виду до умов середовища, створює підґрунтя для розробки методологічних основ алгоритму виявлення взаємозв'язків між структурно-ритмологічною складовою фенотипу виду та резистентністю – мірою його стійкості щодо негативних факторів, зокрема, антропопресії.

Мета даної статті – визначити теоретичні аспекти диференціації резистентності видів рослин на основі сучасних біоморфологічних знань у рамках популяційно-онтоморфогенетичного напрямку досліджень, для вирішення завдань екології рослин і проблем созо­логії.

Пріоритетне завдання – встановити маркерні структурні та динамічні ознаки біоморф рослин і пов'язані з ними популяційно-онтоморфогенетичні характеристики, які забезпечують їхню рекреаційну резистентність на організмовому, популяційному та ценотичному (флорокомплексному) рівнях.

Матеріали та методи

Дослідження базувалися на аналізі широкого спектра наукових публікацій, що, в першу чергу, стосуються діагностики стану та стійкості природних популяцій рослин. Під час відбору біоморфологічних маркерів рекреаційної резистентності враховано методики оцінки адаптаційних механізмів формування життєвих стратегій [15, 29, 32 та ін.], онтогенетичних тактик [14] і онтогенетичних стратегій [15]. Запропонований підхід до оцінки рекреаційної резистентності апробований на раритетних видах Київського мегаполісу [22, 42].

Із усього комплексу рекреаційних навантажень враховували передусім фактори прямого впливу на окремі особини, елементарні популяційні структури, ценози або флористичні комплекси, які призводять до різного роду порушень у їхній організації та функціонуванні.

Результати і їхнє обговорення

Термін «резистентність» ми розуміємо в контексті власне біологічного поняття адаптації, яке на сьогодні не має у науці однозначного тлумачення, трактується як процес і як результат в онтогенетичному та філогенетичному аспектах. Розробка цього поняття здійснюється переважно шляхом збагачення його емпіричним матеріалом.

Загалом, резистентність (стійкість) розглядається як властивість біологічної системи підтримувати рівновагу та зберігати основні риси структури й функціонування у відповідь на дію стресових факторів і відновлюватися до вихідного стану після незначних порушень і навантаження [10, 13, 27 та ін.]. Поняття резистентність і адаптація тісно пов'язані між собою, але не тотожні.

Адаптація – генетично детермінований механізм формування стійкості за рахунок фенотипічної та генетичної мінливості, за допомогою перебудови комплексу структурних ознак і функціональних зв'язків рослин, що забезпечує відновлення гомеостазу в змінених умовах середовища [3, 20, 31 та ін.]. Резистентність рослин – результат адаптації.

Резистентність проявляється через здатність зберігати й відновлювати основні риси структури за умов впливу стрес-факторів (короткочасних і несуттєвих), при цьому будь-які зміни параметрів відбуваються у межах норми реакції. Водночас адаптація проявляється через здатність перебудовувати структуру в сильно змінених умовах існування з утворен-

ням нових норм реакцій [13, 24 та ін.]. Різні адаптаційні способи досягнення та підтримання стабільності популяцій, а також формування певних фітоценотичних позицій розглядаються як життєві стратегії (стратегії поведінки, еколого-ценотичні стратегії) рослин [25, 29, 30, 32, 45, 51 та ін.].

Загальноновизнаним є положення про те, що резистентність фітосистем на різних організаційних рівнях забезпечується поліморфізмом і пов'язаними із ним гетерогенністю (внутрішнє структурне та функціональне різноманіття) і пластичністю (здатність змінювати співвідношення структурно-функціональних параметрів) [6, 13, 19, 24 та ін.]. Найвищу резистентність проявляють фітосистеми з високим рівнем гетерогенності та пластичності. Зокрема, Л.Б. Заугольною [9] сформульовано основний принцип стійкості природних популяцій, що визначається як неоднорідність їхньої демографічної структури у просторі й асинхронність розвитку в часі.

Гетерогенність і пластичність можливі, зокрема, завдяки таким універсальним біоморфологічним характеристикам рослин як необмежений ріст, мультипотенційність меристем, модульна організація, динамічна та структурна поліваріантність [11, 39 та ін.]. За проявами біоморфологічної гетерогенності та пластичності рослин у різних умовах місцевиростань стає можливим оцінити рівень їхньої резистентності.

Ми конкретизуємо поняття «резистентність» у контексті характеристики життєздатності різнорівневих фітосистем у комплексі антропоічних чинників довкілля. Для раритетних видів рослин у межах субурбанзони міста таким комплексом є багатофакторний антропоічний вплив. До корінної трансформації або знищення природних фітосистем за умов урбанізації призводять: інтенсивна забудова, прокладання комунікацій, вирубвання лісових масивів, різні види хімічного, механічного та біологічного забруднення, зміна гідрологічної системи за рахунок регулювання водотоків і осушення боліт та ін.

Одним із провідних чинників урбанопресії, які зумовлюють деградацію фітосистем, є рекреаційна діяльність. Оцінка рекреаційної складової довкілля як реакційної константи щодо видів рослин урбанізованих територій дає змогу використовувати похідний термін **рекреаційна** резистентність для позначення диференційованої стійкості рослин до різного роду порушень, викликаних факторами рекреації.

Під час диференціації резистентності в аспекті характеристики взаємодії рослин і середовища на різних рівнях їхньої структури та функціонування відповідний підхід був означений похідними термінами [22, 42]. Так, резистентність індивідуума як генетично зумовлена стійкість до факторів зовнішнього впливу, що порушують гомеостаз організму, розглядаємо як **аутрезистентність** – резистентність автономної особини, яка проявляється фізіологічно в ознаках основної біоморфи;

демрезистентність – стійкість елементарних популяційних структур у певних умовах місцевиростання, яка проявляється на рівні будови та функціонування внутрішньопопуляційних морфологічно однотипних груп особин – онтобіоморф [23], фенобіоморф [38], одновікових статевих і вегетативних генерацій;

син-, флорорезистентність – стійкість фітоценотичних позицій, конкурентоспроможність («*фітосоціальна інтеграція*») у різновидових саморегульованих природних фітосистемах (флорокомплексах, фітоценозах), яка визначається за проявом структурної та динамічної поліваріантності просторово-часової організації морфогенезу дембіоморф [7, 32] за різних еколого-ценотичних і антропоічних умов.

Важливими причинами флуктуацій (випадкових відхилень) названих рівнів організації виступають фактори рекреації, які характеризуються спонтанністю,

різноплановістю і комплексністю, мають безпосередній або опосередкований вплив, тому їх можна вважати комплексно негативними.

Рекреаційний вплив можна розрізнити за його тривалістю: короткочасної та пролонгованої дії; за площею: локальної або суцільної дії. Інтегральною є оцінка його інтенсивності: *значний* рекреаційний вплив призводить до суттєвих порушень фітосистем на усіх рівнях їхньої організації (від рівня конкретних особин до ценотичного або флорокомплексного); *помірний* – спричинює відхилення у структурі та функціонуванні окремих особин і популяційних структур без втрати їхніх фітоценотичних (флорокомплексних) позицій; *незначний* – призводить до порушень на рівні окремих особин без зміни структури на популяційному, ценотичному (флорокомплексному) рівнях.

У відповідності до методології логістики різнорівневого аналізу біоморфологічні маркери рекреаційної резистентності розподілено за рангами, спектрами та значущістю (див. таблицю). Так, *ранги* відображають рівень диференціації об'єктів біоморфологічного аналізу; *спектри* – відповідають предметові біоморфологічного аналізу; *значущість* – визначена за аспектом зв'язку «функція-форма» за комплексом ознак. Основні біоморфологічні (популяційно-онторморфогенетичні) маркерні ознаки названі в аспекті зв'язку «форма-функція» у межах рекреаційної резистентності.

Ранги біоморфологічних маркерних ознак, по суті, конкретизують об'єкт аналізу на певних структурних рівнях. Так, для встановлення **маркерних ознак аутрезистентності** аналізують основну біоморфу як статичний (для певних умов місцевиростань) тип зрілих особин репродуктивного віку. Рангові ознаки біоморф визначаються, залежно від ступеня структурно-просторової інтеграції основної біоморфи, на рівнях: генети; окремої відносно або повністю автономної парціалі (рамети); ізольованого клону тощо.

На рівні окремих особин прямий рекреаційний вплив пов'язаний із пошкодженнями, які знижують їхню життєвість унаслідок часткового або повного відчуження наземної та неглибокої трансформації підземної сфер (витоптування, випалювання), що зумовлює зменшення резервів меристематичних центрів. Тому резистентно значущими будуть такі ознаки організації біоморф, які визначають можливості відновлення втраченої структури та життєвого потенціалу конкретної особини; ознаки, що в цілому забезпечують стійкість окремого рослинного організму (значущість ознак).

Конкретними прикладами біоморфологічних маркерних ознак рекреаційної резистентності на рівні особини (аутрівні) є:

- *ступінь морфологічної дезінтеграції, просторова орієнтація та потужність розвитку вегетативної бази рослини* – визначаються за проявами морфологічної дезінтеграції, напрямком та інтенсивністю росту її скелетних осей (зі збільшенням ступеня морфологічної дезінтеграції особини зростає відносна автономність окремих частин; зі збільшенням потужності й маси вегетативного тіла рослини ймовірність її знищення, часткового відчуження та ступінь ушкоджень знижується);
- *характер просторового розподілу, ступінь захищеності й потужність резерву латентних меристем* – забезпечують можливість і успішність регенерації особини після часткового пошкодження або відчуження окремих органів і систем надземної та підземної сфер;
- *різноманітність бруньок поновлення за структурою та ритмікою розвитку* – визначає багаторічну та сезонну динаміку наростання і галуження осьової пагонової системи й забезпечує її посттравматичне відновлення упродовж поточного або наступного сезону вегетації;

Біоморфологічні (популяційно-онтотоморфогенетичні) маркери рекреаційної резистентності рослин

АУТРЕЗИСТЕНТНІСТЬ	ДЕМРЕЗИСТЕНТНІСТЬ	СИН-, ФІОРОРЕЗИСТЕНТНІСТЬ
<p>Прямий вплив (випиткування, випалювання, рідчуження частини, пошкодження), що призводить до змін на рівні рослинного індивідуума</p>	<p>Характер впливу рекреаційних факторів Прямий або опосередкований вплив на популяційні структури, що призводить до змін їхніх демографічних показників</p>	<p>Прямий або опосередкований вплив на структуру фітоценозів, флористичних комплексів, що спричинює зміну фітоценотичних позицій виду</p>
<p>Ранг маркерних ознак Ознаки основної біоморфи конкретного рослинного індивідуума (генети, автономні парціальні структури – рамети, ізольовані компактні клони)</p>	<p>Ранг маркерних ознак Ознаки біоморфологічно однотипних внутрішньо - популяційних груп особин (фенобіоморф, онтобіоморф, статевих і вегетативних генерацій тощо)</p>	<p>Біоморфологічного аналізу Ознаки дембіоморф [7, 32] (одиниць структури фітосистем фітоценотичного або флорокомплексного рівнів)</p>
<p>Спектр маркерних ознак Статичні морфоструктурні ознаки в конкретних умовах місцевиростання</p>	<p>Предмету біоморфологічного аналізу Морфоструктурні, ритмологічні й онтогенетичні ознаки, реалізовані у певних умовах місцевиростання</p>	<p>Аналізу Просторово-часові ознаки морфогенезу, прояви структурної та динамічної поліваріантності за різних еколого-ценотичних і рекреаційних умов</p>
<p>Значущість маркерних ознак Ознаки, що забезпечують стійкість, можливість і успішність регенерації окремого рослинного індивідуума</p>	<p>Функція-форма Ознаки, що забезпечують самоорганізацію, самопідтримання та стійкість конкретної популяції у рекреаційному середовищі</p>	<p>Функція-форма Ознаки, що забезпечують успішність інтеграції та конкурентоспроможність популяцій виду в багатовидових фітосистемах, а також збереження фітоценотичних позицій під впливом рекреації</p>
<p>Приклади маркерних ознак рекреаційної резистентності Ступінь морфологічної дезінтеграції, просторова орієнтація та потужність розвитку вегетативної бази рослини; характер просторового розподілу, ступінь захищеності й потужність резерву латентних меристем; різноманітність бруньок поновлення за структурою та ритмікою розвитку; ступінь морфологічної спеціалізації зони поновлення пагона; ступінь лігніфікації осьових пагонових систем</p>	<p>Резистентності Онтотенетична стратегія щодо формування репродуктивного резерву популяції; мультипотенційність меристем, що визначають сезонну та багаторічну динаміку формування репродуктивних потенцій популяції; морфоструктурні ознаки потужності та якості репродуктивного резерву популяції</p>	<p>Резистентності Поліваріантність репродуктивної стратегії; поліваріантність онтогенетичної стратегії; просторово-часової структури на рівні інтегрованості у фітосистему; поліваріантність комплексу диференціальних біоморфологічних ознак, що визначають поведінку виду</p>

- *ступінь морфологічної спеціалізації зони поновлення пагона* (зміна довжини метамерів, розростання осьової частини, здатність до коренетворення, захисна спеціалізація покривних листків для захисту аксиллярних бруньок) – визначає певну її автономність і захищеність від прямого впливу рекреаційних факторів (випалювання, витоштування, часткове відчуження та пошкодження вегетативної сфери);
- *ступінь лігніфікації осьових пагонових систем, наявність вторинних захисних покривних тканин* (передбачається, що лігнозні біоморфи більш стійкі до травматичних рекреаційних факторів: зламування, зривання, випалювання, витоштування та ін.).

В умовах рекреаційного впливу на популяцію, що призводить до дестабілізації її демографічної структури, важливо визначити такі ознаки біоморфологічно однотипних груп особин, які би забезпечували на популяційному рівні (демрівні) внутрішнє самопідтримання, поновлення та стійкість. Дестабілізаційні процеси, спричинені рекрецією, в популяціях передусім проявляються: у змінах (спалахах або згасаннях) показників чисельності особин в окремих вікових фракціях і у популяції загалом; у порушенні балансу співвідношення різновікових груп (зміна вікового спектра нормального типу); у зменшенні репродуктивного потенціалу та ін. Відповідні резистентні ознаки визначають структурно-функціональну гетерогенність особин популяції, завдяки якій забезпечується можливість відновлення та стабілізації порушеної структури.

Для встановлення рівня **демрезистентності** рослин необхідний аналіз структурних і динамічних ознак, внутрішньопопуляційних груп особин, більш-менш однорідних з точки зору будови та функціонування:

- онтобіоморф (дорепродуктивних, репродуктивних і пострепродуктивних типів) [23];
- фенобіоморф (із прихованими ростовими, репродуктивними, факультативними та ін. проявами експресії ознак конкретної онтобіоморфи упродовж сезону вегетації) [38];
- окремих генерацій (статевих і вегетативних).

Ознаки структури та ритміки розвитку наведених груп особин, реалізовані у певних умовах місцезростання, можуть слугувати маркерними ознаками резистентності на популяційному рівні (див. таблицю):

- *онтогенетична стратегія щодо формування репродуктивного резерву популяції:*
 - *онтогенетична стратегія щодо формування резерву репродуктивних особин у популяції* оцінюється за співвідношенням в онтогенезі тривалості дорепродуктивного та репродуктивного періодів, що визначає характер вікової структури популяції; накопичення у популяціях зрілих репродуктивних особин (які зазвичай щодо факторів рекреції є більш стійкими) потенційно збільшує резерв генеративних зачатків; швидкий обіг репродуктивних поколінь популяції забезпечує швидкі темпи відновлення її чисельності й репродуктивного потенціалу;
 - *онтогенетична стратегія щодо формування резерву нащадків вегетативного походження* у популяції оцінюється за проявом вегетативного розмноження (відновлення) у різновікових онтобіоморф упродовж онтоморфогенезу, глибиною омолодження рамет; рання спеціалізація онтобіоморф щодо вегетативного розмноження та розростання, яке супроводжується омолодженням нащадків,

збільшує можливості ефективного та швидкого відновлення популяції вегетативним шляхом;

• *мультипотенційність меристем, які визначають сезонну та багаторічну динаміку формування репродуктивних потенцій популяції:*

- *поліваріантність шляхів формування резерву зачатків вегетативного походження* – визначається за проявом спеціалізації до вегетативного розмноження на різних етапах онтогенезу; поєднання різних способів вегетативного розмноження визначає можливість їхньої компенсації та доповнення, сприяє зростанню продукції зачатків вегетативного походження;
- *багаторічна динаміка репродуктивних потенцій* – регулярність (щорічно, періодично) формування органів генеративного та вегетативного розмноження різновікових особин популяції; визначає можливість відновлення втраченої частини популяції за рахунок поповнення популяції новими генераціями особин (вегетативного або генеративного походження);
- *сезонна динаміка репродуктивних потенцій* – розтягнуті терміни або поліхронність репродукції окремих особин забезпечується безперервним або квантованим утворенням репродуктивних пагонів (ітеративне, силептичне галузнення), вторинним утворенням репродуктивних органів; на популяційному рівні пролонгація репродукції забезпечується ще й різними строками проходження фенофаз особин; мультипотенційність сезонної репродукції визначає можливість відновлення втраченого репродуктивного потенціалу популяції уже в поточному вегетаційному сезоні;

• *морфоструктурні ознаки потужності та якості репродуктивного резерву популяції:*

- *здатність до резервації репродуктивних потенцій* – визначається термінами збереження схожості насіння та/або життєздатності вегетативних діаспор (що може залежати від тривалості латентного періоду, типу спокою); на популяційному рівні характеризується величиною ґрунтового запасу діаспор; визначає перспективи швидкого поновлення популяції новими генераціями після небагато- або багаторічної перерви, викликаної пролонгованою дією (або післядією) факторів рекреації;
- *потужність і якість репродуктивного резерву* – оцінюється за фактичною продукцією діаспор (насінневих та/або вегетативних), доброякісністю діаспор (високий коефіцієнт зав'язування насіння), енергією їхнього проростання; на рівні популяції – за наявністю у її складі нових генерацій молодих особин (рамет, генет); визначає ефективність (кількість і якість) поновлення популяції за умов рекреації.

На рівні **син-, флорорезистентності** для багатокомпонентних саморегульованих природних фітосистем (фітоценозів, флористичних комплексів) найбільш вагомими наслідками впливу факторів рекреації на їхню структурну та функціональну організацію є такі зміни:

- фізіономічні (видового різноманіття; співвідношень біоморф, екоценоморф, гігроморф, клімаморф, геліоморф та ін.; характеру просторової структури (регулярність, мозаїчність і фрагментарність); видового складу домінантів і асектаторів; рівня екотопологічної активності аборигенних і адвентивних видів; співвідношення природної та синантропної фракцій);

- кількісні (видової насиченості, щільності, чисельності, рясності та ін.);
- динамічні (експресивності, ритміки розвитку та ін.).

В умовах рекреаційної дестабілізації фітосистеми у окремих видів виникають додаткові можливості реалізації зарезервованого адаптивного потенціалу, ступінь прояву якого і визначає рівень син-, флорорезистентності. Саме на цьому рівні резистентно значущими стають ознаки, які й визначають структурну та динамічну поліваріантність, що забезпечує успішність інтеграції та конкурентоспроможність особин або популяцій виду в природних ценозах або флорокомплексах. Оцінити син-, флорорезистентність виду можна за умов аналізу сукупності його популяцій у різних еколого-ценотичних умовах та з різним рівнем антропопресії. Серед основних біоморфологічних (популяційно-онтотоморфогенетичних) маркерів резистентності на цьому рівні першочергового значення набувають просторово-часові ознаки морфогенезу дембіоморф і прояви їхньої структурної та динамічної поліваріантності за різних еколого-ценотичних і рекреаційних умов:

- *поліваріантність репродуктивної стратегії* (оцінюється за регулярністю, ефективністю й можливістю за різних еколого-ценотичних та антропічних умов компенсації генеративного поновлення популяції вегетативним (і навпаки));
- *поліваріантність онтоморфогенетичної стратегії* (визначається за проявами динамічної та структурної поліваріантності онтогенезу за різних еколого-ценотичних і рекреаційних умов; враховується повна тривалість простого (без зміни вегетативних поколінь у аклональних біоморф) та складного (зі зміною вегетативних поколінь у клональних біоморф) онтогенезів, а також співвідношення та лабільність догенеративного і генеративного періодів);
- *поліваріантність стратегії формування просторово-часової структури дембіоморф на рівні інтегрованості у фітосистему* (оцінюється за характером просторового розміщення структурних частин рослин (основних модулів) і ступенем їхньої автономності, з урахуванням інтенсивності та швидкості розростання вегетативного тіла (розміри фітогенного поля), рівня поліваріантності просторової структури залежно від еколого-ценотичних умов місцевиростань);
- *поліваріантність комплексу диференціальних біоморфологічних ознак, що визначають поведінку виду* (оцінюється на підставі узагальнювального аналізу диференціальних біоморфологічних ознак виду [29, 33], що визначають можливість реалізації певної стратегії його поведінки в конкретних умовах місцевиростання).

Оцінка біоморфологічних ознак резистентності лише на рівні особин і конкретних популяцій у певних умовах місцевиростань дає можливість визначити їхні потенційні можливості й передбачити характер формування відповідної реакції на дію факторів рекреації. Конкретні прояви резистентних потенцій і реальні позиції виду встановлюються лише під час аналізу поліваріантності просторово-часової структури дембіоморф за різних еколого-ценотичних і рекреаційних умов.

Технологія аналізу інтегральних властивостей резистентності включає поетапну оцінку конкретних проявів її диференціальних ознак на різних організаційних рівнях [42]. Ступінь резистентності на кожному організаційному рівні визначається за співвідношенням біоморфологічних (популяційно-онтотоморфогенетичних) маркерів умовно високої, середньої та низької резистентності у проаналізованому комплексі ознак. Прояви біоморфологічної, популяційно-онтотоморфогенетичної та пов'язаної з ними еколого-ценотичної

пластичності, що зумовлюють максимальну швидкість і високу ефективність відповіді на фактори рекреації виступають як маркери найвищого ступеня резистентності. За низької резистентності потенцій для формування відповіді на фактори рекреації на біоморфологічному рівні недостатньо.

Інтегральні характеристики резистентних груп видів рослин (мезо-, оліго-, рекреатофоби та рекреатофіли) складаються синергетично із результатів оцінки ступеня резистентності на різних організаційних рівнях (аут-, дем-, син-, флорорезистентність). Зауважимо, що наведені нижче характеристики резистентних груп не претендують на вичерпність, оскільки під час їх укладання враховано лише біоморфологічні та пов'язані з ними популяційно-онтогенетичні маркери. Залучення до аналізу ширшого кола показників (фенологічних, віталітетних, різноманітних демографічних індексів, класифікаційних схем популяційної структури й активності видів та ін.), безумовно, дасть можливість доповнити й відкоригувати наведені характеристики резистентних груп.

Рекреатофіли – мають найвищий ступінь рекреаційної резистентності; за умов рекреації здатні не тільки ефективно та швидко відновлювати втрачену структуру (на різних організаційних рівнях), а й підвищувати структурне різноманіття особин і життєвість, покращувати свої демографічні показники, зміцнювати (покращувати) центичні позиції у трансформованих фітосистемах.

Прикладами біоморфологічних маркерів високої резистентності на організмовому рівні є дифузний тип біоморфи із розгалуженою багаторічною пагоновою та пагоново-кореневою системою. У надземній сфері ці види сильногалузисті, розпростерті, сильнорослі, що забезпечує їм можливість займати значний простір. У підземній сфері висока резистентність зарезервована за наявності спеціалізованих органів розростання та вегетативного розмноження. Латентні меристеми наявні одночасно у підземній і надземній сферах.

Сезонна активність брунькових меристем суворо не детермінована, характерне галузнення і наростання пагонової системи упродовж усієї вегетації. Латентні брунькові меристеми пробуджуються щорічно, поновлення вегетативної сфери регулярне.

Висока резистентність популяційних структур у певних умовах місцевиростання забезпечується такою онтогенетичною стратегією формування репродуктивного резерву популяції, яка забезпечує накопичення генеративних (репродуктивних) особин за рахунок більш тривалого їхнього життя порівняно з дорепродуктивними.

Також маркером високої резистентності є здатність особин різних онтобіоморф (починаючи з догенеративних) до вегетативного розростання та розмноження, що часто супроводжується глибоким омолодженням вегетативних нащадків.

Репродукція популяцій регулярна (щорічна), їхній репродуктивний потенціал стабільно високий. Насінневі та вегетативні діаспори зберігають життєздатність від 1 до 10 і більше років; ґрунтовий запас потужний.

Маркерами високої резистентності на центичному та флорокомплексному рівнях є поновлення популяцій генеративними й вегетативними генераціями, що більш-менш регулярно та ефективно відбувається у різних еколого-центичних умовах і за різних рівнів антропопресії. За умов послаблення одного із шляхів поновлення відбувається доповнення його іншим. Дорепродуктивний період онтогенезу найбільш лабільний (структурна, динамічна поліваріантність), що визначає повільні або швидкі темпи освоєння нових площ; репродуктивний період завжди довготривалий, що забезпечує тривалу зарезервованість за популяційними елементами фітоцентичної площі. Біоморфи часто поліцентичних типів, просторова структура певною мірою незалежна від еколого-центичних умов,

фітоценотичний простір стабільно довгостроково зарезервованій за елементами популяцій, є потенції до його поступового розширення (розростання); онтогенетична стратегія спрямована на збільшення площі фітогенного поля окремого індивідуума (активне вегетативне розростання). Такі ознаки біоморфи визначають дифузну просторову структуру більшості популяцій і їхні порівняно великі площі. Фітоценотична стратегія лабільна, проте домінують риси конкурентності й толерантності.

Виокремлення рекреатофілів серед раритетної компоненти флори Київського мегаполісу, яка була об'єктом дослідження, – малоімовірне. Прогнозуємо, що найбільше їхніх представників буде траплятися лише в когорті інвазійного елемента.

Мезорекреатофоби, на відміну від рекреатофілів, характеризуються комплексом ознак достатньо високого рівня резистентності, які певною мірою нівелюються ознаками зниженої резистентності. Це в цілому визначає середній (іноді достатньо високий) ступінь рекреаційної резистентності мезорекреатофобів одночасно на різних організаційних рівнях. За умов помірної рекреації ці види повністю відновлюють і надалі зберігають втрачену структуру та ценотичні позиції.

Серед об'єктів дослідження це види деревних біоморф: одно-, малостовбурні вегетативно нерухомі дерева (*Betula obscura* A.Kotula); куртиноутворюючі сланкі кущі (*Juniperus communis* L. та ін.), ксилоризомні кущики (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng та ін.), коренепаросткові дерева (*Alnus incana* (L.) Moench) та кущі (*Cerasus fruticosa* Pall. та ін.); а також види різних трав'яних біоморф зі структурними ознаками активного вегетативного розростання: столоноутворюючі (*Allium ursinum* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. та ін.); довгокореневищні (*Equisetum telmateia* Ehrh., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman, *Urtica kioviensis* Rogow., *Convallaria majalis* L., *Thalictrella thalictroides* (L.) Nardi та ін.), короткокореневищні (*Primula veris* L., *Iris sibirica* L., *I. pseudacorus* L., *Anemone sylvestris* L.), дифузнокущові каудексові з довгими резидами (*Gypsophila ucrainica* Kleorow), сильнорозгалужені водні вегетативні одно-, малорічники (включаючи столоноутворюючі, колоніальні види) (*Hottonia palustris* L., *Stratiotes aloides* L., *Salvinia natans* (L.) All. та ін.) та ін.

Основні причини регресії рекреатофілів і мезорекреатофобів за умов урбанопресії полягають, головним чином, у істотній трансформації середовищ їхнього існування (зміна гідрологічного режиму, забудова, розорювання, вирубування лісів і т.д.).

Олігорекреатофоби – мають загалом низький ступінь рекреаційної резистентності; у рекреаційному середовищі не здатні повністю відновлювати структуру на різних рівнях організації та надалі зберігати її; на фоні переважаючого зниження життєвості, демографічних показників і втрати вихідних ценотичних позицій у деяких видів можливі тимчасові прояви експлерентності. Олігорекреатофоби часто малостійкі до прямих факторів рекреаційного впливу (витоптування, зривання, випалювання). Експлерентні властивості проявляються тимчасово на порушених унаслідок рекреації ділянках («вікнах») із незначною фітоценотичною конкуренцією; згодом вони швидко витісняються більш конкурентними видами.

Маркерами низької резистентності є ознаки моноцентричних біоморф, особливо із мало- або нерозгалуженою пагоновою та пагоново-кореневою базою, при цьому ймовірність повного відчуження та ступінь пошкодження рослин зростають.

Серед об'єктів дослідження прикладами видів моноцентричних біоморф є: одно-, малорічні монокарпіки (*Atocion lithuanicum* (Zapał.) Tzvelev, *Corispermum insulare* Klokov та ін.); тубероїдні вегетативні однорічники (*Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s.l., *D. fuchsii* (Druce) Soó, *D. incarnata* (L.) Soó s.l. та ін.); компактно клоноутворюючі бульбокаудексові (*Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte, *C. marschalliana* (Pall. ex Willd.) Pers.), цибу-

линні та цибулиннокореневищні (*Galanthus nivalis* L., *Scilla bifolia* L., *Lilium martagon* L., *Veratrum lobelianum* L.) та бульбоцибулинні (**Crocus reticulatus* Steven ex Adams); короткокореневищні дернинні малорічні полікарпіки (**Carex bohemica* Schreber) та щільнокущові (**Adonis vernalis* L., *Listera ovata* (L.) R.Br. та ін.); компактно каудексові (*Pulsatilla bohemica* (Skalicky) Tzvelev, *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. та ін.).¹

Переважає більшість олігорекреатофобів моноцентричні; у багатьох із них факультативно може проявлятися поліцентричність (виразна або невиразна), зокрема, на порушених місцевиростаннях (*Listera ovata*, *Dactylorhiza maculata*, *D. fuchsii*, *Lilium martagon* та ін.).

Популяційна структура олігорекреатофобів, порівняно з мезорекреатофобами, частіше більш динамічна. Лабільність популяційних структур на біоморфологічному рівні пов'язана зі скороченням темпів розвитку (онтогенезу – одно-, малорічність; сезонного розвитку – ефемероїдність, ефемерність); прискоренням швидкості обігу генерацій завдяки скороченням тривалості догенеративного періоду; швидкими темпами освоєння нових площ за рахунок високих показників насінневої продуктивності та високої енергії проростання; незначними термінами життя особин і, відповідно, утримання площі елементами популяцій.

На ценотичному рівні у олігорекреатофобів домінують риси толерантності, проте часто можливий прояв рис експлерентної стратегії.

Рекреатофоби – мають найнижчий ступінь рекреаційної резистентності; види рекреаційно малостійкі на всіх організаційних рівнях; за умов навіть слабкої рекреації швидко зникають і згодом часто вже не відновлюються.

Це переважно види моноцентричних біоморф, для яких вегетативне розмноження не характерне або не супроводжується омолодженням нащадків та ідентифікується як старечий розпад: одновісні короткокореневищні (*Dryopteris lanceolatocristata* (Hoffm.) Alston, *Polystichum braunii* (Spencer) Fee, *P. aculeatum* (L.) Roth, **Drosera anglica* Huds, **D. intermedia* Hayne, **D. rotundifolia* L. та ін.); однорічні монокарпіки (**Pedicularis palustris* L.), тубероїдні вегетативні однорічники (*Anacamptis palustris* (Jacq.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, **Hammarbya paludosa* (L.) O.Kuntze, **Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, **Malaxis monophyllos* (L.) Sw. та ін.); компактно каудексові (*Dianthus pseudosquarossus* (Novák) Klokov, **Carlina cirsioides* Klokov, *Scorzonera purpurea* L., **Pulsatilla grandis* Wender. та ін.); компактно клоноутворюючі короткокореневищні (*Dracocephalum ruyschiana* L., **Cypripedium calceolus* L., *Parnassia palustris* L. та ін.) та ін.

Для значної частини рекреатофобів характерна висока біоморфологічна спеціалізація, пов'язана з вузькою еколого-ценотичною пластичністю. Остання часто зумовлена і вимогливістю до умов освітлення, зволоження, температурного режиму, трофності ґрунтів, облігатною або факультативною мікогетеротрофністю тощо. Стенотопність рекреатофобів корелює з низьким рівнем онтогенетичної, структурної, ритмологічної пластичності (консервативністю).

Маркерами низької резистентності на популяційному рівні є: повільна зміна репродуктивних поколінь із тривалим дорепродуктивним (5–10 і більше років) та короткочасним репродуктивним (1–5 років) періодами; вегетативне поновлення не відбувається або не є ефективним (проявляється переважно у старих генеративних і постгенеративних особин із незначним омолодженням нащадків); утворення репродуктивних особин із багаторічними перервами або вкрай рідко; стислі строки репродукції, відсутність будь-яких пристосувань до її пролонгації; низька якість і низька енергія проростання діаспор, низька життєвість догенеративної фракції, в цілому неефективне оновлення популяцій новими генераціями.

¹ Зірочкою позначені види, які, ймовірно, зникли з флори Київського мегаполісу.

За умов зміни еколого-ценотичних умов для збереження фітоценотичних позицій часто недостатньо внутрішніх потенцій, що призводить до елімінації популяцій або ж їхнього переходу до латентного стану. Просторова структура популяцій також консервативна, їхні площі малі. Фітоценотична стратегія переважно толерантна, лише іноді тимчасово проявляється експлерентність.

У міському середовищі раритетні види представлені переважно олігорекреатофобами та рекреатофобами, серед останніх найбільша кількість зниклих і ймовірно зниклих видів. Цей факт підтверджує значення рекреаційних факторів як одних із провідних, що спричинюють елімінацію раритетних видів в урбоекосистемах [22, 42].

У межах загальнобіологічного поняття «адаптація» для диференціації й оцінки адаптивних ознак раритетних видів рослин доцільно використовувати поняття **«рекреаційна резистентність»**, підкреслюючи комплексно негативний вплив рекреаційних факторів.

Для оцінки рекреаційної резистентності в теоретичному і практичному аспектах нами визначено та використано біоморфологічні й пов'язані з ними популяційно-онтоморфогенетичні маркери як структурні ознаки функціональної стійкості виду рослин на організмовому, популяційному і ценотичному (флорокомплексному) рівнях.

Рекреаційна резистентність – інтеграційне поняття: як життєвий потенціал і конкурентоспроможність формується на трьох організаційних рівнях, що відповідають аут-, дем- і синрезистентності (флорорезистентності).

Показано можливість і пріоритетність використання біоморфологічних (популяційно-онтоморфогенетичних) ознак як маркерних в оцінці рівня рекреаційної резистентності.

Біоморфологічні маркери для кожного рівня рекреаційної резистентності розподілені за рангами, спектрами та значущістю.

За запропонованою методикою оцінки рекреаційної резистентності нами означено та попередньо охарактеризовано 4 категорії резистентних груп видів рослин: рекреатофіли, мезо-, оліго- та рекреатофоби.

Впровадження біоморфологічного аналізу рослин є перспективним для ценотичних, флористичних і флоросоціологічних досліджень спонтанних регіональних та урбанofлор, а також популяцій раритетних видів в умовах посиленої антропопресії.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. 1998. Ч. 1. С. 146–149.
2. Глухов А. З., Хархота А. И., Прохорова С. И., Агурова И. В. Стратегии популяций растений в техногенных экосистемах // Промышленная ботаника. 2011. Вып. 11. С. 3–13.
3. Горизонтов П. Д. Гомеостаз. М.: Медицина, 1981. 576 с.
4. Дідух Я. П. Методологічні підходи до вивчення динаміки рослинного покриву під впливом рекреації на основі аналізу ценопопуляцій // Укр. ботан. журн. 1984. Т. 41. № 6. С. 90–93.
5. Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
6. Жуйкова Т. В., Безель В. С. Адаптации растительных систем к химическому стрессу: популяционный аспект // Вестн. Удмурт. ун-та. Биология. Науки о Земле. 2009. Вып. 1. С. 31–42.
7. Жукова Л. А., Заугольнова Л. Б., Мичурин В. Г. та ін. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений // Биол. науки. 1989. № 12. С. 65–75.

8. Жукова Л. А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общей биологии. 1987. Т. 44. № 3. С. 361–374.
9. Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. СПб., 1994. 70 с.
10. Заугольнова Л. Б., Денисова Л. В., Никитина С. В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюллетень МОИП. 1992. Т. 97. № 3. С. 80–91.
11. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Шорина Н. И. Основные закономерности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии (VI чтения памяти В.Н. Сукачева). М.: Наука, 1988. С. 24–59.
12. Заугольнова Л. Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз // Ботан. журнал. 1977. Т. 62. № 12. С. 1767–1779.
13. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
14. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань, 1989. 147 с.
15. Ишибирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113–120.
16. Ишмуратова М. М., Ишибирдин А. Р. Об онтогенетических аспектах эколого-ценотических стратегий травянистых растений // Методы популяционной биологии: сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 98–99.
17. Клименко А. А., Злобин Ю. А. Устойчивость и динамика популяций редких видов растений на охраняемых природных территориях // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134. № 2. С. 181–191.
18. Коваленко І. М. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Онтогенетична структура // Укр. ботан. журнал. 2005. Т. 62. № 5. С. 707–714.
19. Коцюбинська Н. П. Загальні механізми адаптації рослин до негативних чинників різного походження // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. Т. 2. К.: Логос 2, 2001. С. 60–67.
20. Лежачичус Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: Мокслас, 1986. 273 с.
21. Лепешкина Л. А., Михеева М. А. Устойчивость травянистых растений региональной флоры в условиях городской среды // Вестн. ВГУ. Сер. Географ. Геоэкол. 2012. № 1. С. 103–108.
22. Литвиненко О. И., Щербакова О. Ф., Новосад В. В., Новосад Е. В. Биоморфологическая парадигма рекреационной резистентности раритетных видов растений // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. шк.-конф. Пенза: ПГУ, 2016. С. 248–251.
23. Мазуренко М. Т. Рододендроны Дальнего Востока. Структура и морфогенез. М.: Наука, 1980. 231 с.
24. Малиновський А. К. Адаптації біосистем: проблеми методології досліджень // Наук. зап. Держ. природозн. музею. 2012. Вип. 28. С. 25–40.
25. Миркин Б. М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общей биологии. 1983. Т. 44. № 5. С. 603–613.

26. Мінарченко В. М. Життєва стратегія сировинно значущих видів лікарських рослин України та її реалізація в умовах трансформованого навколишнього середовища // Укр. ботан. журнал. 2007. Т. 64. № 5. 667–675.
27. Одум Ю. Екологія. Т. 1. М.: Мир, 1986. 328 с.
28. Проконів А. Підходи до структурного аналізу адаптаційної стратегії рослин // Вісн. Київ. ун-ту. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. 2010. Вип. 28. С. 34–36.
29. Работнов Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. № 2. С. 5–17.
30. Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
31. Селье Г. Стресс без стресса. М.: Прогресс, 1982. 128 с.
32. Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений разных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 14–43.
33. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с.
34. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат / за ред. К.А. Малиновського. К.: Наук. думка, 1998. 176 с.
35. Суюндуков И. В. Стратегии жизни некоторых видов сем. *Orchidaceae* (Juss.) и вопросы охраны орхидей на Южном Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.01. Уфа, 2014. 43 с.
36. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
37. Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. № 1. С. 119–134.
38. Хохряков А. П. Фенобиоморфологическая классификация жизненных форм и специализация репродуктивного цикла высших растений // Современные походы к описанию структуры растения. Киров, 2008. С. 14–26.
39. Шафранова Л. М. Растение как жизненная форма // Журн. общей биологии. 1990. Т. 51. № 1. С. 72–88.
40. Шкорбатова Г. Л. К построению общей теории адаптации // Журн. общей биологии. 1982. Т. 43. № 6. С. 775–787.
41. Щербакова О. Ф. Оцінка стратегій поведінки модельних раритетних видів рослин Кодимо-Єланецького Побужжя // Вісн. нац. науково-природн. музею. 2010. № 8. С. 129–134.
42. Щербакова О. Ф., Литвиненко О. И., Новосад В. В. Диференціальні маркери рекреаційної аут-, дем- та синрезистентності раритетних видів урбанofлори Київського мегаполісу // Охорона, збереження та відтворення біорізноманіття в умовах мегаполісу: матеріали Міжнар. наук-практ. конф., присв. 10-річчю створення нац. природного парку «Голосіївський» (7–8 вересня 2017 р., м. Київ). Харків: Діса Плюс, 2017. С. 30–39.
43. Garcia M. B. Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Barderea chouardii* // Conserv. Biol. 2003. Vol. 17. N 6. P. 1672–1680.
44. Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: J. Wiley and Sons, 1979. 222 p.
45. Maschinski J., Fraye R., Rutman S. Demography and population viability of an endangered plant species before and after protection from trampling // Conserv. Biol. 1997. Vol. 11. N 4. P. 990–999.

46. Menges E. S. Application of population viability analyses in plant conservation // *Ecol. Bulletins*. 2000. Vol. 48. P. 73–84.
47. Menges E. S., Ascencio P. F., Weekley C. W. et al. Population viability analysis and fire return intervals for an endemic Florida scrub mint // *Biol. Conserv.* 2006. Vol. 127. P. 115–127.
48. Morris W. F., Bloch P. L., Hudgenes B. R. Population viability analysis in endangered species recovery plans: past use and future improvements // *Ecol. Appl.* 2002. Vol. 12. N 3. P. 708–712.
49. Noon B. R., Lamberson R. H., Boyce M. S. et al. Population viability analysis: a primer on its principal technical concepts // *Ecological stewardship*. Oxford: Elsevier Sci., 1999. P. 87–134.
50. Pianka E. R. On r- and K-selection // *Amer. Nat.* 1970. Vol. 104. N 940. P. 592–597.
51. Population viability analysis / Eds. Beissinger S.R., McCullough D.R. Chicago: Univ. Chicago Press, 2002. 593 p.
52. Population viability in plants conservation, management and modeling of rare plants / Eds. Brigham C.A., Schwartz M.W. N.Y.: Springer Verlag, 2003. 362 p.
53. Rai U. K. Minimum size for viable population and conservation biology // *Our Nature*. 2003. N 1. P. 3–9.

Стаття: надійшла до редакції 12.04.18

доопрацьована 26.09.18

прийнята до друку 17.10.18

THEORETICAL ASPECTS OF EVALUATION OF RESISTANCE OF PLANTS UNDER CONDITIONS OF URBANIZED ENVIRONMENT (BIOMORPHOLOGICAL APPROACH)

O. Scherbakova¹, O. Lytvynenko², V. Novosad¹, K. Novosad¹

¹*The National Museum of Natural History, NAS of Ukraine
15, Khmelnytskyi St., Kyiv 01601, Ukraine
e-mail: botmuseum@ukr.net*

²*MIHE «Kherson Academy of Continuous Education»
41, Pokrysheva St., Kherson 73034, Ukraine
e-mail: suitti.ks@mail.com*

The resistance of plant species is due to the high level of their plasticity in relation to environmental factors and is manifested in the ability to preserve and restore the basic features of the structure under stress factors. Resistance of plants is associated with any changes in their structure that occur within the normal range of the reaction. Assessment of environmental recreation factors as permanent for plant species in urban areas allows the term recreational resistance to be used. Thus, the concept of recreational resistance is applied to various types of disturbances caused by recreational factors. On the basis of biomorphological analysis within the framework of the population-ontomorphogenetic direction of research, an algorithm for differentiating the recreational resistance of plants at different organizational levels is proposed. The resistance of an autonomous plant individual, which manifests itself physiognomically in the signs of the main biomorph, is considered as auteresistance; demeresistance is the stability of elementary population structures in certain ecological and cenotic conditions of growth; syn-, flora-resistance is the stability of phytocenoses, competitiveness in various types of self-regulating natural phytosystems (floris-

tic complexes, phytocenoses) in different ecologo-cenotic conditions, with different effects of anthropogenic factors. The possibilities and priorities of the use of biomorphological (population-ontomorphic-genetic) traits as markers for assessing recreational resistance at each of the organizational levels are shown. 4 categories of resistant groups of plant species have been identified and pre-characterized: recreatophiles, meso-, oligo-, and recoatophobes. Characteristics of resistant groups are integrated based on the analysis distinctive features on resistance of different levels. Biomorphological depth analysis of species plants makes it possible to justify assumptions on the reasons for the critical state and prospects for survival in conditions of recreational pressure in the urban environment.

Keywords: biomorphological analysis of plants, recreational resistance, urban environment

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ МОХОВИХ ДЕРНИН НА ТЕХНОГЕННО ЗМІНЕНИХ ТЕРИТОРІЯХ ЧЕРВОНОГРАДСЬКОГО ГІРНИЧОПРОМИСЛОВОГО РАЙОНУ

О. Лобачевська, Р. Соханьчак, С. Бешлей

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, Львів 79005, Україна
e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com*

Встановлено структурні та функціональні особливості бріофітів із різною життєвою формою залежно від умов зволоження локалітетів на техногенно трансформованих територіях Червоноградського гірничопромислового району. Виявлено значні відмінності водопоглинання та водоутримання ортотропними асиміляційними й ортотропними бурими з ризоїдною повстю частинами пагонів у *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. (низька щільна дернина) і *Polytrichum piliferum* Hedw. (низька пухка дернина) та плагіотропними ризомами у *Polytrichum juniperinum* Hedw. (висока пухка дернина). На відміну від дернин *Campylopus introflexus*, у яких співвідношення між асиміляційною та бурою частинами пагонів за довжиною і масою сухої речовини майже однакові, у *Polytrichum piliferum* зелена частина становить 20–30 % від довжини пагонів і 74,0–77,6 % від їхньої загальної сухої маси. Встановлено, що в ектогідричного моху *Campylopus introflexus* бура частина пагонів із ризоїдною повстю втрачала воду набагато повільніше, ніж асиміляційна, незалежно від водного режиму локалітету виду моху, що зумовлювало зовнішню провідність уздовж усієї поверхні густооблистяних пагонів. У ектогідричних дернинах політрихових водний баланс забезпечувався в основному апікальним поглинанням і утриманням води асиміляційною частиною пагонів, бура необлистяна частина стебла й підземні ризоми в основному запобігають втраті ектогідричної води та проявляють лише капілярну функцію – утримання зовнішньої води між ризоїдами пагонів окремих рослин моху. Апікально-базальний градієнт асиміляції карбогідратів у пагонах *Campylopus introflexus* сприяв стійкості до нестачі води й утворенню верхівкових виводкових органів, тоді як у дернинах мохів роду *Polytrichum* Hedw. вища ефективність збереження крохмалю та здатність до вегетативного розмноження проявлялася у бурій і плагіотропній частинах пагонів.

Ключові слова: екто- й ектогідричні бріофіти, ризоми, життєва форма, карбогідрати

Мохоподібні як важливий компонент рослинного покриву відіграють значну роль у нагромадженні органічної речовини, зміні енергетичного балансу та біологічного колообігу мінеральних елементів в екосистемах. Мохи підтримують водний і температурний режим ґрунту, заселяючи та закріплюючи насамперед техногенні субстрати на початкових стадіях первинної сукцесії. Здатність зберігати вологу є найбільш критичним фактором функціонування екосистем, мохоподібні можуть покращувати поглинання й утримання води і в такий спосіб регулювати доступність води для коренів судинних рослин [11, 31].

Залежно від структури життєвої форми, мохоподібні поглинають до 1400 % їхньої маси сухої речовини [16, 22]. На відміну від судинних рослин, вони отримують вологу завдяки поглинанню атмосферної води (роса, туман або опади) і конденсованої водяної пари із землі через клітинну поверхню або ззовні унаслідок транспортування з вологих до сухих

зон рослин по капілярних каналах [16, 21]. Мохоподібні можуть забезпечувати збереження до 5 мм атмосферних опадів у лісових екосистемах, при цьому епігейні види проявляють більшу (2–5 мм) здатність утримувати вологу, ніж епіфітні (0,8–1,3 мм) [23].

На відвалах вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району (ЧГПР) поширення видів родин Polytrichaceae (*Polytrichum piliferum* Hedw., *P. juniperinum* Hedw.) і Leucobryaceae (*Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.) значною мірою пов'язане з рекультиваційними заходами – засипання шахтних порід піщаними ґрунтами. Автохтонний вид *Polytrichum piliferum* є прямим конкурентом адвентивного виду моху *Campylopus introflexus*, їхні екологічні ніші дуже подібні, але не тотожні [17]. *Polytrichum piliferum* поширюється підземними ризоїдами і тому має переваги на рухомих субстратах (пісковицях, кам'янистих розсипах), тоді як *Campylopus introflexus* розмножується переважно наземними виводковими пропагулами здебільшого на осілих, збагачених органікою пісках, використовуючи ресурси нового середовища, недоступні для аборигенних видів, проявляє підвищену конкурентну спроможність, істотно впливає на розвиток рослинних угруповань і гомеостаз екосистеми. Для запобігання зростаючій деградації рослинного покриву і зменшенню біологічного різноманіття важливо досліджувати амплітуду пристосувань адвентивного моху до чинників природного середовища та його екологічну пластичність.

На сьогодні окремі фізіологічні й екологічні аспекти адаптивної стратегії мохоподібних у стресових умовах (нестачі вологи, високої інтенсивності освітлення, забруднення) лише починають досліджувати [20, 22, 27]. На відміну від судинних рослин, водний режим яких фізіологічно контролюється завдяки відкриттю і закриттю продохів, втрата води у більшості мохоподібних визначається розмірами та структурними властивостями окремих пагонів і мохових дернин. Показники водного обміну (водопоглинання, швидкість випаровування й толерантність до висихання) істотно відрізняються серед видів мохоподібних [15, 16] і бріоугруповань [19, 25].

Метою дослідження було встановити особливості водного обміну та метаболічної активності піонерних видів бріофітів із різною життєвою формою: *Campylopus introflexus* (низька щільна дернина), *Polytrichum piliferum* (низька пухка дернина) і *P. juniperinum* (висока пухка дернина).

Матеріали та методи

Об'єктом досліджень були піонерні види мохоподібних на техногенно трансформованих територіях ЧГПР: відвалу Центральної збагачувальної фабрики (ЦЗФ) “Червоноградська”, терикону діючої шахти “Надія” та природно зарослого відвалу недіючої шахти “Візейська” біля м. Соснівки Сокальського р-ну Львівської області.

Польові дослідження проводили на породних відвалах стандартним маршрутним методом. Фізико-хімічні властивості субстратів і мікрокліматичні умови під дернинами мохів визначали за загальноприйнятими методиками: вологість субстрату й повітря за С.В. Аринушкою [1], інтенсивність освітлення вимірювали люксметром Ю–116.

Таксономічне опрацювання матеріалів здійснювали за загальноприйнятим порівняльно-морфологічним методом із використанням визначників мохоподібних [2, 3, 10]. Життєві форми визначали за модифікованою системою К. Гаймінгама, Е. Робертсона [16, 18, 24].

Відбирали мохові дернини із п'яти виявлених локалітетів, які відрізнялися мікрокліматичними й едафічними умовами: *Campylopus introflexus* – (1) з тераси відвалу шахти “Візейська” та (2) вершини відвалу шахти “Надія”; *Polytrichum piliferum* – (3) з тераси відвалу ЦЗФ і (4) вершини відвалу шахти “Надія”. *Polytrichum juniperinum* аналізували лише з вершини відвалу шахти “Надія” (5), оскільки локалітету з більшою контрастністю умов не вдалося виявити.

Біомасу бріофітів і морфологічну структуру мохових дернин встановлювали за методикою Б. Ван Торена зі співавторами [29]. З кожної ділянки відбирали зразки однакової площі. Для визначення біомаси бріофіти, включаючи коричневу частину, відділяли від часток субстрату, промивали водою, а після висушування протягом 48 год за 70 °С визначали суху масу зразка.

Морфологічну структуру мохових дернин оцінювали за висотою пагонів та їхньою кількістю, використовуючи стереобінокуляр Stemi 2000-C (Carl Zeiss) із фотонасадкою та цифровою камерою „Nikon”.

Стратегію життєвого циклу бріофітів встановлювали за Г. Дюрінгом [13, 14].

Загальний вміст вуглеводів визначали фенол-сульфатним методом після кислотного гідролізу проб [26], розчинних цукрів – за методом У. Дюбойса [7], вміст крохмалю – за методикою Х. Починка [9].

Визначення оводненості й водного дефіциту гаметофіту мохів здійснювали за загальноприйнятими методиками [4]. Показники водоутримування та водовідновлення визначали ваговими і розрахунковими методами [6].

Для статистичного опрацювання отриманих результатів використовували математичні програми “Excel” і “Statistica” [5, 8].

Результати і їхнє обговорення

У ектогідричного моху *Campylopus introflexus*, для якого характерна лише зовнішня провідність води, у вертикальних пагонах розрізняли ортотропну зелену (асиміляційну із зеленими листками поточного та попереднього років) і ортотропну буру (нижню з бурими листками й ризоїдною повстю) частини (рис. 1: 1, 2).



Рис. 1. Рослини мохів із досліджуваних локалітетів: *Campylopus introflexus*: 1 – з тераси відвалу шахти “Візейська”; 2 – з вершини відвалу шахти “Надія”; *Polytrichum piliferum*: 3 – з тераси відвалу ЦЗФ; 4 – з вершини відвалу шахти “Надія”; *Polytrichum juniperinum*; 5 – з вершини відвалу шахти “Надія”

Встановлено, що залежно від рівня вологості локалітетів змінювалася густина пагонів у дернині мохів, проте співвідношення між масами зеленої та бурої частин пагонів істотно не відрізнялося (табл. 1, 2).

Таблиця 1

Мікрокліматичні умови й едафічні властивості субстрату під моховими дернинами на породних відвалах Червоноградського гірничопромислового району

Локалітет	Місяць відбору зразків	Мікрокліматичні умови				Едафічні властивості	
		Діапазон мінливості інтенсивності освітлення, тис. лк	Температура повітря, °С	Температура на поверхні мохової дернини, °С	Відносна вологість повітря, %	Температура, °С	Вологість, %
<i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Brid.							
1	Квітень	59,7 ± 13,3	24,7 ± 4,0	26,0 ± 2,1	69,0 ± 0,5	30,0 ± 2,0	3,5 ± 0,2
	Листопад	90,1 ± 6,6	13,3 ± 2,2	11,3 ± 2,5	89,0 ± 0,2	15,9 ± 3,2	23,4 ± 0,2
2	Квітень	64,5 ± 13,5	27,1 ± 3,2	24,7 ± 3,3	77,9 ± 0,9	22,5 ± 2,3	22,2 ± 0,5
	Листопад	86,3 ± 10,7	15,7 ± 2,3	12,6 ± 4,9	93,0 ± 0,3	21,3 ± 3,1	29,5 ± 0,7
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.							
3	Квітень	58,6 ± 11,4	26,5 ± 4,6	28,2 ± 1,4	70,5 ± 0,7	32,0 ± 1,2	2,5 ± 0,5
	Листопад	93,2 ± 5,3	10,3 ± 2,1	9,5 ± 3,7	96,5 ± 0,3	10,5 ± 2,9	10,3 ± 1,1
4	Квітень	53,5 ± 14,7	25,3 ± 4,0	28,0 ± 2,1	77,0 ± 0,3	25,5 ± 3,3	2,9 ± 0,9
	Листопад	83,1 ± 10,0	11,5 ± 1,7	12,3 ± 2,1	98,1 ± 0,4	9,5 ± 1,9	13,3 ± 2,3
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.							
5	Квітень	60,4 ± 13,1	26,4 ± 2,3	22,4 ± 3,0	77,9 ± 0,3	22,7 ± 2,8	9,1 ± 1,2
	Листопад	88,5 ± 15,0	11,8 ± 3,2	12,9 ± 2,2	98,0 ± 0,1	27,0 ± 2,5	35,7 ± 3,1

Таблиця 2

Морфометричні показники мохів на дегазованих територіях шахтних відвалів Червоноградського гірничопромислового району

Локалітет	Довжина частин пагонів, см				Біомаса пагона, мг				Біомаса дернини, мг/см ²	Густина дернини, паг./см ²
	зелена	бура	ризомна	загальна	зелена	бура	ризомна	загальна		
<i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Brid.										
1	1,32 ± 0,08	2,10 ± 0,13	–	3,37 ± 0,07	5,81 ± 0,15	7,92 ± 0,07	–	13,7 ± 0,09	46,0 ± 2,1	55,5 ± 7,1
	1,65 ± 0,07	3,25 ± 0,75	–	5,09 ± 0,22	10,47 ± 0,19	14,78 ± 0,05	–	25,2 ± 1,00	103,0 ± 5,3	40,7 ± 3,5
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.										
3	0,85 ± 0,07	1,76 ± 0,13	–	2,37 ± 0,09	5,24 ± 0,12	1,51 ± 0,09	–	6,75 ± 0,06	19,1 ± 0,7	14,5 ± 2,7
	0,70 ± 0,03	2,15 ± 0,08	–	2,78 ± 0,07	5,52 ± 0,20	1,92 ± 0,07	–	7,44 ± 0,04	22,5 ± 3,3	20,3 ± 3,9
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.										
5	1,14 ± 0,13	6,45 ± 0,28	4,05 ± 0,35	7,08 ± 0,23	5,11 ± 0,18	2,81 ± 0,50	2,35 ± 0,47	10,27 ± 0,09	134,0 ± 7,2	16,7 ± 3,0

На терасі відвалу шахти “Візейська” (вологість мохових дернин 3,6 %) бура частина пагонів становила 57,6 % від сухої маси пагонів, тоді як на виступі вершини відвалу шахти “Надія” (вологість дернин 15,2 %) – 58,5 %. Проте зелена і бура частини пагонів *Campylopus introflexus* із досліджуваних локалітетів характеризувалися різною поглинальною та водоутримувальною здатністю (табл. 3).

За нестачі води (тераса відвалу шахти “Візейська”) зелена частина пагонів моху поглинала більшу кількість води (187 %), порівняно з бурою (149,8 %), тоді як у вологих умовах на вершині відвалу шахти “Надія” трохи вища поглинальна здатність була характерна для бурої частини пагонів (158,8 %), порівняно із зеленою (154 %). Встановлено, що бура

частина пагонів із ризоїдною повстю втрачала воду набагато повільніше, ніж асиміляційна, незалежно від водного режиму локалітету моху (табл. 3). Очевидно, така морфологічна організація низьких щільних дернин ектогідричного моху *Campylopus introflexus* забезпечує ефективне поглинання й утримання вологи всією поверхнею густооблиствених пагонів і її зовнішню провідність.

Таблиця 3

Водоутримувальна здатність мохів із різних локалітетів породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району за динамікою втрати води під час експозиції зразків на повітрі

Локалітет	Частина пагонів	Початкова маса сухих пагонів, г	Маса пагонів після 2 год у H ₂ O, мг	Маса пагонів (мг) через				Абсолютно суха маса пагонів, г	Відносний вміст вологи, %
				Віддача води (%)					
				30 хв	1 год	2 год	3 год		
<i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Brid.									
1	Зелена	0,764 ± 0,034	1,429 ± 0,063	0,810 ± 0,035	0,790 ± 0,025	0,781 ± 0,019	0,778 ± 0,019	1,768 ± 0,013	3,6 ± 0,2
	Бура	1,068 ± 0,027	1,600 ± 0,045	1,235 ± 0,042	1,013 ± 0,021	0,998 ± 0,013	0,994 ± 0,011		
2	Зелена	1,052 ± 0,030	1,623 ± 0,050	1,213 ± 0,061	0,927 ± 0,048	0,898 ± 0,024	0,890 ± 0,021	2,205 ± 0,019	15,2 ± 0,2
	Бура	1,488 ± 0,025	2,363 ± 0,032	1,805 ± 0,047	1,463 ± 0,031	1,928 ± 0,015	1,398 ± 0,012		
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.									
3	Зелена	0,522 ± 0,043	0,693 ± 0,042	0,647 ± 0,023	0,582 ± 0,037	0,529 ± 0,023	0,525 ± 0,033	0,633 ± 0,020	3,0 ± 0,1
	Бура	0,130 ± 0,025	0,279 ± 0,019	0,230 ± 0,015	0,151 ± 0,019	0,137 ± 0,016	0,132 ± 0,017		
4	Зелена	0,505 ± 0,061	0,625 ± 0,021	0,606 ± 0,030	0,573 ± 0,043	0,526 ± 0,020	0,473 ± 0,037	0,652 ± 0,011	7,2 ± 0,2
	Бура	0,193 ± 0,032	0,259 ± 0,020	0,224 ± 0,013	0,205 ± 0,032	0,200 ± 0,012	0,192 ± 0,010		
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.									
5	Зелена	0,277 ± 0,030	0,347 ± 0,036	0,316 ± 0,037	0,310 ± 0,030	0,290 ± 0,017	0,275 ± 0,021	0,462 ± 0,024	7,6 ± 0,3
	Бура	0,220 ± 0,021	0,243 ± 0,018	0,223 ± 0,010	0,208 ± 0,017	0,206 ± 0,015	0,207 ± 0,010		

Пагони у невисоких дернинах *Polytrichum piliferum* росли вертикально, їхня зелена асиміляційна частина (2/3 сухої маси пагонів) з віком втрачала листки й утворювала буру ортотропну частину, в основі з ріденькою ризоїдною повстю (рис. 1: 3, 4). У високих пагонах *P. juniperinum*, окрім асиміляційної та бурої ортотропних частин, розрізняли підземні неасиміляційні ризоми, які утворювалися, коли нижня бура частина пагона росла плагіотропно у моховій підстилці (рис. 1: 5). Плагіотропні ризомні столони галузилися і формували нові ортотропні рослини моху.

Відомо, що у центральному пучку пагонів ектогідричних мохів *Polytrichum piliferum* і *Polytrichum juniperinum* наявна система трахеїдоподібних провідних клітин (гідродів) і ситоподібних трубок (лептоїдів), по яких переміщуються вода й цукри відповідно [16]. Показано, що, крім внутрішнього транспортування води, ці види мохів реалізують і ектогідричну провідність, рухаючи воду ззовні уздовж стебел [30]. Так, встановлено, що дернини *Polytrichum commune* Hedw. можуть бути ектогідричними у локалітетах з помірним зво-

женням, але переважно є ендогідричними в умовах сухого повітря, що посилює інтенсивність транспіраційного потоку [16].

На відміну від дернин *Campylopus introflexus*, у яких співвідношення між асиміляційною та бурою частинами пагонів за довжиною і масою сухої речовини майже однакові, у *Polytrichum piliferum* зелена частина становить 20–30 % від довжини пагонів та 74,0–77,6 % від їхньої загальної маси сухої речовини (табл. 2). У посушливих умовах тераси ЦЗФ (3 % вологості рослин) у *P. piliferum* встановлено вищу поглинальну здатність пагонів, особливо її бурій частини, завдяки численній ризоїдній повсті, проте асиміляційна частина істотно довше утримувала вологу. Зелена та бура частини пагонів моху з вогішого локалітету внаслідок регідратації збільшували масу на 24 % і 34 % відповідно. Бура частина втрачала поглинуту воду майже повністю протягом години від початку дегідратації, тоді як зелена частина утримувала до 57 % поглинутої вологи (табл. 3). Вищу ефективність використання води встановлено у *Polytrichum juniperinum*, унаслідок більшої здатності до апікального поглинання (25 %) та утримання води на поверхні листків асиміляційної частини пагонів, яка потім рухається по центральному пучку бурій ортотропної частини пагонів униз.

Вважають, що серед мохів листки *P. juniperinum* найбільш подібні за структурно-функціональною організацією до листків судинних рослин [12]. Листки моху диференційовані на піхвову основу та листкову пластинку, вкриту епідермальним восковим шаром на абаксальному боці та поздовжніми, вертикальними асиміляційними пластинками на адаксіальному. У плагіотропній частині визначено найнижчий (до 5 %) відсоток поглинутої води, оскільки на ризомах *P. juniperinum* виявлено водовідштовхувальну поверхню [30]. Це свідчить, що ризоїди, як і бура необлиственена частина стебла, у політрихових відіграють неістотну роль у поглинанні вологи, а в основному запобігають втраті ендогідричної води, тобто проявляють лише капілярну функцію – утримання зовнішньої води між ризоїдами пагонів окремих рослин моху.

На основі результатів аналізу вмісту розчинних і загальних вуглеводів та крохмалю визначено функціональні відмінності між асиміляційними ортотропними й бурими плагіотропними частинами пагонів мохів залежно від температурного і водного режимів їхніх локалітетів (табл. 4).

Для більшості варіантів досліду відзначено трохи більше нагромадження загальних вуглеводів у асиміляційній частині пагонів, особливо у *Campylopus introflexus* і *Polytrichum piliferum* в посушливих умовах локалітетів. Найбільше карбогідратів виявлено у *Polytrichum juniperinum*: навесні максимальні показники загальних вуглеводів визначено у ризомах, а восени – в апікальній частині пагонів моху.

В умовах нестачі вологи і навесні, і восени у *Campylopus introflexus* більше розчинних цукрів утворювалося в асиміляційній частині пагонів, у вологих умовах трохи переважали – у бурій частині. У *Polytrichum piliferum* таку ж тенденцію відзначали тільки навесні, тоді як восени більшу кількість розчинних цукрів визначали у бурій частині його пагонів, незалежно від водного режиму локалітетів. Для *Polytrichum juniperinum* виявлено апікально-базальний градієнт нагромадження розчинних цукрів: навесні й восени максимальні кількості встановлено в асиміляційній частині пагонів, трохи менше – в бурій ортотропній частині пагонів і найменше – в плагіотропних ризомах.

Нагромадження розчинних цукрів в асиміляційній частині пагонів мохів зумовлена їхньою високою метаболічною й транспортною активністю, що впливає на ріст і розвиток рослин, окрім того, це осмотично активні сполуки, які відіграють важливу роль у забезпеченні структурної та функціональної стабільності клітин в умовах водного дефіциту. Для

Polytrichum commune і *Polytrichum alpinum* Hedw. встановлено, що фотоасимілянти з надземної частини рослин транспортуються до підземних плагіотропних ризом, де вони, здебільшого, перетворюються на крохмаль [28]. На початку вегетаційного періоду (квітень) у досліджених локалітетах не виявлено залежності розподілу вмісту крохмалю від частин пагонів мохів, тоді як восени (листопад) його вміст переважав у всіх варіантах досліджу в бурій частині (табл. 3). Очевидно, низька функціональна активність плагіотропної гетеротрофної частини пагонів зумовлена їхньою роллю у збереженні поживних речовин, що сприяє вегетативному розмноженню, особливо в умовах дефіциту вологи. Навесні у підземних ризомах визначено найбільший вміст загальних вуглеводів (63,3 мг/г маси сух.р.), а восени – найбільше крохмалю (1,1 мг/г маси сух.р.).

Таблиця 4

Розподіл карбогідратів у пагонах *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid., *Polytrichum piliferum* Hedw. та *Polytrichum juniperinum* Hedw. із різних локалітетів на техногенно змінених територіях Червоноградського гірничопромислового району

Локалітет	Частина пагонів	Загальні вуглеводи, мг/г маси сух.р.	Розчинні вуглеводи, мг/г маси сух.р.	Крохмаль, мг/г маси сух.р.
Квітень				
1	Зелена	52,1 ± 0,2	18,4 ± 0,1	1,12 ± 0,01
	Бура	49,3 ± 0,3	17,8 ± 0,2	1,06 ± 0,02
2	Зелена	51,5 ± 0,2	19,3 ± 0,2	0,76 ± 0,01
	Бура	51,7 ± 0,4	21,4 ± 0,2	0,75 ± 0,02
3	Зелена	56,0 ± 0,3	22,8 ± 0,2	1,11 ± 0,01
	Бура	46,8 ± 0,2	21,3 ± 0,2	1,58 ± 0,01
4	Зелена	52,9 ± 0,4	22,7 ± 0,1	1,79 ± 0,01
	Бура	34,0 ± 0,3	22,2 ± 0,2	1,41 ± 0,01
5	Зелена	53,1 ± 0,3	24,9 ± 0,1	0,85 ± 0,01
	Бура	53,0 ± 0,4	21,3 ± 0,3	0,98 ± 0,01
	Ризоми	63,3 ± 0,4	20,6 ± 0,3	0,85 ± 0,02
Листопад				
1	Зелена	55,2 ± 0,3	17,2 ± 0,1	0,95 ± 0,01
	Бура	48,7 ± 0,4	16,7 ± 0,2	1,03 ± 0,01
2	Зелена	56,0 ± 0,3	17,5 ± 0,2	0,77 ± 0,01
	Бура	45,1 ± 0,3	18,9 ± 0,2	0,79 ± 0,01
3	Зелена	52,1 ± 0,3	19,7 ± 0,2	1,21 ± 0,01
	Бура	38,1 ± 0,3	26,2 ± 0,3	1,34 ± 0,02
4	Зелена	52,1 ± 0,4	23,8 ± 0,2	1,19 ± 0,01
	Бура	30,5 ± 0,3	25,3 ± 0,3	1,32 ± 0,02
5	Зелена	62,2 ± 0,4	22,8 ± 0,2	0,84 ± 0,01
	Бура	61,0 ± 0,5	21,6 ± 0,3	0,93 ± 0,01
	Ризоми	53,8 ± 0,5	16,8 ± 0,3	1,09 ± 0,02

Встановлено, що апікально-базальний градієнт асиміляції карбогідратів у пагонах низьких щільних дернин ектогідричного моху *Campylopus introflexus*, забезпечуючи стійкість до нестачі води, сприяє високим темпам росту й утворенню верхівкових виводкових органів, тоді як у пухких дернинах ендогідричних мохів роду *Polytrichum* Hedw. вища ефективність збереження поживних речовин і води та здатність до вегетативного розмноження проявляється у бурій плагіотропній частині пагонів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Аринушкіна Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 488 с.
2. Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів Української РСР. К.: Наук. думка, 1987. Вип. I. 180 с.
3. Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора средней части европейской России. Т. 1: Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М.: КМК, 2003. 608 с.

4. *Ипатов В. С., Тархова Т. Н.* Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняке зеленомошно-лишайниковом // *Экология*. 1982. № 4. С. 27.
5. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 350 с.
6. *Нестерова Н. Г., Григорюк І. П.* Особливості водного режиму деревних видів рослин в екологічних умовах м. Київ // *Збалансоване природокористування*. 2013. № 2–3. С. 89–95.
7. *Ніколайчук В. І., Белчгазі В. Й., Білик П. П.* Спецпрактикум з фізіології і біохімії рослин. Ужгород, 2000. 210 с.
8. *Плешков Б. П.* Практикум по биохимии растений. М: Колос, 1976. 129 с.
9. *Плохинский Н. А.* Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
10. *Починок Х. Н.* Методы биохимического анализа растений. К.: Наук. думка, 1976. 335 с.
11. *Савич-Любичкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л.: Наука. Ленингр. отд., 1970. 826 с.
12. *Belnap J.* The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrology cycles // *Hydrological Processes*. 2006. Vol. 20. P. 3159–3178.
13. *Clayton-Greene K. A., Collins N. J., Green T. G. A., Proctor M. C. F.* Surface wax, structure and function in leaves of Polytrichaceae // *J. Bryol.* 1985. Vol. 13. P. 549–562.
14. *During H. J.* Life strategies of Bryophytes: a preliminary review // *Lindbergia*. 1979. Vol. 5. P. 2–18.
15. *During H. J.* Ecological classifications of bryophytes and lichens. *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Oxford: Clarendon Press, 1992. P. 1–30.
16. *Elumeeva T. G., Soudzilovskaia N. A., During H. J., Cornelissen J. H. C.* The importance of colony structure versus shoot morphology for the water balance of 22 subarctic bryophyte species // *J. Veg. Sci.* 2011. Vol. 22. P. 152–164.
17. *Glime J. M.* Bryophyte ecology. Vol. 1. Physiological ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. 2007. <http://www.bryoecon.mtu.edu/> (accessed 23 September 2015).
18. *Klinck J.* Invasive Alien Species Fact Sheet – *Campylopus introflexus*. – The Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS <http://www.nobanis.org/> / data of access (04.08.2017).
19. *Mägdefrau K.* Life-forms of bryophytes. *Bryophyte ecology*. London: New York, 1982. P. 45–58.
20. *Michel P., Lee W. G., During H. J., Cornelissen J. H. C.* Species traits and their non-additive interactions control the water economy of bryophyte cushions // *J. Ecol.* 2012. Vol. 100. N 1. P. 222–231.
21. *Oliver M. J., Velten J., Mishler B. D.* Desiccation-tolerance in Bryophytes: A Reflection of the Primitive Strategy for Plant Survival in Dehydrating Habitats? // *Interg. Comp. Biol.* 2005. Vol. 45. P. 788–799.
22. *Proctor M. C. F.* The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought // *Plant Ecology*. 2000. Vol. 151. P. 41–49.
23. *Proctor M. C. F.* Physiological ecology. In: *Bryophyte Biology* / Eds B. Goffinet, A.J. Shaw, Cambridge: Cambridge Univer. Press, 2009. P. 237–268.
24. *Pypker T. G., Unsworth M. H., Bond B. J.* The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. I. Laboratory measurements of water storage // *Can. J. Forest. Res.* 2006. Vol. 36. P. 809–818.
25. *Richards P. W.* The ecology of tropical forest bryophytes // *New Manual of Bryology*. Nichinan: The Hattori Botanical Laboratory, 1984. Vol. 2. P. 1233–1270.
26. *Rixen C., Mulder C. P. H.* Improved water retention links high species richness with increased productivity in arctic tundra moss communities // *Oecologia*. 2005. Vol. 146. P. 287–299.
27. *Sadasivam S., Manickam A.* Biochemical methods. *New Age International*, 2007. 284 p.

28. Shaw A. J., Szövényi P., Shaw B. Bryophyte diversity and evolution: windows into the early evolution of land plants // Amer. J. Bot. 2011. Vol. 98. N 3. P. 352–369.
29. Sveinbjörnsson B., Oechel W. C. Controls on CO₂ exchange in two *Polytrichum* moss species I. Field studies on the tundra near Barrow, Alaska // Oikos. 1981. Vol. 36. P. 114–128.
30. Tooren van B. F., Ode B., During H. J., Bobbink R. Regeneration of species richness in the bryophyte layer of Dutch chalk grasslands // Lindbergia. 1990. P. 23–79.
31. Trachtenberg S., Zamski E. The Apoplastic Conduction of Water in *Polytrichum juniperinum* Willd. Gametophytes // The New Phytologist. 1979. Vol. 83. N 1. P. 49–52.
32. Turetsky M. R., Bond-Lamberty B., Euskirchen E. et al. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems // New Phytol. 2012. Vol. 196. N 1. P. 49–67.

Стаття: надійшла до редакції 07.05.18

доопрацьована 11.09.18

прийнята до друку 17.10.18

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF MOSS TURFS IN TECHNOGENICALLY TRANSFORMED TERRITORIES OF THE CHERVONOGRAD MINING AND INDUSTRIAL AREA

O. Lobachevska, R. Sokhanchak, S. Beshley

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
11, Stefanyk St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: ecomorpogenesis@gmail.com*

Structural and functional features of the bryophytes of different life forms, depending on the humidification of locality conditions of their growth in technogenically transformed territories of the Chervonohrad mining and industrial area, are established. Significant differences in water absorption and its retention by orthotropic assimilative and orthotropic brown parts of the shoots with rhizoid tomenta in *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. (low dense turf) and *Polytrichum piliferum* Hedw. (low smooth turf) as well as plagiotropic heterotrophic rhizomes in *Polytrichum juniperinum* Hedw. (high smooth turf) were revealed. In contrast to *Campylopus introflexus* turf, in which the length and dry matter mass are almost the same in assimilating and brown parts of the shoots, in the *Polytrichum piliferum*, the green part constitute 20–30 % of the shoots length and 74.0–77.6 % of their total dry mass. It was established that in the ectohydric moss *Campylopus introflexus* brown part of the shoots with rhizoid tomenta was losing water more slowly than assimilative one regardless of the water regime of the moss' locality, which caused external conduction along the entire surface of densely foliaceous shoots. In endohydric moss clumps of *Polytrichum* genus the water balance was provided mainly by apical absorption and water retention by the assimilative part of the shoots; and brown non-foliaceous part of the stem and underground rhizomes mainly prevent the loss of endohydric water and carry out only capillary function – the maintenance of external water between the rhizoids of the shoots of individual moss plants. The apical and basal gradient of carbohydrates assimilation in the *Campylopus introflexus* shoots contributed to the resistance to water deficiency and the formation of apical reproductive organs, while in the high moss turf of the genus *Polytrichum* Hedw. more efficient starch storage and the ability to vegetative reproduction became apparent in brown and plagiotropic parts of the shoots.

Keywords: ectohydric and endohydric bryophytes, rhizomes, life form, carbohydrates

БІОХІМІЧНІ ПОКАЗНИКИ ПУЛУ ОРГАНІЧНОГО КАРБОНУ В НАФТОЗАБРУДНЕНОМУ ҐРУНТІ У ПРОЦЕСІ ФІТОРЕМЕДІАЦІЇ

М. Мекіч*, Л. Буньо, О. Терек

*Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: horon.marta@gmail.com*

В умовах мікроділянкового експерименту досліджено вплив фітореємедіації нафтового забруднення ґрунту на вміст різних форм органічного Карбону у ґрунті. Як реємедіанти вирощували рослини кукурудзи (*Zea mays* L.) сорту Закарпатська жовта зубоподібна та бобу кормового (*Vicia faba* var. Minor). Тривалість дослідження деградації нафти 95 днів, із яких перші 22 дні без рослин. Біохімічні та хімічні характеристики ґрунту, такі як ґрунтова мікробна біомаса (C_{biom}), інтенсивність дихання ґрунту (V_{basal}), метаболічний коефіцієнт ($q\text{CO}_2$), коефіцієнт мікробного дихання (Q_r), вміст органічного Карбону (C_{org}), концентрація вуглеводнів нафти, були використані як індикатори змін пулу органічного Карбону ґрунту.

Встановлено негативний вплив нафтового забруднення ґрунту на розвиток досліджуваних рослин. Показано значний стимулювальний вплив нафти і рослин на C_{biom} та V_{basal} , порівняно з контролем. За дії нафти зростали також значення екофізіологічних параметрів – $q\text{CO}_2$ та Q_r , тоді як вплив рослин-фітореємедіантів не був достовірним. Збільшення значення Q_r у нафтозабрудненому ґрунті, порівняно із ґрунтом без нафти, свідчить про менший дефіцит С. Тенденція до зменшення значень Q_r та $q\text{CO}_2$ протягом досліджуваного періоду для нафтозабрудненого ґрунту є ознакою відновлення балансу в екосистемі. За результатами трифакторного дисперсійного аналізу встановлено ефекти взаємодії між факторами нафта–рослина–час. Виявлено, що ефект впливу рослин на C_{biom} та V_{basal} зростав за дії нафти і на C_{biom} – з часом, що свідчить про інтенсифікацію утилізації органічного Карбону нафти мікробіотою.

Внесення нафти у ґрунт призвело до зростання вмісту органічного Карбону майже утричі порівняно із ґрунтом без нафти. На 95-ту добу дослідіу вміст органічного Карбону ґрунту знижувався у всіх варіантах, що пов'язано з деструкцією нафти і процесами дегуміфікації. Концентрація нафти у ґрунті зменшилася на 45 % протягом усіх 3 місяців дослідіу, порівняно з початковим забрудненням, тоді як рослини не мали достовірного впливу. Очевидно, залишкова концентрація нафтопродуктів у ґрунті не завжди слугує чутливим індикатором ефективності проведеної реємедіації, тоді як біохімічні параметри, зокрема C_{biom} та V_{basal} , чутливіше реагують на вплив фітореємедіації нафтового забруднення ґрунту.

Ключові слова: нафтове забруднення, фітореємедіація, органічний Карбон ґрунту, біологічна активність ґрунту

Сукупність живої біомаси та решток рослин, тварин і мікроорганізмів різного ступеня трансформації складає органічну речовину ґрунту, яка визначає якість ґрунту [5, 11]. Розрізняють різні форми органічної речовини у ґрунті: лабільну та стабільну. За тривалістю циклу деградація-синтез органічної речовини ґрунту виділяють три пули: лабільний пул – від кількох діб до одного року, повільний пул – десятки років, пасивний пул – тисячі років [11, 24].

Кореневі виділення рослин, відмерла біомаса, яка легко розкладається, та мікроорганізми становлять лабільний, або активний, пул органічної речовини ґрунту.

Активний пул органічної речовини є головним джерелом енергії та елементів живлення для мікроорганізмів [11]. Основним показником інтенсивності руху Карбону в лабільному пулі із ґрунту в атмосферу є ґрунтове дихання. Основними продуцентами CO_2 є корені рослин, мікоризна мікрофлора та гетеротрофні мікроорганізми, а основним субстратом – органічна речовина, яка легко розкладається [32]. Дихання ґрунту без збагачення доступними джерелами енергії називають базальним, або фоновим (V_{basal}), а після збагачення ґрунту глюкозою та іншими мінеральними сполуками (K_2HPO_4 , NH_4SO_2) – субстрат-індукованим диханням, або потенційним (V_{sir}) [15]. Ґрунтова мікробна біомаса (C_{biom}) та інтенсивність дихання ґрунту належать до індикаторів біологічної активності ґрунту. За їхньою допомогою розраховують інтегральні екофізіологічні параметри: метаболічний коефіцієнт або питому дихальну активність ґрунтової мікробіоти ($q\text{CO}_2 = V_{\text{basal}}/C_{\text{biom}}$) і коефіцієнт мікробного дихання ($Q_r = V_{\text{basal}}/V_{\text{sir}}$) [10, 15].

Повільний пул відіграє важливу роль у підтриманні стабільності вмісту органічного Карбону у ґрунті. Цей запас включає сильно розкладені органічні рештки та продукти гуміфікації. За відсутності надходження органічних залишків у ґрунт запаси органічної речовини стабілізуються на певному нижньому рівні, на якому не розкладаються повністю. Це свідчить про наявність більш стабільних органічних сполук Карбону із кругообігом у сотні років, що формують гумус [5, 24]. Вміст гумусу в ґрунті належить до стабільних характеристик певного типу ґрунту, який сформувався під впливом набору специфічних факторів: клімат, рельєф, рослинність, материнська порода [30].

Поклади нафти й вугілля теж належать до сильно стабілізованого, або інертного, пулу Карбону і можуть зберігатись у ґрунті мільйони років. Однак за потрапляння на поверхню ґрунту вуглеводні нафти швидко зазнають деградації за участю мікроорганізмів, поповнюючи таким чином лабільний пул Карбону [12]. Це запускає низку процесів, які мають довготривалий негативний вплив на баланс органічної речовини у ґрунті. Перш за все, легкодоступний Карбон вуглеводнів призводить до швидкого розмноження вуглеводнеокислювальних бактерій, чисельність яких може зростати в тисячі разів [19]. По-друге, Карбон нафти спричинює зростання співвідношення C/N у ґрунті, призводячи до дефіциту N. За участю бактерій відбувається іммобілізація доступного Нітрогену та поповнення потреби в N шляхом мінералізації органічної речовини ґрунту [25].

Крім того, нафтове забруднення супроводжується збідненням або зникненням рослинного покриву [14]. Зникнення рослин як основного продуцента органічної речовини ґрунту призводить до гострого порушення балансу органічного Карбону. Тому одним із напрямів відновлення нафтозабруднених ґрунтів є проведення фіторемедіації. Основні механізми впливу рослин на стан нафтозабруднених ґрунтів полягають у стимулюванні активності мікрофлори [2, 6], покращенні фізико-хімічних властивостей ґрунту [3, 7]. Відомо, що внесення у ґрунт свіжої біомаси рослин або у вигляді соломи теж стимулює мікробіологічну активність та інтенсивність деградації нафтопродуктів [19]. Таким чином рослини оптимізують процеси очищення нафтозабруднених ґрунтів, сприяючи також відновленню балансу органічної речовини у ґрунті.

З метою ремедіації нафтозабрудненого ґрунту ми використовували рослини кукурудзи (*Zea mays* L.) сорту Закарпатська жовта зубоподібна та бобу кормового (*Vicia faba* var. Minor). Відомо, що ці види рослин є толерантними до дії нафтового забруднення [6, 21, 27]. Завданням нашого дослідження було оцінити вплив нафти і фіторемедіації на:

1) запаси органічного Карбону у ґрунті (C_{org}) як індикатора родючості та якості ґрунту;

- 2) лабільний пул Карбону (C_{biom}) як найбільш чутливої ланки колообігу Карбону;
- 3) інтенсивність мікробіологічних процесів, пов'язаних із деградацією органічних сполук Карбону (V_{basal});
- 4) екофізіологічні параметри ($q\text{CO}_2$ та Q_r) для оцінки збалансованості процесів мінералізації органічної речовини.

Матеріали та методи

Схема досліджу. Нами було закладено дрібноділянковий дослід у польових умовах (м. Судова Вишня). Розмір ділянки $1 \times 0,5 \times 0,25$ м у трьох повторностях. Дно ділянки вистеляли поліетиленовою плівкою з прорізами. Яму засипали ґрунтом (вологість 13,4 %) і перемішували з нафтою (густина нафти $0,87 \text{ г/см}^3$) у кількості 50 мл на кг ґрунту, що відповідає концентрації 4,2 % (маса нафти до маси ґрунту). Контролем слугував ґрунт без внесення нафти. На 22-гу добу після внесення нафти висівали насіння рослин кукурудзи та бобу. Проби ґрунту відбирали на 22-гу, 65-ту (4 тижні вегетації рослин) і 95-ту (8 тижнів вегетації рослин) добу після внесення нафти. Досліджували вплив трьох факторів: нафтове забруднення (нафта), фітореMediaція (рослини), термін деструкції нафти (час).

Варіанти досліджуваних проб ґрунту: 1) контроль – ґрунт без нафти і без рослин; 2) ґрунт без нафти з рослинами *Z. mays*; 3) ґрунт без нафти з рослинами *V. faba*; 4) нафтозабруднений ґрунт без рослин; 5) нафтозабруднений ґрунт із рослинами *Z. mays*; 6) нафтозабруднений ґрунт із рослинами *V. faba*.

Розміщення ділянок із нафтою – шахматне – для того, щоб забезпечити рівномірний вплив нафтового забруднення (випаровування токсичних вуглеводнів) на варіанти без нафти; розміщення ділянок із рослинами – рендомізоване [8].

Проби ґрунту відбирали на глибині 3–7 см із кореневмісного шару ґрунту і на відповідній глибині у варіантах без рослин. З кожної ділянки досліджу брали одну змішану пробу, яку готували із 5 індивідуальних проб, відібраних методом конверта. Зразки ґрунту готували відповідно до методики аналізу [13]. У пробах ґрунту визначали: інтенсивність дихання ґрунту (V_{basal}), ґрунтову мікробну біомасу (C_{biom}), метаболічний коефіцієнт ($q\text{CO}_2$), коефіцієнт мікробного дихання (Q_r), вміст органічного Карбону (C_{opr}), концентрацію вуглеводнів нафти.

Визначення V_{basal} та V_{sir} проводили методом адсорбції вуглекислого газу 0,1 М розчином КОН і відтитруванням залишку луґу НСІ. Для встановлення V_{sir} до 40 г вологого зразка ґрунту додавали 2 мл концентрованої глюкозо-мінеральної суміші, яка містить 200 мг глюкози, 20 мг K_2HPO_4 , 20 мг NH_4SO_2 в 1 мл розчину. C_{biom} розраховували за величиною V_{sir} [17], C_{opr} – шляхом мокро́го озолення за методикою Тюріна [13], концентрацію вуглеводнів нафти – методом спалювання [1], $q\text{CO}_2$ – за співвідношенням $V_{\text{basal}}/C_{\text{biom}}$ і $Q_r = V_{\text{basal}}/V_{\text{sir}}$ [15].

Статистичні методи. Отримані дані було опрацьовано за допомогою серій дисперсійного аналізу:

1) двофакторний дисперсійний аналіз для оцінки впливу терміну деструкції нафти і нафтового забруднення ґрунту на ознаки біологічної активності ґрунту за експериментальними даними для 22-ї, 65-ї та 95-ї доби досліджень;

2) двофакторний дисперсійний аналіз для оцінки впливу нафтового забруднення ґрунту і фітореMediaції на ознаки біологічної активності ґрунту; виконано по 2 серії двофакторного дисперсійного аналізу для кожного з показників за експериментальними даними для 65-ї та 95-ї доби досліджень;

3) трифакторний дисперсійний аналіз для оцінки впливу нафтового забруднення ґрунту, фітореMediaції й терміну деструкції нафти на ознаки біологічної активності ґрунту за експериментальними даними для 65-ї та 95-ї доби досліджень,

4) однофакторний дисперсійний аналіз для оцінки простого ефекту впливу рослин на показники біологічної активності ґрунту.

Для опрацювання даних використовували мову програмування R, створену спеціально для статистичного аналізу даних. Оцінка достовірності впливу фокусного фактора й ефекту взаємодії проводилася за критерієм F-Фішера. Обчислювали простий ефект впливу (simple effect η^2) – показник частки мінливості результативної ознаки, зумовленої досліджуваним фактором А для кожного рівня фактора Б, за даними дисперсійного аналізу за формулою:

$\eta^2 = SS_{\text{effect}} / (SS_{\text{effect}} + SS_{\text{residuals}})$, де SS_{effect} – міжгрупова сума квадратів відхилень для фокусного фактора, $SS_{\text{residuals}}$ – внутрішньогрупова сума квадратів відхилень. Для порівняння середніх значень варіантів проведено тест Tukey's HSD [29].

Результати і їхнє обговорення

Інтенсивність дихання належить до чутливих індикаторів якості ґрунту, його біологічної активності [17]. З'ясовано, що V_{basal} залежить від кількості та якості легкодоступного джерела Карбону [20], метаболічної активності рослин і мікроорганізмів [20, 32], температури та вологості ґрунту [15].

Нами встановлено, що на початкових етапах забруднення ґрунту (22-га доба) інтенсивність дихання зростала за дії нафти майже утричі порівняно з контролем, а на 65-ту та 95-ту добу значення V_{basal} було більшим, відповідно, у 5,7 та 7,2 разу щодо контролю. Рослини теж мали стимулювальний вплив на V_{basal} (табл. 1).

Таблиця 1

Інтенсивність дихання нафтозабрудненого ґрунту ($\text{мкг C-CO}_2 \times \text{г}^{-1} \times \text{год}^{-1}$)

Варіанти		Доба деструкції нафти		
		22-га доба	65-га доба	95-га доба
Ґрунт без нафти	Без рослин		1,99±0,35a	4,44±0,50b
	Кукурудза	2,50±0,23a	4,50±0,10b	1,98±0,23a
	Біб		4,65±1,50b	3,35±0,60a
Ґрунт + нафта	Без рослин		11,35±0,53c	18,30±2,70d
	Кукурудза	6,47±0,22f	17,90±0,57d	22,7±2,23e
	Біб		17,45±0,11d	24,00±1,10e

Примітка: значення з однаковими буквеними позначеннями статистично не відрізняються між собою ($p < 0,05$)

Нафтове забруднення, як правило, виявляє стимулювальний вплив на інтенсивність дихання ґрунту, що пов'язано з надходженням додаткового джерела Карбону – вуглеводнів. Встановлено, що V_{basal} значно зросло для супіщаного ґрунту, забрудненого дизельним паливом у концентрації 10 г/кг ґрунту протягом перших 100 днів після забруднення [31]. Зростання інтенсивності дихання – це неспецифічна реакція на стрес [23].

Рослини створюють сприятливі умови для розвитку мікроорганізмів і збільшення їхньої активності завдяки секреції поживних речовин коренями, покращення властивостей ґрунту, поповнення запасів відмерлої органіки. Досліджено [32], що у прикореневій зоні рослин інтенсивність ґрунтового “дихання” тісно пов'язана з ростом і розвитком рослин і залежить від фаз їхньої вегетації. Відомо, що такі фази розвитку кукурудзи, як проростання, елонгація та викидання волоті, супроводжуються зростанням видового різноманіття мікрофлори ризосфери. Тоді як у фазах закінчення цвітіння та достигання зерен чисельність майже всіх груп мікроорганізмів зменшується [22]. У нашому досліді рослини *Z. mays* на 4-й тиждень вегетації перебували на ювенільному етапі розвитку (у контролі домінувала фаза 6 листків (V6), за дії нафти – 5 листків (V5). На 95-ту добу в контролі спостерігали перехід рослин у генеративний етап у контролі (викидання волотей), тоді як за дії нафти генеративних органів не було.

Для рослин *V. faba* на 4-й тиждень вегетації відмічено генеративний етап у контролі (цвітіння, V8), а за дії нафти рослини перебували ще на ювенільному етапі (V6-7). Через 8 тижнів вегетації у контролі спостерігалось завершення фази цвітіння, утворення зелених бобів, а за дії нафти – цвітіння. Для обох видів рослин-фіторемедіантів спостерігали відставання фаз розвитку за дії нафти порівняно із ґрунтом без нафти.

Ґрунтова мікробна біомаса є водночас пулом органічної речовини і активним агентом колообігу Карбону [25]. Значення мікробної біомаси, визначені методом субстрат-індукованого дихання, представляють активну ґрунтову біомасу [17].

Таблиця 2

Вміст ґрунтової мікробної біомаси у нафтозабрудненому ґрунті (мг $C_{biom} \times g^{-1}$)

Варіанти	Доба деструкції нафти			
	22-га доба	65-та доба	95-та доба	
Ґрунт без нафти	Без рослин	1,03±0,04a	1,03±0,21a	1,97±0,05c
	Кукурудза	1,03±0,04a	1,59±0,21b	2,40±0,04e
	Біб	1,03±0,04a	1,72±0,12b	2,55±0,18e
Ґрунт + нафта	Без рослин	1,37±0,04d	1,27±0,13abd	3,04±0,06f
	Кукурудза	1,37±0,04d	2,63±0,32e	3,33±0,08g
	Біб	1,37±0,04d	2,90±0,46e	3,62±0,05g

Примітка: значення з однаковими буквеними позначеннями статистично не відрізняються між собою ($p < 0,05$)

Встановлено, що у ґрунті без рослин значення C_{biom} зростало за дії нафти на 22-гу добу на 7 % порівняно з контролем, на 65-ту добу поверталось до рівня контролю, а на 95-ту добу знову зростало на 54 % щодо контролю (табл. 2). Встановлено флуктацію значень ґрунтової мікробної біомаси (тривалість 105 днів) під час забруднення нафтовими вуглеводнями у концентрації 7,5 г/кг ґрунту [26]. Для фактора “рослини” теж виявлено достовірний стимулювальний вплив на біомасу мікроорганізмів. Більшістю досліджень виявлено зростання чисельності й активності ґрунтової вуглеводнеокислювальної мікрофлори у відповідь на нафтове забруднення [16, 28].

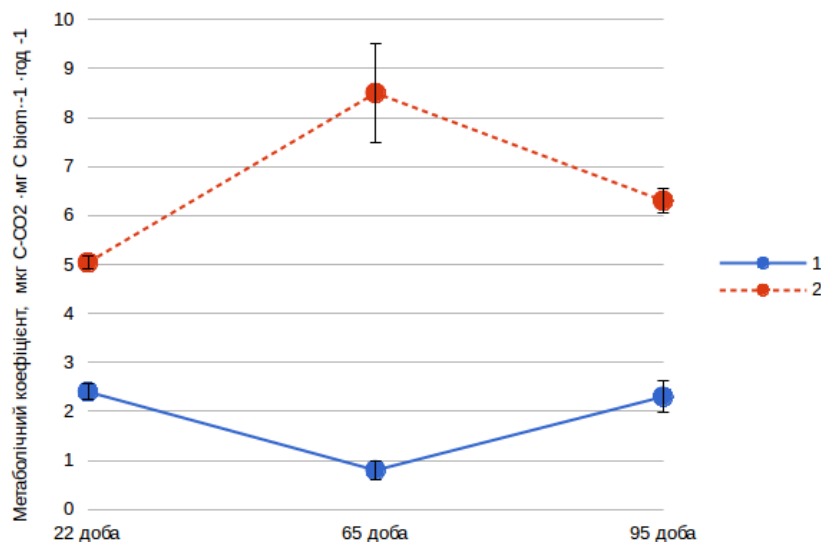
Екофізіологічні параметри. Загальна тенденція зростання V_{basal} та C_{biom} за впливу нафти важко піддається оцінці з точки зору загального стану екосистеми. Зростання інтенсивності дихання свідчить про інтенсифікацію мінералізаційних процесів у екосистемі, що, залежно від інших факторів, може мати позитивний або руйнівний вплив на розвиток екосистеми [9]. Вважається, що V_{basal} є хорошим індикатором метаболізму екосистеми, але поганим індикатором змін запасів пасивного пулу Карбону в ґрунті [32]. Для характеристики процесів мінералізації органічної речовини у природних екосистемах і її змін під впливом ендо- чи екзогенних факторів використовують екофізіологічні характеристики, зокрема, Q_r і qCO_2 [15]. Вважається, що органічний Карбон ґрунту належить до лімітуючих факторів дихання. Якщо значення Q_r близьке до 1, то мікробне дихання не лімітується доступним Карбоном, менше 1 – Карбон є лімітуючим фактором інтенсивності дихання [20].

За результатами нашого дослідження значення коефіцієнта мікробного дихання було меншим 1 у всіх досліджуваних варіантах і зменшувалося з часом: на 22-гу добу для ґрунту без нафти $Q_r = 0,14 \pm 0,01$, для нафтозабрудненого ґрунту – $Q_r = 0,40 \pm 0,02$, на 65-ту добу, відповідно, $0,17 \pm 0,06$ та $0,49 \pm 0,04$, на 95-ту добу, відповідно, $0,13 \pm 0,01$ та $0,23 \pm 0,05$.

Таким чином, у всіх варіантах органічний Карбон був лімітуючим фактором інтенсивності дихання. Проте завдяки вуглеводням нафти дефіцит С був меншим. Зменшення значень Q_r для всіх варіантів ділянок із часом свідчить про вичерпання запасів доступного Карбону.

У ризоплані та ризосфері створюються умови постійного надходження сполук Карбону, які продукуються корінням рослин. Як наслідок зростає щільність мікробної популяції та формується особливий склад мікрофлори [18]. За результатами нашого дослідження значення Q_r для кореневмісного шару ґрунту і ґрунту без рослин не відрізнялися. Хоча, згідно з літературними даними, значення Q_r у ризоплані та ризосфері рослин *Triticum aestivum* L. було близьке до 1 (дослід у горщиках, ґрунт не забруднений) [20]. У нашому дослідженні відсутність значущого впливу рослин, очевидно, пов'язана з особливостями відбору проб ґрунту, зокрема, тривалістю преінкубації ґрунту і віддаленістю від коріння. Так, встановлено, що значення V_{basal} знижуються після відокремлення ґрунту від коріння: швидше у ризосферному ґрунті та повільніше у ґрунті без коріння, що свідчить про вичерпування запасів Карбону мікроорганізмами [20].

Для метаболічного коефіцієнта відмічено зростання його за дії нафти порівняно із контрольним варіантом протягом усього досліджуваного періоду (див. рисунок). Вплив рослин на $q\text{CO}_2$ не був статистично достовірний. Найбільше значення $q\text{CO}_2$ відмічено на 65-ту добу, що пов'язано зі зменшенням C_{biom} і може свідчити про найбільш несприятливі умови для мікробіоти.



Вплив нафтового забруднення на метаболічний коефіцієнт мікробіоти ґрунту; 1 – контроль, 2 – ґрунт+нафта

За теорією Ю. Одума, екосистема прямує до зменшення значення метаболічного коефіцієнта. Зростання Q_r , як і $q\text{CO}_2$, свідчить про порушення в екосистемі [20]. Нафтове забруднення призводить до зміни балансу процесів мінералізації щодо біомаси ґрунтової мікробіоти. Тенденція до зменшення значень екофізіологічних параметрів із часом свідчить про відновлення екосистеми.

Частки впливу досліджуваних факторів і ефекти взаємодії. Під час дослідження сумісної дії кількох факторів можливий ефект взаємодії, коли вплив досліджуваного фактора залежить від рівня впливу іншого. Тому під час дослідження впливу нафтового забруднення на біологічну активність ґрунту важливо враховувати ефекти взаємодії між факторами. Встановлено синергетичний ефект взаємодії між факторами “нафта” і “рослини”. Простий ефект впливу (simple effect η_2) рослин на V_{basal} зростав за дії нафти

порівняно із ґрунтом без нафти: на 65-ту добу із 72 до 89 %, на 95-ту добу – із 49 до 53 %. Для ознаки C_{biom} встановлено достовірний синергетичний ефект взаємодії між факторами “нафта” і “час”. Ефект впливу нафти зростав від 77 % на 10-ту добу до 94 % на 95-ту добу. Встановлено також взаємодію факторів нафта-рослини-час. Унаслідок цього простий ефект впливу рослин на C_{biom} зростав з часом із 37 до 64 % для ґрунту без нафти і з 61 до 67 % для нафтозабрудненого ґрунту.

Такий ефект підсилення, очевидно, виникає за сумісної дії двох факторів – нафти і рослин – на мікроорганізми. Останні можуть інтенсивніше використовувати вуглеводні нафти “за сприяння” рослин. Таке явище позитивно впливає на процес біоремедіації. Досліджено, що нафтові виливи зазнають деградації значно швидше за умови вегетації рослин, ніж за її відсутності [7, 26].

Для характеристики стабільного пулу органічної речовини ґрунту використовують як показник вмісту органічного Карбону, з якого за допомогою коефіцієнта обчислюють вміст гумусу [13]. Нами встановлено, що у ґрунті без нафти вміст органічного Карбону становив 1,36 % (табл. 3), а вміст гумусу – 2,34 %, що характеризує ґрунт як низькогумусний [10].

Внесення нафти у ґрунт призвело до зростання вмісту органічного Карбону майже утричі порівняно з ґрунтом без нафти (табл. 3). Джерелом такого зростання є Карбон нафти, який становить 83–87 % складу нафти [12].

Таблиця 3

Вміст органічного Карбону у ґрунті, %

Варіант	Доба деструкції нафти (термін відбору проб ґрунту)	
	22-га доба	95-та доба
Ґрунт без нафти	Без рослин	1,13±0,04c
	Кукурудза	1,11±0,07c
	Біб	1,11±0,05c
Ґрунт + нафта	Без рослин	3,23±0,22d
	Кукурудза	3,14±0,10d
	Біб	3,29±0,07d

Примітка: значення з однаковими буквеними позначеннями не відрізняються статистично між собою ($p < 0,05$)

На 95-ту добу деструкції нафти вміст органічного Карбону ґрунту знижувався у всіх варіантах. Для ґрунтів без нафти це зниження становило 0,23–0,25 %, порівняно із вихідним значенням (22-га доба). Зниження вмісту $C_{\text{орг}}$ пов’язане зі зниженням запасів гумусу в ґрунті унаслідок процесів дегуміфікації.

За дії нафти зниження вмісту $C_{\text{орг}}$ у ґрунтах перебувало в межах 0,46–0,61 %, порівняно із початковим значенням. Такий результат є сумарним значенням двох процесів: дегуміфікації та деструкції вуглеводнів нафти. Також потрапляння легкодоступної органічної речовини у ґрунт у вигляді вуглеводнів нафти може сильно збільшувати розклад дуже стабільних форм С завдяки явищу праймін ефекту (priming effect). Суть феномена полягає у зміні трансформації органічної речовини ґрунту (пришвидшення або гальмування) у відповідь на внесення легкодоступного субстрату, порівняно із ґрунтом без додатків. Основним механізмом праймін ефекту є зростання активності мікроорганізмів у відповідь на внесення легкодоступного субстрату [5, 19, 25]. Вплив рослин на стабільний пул Карбону є відчутним лише у довготривалій часовій перспективі.

Вміст нафти у ґрунті. Відомо, що концентрація нафти у ґрунті після забруднення поступово знижується внаслідок процесів деградації, випаровування та вимивання.

Результатами нашого дослідження встановлено, що концентрація нафти у ґрунті без рослин знижувалася: на 36 % протягом перших 2 місяців і на 45 % протягом усіх 3

місяців досліджу, порівняно з початковим забрудненням (табл. 4). Подібні рівні зниження вмісту нафти виявлено і в інших дослідженнях [12, 31], що пов'язують перш за все із випаровуванням летких фракцій нафти і біодеградацією легкодоступних вуглеводнів.

Таблиця 4

Вміст нафти у ґрунті, %

Варіанти	Доба деструкції нафти			
	Вихідне забруднення	22-га доба	65-та доба	95-та доба
Ґрунт із нафтою без рослин			2,6±0,2a	2,3±0,2b
Ґрунт із нафтою з рослинами <i>Z. mays</i>	4,2	3,9±0,1	2,3±0,1a	2,1±0,2b
Ґрунт із нафтою з рослинами <i>V. faba</i>			2,4±0,1a	2,0±0,1b

Примітка: значення з однаковими буквеними позначеннями не відрізняються статистично між собою ($p < 0,05$)

Концентрація нафти у варіантах із рослинами теж знижувалася, але не відрізнялася достовірно від нафтозабрудненого ґрунту без рослин ($p < 0,3$). Вплив рослин на зменшення концентрації нафтопродуктів у ґрунті встановлено для таких видів як *Carex hirta* L., *Vicia faba* var. Minor, *Zea mays* L. [6, 27]. Проте величина різниці залишкової концентрації нафтопродуктів між ґрунтом без рослин і з рослинами залежала від таких факторів як внесення добрив, рівень забруднення. Слід відмітити, що за високих концентрацій нафтового забруднення вирощування рослин, навпаки, призводило до зниження рівнів деструкції нафтопродуктів. Це пов'язують із явищем негативної взаємодії між мікроорганізмами-деструкторами та рослинами завдяки конкуренції за основні елементи живлення [28]. Залишкова концентрація нафтопродуктів у ґрунті не завжди слугує чутливим індикатором ефективності проведеної ремедіації.

Таким чином, нафтове забруднення призводить до збільшення вмісту органічного Карбону у ґрунті, поповнюючи лабільний пул органічної речовини. Рослини відстають у фазах розвитку за дії нафти, порівняно з незабрудненим ґрунтом. Інтенсивність дихання ґрунту і ґрунтова мікробна біомаса зростають у нафтозабрудненому ґрунті. Досліджувані фіторемедіанти стимулюють показники біологічної активності ґрунту – V_{basal} та C_{biom} .

Збільшення значень екофізіологічних параметрів $q\text{CO}_2$ та Q_r для нафтозабрудненого ґрунту, очевидно, свідчить про дестабілізацію активності мікробіоти і мінералізаційних процесів органіки.

За результатами дисперсійного аналізу встановлено ефекти взаємодії для досліджуваних факторів: 1) зростання впливу рослин на V_{basal} за дії нафти та на C_{biom} за сумісної дії нафти і часу 2) зростання впливу нафти на C_{biom} за дії часу.

Як індикатори впливу нафтового забруднення на стан органічної речовини ґрунту доцільно використовувати хімічні показники (вміст органічного Карбону, вміст нафти у ґрунті) й біохімічні (інтенсивність дихання ґрунту, ґрунтова мікробна біомаса, коефіцієнт мікробного дихання, метаболічний коефіцієнт), тоді як для впливу фіторемедіації для досліджуваних умов – лише V_{basal} , C_{biom} . За індикації та фіторемедіації треба враховувати ефекти взаємодії між факторами.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Бетелев Н. П. Методы определения загрязнения ґрунтов углеводородами // Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология. 1998. № 1. 121 с.
2. Буньо Л. В., Цвілинюк О. М., Микієвич І. М. та ін. Активність мікрофлори нафтозабрудненого ґрунту у ризосферній зоні рослин *Carex hirta* L. // Біологічні Студії. 2010. Вип. 4 (3). С. 55–62.

3. Буньо Л. В., Цвілинюк О. М., Терек О. І. Вміст недоступної води для рослин-фітомеліорантів *Carex hirta* L. у нафтозабрудненому ґрунті // Агробіологія. 2014. № 2. С. 55–59.
4. Величко О. І. Роль білків в адаптації рослин конюшини лучної, інокульованої *Rhizobium leguminosarum* bv. trifolii, до умов нафтозабрудненого ґрунту // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2014. № 3 (60). С. 58–60.
5. Гамкало З. Г. Екологічна якість ґрунту: навч. посіб. Львів: Вид. центр ЛНУ ім. І. Франка, 2008. 232 с.
6. Джура Н. М., Мороз О. М., Русин І. Б. та ін. Вплив рослин бобу кормового (*Vicia faba* var. minor) на функціонування мікробних асоціацій метаболізму азоту в забрудненому нафтою ґрунті // Ґрунтознавство. 2010. Т. 11. № 3–4. С. 105–112.
7. Джура Н. М., Романюк О. І., Гонсьор Ян та ін. Використання рослин для рекультиватії ґрунтів, забруднених нафтою і нафтопродуктами // Екологія та ноосферологія. 2006. Т. 17. № 1–2. С. 55–60.
8. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 51 с.
9. Звягинцев Д. І., Бабьева І. П., Зенова Г. М. Біологія почв: учебник. М.: Изд-во МГУ, 2005. 445 с.
10. Казеев К. Ш., Колесников С. И., Вальков В. Ф. Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований. Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та, 2003. 204 с.
11. Партика Т. В., Гамкало З. Г., Бедернічек Т. Ю. Застосування методу багатоступеневого хемодеструкційного фракціонування для оцінки якісного складу органічної речовини ґрунтів // Передгірне та гірське землеробство і тваринництво. 2015. Вип. 58 (II). С. 78–86.
12. Пиковский Ю. И. Трансформация техногенных потоков нефти в почвенных экосистемах // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука, 1988. С. 7–22.
13. Практикум по агрохимии: учеб. пособ. 2-е изд. / под ред. акад. В.Г. Менеева. М.: Изд-во МГУ, 2001. 689 с.
14. Цайтлер М. Й. Відновлення рослинного покриву і зміни структури ценопопуляцій трав'яних рослин на нафтозабруднених територіях Бориславського нафтового родовища: автореф. дис. ... канд. біол. наук. Дніпропетровськ, 2001. 16 с.
15. Шпаківська І. М. Екофізіологічні параметри ґрунтових мікроорганізмів буроземів бореального ряду на верхній межі лісу Чорногори (Українські Карпати) // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. 2010. Т. 1 (8). № 1. С. 307–322.
16. Bahrampour T., Moghanlo V. Evaluation of soil biological activity after soil contaminating by crude oil // Int. J. Agr. Res. Review. 2012. Vol. 2. N 6. P. 671–679.
17. Bloem J., Hopkins D. W., Benedetti A. Microbiological methods for assessing soil quality. Wallingford: CABI Publishing, 2005. 300 p.
18. Cavaglieria L., Orlando J., Etcheverrya M. Rhizosphere microbial community structure at different maize plant growth stages and root locations // Microbiol. Res. 2009. Vol. 164. P. 391–399.
19. Chaineau C. H., Mor J. L., Oudo J. Biodegradation of fuel oil hydrocarbons in the rhizosphere of maize // J. Environ. Qual. 2000. Vol. 569. P. 3–88.
20. Cheng W., Zhang Q., Coleman D. C. et al. Is limiting microbial respiration in the rhizosphere? // Soil Biol. Biochem. 1996. Vol. 28. P. 1283–1288.

21. Diab A. E. Phytoremediation of oil contaminated desert soil using the rhizosphere effects // GJER. 2008. Vol. 2 (2). P. 66–73.
22. Edwards J. Maize growth & development. State of New South Wales: NSW Department of Primary Industries, 2009. 148 p.
23. Franco I., Contin M., Bragato G., De Nobili M. Microbiological resilience of soils contaminated with crude oil // Geoderma. 2004. Vol. 121. P. 17–30.
24. Gleixner G. Soil organic matter dynamics: a biological perspective derived from the use of compound-specific isotopes studies // Ecol. Res. 2013. Vol. 28. P. 683–695.
25. Kuzyakov Y., Friedel J. K., Stahr K. Review of mechanisms and quantification of priming effects // Soil Biol. Biochem. 2000. Vol. 32 P. 1485–1498.
26. Lee E., Banks M. K. Bioremediation of petroleum contaminated soil using vegetation: a microbial study // J. Environ. Sci. Health. 1993. Vol. 28. P. 2187–2198.
27. Marinescu M., Dumitru M., Lăcătușu A. et al. The evolution of maize biomass in a crude oil polluted soil according to applied treatment // Scientific Papers Series. Agronomy. 2011. Vol. LIV. P. 287–293.
28. Margesin R., Zimmerbauer A., Schinner F. Monitoring of bioremediation by soil biological activities // Chemosphere. 2000. Vol. 40. P. 339–346.
29. McDonald J. H. Handbook of biological statistics (3rd ed.) <http://www.biostathandbook.com/index.html>.
30. Murphy B. W. Soil organic matter and soil function – review of the literature and underlying data. Canberra: Department of the Environment, 2014. 155 p.
31. Riffaldi R., Leviminzi R., Cardelli R. et al. Soil biological activities in monitoring the bioremediation of diesel oil-contaminated soil // Water Air Soil Pollut. 2006. Vol. 170. P. 3–15.
32. Ryan M. G., Law B. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration // Biogeochemistry. 2005. Vol. 73. P. 3–27.
33. Vinther F. P., Dahlmann-Hansen L. Effects of ridging on crop performance and symbiotic N₂ fixation of fababean (*Vicia faba* L.). // Soil Use Manag. 2005. Vol. 21. P. 205–211.

Стаття: надійшла до редакції 07.05.18

доопрацьована 14.11.18

прийнята до друку 20.11.18

BIOCHEMICAL PARAMETERS OF ORGANIC CARBON POOL IN OIL POLLUTED SOIL DURING PHYTOREMEDIATION

M. Mekich, L. Bunjo, O. Terek

*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: horon.marta@gmail.com*

There were investigated the effects of phytoremediation of oil contaminated soil on content of diverse organic Carbon forms in soil. The plants *Zea mays* L. and *Vicia faba* var. Minor were used for soil remediation. The experiment lasted for 95 days at all, including the first 22 days without plants. Biochemical and chemical soil properties such as soil microbial biomass (C_{biom}), soil respiration (V_{basal}), metabolic quotient (qCO₂), carbon availability index (Q_c), total organic Carbon (C_{org}), oil content in soil were used as indicators of soil organic Carbon pool.

It was found that soil contamination by oil adversely affected development of tested plants. Oil contamination and plants significantly stimulated C_{biom} and V_{basal} relatively control. Oil presence also caused increase of $q\text{CO}_2$ and Q_r , whereas the effect of plants was insignificant. The increase of Q_r in oil contaminated soil reveals lower C deficiency compared to control. The decrease of Q_r and $q\text{CO}_2$ in oil contaminated soil during experiment is a mark of balance recovery in ecosystem. There were determined interaction effects between oil, plants and time by a three way ANOVA. It was shown that effect of plants on C_{biom} та V_{basal} was greater in oil contaminated soil than in the non-polluted soil, and its effect was greater on C_{biom} by the time scale. It indicates the intensification of oil Carbon utilization by microorganisms.

Oil contamination caused the increase of soil organic C content in soil relatively to control. After 95 day of experiment content of soil organic C decrease in all experiment series that is related to oil degradation and humus mineralization.

The concentration of oil in soil decreased on 45 % during three months of experiment, but effect of plants was insignificant. Thereby oil concentration is not a sensitive indicator of effectiveness of phytoremediation treatment. While biochemical measurements, including C_{biom} та V_{basal} , are more sensitive to detect the effects of phytoremediation of oil contaminated soil.

Keywords: oil contamination, phytoremediation, soil organic Carbon, soil biological activity

УДК [577.151.6: 597.21.5]:591.185.2

**ЗМІНА ВМІСТУ ЗАГАЛЬНИХ ЛІПІДІВ, ГЛІКОГЕНУ І БІЛКА
У ТКАНИНАХ ПЛІТКИ *RUTILUS RUTILUS*, LINNAEUS, 1758
ЗА СУМІСНОЇ ДІЇ TEMПЕРАТУРИ ТА МІНЕРАЛІЗАЦІЇ ВОДИ**

Ю. Худіяш, М. Причепя, О. Потрохов, О. Зіньковський

*Інститут гідробіології НАН України
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ 04210, Україна
e-mail: yurahud@ukr.net*

Розглянуто сумісну дію температури та мінералізації води на вміст глікогену, ліпідів і білка у тканинах плітки *Rutilus rutilus*, Linnaeus, 1758. За результатами досліджень встановлено, що сумісна дія температури і мінералізації води мають більший ефект впливу на баланс зазначених сполук, ніж їхня окрема дія. Особливо це було характерно для піддослідних груп, які перебували у воді нетипової та підвищеної температури 27–32 °С і низької мінералізації 260 мг/дм³. Показано, що для плітки оптимальними умовами в літній період є температура води 21–23 °С та її мінералізація на рівні 260 мг/дм³.

Було встановлено, що залучення білкових субстратів і глікогену на енергетичні потреби організму сприяли зростанню загального пулу ліпідів за рахунок використання продуктів метаболізму білкового та вуглеводного обміну. Було показано, що на перших етапах пристосування плітки до помірних температур (25–30 °С) вміст цих сполук або залишається на попередньому рівні, або збільшується залежно від мінералізації води. На другому етапі, коли температура води значно перевищує кліматичні рівні та досягає 27–32 °С, для успішної адаптації до наявних умов необхідні додаткові енерговитрати, вміст запасних речовин і насамперед глікогену, який істотно знижується. Але за зниженої мінералізації води ці процеси потребують меншої кількості витраченої енергії.

Отримані результати можна використати для біомоніторингу водойм, де відмічається перевищення температурного режиму вище кліматичної норми. На основі цього можна буде спрогнозувати зміни, які відбуваються у популяціях цього виду, зокрема, якісного та кількісного складу. Також отримані результати можна використовувати для оцінки фізіологічного стану в умовах глобальних змін клімату і спрогнозувати перебудову у структурі її популяцій.

Ключові слова: плітка, глікоген, ліпіди, білок, температура, мінералізація, метаболізм

Життєдіяльність і метаболізм гідробіонтів, у тому числі й риб, нерозривно пов'язані з характеристиками водного середовища [6, 11]. Одними з головних складових показників водних екосистем, що впливають на загальний стан водних організмів, у тому числі й риб, є температура і гідрохімічний склад води. Значні зміни цих чинників середовища можуть викликати негативну дію на екологічні складові водних екосистем, а саме на якісний і кількісний склад іхтіофауни, фізіологічний стан риб та змінювати всі екологічні складові водних екосистем [13].

Для біомоніторингу водойм використовують низку досліджень, зокрема, пов'язаних із діагностикою фізіолого-біохімічного стану гідробіонтів. Одним із таких показників може бути вміст енергозапасуючих речовин в організмі риб. Саме завдяки цим характеристикам

фіксують і прогнозують рівні зміни фізіолого-біохімічного стану організму за впливу чинників водного середовища.

Останнім часом широко застосовують подібні дослідження для оцінки якості водного середовища. Це пояснюється тим, що за допомогою зазначених показників можна отримати узагальнюючу характеристику фізіологічного стану організму в конкретних умовах існування. Також результати подібних моніторингових досліджень дають змогу вирішувати проблеми, які стосуються встановлення наслідків негативної дії екологічних і антропогенних чинників на водні екосистеми.

Таким чином, метою наших досліджень було визначення залежності між вмістом глікогену, білка й загальних ліпідів і впливом одночасної зміни температури та мінералізації води.

Вибір цих чинників середовища пов'язаний із тим, що внаслідок глобальних кліматичних змін відбулися певні зміни середньостатистичної температури повітря та, відповідно, води [16, 20]. Також за цих умов змінюється і йонний склад води природних екосистем, у деяких випадках відбувається підвищення мінералізації води через процеси її випаровування або опріснення за надмірних атмосферних опадів [5]. Саме вміст глікогену, білка та загальних ліпідів у тканинах може вказувати на спрямованість енергетичного обміну у риб і, певною мірою, дасть змогу оцінити фізіологічний стан їхнього організму за значних змін температури й мінералізації води.

Матеріали та методи

Дослідження проводили на Білоцерківській експериментальній гідробіологічній станції Інституту гідробіології НАН України у червні 2017 року. Об'єктами дослідження були трілітки плітки *Rutilus rutilus*, Linnaeus, 1758. Для досягнення поставленої мети проведено серію експериментів в акваріумах об'ємом 60 дм³ із різною мінералізацією води 240; 350; 520 мг/дм³ і з коливальним добовим режимом температури води 21–23; 25–30; 27–32 °С. Варто зазначити, що температуру води протягом 12 год підтримували на вищому температурному рівні за допомогою водяних нагрівачів, а в наступні 12 год відбувалося її охолодження на 2–5 °С.

У кожен акваріум було посаджено по 8 екз. риб. Кисневий режим підтримували за допомогою мікрокомпресорів. Беручи до уваги, що розчинність кисню прямо залежить від температури, відповідно, концентрація його в дослідках була неоднакова. Так, за діапазону температури 21–23 °С вміст кисню у воді був на рівні 6–7 мг/дм³, а за температури води 30–25 і 27–32 °С становив 5–6 і 4,5–5 мг/дм³, відповідно, що не є критичним для цього виду риб.

Для зменшення накопичення продуктів метаболізму риб у воді кожної доби проводили заміну 1/3 води від загального об'єму з додаванням такої ж самої кількості води. Риб годували личинками хірономід.

На 14-ту добу експерименту для біохімічних досліджень було відібрано зразки тканин риб, а саме печінка та білі м'язи. У лабораторних умовах проводили визначення вмісту глікогену антроновим методом [10], загальних ліпідів у тканинах печінки з використанням фосфорно-ванілінового реагента за допомогою стандартних комерційних наборів «Загальні ліпіди» («Філісіт–Діагностика»). Вміст білка визначали за методом Лоурі [19]. Статистичну обробку даних проводили за допомогою програми Statistica 5.5. Під час проведення експерименту було дотримано всіх норм біоетики.

Результати і їхнє обговорення

Одним із головних факторів, від яких залежить інтенсивність обмінних процесів гідробіонтів, у тому числі й риб, є температура навколишнього середовища [3, 11]. Резуль-

тати наших досліджень вказують на різноспрямовану відповідь організму плітки на зміни температури і мінералізації води.

Так, вміст загального білка у тканинах м'язів риб піддослідних груп за температури 21–23 °С і мінералізації 350 і 560 мг/дм³ майже не відрізнялися між собою (рис. 1). Проте у риб, які перебували у воді з мінералізацією 260 мг/дм³, відмічено зростання вмісту загального білка в м'язах на 40 % порівняно з особинами, які перебували у воді з більшою мінералізацією.

Високий вміст загального білка у м'язах плітки за нижчої мінералізації вказує на переважання у м'язах плітки процесів анаболізму білка над катаболізмом. Це явище можна пояснити більшою інтенсивністю біосинтетичних процесів, спрямованих на ріст риб; вона є наслідком зниження мінералізації води, яка за цієї температури більш відповідає нормальному перебігу метаболічних процесів у цього виду риб.

За підвищення температури води до 25–30 °С і максимальної мінералізації води вміст загального білка у м'язах риб не змінювався порівняно з попередньою температурою. Але в умовах нижчої мінералізації від 260 до 350 мг/дм³ вміст білка у м'язах плітки зростає. Це, у свою чергу, вказує на сприятливість цих умов для проходження білкового обміну у плітки. Подальше підвищення температури до 27–32 °С зумовлювало значне збільшення вмісту білка за мінералізації 520 мг/дм³. Це, ймовірно, пов'язано з істотними витратами інших енергозапасуючих речовин (глікогену та ліпідів) у м'язах плітки для підтримання гомеостазу в несприятливих температурних умовах. У той же час за нижчої мінералізації (260–350 мг/дм³) посилюються процеси катаболізму білків для підтримання енергетичного балансу в адаптаційних процесах до несприятливого чинника. За цих умов спостерігаємо зниження вмісту загального білка у м'язах плітки на 14,8 та 24,9 %, відповідно, порівняно з попереднім температурним діапазоном (25–30 °С). У попередніх дослідженнях [8] було виявлено, що зі зростанням температури води за мінералізації 260 мг/дм³ у плітки відбувалося зростання вмісту глюкози у плазмі крові. Очевидно, внаслідок розпаду білка до амінокислот відбувалося поновлення енергетичних запасів у вигляді глюкози за рахунок глюконеогенезу, адже глюкоза є найдоступнішим джерелом енергії для більшості живих організмів [2, 9].

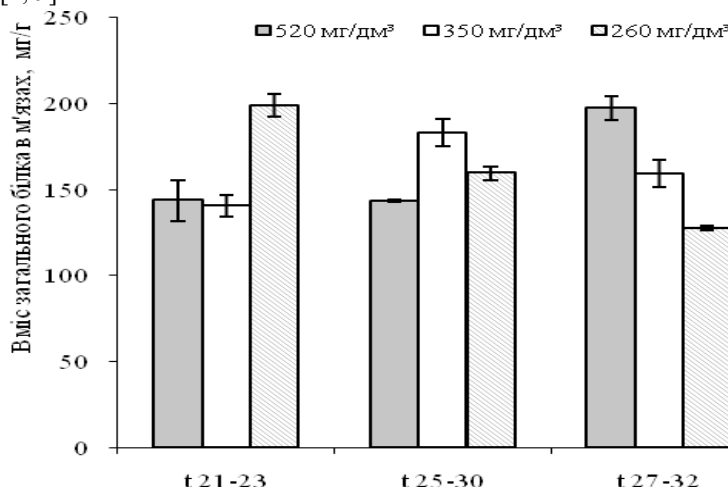


Рис. 1. Вміст загального білка у м'язах плітки, $M \pm m$, $n=5$

У процесі життєдіяльності риб білки виконують різноманітні функції, до яких входить також енергетичне забезпечення. Так, під час розщеплення 1 г білка виділяється приблизно 16,7 кДж енергії [7]. Очевидно, значне використання білків як джерела енергозабезпечення викликане посиленням енергетичних потреб метаболічних процесів унаслідок зростання температури зовнішнього середовища.

Таким чином, найсприятливішими для плітки за показниками білкового обміну є коливання температури в межах 21–23 °С та мінералізація води на рівні 260 мг/дм³. Ці умови найбільш поширені в ареалі розповсюдження виду. За досить високої температури (25–30 °С) та в умовах мінералізації води на рівні 520 мг/дм³ не спостерігається суттєвих відмінностей показників вмісту білка у білих м'язах порівняно з оптимальними екологічними чинниками. Проте за доволі низької мінералізації води (260–350 мг/дм³) спочатку відбувається збільшення вмісту білка за температури 25–30 °С, що свідчить про посилення росту риб. За подальшого збільшення температури води білок активно застосовується в енергетичному обміні.

Встановлено, що вміст загальних ліпідів у печінці піддослідних груп риб, які перебували у воді з мінералізацією 350 та 520 мг/дм³, у температурному діапазоні 21–23 °С не відрізняються. За найменшої мінералізації 260 мг/дм³ у дослідних риб вміст загальних ліпідів зменшувався у 2,3 рази порівняно з попередніми умовами (рис. 3). При цьому за цієї мінералізації води вміст глікогену був значно вищим (у середньому в 1,6 рази), ніж у піддослідних груп із вищими рівнями мінералізації (350 і 520 мг/дм³) (рис 2).

Із літературних джерел відомо, що глікоген і загальні ліпіди мають важливу роль в акумуляції та мобілізації резервної енергії у тварин. Слід відмітити, що глікоген є найбільш доступним енергетичним субстратом, який в основному використовується для забезпечення енергією енергозатратних процесів. Для забезпечення тривалих енергогенеруючих процесів або в умовах зимівлі риб більше використовуються загальні ліпіди [14, 15]. Так, з 1 г глікогену організм виробляє 16,7 кДж, а з 1 г ліпідів – 37,7 кДж енергії. Очевидно, в оптимальних умовах енергетичне забезпечення організму риб переважно відбувалося за рахунок ліпідів, адже воно є найбільш енерговигідним. При цьому зростання вмісту глікогену в печінці плітки напряму пов'язане зі значним використанням ліпідів на енергозабезпечення процесів метаболізму.

Загальновідомо, що продукти метаболізму ліпідів частково можуть включатися в біосинтез глюкози [2, 4, 22, 23]. Таким чином, значне використання загальних ліпідів на процеси енергозабезпечення зумовило зростання продуктів метаболізму, які активно почали використовуватися на синтез глюкози, що, відповідно, в подальшому призвело до зростання вмісту глікогену в печінці плітки. Це, зокрема, підтверджується попередніми дослідженнями [8].

За збільшення температури води зміни вмісту енергозапасаючих сполук у тканинах плітки мали інші закономірності. За температурі води 25–27 °С та мінералізації води 520 мг/дм³ вміст загальних ліпідів і глікогену в печінці не змінюється порівняно з попереднім температурним режимом. Але за нижчої мінералізації води вміст цих речовин у печінці істотно зростає – на 21,3–33,0 % та 31,1–155,9 %, відповідно.

Очевидно, значне підвищення вмісту ліпідів у печінці є наслідком зменшення енергетичних потреб метаболічних процесів за підвищення температури води зовнішнього середовища. Особливо помітно, що за температури води 25–30 °С та зниженої мінералізації води істотно зростає вміст глікогену в печінці – на 47,1–76,7 %, порівняно з температурою 21–23 °С. Відоме явище значного накопичення ліпідів і глікогену у тканинах корошових риб за тепловодного вирощування [12], що і спостерігається в нашому випадку.

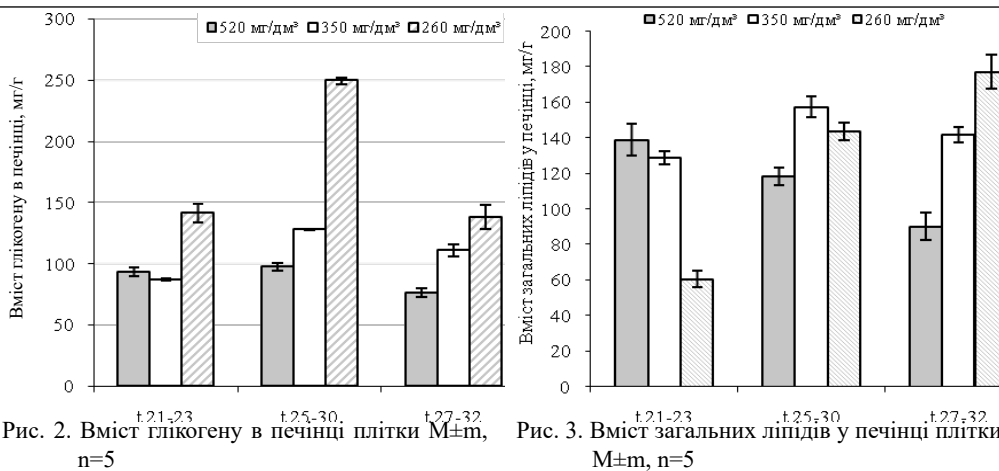


Рис. 2. Вміст глікогену в печінці плітки $M \pm m$, $n=5$

Рис. 3. Вміст загальних ліпідів у печінці плітки $M \pm m$, $n=5$

Подальше підвищення температури води до рівня 27–32 °C зумовлювало зниження вмісту глікогену в печінці усіх підслідних груп, особливо за мінералізації 260 мг/дм³, на 80,9 % порівняно з попереднім температурним режимом. Температура води досягла таких значень, що для підтримання гомеостазу організму необхідно застосовувати компенсаторні механізми адаптації риб до діючого чинника, які потребують значних енергетичних витрат.

У той же час для адаптації до підвищеної температури використовуються ліпіди лише за доволі високої мінералізації 350–520 мг/дм³, а за 260 мг/дм³ їхня кількість продовжувала зростати. Це свідчить, що умови низької мінералізації води більш сприятливі для плітки і що на пристосування до температурного чинника не потрібні значні енерговитрати.

Таким чином, якщо розглядати закономірності адаптації риб до температурного режиму, помітно, що на перших етапах пристосування плітки до помірних температур (25–30 °C) вміст цих сполук або залишається на попередньому рівні, або зростає залежно від мінералізації води. На другому етапі, коли температура води значно перевищує кліматичні рівні та досягає 27–32 °C, для успішної адаптації до наявних умов потрібні додаткові енерговитрати, вміст запасних речовин і, в першу чергу, глікогену, який істотно знижується. Але за зниженої мінералізації води ці процеси потребують меншої кількості витраченої енергії.

Крім того, вміст глікогену в печінці плітки за різних температурних режимів залежить і від особливостей метаболічного перетворення енергетичних сполук в організмі. Із літературних джерел відомо, що для енергозабезпечення адаптаційних процесів можливе спільне використання як вуглеводних, так і білкових субстратів [8]. У деяких випадках використовується білок на енергозабезпечення метаболічних процесів. Це у подальшому може призводити до зростання вмісту глюкози у плазмі крові, яка, у свою чергу, буде використана як енергетичне джерело для урівноваження тканинного гомеостазу. При цьому варто відмітити, що за спільного споживання глікогену і білкових субстратів відбувається відновлення рівня глікогену у процесах глікогонеогенезу за рахунок збільшення частки використання білка [1, 20, 21]. У свою чергу, продукти білкового та вуглеводного метаболізму можуть використовуватися на синтез ліпідів [17, 18]. Таким чином, залучення білкових субстратів і глікогену на енергетичні потреби організму сприяли зростанню загального пулу ліпідів за рахунок використання продуктів метаболізму білкового та вуглеводного обміну.

Також збільшення вмісту ліпідів у тканинах печінки плітки може бути пов'язане з безпосередньою дією температурного чинника на процеси ліпідного обміну. Так, із літе-

ратурних даних відомо, що за тепловодного вирощування риб відбувається метаболічне підсилення синтезу ліпідів. Головними причинами підвищення зазначеного синтезу може бути інтенсифікація гліколітичних процесів, підвищення розпаду таких регуляторів ліпідного обміну, як холін, а також зростання функціональної активності симпатико-адреналінової системи [12].

Таким чином, значне підвищення температури води, що спостерігається на мілководних ділянках водойм у період надмірної температури, може мати негативні наслідки для метаболізму у цього виду та спричинити виснаження організму.

За результатами проведених досліджень можна зробити висновок, що температурний чинник мав більший вплив на вміст енергетичних субстратів, ніж мінералізація води. При цьому слід відмітити, що сумісна дія температури і мінералізації води мала більший ефект впливу на баланс вмісту глікогену, ліпідів і білка, ніж їхня окрема дія. У свою чергу, знижена мінералізація води більш сприятлива для обмінних процесів у плітки.

Нами також відмічено, що для кожної мінералізації води була притаманна своя температура, за якої вміст глікогену, ліпідів і білка мав найвищі показники. Так, якщо порівнювати за вмістом загального білка у тканинах, який є одним із головних ростових показників, то найбільший його вміст був зафіксований у риби, які перебували у воді з мінералізацією 260 мг/дм³ і за температурного діапазону 21–23 °С. За мінералізації води 350 мг/дм³ – значний ріст вмісту білка спостерігався у плітки, яка була у воді з температурою 25–30 °С. За температури води 27–32 °С відмічено його зростання у тканинах плітки, яка перебувала у воді з мінералізацією 520 мг/дм³.

Варто відмітити, що значне підвищення температурного чинника призводить до дисбалансу вмісту енергетичних субстратів у тканинах плітки. Особливо це було характерно для піддослідних груп, які перебували у воді з температурою 27–32 °С. Відмічене нами порушення здатне викликати негативні фізіолого-біохімічні наслідки, що в подальшому може призвести до летальних явищ [15].

За результатами досліджень встановлено, що сумісна дія температури і мінералізації води більш суттєво впливає на процеси синтезу та катаболізму енергетичних субстратів, ніж їхня окрема дія. Особливо це було характерно для піддослідних груп, які перебували за нетипової та підвищеної температури води 27–32 °С і низької мінералізації 260 мг/дм³. За цих умов спостерігається вагоме зростання вмісту загальних ліпідів у печінці у 2,3 та 2,9 рази порівняно з рибами, які перебували за 21–23 °С та 25–30 °С.

Для плітки оптимальними умовами в літній період є температура води 21–23 °С та її мінералізація на рівні 260 мг/дм³. З підвищенням температури води настає дисбаланс утилізації або накопичення запасних речовин. На надмірну температуру та підвищену мінералізацію води риби реагують як на суттєвий стрес-чинник, який може викликати виснаження організму.

Таким чином, отримані результати засвідчили, що фізіолого-біохімічний стан риби підлягає суттєвим коливанням залежно від сили і тривалості дії конкретних чинників, що має враховуватися під час проведення біомоніторингу. Оскільки плітка є промисловим видом риби, отримані результати можна використовувати для оцінки фізіологічного стану в умовах глобальних змін клімату і спрогнозувати перебування у структурі її популяції.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Горомосова С. А., Шапиро А. З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1984. 120 с.

2. Губський Ю. М. Біологічна хімія. Київ, Вінниця: Нова книга, 2007. 191 с.
3. Ивлева И. В. Влияние температуры на скорость метаболизма пойкилотермных животных // Успехи соврем. биологии. 1972. Вып. 1. С. 134–136.
4. Коваль В. А. Изменения биохимических параметров карпа при действии повышенных концентраций аммиака // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнар. наук. конф. Дніпропетровськ: Ліра, 2009. С. 113–114.
5. Курило С. М. Основні тенденції багаторічних змін мінералізації води та вмісту головних іонів у річках України // Гідрохімія. Гідрологія. Гідроекологія. 2016. Т. 2. № 41. С. 85–90.
6. Лукьяненко В. И. Общая ихтиология. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1986. 317 с.
7. Мецлер Д. Биохимия. Химическая реакция в живой клетке. М.: Мир, 1980. 488 с.
8. Потрохов О. С., Зіньковський О. Г., Худіяш Ю. М., Причеп М. В. Особливості пристосування риб до зміни температури і мінералізації води за показниками вмісту тригліцеролів, кортизолу і глюкози у плазмі крові // Наук. записки Тернопіль. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. 2017. Т. 1. № 68. С. 89–95.
9. Потрохов О. С., Зіньковський О. Г., Худіяш Ю. М., Пустовгар В. П. Вплив підвищеної солоності води на вміст глікогену у печінці прісноводних риб // Биоразнообразие и устойчивое развитие: Материалы III науч.-практ. конф. (г. Симферополь, 15–19 сентября 2014 г.). Симферополь, 2014. С. 286–288.
10. Практикум по биохимии: учеб. пособ. / под ред. С.Е. Северина, Г.А. Соловьевой. М.: Изд-во МГУ, 1989. 509 с.
11. Романенко В. Д., Арсан О. М., Соломатина В. Д. Механизмы температурной акклимации рыб. К.: Наукова думка, 1991. 192 с.
12. Романенко В. Д. Эколого-физиологические основы тепловодного рыбоводства. К.: Наук. думка, 1983. 140 с.
13. Сергеева Н. Р., Лукьяненко В. И. Общая ихтиология. Краснодар, 2008. 157 с.
14. Шульман Г. Е., Токарев Ю. Н. Функциональное разнообразие как важный фактор существования биотических компонентов экосистем // Морський екологічний журнал. 2006. № 1. Т. 5. С. 35–56.
15. Элементы физиологии и биохимии и активного обмена у рыб. К.: Наукова думка, 1978. 204 с.
16. Abraham J. P. A review of global ocean temperature observations: Implications for ocean heat content estimates and climate change // Rev. Geophys. 2013. Vol. 51. N 3. P. 450–483.
17. Fokina N., Nemova N., Nemova Z. Fatty acid composition of mussels *Mytilus edulis* under short term anoxia // Chemistry and physics of lipids. Abstracts from 48th Int. Conf. on the Bioscience of Lipids (Turku, Finland, 4–8 sept. 2007). Turku, 2007. Vol. 149. P. 60.
18. Michaelidis B., Pallidou A., Vakouftsi P. Effects of anoxia on the extra_ and intracellular acid_base status in the land snail *Helix lucorum* (L.): lack of evidence for a relationship between pyruvate kinase down_regulation and acid_base status // J. Exp. Biol. 1999. Vol. 202. P. 1667–1675.
19. Lowry O. H., Rosenberg N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. Vol. 193. N 1. P. 265–275.
20. Shcherbak V. I., Zadorozhnaya A. M., Kalenichenko K. P. Phytoplankton Spatial and Temporal Dynamics in the Additional Net of the Kiev Section of the Kanev Reservoir // Hydrobiological J. 2014. Vol. 50. N 3. P. 3–12.
21. Teerijoki H. Fish glucose transporters: molecular cloning and functional characterization // C. Natural and Environmental Sciences. 2002. Vol. 140. P. 75.

22. Zwaan A., de Wijsman A. Anaerobic metabolism in Bivalvia (Mollusca). Characteristics of anaerobic metabolism // *Comp. Biochem. Physiol.* 1976. 54 B. P. 313–324.
23. Zwaan A., de Mathien A. Cellular energy metabolism in the Mytilidae – an overview. The mussel *Mytilus* ecology, physiology, genetics and culture. Elsevier, Amsterdam, 1992. P. 143–155.

Стаття: надійшла до редакції 19.01.18

доопрацьована 02.08.18

прийнята до друку 10.09.18

CHANGE IN THE CONTENT OF GENERAL LIPIDS, GLUCOGENE AND PROTEIN IN THE FOOT TISSUE OF RUTILUS RUTILUS, LINNAEUS, 1758 FOR THE COMPATIBLE ACTION OF TEMPERATURE AND MINERALIZATION OF WATER

Y. Khudiiash, M. Prychepa, O. Potrokhov, O. Zinkovskyi

*Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine
12, Heroes of Stalingrad Ave., Kyiv 04210, Ukraine
e-mail: email:yurahud@ukr.net*

The joint effect of temperature and water mineralization on the content of glycogen, lipids and protein, in gut tissues *Rutilus rutilus*, Linnaeus, 1758 is considered. As a result of the studies, it has been established that the combined effect of water temperature and mineralization have a greater effect on the balance of energy-intensive compounds than their separate action. This was particularly characteristic of experimental groups that were at an unusual and elevated water temperature of 27–32 °C and a low mineralization of 260 mg/dm³. It is shown that for roach the more optimal conditions in the summer are the water temperature of 21–23 °C and its mineralization at 260 mg/dm³. As the water temperature rises, there is an imbalance in the utilization or accumulation of reserve substances.

It was found that the involvement of protein substrates and glycogen in the energy needs of the body contributed to the growth of a common pool of lipids due to the use of protein metabolism products and hydrocarbon metabolism. It was shown that in the first stages of adaptation of roach to moderate temperatures (25–30 °C) the content of these compounds or remains at the previous level, or increases depending on the mineralization of water. In the second stage, when the water temperature significantly exceeds the climatic levels and reaches 27–32 °C, for successful adaptation to the existing conditions, additional energy consumption, the content of the spare substances and, first of all, glycogen, which is significantly reduced, is required. With reduced water mineralization, these processes require a smaller amount of energy expended.

The obtained results can be used for biomonitoring of reservoirs, where an excess of the temperature regime is noted above the climatic norm. Based on this, it will be possible to predict the changes that occur in populations of this species, in particular qualitative and quantitative composition. Also, the results can be used to assess the physiological state in conditions of global climate change and predict the restructuring in the structure of its populations.

Keywords: roach, glycogen, lipid, protein, temperature, mineralization, metabolism

ТАКСОНОМІЧНА СТРУКТУРА ТА ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙ РОДУ *ASPLANCHNA* (ROTIFERA: MONOGONONTA) УКРАЇНСЬКОГО РОЗТОЧЧЯ

О. Іванець

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: oleh_ivanets@ukr.net

Подано результати популяційно-фауністичних досліджень роду *Asplanchna* (*Rotifera: Monogononta*) водойм Українського Розточчя.

Основою роботи слугували 397 проб, зібраних у 2008–2016 рр. на Українському Розточчі. Досліджено 358 особин роду *Asplanchna*. До уваги брали такі показники роду *Asplanchna* як видова структура, чисельність, біомаса, індекс домінування, частота трапляння.

У досліджуваних водоймах зареєстровано дев'ять таксонів роду *Asplanchna*, а саме: *A. priodonta helvetica* Imhof, 1884; *A. priodonta priodonta* Gosse, 1850; *A. sieboldi* Leydig, 1854; *A. girodi* de Guerne, 1888; *A. brightwelli* Gosse, 1850; *A. herricki* Guerne, 1888; *A. henrietta* Langhans, 1906; *A. silvestris* Daday, 1902; *A. intermedia* Hudson, 1886.

Динаміка популяцій *Asplanchna* окреслюється закономірностями, що обумовлюють перебіг сезонних сукцесій у водоймах, розвиток і відмирання фітопланктону, формування детриту, накопичення автохтонних органічних речовин протягом вегетаційного сезону.

На початку вегетаційного сезону у квітні та на початку травня в зоопланктоні переважає *A. girodi*. У кінці травня та на початку червня зростає представленість таких форм як *A. sieboldi*, *A. priodonta* і *A. brightwelli*. У серпні та вересні домінуюче положення зберігає *A. sieboldi* й *A. brightwelli*. У жовтні–листопаді та в зимовий період частіше трапляється *A. priodonta*.

У регіоні досліджень найвища частота трапляння (більше 85 %) характерна для таких форм як *A. herricki*, *A. p. priodonta*, *A. p. helvetica*, *A. girodi*. Трохи нижча частота трапляння (60–85 %) властива *A. sieboldi* і *A. brightwelli*. Для *A. henrietta* і *A. intermedia* частота трапляння становила 40–60 %.

Ключові слова: *Asplanchna*, *Rotifera*, *Monogononta*, зоопланктон, Українське Розточчя

Гідроекосистеми транскордонного регіону Розточчя, по теренах якого пролягає Головний європейський вододіл, відіграють важливу роль у детермінуванні головних закономірностей функціонування водойм центральної та східної Європи. На Розточчі створено біосферний резерват ЮНЕСКО (Biosphere Reserves) «Розточчя», який включений до світової мережі біосферних заповідників.

Коловертки, відповідно до Водної Рамкової Директиви ЄС (Directive 2000/60/EC), є надійними маркерами гідроекологічного моніторингу, вони активізують процеси самоочищення водойм. Ці організми і, зокрема, представники роду *Asplanchna*, мають суттєве значення у трофодинаміці водойм. Вони, особливо за умов масового розвитку, як всеїдні організми визначають великою мірою процеси трансформації речовин та енергії, формування біологічної продукції гідроекосистем [2, 16, 24].

Разом з тим, регіональна фауна цього таксону до сьогодні залишається мало вивченою. Саме тому метою нашої роботи було з'ясувати таксономічну структуру роду

Asplanchna та визначити закономірності їхньої популяційної динаміки у водоймах Українського Розточчя.

Матеріал та методи

Основою роботи слугували матеріали (357 проб), зібрані в гідроценозах Українського Розточчя протягом 2008–2015 років, опрацьовані загальноприйнятими в гідробиології методами [4, 14, 27]. Дослідження 358 особин проводили на живому та фіксованому матеріалі.

Визначення видової приналежності *Asplanchna* проводили відповідно до [12, 13, 18, 21–23]. Видовий склад упорядковано за Каталогом коловерток світу [22, 26].

До уваги брали такі показники розвитку популяцій як чисельність, біомаса, частота трапляння, індекс домінування. Чисельність і біомасу враховували також опосередковано через інтегральний показник рівня домінування $r\sqrt{B}$, де « r » – частота трапляння організму, « B » – біомаса, яку визначали як добуток « Nb », де « N » – чисельність особин, « b » – маса однієї особини. Такий підхід дає змогу вирівняти показники домінування великорозмірних організмів, якими є *Asplanchna*, серед коловерток, формалізувати отримані результати і простежити загальні тенденції змін важливих характеристик розвитку популяцій [15, 17].

Для ідентифікації та виділення жувальних апаратів коловертки переносили на окремі предметні скельця і в подальшому обробляли жавелевою водою й іншими хлоровмісними речовинами [4, 12, 13, 25].

Результати і їхнє обговорення

Особливості досліджуваних водойм визначаються як географічним їхнім положенням у регіоні Головного європейського вододілу, частина якого пролягає по даній території, так і гідрологічним режимом важливої водної артерії Українського Розточчя ріки Верещиці.

Ця ріка утворюється від злиття двох безіменних потоків на висоті 345 м у привододільній частині Розточчя і є значно зарегульованою. Ширина річкової долини 0,2–2,0 км. Режим стоку відзначається весняною повінню та літніми, іноді осінніми і зимовими паводками. Головні притоки – ріки Млинівка, Стара.

Ріка Верещиця відзначається добре вираженим весняним водопіллям, низькою меженню, яка періодично переривається літніми та зимовими паводками. Середня річна амплітуда коливання рівня води становить 60–250 см [11].

Перші згадки про *Asplanchna* Розточчя та прилеглих територій знаходимо у видатного ротаторіолога А. Вежейського, роботи якого були важливим етапом в історії досліджень коловерток загалом і на теренах Галичини та Розточчя зокрема [8, 9]. Цей вчений описав значну кількість не відомих науці видів і форм. Його роботи надали відчутний імпульс систематико-фауністичним дослідженням і спонукали молодих науковців звернути особливу увагу на цю групу організмів. У 1891 р. А. Вежайський вперше опублікував одну із ґрунтовних робіт про фауну коловерток Галичини, у якій навів 50 видів, у тому числі подав опис одного відкритого ним нового виду і трьох нових форм [28].

У подальшому, з огляду на значущість роду *Asplanchna*, цей науковець в одній із окремих публікацій в «*Zoologischer Anzeiger*» приділив даному таксонові спеціальну увагу. Він подав особливості будови жувального апарату *Asplanchna*, що є видоспецифічним і має важливе значення для розвитку систематики [29, рис. 1, 2].

Подальші дослідження у цьому напрямі протягом наступних років дали вагомні результати. У водоймах Галичини А. Вежейський зареєстрував 161 вид коловерток, у тому

числі описав вісім нових видів. Отриманий матеріал був поданий у вигляді фундаментальної монографії “*Rotatoria (wrotki) Galicyi*”, що вийшла в світ у Кракові 1893 р. [30].

У згаданій монографії виділено родину *Asplanchnidae*, у якій виокремлено роди *Asplanchna* і *Asplanchnopus*. Подамо перелік п’яти таксонів *Asplanchna*, виділених А. Вежейським, у вказаній монографії в тій формі, як це зробив автор: *A. Herrickii*, de Guerne; *A. priodonta*, Gosse; *A. Ebbesbornii*, Hudson; *A. Brighwellii*, Gosse; *A. Girodi*, de Guerne. Матеріали, представлені А. Вежейським, супроводжуються цілою низкою ретельно виконаних рисунків, що характеризують морфолого-анатомічну будову організмів.

Отримані дані, як припускав А. Вежейський, характеризували широкий регіон. Число зареєстрованих у Галичині видів перевищувало кількість таксонів, відзначених на той час для фауни Центральної Європи, і становило близько половини описаних на той час прісноводних і морських форм коловерток.

На даний час у досліджуваних водоймах Українського Розточчя зареєстровано дев’ять таксонів роду *Asplanchna*, а саме: *A. priodonta helvetica* Imhof, 1884; *A. priodonta priodonta* Gosse, 1850; *A. sieboldi* Leydig, 1854; *A. girodi* de Guerne, 1888; *A. brightwelli* Gosse, 1850; *A. herricki* Guerne, 1888; *A. henrietta* Langhans, 1906; *A. silvestris* Daday, 1902; *A. intermedia* Hudson, 1886.

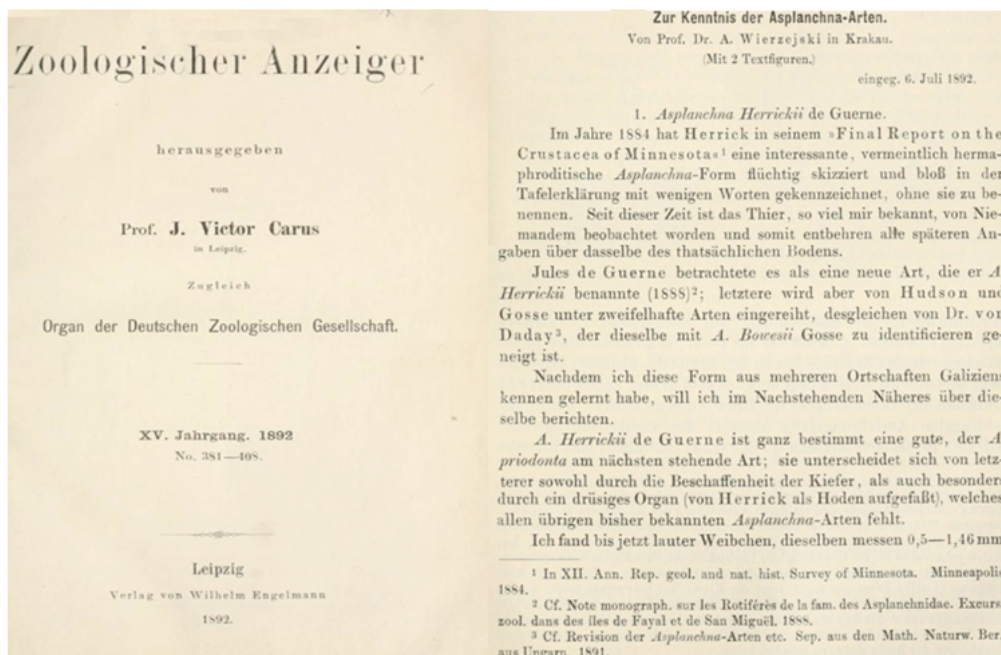


Рис. 1. Титул «Zoologischer Anzeiger» і сторінка статті А. Вежейського [29], у якій вперше описується *Asplanchna* Галичини

За ступенем спеціалізованості представників роду *Asplanchna* можна віднести до генералістів і поліфагів [1]. За трофо-екологічною характеристикою Ю.С. Чуйкова, яка враховує локомоторні особливості гідробіонтів, і специфікацію у захопленні здобичі, *Asplanchna* належить до форм, які не беруть їжу зі субстрату. Вони є організмами-схоплювачами, які плавають у товщі води й активно полюють на своїх жертв, споживаючи найпростіших, коловерток, дрібних ракоподібних, молодь рачків [16]. Проте *Asplanchna* є факультативними хижаками, до їхнього раціону входить також і фітопланктон.

Особливості розвитку популяцій *Asplanchna* характеризуємо з урахуванням таких інтегральних і презентабельних показників, як динаміка чисельності й біомаси, частота трапляння (p) та індекс домінування ($p\sqrt{B}$) [15, 17].

Динаміка популяцій *Asplanchna* окреслюється закономірностями, що обумовлюють перебіг сезонних сукцесій у водоймах. Зокрема, сезонна динаміка трофічних груп зоопланктону, послідовність розвитку основних таксономічних груп залежать певною мірою від накопичення автохтонних органічних речовин протягом вегетаційного сезону.

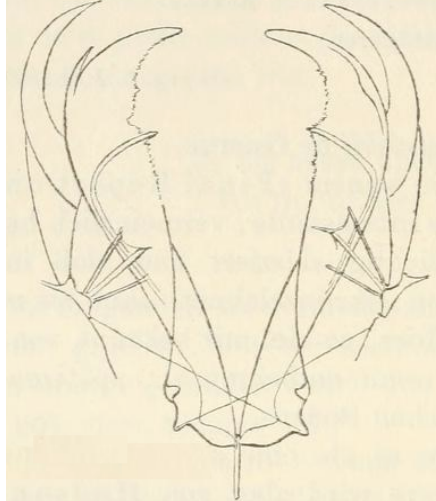


Рис. 2. Мастакс *Asplanchna*, поданий у роботі А. Вежейського [29]

Зміни чисельності й біомаси популяцій *Asplanchna* в сезонному аспекті представлені на рис. 3, 4. У регіоні за період досліджень найвища частота трапляння більше 85 % характерна для таких форм як *A. herricki*, *A. p. priodonta*, *A. p. helvetica*, *A. girodi*. Трохи нижча частота трапляння (60–85 %) властива *A. sieboldi* і *A. brightwelli*. Для *A. henrietta* і *A. intermedia* частота трапляння становила 40–60 %.

У сезонному спектрі динаміка частоти трапляння й індексу домінування відзначається такими закономірностями.

Навесні фітопланктону небагато й у воді переважає дрібнодисперсний детрит. Відповідно у зоопланктоні розвиваються коловертки-вертикатори (фіто- і детритофаги), а за ними – коловертки-схоплювачі.

У весняний період трапляються переважно популяції *A. p. priodonta*, *A. henrietta*, *A. herricki*, *A. sieboldi* і *A. girodi*. У випадках значного розвитку у водоймах *A. p. priodonta* ($p=14-33$ %; $p\sqrt{B}=6,1-27,6$) щільність популяцій *A. henrietta*, *A. herricki* і *A. girodi* невисока та характеризується частотою трапляння 1–2 % за індексу домінування 0,3–0,6. Показники розвитку популяцій *A. sieboldi* ще нижчі ($p=0,7-1,5$ %; $p\sqrt{B}=0,2-0,4$). У окремих випадках, за низької щільності популяцій *A. p. priodonta*, перевагу отримують популяції *A. brightwelli* і *A. herricki* ($p=7-21$ %; $p\sqrt{B}=5,1-15,2$). Разом із популяціями цих видів з більш низькими показниками трапляється *A. henrietta* ($p=2-3$ %; $p\sqrt{B}=1,7-3,2$).

З літнім прогрівом води і розвитком фітопланктону на мілководдях зростає роль первинних фільтраторів-фітофагів і копепод-схоплювачів, а також вторинних фільтраторів (фіто- і детритофагів). У літній період структурна представленість популяцій *Asplanchna* трохи змінюється. У планктоценозах трапляються п'ять таксонів: *A. herricki*, *A. henrietta*, *A. p. priodonta*, *A. p. helvetica*, *A. brightwelli* і *A. girodi*.

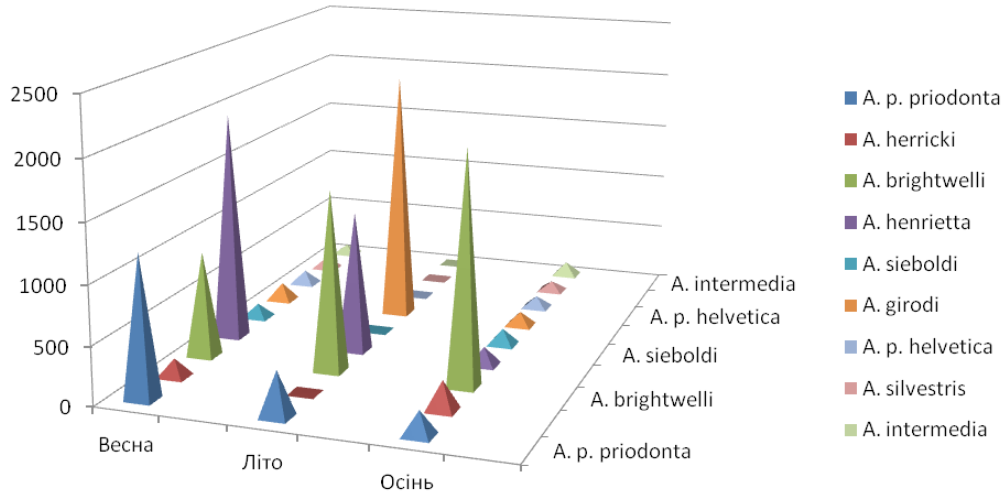


Рис. 3. Динаміка чисельності *Asplanchna* водойм Українського Розточчя. По осі ординат – показники чисельності (N, тис. екз./м³), по осі абсцис – сезони року

Значним розвитком популяцій в окремих випадках відзначаються *A. henrietta* ($p=63\%$; $p\sqrt{V}=52,7$). Поряд із цим видом, більш інтенсивно розвиваються і популяції *A. p. priodonta*, проте показники для цього виду трохи нижчі, порівняно з *A. henrietta* ($p=50-57\%$; $p\sqrt{V}=14,9-26,8$). Підпорядковане положення займають популяції трьох видів: *A. girodi*, *A. herricki* і *A. brightwelli*. Причому показники, що визначають частоту трапляння для *A. brightwelli* і *A. herricki*, однакові та становлять 25%. Щодо індексу домінування ($p\sqrt{V}$), то для *A. brightwelli* цей показник значно вищий, порівняно з *A. herricki* (23,6 проти 0,8). Показники розвитку для популяцій *A. girodi* займають проміжне положення ($p=38\%$; $p\sqrt{V}=42,5$).

Восени у процесі відмирання фітопланктону і літнього зоопланктону у воді накопичується автохтонна органічна речовина, тому суттєво зростає роль вторинних фільтраторів і збирачів-детритофагів, причому знову посилюється роль вертикаторів-детритофагів і коловерток-схоплювачів.

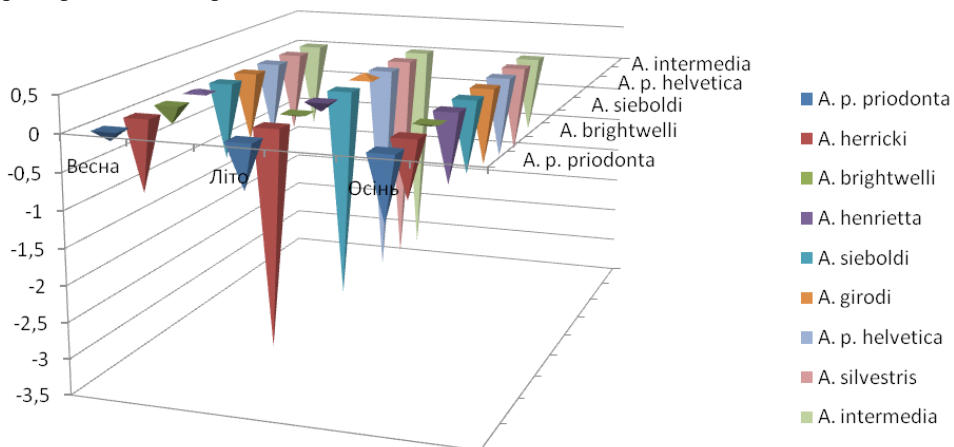


Рис. 4. Динаміка біомаси (B, мг/м³) *Asplanchna* водойм Українського Розточчя. По осі ординат – показники біомаси (lg B), по осі абсцис – сезони року

У осінній період в гідроценозах відзначено *A. herricki*, *A. p. priodonta*, *A. p. helvetica* і *A. brightwelli*. Найвищі показники частоти трапляння характерні для *A. p. priodonta* і *A. brightwelli* (близько 50 %). Проте індекс домінування *A. brightwelli* майже утричі вищий, порівняно з *A. p. priodonta* (53,5 проти 17,3). Показники розвитку *A. herricki* значно нижчі ($p=33\%$; $p\sqrt{V}=12,5$).

Таким чином, у регіоні досліджень найвища частота трапляння (більше 85 %) характерна для таких форм як *A. herricki*, *A. p. priodonta*, *A. p. helvetica*, *A. girodi*. Трохи нижча частота трапляння (60–85 %) властива для *A. sieboldi* і *A. brightwelli*. Для *A. henrietta* і *A. intermedia* частота трапляння становила 40–60 %. У сезонному аспекті популяції *Asplanchna* характеризуються певними особливостями. Так, на початку вегетаційного сезону у квітні та на початку травня в зоопланктоні переважає *A. girodi*. У кінці травня та на початку червня щільність популяції *A. girodi* зменшується і зростає представленість таких форм як *A. sieboldi*, *A. p. priodonta* і *A. brightwelli*. У серпні та вересні домінуюче положення зберігає *A. sieboldi* і *A. brightwelli*. У жовтні–листопаді та в зимовий період частіше трапляється *A. p. Priodonta*.

Динаміка популяцій *Asplanchna* окреслюється закономірностями, що обумовлюють перебіг сезонних сукцесій у водоймах, розвиток і відмирання фітопланктону, формування детриту, накопичення автохтонних органічних речовин протягом вегетаційного сезону.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Екологія. Особи, популяції и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
2. Галковская Г. А. Особенности продуцирования естественных популяций планктонных коловраток // Материали 2 Всесоюз. симпоз. по коловраткам. Л.: Наука, 1985. С. 69–83.
3. Іванець О. Р. До вивчення фауни коловраток (*Rotatoria*) водойм лісових ландшафтів // 46-та наук-тех. конф. Львів. лісотех. ун-ту (лісогосподарська секція, 12–19 квітня 1994 р.). Львів, 1994. С. 91–93.
4. Іванець О. Р. Методичні вказівки до систематико-фауністичного вивчення коловраток (*Rotatoria*). Львів: ЛДУ, 1996. 28 с.
5. Іванець О. Р. Фауна планктонних коловраток (*Rotatoria*) ставів західного лісостепу України // Актуальні проблеми медицини, біології, ветеринарії і сільського господарства. Сер. мед. і біол. Книга наук. статей. П'ята книга. Львів, 2001а. С. 46–51.
6. Іванець О. Р. Еколого-фауністична характеристика роду *Brachionus* (*Rotatoria*) у водоймах різноманітного типу // Наук. зап. Тернопіль. держ. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. біол. № 3 (14). Спец. вип. гідроекол. 2001б. С. 53–55.
7. Іванець О. Р. Морфологічні характеристики екологічних груп коловраток (*Rotifera*, *Rotatoria*) як основа адаптацій до факторів середовища // Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку: матеріали наук. конф. 12–15 вересня 2013 р. Львів: Сполом, 2013. С. 28–32.
8. Іванець О. Р. А. Вежейський – фундатор ротаторіологічних досліджень на теренах Галичини // Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень: матеріали I Міжнар. наук-практ. конф. (10–12 квітня 2014 р., м. Хотин). Чернівці: Друк Арт, С. 352–355.
9. Іванець О. Р. Гідробіологічні дослідження А. Вежейського на теренах Карпат // Історичні і сучасні аспекти вивчення біоти Карпат: матеріали наук. конф., присв. 60-річчю Високогірного біол. стаціонару ЛНУ ім. І. Франка (27–30 липня 2015 р.). Львів, 2015. С. 78–80.

10. Ковальчук А. А., Парчук Г. В. Коловратки Саськского водохранилища и их роль в продукционно-деструкционных процессах // Гидробиол. журнал. 1992. Т. 28. № 1. С. 44–53.
11. Ковальчук І. П., Петровська М. А. Геоекоелогія Розточчя. Львів: Видавничий центр ЛНУ ім. І. Франка, 2003. 192 с.
12. Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР. Л., 1970, 744 с.
13. Кутикова Л. А., Мазей Ю. А., Стойко Т. Г., Телеш И. В. Коловратки (*Rotifera*) // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской части России. Т. 1. Зоопланктон. Ред. Алексеев В.Р. СПб.: Зоол. ин-т РАН. Тов-во науч. изданий КМК, 2010. С. 16–150.
14. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / О.М. Арсан, О.А. Давидов, Т.М. Дяченко та ін.; за ред. В.Д. Романенка. НАН України. Ін-т гідробіології. К.: Логос, 2006. 408 с.
15. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
16. Чуйков Ю. С. Материалы к Кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (*Rotatoria*). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 196 с.
17. Шумиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
18. Bartoš E. Vírničci – Rotatoria. Fauna ČSR. Praha, 1959, sv. 15. 969 s.
19. Ivanets O. R. Zooplankton of the water vegetation in the ponds of west forest-steppe of Ukraine // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2011. Вип. 56. С. 148–156.
20. Ivanets O., Gorban I. Small storages of the western Ukraine: hydrobiological characteristics and Peculiarities of the waterfowl (Ornitofauna) // Limnology and waterfowl. Monitoring, modelling and management. Sandor Farago, Josef Kerekes. Sarrod-Sopron 21–23. November, 1994. Societas Internationalis Limnologiae (SIL), Working Group on Aquatic birds, 1994, P. 26.
21. Jersabek C. D., Segers H., Morris P. J. An illustrated online catalog of the Rotifera in the Academy of Natural Sciences of Philadelphia (version 1.0: 2003-April-8). 2003. [WWW database] URL <http://rotifer.acnatsci.org/rotifer.php>.
22. Jose de Paggi S. J. Family *Asplanchnidae* Eckstein, 1883. In: Nogrady, T., H. Segers and H.J. Dumont (eds). *Rotifera*. Volume 6: *Asplanchnidae*, *Gastropodidae*, *Lindiidae*, *Microcodidae*, *Synchaetidae* and *Trochosphaeridae*. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world, 8. SPB Academic Publishing b.v., Amsterdam, New York, 2002, 264 p.
23. Koste W. *Rotatoria*: Die Rädertiere Mitteleuropas. Berlin, Stuttgart: Gebrüder Bornträger, 1978. 1. Textband, 673 p. 2. Tafelband, 234 Tafeln.
24. Kovalchuk A. A., Ivanets O. R. The impact of damming and water poundage on the formation and structure of zooplanktocoenoses in the conditions of rivers in the Ukrainian Roztocze (the “outer” or “chunk” Carpathians) // Issues and challenges of small hydropower development in the Carpathians region (hydrology, hydrochemistry, and hydrobiology of water-courses). Monograph. Uzhgorod-Lviv-Kyiv: Biological Faculty of Lviv National University & Hydroecological society “Uzh”, 2016. P. 138–151.
25. Oganjan K., Virro T., Lauringson V. Food spectrum of the omnivorous rotifer *Asplanchna priodonta* in two large northeastern European lakes of different trophy // Oceanol. Hydrobiol. St., 2013. Vol. 42. P. 314–323.

26. *Rotifer* World Catalog. <http://www.rotifera.hausdernaatur.at/>; <http://www.rotifera.hausdernaatur.at/Species/Index/2301#TabStripSpecies-4>
27. Wetzel R., Likens G. Limnological Analyses. Philadelphia; London; Toronto: W.B. Saunders Company. 1979. 357 p.
28. Wierzejski A. Liste des Rotiferes observes en Galicie (Autriche-Hongrie) // Bull. soc. zool. France. 1891. Vol. 16. P. 49–52.
29. Wierzejski A. Zur Kenntnis der *Asplanchna*-Arten // Zool. Anz. 1892. Vol. 15. S. 345–349.
30. Wierzejski A. *Rotatoria* (wrotki) Galicyi. Kraków: Akademia Umiejętności. Druk Uniw. Jag. 1893. 112 s.

Стаття: надійшла до редакції 17.04.18

доопрацьована 31.08.18

прийнята до друку 22.10.18

TAXONOMIC STRUCTURE AND DYNAMICS OF POPULATIONS OF *ASPLANCHNA (ROTIFERA: MONOGONONTA)* OF UKRAINIAN ROZTOCZE

O. Ivanets

*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: oleh_ivanets@ukr.net*

The results of genus *Asplanchna* (*Rotifera: Monogononta*) studies of Ukrainian Roztocze natural region are presented. Basis of work makes 397 tests in 2008–2015 of Ukrainian Roztocze natural region. Investigated 358 Individuals of genus *Asplanchna*.

The species composition genus of *Asplanchna*, number, biomass, index of dominance, frequency of occurrence are analysed.

In the studied reservoirs, 9 taxa of the genus *Asplanchna* are registered, namely: *Asplanchna priodonta helvetica* Imhof, 1884; *Asplanchna priodonta priodonta* Gosse, 1850; *Asplanchna sieboldi* Leydig, 1854; *Asplanchna girodi* de Guerne, 1888; *Asplanchna brightwelli* Gosse, 1850; *A. herricki* Guerne, 1888; *Asplanchna henrietta* Langhans, 1906; *silvestris* Daday, 1902; *A. intermedia* Huds.

The dynamics of populations of *Asplanchna* is outlined by the laws that determine the course of seasonal successions in the reservoirs, the development and dying of phytoplankton, the formation of detritus, the accumulation of autochthonous organic substances during the growing season.

At the beginning of the growing season in April and early May, *A. girodi* predominates in zooplankton. In the end of May and in early June, the representation of such forms as *A. sieboldi*, *A. priodonta* and *A. brightwelli* increases. In August and September, the dominant position is retained by *A. sieboldi* and *A. brightwelli*. In the October–November and winter period, *A. priodonta* occurs more often. In the research area, the highest incidence rate (more than 85 %) is typical of forms such as *A. herricki*, *A. p. priodonta*, *A. p. helvetica*, *A. girodi*. A slightly lower frequency of occurrence (60–85 %) is characteristic of *A. sieboldi* and *A. brightwelli*. For *A. henrietta* and *A. intermedia*, the incidence rate was 40–60 %.

Keywords: Asplanchna, Rotifera, Monogononta, zooplankton, Ukrainian Roztocze

ПРОСТОРОВА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ НАЗЕМНИХ МАЛАКОКОМПЛЕКСІВ НА РІВНИННИХ І ПЕРЕДГІРНИХ ТЕРИТОРІЯХ ЗАХОДУ УКРАЇНИ

Н. Гураль-Сверлова

Державний природознавчий музей НАН України
вул. Театральна, 18, Львів 79008, Україна
e-mail: sverlova@pip-mollusca.org

Аналіз багаторічних власних зборів (1994–2017 рр.), критичне опрацювання колекційних матеріалів і літературних даних дали змогу розглянути особливості розповсюдження наземних молюсків на рівнинних і передгірних територіях заходу України. Уточнено видові списки для дев'яти фізико-географічних областей: Волинського (Західного) Полісся, Волинської височини, Малого Полісся, Розточчя й Опілля, Західного Поділля, Середнього (Північного) Поділля, Прут-Дністровського межиріччя, Передкарпаття, Закарпатської низовини. Враховуючи літературні дані, на рівнинних і передгірних територіях заходу України можна вважати достовірно зареєстрованими 138 видів наземних молюсків, що належать до 76 родів і 30 родин. Максимальне видове багатство відмічене для Розточчя й Опілля (106 видів), трохи менше – для Західного Поділля (95 видів) і Передкарпаття (94 види), мінімальне – для Волинської височини (32 види). Встановлено, що за таксономічним складом і екологічними спектрами наземних малакокомплексів на рівнинних територіях заходу України можна виділити два фауністичні комплекси, межа між якими пролягає північним краєм Подільської височини. Наземна малакофауна Малого Полісся і Волинської височини демонструє більшу подібність із Західним Поліссям, ніж з іншими частинами зони широколистяних лісів, і відзначається зниженим таксономічним різноманіттям, меншою кількістю карпатських видів, зниженою часткою лісових та, особливо, стенобіонтних лісових видів і підвищеною часткою гігрофільних видів. На дослідженій території можна виділити низку наземних молюсків, які потрапили на захід України виключно завдяки антропохорії (не менше 16 видів). Найбільш розповсюдженими з них на даний час можна вважати *Limax maximus*, *Cepaea hortensis*, *Boettgerilla pallens*, *Krynickyllus melanocephalus*, *Monacha cartusiana*. Швидко розселяються по заходу України слизняки з комплексу *Arion lusitanicus* s.l. Вплив антропохорії на формування сучасного видового складу наземних малакокомплексів максимально проявляється на Розточчі й Опіллі, де частка молюсків-антропохорів становить не менше 11,3 %, і на Закарпатській низовині (не менше 12,2 %).

Ключові слова: наземні молюски, Gastropoda, хорологія, захід України

Хоча малакологічні дослідження проводяться на заході України ще з позаминулого століття, що дало змогу накопичити досить великий масив фауністичних даних, спроба охарактеризувати особливості просторового розподілу наземних молюсків була зроблена тільки для Українських Карпат [3]. В опублікованому нещодавно анованому чек-листі наземних молюсків України [26] рівнинні території заходу України поділені за зональним принципом, проте доцільність саме такого розподілу не підтверджена аналізом таксономічного й екологічного складу регіональних малакокомплексів. Тому метою даної роботи стало порівняння наземної малакофауни дев'яти фізико-географічних областей, які належать до зони мішаних лісів (Волинське Полісся), зони широколистяних лісів (Розточчя й Опілля, Західне Поділля, Середнє Поділля, Прут-Дністровське межиріччя), а також до Українських Карпат (Передкарпаття, Закарпатська низовина) [16].

Матеріали та методи

Для уточнення видового складу наземних молюсків різних фізико-географічних областей було використано результати власних зборів, проведених у 1994–2017 рр. на території Волинської, Закарпатської, Івано-Франківської, Львівської, Тернопільської, Хмельницької, Чернівецької областей, критично опрацьовано дані з літературних джерел [1–8, 14, 15, 17, 18, 22, 24, 25, 27, 28] і підсумки вивчення колекційних матеріалів, передусім фондової малакологічної колекції Державного природознавчого музею НАН України [13]. Опрацьовано також колекцію наземних молюсків А.А. Полевіної, що зберігається в Зоологічному музеї Ужгородського національного університету [10], та конхіологічні збори на кафедрі зоології Східноєвропейського національного університету (м. Луцьк). Видові списки наземних молюсків для окремих територій, опубліковані нами раніше [9, 11, 19–21], доповнено новими відомостями і трохи відкореговано. Зокрема, під час аналізу наземної малакофауни Малого Полісся не враховано зборів Я. Урбанського [28] з околиць Рави-Руської (Вовковиця) і Жовкви, як це було зроблено в попередній роботі [11]. Згадані збори стосуються більше північних відрогів Розточчя та містять окремі види молюсків, не властиві загалом Малому Поліссю.

Наземних молюсків збирали, фіксували, препарували та визначали за загальноживаними у малакології методами [12]. Подібність видового складу регіональних малакокомплексів (рис. 1) обчислена за допомогою коефіцієнта Жаккара. Для аналізу їхньої екологічної структури (рис. 2) було використано розподіл наземних молюсків на дев'ять екологічних груп, як це запропоновано палеонтологом В. Ложеком і детально описано в роботі С.В. Александровича [23]: 1) типово лісові види, що дуже рідко оселяються в інших біотопах; 2) види, що мешкають переважно в лісах, але звичайні також у парках, садах та інших біотопах із досить сильним затіненням; 3) види лісові й тіньюлюбні, типові для дуже вологих, іноді навіть заболочених стацій; 4) степові види; 5) види відкритих ландшафтів, пов'язані з біотопами різного зволоження – від сухих до досить сильно зволених; 6) види, типові для ксеротермних біотопів; 7) еврибіонтні види, що населяють відкриті або затінені біотопи зі середнім ступенем зволоження; 8) види, характерні для вологих, але не заболочених стацій із різним ступенем затінення; 9) види дуже вологих, заболочених стацій.

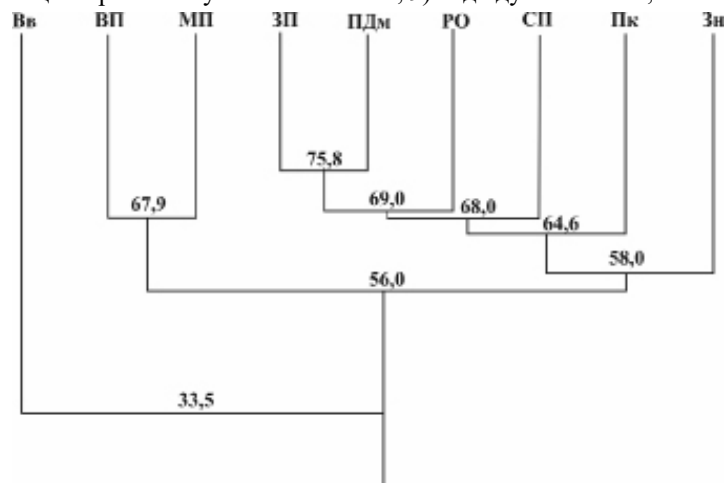


Рис. 1. Подібність видового складу наземних молюсків різних фізико-географічних областей (без урахування антропохорних видів), обчислена за коефіцієнтом Жаккара, у відсотках. Умовні позначення областей аналогічні використаним у таблиці

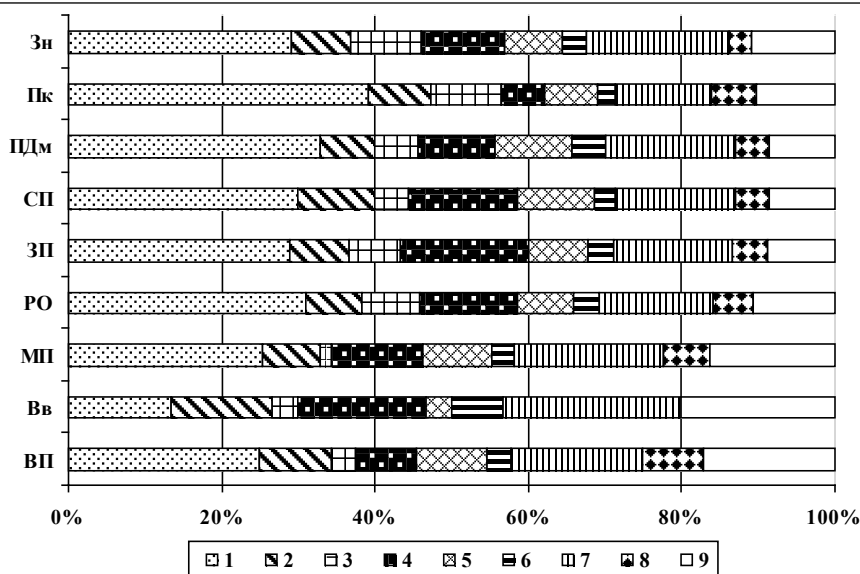


Рис. 2. Екологічні спектри наземних малакокомплексів різних фізико-географічних областей (без урахування антропохорних видів). Умовні позначення областей аналогічні використаним у таблиці. Цифрами позначено екологічні групи молюсків, описані в методиці

Аналогічно попередній публікації [20], належність деяких видів равликів до певної екологічної групи була відкорегована таким чином, аби максимально враховувати особливості їхнього біотопного розподілу загалом і, зокрема, на заході України. Розподіл за екологічними групами безчерепашкових наземних молюсків (слизняків), дуже поверхневий і не доведений до рівня видів у палеонтологічних публікаціях [23], виконано самостійно. Під час побудови екологічних спектрів регіональних малакокомплексів (рис. 2) і порівняння їхнього видового складу (рис. 1) не враховано видів, наявність яких на заході України достовірно обумовлена антропохорією. Перелік цих видів подано в основній частині статті.

Результати і їхнє обговорення

Враховуючи літературні дані [1–4, 6–8, 14, 15, 17, 18, 22, 24, 25, 27, 28] та картосхеми в роботі О.О. Байдашнікова [5], на рівнинних і передгірних територіях заходу України можна вважати достовірно зареєстрованими 138 видів наземних молюсків, що належать до 76 родів і 30 родин (див. таблицю). Виключно за літературними даними подаються такі види: *Chondrina clienta* для Західного Поділля [7], *Clausilia cruciata*, *Macrogastra ventricosa* для Волинського Полісся [24], *Aegopinella epipedostoma*, *Riedeliconcha depressa*, *Deroceras moldavicum* для Передкарпаття [3], *Tandonia cristata* [15] і *Urticicola umbrosa* [14] для Закарпатської низовини.

У складі наземної малакофауни дослідженої території можна виділити низку видів, які потрапили на захід України виключно завдяки антропохорії: *Brephulopsis cylindrica*, *Lucilla singleyana*, *Arion lusitanicus* s.l., *A. distinctus*, *Aegopinella nitidula*, *Oxychilus draparnaudi*, *O. translucidus*, *Limax maximus*, *Deroceras caucasicum*, *Krynickyllus melanocephalus*, *Boettgerilla pallens*, *Xeropicta derbentina*, *Stenomphalia ravergensis*, *Monacha cartusiana*, *Cerpaea nemoralis*, *C. hortensis*. Найбільш розповсюдженими з них на даний час можна вважати *L. maximus*, *C. hortensis*, *B. pallens*, *K. melanocephalus*, *M. cartusiana*. Швидко розселя-

Видовий склад наземних молюсків рівнинних і передгірних територій заходу України

Види молюсків	ЕГ	Території								
		ВП	ВВ	МП	РО	ЗП	СП	ПДМ	ПК	ЗН
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Acicula polita</i> (Hartmann, 1840)	1	–	–	л	+	+	л	+	л	–
<i>A. parcelineata</i> (Clessin, 1911)	1	–	–	–	+	–	–	–	л	–
<i>Carychium minimum</i> O.F.Müller, 1774	9	л	–	+	+	+	+	+	+	л
<i>C. tridentatum</i> (Risso, 1826)	8	л	–	+	+	+	+	+	+	л
<i>Succinea oblonga</i> (Draparnaud, 1801)	7	л	–	+	+	+	+	+	+	+
<i>Succinea putris</i> (Linnaeus, 1758)	9	л	+	+	+	+	+	+	+	л
<i>Oxyloma elegans</i> (Risso, 1826)	9	+	[+]	[+]	+	[+]	–	+	[+]	л
<i>O. sarsii</i> (Esmark, 1886)	9	+	+	+	–	–	–	–	–	–
<i>Cochlicopa lubrica</i> (O.F.Müller, 1774)	7	л	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. lubricella</i> (Porro, 1838)	6	л	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. nitens</i> (Gallenstein, 1848)	9	+	+	+	–	л	+	–	+	–
<i>Acanthinula aculeata</i> (O.F.Müller, 1774)	1	л	–	+	+	+	+	+	+	–
<i>Vallonia costata</i> (O.F.Müller, 1774)	5	л	–	+	+	+	+	+	+	л
<i>V. pulchella</i> (O.F.Müller, 1774)	5	+	–	+	+	+	+	+	+	+
<i>V. excentrica</i> Sterki, 1892	4	–	–	–	+	+	+	+	–	+
<i>V. enniensis</i> (Gredler, 1856)	9	–	–	+	+	–	–	–	+	–
<i>Pupilla muscorum</i> (Linnaeus, 1758)	5	л	–	+	+	+	+	+	+	–
<i>P. bigranata</i> (Rossmässler, 1839)	4	–	–	–	–	+	л	–	–	–
<i>P. triplicata</i> (Studer, 1820)	4	–	–	–	+	л	–	–	–	–
<i>P. sterri</i> (Voith, 1840)	4	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>P. pratensis</i> (Clessin, 1871)	9	–	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Vertigo antivertigo</i> (Draparnaud, 1801)	9	+	–	+	+	+	–	–	+	–
<i>V. pusilla</i> O.F.Müller, 1774	2	л	–	+	+	+	+	+	+	–
<i>V. substriata</i> (Jeffreys, 1833)	8	л	–	+	+	–	–	–	л	–
<i>V. pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)	5	л	–	+	+	+	+	+	+	+
<i>V. geyeri</i> Lindholm, 1925	9	+	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>V. alpestris</i> Alder, 1838	7	–	–	–	+	+	–	–	–	л
<i>Vertilla angustior</i> (Jeffreys, 1830)	8	л	–	–	+	+	–	л	+	–
<i>Truncatellina costulata</i> (Nilsson, 1822)	4	–	–	–	+	+	л	–	–	–
<i>T. cylindrica</i> (Férussac, 1807)	4	л	–	–	+	+	+	+	+	+
<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)	8	л	–	+	+	+	+	+	+	–
<i>Sphyradium doliolum</i> (Bruguière, 1792)	1	–	–	–	–	+	–	л	+	–
<i>Argna bielzi</i> (Rossmässler, 1859)	1	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Granaria frumentum</i> (Draparnaud, 1801)	4	–	–	+	+	–	–	–	–	–
<i>Chondrina clienta</i> (Westerlund, 1883)	4	–	–	–	–	л	–	–	–	–
<i>Pyramidula pusilla</i> (Vallot, 1801)	4	–	–	(+)	–	+	–	–	–	–
<i>Merdigera obscura</i> (O.F.Müller, 1774)	1	л	+	+	+	+	+	+	+	–
<i>Ena montana</i> (Draparnaud, 1801)	1	–	–	–	+	+	–	–	+	л
<i>Brephulopsis cylindrica</i> (Menke, 1828)	4	–	–	–	+	л	–	–	–	–
<i>Chondrula tridens</i> (O.F.Müller, 1774)	4	л	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. bielzi</i> (Kimakowicz, 1890)	1	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)	1	л	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. orthostoma</i> (Menke, 1830)	1	л	–	+	+	+	+	л	+	+
<i>Ruthenica filograna</i> (Rossmässler, 1836)	1	л	–	–	+	+	л	–	+	+
<i>Clausilia dubia</i> Draparnaud, 1805	7	–	–	л	+	+	–	л	–	–
<i>C. pumila</i> C.Pfeiffer, 1828	3	–	–	–	+	л	–	–	+	л
<i>C. cruciata</i> (Studer, 1820)	1	л	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Macrogastra ventricosa</i> (Draparnaud, 1801)	3	л	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. latestriata</i> (A.Schmidt, 1857)	1	л	–	л	+	+	л	+	+	л

Продовження таблиці

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>M. tumida</i> (Rossmässler, 1836)	3	–	–	–	л	+	–	+	+	–
<i>M. plicatula</i> (Draparnaud, 1801)	1	л	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Laciniaria plicata</i> (Draparnaud, 1801)	7	л	л	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bulgarica cana</i> (Held, 1836)	1	л	–	+	+	+	л	+	+	–
<i>Alinda stabilis</i> (L.Pfeiffer, 1847)	1	–	–	л	–	+	–	+	+	+
<i>A. fallax</i> (Rossmässler, 1836)	1	–	–	–	л	–	л	–	+	–
<i>Vestia turgida</i> (Rossmässler, 1836)	3	–	–	–	+	+	л	+	+	–
<i>V. gulo</i> (E.Bielz, 1859)	3	–	–	–	+	+	–	л	+	+
<i>V. elata</i> (Rossmässler, 1836)	1	–	–	–	–	+	л	+	–	–
<i>Cecilioides acicula</i> (O.F.Müller, 1774)	6	–	–	–	+	+	–	+	+	л
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	7	л	–	+	+	+	л	+	+	л
<i>Lucilla singleyana</i> (Pilsbry, 1889)	5	–	–	–	–	–	–	–	–	л
<i>Discus ruderatus</i> (Férussac, 1821)	1	л	–	+	+	+	+	–	–	+
<i>D. rotundatus</i> (O.F.Müller, 1774)	2	+	л	л	+	+	л	–	+	–
<i>D. perspectivus</i> (Megerle von Mühlfeld, 1816)	1	–	–	–	+	л	–	л	+	л
<i>Arion lusitanicus</i> s.l.	7	–	+	–	+	–	+	–	+	+
<i>A. subfuscus</i> s.l.	7	+	+	+	+	+	л	+	+	л
<i>A. circumscriptus</i> Johnston, 1828	1	–	–	л	+	–	–	–	+	–
<i>A. silvaticus</i> Lohmander, 1937	3	–	–	–	+	л	л	+	+	л
<i>A. fasciatus</i> (Nilsson, 1823)	5	–	–	+	+	+	л	+	+	–
<i>A. distinctus</i> Mabilie, 1868	7	–	–	–	+	–	+	–	+	+
<i>Vitrina pellucida</i> (O.F.Müller, 1774)	7	л	–	+	+	+	+	+	+	л
<i>Eucobresia nivalis</i> (Dumont et Mortillet, 1852)	1	–	–	–	+	–	–	–	+	–
<i>Semilimax semilimax</i> (Férussac, 1802)	1	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Vitrea diaphana</i> (Studer, 1820)	1	л	–	–	+	+	л	+	+	л
<i>V. transsylvanica</i> (Clessin, 1877)	1	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>V. crystallina</i> (O.F.Müller, 1774)	2	л	–	+	+	+	л	+	+	+
<i>V. contracta</i> (Westerlund, 1871)	7	л	л	+	+	+	–	+	–	–
<i>Aegopinella pura</i> (Alder, 1830)	1	л	–	+	+	+	л	+	+	л
<i>Ae. minor</i> (Stabile, 1864)	6	л	+	+	+	+	+	+	–	–
<i>Ae. epipedostoma</i> (Fagot, 1879)	1	–	–	–	–	–	–	–	л	–
<i>Ae. nitens</i> (Michaud, 1831)	1	–	–	–	–	–	–	л	+	–
<i>Ae. nitidula</i> (Draparnaud, 1805)	1	–	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Perpolita hammonis</i> (Ström, 1765)	7	л	–	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. petronella</i> (L.Pfeiffer, 1853)	8	л	–	+	+	+	+	–	–	–
<i>Morlina glabra</i> (Rossmässler, 1835)	2	л	л	–	+	+	+	+	+	+
<i>Riedeliconcha depressa</i> (Sterki, 1880)	1	–	–	–	–	–	–	–	л	–
<i>Cellariopsis orientalis</i> (Clessin, 1887)	1	–	–	–	–	л	–	л	+	–
<i>Oxychilus draparnaudi</i> (Beck, 1837)	7	–	–	л	+	–	–	–	–	–
<i>O. translucidus</i> (Mortillet, 1854)	2	–	–	–	–	–	+	–	–	+
<i>O. inopinatus</i> (Uličný, 1887)	4	–	–	–	+	+	–	–	–	л
<i>Zonitoides nitidus</i> (O.F.Müller, 1774)	9	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Euconulus fulvus</i> (O.F.Müller, 1774)	7	л	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Daudebardia rufa</i> (Draparnaud, 1805)	1	–	–	+	+	–	–	–	–	–
<i>D. brevipes</i> (Draparnaud, 1805)	1	–	–	(+)	+	–	–	–	–	–
<i>Carpatia calophana</i> (Westerlund, 1881)	1	–	–	–	–	+	–	+	+	–
<i>Tandonia cristata</i> (Kaleniczenko, 1851)	2	–	–	–	–	–	–	–	–	л
<i>Limax maximus</i> Linnaeus, 1758	2	л	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. cinereoniger</i> Wolf, 1803	1	л	–	л	+	+	л	+	+	л
<i>Malacolimax tenellus</i> (O.F.Müller, 1774)	1	л	л	л	+	–	л	–	–	–
<i>Lehmannia marginata</i> (O.F.Müller, 1774)	1	л	–	–	+	+	л	+	+	л

Закінчення таблиці

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Bielzia coeruleans</i> (M.Bielz, 1851)	1	–	–	–	+	+	л	+	+	л
<i>Deroceras laeve</i> (O.F.Müller, 1774)	9	л	–	+	+	+	+	+	+	л
<i>D. sturanyi</i> (Simroth, 1894)	9	л	–	л	–	–	–	–	–	л
<i>D. agreste</i> (Linnaeus, 1758)	5	л	–	–	+	л	л	л	–	л
<i>D. reticulatum</i> (O.F.Müller, 1774)	5	л	+	л	+	л	л	л	+	+
<i>D. turcicum</i> (Simroth, 1894)	1	–	–	–	–	+	л	–	–	–
<i>D. rodnae</i> Grossu et Lupu, 1965	3	–	–	–	+	–	л	–	+	л
<i>D. caucasicum</i> (Simroth, 1901)	9	–	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>D. moldavicum</i> (Grossu et Lupu, 1961)	3	–	–	–	–	–	–	–	л	–
<i>Krynickyllus melanocephalus</i> Kaleniczenko, 1851	2	–	–	–	+	–	+	–	+	+
<i>Boettgerilla pallens</i> Simroth, 1912	2	–	–	л	+	–	–	+	+	–
<i>Fruticicola fruticum</i> (O.F.Müller, 1774)	2	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plicuteria lubomirskii</i> (Slósarski, 1881)	7	–	–	л	+	+	л	–	+	л
<i>Trochulus hispidus</i> (Linnaeus, 1758)	7	л	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. villosulus</i> (Rossmässler, 1838)	8	–	–	–	–	–	–	–	+	л?
<i>T. bielzi</i> (A.Schmidt, 1860)	1	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Helicopsis striata</i> (O.F.Müller, 1774)	4	л	+	л	+	+	л	–	–	–
<i>H. instabilis</i> (Rossmässler, 1838)	4	–	–	л	+	+	+	+	–	–
<i>Xeropicta derbentina</i> (Krynicky, 1836)	4	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Xerolenta obvia</i> (Menke, 1828)	4	–	+	+	+	+	+	л	+	+
<i>Perforatella bidentata</i> (Gmelin, 1788)	3	л	л	+	+	+	–	–	+	+
<i>P. dibothrion</i> (Kimakowicz, 1884)	1	–	–	+	+	+	л	+	+	л
<i>Monachoides vicina</i> (Rossmässler, 1842)	1	л	л	л	+	+	+	+	+	+
<i>M. incarnata</i> (O.F.Müller, 1774)	1	–	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Pseudotrichia rubiginosa</i> (A.Schmidt, 1853)	9	+	+	+	+	л	+	+	+	+
<i>Urticicola umbrosa</i> (C.Pfeiffer, 1828)	3	–	–	–	–	–	–	–	–	л
<i>Euomphalia strigella</i> (Draparnaud, 1801)	7	л	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Stenomphalia ravergensis</i> (Férussac, 1835)	7	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Monacha carthusiana</i> (O.F.Müller, 1774)	4	+	–	+	+	+	+	–	+	+
<i>Faustina faustina</i> (Rossmässler, 1835)	1	–	–	–	+	+	+	+	+	+
<i>Arianta arbustorum</i> (Linnaeus, 1758)	2	–	–	–	+	+	+	–	+	–
<i>Isognomostomum isognomostomum</i> (Schröter, 1784)	1	–	–	–	+	+	–	+	+	+
<i>Drobacia banatica</i> (Rossmässler, 1838)	1	–	–	–	–	–	–	–	–	(+)
<i>Cepaea nemoralis</i> (Linnaeus, 1758)	7	–	–	–	+	+	–	–	–	–
<i>C. hortensis</i> (O.F.Müller, 1774)	7	+	–	+	+	–	–	–	+	+
<i>C. vindobonensis</i> (Férussac, 1821)	4	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Helix lutescens</i> Rossmässler, 1837	4	л	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. pomatia</i> Linnaeus, 1758	2	л	+	+	+	+	+	+	+	+
Загальна кількість видів		67	32	72	106	95	76	72	94	74
Кількість видів без антропохорів		64	30	67	94	90	70	70	87	65
Частка антропохорних видів, %		4,5	6,3	6,9	11,3	5,3	7,9	2,8	7,4	12,2
*Частка карпатських видів, %		1,5	3,1	5,5	9,4	11,6	10,5	14,3	18,1	13,5
*Частка лісових видів (екологічні групи 1-3)		37,5	30,0	34,3	45,7	43,3	44,3	45,7	56,3	46,2
*Частка лісових стенобіонтів (екологічні групи 1 і 3)		28,1	16,7	26,9	38,3	35,6	34,3	38,6	48,3	38,5
*Частка гідрофільних видів (екологічна група 9)		17,2	20,0	16,4	10,6	8,9	8,6	8,6	10,3	10,8

Примітки: Вв – Волинська височина; ВП – Волинське (Західне) Полісся; ЕГ – екологічні групи; Зн – Закарпатська низовина; ЗП – Західне Поділля; СП – Середнє (Північне) Поділля; МП – Мале Полісся; ПДм – Прут-Дністровське межиріччя; Пк – Передкарпаття; РО – Розточчя й Опілля; л – подається виключно за літературними даними; [+] – фондові матеріали, визначені лише за конхіологічними ознаками, що може бути недостатнім для представників роду *Oxyloma*; (+) – порожні черепашки в річкових наносах, можуть бути занесені водою з інших територій; ? – потребує додаткового підтвердження; * – розраховано, не беручи до уваги антропохорних видів

ються по заході України слизняки з комплексу *A. lusitanicus* s.l. Не виключено, що антропохорними елементами регіональних малакокомплексів є також кілька видів слизняків, межі природних ареалів яких до цього часу залишаються точно не встановленими. Це *Deroceas sturanyi*, *D. reticulatum*, *Arion fasciatus*.

Вплив антропохорії на формування сучасного видового складу наземних малакокомплексів максимально проявляється на Розточчі й Опіллі, де молюски-антропохори становлять не менше 11,3 % від загального видового складу, і на Закарпатській низовині (не менше 12,2 %). У першому випадку це пов'язано з наявністю великого міста (Львів), у другому – з кліматичними особливостями та добре розвиненими транспортними і торговельними зв'язками з іншими європейськими країнами.

Максимальне видове багатство наземних молюсків відмічено для Розтоцько-Опільської горбогірної області (106 видів, або 76,8 % від загального видового складу), трохи менше – для Західноподільської (95 видів; 68,8 %) та Передкарпатської (94 види; 68,1 %) височинних областей. Без урахування згаданих вище антропохорних видів ці цифри є трохи нижчими (див. таблицю).

Найменшу кількість видів (32) зареєстровано для Волинської височини. Це у 2,2–3,3 разу менше, ніж для інших фізико-географічних областей. Проте не виключено, що відсутність у складеному нами списку низки широко розповсюджених на заході України видів наземних молюсків хоча б частково пов'язана з недостатньою вивченістю цієї території малакологами. Власні збори та колекційні матеріали, які ми мали змогу особисто опрацювати, стосувалися тільки західної частини Волинської височини – в адміністративних межах Львівської та Волинської областей [11]. Із наведених у роботі О.О. Байдашнікова [5] схем розповсюдження окремих видів наземних молюсків на Подільській височині та прилеглих до неї територіях можна припустити, що у південно-східній частині Волинської височини (зокрема, на Мізоцькому кряжі) видовий склад наземних молюсків може бути значно багатшим і своєріднішим [11].

Найбільшу подібність видового складу демонструють такі розташовані поруч фізико-географічні області як Західне Поділля та Прут-Дністровське межиріччя (рис. 1). Загалом за особливостями видового складу наземних молюсків проаналізовані рівнинні території заходу України, за винятком згаданої вище Волинської височини, досить чітко поділяються на дві групи, до одної з яких входить західна частина Подільської височини (Розточчя, Опілля, Західне та Середнє Поділля) з прилеглим до неї з півдня Прут-Дністровським межиріччям. Ці території, які являють собою центральну та південну частину зони широколистяних лісів України [16], відзначаються великим видовим різноманіттям наземних молюсків, більшою часткою карпатських видів, яка коливається від 9,4 до 14,3 %, а в екологічних спектрах (рис. 2) – більшою часткою лісових і, особливо, стенобіонтних лісових видів (див. таблицю). Згадані території демонструють також значну фауністичну подібність із Передкарпаттям і трохи меншу – із Закарпатською низовиною.

Натомість Мале Полісся, хоча і належить до зони широколистяних лісів [16], має видовий склад наземних молюсків, більш подібний до малакофауни Волинського Полісся, розташованого в зоні мішаних лісів (рис. 1). Волинська височина, яка територіально лежить між Волинським і Малим Поліссям, на перший погляд, вибивається із загальної картини. Але це може бути пов'язане з малою кількістю зареєстрованих на Волинській височині видів і, можливо, недостатньою вивченістю наземної малакофауни цієї території (див. вище).

Варто відмітити, що розраховані значення коефіцієнта Жаккара були вищими для Волинської височини порівняно саме з Волинським і Малим Поліссям та становили, відпо-

відно, 44,6 і 42,6 %. Для решти проаналізованих територій вони коливалися в діапазоні від 26,9 (Передкарпаття) до 34,7 % (Середнє Поділля). Для екологічних спектрів Волинського та Малеого Полісся й, особливо, Волинської височини характерне зменшення відносної кількості лісових видів і певне зростання частки гігрофільних видів наземних молюсків, які належать до екологічної групи 9 (рис. 2). Частка карпатських видів швидко зменшується в північному напрямку (див. таблицю); на території Волинського Полісся та Волинської височини зареєстрований лише *Monachoides vicina*.

Таким чином, за таксономічним складом і екологічними спектрами наземних малакокомплексів на рівнинних територіях заходу України можна виділити два фауністичних комплекси, межа між якими пролягає північним краєм Подільської височини та її північно-західного пасма – Розточчя. Наземна малакофауна Малеого Полісся і Волинської височини демонструє більшу подібність із Західним Поліссям, ніж з іншими частинами зони широколистяних лісів, і відзначається зниженим таксономічним різноманіттям, меншою кількістю карпатських видів, зниженою часткою лісових, особливо стенобіонтних лісових видів і підвищеною часткою гігрофільних видів. Це суперечить схемі, використаній раніше під час аналізу просторового розподілу наземних молюсків на території України [26], і може бути пов'язане з переважаючими тут пониженими формами рельєфу та домінуванням таких лісотворюючих порід як сосна і дуб [16], малосприятливих для наземних молюсків.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Байдашиников А. А. Наземные моллюски Закарпатской области и их распространение по основным ландшафтам и растительным сообществам // Труды ЗИН СССР. 1985. Т. 135. С. 44–66.
2. Байдашиников А. А. Наземная малакофауна как показатель состояния наземных экосистем одного из лесостепных районов Украины // Моллюски: результаты и перспективы их исследований. Л.: 1987. С. 169–171.
3. Байдашиников А. А. Вертикальное распределение наземных моллюсков Украинских Карпат // Вестн. зоологии. 1989. № 5. С. 55–59.
4. Байдашиников А. А. Наземная малакофауна Украинского Полесья. Сообщение 1. Видовой состав и связь моллюсков с растительным покровом // Вестн. зоологии. 1992. № 4. С. 13–19.
5. Байдашиников А. А. Наземная малакофауна Украинского Полесья. Сообщение 2. Формирование наземных малакокомплексів // Вестн. зоологии. 1996. № 3. С. 3–12.
6. Байдашиников А. А. Наземные моллюски (Gastropoda, Pulmonata) заповідника “Медоборы” (Подольская возвышенность) // Вестн. зоологии. 2002. Т. 36. № 2. С. 73–76.
7. Балашев И. О., Байдашиников А. А., Романов Г. А., Гураль-Сверлова Н. В. Наземные моллюски Хмельницкой области (Подольская возвышенность, Украина) // Зоол. журнал. 2013. Т. 92. № 2. С. 154–166.
8. Гитилис В. С. Наземные моллюски Советской Буковины // Животный мир Советской Буковины. Черновцы: Изд-во ЧГУ, 1959. С. 264–278.
9. Гураль-Сверлова Н. В. Наземні молюски (Gastropoda, Pulmonata) Західного Полісся // Наук. вісн. Волин. нац. ун-ту ім. Лесі Українки. Біол. науки. 2012. № 2 (227). С. 25–30.
10. Гураль-Сверлова Н. В. Колекція наземних молюсків А.А. Полевіної в Зоологічному музеї Ужгородського національного університету // Наук. зап. Держ. природозн. музею. 2016. Вип. 32. С. 15–24.
11. Гураль-Сверлова Н. В., Гураль Р. І. Черевоні молюски Gastropoda західної частини Малеого Полісся і Волинської височини // Подільський природничий вісник. Кам'янець-

- Подільський: Аксіома, 2011. С. 52–65.
12. Гураль-Сверлова Н. В., Гураль Р. І. Визначник наземних молюсків України. Львів, 2012. 216 с.
 13. Гураль-Сверлова Н. В., Гураль Р. І. Наукові колекції Державного природознавчого музею. Вип. 4. Малакологічний фонд. Львів, 2012. 253 с.
 14. Здун В. І. До фауни молюсків Закарпаття // Наук. зап. Наук.-природозн. музею АН УРСР. 1960. Т. 8. С. 83–95.
 15. Лихарев И. М., Виктор А. Й. Слизни фауны СССР и сопредельных стран (*Gastropoda terrestria nuda*). Л.: Наука, 1980. 438 с. (Фауна СССР. Т. 3, вып. 5. Нов. сер. № 122).
 16. Маринич О. М., Шищенко П. Г. Фізична географія України. К.: Знання, 2003. 479 с.
 17. Полянський Ю. Матеріяли до пізнання малякофауни західнього Полісся // Зб. фізіограф. коміс. Львів, 1932. Вип. 4–5. С. 83–100.
 18. Рибка К. М. Малакоугруповання природних та антропогенно трансформованих наземних екосистем північно-західної частини Малого Полісся та їх біогеоценотичні зв'язки: дис. ... канд. біол. наук: 03.00.16. Львів, 2017. 224 с.
 19. Сверлова Н. В. Наземна малакофауна (*Gastropoda*, *Pulmonata*) Розточчя і Опілля та її зміни за останні 100 років // Наук. зап. Держ. природозн. музею. 2001. Т. 16. С. 117–123.
 20. Сверлова Н. В. Наземна малакофауна Передкарпаття та її антропогенні зміни протягом ХХ століття // Наук. зап. Держ. природозн. музею. 2008. Вип. 24. С. 127–144.
 21. Хлус Л., Сверлова Н. Наземная малакофауна Прут-Днестровского междуречья // Интегрированное управление природными ресурсами трансграничного бассейна Днестра. Кишинев, 2004. С. 352–355.
 22. Шнаревич И. Д., Никитенко М. Ф., Черемисина В. Т., Гитилис В. С. Эколого-географическая характеристика фауны Советской Буковины // Животный мир Советской Буковины. Черновцы: Изд-во ЧГУ, 1959. С. 339–382.
 23. Alexandrowicz S. F. Analiza malakologiczna w badaniach osadów czwartorzędowych // Zesz. nauk. AGH. Kwart. Geologia. 1978. Т. 12. N 1–2. S. 3–240.
 24. Adamowicz J. Materiały do fauny mięczaków (*Mollusca*) Polesia // Fragm. Faun. Mus. Zool. Polon. 1939. Т. 4. N 3. S. 13–89.
 25. Bąkowski J. Mięczaki galicyjskie // Kosmos. 1884. Т. 9. S. 190–197, 275–283, 376–391, 477–490, 604–611, 680–697, 761–789.
 26. Balashov I., Gural-Sverlova N. An annotated checklist of the terrestrial molluscs of Ukraine // Journal of Conchology. 2012. Vol. 41. N 1. P. 91–109.
 27. Balashov I., Kramarenko S., Shyriaieva D., Vasyliuk O. Invasion of a Crimean land snail *Brephulopsis cylindrica* into protected relict steppic hilltops (Tovtrs) in Western Ukraine: a threat to native biodiversity? // J. Conch. 2018. Vol. 43. N 1. P. 59–69.
 28. Urbanski J. Mięczaki z okolic Rawy Ruskiej i z kilku innych miejscowości na Roztoczu Lwowsko-Tomaszowskiem // Spraw. Kom. Fizyograf. Pol. Ak. Um. 1933. Т. 67. S. 43–98.

Стаття: надійшла до редакції 19.07.18

доопрацьована 12.11.18

прийнята до друку 14.11.18

**SPATIAL DIFFERENTIATION OF LAND MOLLUSC COMPLEXES IN PLAIN
AND FOOTHILL TERRITORIES OF WESTERN UKRAINE****N. Gural-Sverlova**

*State Museum of Natural History, NAS of Ukraine
18, Teatralna St., Lviv 79008, Ukraine
e-mail: sverlova@pip-mollusca.org*

The peculiarities of the distribution of the land molluscs in the plain and foothill territories of Western Ukraine have been analysed on the basis of the personal long-term collections (1994–2017), the critical study of other collections and the literature data. The species lists were precised for 9 physical-geographical regions: *Volhynian* (Western) Polesia, *Volhynian Upland*, Male Polesia, Roztochia and Opillia, Western Podolia, Central (Northern) Podolia, Prut-Dniester Upland, Ciscarpathia, Transcarpathian Lowland. With due regard for the literature data, the records of 138 species of land molluscs (76 genera, 30 families) from the plain and foothill territories of Western Ukraine can be considered as reliable ones. The maximum *species richness has been marked in* Roztochia and Opillia (106 species), slightly less – in Western Podolia (95 species) and Ciscarpathia (94 species), the minimum – in *Volhynian Upland* (32 species). According to the taxonomic composition and ecological spectra of the land mollusc complexes, in the plain territories of Western Ukraine two faunistic complexes can be distinguished, the boundary between which passes along the northern edge of the Podolian Upland. The land mollusc fauna of Male Polesia and *Volhynian Upland* shows a greater similarity with the mollusc fauna of Western Polesia than with other parts of the deciduous forests zone, and is characterized by reduced taxonomic diversity, the lesser number of Carpathian species, the lesser part of the forest and, especially, stenobiontic forest species and an increased proportion of the hygrophilous species. In studied area a number of the land molluscs can be marked, which have penetrated to Western Ukraine exclusively due to the anthropochory (not less than 16 species). The most common of these at present are *Limax maximus*, *Cepaea hortensis*, *Boettgerilla pallens*, *Krynickyllus melanocephalus*, *Monacha cartusiana*. A rapid spreading of the slugs from the complex *Arion lusitanicus* s.l. has been observed recently in Western Ukraine. The influence of anthropochory on shaping of present species composition of land mollusc complexes becomes the most apparent in Roztochia and Opillia, where the part of molluscs-anthropochores is not less than 11.3 %, and in the Transcarpathian Lowland (at least 12.2 %).

Keywords: land molluscs, Gastropoda, chorology, Western Ukraine

УДК 594.1 (477)

**ІНТРОДУКЦІЯ *SINANODONTA WOODIANA* (*BIVALVIA*, *UNIONIDAE*)
У БАСЕЙНІ РІЧКИ ГНИЛОП'ЯТЬ (ЖИТОМИРСЬКА ОБЛАСТЬ,
ПІВНІЧНА УКРАЇНА)**

Т. Єрмошина, О. Павлюченко

Житомирський державний університет імені Івана Франка
вул. В. Бердичівська, 40, Житомир 10008, Україна
e-mail: pavluchenkolessia@gmail.com

Двостулковий молюск *Sinanodonta woodiana* Lea, 1834 є видом, який швидко колонізує нові території. У статті представлено результати дослідження морфології та екології китайської беззубки *S. woodiana* із нової для цього інвазивного виду водойми – ставу в басейні річки Гнилоп'ять (північна Україна). Проаналізовано біомасу, щільність, вікову та статеву структуру популяції цих тварин. Біомаса молюсків становить 133,5 г/м², щільність – 0,5 ос./м². Така відносно низька щільність і біомаса двостулкових молюсків у межах зони дослідження може бути пояснена суворими зимовими умовами на півночі України, проте значна екологічна пластичність виду *S. woodiana* дає йому змогу виживати і поширюватись навіть в умовах досить низьких температур. Вікова структура сформована молоддю (кількість 2–3-річних молюсків становить 57,1 %), особинами середнього віку (4–6-річних – 38,1 %) та особинами старшої групи (4,8 %). У статевій структурі дослідженого угруповання самки кількісно переважали над самцями (1,3 : 1). Наявність значної частини особин молодого віку та переважання самок над самцями вказує на активне відтворення локальної популяції. Наведені дані щодо морфометрії черепашок беззубок, біотопних уподобань особин популяції, паразитологічного дослідження цих молюсків. Представлено значну морфологічну мінливість черепашок *S. woodiana*, зокрема, їхніх форми і кольору. Середнє значення довжини черепашки становить 132,4±6,9 мм. Морфометричним індексам властива низька варіабельність. Найменш мінливими є значення індексу H/L (середнє значення становить 0,611±0,005, CV=3 %). Екстенсивність інвазії *Aspidogaster conchicola* Baer, 1827 становить 19 %, інтенсивність інвазії – 1,8 ос./ос. Статевозрілі аспідогастри локалізувались як у перикардії (частота трапляння становить 14,3 %), так і у нирках (частота трапляння – 4,8 %). Отже, низька температура води не є абсолютним обмеженням для поширення китайської беззубки, а термальне забруднення водойм, що постійно зростає, антропогенне глобальне потепління і наявність ефективних механізмів реагування інвазивних популяцій на нові умови сприяє розширенню ареалу *S. woodiana*.

Ключові слова: *Sinanodonta woodiana*, морфометрія, екологія, інтродукція, Україна

Двостулковий молюск *Sinanodonta woodiana* Lea, 1834 є видом, який швидко колонізує нові території. Його первинний (автохтонний) ареал був у межах Східної Азії: Далекий Схід, басейн річок Амур і Янцзи [14, 24]. Проте з другої половини ХХ ст. почалося значне розширення ареалу *S. woodiana*. На сьогодні він є інвазивним видом у європейських країнах [13], зокрема, і в Україні [25]. Причиною появи молюсків у Європі визнано введення до прісних водойм китайських трав'яних риб *Stenopharyngodon idella* Valenciennes, 1844, *Aristichthys nobilis* Richardson, 1836 і *Hypophthalmichthys molitrix* Valenciennes, 1844, уражених глохидіями синанодонт [18]. Хоча цей молюск чутливий до низьких температур води, місця його виявлення перебувають у водоймах як зі зміненою (внаслідок

скиду підігрітих вод) [7, 12], так і з незміненою температурою води [22]. Так, *S. woodiana* була відмічена у холодних районах Європи, таких як південна Швеція [23] і гірське озеро Гарда у Північній Італії [10].

Така значна екологічна пластичність китайської беззубки може загрожувати природній біологічній різноманітності, особливо іншим представникам родини *Unionidae*, які є аборигенними видами для прісних водойм Європи.

Матеріал і методи

Збір матеріалу здійснений 8 липня 2017 р. зі ставу в с. Романівка (Бердичівський р-н, Житомирська обл., Україна) (географічні координати – N 49°89'22"; E 28°48'80"). Всього досліджено 21 екз. *S. woodiana*. Молюсків збирали вручну на глибині 0,7–0,8 м. Щільність їхнього поселення визначали методом площадок [4]. Біомасу розраховували шляхом зважування живих молюсків разом із рідиною мантийної порожнини з подальшим перерахунком маси на одиницю площі. У місці збору матеріалу визначали характер донних відкладень і відносну прозорість води (за стандартною методикою з використанням диска Секкі) [21]. Видову ідентифікацію молюсків проводили відповідно до загальноприйнятих літературних джерел [3, 6, 15].

Визначали стандартні морфометричні ознаки (довжина L, висота H, опуклість W черепашки (рис. 1)) і розраховували основні морфометричні індекси черепашки [9]. Виміри робили штангенциркулем з відхиленням до 0,1 мм. Вік тварин визначали за річними лініями зимової зупинки росту. Стать молюсків встановлювали за мазком, виготовленим із рідини гонади після її розтину [3]. Для виявлення гельмінта *Aspidogaster conchicola* Baer, 1827 відпрепаровували перикардій і нирки, відзначали кількість паразитів. Статистичний аналіз даних проводили за допомогою програм STATISTICA V6.0 STATSOFT і Microsoft Excel'2010.

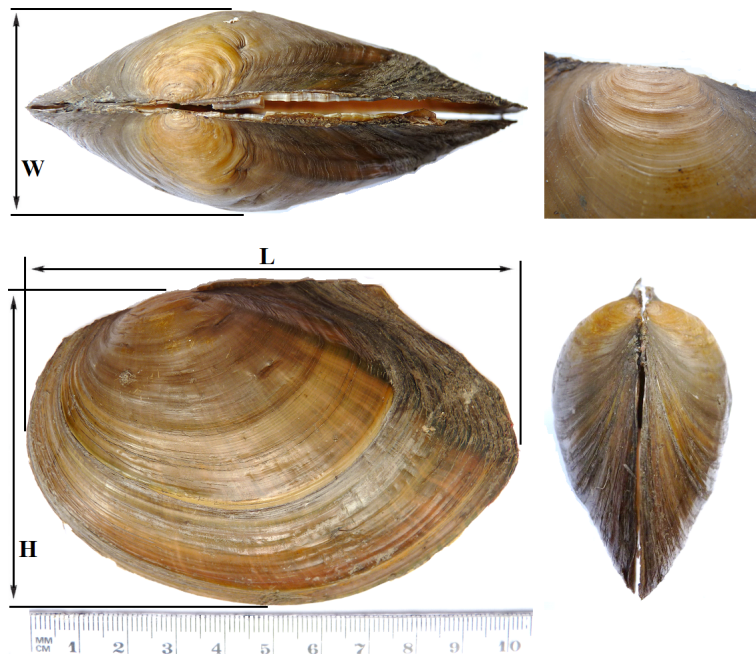


Рис. 1. *Sinanodonta woodiana*: вигляд згори, верхівкова скульптура, вигляд зліва, вигляд спереду (L – довжина, H – висота, W – опуклість черепашки). Фото Т. Ермошиної

Результати і їхнє обговорення

Став у с. Романівка отримує воду від різних малих річок, які належать до басейну річки Гнилоп'ять. Температура води у прибережній зоні дослідженої водойми коливається від 1 °С до 9 °С (з березня до середини квітня) і до 16 °С у травні. Влітку температура води коливається від 16 °С до 24 °С. Взимку вся поверхня ставу вкрита льодом. Джерела надходження води постійні, а глибина ставу значна, тому він не пересихає навіть у періоди тривалої літньої посухи, лише рівень води може трохи знижуватись. Прозорість води за диском Секкі становить 50 см. Вода у літній період має зеленуватий колір, якого надають їй мікрободорості. Немає джерел антропогенного забруднення цієї водойми.

Потрапляння *S. woodiana* до ставу, на нашу думку, відбулося внаслідок виходу глосидіїв у результаті тимчасового утримання цих молюсків авторами у 2005 р. протягом двох літніх місяців у спеціальних садках-кошиках в умовах природної водойми. Цей метод утримання [1] використовувався для збереження тварин живими з метою проведення дослідів, закладка яких відбувалась у різний час. Випадково потрапили до водойми молюски, зібрані з річки Репіда поблизу села Матроска (недалеко від озера Кугурлуй, Ізмаїльський р-н, Одеська обл.).

Молюски *S. woodiana* характеризуються стагнофільністю. Переважно вони мешкають у стоячих водоймах, які часто є зарослі очеретом, а також у каналах і річках на ділянках зі слабкою течією (дельти, затоки, рукави), тому екологічні умови дослідженої водойми відповідають вимогам китайської беззубки.

У водоймі беззубки виявлено на глибині 0,7–0,8 м. Вони поширені нерівномірно – по 2–3 молюски через не заселені цими тваринами ділянки. Розташовувались особини на дні водойми у заглибинах. Рослинності у цих місцях немає. Донні відкладення, з яких збирали матеріал, мулисті (чорний в'язкий мул). Як відомо з літературних джерел, особини *S. woodiana* надають перевагу середньо- і дрібнозернистим відкладенням [16, 19], у яких вони можуть легко пересуватись і закопуватись. Синанодонта уникає крупнозернистих і кам'янистих відкладень.

Одним із чинників, що обмежують поширення *S. woodiana*, є наявність густої рослинності. Добре розвинена коренева система водяних рослин може зменшити здатність беззубок закопуватись у субстрат. Через це у дослідженій водоймі молюски обирали ділянки дна без макрофітів.

Щільність поселення синанодонта становить 0,5 ос./м², біомаса – 133,5 г/м². Відносно низька щільність і біомаса молюсків у межах зони дослідження може бути пояснена суворими зимовими умовами на півночі України, тому що температура води має безпосередній вплив на швидкість росту, розмноження і поширення цих тварин. Так, максимальна біомаса китайської беззубки у початковій зоні Конінських озер (система охолодження двох теплових електростанцій, Центральна Польща) становить 27,9 кг/м², а в більш прохолодних зонах цієї сітки озер – менше 2,0 кг/м² [19]. Щільність поселення *S. woodiana* у сприятливих умовах існування звичайно коливається від кількох до десятків особин на квадратний метр. У рибних ставах (Верхня Сілезія, Південна Польща), які не підпадають під вплив підігрітих вод, що скидаються з електростанції, щільність поселення китайської беззубки відносно незначна – приблизно 4 особини на м² [20].

Отримані нами значення щільності й біомаси *S. woodiana* набагато менші, ніж описані для популяцій цих молюсків на території Польщі, що вказує на значне відхилення температурних умов півночі України від екологічного оптимуму цих тварин. Проте навіть за умов значного зимового похолодання беззубки здатні виживати, закопуючись у мул.

Вивчено вікову структуру угруповання *S. woodiana* за співвідношенням вікових груп – молодь (1–3 роки): середній вік (4–6 років): старша група (старші 7 років). У вибірці виявлено особини віком від 2-х до 7-ми років. Вікова структура включає представників усіх вікових груп (1,5 : 1 : 0,1). Найчисленіша вікова група – це молодь (2- і 3-річні моллюски). Їхня відносна кількість – 57,1 % населення дослідженого угруповання (рис. 2). Однорічні особини нами не виявлені. Подібна ситуація описана іншими дослідниками. Так, у рибних ставах Польщі найчисленнішою віковою групою були саме дворічні моллюски [20]. Особини середньої вікової групи (від 4-х до 6-ти років) становлять значно менший відсоток від загальної кількості збору (38,1 %). Кількість особин старшої групи найменша (4,8 %). Наявність значної частини особин молодого віку вказує на активне відтворення локальної популяції. Максимальна тривалість життя *S. woodiana*, як зазначають дослідники, може становити 10 [19] або навіть 12 років [14]. Проте у зборах зі ставу в с. Романівка (Бердичівський р-н, Житомирська обл.) моллюсків, старших 7 років, ми не виявили.

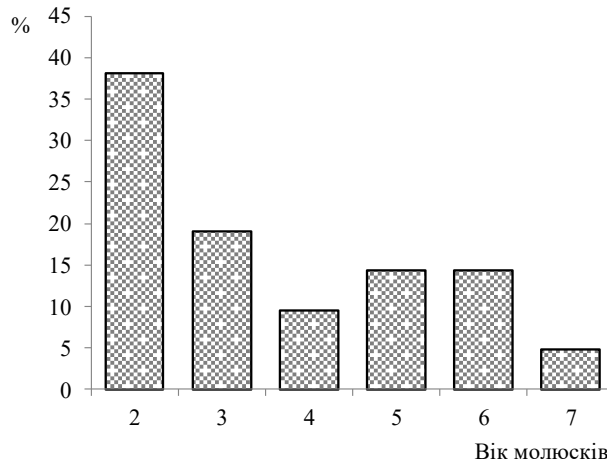


Рис. 2. Вікова структура популяції *S. woodiana* (відношення окремої вікової категорії до загальної кількості особин, %)

У статевій структурі дослідженої популяції самки кількісно переважали над самцями (1,3 : 1). Майже всі самки мали зяброву вагітність (91,7 %), тобто у розмноженні брали участь усі вікові групи синанодонт.

Під час паразитологічного дослідження *S. woodiana* виявлений гельмінт *A. conchicola*. Статевозрілі аспідогастри локалізувались як у перикардії (частота трапляння становить 14,3 %), так і в нирках (частота трапляння – 4,8 %). Екстенсивність інвазії моллюсків із дослідженої водойми становить 19 %, інтенсивність – 1,8 ос./ос., індекс рясності – 0,3 ос./ос.

Беззубка *S. woodiana* формує спільні малакоценози з двома іншими видами перлівницевих – з *Unio pictorum* L., 1758 і *Anodonta anatina* L., 1758. На момент дослідження щільність поселення *U. pictorum* становить 0,9 ос./м², а *A. anatina* – 0,5 ос./м². Проте значно раніше, до появи у ставі китайської беззубки, інших моллюсків родини *Unionidae* було більше: щільність поселення *U. pictorum* становила 2,1 ос./м², а *A. anatina* – 1,5 ос./м².

Для *S. woodiana* відмічена висока мінливість форми і кольору черепашки, незважаючи на стабільність умов існування у дослідженій водоймі. У різних особин черепашка може бути правильної еліптичної форми (38,1 % від загальної кількості особин), або овально-трикутної (28,6 %), або неправильно-ромбічної форми (33,3 %), з високим крилом. Лігамент довгий, міцний, трохи прикритий стулками черепашки. Черепашка велика, тонка, але

досить міцна (не розтріскується після висихання), опукла, іноді у середній частині стулок утворює роздуті ділянки. Верхівки плоскі, але широкі, не виступають над контуром стулки, розташовані найчастіше на 1/3 довжини черепашки, у молодих особин зміщені ближче до її середини. Верхівкова скульптура складається з 5–7 грубих хвилястих складок (рис. 1).

Поверхня черепашки концентрично покреслена, з чіткими лініями приросту, які широко розставлені, особливо у молодих особин. Забарвлення періостракуму досить мінливе, його загальний фон варіює від світлішого жовто-зеленого (47,6 % від загальної кількості досліджених особин) до темного оливково-бурого (52,4 %). Останні варіанти, як правило, мають частку сірого забарвлення у загальному фоні черепашки. У всіх особин більші або менші за площею ділянки періостракуму вздовж ліній приросту, особливо у нижній частині, забарвлені в рудий колір. Майже у всіх особин (95,2%) виявляються на черепашці вертикальні зелені промені. Перламутр внутрішнього боку стулок білувато-рожевий, іноді з жовто-коричневими плямами. Відбитки задніх м'язів-замикачів менш чіткі, ніж передніх, неглибокі.

Напевно, така широка морфологічна мінливість особин китайської беззубки є її видовою особливістю, а це дає представникам виду *S. woodiana* великі можливості пристосовуватися до різноманітних місць існування. У нашому випадку в забарвленні черепашки переважав темний загальний фон, що пов'язано з проживанням у дуже каламутній воді.

Температура води впливає на розміри черепашки *S. woodiana*. Так, згідно з даними інших дослідників, середня довжина останніх становить 160 мм, однак у найтепліших зонах озерної системи Конін реєстрували максимальну довжину – 241 мм. У зонах помірної температури води вона не перевищувала 125 мм [19]. Подібна ситуація спостерігається з розмірами моллюсків у ставі зі с. Романівка, де середнє значення довжини черепашки становить 132,4±6,9 мм (табл. 1).

Таблиця 1

Значення морфометричних ознак (мм) та індексів черепашок *S. woodiana*

Параметр	L	H	W	H/L	W/L	W/H
min–max	92,9–175	60,9–107,5	36,4–68,6	0,583–0,656	0,353–0,444	0,631
M±m	132,4±6,9	80,8±4,1	51±2,8	0,611±0,005	0,386±0,007	0,631±0,011

Примітки: L – довжина, H – висота, W – опуклість черепашки; H/L, W/L і W/H – морфометричні індекси черепашки як співвідношення вказаних вище показників

У досліджених особин відмічено ізометричний ріст, тобто пропорції тіла (зокрема, черепашки) не змінюються з віком моллюска (морфометричні індекси черепашки не мають кореляції з віком) (табл. 2). Китайські беззубки ростуть із більш-менш постійною швидкістю протягом усього життя. Так, збільшення у довжину за весь період становить 60,7 % (за кожен рік цього проміжку на 0,3–24,9 % порівняно з попереднім), у висоту – 55–64,3 % (за кожен рік до 6 років на 6,4–29,3 %), у ширину – 55,1 % (на 0,8–19,2 %). З шести років наростання черепашки в довжину, висоту і ширину сповільнюється: за період з 6-ти до 7-ми років зафіксоване незначне збільшення довжини на 3 % і висоти на 0,8 % (рис. 3). Зміни для ознаки опуклості черепашки за цей віковий період не спостерігаються. З літературних джерел відомо, що алометричний ріст у *Sinanodonta* не відмічений, а зміни пропорцій їхніх черепашок не пов'язані ані з віком, ані з умовами існування [8].

Знайдено лінійну кореляцію між довжиною і висотою, довжиною й опуклістю, висотою й опуклістю черепашки моллюсків, а також строгу позитивну кореляцію цих морфометричних ознак із віком (табл. 2). Значення коефіцієнта кореляції Пірсона r вищі для залежності довжини і висоти черепашки від віку ($r = 0,93$) і трохи менші для опуклості ($r = 0,91$).

Таблиця 2

Коефіцієнти кореляції r для морфометричних ознак та індексів черепашки *S. woodiana*

Параметр	L	H	W	H/L	W/L	W/H
Кореляція з віком	0,93	0,93	0,91	-0,19	0,08	0,18
H	0,99					
W	0,94	0,95				
H/L	-0,34	-0,21	-0,17			
W/L	-0,07	-0,01	0,27	0,46		
W/H	0,07	0,08	0,38	0,08	0,92	

Примітки: L – довжина, H – висота, W – опуклість черепашки; H/L, W/L і W/H – морфометричні індекси черепашки як співвідношення вказаних вище показників. Напівжирним шрифтом виділено статистично імовірну кореляцію

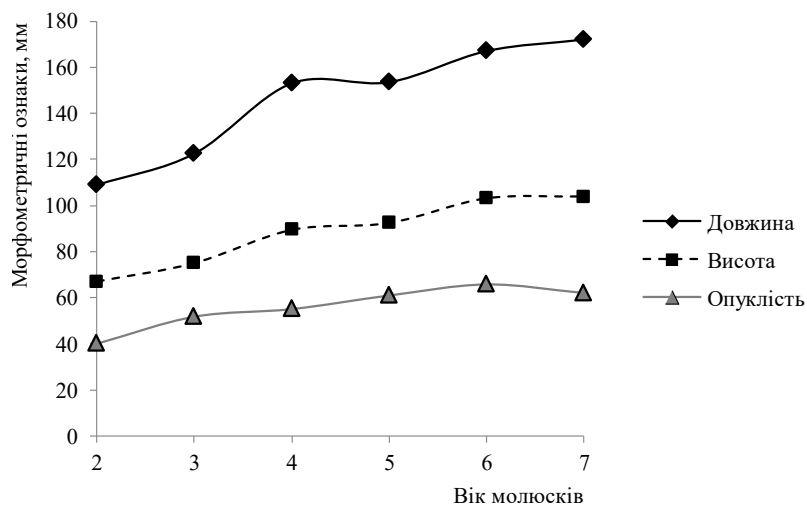


Рис. 3. Залежність середніх значень основних морфометричних ознак черепашки від віку моллюсків

Беззубки *S. woodiana* мають відносно високу й коротку черепашку (значення індексу H/L становить 0,61). За формою дорзовентрального перерізу черепашки (індекс W/L = 0,39) тварини мають досить опуклу черепашку. Висока черепашка формується у моллюсків зі стоячих водойм, тоді як у біотопах зі сильною течією особини мають більш витягнуту черепашку [2].

Морфометричним індексам властива низька варіабельність. Найменш мінливими є значення індексу H/L (CV становить 3 %), для індексів W/H та W/L визначено більші значення коефіцієнта варіації (CV – 6,9 і 7,8 % відповідно). Найбільш визначальним показником для розмежування видів вважається відношення опуклості стулок черепашки до інших параметрів (індекси W/L і W/H) [8].

Інтродуковані двостулкові моллюски реєструються дедалі частіше у водоймах Європи загалом і України зокрема. Для захисту різноманітності місцевої фауни особливо важливо реєструвати нові місця їхньої появи. Оскільки чужорідні види адаптуються до нових умов існування, вони можуть швидко збільшувати щільність і, як наслідок, загрожувати місцевим видам. Саме це ми спостерігали у дослідженій водоймі: після інтродукції китайської беззубки кількість місцевих видів перлівницевих скоротилась у 2,6 рази (до появи вселенця щільність поселення видів *U. pictorum* і *A. anatina* становила 3,6 ос./м², а на момент дослідження, після 12-річного освоєння водойми синанодонтами, щільність поселення місцевих перлівниць зменшилась до 1,4 ос./м²).

Термофільний вид *S. woodiana* у Європі поширений у країнах із м'яким кліматом, переважно в басейні Дунаю, а в більш північній Польщі він трапляється у водоймах-охолоджувачах теплових електростанцій Конінської системи озер і каналів, досягаючи там найбільшої чисельності (до 60 ос./м²) і біомаси (до 20 кг/м²) саме в ділянках, що найінтенсивніше підігріваються. У більш холодних зонах ці показники сягають лише 6–12 ос./м² і 1–2 кг/м² відповідно [17]. Нами китайську беззубку виявлено на півночі України, що вказує на значну екологічну пластичність виду та здатність дорослих молюсків і їхніх личинок пристосовуватися до широкого діапазону умов середовища, виживати і поширюватися за досить низьких температур. Так, репродуктивне відтворення *S. woodiana* не сильно обмежується температурним режимом, тому що зрілі глохидії формуються за умови підтримання температури навколишнього середовища в межах 15–27 °С протягом шести місяців [13].

Отже, імовірно, низька температура води не є абсолютною перешкодою для поширення китайської беззубки, а термальне забруднення водойм, що постійно зростає, антропогенне глобальне потепління і наявність ефективних механізмів реагування інвазивних популяцій на нові умови сприяє розширенню ареалу *S. woodiana*. Зокрема, дослідження [11] показали, що *S. woodiana* має специфічні біохімічні механізми адаптації (активність ферменту холінестерази ChE [5]), які, напевно, дають видові змогу переносити безліч відхилень у навколишньому середовищі. Інвазивний вид показав значно більшу (щонайменше на один порядок) активність ChE, ніж ендемічні види (*Anodonta sp.*). Більше того, тільки інвазивний вид *S. woodiana* має активність ChE у зябровій тканині. Висока каталітична ефективність може наділити інвазивний вид конкурентною перевагою порівняно з автохтонними видами, зокрема, вища активність ChE у гонадах може сприяти розвитку глохидіїв у більш широкому діапазоні умов навколишнього середовища. Так, якщо інші дослідники знаходили глохидії в півзябрах молюсків із довжиною черепашки 15–19 см [7], то ми виявили личинок у особин завдовжки 9,3–17,5 см. Тобто навіть за умов повільного темпу росту у водоймі з природним температурним режимом вони здатні до розмноження у 2-річному віці в липні–серпні. Крім того, специфічність молюсків до певних видів риб низька, тобто глохидії здатні уражати аборигенні види риб із європейських водойм і успішно завершувати метаморфоз [13]. Серед імовірних хазяїв для личинок китайської беззубки у ставі зі с. Романівка є види родини Коропові (представник місцевої фауни – плітка звичайна *Rutilus rutilus* L., 1758, а також види, мальків яких заселяли раніше з місцевих рибних господарств, – короп звичайний *Cyprinus carpio* L., 1758, карась сріблястий *Carassius gibelio* Bloch, 1782, товстолобик білий *H. molitrix*, амур білий *C. idella*).

Наша знахідка підтверджує, що популяція *S. woodiana* життєздатна в умовах водойми Північної України. Високий відсоток самок із зябровою вагітністю свідчить про те, що розвиток личинок молюсків у нових умовах відбувається близько до норми: глохидії розвиваються в півзябрах молюсків до стадії зрілості, здатні без перешкод прикріпитися до риби, закінчити після цього метаморфоз і перетворитись на ювенільну особину. Наявність значної частини особин молодого віку у віковій структурі популяції та переважання самок над самцями вказує на активне відтворення локальної популяції.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Биологические методы исследования качества воды в Финляндии / под ред. М. Руупа, П. Хейнонен. EDITA, Хельсинки, 2006. 111 с.
2. Богатов В. В. Беззубки рода *Sinanodonta* (*Bivalvia*, *Anodontinae*) бассейна Амура и Приморья // Зоолог. журнал. 2007. Т. 86. № 2. С. 147–153.

3. Жадин В. И. Моллюски семейства Unionidae. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 167 с.
4. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
5. Ковалев Н. Н. Холинэстеразы – биохимические механизмы адаптации гидробионтов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток: Дальневосточ. гос. ун-т, 2003. 48 с.
6. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под общ. ред. С.Я. Цалолыхина. Моллюски, Полихеты, Немертины. Т. 6. СПб.: Наука, 2004. 525 с.
7. Саенко Е. М., Сорока М. Морфология глохидиев беззубок *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia: Unionidae) из Польши // Бюлл. Дальневосточ. малакологич. об-ва. 2013. Вып. 17. С. 214–223.
8. Саенко Е. М., Холин С. К., Балан И. В. Оценка морфологической изменчивости раковин *Sinanodonta* (Bivalvia, Unionidae, Anodontinae) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2014. Вып. 6. С. 594–599.
9. Стадниченко А. П. Фауна України. Перлівницеві. Кулькові. К.: Наук. думка, 1984. Т. 29. 384 с.
10. Cappelletti C., Cianfanelli S., Beltrami M. E., Ciutti F. *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionidae): a new non-indigenous species in Lake Garda (Italy) // Aquat. Invasions. 2009. Vol. 4. P. 685–688.
11. Corsi I., Pastore A. M., Lodde A. et al. Potential role of cholinesterases in the invasive capacity of the freshwater bivalve, *Anodonta woodiana* (Bivalvia: Unionacea): a comparative study with the indigenous species of the genus, *Anodonta sp.* // Comp Biochem Phys. Part C. 2007. 145. P. 413–419.
12. Domagała J., Łabęcka A.M., Migdalska B., Pilecka-Rapacz M. Colonization of the channels of Międzyodrze (North-Western Poland) by *Sinanodonta woodiana* (LEA, 1834) (Bivalvia, Unionidae) // Pol. J. Nat. Sci. 2007. Vol. 22. P. 679–690.
13. Douda K., Vrtilek M., Slavik O., Reichard M. The role of host specificity in explaining the invasion success of the freshwater mussel *Anodonta woodiana* in Europe // Biological Invasions. 2012. Vol. 14. P. 127–137. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9989-7>
14. Dudgeon D., Morton B. The population dynamics and sexual strategy of *Anodonta woodiana* (Bivalvia, Unionacea) in Plover Cove Reservoir, Hong Kong // J. Zool. 1983. Vol. 201. P. 161–183.
15. Glöer P., Meier-Brook C. Süßwassermollusken. Hamburg: DJN, 1998. 136 s.
16. Holland-Bartels L. E. Physical factors and their influence on the mussel fauna of a main channel border habitat of the upper Mississippi River // J. N. Am. Benthol. Soc. 1990. Vol. 9. P. 327–335.
17. Kraszewski A. Unionidae systemu podgrzanych jezior konińskich // XXI Krajowe Seminarium Malakologiczne (Torun-Ciechocinek, 6–8 kwietnia 2005). P. 23–24.
18. Kraszewski A., Zdanowski B. The distribution and abundance of the Chinese mussel *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) in the heated Konin lakes // Arch. Pol. Fish. 2001. Vol. 9. P. 253–265.
19. Kraszewski A., Zdanowski B. *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Mollusca) – a new mussel species in Poland: occurrence and habitat preferences in the heated lake system // Pol. J. Eco. 2007. Vol. 55 (2). P. 337–356.
20. Spyra A., Strzelec M., Lewin I. et al. Characteristics of *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) Populations in Fish Ponds (Upper Silesia, Southern Poland) in Relation to Environmental Factors // Internat. Rev. Hydrobiol. 2012. Vol. 97, N 1. P. 12–25. <https://doi.org/10.1002/iroh.201111425>.
21. Steel E. A., Neuhauser S. A comparison of methods for measuring water clarity // J. N. Am. Benthol. Soc. 2002. Vol. 21. P. 326–335.

22. *Urbańska M., Mizera T.* Szczeżuja chińska *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1832) – jak ją rozpoznać? // *Przegl. Przyr.* 2009. Vol. 20. P. 51–58.
23. *Von Proschwitz T.* The Chinese giant mussel *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia, Unionidae): an unwelcome addition to the Swedish fauna. // *Basteria*. 2008. Vol. 72. P. 307–311.
24. *Watters T.* A synthesis and review of the expanding range of the Asian freshwater mussel *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionidae) // *Veliger*. 1997. Vol. 40. P. 152–156.
25. *Yurishinets V. I., Korniuschin A. V.* The new species in the fauna of Ukraine *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia, Unionidae), its diagnostics and possible ways of introduction // *Vestnik Zoologii*. 2001. Vol. 35 (1). P. 79–84 (In Russian).

Стаття: надійшла до редакції 07.06.18

доопрацьована 23.07.18

прийнята до друку 02.10.18

INTRODUCTION OF *SINANODONTA WOODIANA* (BIVALVIA, UNIONIDAE) IN THE HNYLOP'YAT RIVER BASIN (ZHYTOMYR OBLAST, NORTHERN UKRAINE)

T. Yermoshyna, O. Pavluchenko

*Zhytomir State University named after I. Franko
40, V. Berdychivska St., Zhytomir 10008, Ukraine
e-mail: pavluchenkolessia@gmail.com*

The bivalve mollusc *Sinanodonta woodiana* Lea, 1834 is a species that quickly colonizes new territories. The article presents the results of research of the morphology and ecology of the Chinese pond mussel *S. woodiana* from a new invasive species location – a pond in the Hnylop'yat river basin (northern Ukraine). The biomass, density, age and sex structure of the population of these animals were analyzed. The biomass of molluscs is 133,5 g/m², the density is 0,5 ind./m². Such a relatively low density and biomass of bivalves within the study zone can be explained by severe winter conditions in northern Ukraine, but the considerable ecological plasticity of the species *S. woodiana* allows it to survive and spread even under fairly low temperatures. The age structure is formed by juveniles (the number of 2–3 year old molluscs is 57.1 %), individuals of middle age (4–6 years old – 38.1 %) and individuals of the senior group (4.8 %). In the sex structure of the investigated group, females were quantitatively superior to males (1,3 : 1). The presence of a significant proportion of young individuals and the predominance of females over males indicate an active reproduction of the local population. The data on morphometry of the shells of Chinese pond mussels, biotopical preferences of investigated population, the results of parasitological investigation of these mollusks are given. The high level of morphological variability of the shells of *S. woodiana*, in particular their shape and color, is presented. The average length of the shell is 132.4±6.9 mm. Morphometric indexes are characterized by low variability. The least variable is the value of the index H/L (the average value is 0,611±0,005, CV=3 %). The extent of invasion *Aspidogaster conchicola* Baer, 1827 is 19 %, the intensity of the invasion – 1.8 ind./ind. Helminths are localized both in pericardium (incidence rate is 14.3 %) and in the nephridia (incidence rate – 4.8 %). Consequently, the low water temperature is not an absolute limitation for the spread of the Chinese pond mussels, and the constantly growing thermal pollution of the reservoirs, anthropogenic global warming and the presence of effective mechanisms for the response of invasive populations to the new conditions contribute to the expansion of the *S. woodiana* areal.

Keywords: Sinanodonta woodiana, morphometry, ecology, introduction, Ukraine

ВИДОВИЙ СКЛАД І ПОШИРЕННЯ ГОЛИХ АМЕБ (TUBULINEA, DISCOSEA, HETEROLOBOSEA) У ВОДОЙМАХ ЛЬВІВСЬКОЇ ОБЛАСТІ

М. Пацюк

Житомирський державний університет імені Івана Франка
вул. Пушкінська, 42, Житомир 10008, Україна
e-mail: kostivna@ukr.net

У результаті проведеного дослідження у водоймах Львівської області ідентифіковано 21 вид голих амеб, які належать до 3 класів, 12 родин і 13 родів. Це види: *Deuteramoeba mycophaga* (Pussard, Alabouvette, Lemaitre & Pons, 1980) Page, 1988, *Saccamoeba stagnicola* Page, 1974, *Saccamoeba limax* (Dujardin, 1841) Page, 1974, *Saccamoeba limna* Bovee, 1972, *Hartmannella cantabrigiensis* Page, 1974, *Echinamoeba exundans* Page, 1975, *Rhizamoeba flabellate* Goodey, 1914, *Vexillifera* sp., *Korotnevela* sp., *Vannella lata* Page, 1988, *Vannella cirrifera* (Frenzel, 1892) Page, 1988, *Cochliopodium* sp., *Mayorella cantabrigiensis* Page, 1983, *Mayorella bigemma* Schaeffer, 1926, *Mayorella leidyi* Bovee, 1970, *Mayorella* sp. (1), *Thecamoeba striata* (Penard, 1890) Schaeffer, 1926, *Thecamoeba quadrilineata* (Carter, 1856) Lepsí, 1960, *Vahlkampfia* sp. (1), *Acanthamoeba* sp. (1), *Acanthamoeba* sp. (2). Виявлено, що видовий склад голих амеб Львівської області найбільш подібний зі складом Житомирської області (55 %), найменш подібний – зі складом Сумської області (36 %). За результатами кластерного аналізу фауністичні комплекси амеб України об'єднуються у два кластери: в одному з них опинилися комплекси Київської, Львівської, Житомирської та Рівненської областей, а в другому – комплекси Сумської області. Активна реакція водного середовища, концентрація розчинених у воді кисню й органічних речовин по-різному впливають на поширення амеб у водоймах Львівської області. Виділено 6 екологічних груп найпростіших: еврионні, стеноіонні, евріоксидні, стенооксидні, ті, що відмічені при вузькому діапазоні значень перманганатної окислюваності й ті, що відмічені при широкому діапазоні значень. Новими для фауни України виявилися амеби *S. limna*, *R. flabellate*, *E. exundans*, *V. cirrifera*, *Acanthamoeba* sp. (2).

Ми виявили дві амеби роду *Acanthamoeba* Volkonsky, 1931, які чітко відрізняються одна від одної за морфологічними ознаками (*Acanthamoeba* sp. (1) і *Acanthamoeba* sp. (2)). Однак для остаточної видової ідентифікації амеб роду *Acanthamoeba* проводять додаткові дослідження із залученням даних про оптимальні умови культивування, вірулентності й результатів аналізу ферментів.

Ключові слова: голі амеби, таксономія, абіотичні чинники, Львівська область

Голі амеби – протисти, які є одним із компонентів мікрофауни прісних і морських водойм та нанофауни ґрунтів. Вони займають важливе місце у ланцюгах живлення і є хорошими індикаторами водних та ґрунтових умов. Як і більшість найпростіших, амеби – космополіти, однак достатньо швидко реагують на щонайменші впливи оточуючого середовища. Щоб оцінити їхню роль у водоймах, необхідно насамперед з'ясувати видовий склад і особливості поширення амеб.

На території України населення голих амеб майже не досліджене. Є невелика кількість праць, у яких наведено списки видів, морфологічний опис і особливості поширення амеб [1–4, 10–13]. Спеціальні дослідження були проведені у межах Українського Полісся впродовж 2009–2018 рр. Тому будь-яка інформація про населення голих амеб, отриманих із водойм України, є актуальною.

Метою роботи є встановлення видового складу голих амеб у водоймах Львівської області, а також вивчення їхніх екологічних особливостей.

Матеріал і методи

Натурні дослідження проводили протягом 2017–2018 рр. у водоймах різних типів (річки, заплавні водойми, болота, канали) Львівської області. Для вивчення видового складу голих амеб здійснено 2 експедиції територією Львівської області. Всього за період дослідження проаналізовано 120 проб у 25 пунктах збору (рис. 1). Було досліджено за допомогою сучасних методів світлової мікроскопії, зокрема, диференційно-інтерференційного контрасту, близько 480 особин голих амеб і отримано 100 мікрофотографій.

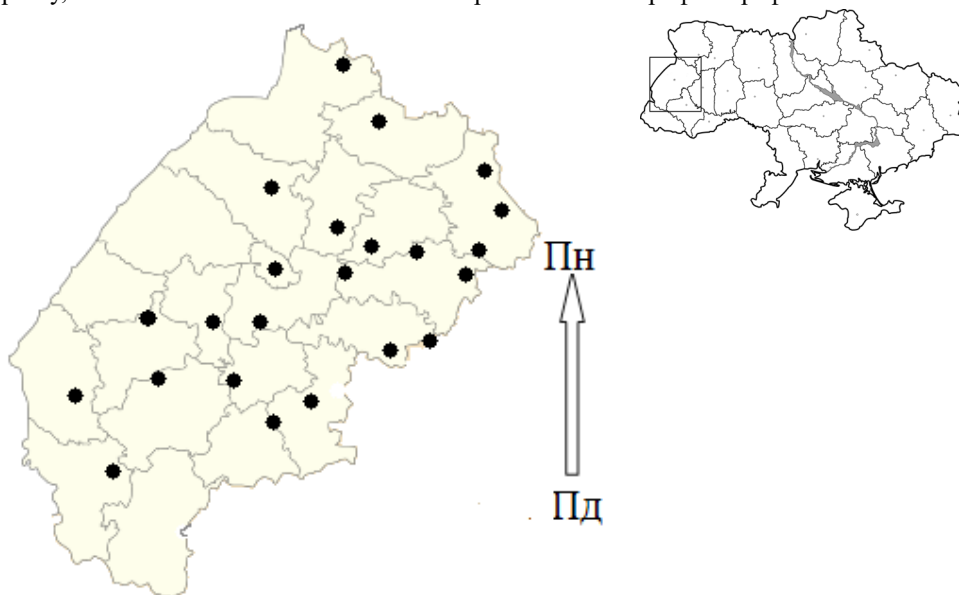


Рис. 1. Пункти збору матеріалу (Львівська область, Україна)

Проби (воду та скаламучені донні відклади) відбирали вручну в скляні посудини ємністю до 500 мл і доставляли до лабораторії. Проби відбирали за розробленою методикою О. В. Смирнова [5]. Амеб виділяли із проб, у які входили верхній шар донного ґрунту і невелика кількість придонної води. Культивування амеб проводили в чашках Петрі діаметром 100 мм на непоживному агарі (non-nutrient agar) за методикою Ф. Пейджа [8–9]. Амеб підтримували у культурах за температури 20 °С. Спостереження за найпростішими та виготовлення мікрофотографій проводили за допомогою світлового мікроскопа Axio Imager M1 (Центр колективного користування науковими приладами «Animalia» Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена) із застосуванням диференційного інтерференційного контрасту, відсаджуючи живі клітини у краплі води на предметні скельця.

Ідентифікацію амеб здійснювали у 2 етапи – спочатку проводили визначення їхнього морфотипу за допомогою спеціальних праць [14, 17, 18], після цього (якщо дозволяли дані) використовували таксономічний визначник Ф. Пейджа [8, 9], як і більш пізні публікації зі систематики голих амеб О.В. Смирнова та співавторів [14–18].

Під час відбору проб визначали основні фізико-хімічні показники досліджуваних водойм – температуру, активну реакцію водного середовища, вміст розчиненого у воді кисню й органічних речовин (за перманганатною окислюваністю) [6].

Для порівняння фауністичних списків використано індекс Чекановського-Сьєренсена, побудову дендрограми та визначення її стабільності за допомогою Bootstrap-аналізу проводили з використанням програми PAST 1.18 [7].

Результати і їхнє обговорення

Усього в регіоні дослідження ми ідентифікували 21 вид голих амеб, які за сучасною системою [18] належать до 3 класів, 12 родин і 13 родів.

Клас *Tubulinea* Smirnov et al., 2005

Ряд Tubulinida Smirnov et al., 2005

Родина Amoebidae Ehrenberg, 1838

Рід *Deuteramoeba* Page, 1987

Deuteramoeba mycophaga (Pussard, Alabouvette, Lemaitre & Pons, 1980) Page, 1988

Родина Hartmannellidae (Volkonsky, 1931) Page, 1974

Рід *Saccamoeba* Frenzel, 1892

Saccamoeba stagnicola Page, 1974

Saccamoeba limax (Dujardin, 1841) Page, 1974

Saccamoeba limna Bovee, 1972

Рід *Hartmannella* Page, 1974

Hartmannella cantabrigiensis Page, 1974

Ряд Leptomyxida (Pussard & Pons, 1976) Page, 1987

Родина Leptomyxidae (Pussard & Pons, 1976) Page, 1987

Рід *Rhizamoeba* Page, 1972

Rhizamoeba flabellate Goodey, 1914

Ряд Echinamoebida Cavalier-Smith, 2004

Родина Echinamoebidae Page, 1975

Рід *Echinamoeba* Page, 1975

Echinamoeba exundans Page, 1975

Клас *Discosea* Cavalier-Smith et al., 2004

Підклас Flabellinia Smirnov et al., 2005

Ряд Dactylopodida Smirnov et al., 2005

Родина Paramoebidae Poche, 1913

Рід *Korotnevella* Page, 1981

Korotnevella sp.

Родина Vexilliferidae Page, 1987

Рід *Vexillifera* Schaeffer, 1926

Vexillifera sp.

Ряд Vannellida Smirnov et al., 2005

Родина Vannellidae Bovee, 1979

Рід *Vannella* Bovee, 1965

Vannella lata Page, 1988

Vannella cirrifera (Frenzel, 1892) Page, 1988

Ряд Himatismenida Page, 1987

Родина Cochliopodiidae De Saedeleer, 1934

Рід *Cochliopodium* Hertwig & Lesser, 1874

Cochliopodium sp.

Підклас Longamoebia Smirnov, Nasonova, Chao et Cavalier-Smith, 2011

Ряд Dermamoebida Cavalier-Smith, 2004

Родина Mayorellidae Schaeffer, 1926

Рід *Mayorella* Schaeffer, 1926

Mayorella cantabrigiensis Page, 1983

Mayorella bigemma Schaeffer, 1926

Mayorella leidy Bovee, 1970

Mayorella sp. (1)

Ряд Thecamoebida Smirnov, Nasonova, Chao et Cavalier-Smith, 2011

Родина Thecamoebidae Schaeffer, 1926

Рід *Thecamoeba* Fromentel, 1874

Thecamoeba striata (Penard, 1890) Schaeffer, 1926

Thecamoeba quadrilineata (Carter, 1856) Leps, 1960

Ряд Centramoebida Rogerson and Patterson, 2002

Родина Acanthamoebidae Sawyer and Griffin, 1975

Рід *Acanthamoeba* Volkonsky, 1931

Acanthamoeba sp. (1)

Acanthamoeba sp. (2)

Клас Heterolobosea Page et Blanton, 1985

Родина Vahlkampfiidae Jollos, 1917

Рід *Vahlkampfia* Chatton & Lalung-Bonnaire, 1912

Vahlkampfia sp. (1)

Найбільша кількість видів голих амеб у Львівській області відмічена для групи Discosea (13 видів), найменша – для групи Heterolobosea (1 вид), Tubulinea – налічує 7 видів амеб.

Голі амеби у водоймах України вивчені нерівномірно, тому для порівняння фауністичних списків голих амеб ми вибрали такі області України, де проводилися цілеспрямовані дослідження цих протистів [1–4, 10–11].

Найбільш подібними за видовим складом голих амеб є фауни Житомирської і Рівненської, Житомирської і Львівської та Київської і Львівської областей. Індекс фауністичної подібності Чекановського-Сьєренсена становить відповідно 0,64, 0,55 та 0,50. Найменш подібна фауна амеб Київської та Сумської областей (0,25). Приблизно однакові видові склади голих амеб між Житомирською і Київською, Рівненською і Львівською, Рівненською і Сумською, Житомирською і Сумською областями (табл. 1).

За індексом Чекановського-Сьєренсена списки амеб Київської, Львівської, Житомирської та Рівненської областей потрапляють у спільний кластер, що підтверджують результати Bootstrap – аналізу (вірогідність існування цього кластеру становить 47 %). Це, на наш погляд, пов'язане з тим, що в цих регіонах дослідження водойми вивчені приблизно однаково і досить подібні екологічні умови. В окремий кластер потрапляє комплекс амеб Сумської області (вірогідність існування даного кластеру за результатами Bootstrap – аналізу становить 100 %) (рис. 2). Такий розподіл, у першу чергу, обумовлений гідрофізичними, гідрохімічними і трофічними чинниками середовища [1].

Як видно з табл. 2, для усіх регіонів дослідження характерні такі види амеб: *Vexillifera* sp., *V. lata*, *Vahlkampfia* sp. (1), що становить 6,6 % від усього видового списку амеб. Для водойм Львівської області характерні лише *S. limna*, *R. flabellata*, *E. exundans*, *V. cirrifera*, *Acanthamoeba* sp. (2), що становить 11 % від усього видового списку ідентифікованих видів. Крім того, зазначені види виявилися новими для фауни України. Біля 55,5 % видів амеб (табл. 2) відмічені у двох і більше регіонах дослідження, а 37,7 % амеб знайдені лише у водоймах певного регіону, що може бути пов'язано з їхньою рідкісністю і нечисленністю.

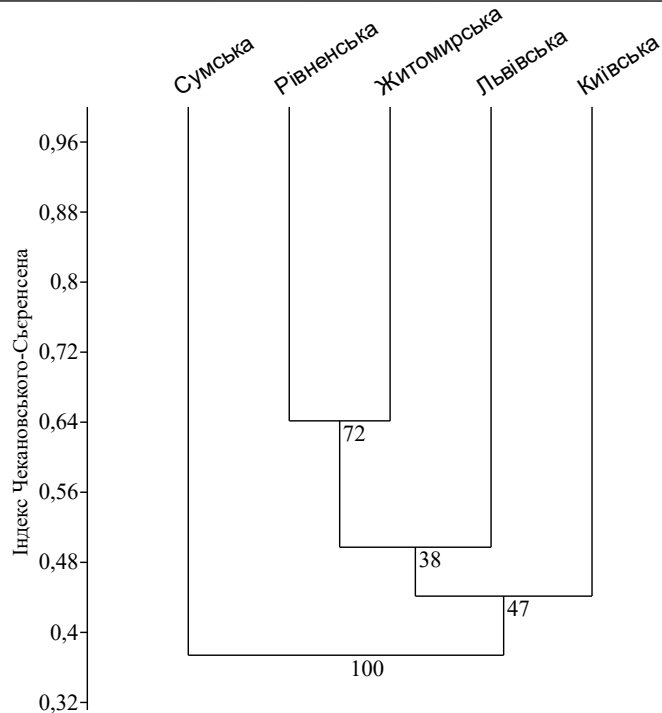


Рис. 2. Дендрограма подібності видового складу амеб різних областей України за індексом Чекановського-Сьренсена (цифри у вузлах дендрограми – вірогідність у відсотках даних кластерів за результатами Bootstrap – аналізу при 1000 перестановок)

На особливості поширення голих амеб впливають такі чинники водного середовища як температура, вміст розчинених у воді кисню й органічних речовин [2–4, 10–11]. У даній роботі наведено результати досліджень відношення видів амеб до абіотичних факторів середовища. Слід зазначити, що сучасні методи не дають змоги отримати дані про чисельність амеб, тому ми оцінювали тільки діапазони значень тих або інших чинників середовища, при яких відмічались певні види амеб. Оскільки збір матеріалу проводили переважно у теплий період року, то більшість видів було знайдено при подібному діапазоні температури води (табл. 3).

Три види голих амеб (*H. cantabrigiensis*, *V. lata*, *Vahlkampfia* sp. (1)) були знайдені у всьому діапазоні значень рН від 5,5 до 7,2, що становить 14,3 % від загальної кількості видів. Ці види можна вважати еврионними. Усі інші види (*D. mycophaga*, *S. stagnicola*, *S. limax*, *S. limna*, *R. flabellata*, *E. exundans*, *Korotnevella* sp., *Vexillifera* sp., *V. cirrifera*, *Cochliopodium* sp., *M. cantabrigiensis*, *M. bigemma*, *M. leidyi*, *Mayorella* sp. (1), *T. striata*, *T. quadrilineata*, *Acanthamoeba* sp. (1), *Acanthamoeba* sp. (2)) трапляються за значень рН, які є вищими ніж 6,4, і вони утворюють групу стеноіонних (табл. 3).

Щодо концентрації розчиненого у воді кисню, то *S. stagnicola*, *S. limax*, *H. cantabrigiensis*, *R. flabellata*, *Vexillifera* sp., *Cochliopodium* sp., *M. cantabrigiensis* зафіксовані нами за вмісту кисню у воді не вище ніж 12,44 мг/л і становлять групу стенооксидних. Усі інші види амеб: *D. mycophaga*, *S. limna*, *E. exundans*, *Korotnevella* sp., *V. lata*, *V. cirrifera*, *M. bigemma*, *M. leidyi*, *Mayorella* sp. (1), *T. striata*, *T. quadrilineata*, *Acanthamoeba* sp. (1), *Acanthamoeba* sp. (2), *Vahlkampfia* sp. (1) можна вважати евриоксидними видами.

Протисти *D. mycophaga*, *S. limna*, *R. flabellata*, *E. exundans*, *M. bigemma* ми знайшли у воді зі значеннями перманганатної окислюваності води не вище ніж 18,35 мг О₂/л; *Vexillifera* sp., *V. lata*, *M. cantabrigiensis*, *Cochliopodium* sp., *T. striata*, *Acanthamoeba* sp. (1), *Acanthamoeba* sp. (2) витримують значний вміст у воді органічних речовин (від 3,03 до 44,82 мг О₂/л) (табл. 3).

Таблиця 1

Значення індексу фауністичної подібності Чекановського-Сьєренсена між різними областями України за складом голих амеб

Область	Житомирська	Київська	Рівненська	Львівська	Сумська
Житомирська	1	0,44	0,64	0,55	0,44
Київська		1	0,50	0,42	0,25
Рівненська			1	0,44	0,44
Львівська				1	0,36
Сумська					1

Таблиця 2

Поширення голих амеб у різних областях України («+» – вид є, «-» – виду немає)

№ п/п	Таксон	Області України				
		Житомирська	Київська	Рівненська	Львівська	Сумська
1	2	3	4	5	6	7
1.	<i>Deuteramoeba mycophaga</i> (Pussard, Alabouvette, Lemaitre & Pons, 1980) Page, 1988	+	-	-	+	-
2.	<i>Saccamoeba stagnicola</i> Page, 1974	+	+	-	+	-
3.	<i>Saccamoeba limax</i> (Dujardin, 1841) Page, 1974	+	-	-	+	-
4.	<i>Saccamoeba lucens</i> Frenzel, 1892	+	+	-	-	-
5.	<i>Saccamoeba limna</i> Bovee, 1972	-	-	-	+	-
6.	<i>Saccamoeba</i> sp. (1)	+	-	-	-	+
7.	<i>Saccamoeba</i> sp. (3)	+	-	-	-	-
8.	<i>Hartmannella cantabrigiensis</i> Page, 1974	+	-	-	+	-
9.	<i>Rhizamoeba flabellate</i> Goodey, 1914	-	-	-	+	-
10.	<i>Rhizamoeba</i> sp.	+	-	-	-	-
11.	<i>Echinamoeba exundans</i> Page, 1975	-	-	-	+	-
12.	<i>Korotnevella stella</i> (Schaeffer, 1926) Goodkov, 1988	+	-	+	+	-
13.	<i>Korotnevella diskophora</i> Smirnov, 1999	+	-	+	-	-
14.	<i>Korotnevella</i> sp.	+	-	-	-	-
15.	<i>Vexillifera</i> sp.	+	+	+	+	+
16.	<i>Vannella lata</i> Page, 1988	-	+	+	+	+
17.	<i>Vannella cirrifera</i> (Frenzel, 1892) Page, 1988	+	-	-	+	-
18.	<i>Vannella</i> sp.	+	-	+	-	-
19.	<i>Ripella</i> sp.	+	+	+	-	-
20.	<i>Cochliopodium</i> sp.	+	-	+	+	+
21.	<i>Pellita digitata</i> Smirnov and Kudryavtsev, 2005	-	-	-	-	+
22.	<i>Mayorella cantabrigiensis</i> Page, 1983	+	+	+	+	-
23.	<i>Mayorella vespertilioides</i> Page, 1983	+	-	+	-	+
24.	<i>Mayorella bigemma</i> Schaeffer, 1926	+	-	+	+	-
25.	<i>Mayorella oblonga</i> Bovee, 1970	-	+	-	-	-
26.	<i>Mayorella leidy</i> Bovee, 1970	-	+	-	+	-
27.	<i>Mayorella</i> sp. (1)	+	-	+	+	+
28.	<i>Mayorella</i> sp. (2)	-	-	+	-	-
29.	<i>Mayorella</i> sp. (3)	+	-	-	-	-
30.	<i>Paradermamoeba valamo</i> Smirnov & Goodkov, 1993	+	-	-	-	-
31.	<i>Paradermamoeba levis</i> Smirnov & Goodkov, 1994	+	-	-	-	-
32.	<i>Thecamoeba striata</i> (Penard, 1890) Schaeffer, 1926	+	+	+	+	-
33.	<i>Thecamoeba quadrilineata</i> (Carter, 1856) Lepsi, 1960	+	-	-	+	-
34.	<i>Thecamoeba sphaeronucleolus</i> (Greef, 1891) Schaeffer, 1926	-	-	-	-	+
35.	<i>Thecamoeba verrucosa</i> (Ehrenberg, 1838) Schaeffer, 1926	-	+	+	-	-

1	2	3	4	5	6	7
36.	<i>Thecamoeba terricola</i> (Greef, 1866) Lepsí, 1960	–	–	+	–	–
37.	<i>Thecamoeba</i> sp.	+	–	–	–	+
38.	<i>Stenamoeba stenopodia</i> (Page, 1969) Smirnov et al., 2007	+	–	+	–	+
39.	<i>Stenamoeba</i> sp.	+	–	–	–	–
40.	<i>Acanthamoeba</i> sp. (1)	+	–	–	+	+
41.	<i>Acanthamoeba</i> sp. (2)	–	–	–	+	–
42.	<i>Flamella</i> sp.	+	–	+	–	–
43.	<i>Vahlkampfia</i> sp. (1)	+	+	+	+	+
44.	<i>Vahlkampfia</i> sp. (2)	+	+	+	–	–
45.	<i>Willaertia</i> sp.	+	–	+	–	–
Всього		33	12	20	21	12

Таблиця 3

Гідрофізична і гідрохімічна характеристика біотопів голих амеб досліджуваних водойм

№ з/п	Таксон	Температура, °С		рН		Вміст розчиненого у воді кисню, мг/л		Вміст розчинених у воді органічних речовин, мг О ₂ /л	
		min	max	min	max	min	max	min	max
1.	<i>D. mycophaga</i>	15	22	6,8	7,0	5,08	16,42	4,13	18,35
2.	<i>S. stagnicola</i>	15	22	7,0	7,2	5,08	12,44	3,03	30,48
3.	<i>S. limax</i>	15	22	7,0	7,2	8,35	12,44	4,13	20,25
4.	<i>S. limna</i>	15	17	6,8	7,0	5,08	16,42	4,13	18,35
5.	<i>H. cantabrigiensis</i>	15	22	5,5	7,2	8,35	12,44	4,13	20,25
6.	<i>R. flabellata</i>	15	20	6,6	7,0	6,35	12,44	4,13	18,35
7.	<i>E. exundans</i>	18	22	6,4	7,2	5,20	20,44	3,03	18,35
8.	<i>Korotnevella</i> sp.	15	17	6,6	7,2	5,20	20,44	5,24	42,83
9.	<i>Vexillifera</i> sp.	15	22	6,6	7,0	4,25	12,44	3,03	44,82
10.	<i>V. lata</i>	15	22	5,5	7,2	4,25	28,84	3,24	44,82
11.	<i>V. cirrifera</i>	15	16	6,8	7,2	4,25	18,02	3,03	28,48
12.	<i>Cochliopodium</i> sp.	15	22	6,6	7,0	4,25	12,44	3,24	44,82
13.	<i>M. cantabrigiensis</i>	15	22	6,6	7,0	4,38	12,44	3,03	44,82
14.	<i>M. bigemma</i>	15	16	6,6	7,0	4,38	18,02	3,03	18,35
15.	<i>M. leidyi</i>	20	22	6,8	7,2	4,38	18,02	3,03	30,01
16.	<i>Mayorella</i> sp. (1)	20	22	6,8	7,0	4,38	18,02	3,03	30,01
17.	<i>T. striata</i>	20	22	6,8	7,2	4,38	28,84	3,03	44,82
18.	<i>T. quadrilineata</i>	20	22	6,6	7,0	4,38	18,02	3,03	28,48
19.	<i>Acanthamoeba</i> sp. (1)	15	22	6,8	7,2	4,25	28,4	3,03	44,82
20.	<i>Acanthamoeba</i> sp. (2)	15	22	6,8	7,2	4,25	28,4	3,03	44,82
21.	<i>Vahlkampfia</i> sp. (1)	15	22	5,5	7,2	4,25	28,84	3,24	34,80

Отже, фауна досліджуваних водойм Львівської області налічує 21 вид голих амеб, що належать до 3 класів, 12 родин і 13 родів. За індексом фауністичної подібності Чекановського-Сьєренсена видовий склад амеб водойм Львівської області найбільш подібний із таким Житомирської області. Досліджуваними чинниками, що впливали на поширення голих амеб у водоймах Львівської області, є рН, концентрація розчиненого у воді кисню та вміст розчинених органічних речовин. Виділено такі екологічні групи голих амеб: евріонні (14,3 %), стеноіонні (85,7 %); стенооксидні (33,3 %), евріоксидні (66,6 %); 23,8 % видів відмічені за вузького діапазону значень перманганатної окислюваності, а 33,3 % – за широкого. Перспективним у подальшому залишається вивчення голих амеб фауни водойм інших регіонів України, що дають змогу суттєво розширити уявлення про різноманіття цієї групи протистів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Верніцький В. Ю., Пацюк М. К. Нові знахідки голих амеб у водоймах Сумської області // Біологічні дослідження-2017: зб. наук. пр. Житомир: ПП «Рута», 2017. С. 95–96.

2. Пацюк М. К. Голі амеби фауни Київського Полісся // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. біол. 2014. № 2 (59). С. 49–52.
3. Пацюк М. К. Сезонні зміни у видовому комплексі голих амеб у р. Кам'янка (м. Житомир) // Вісн. Запоріз. нац. ун-ту: зб. наук. пр. Біол. науки. 2014. С. 98–107.
4. Пацюк М. К. Голі амеби фауни Рівненської області // Природа Західного Полісся та прилеглих територій: зб. наук. пр. / за заг. ред. Ф.В. Зузука. Луцьк: Східноєвроп. нац. ун-т ім. Лесі Українки, 2015. № 12. С.154–157.
5. Смирнов А. В. Голые амебы (Lobosea, Gymnamoebia) из донного грунта пресноводного озера острова Валаам: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 19 с.
6. Строганов Н. С., Бузинова Н. С. Практическое руководство по гидрохимии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 196 с.
7. Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. electronica. 2001. Vol. 4. Iss. 1. Art. 4. P. 1–9.
8. Page F. C. A New Key to Freshwater and Soil Gymnamoebia. Freshwater Biological Association, Ambleside, Cumbria, UK. 1988. 122 p.
9. Page F. C., Siemensma F. J. Nackte Rhizopoda und Heliozoa (Protozoenfauna Band 2). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 1991. P. 3–170.
10. Patsyuk M. K., Dovgal I. V. Biotopic distribution of naked amoebes (Protista) in Ukrainian Polissya area // Vestnik zoologii. 2012. Vol. 46 (4). P. 355–360.
11. Patsyuk M. K. Tolerance of Naked Amoebas (Protista) to the Abiotic Factors // Nature Montenegrina. Podgorica, 2013. Vol. 12 (2). P. 319–323.
12. Patsyuk M. K. Morphotypes in Naked Amoebas (Protista): Distribution in Water Bodies of Zhytomyr and Volyn Polissia (Ukraine) and Possible Ecological Significance // Vestnik zoologii. 2014. Vol. 48 (6). P. 547–552.
13. Patsyuk M. K. Seasonal changes in the species composition of naked amoebas (Amoebina) of the Teterev river (the Town of Zhitomir) // Hydrobiological Journal. 2016. Vol. 52 (4). P. 55–62.
14. Smirnov A., Goodkov A. An illustrated list of basic morphotypes of Gymnamoebae (Rhizopoda, Lobosea) // Protistology. 1999. Vol. 1. P. 20–29.
15. Smirnov A. V., Goodkov A. V. Ultrastructure and geographic distribution of genus Paraderma-moeba (Gymnamoebia, Thecamoebidae) // Eur. J. Protistol. 2004. Vol. 40. P. 113–118.
16. Smirnov A., Nassonova E., Chao E. et al. Phylogeny, Evolution, and Taxonomy of Vannellid Amoebae // Protist. 2007. Vol. 158. P. 295–324.
17. Smirnov A. Amoebas, Lobose // Encyclopedia of Microbiology. M. Schaechter (ed.). Oxford: Elsevier, 2008. P. 558–577.
18. Smirnov A., Chao E., Nassonova E. et. al. A Revised Classification of Naked Lobose Amoebae (Amoebozoa: Lobosa) // Protist. 2011. Vol. 162. P. 545–570.

Стаття: надійшла до редакції 16.08.18

доопрацьована 27.11.18

прийнята до друку 03.12.18

**SPECIES COMPOSITION AND DISTRIBUTION OF NAKED
АМОЕБАЕ IN THE WATER BODIES OF LVIV REGION****M. Patsyuk**

*Zhytomyr Ivan Franko State University
40, Velyka Berdychivska St., Zhytomyr 10008, Ukraine
e-mail: kostivna@ukr.net*

The result of research conducted in the water bodies of Lviv region identified 21 species of naked amoebae that belong to 3 classes, 12 families and 13 genera. The are species: *Deuteramoeba mycophaga* (Pussard, Alabouvette, Lemaitre & Pons, 1980) Page, 1988, *Saccamoeba stagnicola* Page, 1974, *Saccamoeba limax* (Dujardin, 1841) Page, 1974, *Saccamoeba limna* Bovee, 1972, *Hartmannella cantabrigiensis* Page, 1974, *Echinamoeba exundans* Page, 1975, *Rhizamoeba flabellate* Goodey, 1914, *Vexillifera* sp., *Korotnevela* sp., *Vannella lata* Page, 1988, *Vannella cirrifera* (Frenzel, 1892) Page, 1988, *Cochliopodium* sp., *Mayorella cantabrigiensis* Page, 1983, *Mayorella bigemma* Schaeffer, 1926, *Mayorella leidy* Bovee, 1970, *Mayorella* sp. (1), *Thecamoeba striata* (Penard, 1890) Schaeffer, 1926, *Thecamoeba quadrilineata* (Carter, 1856) Lepsi, 1960, *Vahlkampfia* sp. (1), *Acanthamoeba* sp. (2), *Acanthamoeba* sp. (1). Comparing the specific lists of naked amoebae in different regions of Ukraine, we have found that the specific composition of these opposites in Lviv region is most similar to Zhytomyr region (55 %), and the least similar to Sumy region (36 %). According to the results of cluster analysis, the faunal complexes of amoebae in Ukraine are united into two clusters. In the first cluster there are complexes of Kyiv, Lviv, Zhytomyr and Rivne regions, and in the second one – Sumy region. The active response of aquatic environment, concentration of dissolved oxygen in the water and organic substances have different effects on the distribution of amoebae in the water bodies of Lviv region. Allocated 6 ecological groups of protozoa: evian, stenon, eriksen, lanoxin, those marked within the narrow range of permanganate oxidation values and within the broad one. New to the fauna of Ukraine were amoeba *S. limna*, *R. flabellata*, *E. exundans*, *V. cirrifera*, *Acanthamoeba* sp. (2).

We found two amoebae of the genus *Acanthamoeba* Volkonsky, 1931, which are clearly distinguished from each other according to the morphological characteristics (*Acanthamoeba* sp. (1) and *Acanthamoeba* sp. (2)). However, for final species identification of amoebae of the genus *Acanthamoeba* conduct additional studies involving data on the optimal conditions of cultivation, virulence and analysis of enzymes.

Keywords: naked amoebae, taxonomy, abiotic factors, Lviv region

**THE FIRST DOCUMENTED RECORD OF *AEROLYPHUS PEREGRINANS*
(BERLESE, 1892) (ACARIDIA, AEROLYPHIDAE) IN THE HIVES OF HONEY
BEES (*APIS MELLIFERA*) IN UKRAINE**

Ya. Oksentyuk

*Zhytomyr Ivan Franko State University
42, Pushkinska St., Zhytomyr 10008, Ukraine
e-mail: Oksentyuk_Ya@ukr.net*

Studying of mite communities in hives of *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 in Zhytomyr region revealed *Aeroglyphus peregrinans* (Berlese, 1892) mites. Feeding stages of this species most frequently disperse on large carpenter bees, rarely on bumble bees, or honey bees. This is the first documented finding of *A. peregrinans* in beehives in Ukraine [2]. The record of *A. peregrinans* most close to Zhytomyr region was from the nature reserve “Mys Martian”, Crimea. There this species were observed on *Xylocopa violacea* (Linnaeus, 1758). The *A. peregrinans* is a subdominant (by Shitikov’s scale of dominance structure) in the mite complex of acaridia mites of honeybee hives in Zhytomyr region. Most of the specimens are recorded at the north of Zhytomyr region in Ovruch town. It is possible that the mite species can be introduced from the southern regions with bee packages and queen bees. The *A. peregrinans* mites were able to inhabit bee hives due to the presence of abundant feeding substrate (especially ambrosia, litter and dead bees) and the *A. mellifera* hives also provide relatively stable conditions (temperature, humidity). Seasonal fluctuations of their numbers in samples are analyzed. The 99 % of mites were found in spring samples, and the remaining 1 % of mites was recorded in autumn samples. This is explained by the difference in sample content; the spring samples are mostly bees which died during winter. That why most of the specimens were found in samples of dead bees. The *A. peregrinans* mites were absent in samples consisting mostly of ambrosia and litter (honey crystals, wax crumbs) from the hive bottom. According to the published data, previous records and our research dead bees are the main feeding substrate of the studied species in honey bee hives.

Keywords: Aeroglyphus peregrinans, honey bee hives, dead bees

Certain mite groups, such as the genus *Aeroglyphus* Zachvatkin, 1941, parasitize hymenopterans. *Aeroglyphus* mites are linked to the nests of *Xylocopa* bees. The genus is known from Holarctic and Afro-tropical regions. Most usually the species *A. peregrinans* can be found on bees of the genus *Xylocopa* (*X. violacea* and *Xylocopa valga* Gerstäcker, 1872), and rarely it phoreses on bumblebees (*Bombus lapidarius* (Linnaeus, 1758)) [4, 19]. It was rarely found in honey bee hives [5, 15]. Representatives of the family Aeroglyphidae were also reported in bat guano [8, 15].

The species *A. peregrinans* was first found in Italy on *X. violacea*. It was also found in Russia near Moscow on *X. violacea*, *X. valga* and *B. lapidarius* [19]. In 1934, *A. peregrinans* was recorded in Asmi, Morocco on *X. hottentotta* Smith, 1854 and in near Nice, France on *X. violacea* [4]. For the first time *A. peregrinans* on honey bees were found by Grobov on the territory of USSR [10]. The acaridid species was observed in honey bee hives in 1975–1976 on the territory of Zlín in the Czech Republic [5, 12].

The recent finding of *A. peregrinans* was in Nature Reserve Mys Martian in 2012 (near Nikita, Crimea, Ukraine). Only seven females and six males of this species were found on *X. violacea* bees [13]. There are no other records of this species in Ukraine.

Mite fauna of bee hives has been studied repeatedly in various regions of Ukraine: in Transcarpathia [7], central wood-and-steppe zone [14], in Kyiv [20], in the mixed forests (Polissia Nature Reserve, Zhytomyr region) [17]. The latter study revealed only two acaridid species, *Carpoglyphus lactis* and *Tyrolichus casei*. Previously *A. peregrinans* mites have not been found in hives of *A. mellifera* in Ukraine.

Hence, our study aimed to analyze the distribution of *A. peregrinans* in Zhytomyr region and to compare the abundance of that species in spring and autumn samples collected in hives of *A. mellifera*.

Materials and Methods

The material was collected during spring and autumn periods of 2015–2017 in five sites in Zhytomyr region (See Figure). Sampled material included ambrosia, litter (honey crystals, wax crumbs) and dead bees from the bottoms of honey bee hives.

Altogether 32 bee hives were examined. Only in 11 bee hives we found *A. peregrinans*. Mites were extracted either manually or, for quantitative analysis, in Tullgren funnels. Nearly 400 permanent slides were mounted in Hoyer's liquid [9]. Species were identified according to Cooreman [4] and Zakhvatkin [19].

The resulting data was statistically processed. Occurrence index I_s , % [16] and Paliy-Kovnatski dominance index D_i , % were calculated. The dominance scale for the latter index characterizes each species in a community as follows: eudominant (more than 10 %); dominant (1 to 10 %); subdominant (0.1 to 1 %); secondary member (less than 0.1 %) [18 with modified range denotations].



The material collecting sites (Zhytomyr region)

Results and Discussion

Our study of acaridid mites in honey bee hives of Zhytomyr region revealed a representative of the family Aeroglyphidae, *A. peregrinans*. The species is subdominant in the acaridid mite community of bee hives (D_i 0.51 %) and occurrence index value of 54.1 %. The majority of *A. peregrinans* specimens (60.5 %) were collected in the north of Zhytomyr region in Ovruch

town (See Figure). This is the first documented record of *A. peregrinans* in hives of *A. mellifera* in Ukraine [2].

According to the published data and previous records of *A. peregrinans* [4], the species prefers warmer habitats than those in Northern Ukraine. Finding it in the bee hives in Zhytomyr region can be a sign that the species spreads to the north. It is possible that the species was introduced with bee packages and queen bees from the southern regions. The abundant feeding substrate and relatively stable conditions (temperature, humidity) in hives of *A. mellifera* support the normal development and activity of *A. peregrinans* in the north of Ukraine. There are no sharp temperature fluctuations inside the hive and it never drops below 14 °C and they do not freeze in winter [17]. Average humidity in hives is 60–70 % which are suitable for *A. peregrinans* [12]. Because of that, the life cycle of *A. peregrinans* lacks the hypopus stage which in other acaridid mites is important for distribution and resistance to unfavorable environmental factors. *A. peregrinans* has been found on inactive in winter *Xylocopa* carpenter bees. This is markedly different from the biological preferences of other acaridid mites, and possibly caused by the absence of hypopus so that these mites endure unfavorable conditions as eggs. However this is yet unproved.

We do not know yet the exact feeding substrate of *A. peregrinans* in hives of *A. mellifera*. The mentioned authors considered [6, 11] that, dead bees are the main nutritional substrate for these mites, because a lot of mite specimens have been observed in samples consisting mostly of dead bees. In samples from the beehive bottom consisting mostly of ambrosia and litter, *A. peregrinans* specimens were absent altogether. During winter a lot of dead bees are being accumulated at the bottom of beehive and that why the spring samples consist mostly of them. Consequently, almost all (99 %) of mites were found in spring samples, and the remaining 1 % of mites was recorded in autumn samples.

The mites reportedly preferred feeding on dead bees [6, 11], but the causes of bee mortality remained unclear. Earlier researchers [3] supposed that *A. peregrinans* (and species of the genus *Glycyphagus*) can evolve from being saprophagous on dead bees to parasitic [1].

This is the first documented finding of *A. peregrinans* in beehives in Ukraine, possibly indicating developing synanthropy. The presence of this species can be explained by relatively stable conditions (temperature, humidity) and the presence of a lot of nurturing substrate which allows *A. peregrinans* to live in the Northern Ukraine. It is also possible that this species was introduced during the exchange of bee-packs and bee queens.

REFERENCES

1. Aeroglyphus / Klimov P. and others. Bee mite ID. 2018. URL: <http://idtools.org/id/mites/beemites/factsheet.php?name=15325>
2. Akimov I. A., Oksentyuk Ya. R. Functional and ecological adaptations of several acaridid mite species (Acariformes, Astigmata) for feeding on stored produce // Vestnik Zoologii. 2018. Vol. 52. N 4. P. 553–560.
3. Blatný C. Roztoči v úlech a jejich poměr k Wightské nemoci // Včelařské rozhledy: měsíčník pro československé včelaře. 1924. Vol. 2. P. 90–91.
4. Cooreman J. Note sur le genre Aeroglyphus Zschavatkine, 1941 (Acaridiae, Glycyphagidae) // Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bruxelles, 1959. Vol. 35. P. 1–19.
5. De Jong D., Morse R. A., Eickwort G. C. Mite pest of honey-bees // Ann. Rev. Entomol. 1982. Vol. 27. P. 229–252.
6. Delfinado-Baker M., Baker E. W. A new record for *Aeroglyphus robustus* in beehive // American Bee Journal. 1982. N 122. P. 110.

7. *Dudinskiy T. T.* Acarofauna of nests of the carpathian bee in the conditions of Transcarpathia: abstract of the dissertation... candidate of biological sciences. Kyiv, 1992. 16 p. (In Russian) // [Дудинский Т. Т. Акарофауна гнезд карпатской пчелы в условиях Закарпаття: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. К., 1992. 16 с.]
8. *Evans G. O.* Principles of Acarology. Wallingford: C.A.B. International, 2003. 564 p.
9. *Giljarov M. S.* Key of soil Sarcoptiformes. Moscow: Nauka, 1975. P. 416–476. (In Russian) // [Гиляров М. С. Определитель обитающих в почве клещей Sarcoptiformes. М.: Наука, 1975. С. 416–476.]
10. *Grobov O. F.* Mite fauna of honeybee nests and stored honey // Works of VIEV. Moscow. 1975. Vol. 43. P. 255–267. (In Russian) // [Гробов О. Ф. Клещевая фауна гнезд медоносной пчелы и хранящегося меда // Тр. ВИЭВ. М., 1975. Т. 43. С. 255–267.]
11. *Grobov O. F.* Mites of the honeybee nests (*Apis mellifera* L). Their importance and the basic principles of combating tick-borne infestations: abstract of the dissertation... doctor of biological sciences. Moscow. 1978. 26 p. (In Russian) // [Гробов О. Ф. Клещи гнезд медоносной пчелы (*Apis mellifera* L). Их значение и основные принципы борьбы с клещевыми поражениями: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1978. 26 с.]
12. *Haragsim O., Samšičák K., Vobrázková E.* The mites inhabiting the bee-hives in CSR // Zeitschrift für angewandte Entomologie. 1978. N 87. P. 52–67.
13. *Khaustov A. A.* To the fauna of mites of the families Chaedactylidae and Aeroglyphidae (Acari: Astigmata) phoresing on bees of the genera *Xylocopa* (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae) and *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae) in nature reserve «Mys Martian» // Scientific notes of the natural reserve «Mys Martian». 2012. N 3. P. 177–179. (In Russian) // [Хаустов А. А. К фауне клещей семейств Chaedactylidae и Aeroglyphidae (Acari: Astigmata), форезирующих на пчелах из родов *Xylocopa* (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae) и *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae) в природном заповеднике «Мыс Мартьян» // Науч. зап. природ. заповедника «Мыс Мартьян». 2012. Вып. 3. С. 177–179.]
14. *Kovalishina S. P.* Acarocomplexes of bee families of Cherkasy region // Scientific Bulletin of the Pavlo Tychyna Uman State Pedagogical University. Kyiv, 2000. P. 41–46. (In Ukrainian) // [Ковалишина С. П. Акарокомплекси бджолиних сімей Черкаської області // Наук. вісн. Уман. держ. пед. ун-ту ім. Павла Тичини. К., 2000. С. 41–46.]
15. *Krantz G. W., Walter D. E.* A manual of acarology. Texas Tech University Press, 2009. 807 p.
16. *Pesenko Yu. A.* Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies. Moscow: Nauka, 1982. 281 p. (In Russian) // [Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 281 с.]
17. *Piletskaya I. V., Zaloznaya L. M.* The mites associated with honeybee *Apis mellifera*, inhabiting hive-logs in Polesky preserve // Vestnik zoologii. 2004. Vol. 38. N 1. P. 75–79. (In Russian) // [Пилецкая И. В., Залозная Л. М. Клещи в гнездах медоносной пчелы *Apis mellifera*, обитающей в ульях-колодах на территории Полесского заповедника // Вестн. зоологии. 2004. Т. 38. № 1. С. 75–79.]
18. *Shitikov V. K., Rosenberg G. S., Zinchenko T. D.* Quantitative hydro-ecology: methods of system identification. Tolyatti: IEVB RAN, 2003. 463 p. (In Russian) // [Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.]
19. *Zakhvatkin A. A.* Arachnoidea. Moscow; Leningrad: U.S.S.R. Academy of Sciences, 1941. Vol. VI. № 1. 474 p. (In Russian) // [Захваткин А. А. Паукообразные. Москва; Ленинград: Академия Наук СССР, 1941. Т. VI. Вып. 1. 474 с.]

20. *Zaloznaya L. M., Kiryushin V. E.* Changes of hive acarofauna are described in a summer and winter period // *Vestnik zoologii. Kiev, 2009. № 23. P. 43–47.* (In Russian) // [Залозная Л. М., Кирюшин В. Е. Изменения акарофауны ульев медоносных пчел в летний и зимний период // *Вестн. зоологии. 2009. № 23. С. 43–47.*]

Стаття: надійшла до редакції 21.08.18

доопрацьована 08.11.18

прийнята до друку 28.11.18

**ПЕРША ЗАДОКУМЕНТОВАНА ЗНАХІДКА ВИДУ
AEROLYPHUS PEREGRINANS (AEROLYPHIDAE) У ВУЛИКАХ
МЕДОНОСНОЇ БДЖОЛИ (*APIS MELLIFERA*) НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ**

Я. Оксентюк

*Житомирський державний університет імені Івана Франка
бул. Пушкінська, 42, Житомир 10008, Україна
e-mail: Oksentyuk_Ya@ukr.net*

У результаті дослідження акарофауни вуликів медоносних бджіл *Apis mellifera* в Житомирській області вперше на території України виявлено поселення кліщів *Aerolyphus peregrinans*, характерних для гнізд бджіл-геслярів у вуликах медоносної бджоли [2]. Дорослі особини цього виду найчастіше траплялися на великих бджолах-геслях, рідше на джмелях або медоносних бджолах. Це перша задокументована знахідка виду *A. peregrinans* у вуликах медоносної бджоли (*A. mellifera*) на території України. Найближче до Житомирської області вид *A. peregrinans* був зафіксований у заповіднику «Мис Мартьян» (Крим). Даний вид був знайдений на бджолах із роду *Xylocopa*, а саме на *X. violacea*. Більшість особин акарид *A. peregrinans* було зафіксовано на півночі Житомирської області у м. Овруч. Вид *A. peregrinans* є субдомінантом першого порядку комплексу акаридєвих кліщів бджолиних вуликів Житомирщини. Наявність даного виду пояснюється тим, що вулики медоносних бджіл характеризуються наявністю великої кількості поживного субстрату і відносно стабільними зовнішніми умовами (температура, вологість), що забезпечує можливість розвитку в ньому *A. peregrinans* в Україні. Не виключено, що досліджуваний вид може завозитися з південних районів під час обміну бджолопакетами та бджоломатками. Аналіз отриманих результатів чітко показує, що кількість особин досліджуваного виду у весняних пробах становить 99 %, а в осінніх – 1 %. Це пояснюється тим, що основу субстрату у весняних пробах становить підмор, адже за зимівлю на дні вулика з різних причин накопичується велика кількість мертвих бджіл. Отже, більшість кліщів знайдено у пробах, де переважав підмор. Особин *A. peregrinans* взагалі не було там, де більшість субстрату становили перга та сміття (кристали меду, воскові крихти) з дна вулика. На нашу думку, підмор є основним харчовим субстратом досліджуваного виду у вуликах медоносних бджіл.

Ключові слова: Aerolyphus peregrinans, вулики медоносних бджіл, підмор

УДК: 591.111.1:577.352.462

**ВПЛИВ ФЕНІЛГІДРАЗИНУ НА ГІПЕРТОНІЧНИЙ СТРЕС ЕРИТРОЦИТІВ
ССАВЦІВ І АНТИГЕМОЛІТИЧНУ АКТИВНІСТЬ АМФІФІЛЬНИХ СПОЛУК**

Н. Єршова, О. Ніпот, С. Єршов, О. Шапкіна

*Інститут проблем кріобіології і кріомедицини НАН України
вул. Переяславська, 23, Харків 61015, Україна
e-mail: ershbas@gmail.com*

У роботі показано, що в умовах гіпертонічного стресу початковий рівень пошкодження еритроцитів досліджуваних видів ссавців значно відрізняється. Рівень лізису еритроцитів людини в 4,0 моль/л NaCl за 37 °C становить 90 %, клітин бика – 80 %, коня – 60 %. Зниження температури середовища до 0 °C істотно підвищує стійкість еритроцитів людини, бика і коня до гіпертонічного стресу.

Показано, що чутливість еритроцитів ссавців до гіпертонічного стресу за 37 °C після обробки фенілгідразином залежить від видової приналежності клітин. При цьому чутливість модифікованих еритроцитів людини і бика знижується, а еритроцитів коня – зростає. Чутливість еритроцитів кроля після модифікації вірогідно не змінюється. В умовах гіпертонічного стресу за температури 0 °C спостерігається підвищення рівня ушкодження модифікованих еритроцитів усіх досліджуваних видів ссавців.

Встановлено, що трифторперазин і додецил- β ,D-мальтозид виявляють високу захисну дію в умовах гіпертонічного стресу еритроцитів усіх досліджуваних видів ссавців, за винятком еритроцитів кролика. Трифторперазин має трохи вищу антигемолітичну активність (близько 80–90 %), ніж додецил- β ,D-мальтозид (70 %). Зниження температури експерименту до 0 °C зумовлює зменшення антигемолітичної активності трифторперазину і додецил- β ,D-мальтозиду.

Показано, що в умовах гіпертонічного стресу антигемолітична активність амфифільних сполук після модифікації еритроцитів ссавців фенілгідразином суттєво знижується.

Ключові слова: гіпертонічний стрес, фенілгідразин, амфифільні сполуки, еритроцити ссавців

Гіпертонічний стрес (ГС) – це модель, яку використовують з метою вивчення одного з основних чинників ушкодження клітин під час заморожування, а саме впливу висококонцентрованих розчинів солей, що утворюються в результаті кристалізації води у процесі кріоконсервування. Здійснюють ГС шляхом перенесення еритроцитів у гіпертонічне середовище за постійних значень температури, в результаті чого спостерігається пошкодження клітин.

Одним зі способів підвищення стійкості еритроцитів до зміни осмотичних умов середовища є застосування різних модифікаторів цитоскелету і мембрани клітини. Відомо, що обробка еритроцитів людини фенілгідразином призводить до деградації цитоскелет-мембранних білків і, в першу чергу, основного цитоскелетного білка спектрину [7, 15], а також змінює стан еритроцитарної мембрани [6, 22]. Застосування амфифільних сполук має значний модифікуючий вплив на клітинну мембрану [3–4, 24].

Відомо, що еритроцити досліджуваних ссавців значною мірою розрізняються складом цитоскелету і мембрани [8, 21, 25]. У даній роботі ми змінювали стан цитоскелет-

мембранного комплексу еритроцитів ссавців за допомогою фенілгідразину з метою дослідити вплив даної модифікації на чутливість еритроцитів людини, коня, бика і кроля до ГС, а також вивчити ефективність амфіфільних сполук у зазначених умовах.

Матеріали та методи

Об'єктами дослідження були еритроцити людини, коня, бика і кроля, отримані з цільної крові, заготовленої на консерванті «Глюгіцир». Після видалення плазми еритромасу двічі відмивали центрифугуванням (за 1500 g протягом 3 хв) у 10-кратному об'ємі фізіологічного розчину (0,15 моль/л NaCl, 0,01 моль/л фосфатний буфер, рН 7,4). Всі середовища готували на 0,01 моль/л фосфатному буфері, рН 7,4.

Для здійснення ГС клітини переносили в розчин, що містить 4,0 моль/л NaCl, на 5 хв за температури 37 або 0 °С (кінцевий гематокрит 0,4 %). У роботі було використано неіонний амфіфіл додецил-β, D-мальтозид і катіонний амфіфіл трифторперазин (Calbiochem, США). Амфіфільні сполуки додавали в гіпертонічне середовище в ефективних концентраціях перед внесенням у нього клітин [4].

Модифікацію цитоскелету еритроцитів фенілгідразином здійснювали за методикою [7]. Клітини в умовах постійного перемішування (гематокрит 5 %) інкубували у фізіологічному розчині (0,15 моль/л NaCl, 0,01 моль/л фосфатний буфер, рН 7,4), що містить фенілгідразин у концентрації 1 ммоль/л, за температури 37 °С протягом 10 хв. Потім еритроцити двічі відмивали фізіологічним розчином і використовували у подальшій роботі.

Кількість гемоглобіну, що вийшов у супернатант, визначали спектрофотометрично за довжини хвилі 543 нм. За 100 % приймали поглинання проби, в яку додавали детергент тритон X-100 у концентрації 0,1 %.

Значення максимальної антигемолітичної активності (АГ_{max}) амфіфільних сполук розраховували за формулою:

$$AG_{max} = \frac{k - a}{k} \times 100 \%,$$

де k – значення гемолізу еритроцитів за відсутності амфіфільних речовини; a – мінімальне значення гемолізу еритроцитів за наявності амфіфільних речовин.

Статистичну обробку результатів проводили за допомогою ANOVA тестів і критерію Манна-Уїтні [StatgraphWin]. Розбіжності між групами вважали статистично достовірними за $P_U < 0,05$.

Результати і їхнє обговорення

Для вивчення гіпертонічної чутливості еритроцитів ссавців клітини переносили в середовище, що містить 4,0 моль/л NaCl. Відомо, що в цьому середовищі за температури 37 °С спостерігається досить високий рівень лізису еритроцитів людини (80–90 %) [2, 4].

Видно, що в гіпертонічних умовах рівень гемолізу еритроцитів досліджуваних видів ссавців значно відрізняється (рис. 1). Так, рівень лізису еритроцитів людини в 4,0 моль/л NaCl за 37 °С становить 90 %, клітин бика – 80 %, коня – 60 %, кролика – 16 %.

За обробки клітин фенілгідразином їхня чутливість до гіпертонічного стресу за 37 °С залежить від видової приналежності клітин. За 37 °С модифікація еритроцитів людини і бика фенілгідразином зумовлюють зниження чутливості даних клітин до ГС. Для клітин коня спостерігається протилежний ефект. У разі еритроцитів кролика чутливість клітин після модифікації достовірно не змінюється.

На рис. 1 представлено дані про вплив фенілгідразину на ГС еритроцитів ссавців за температури 0 °С. Видно, що рівень лізису еритроцитів людини в 4,0 моль/л NaCl за 0 °С становить 57 %, клітин коня – 15 %, еритроцитів бика – 7 %, клітин кролика – 21 %.

Таким чином, за зниження температури середовища стійкість еритроцитів людини, бика і коня до ГС істотно зростає, що обумовлено щільнішою упаковкою мембранних ліпідів за низької температури, в результаті чого процеси ініціації дефектів і подальшого їхнього розвитку у клітинній мембрані утруднені.

Рівень пошкодження еритроцитів кроля в 4,0 моль/л NaCl не залежить від температури, що, ймовірно, пов'язано з високою стійкістю клітин даного виду до ГС, яка може бути обумовлена дуже високою проникністю мембран даного виду ссавців для води [9]. Крім того, якщо розташувати еритроцити досліджуваних видів ссавців у порядку збільшення відношення ХС/ФЛ (людина – 0,31, бик – 0,31, кінь – 0,36, кролик – 0,43) [13], то видно, що дане відношення має зворотну кореляцію з рівнем гіпертонічного гемолізу досліджуваних клітин.

В умовах гіпертонічного стресу за температури 0 °C спостерігається підвищення рівня гемолізу модифікованих еритроцитів усіх досліджуваних видів ссавців.

Відомо, що інкубація еритроцитів людини в розчині 1 ммоль/л фенілгідазину протягом 10 хв призводить до руйнування α - і β -ланцюгів спектрину [7]. У роботі [12] методом гель-електрофорезу показано, що обробка еритроцитів фенілгідазином призводить до появи численних перехресних зшивок молекул спектрину, актину і білка смуги 4.1. Інкубація еритроцитів із фенілгідазином викликає також денатурацію гемоглобіну й агрегацію білка смуги 3 в еритроцитарних мембранах [13].

Припускають, що внаслідок окислення мембранних білків фенілгідазином обмежується їхня рухливість, що надає мембрані жорсткості. У роботі [11] було показано, що фенілгідазин викликає зменшення рухливості білків мембрани в результаті зв'язування денатурованого фенілгідазином гемоглобіну з мембраною. Денатурований гемоглобін, переважно зв'язуючись з мембранними білками, призводить до порушення в'язко-еластичних властивостей мембрани. У роботі [22] методом ЕПР спектроскопії було показано, що обробка еритроцитів людини фенілгідазином значно зменшує плинність мембранних ліпідів, причому зміни стосувалися гідрофобної частини мембрани.

Виявлені різноспрямовані зміни стійкості еритроцитів ссавців до ГС після обробки клітин фенілгідазином, перш за все, можливо, пов'язані з відмінностями в білковому і фосфоліпідному складі досліджуваних еритроцитів [8, 21, 25].

Відомо, що в еритроцитах коня немає білка смуги 4.2 [8]. В еритроцитах людини даний білок є основним якірним білком, який забезпечує взаємозв'язок спектрину з цитоплазматичним доменом білка смуги 3 [1]. Отже, відсутність даного білка цитоскелета і модифікація еритроцитів коня фенілгідазином може привести до істотних змін взаємодії білків цитоскелета з еритроцитарною мембраною, що проявляється в підвищенні рівня лізису модифікованих еритроцитів коня в умовах гіпертонічного стресу.

Під дією гіпертонічних розчинів у мембрані клітини ініціюються процеси, що призводять до активації або зародження мембранних дефектів. Підвищення стійкості модифікованих фенілгідазином еритроцитів людини і бика до гіпертонічного стресу може бути пов'язано з тим, що фенілгідазин сприяє підвищенню щільності упаковки мембранних ліпідів, а також зниженню плинності мембрани [11, 20], що, ймовірно, ускладнює процеси зародження дефектів і подальшого їхнього розвитку. Крім того, таке зниження чутливості модифікованих еритроцитів людини і бика до гіпертонічного впливу може бути обумовлено частковою полімеризацією білків цитоскелета й гемоглобіну під впливом фенілгідазину [7], в результаті чого підвищується в'язкість цитоплазми клітини, що робить її більш стійкою до гіпертонічного стресу.

За зниження температури середовища інкубації до 0 °С модифікація еритроцитів усіх досліджуваних ссавців приводила до зниження їхньої стійкості до гіпертонічного впливу. Це може бути пов'язано з односпрямованою дією на клітину низької температури і фенілгидразину, а саме, зниженням плинності мембрани, підвищенням щільності упаковки мембранних ліпідів, а також зміною стану цитоскелета [1, 22]. Таким чином, за поєднання дії цих двох факторів у клітині відбуваються настільки сильні зміни, що вона втрачає здатність протистояти стресовим факторам.

Для вивчення впливу амфифільних речовин на гіпертонічний стрес еритроцитів ссавців було отримано залежності гіпертонічного гемолізу клітин у середовищі, що містить 4,0 моль/л NaCl, від концентрації амфифілів за 37 і 0 °С. У даній роботі використовували амфифільні сполуки, що належать до різних класів поверхнево-активних речовин. Катіонні амфифіли представлені похідним фенотіазину, трифторперазином (ТФП), неіонні амфифіли – додецил- β , D-мальтозидом (ДМ).

Із отриманих залежностей рівня гемолізу від концентрації амфифільної сполуки в середовищі інкубації було встановлено ефективні концентрації та розраховано антигемолітичну активність речовин в умовах ГС еритроцитів ссавців. Результати досліджень представлено в таблиці.

Значення максимальної антигемолітичної активності й ефективних концентрацій амфифільних сполук за гіпертонічного стресу еритроцитів ссавців у середовищі, що містить 4,0 моль/л NaCl, за температури 37 і 0 °С ($M \pm m$, $n=6$)

Ссавці	АГ макс, %				$C_{AG\max}$, мкмоль/л			
	ДМ		ТФП		ДМ		ТФП	
	37 °С	0 °С	37 °С	0 °С	37 °С	0 °С	37 °С	0 °С
Людина	72±4	51±8	93±7	40±8	8±1	2±1	55±6	25±6
Кінь	72±4	16±4	84±5	79±6	9±1	–	40±5	20±3
Бик	70±4	–	84±6	–	14±3	–	50±3	–
Кролик	–	–	–	–	–	–	–	–

З таблиці видно, що за температури 37 °С ТФП має високу захисну дію в умовах ГС еритроцитів людини, коня та бика (близько 80–90 %). ДМ проявляє трохи меншу антигемолітичну активність (70 %) щодо всіх досліджуваних об'єктів, за винятком еритроцитів кролика.

Відсутність захисної дії амфифільних сполук щодо еритроцитів кролика може бути пов'язана з високим вмістом холестеролу в мембранах еритроцитів даного виду [26], що ускладнює реорганізацію мембрани за вбудовування у неї амфифілів.

Відомо, що амфифільні сполуки підвищують стійкість еритроцитів людини до різних стресових факторів [3–5, 24]. Вбудовування екзогенних амфифільних молекул у плазматичну мембрану еритроцитів супроводжується реорганізацією мембрани в результаті асиметричного вбудовування амфифільних молекул у зовнішній і внутрішній моношари мембрани та перерозподілу ліпідів усередині одного і між двома моношарами мембрани [14, 16–18]. Багато досліджень [10, 23] показали, що амфифіли впливають на трансбішаровий рух мембранних фосfolіпідів (фліп-флоп), тим самим викликаючи реорганізацію (пертурбацію) бішару. Отже, в основі захисної дії амфифільних сполук може лежати їхня здатність вбудовуватися в еритроцитарну мембрану і пертурбувати її, що і запобігає розвитку гемолітичних пор.

За зниження температури середовища інкубації до 0 °С антигемолітична активність ТФП і ДМ в умовах ГС еритроцитів ссавців значно знижується, що може бути обумовлено ущільненням структури мембрани і зниженням дифузійної рухливості її компонентів за

низької температури, що призводить до зниження пертурбуючої дії амфіфілів і проявляється у зменшенні антигемолітичної активності речовин.

На рис. 2 представлено значення максимальної антигемолітичної активності ДМ в умовах ГС нативних і модифікованих фенілгідразином еритроцитів ссавців за 37 і 0 °С. Для еритроцитів бика представлено результати, отримані тільки за 37 °С, тому що за 0 °С початковий рівень гемолізу клітин дуже низький. З таким низьким рівнем пошкодження клітин перевірити антигемолітичну активність амфіфільних речовин неможливо. Видно, що обробка клітин людини, коня і бика фенілгідразином призводить до зниження захисної дії ДМ в умовах ГС.

Значення максимальної антигемолітичної активності ТФП для модифікованих еритроцитів ссавців представлено на рис. 3. Модифікація еритроцитів ссавців фенілгідразином різко знижує здатність ТФП захищати клітини від ушкодження в 4,0 моль/л NaCl.

Зменшення антигемолітичної активності речовин у результаті модифікації еритроцитів ссавців фенілгідразином, імовірно, обумовлено зниженням плинності мембранних ліпідів під дією фенілгідрозину. В таких умовах амфіфільним сполукам складніше вбудуватися і пертурбувати плазматичну мембрану, що призводить до зниження ефективності ДМ і ТФП.

Таким чином, можна зробити висновок, що еритроцити ссавців значно відрізняються за чутливістю до ГС, що, на нашу думку, обумовлено відмінностями у складі їхніх мембран, а також проникністю мембрани для молекул води. Антигемолітична активність амфіфільних сполук зменшується в умовах ГС як за низької температури (0 °С), так і за модифікації еритроцитів ссавців фенілгідразином. В обох випадках показано зниження плинності еритроцитарних мембран [1, 22]. Це, ймовірно, призводить до зменшення здатності амфіфільних речовин вбудовуватися в мембрану і пертурбувати її, в результаті чого знижується їхня захисна дія.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Гольцев А. Н. Актуальные проблемы криобиологии и криомедицины: Х.: Издательский дом «Райдер», 2012. 768 с.
2. Ніпот О.Є., Єршова Н.А., Шапкіна О.О. та ін. Вплив фенілгідрозину на чутливість еритроцитів ссавців до гіпертонічного шоку // Вісн. проблем біології і медицини. 2017. Вип. 4. Т. 3. С. 394–399.
3. Семіонова Е.А., Чабаненко Е.А., Орлова Н.В. и др. К вопросу о механизме антигемолитического действия хлорпромазина в условиях постгипертонического шока эритроцитов // Проблемы криобиологии и криомедицины. 2017. Т. 27. № 3. С. 119–229.
4. Шакова Н.М. Температурна та осмотична стійкість еритроцитів різних видів ссавців: автореф. дис. ... д-ра біол. наук. Х., 2014. 44 с.
5. Шакова Н.М., Семіонова К.А., Коваленко І.Ф. та ін. Морфологічні особливості температурної та осмотичної реакції еритроцитів за наявності хлорпромазину // Фізіол. журнал. 2017. Т. 63. № 5. С. 62–69.
6. Arduini A., Chen Z., Stern A. Phenylhydrazine-induced changes in erythrocyte membrane surface lipid packing // Biophys. Acta. 1986. Vol. 862. N 1. P. 65–71.
7. Arduini A., Storto S., Belfiglio M. et al. Mechanism of spectrin degradation induced by phenylhydrazine in intact human erythrocytes // Biochim. Biophys. Acta. 1989. Vol. 979. N 1. P. 1–6.
8. Baskurt O.K., Farley R.A., Meiselman H.J. Erythrocyte aggregation tendency and cellular properties in horse, human, and rat: a comparative study // Am. J. Physiol. 1997. Vol. 273. P. H2604–H2612.

9. *Benga G.* Comparative studies of water permeability of red blood cells from humans and over 30 animal species: an overview of 20 years of collaboration with Philip Kuchel // *Eur. Biophys. J.* 2013. Vol. 42. N 1. P. 33–46.
10. *Coreta-Gomes F.M., Vaz W.C., Moreno M.J.* Effect of Acyl Chain Length on the Rate of Phospholipid Flip-Flop and Intermembrane Transfer. [Електронний ресурс] // *J. Membr. Biol.* 2017. Режим доступу: <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs00232-017-0009-4>.
11. *Fukushima Y., Kon H.* On the mechanism of loss of deformability in human erythrocytes due to Heinz body formation: a flow EPR study // *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 1990. Vol. 102. N 2. P. 205–218.
12. *Fung L.W., Kalaw B.O., Hatfield R.M.* et al. Erythrocyte spectrin maintains its segmental motions on oxidation: a spin-label EPR study // *Biophys. J.* 1996. Vol. 70. N 2. P. 841–851.
13. *Garnier M., Pilardeau G., Boudia D.* Relationship between the intra-erythrocyte sodium composition and the membrane lipoprotein composition among different mammal species // *Comp. Biochem. Physiol.* 1984. Vol. 77A. N 2. P. 315–317.
14. *Hagerstrand H., Isomaa B.* Amphiphile-induced antihaemolysis is not causally related to shape changes and vesiculation // *Chem.-Biol. Inter.* 1991. Vol. 79. P. 335–347.
15. *Ijaz F., Hatanaka Y., Hatanaka T.* et al. Proper cytoskeletal architecture beneath the plasma membrane of red blood cells requires Ttl4 // *Mol. Biol. Cell.* 2017. Vol. 28. N 4. P. 535–544.
16. *Kawakami L.M., Yoon B.K., Jackman J.A.* et al. Understanding How Sterols Regulate Membrane Remodeling in Supported Lipid Bilayers // *Langmuir.* 2017. Vol. 33. N 51. P. 14756–14765.
17. *Lim H.W.G., Wortis M., Mukhopadhyay R.* Stomatocyte-discocyte-echinocyte sequence of the human red blood cell: Evidence for the bilayer-couple hypothesis from membrane mechanics // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2002. Vol. 99. N 26. P. 16766–16769.
18. *Lorent J.H., Quetin-Leclercq J., Mingeot-Leclercq M.P.* The amphiphilic nature of saponins and their effects on artificial and biological membranes and potential consequences for red blood and cancer cells // *Org. Biomol. Chem.* 2014. Vol. 12. N 44. P. 8803–22.
19. *Low P.S., Waugh S.M., Zinke K.* et al. The role of hemoglobin denaturation and band 3 clustering in red blood cell aging // *Sci.* 1985. Vol. 227. N 4686. P. 531–533.
20. *Lucio C.F.J., Diez M.M.L., Jimenez A.* et al. *In vitro* effect of plasma during phenylhydrazine-induced erythrocyte oxidative damage // *Biomed. Biochim. Acta.* 1990. Vol. 49. N 5. P. 425–428.
21. *Matei H., Frentescu L., Benga Gh.* Comparative studies of the protein composition of red blood cell membranes from eight mammalian species // *J. Cell. Mol. Med.* 2000. Vol. 4. N 46. P. 270–276.
22. *Ogiso T., Ito Y., Iwaki M.* et al. Effect of phenylhydrazine-induced structural alterations of human erythrocytes on basic drug penetration // *Chem. Pharm. Bull.* 1989. Vol. 37. N 2. P. 430–434.
23. *Pantaler E., Kamp D., Haest C.W.M.* Acceleration of phospholipid flip-flop in the erythrocyte membrane by detergents differing in polar head group and alkyl chain length // *Biochim. Biophys. Acta.* 2000. Vol. 1509. P. 397–408.
24. *Semionova Y.A., Zemlyanskikh N.G., Orlova N.V., Shpakova N.M.* Antihemolytic Efficiency of Chlorpromazine under Posthypertonic Shock and Glycerol Removal from Erythrocytes after Thawing // *Probl. Cryobiol. Cryomed.* 2017. Vol. 27. N 1. P. 51–60.
25. *Virtanen J.A., Cheng K.H., Somerharju P.* Phospholipid composition of the mammalian red cell membrane can be rationalized by a superlattice model // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1998. Vol. 95. N 9. P. 4964–4969.

26. *Wessels J.M., Veerkamp J.H.* Some aspects of the osmotic lysis of erythrocytes III. Comparison of glycerol permeability and lipid composition of red blood cell membranes from eight mammalian species // *Biochim. Biophys. Acta.* 1973. Vol. 291. N 1. P. 190–196.

Стаття: надійшла до редакції 02.11.17

доопрацьована 02.05.18

прийнята до друку 14.06.18

EFFECT OF PHENYLHYDRAZINE ON HYPERTONIC STRESS OF MAMMALIAN ERYTHROCYTES AND ANITHEMOLYTIC ACTIVITY OF AMPHIPHILIC COMPOUNDS

N. Yershova, O. Nipot, S. Yershov, O. Shapkina

Institute for Problems of Cryobiology and Cryomedicine, NAS of Ukraine

23, Pereyaslavska St., Kharkiv 61016, Ukraine

e-mail: ershbas@gmail.com

In the research work the initial level of erythrocyte damage of the investigated mammals has been shown to be significantly differed under hypertonic conditions. The level of human erythrocyte lysis in 4.0 mol/l NaCl at 37 °C made 90 %, for bovine cells it was 80 % and 60 % for equine ones. During the medium temperature decrease down to 0 °C the resistance of human, bovine and equine erythrocytes did not rise significantly.

It has been demonstrated that sensitivity of mammalian erythrocytes to hypertonic stress at 37 °C after treatment with phenylhydrazine depended on the species of cells. Here-with the sensitivity of modified bovine and human erythrocytes was reduced and the equine ones increased. Sensitivity of rabbit erythrocytes after modification did not change statistically and significantly. Under hypertonic stress at temperature of 0 °C the rise in the damage rate of modified erythrocytes of all the investigated mammal species was observed.

Trifluoperazine and dodecyl- β ,D-maltoside has been established to manifest a high protective effect under hypertonic stress of erythrocytes for all the studied mammal species, excluding the rabbit erythrocytes. Trifluoperazine has a somewhat higher anithemolytic activity (about 80–90 %) if compared with dodecyl- β ,D-maltoside (70 %). When decreasing in experiment the temperature down to 0 °C the antihemolytic activity of trifluoperazine and dodecyl- β ,D-maltoside was strongly decreased.

It has been shown that under hypertonic stress antihemolytic activity of amphiphilic compounds after modification of mammalian erythrocytes with phenylhydrazine was strongly decreased.

Keywords: hypertonic stress, phenylhydrazine, amphiphilic compounds, mammalian erythrocytes

СТРУКТУРНІ ЗМІНИ МІОКАРДА ЩУРІВ ЗА ДІЇ ГІСТАМІНУ ТА ГІПОХЛОРИТУ НАТРІЮ

**Н. Гарасим, О. Бішко-Москалюк, О. Кулачковський, А. Шумська,
А. Тарновська, М. Галан, Д. Санагурський**

*Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: garasymnataly@gmail.com*

Досліджено вплив гіпохлориту натрію та гістаміну, а також одночасну їхню дію на структурні особливості міокарда щурів на 1-шу, 7-му, 14-ту доби досліджу та після реабілітаційного періоду (21-ша доба). Встановлено, що гістамін першопочатково знижує площу і периметр ядер кардіоміоцитів. Проте до 14-ї доби морфометричні показники зростають порівняно з контролем. Гістамін у вищій досліджуваній концентрації зумовлює розволокнення міофібрил, зміни сполучної тканини кардіоміоцитів. Введення гіпохлориту натрію у серцевому м'язі приводить до збільшення розмірів ядер та до гідропічної дистрофії, причому нижча концентрація зумовлює більш виражений вплив на пізніх етапах досліджу, тоді як досліджувана речовина у вищій концентрації зумовлює періодичні порушення будови (на 1-шу та 14-ту доби досліджу) кардіоміоцитів. Одночасне підшкірне введення гістаміну та приймання гіпохлориту натрію підвищує значення морфометричних показників. Більш інтенсивне їхнє зростання відбувається за сумісного введення гіпохлориту натрію (5 мг/л) і гістаміну в концентрації 8 мкг/кг, а також візуалізується зменшення просвіту між кардіоміоцитами, розвивається гідропічна дистрофія, руйнація міофібрил. Поєднаний вплив гіпохлориту натрію в концентрації 20 мг/л та гістаміну зумовлюють перичелюлярний і периваскулярний набряк кардіоміоцитів. Більш виражені зміни у клітинах відбуваються за одночасної дії гістаміну в концентрації 8 мкг/кг і гіпохлориту натрію у концентрації 20 мг/л (порушення будови мітохондрій, саркоплазматичного ретикулуму, скоротливого апарату). Підшкірне введення в організм щурів гістаміну в концентрації 1 мкг/кг та приймання гіпохлориту натрію в концентрації 5 мг/л зумовлюють підвищення біосинтетичних процесів у кардіоміоцитах, про що свідчить підвищення кількості ядерць у ядрах.

Ключові слова: гістамін, гіпохлорит натрію, міокард, морфометрія

Відомо, що гістамін утворюється із гістидину під впливом ферменту гістидиндекарбоксилази. Переважно цей процес відбувається у тканинних базофілах, а також у епітелії кишечника, звідки біогенний амін надходить у кров і додатково акумулюється базофілами і тканинними базофілами. Синтез гістаміну також може відбуватися за допомогою молочнокислих бактерій. Вивільнення гістаміну з тканинних базофілів відбувається під час фізіологічних (вагітність, пологи) і патологічних (пошкодження тканин, запалення, алергічні реакції, atopічна астма, кон'юнктивіт) процесів у результаті дегрануляції тканинних базофілів під впливом численних ендогенних факторів, у тому числі Ig E і цитокінів, естрогенів, катехоламінів за взаємодії з α -адренорецепторами. Синтезовані екзогенні індуктори дегрануляції, наприклад, речовина 48/80 (це полімер, отриманий шляхом конденсації N-метил-p-метоксифенетиламіну з формальдегіду). В той же час є ендогенні й екзогенні стабілізатори тканинних базофілів; серед ендогенних – катехоламіни, які діють через β_2 -адренорецептори і глюкокортикоїди, а серед екзогенних – кромолін (динатрієва

сіль 5, 5- [(2-окситриметилен)діокси біс(-4-оксо)-4Н-1-бензопіран-2-карбонової кислоти)], який застосовують під час лікування алергічного риніту. Відомо, що гістамін інактивується шляхом метилювання, за участю N-метилтрансферази, ацетилювання й окисного дезамінування, за участю діамінооксидази чи гістамінази. Крім того, в організмі гістамін може метаболізуватися мікроорганізмами. Ефект гістаміну реалізується за рахунок активації чотирьох типів рецепторів H_1 , H_2 , H_3 і H_4 [10, 16].

Відомо, що тканинні базофіли містяться як у паренхіматозних органах (серце, нирки, легені, селезінка), де вони розташовані переважно в капсулі, сполучнотканинних перетинках та інтерстиціальному просторі, так і у стінці порожнистих трубчастих органів [4]. У серцевій тканині тканинні базофіли в більшості випадків розташовані навколо судин, інші мають інтерстиціальну локалізацію або містяться біля кардіоміоцитів. Тканинні базофіли скупчуються біля тих компонентів тканини, які є найбільш функціонально активними і тому мають можливість оперативного реагувати на зміни у функціонуванні робочого органа, зокрема, кардіоміоцитів, а розташування біля судин може слугувати підтвердженням теорії розселення тканинних базофілів через кровоносне русло. Це сприяє якнайшвидшому потраплянню секрету мастоцитів у кров'яне русло [4]. За рахунок своїх біологічно активних речовин тканинні базофіли можуть впливати на процеси ангіогенезу: гепарин посилює міграцію ендотеліальних клітин капілярів; гістамін активує проліферацію ендотелію, а фактор некрозу пухлин безпосередньо стимулює ангіогенез [4]. Активація H_1 гістамінорецепторів зумовлює скорочення часу проведення імпульсу по атріо-вентрикулярному вузлу. Взаємодія гістаміну з H_1 і H_2 рецепторами зумовлює тахікардію [14]. Діючи на H_1 -рецептори, біогенний амін також призводить до скорочення гладкої мускулатури дихальних шляхів, хронотропного ефекту в серці та стимуляції закінчень сенсорних нервів, що спричиняє свербіння слизових оболонок і шкіри внаслідок стимуляції тонких немієлінізованих С-волокон, які мають низьку швидкість передачі імпульсів і великі площі іннервації [20]. Деякі автори зазначають, що гістамін у серці через H_1 рецептори зумовлює пригнічення передсердно-шлуночкової провідності, а через H_2 рецептори веде до зниження тону м'язу міокарда. Взаємодія гістаміну з H_3 рецепторами в серцево-судинній системі пригнічує вивільнення медіаторів у синапсах і зумовлює пригнічення функцій [17].

У медицині (наприклад, у токсикології, урології) використовують розчини гіпохлориту натрію (ГХН). Так, під час токсикозів застосовують ентеросорбцію, ультрафіолетове опромінення крові, інфузію ГХН, які підвищують імунітет, і гіпербаричну оксигенацію, яка зменшує зсув метаболічних процесів у бік катаболізму [3]. Відомо, що ГХН має сильні окисні властивості (редокс-потенціал системи – OCI^-/Cl^- дорівнює 1,49 В) [6]. Антистафілококова активність гіпохлориту натрію була встановлена в дослідженнях *in vitro* та *in vivo* за концентрацій до 0,005 %. У цих концентраціях він є безпечним і ефективним. Його антимікробний ефект пояснюється здатністю викликати незворотну агрегацію основних бактеріальних білків [27]. Інкубація *E. faecalis* за наявності ГХН 10^{-3} % (об'єм/об'єм) зумовлює різке зниження білкового синтезу, тоді як синтез лише семи білків був активований. Білки, синтез яких був посилений, – це, в основному, кислі білки (pI 4,5 до 5,6) з молекулярною масою нижче 14 кДа. Загальне зниження синтезу білка, що спостерігається у клітинах, обумовлене гіпохлоритом і може бути результатом окиснення ферментів, які беруть участь у біосинтезі білка, що і довели Хаслі й Леклерк. Про таке ферментативне окиснення також повідомили Ланглес та ін., використовуючи озон як дезінфікуючий засіб [22]. ГХН краще переноситься, легко доступний і дешевший порівняно з іншими антисептичними засобами [27]. Внутрішньовенне введення комерційного препарату ГХН «ВетОкс» зі 40 % розчином глюкози у співвідношенні 1:1 в комплексі лікування хворих на субклінічний кетоз корів

сприяє швидкому відновленню біохімічних показників крові, функції печінки, імунного й антиоксидантного статусу [15]. Цю речовину офіційно застосовують для знезараження водопровідної води [25]. Є відомості, що ГХН знижує вміст гістаміну в крові людей за важких отруень психофармакологічними речовинами [12]. Відомо також, що гістамін легко піддається окисненню. Враховуючи те, що ГХН може потрапляти в організм як дезінтоксикант під час лікування, під час вживання водопровідної води, а також те, що з кожним роком зростає кількість людей із алергічними проявами, де провідну роль відіграє гістамін (що викидається у кров'яне русло), важливо вивчити незалежну дію цих двох речовин і поєднаний їхній вплив на серцевий м'яз, оскільки відомо, що він особливо чутливий до дії гістаміну. Актуальності таким дослідженням додає той факт, що підвищена концентрація гістаміну у крові може з'явитись у людей після вживання їжі з високим вмістом гістаміну, що призводить до інтоксикації [24].

Мета: вивчити вплив гістаміну і ГХН на якісні та кількісні показники серцевого м'яза щурів за допомогою світлової та електронної мікроскопії, а також морфометричного аналізу.

Матеріали та методи

Дослід проводили на білих нелінійних щурах-самцях. Маса тварин була в межах 180–220 г. Експеримент тривав 21 добу. Контролем слугувала 1-ша група тварин. Тваринам 2-ї та 3-ї груп упродовж 14-ти днів підшкірно вводили розчини гістаміну в концентрації 1 та 8 мкг/кг відповідно (розчини гістаміну готували з гістаміну дигідрохлориду). Дози гістаміну є такими, що зумовлюють патологічні прояви в експериментальних умовах [7]. 4-й групі тварин одночасно вводили гістамін концентрацією 1 мкг/кг і ГХН у концентрації 5 мг/л (питну воду замінювали на розчин ГХН). 5-й групі одночасно вводили гістамін у концентрації 1 мкг/кг та ГХН у концентрації 20 мг/л. 6-й і 7-й групі щурів одночасно підшкірно вводили гістамін (концентрація 8 мкг/кг) та вipoювали ГХН (концентрація 5 мг/л та 20 мг/л відповідно). З метою виявлення впливу ГХН на структурні параметри клітин інтактних щурів нами було сформовано ще 8-му і 9-ту групи, де тваринам вipoювали ГХН у концентраціях 5 та 20 мг/л відповідно. З 14-ї доби тваринам припиняли підшкірне введення гістаміну та приймання ГХН. У період від 14-ї до 21-ї доби досліду щури перебували на реабілітації.

На 1-шу, 7-му, 14-ту, 21-шу доби досліду по 5 тварин декапітували під легким ефірним наркозом із дотриманням вимог Європейської конвенції із захисту хребетних тварин, яких використовують з експериментальною та науковою метою (Страсбург, Франція 1986) і згідно з "Загальними принципами роботи на тваринах", затвердженими І Національним конгресом з біоетики (Київ, Україна, 2001). Відбирали зразки верхівки серця. Тканини фіксували у формаліні (15 %). Виготовляли гістозрізи, які фарбували гематоксилін-еозин. Гематоксилін зафарбовує ядра в темно-фіолетовий колір, еозин – цитоплазму в світло-фіолетовий. Гістопрепарати вивчали за допомогою мікроскопа МБР-3 (збільшення $\times 10$, $\times 40$). Фотографування здійснювали фотокамерою HIGH PERFORMANCE COLOR CCD CAMERA VISION, під'єднаною до мікроскопа МБР-3 і комп'ютера LG (програма OLYMPUS DP-Soft). Отримані зображення тканин серця опрацьовували, використовуючи комп'ютерну програму Image J [8]. За допомогою цієї програми визначали такі показники: 1) Площа профілю ядра кардіоміоцита (S_j), μm^2 . 2) Периметр профілю ядра кардіоміоцита (P_j), μm . 3) Коефіцієнт форми ядра кардіоміоцита ($F = P^2/4PS$; де P – периметр, S – площа об'єкта, $\Pi = 3,14$). Якщо F дорівнює 1, то це свідчить, що округлість ядра є ідеальною. Чим ближче значення F до 0, тим більше витягнутою буде округлість. 4) Більший діаметр

поперечного перерізу ядра кардіоміоцита, мкм. 5) Менший діаметр поперечного перерізу ядра кардіоміоцита, мкм. 6) Коефіцієнт елонгації ядра кардіоміоцита – відношення більшого діаметра ядра до меншого.

Статистичну обробку результатів досліджень проводили з використанням програми „Excel-2010” для Windows. Для оцінки достовірності різниці між статистичними характеристиками двох альтернативних сукупностей даних обчислювали коефіцієнт Стьюдента. Достовірною вважалася різниця за показника достовірності $p \geq 0,95$, $p \geq 0,99$, $p \geq 0,999$.

Проводили електронно-мікроскопічне дослідження міокарда щурів 1-ї, 3-ї, 6-ї, 7-ї експериментальних груп на 7-му та 14-ту доби досліду. Для електронної мікроскопії зразки тканин фіксували (протягом 1 год за $t=4$ °C) 1,5 % розчином глутарового альдегіду в 0,2 М какодилатному буфері (pH 7,2). Після цього зразки промивали какодилатним буфером і додатково фіксували 2 %-вим розчином чотирьохокису осмію в тому ж буфері протягом 1 год ($t=4$ °C). Препарати відмивали від фіксаторів і зневоднювали у зростаючих концентраціях етилового спирту (50°, 70°, 90° і 100°). Додатково зневоднювали у 2-х змінах окису пропілену та поміщали в епоксидну смолу епон-812. Для виготовлення зрізів використовували ультрамікромом УМТП-6 з алмазним ножом. Ультразрізи контрастували 2 %-вим розчином уранілацетату протягом 15 хв і додатково цитратом свинцю за Рейнольдсом [28]. Зрізи переглядали і фотографували за допомогою електронного трансмісійного мікроскопа ПЕМ-100 [11, 19].

Результати і їхнє обговорення

Нами встановлено, що гістамін у концентрації 1 і 8 мкг/кг зумовлює достовірне зниження показників площі та периметру поперечного перерізу ядер кардіоміоцитів щурів приблизно на 30 % на 1-шу добу досліду. На цю добу досліду ядра клітин серцевого м'яза набувають більш вираженої кулястої форми, про що свідчить коефіцієнт форми F (див. таблицю). Зменшується більший діаметр поперечного перерізу ядер на 25 % за впливу гістаміну обох досліджуваних концентрацій на 1-шу добу їхнього підшкірного введення. Проте на 7-му добу гістамін тільки у нижчій концентрації (1 мкг/кг) зумовлює зниження периметру ядер на 15 % та підвищення їхньої округлості на 30 % порівняно з контролем. Згідно з теоретичними даними, деяке зниження об'єму ядер відбувається за сублетальної альтерації (зворотного пошкодження). За цих умов відбувається конденсація і маргіналія хроматину. Конгломерат хроматину з'являється в результаті зниження внутрішньоклітинного рН за посиленого гліколізу [18]. Двотижневе введення в організм щурів гістаміну в концентрації 8 мкг/кг веде до збільшення площі, периметру та більшого діаметра поперечного перерізу ядер кардіоміоцитів на 45, 23 та 26 % відповідно. Ці зміни посилюються на 21-шу добу (реабілітація). Збільшення площі ядер свідчить про підвищення біосинтетичної активності клітин. Варто відмітити, що клітини серцевого м'яза за впливу гістаміну погано профарбовуються, їхня саркоплазма або недофарбована, або перефарбована, що свідчить про функціональні зміни в кардіоміоцитах (рис. 1, б, в).

За допомогою електронно-мікроскопічних досліджень виявлено, що за дії гістаміну в концентрації 8 мкг/кг переважна більшість мітохондрій морфологічно не змінені (як і у контролі) (рис. 2, а), правильної форми з електронно-щільним матриксом, проте деякі з них мають світлий матрикс, що свідчить про початкові зміни їхньої будови та функцій. Окремі ділянки міофібрил розволоknені, що свідчить про незначне порушення зв'язку між актиновими і міозиновими міофіламенами, а як наслідок – і про зміну скоротливої функції міокарда за дії гістаміну. Наявні щільні контакти без видимих змін (рис. 2, б).

Плазматична мембрана, яка утворює щільні контакти, з чіткими контурами свідчить про її неушкодженість (рис. 2, б). Гемокапіляри, як і у контролі, заповнені колоїдним вмістом зі середньою електронною щільністю, в окремих містяться еритроцити. Ядра з переважанням еухроматину свідчать про їхню функціональну активність. Відомо, що деспіралізація гетерохроматину сприяє активації метаболічної та скоротливої функції кардіоміоцитів [5].

Вже на 14-ту добу дії гістаміну (8 мкг/кг) виявляються зміни у структурі сполучної тканини ретикулярного типу (решітчастих волокон). Відомо, що численні щільні решітчастих волокон наповнені лімфатичною речовиною. Ультраструктурні порушення цієї тканини свідчать про порушення лімфообігу серця. Вміст гемокапілярів на цю добу досліду зазнає змін, де колоїдні включення зосереджуються нерівномірно у його просвіті, утворюють конгломерати. Це свідчить про порушення реологічних властивостей крові за безпосередньої участі гістаміну. Варто відмітити, що на окремих ділянках плазматична мембрана втрачає свою чітку оконтурованість, а також подекуди ушкоджуються щільні контакти (рис. 2, в, г, д).

Отже, гістамін до 7-ї доби досліду зумовлює зниження площі та периметру ядер із подальшим зростанням їхніх розмірів порівняно з контролем вже на 14-ту добу. Гістамін у вищій досліджуваній концентрації призводить до порушення структури кардіоміоцитів. Більш виражені зміни характерні на 14-ту добу дії біогенного аміну. Відомо, що в серцевому м'язі відбувається проведення електрохімічного імпульсу і перетворення хімічної енергії на механічну, необхідну для скорочення кардіоміоцитів. Тому структурні зміни міокарда на клітинному рівні зумовлюють порушення роботи цього органа за впливу гістаміну. Відомо, що гістамін викликає пряму ішемічну вазоконстрикцію через H_1 рецептори, позитивну ізотропію через H_2 -рецептори та позитивну хронотропію серця за допомогою комбінованих механізмів H_1 та H_2 -рецепторів [23]. Гістамін може перешкоджати деполаризації та реполаризації мембрани через його вплив на потоки кальцію та калію у кардіоміоцитах. Ці ефекти опосередковуються H_2 -рецептором. Тому пряма активація гістамінового рецептора може викликати аритмію [21]. Проте є повідомлення, що під час гострого інфаркту міокарда за результатами аналізів *in vivo* та *in vitro* дефіцит гістаміну сприяє апоптозу кардіоміоцитів та інгібує інфільтрацію макрофагів, що веде до загострення пошкодження міокарда [26].

Додавання до питної води ГХН у концентрації 5 мг/л зумовлює на 1-шу добу лише підвищення округлості ядер кардіоміоцитів щурів на 19 %. Такі зміни притаманні і на 7-му добу дії цього чинника, де поряд із ними відбувається збільшення площі поперечного перерізу ядер (на 28 %) та більшого діаметра поперечного перерізу ядер (на 20 %). Двотижневе введення в організм тварин ГХН у нижчій досліджуваній концентрації веде до зміни більшості досліджуваних морфометричних показників. Так, встановлено збільшення площі (на 94 %) та периметру (на 43 %), більшого (на 44 %) і меншого (на 34 %) діаметра поперечного перерізу ядер. Ці зміни у ядрах кардіоміоцитів залишаються і після реабілітаційного періоду (див. таблицю). Збільшення площі, периметру, більшого діаметра, коефіцієнта елонгації поперечного перерізу ядер відбувається вже на першу добу дії ГХН у вищій досліджуваній концентрації – 20 мг/л. Поряд із цим знижується коефіцієнт форми ядер (на 15 %), що свідчить про підвищення овальності ядер. Проте до 7-ї доби морфометричні зміни ядер є менш вираженими. На цю добу виявлено підвищення площі профілю ядер (на 25 %) та зростання коефіцієнта форми ядер (на 27 %). Треба відмітити, що подальше приймання щурами ГХН у концентрації 20 мг/л зумовлює повторне порушення досліджуваних показників, зміни яких є такими ж самими, як і на 1-шу добу досліду. Після припинення введення в організм тварин ГХН у концентрації 20 мг/л (на 21-шу добу досліду) значно під-

Морфометричні показники ядер кардіоміоцитів щурів
за дії гістаміну та гіпохлориту натрію

№ групи	Ся, мкм ² , M±m, p	Ря, мкм, M±m, p	F M±m, p	Більший діаметр попереч. перер. ядра, мкм, M±m, p	Менший діаметр попереч. перер. ядра, мкм, M±m, p	Коефіцієнт елонгації ядра, M±m, p	
1 доба	Контроль	106,07±1,15	44,39±1,02	0,68±0,03	14,17±0,69	9,62±0,42	1,5±0,14
	Гістамін, 1мкг/кг	65,75±2,88***	31,54±1,16***	0,83±0,03**	10,46±0,33**	8,02±0,34*	1,32±0,08
	Гістамін, 8мкг/кг	73,39±3,87***	32,05±0,86***	0,89±0,02**	10,67±0,39**	8,75±0,28	1,22±0,05
	ГХН, 5 мг/л	110,14±6,95	41,43±1,69	0,81±0,04*	13,69±0,88	10,32±0,65	1,36±0,15
	ГХН, 20мг/л	155,47±4,33***	58,54±2,3**	0,58±0,03*	22,41±0,98***	8,88±0,33	2,45±0,15**
	Гістамін, 1мкг/кг + ГХН, 5 мг/л	185,94±7,22***	52,59±1,42**	0,84±0,02**	18,66±0,96**	12,73±0,31***	1,47±0,1
	Гістамін, 1мкг/кг + ГХН, 20 мг/л	153,88±7,53**	49,99±2,19	0,78±0,04	17,76±1,13*	11,14±0,68	1,59±0,14
	Гістамін, 8мкг/кг + ГХН, 5 мг/л	248,71±14,1***	61,63±0,73***	0,78±0,01*	20,37±1,09**	14,8±0,68***	1,4±0,14
7 доба	Контроль	102,36±3,91	45,59±1,83	0,63±0,04	13,06±0,38	9,99±0,28	1,32±0,06
	Гістамін, 1 мкг/кг	98,64±6,29	38,93±1,49*	0,82±0,04**	12,39±0,5	10,12±0,42	1,23±0,06
	Гістамін, 8 мкг/кг	100,13±14,27	41,11±4,21	0,76±0,07	14,04±1,12	9,02±1	1,52±0,13
	ГХН, 5 мг/л	130,56±7,66*	44,75±0,85	0,82±0,05*	15,65±0,47**	10,65±0,65	1,5±0,13
	ГХН, 20мг/л	128,14±4,76**	44,94±1,4	0,8±0,04*	15,43±1,11	10,68±0,45	1,41±0,12
	Гістамін, 1мкг/кг + ГХН, 5 мг/л	142,87±6,59**	47,83±1,31	0,79±0,05*	17,14±0,75**	10,7±0,7	1,57±0,12
	Гістамін, 1мкг/кг + ГХН, 20 мг/л	174,75±5,67***	53,53±1,32**	0,77±0,02*	19,18±0,65***	11,64±0,45*	1,66±0,09*
	Гістамін, 8мкг/кг + ГХН, 5 мг/л	194,74±7,51***	54,56±1,12**	0,79±0,03*	17,99±0,4***	13,14±0,31***	1,38±0,06
14 доба	Контроль	65,96±7,59	31,84±1,4	0,79±0,03	10,49±0,48	7,85±0,53	1,35±0,06
	Гістамін, 1мкг/кг	85,95±7,72	37,71±2,14	0,76±0,04	13,04±0,77*	8,43±0,7	1,6±0,19
	Гістамін, 8мкг/кг	95,48±4,54*	39,06±1,14**	0,79±0,05	13,17±0,38**	9,24±0,39	1,44±0,07
	ГХН, 5 мг/л	128,12±9,24***	45,52±3,16**	0,81±0,06	15,14±0,49***	10,52±0,45**	1,42±0,04
	ГХН, 20мг/л	143,81±6,58***	53,83±1,02***	0,62±0,02**	21,16±0,74***	8,67±0,35	2,3±0,08***
	Гістамін, 1мкг/кг + ГХН, 5 мг/л	165,43±4,49***	52,75±0,85***	0,76±0,03	19,16±0,99***	11,24±0,79**	1,65±0,08*
	Гістамін, 1мкг/кг + ГХН, 20 мг/л	195,79±11,32***	57,07±2,12***	0,76±0,03	20,59±0,84***	12,15±0,75**	1,72±0,13*
	Гістамін, 8мкг/кг + ГХН, 5 мг/л	140,77±5,12***	47,49±2,17***	0,79±0,05	15,63±0,6***	11,49±0,26***	1,37±0,07
21 доба	Контроль	79,84±5,87	34,51±0,88	0,83±0,04	11,02±0,42	9,12±0,39	1,21±0,05
	Гістамін, 1мкг/кг	63,79±5,69	31,04±0,97*	0,82±0,02	9,94±0,66	8,13±0,27	1,22±0,07
	Гістамін, 8мкг/кг	125,63±3,76***	44,15±0,87**	0,81±0,03	13,91±0,36***	11,4±0,14**	1,23±0,03
	ГХН, 5 мг/л	136,52±8,88**	44,81±1,89**	0,85±0,02	15,52±0,55***	10,76±0,33*	1,39±0,02*
	ГХН, 20мг/л	216,19±3,43***	59,04±1,01***	0,78±0,02	19,12±0,59***	14,44±0,39***	1,33±0,08
	Гістамін, 1мкг/кг + ГХН, 5 мг/л	187,99±5,5***	57,68±2,37***	0,72±0,06	21,18±2,09**	11,77±1,22	1,73±0,16
	Гістамін, 1мкг/кг + ГХН, 20 мг/л	245,23±4,85***	59,42±1,41***	0,88±0,03	21,09±1,11***	14,93±0,61***	1,43±0,13
	Гістамін, 8мкг/кг + ГХН, 5 мг/л	255,25±12,11***	63,45±1,09***	0,79±0,02	23,13±0,48***	14,04±0,52***	1,66±0,06***
Гістамін, 8мкг/кг + ГХН, 20мг/л	113,38±4,41**	43,09±1,65**	0,87±0,03	14,94±0,93**	9,78±0,56	1,56±0,17	

вищуються розміри площі (на 171 %), периметру (на 71 %), більшого (на 74 %) і меншого (на 58 %) діаметра поперечного перерізу ядер кардіоміоцитів (див. таблицю).

Нами встановлено, що на 1-шу добу дії ГХН у концентрації 5 мг/л у міокарді відбуваються зміни, які виявляються надмірною кількістю еритроцитів у пухкій сполучній тканині, втратою чіткості меж плазматичних мембран кардіоміоцитів, утворенням вакуолей навколо окремих ядер (рис. 1, з). Ці зміни посилюються до 14-ї доби (вакуолізація саркоплазми, зміни у сполучній тканині) і залишаються такими ж і після реабілітаційного періоду (рис. 1, д). Менш виражені зміни у серцевому м'язі зафіксовані за дії ГХН у концентрації 20 мг/л. За впливу ГХН (20 мг/л) відбувається незначна вакуолізація саркоплазми переважно на 14-ту добу досліджу, тоді як у сполучній тканині структурних порушень не виявлено (рис. 1, е). Варто зазначити, що будова міокарда є у нормі на 21-шу добу досліджу (реабілітація). Відомо, що вакуолізація клітин свідчить про міокардіодистрофію. Структурні зміни серця відбуваються за рахунок порушення концентрації кисню в кардіоміоцитах, що призводить до змін вуглеводного і білкового обмінів, електролітного дисбалансу міокарда [13].

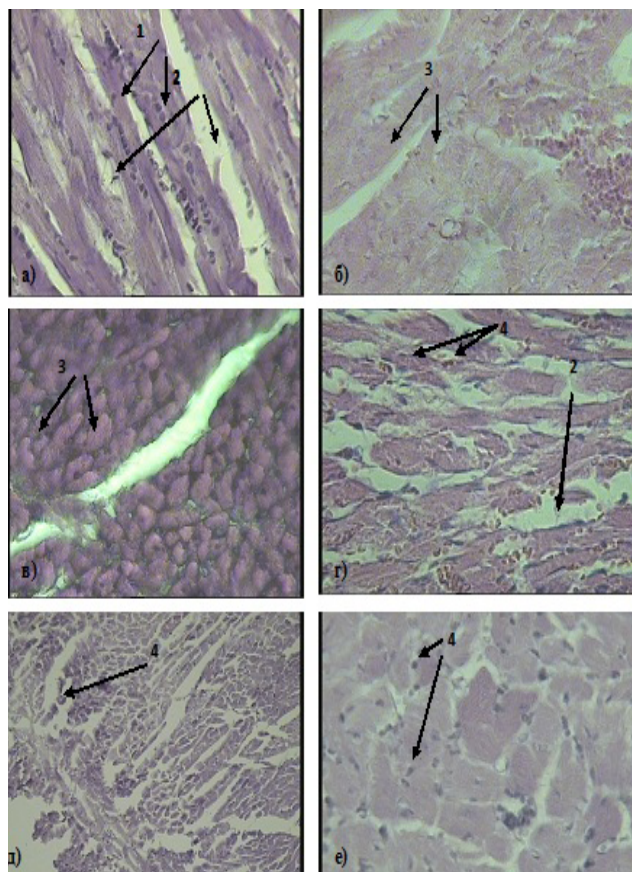


Рис. 1. Верхівка серця щура. Фарбування гематоксилін-еозином: а) контроль, 7 доба. Ок. 10, об. 40; б) гістамін, 1 мкг/кг. 1 доба. Ок. 10, об. 40; в) гістамін, 1 мкг/кг. 21 доба. Ок. 10, об. 40; г) гіпохлорит натрію, 5 мг/л. 1 доба. Ок. 10, об. 40; д) гіпохлорит натрію, 5 мг/л. 14 доба. Ок. 10, об. 10; е) гіпохлорит натрію, 20 мг/л. 14 доба. Ок. 10, об. 40. Тут і далі: 1 – ядро; 2 – пухка сполучна тканина; 3 – саркоплазма; 4 – вакуолізація саркоплазми

Отже, додавання до питної води ГХН у серцевому м'язі змінює розміри ядер і зумовлює гідропічну дистрофію, причому нижча концентрація цієї сполуки чинить більш виражений вплив на пізніх етапах досліджуваної речовини у вищій концентрації зумовлює періодичні порушення будови (на 1-шу та 14-ту доби досліджу) кардіоміоцитів.

Нами встановлено, що одночасне підшкірне введення щурам гістаміну в концентраціях 1 і 8 мкг/кг та приймання ГХН у концентрації 5 мг/л на 1-шу добу досліджу підвищує досліджувані морфометричні показники. Причому за сумісного введення ГХН (5 мг/л) і гістаміну у вищій концентрації (8 мкг/кг) відбувається більш інтенсивне їхнє зростання. Так, площа профілю поперечного перерізу ядра збільшується на 134 %, периметр профілю поперечного перерізу ядра – на 39 %, коефіцієнт форми ядра – на 15 %, більший діаметр поперечного перерізу ядра – на 44 %, менший діаметр поперечного перерізу ядра – на 54 %. Варто відмітити, що показники збільшуються як порівняно з контролем, так і порівняно з групами тварин, яким підшкірно вводили гістамін, а також яким тільки виводили ГХН у концентрації 5 мг/л (див. таблицю). Така ж тенденція щодо змін показників залишається і на 7-му, і на 14-ту доби одночасної дії гістаміну (1 і 8 мкг/кг) та ГХН (5 мг/л), а також і після реабілітаційного періоду (21-ша доба).

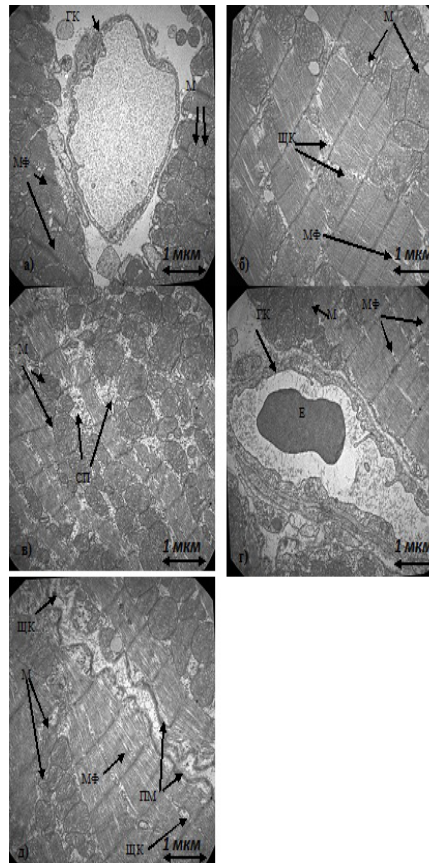


Рис. 2. Електронна мікрофотографія кардіоміоцитів верхівки серця щура: а) контроль, 7 доба. Зб. 20 000; б) гістамін, 8 мкг/кг, 7 доба. Зб. 22 000; в) гістамін, 8 мкг/кг, 14 доба. Зб. 22 000; г) гістамін, 8 мкг/кг, 14 доба. Зб. 22 000; д) гістамін, 8 мкг/кг, 14 доба. Зб. 22 000. Тут і далі: М – мітохондрія; ГК – гемокapіляр; МФ – міофібрила; ЦК – щілинний контакт; СП – саркоплазма; Е – еритроцит; ПМ – плазматична мембрана

Поряд зі збільшенням розмірів ядер за одночасних ін'єкцій гістаміну в концентрації 1 мкг/кг і перорального введення шурам ГХН у концентрації 5 мг/л зростає проникність гемокапілярів, у результаті чого клітини крові (еритроцити) переходять у шар пухкої сполучної тканини. Відомо, що тонкі прошарки цієї сполучної тканини у серцевому м'язі містять капіляри [9]. Збільшення проникності гемокапілярів свідчить про порушення транскапілярного обміну [2]. Саркоплазма клітин добре сприймає фарбник. В оптично прозорих і добре профарбованих ядрах чітко виявляються по два і більше ядерця, що свідчить про зростання біосинтетичних процесів. Між сусідніми клітинами наявні анастомози (рис. 3, а, б, в). На першу добу дії гістаміну у вищій досліджуваній концентрації (8 мкг/кг) та одночасного впливу ГХН у концентрації 5 мг/л виявлено зменшення просвіту між кардіоміоцитами за рахунок набрякання клітин, саркоплазма яких візуально рихла (рис. 3, з). Саркоплазма клітин і ядра оптично непрозорі, що свідчить про порушення метаболізму в них. На 7-му добу поєднаної дії речовин відбувається вакуолізація саркоплазми (рис. 3, д). До 21-ї доби гідропічна дистрофія зберігається, проте покращується сприймання фарбника клітинами, що свідчить про позитивні зрушення у кардіоміоцитах. Відомо, що збільшення розмірів ядер, які є неправильної форми, оточені світлою зоною (так званим перинуклеарним німбом, утвореним масивними скупченнями глікогену), відбувається за гіпертрофічної кардіоміопатії [1]. Отже, поєднана дія гістаміну в концентрації 8 мкг/кг та ГХН у концентрації 5 мг/л зумовлюють виражений негативний вплив на структуру міокарда щурів.

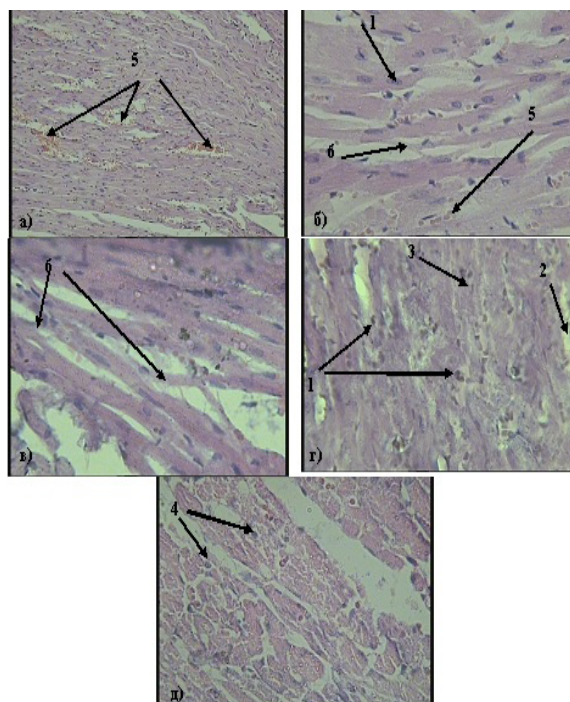


Рис. 3. Верхівка серця щура за одночасного впливу гістаміну та гіпохлориту натрію в концентрації 5 мг/л. Фарбування гематоксилін-еозином: а) гістамін, 1 мкг/кг + ГХН, 5 мг/л, 1 доба. Ок. 10, об. 10; б) гістамін, 1 мкг/кг + ГХН, 5 мг/л, 1 доба. Ок. 10, об. 40; в) гістамін, 1 мкг/кг + ГХН, 5 мг/л, 7 доба. Ок. 10, об. 40; г) гістамін, 8 мкг/кг + ГХН, 5 мг/л, 1 доба. Ок. 10, об. 40; д) гістамін, 8 мкг/кг + ГХН, 5 мг/л, 7 доба. Ок. 10, об. 40. Тут і далі: 5 – еритроцити; 6 – анастомози

За допомогою електронно-мікроскопічних досліджень виявлено, що одночасне введення в організм тварин гістаміну в концентрації 8 мкг/кг та ГХН у концентрації 5 мг/л на 7-му добу досліду зумовлює ушкодження скоротливих елементів. Міофібрили втрачають паралельне розташування, подекуди відбувається їхня руйнація (рис. 4, а). Проте ці зміни нівелюються на 14-ту добу досліду (рис. 4, б). У ядрах клітин переважає еухроматин, що свідчить про зростання їхньої функціональної активності (рис. 4, б). Потрібно зазначити, що у значній кількості мітохондрій електронна щільність матриксу знижена, а це свідчить про деструктивні зміни (рис. 4, в).

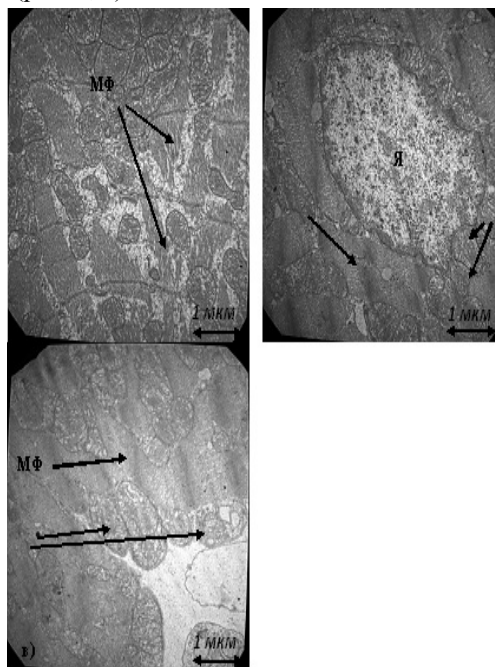


Рис. 4. Електронна мікрофотографія кардіоміоцитів верхівки серця щура за дії гістаміну в концентрації 8 мкг/кг та гіпохлориту натрію в концентрації 5 мг/л: а) 7 доба. Зб. 22 000; б-в) 14 доба. Зб. 22 000. Тут і далі: Я – ядро

Приймання щурами ГХН у концентрації 20 мг/л на тлі дії гістаміну в концентрації 1 мкг/кг змінює площу поперечного перерізу ядер міокарда та більший діаметр поперечного перерізу ядер, де ці показники підвищуються на 45 та 25 % відповідно (див. таблицю). Зростання показників відбувається і на 7, 14, 21 (реабілітація) доби досліду. У цей час змінюються також інші морфометричні показники (збільшення периметру, коефіцієнта форми, меншого діаметра, коефіцієнта елонгації ядер). Одночасна дія ГХН у концентрації 20 мг/л та гістаміну в концентрації 8 мкг/кг зумовлює значне зростання позначок досліджуваних показників на 1-шу добу досліду. Так, площа поперечного перерізу підвищується на 141 %, а периметр – на 40 %, коефіцієнт форми ядер – на 22 %, що свідчить про підвищення округлості ядер кардіоміоцитів. Проте вже на 7-му добу поєднаної дії гістаміну (8 мкг/кг) і ГХН (20 мг/л) зростання показників розміру ядра є менш інтенсивними. Наприклад, площа поперечного перерізу ядер зростає лише на 30 %, і показник залишається на цьому ж рівні також і на 14-ту, і на 21-шу доби.

За допомогою світлової мікроскопії встановлено, що одночасна дія гістаміну (1 мкг/кг) та ГХН (20 мг/л) не зумовлює якісних змін структури міокарда щурів на 1-шу добу

досліді. Проте вже до 14-ї доби розвивається перичелюлярний і периваскулярний набряк (рис. 5, *a*). Після реабілітаційного періоду зберігається інфільтрація навколо судин міокарда та відбувається зменшення просвіту між кардіоміоцитами (рис. 5, *б*). Зменшення сполучної тканини та вакуолізацію саркоплазми виявлено на 1-шу добу одночасної дії гістаміну в концентрації 8 мкг/кг та ГХН у концентрації 20 мг/л (рис. 5, *в*). З 7-ї доби відбувається набряк сполучної тканини та периваскулярний набряк (рис. 5, *з*). Треба відмітити, що після реабілітаційного періоду ці зміни трохи нівелюються (рис. 5, *д*).

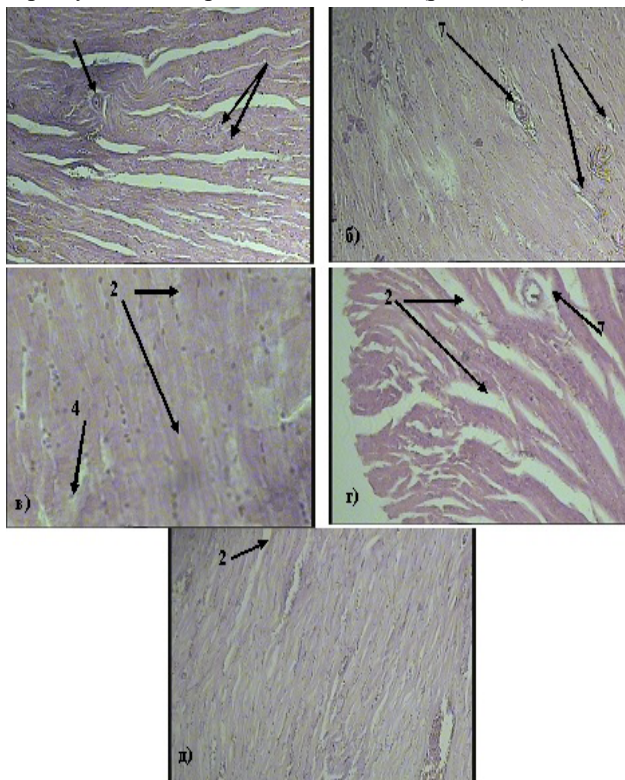


Рис. 5. Верхівка серця щура за поєднаного впливу гістаміну та гіпохлориту натрію в концентрації 20 мг/л. Фарбування гематоксилін-еозином: *a*) гістамін, 1 мкг/кг + ГХН, 20 мг/л, 14 доба. Ок. 10, об. 10; *б*) гістамін, 1 мкг/кг + ГХН, 20 мг/л, 21 доба. Ок. 10, об. 10; *в*) гістамін, 8 мкг/кг + ГХН, 20 мг/л, 1 доба. Ок. 10, об. 40; *з*) гістамін, 8 мкг/кг + ГХН, 20 мг/л, 7 доба. Ок. 10, об. 10; *д*) гістамін, 8 мкг/кг + ГХН, 20 мг/л, 21 доба. Ок. 10, об. 10. Тут: 7 – периваскулярний набряк

Нами встановлено, що вплив ГХН у концентрації 20 мг/л на фоні дії гістаміну в концентрації 8 мкг/кг зумовлює значне порушення ультраструктури кардіоміоцитів на 7-му добу досліді. Так, виявлено зони із втратою міофібрил, розширенням цистерн саркоплазматичного ретикулуму, просвітленням матриксу та порушенням паралельного розташування крист мітохондрій (рис. 6, *a*). Варто відмітити, що межі клітин залишаються без змін, що свідчить про перебування в нормі структури плазматичних мембран. У ядрах клітин міокарда наявні ділянки з еухроматином і гетерохроматином, ядерце (рис. 6, *б*). На 14-ту добу поєднаної дії досліджуваних речовин збільшується кількість мітохондрій різних розмірів, а також тих, які втратили округлу форму; окремі міофібрили скоротливого апарату розташовуються антипаралельно. Збільшення кількості мітохондрій і їхні невеликі розміри

свідчать про гіперплазію органел [2]. На цю добу досліду залишаються розширеними цистерни саркоплазматичного ретикулу (рис. 6, в, з). Тому можна твердити, що поєднаний вплив гістаміну в концентрації 8 мкг/кг та ГХН у концентрації 20 мг/л зумовлює значні патологічні прояви у міокарді.

Отже, одночасне введення в організм щурів гістаміну і ГХН у концентрації 5 мг/л зумовлює зростання морфометричних показників ядер кардіоміоцитів, підвищення вмісту багатоядерцевих ядер і активацію дистрофічних процесів клітин. Відбувається ушкодження міофібрил, мітохондрій. Приймання ГХН у концентрації 20 мг/л на фоні дії гістаміну зумовлює дистрофічні зміни кардіоміоцитів і посилення проникності судин міокарда, зростання площі, периметру й інших морфометричних показників ядер, наявні зміни у пухкій сполучній тканині, вакуолізація саркоплазматичного ретикулу, ушкодження мітохондрій та скоротливого апарату кардіоміоцитів.

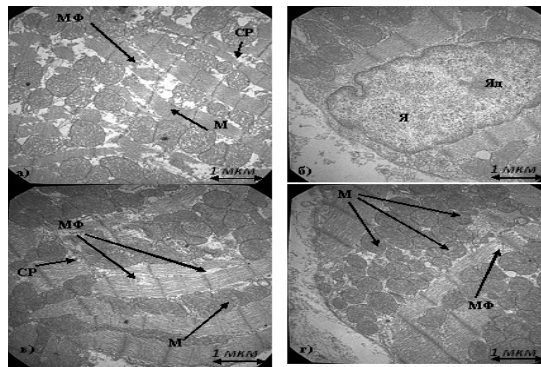


Рис. 6. Електронна мікрофотографія кардіоміоцитів верхівки серця щура за одночасної дії гістаміну в концентрації 8 мкг/кг та гіпохлориту натрію в концентрації 20 мг/л: а) 7 доба. Зб. 22 000; б-з) 14 доба. Зб. 22 000. Тут: СР – саркоплазматичний ретикулум; Яд – ядро

На підставі результатів дослідження будови міокарда методами світлової та електронної мікроскопії проведено морфометричний аналіз і встановлено, що гістамін початково знижує площу і периметр ядер кардіоміоцитів. Проте до 14-ї доби морфометричні показники зростають порівняно з контролем. Гістамін у вищій досліджуваній концентрації зумовлює розволокнення міофібрил, зміни сполучної тканини кардіоміоцитів. Додавання до питної води ГХН у серцевому м'язі веде до збільшення розмірів ядер та до гідропічної дистрофії. Одночасне підшкірне введення щурам гістаміну та приймання ГХН підвищує позначки морфометричних показників. За сумісного введення ГХН у концентрації 5 мг/л і гістаміну в концентрації 8 мкг/кг відбувається більш інтенсивне їхнє підвищення, а також зменшення просвіту між кардіоміоцитами, гідропічна дистрофія, руйнація міофібрил. Поєднаний вплив ГХН у концентрації 20 мг/л та гістаміну зумовлюють перичелюлярний і периваскулярний набряк кардіоміоцитів. Більш виражені зміни у клітинах відбуваються за одночасної дії гістаміну в концентрації 8 мкг/кг та ГХН у концентрації 20 мг/л, де зафіксовано порушення будови мітохондрій, саркоплазматичного ретикулу та скоротливого апарату.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Амосова Е. Н. Кардіоміопатії. К.: Книга плюс, 1999. 213 с.
2. Боднар Я. Я., Ваврух П. О., Ваврух Г. П. Ультраструктурные изменения кардиомиоцитов при кардиомиопатии, индуцированной введением цитостатиков // *Фундаментальные исследования*. 2013. № 9. С. 810–815.

3. Владыка А. С., Суслов В. В., Тарабрин О. А. Инфузионная терапия при критических состояниях. К.: Логос, 2010. 274 с.
4. Жаріков М. Ю. Тканинні базофіли серця людини в нормі (огляд літератури) // Український морфологічний альманах. 2013. Т. 11. № 3. С. 96–99.
5. Загоруйко Г. Е., Загоруйко Ю. В. Возрастные изменения размеров и числа кардиомиоцитов, их ядер в процессе пренатального и раннего постнатального развития сердца крыс // Вісн. проблем біології і медицини. 2017. Вип. 4. Т. 3 (141). С. 304–311.
6. Знак З. О. Дослідження процесу очищення стоків ВАТ «КАРПАТНАФТОХІМ» речовинами натрію гіпохлориту потенціометричним методом // Вісн. нац. ун-ту «Львів. політехніка» / Хімія, технологія речовин та їх застосування. 2012. № 726. С. 20–25.
7. Комаренко А., Терехов А., Воробйова А. та ін. Дослідження ролі H_1 -рецепторів у реакціях ворітних судин печінки щурів на гістамін // Черкас. нац. ун-т ім. Б. Хмельницького. Сер. біол. 2008. Т. 128. С. 54–58.
8. Конюхов А. Л. Руководство к использованию программного комплекса ImageJ для обработки изображений: учеб. метод. пособие. Томск: кафедра ТУ, ТУСУР, 2012. 105 с.
9. Кузнецов С. Л., Мушкамбаров Н. Н., Горячкина В. Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии. М.: Мед. информ. агентство, 2002. 374 с.
10. Лесик Д. В., Ханферян Р. А., Андреева А. Н. Роль гистамина и гистаминовых рецепторов $H_{3/4}$ -типа в регуляции синтеза IgE при atopических заболеваниях // Кубанский науч. мед. вестн. 2006. № 1. С. 77–80.
11. Мандзинець С. М., Кулачковський О. Р., Бура М. В. Зміни ультраструктурної організації клітин зародків в'юна за умов впливу авермектину // Цитология и генетика. 2011. Т. 5. С. 58–64.
12. Петров С. И. Применение гипохлорита натрия в клинической токсикологии: дис. ... д-ра мед. наук. М., 2005. 197 с.
13. Покотило П. Б., Логаши М. В., Покотило В. П., Кривко Ю. Я. Особливості будови міокарда та його судинного русла у білих щурів на ранніх термінах (7–14 доби) перебігу експериментальної опіоїдної інтоксикації // Галицький лікарський вісн. 2015. Т. 22. № 3. (Ч 2). С. 50–53.
14. Порядин Г. Ф. Медиаторы воспаления. М.: Рос. гос. мед. ун-т, 2006. 22 с.
15. Ульох Л. Г. Перспективи застосування детоксикаційної терапії за внутрішньої патології тварин // Наук. вісн. вет. медицини. 2010. Вип. 5 (78). С. 192–195.
16. Циркин В. И., Хлыбова С. В. Роль гистамина в репродукции (обзор литературы) // Вятский мед. вестн. 2006. № 3–4. С. 63–68.
17. Чекман І. С., Бобирьов В. М., Кресюн В. Й. та ін. Фармакологія. Вінниця: Нова Книга, 2014. 432 с.
18. Шлопов В. Г. Патологічна анатомія. Вінниця: Нова Книга, 2004. 768 с.
19. Vodnarchuk N. O., Kulachkovsky O. R., Mandzynets S. M., Sanagurskiy D. I. Structural changes of loach embryos during embryogenesis under the influence of Flurenizyd // Annales UMCS, sectio ee zootechnica. 2016. Vol. 34. No 4. P. 19–30.
20. Estelle F., Simons R. H1-histamine blockers: increasing value in treatment allergic diseases // J. Allergy Clin. Immunol. 2003. Vol. 112. No 4. P. 42–52.
21. Genovese A., Spadaro G. Highlights in cardiovascular effects of histamine and H1-receptor antagonists // Allergy. 1997. Vol. 52. P. 67–78.
22. Jean-Marie Laplace, Magalie Thuault, Axel Hartke et al. Sodium hypochlorite stress in *Enterococcus faecalis*: influence of antecedent growth conditions and induced proteins // Current Microbiology. 1997. Vol. 34. P. 284–289.
23. Kang Y. H., Wei H. M., Fisher H., Merrill G. F. Histamine-induced changes in coronary circulation and myocardial oxygen consumption: influences of histamine receptor antagonists // FASEB J. 1987. Vol. 1. P. 483–489.

24. Kovacova-Hanuszkova E., Buday T., Gavliakova S., Plevkova J. Histamine, histamine intoxication and intolerance // *Allergol Immunopathol (Madr)*. 2015. Vol. 43. No 5. P. 498–506.
25. Lebedev A. T., Shaydullina G. M., Sinikova N. A., Harchevnikova N. V. GC–MS comparison of the behavior of chlorine and sodium hypochlorite towards organic compounds dissolved in water // *Water Research*. 2004. Vol. 38. P. 3713–3718.
26. Long Deng, Tao Hong, Jinyi Lin et al. Histamine deficiency exacerbates myocardial injury in acute myocardial infarction through impaired macrophage infiltration and increased cardiomyocyte apoptosis // *Scientific Reports*. 2015. Vol. 5. P. 1–12.
27. Melissa Lee, Hugo Van Bever. The role of antiseptic agents in atopic dermatitis // *Asia Pac Allergy*. 2014. Vol. 4. C. 230–240.
28. Reynolds E. S. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy // *J. Cell Biol*. 1963. Vol. 17. P. 208–212.

Стаття: надійшла до редакції 27.02.18

доопрацьована 13.07.18

прийнята до друку 05.10.18

STRUCTURAL CHANGES IN RATS MYOCARDIUM UNDER THE INFLUENCE OF HISTAMINE AND SODIUM HYPOCHLORITE

N. Harasym, O. Bishko-Moskalyuk, O. Kulachkovsky, A. Shumska,
A. Tarnovska, M. Halan, D. Sanahursky

*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: garasymnataly@gmail.com*

Influence of sodium hypochlorite, histamine and their simultaneous action on structural features of rats myocardium on 1 st, 7 th, 14 th day of the experiment and after the rehabilitation period (21st day) was investigated. It has been established that histamine primarily reduces the area and perimeter of nuclei of cardiomyocytes. However, until the 14th day, morphometric indices increase, compared to control. Histamine in the higher investigated concentration causes flocculation of myofibrils, changes in the connective tissue of cardiomyocytes. Sodium hypochlorite in the heart muscle leads to an increase in the size of the nucleus and to hydropic dystrophy, with lower concentrations leading to more pronounced effects in the later stages of the experiment, whereas the substance of interest at higher concentrations causes periodic violations of the structure (onset and 14th day of the experiment) cardiomyocytes. At the simultaneous administration of histamine and sodium hypochlorite into the rats increases the morphometric indices. The combined administration of sodium hypochlorite (5 mg/l) and histamine at a concentration of 8 µg/kg results in more intensive growth, as well as a decrease in lumen between cardiomyocytes, develops hydropathic dystrophy, and the destruction of myofibrils. The combined effect of sodium hypochlorite at a concentration of 20 mg/l and histamine is responsible for pericellular and perivascular edema of cardiomyocytes. More pronounced changes in cells occur with the simultaneous action of histamine in the concentration of 8 µg/kg and sodium hypochlorite at a concentration of 20 mg/l (violation of the structure of mitochondria, sarcoplasmic reticulum, contractile device). Subcutaneous administration of histamine rats at a concentration of 1 µg/kg and sodium hypochlorite at a concentration of 5 mg/l leads to an increase in biosynthetic processes in cardiomyocytes.

Keywords: histamine, sodium hypochlorite, myocardium, morphometry

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

УДК 577.175.1: 661.165.6: 581.19: 662.271.4

**ВПЛИВ РЕГУЛЯТОРІВ РОСТУ НА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ПОКАЗНИКИ
РОСЛИН *BETULA PENDULA* ROTH. ТА *PINUS SYLVESTRIS* L.
НА ПОРОДНИХ ВІДВАЛАХ ВУГІЛЬНИХ ШАХТ**

В. Баранов^{1*}, С. Вашук¹, Л. Карпінєць¹, С. Бешлей², Р. Соханьчак²

¹Львівський національний університет імені Івана Франка

вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

²Інститут екології Карпат НАН України

вул. Стефаника, 11, Львів 79000, Україна

e-mail: baranovhwiw@gmail.com

Визначено вплив регуляторів росту рослин – гібереліну, Епіну-екстра, Циркону та Мочевину-К1 на вміст первинних і вторинних продуктів метаболізму (зокрема, водорозчинних білків, пігментів фотосинтезу, розчинних вуглеводів, фенольних сполук) та активність перекисного окислення ліпідів (ПОЛ) у хвої *Pinus sylvestris* L. і листках *Betula pendula* Roth., які ростуть на породному відвалі Центральної збагачувальної фабрики Червоноградського гірничопромислового району.

У процесі використання практично всіх регуляторів росту концентрація фотосинтезуючих пігментів, зокрема, хлорофілу *a* та хлорофілу *b*, а також вуглеводів підвищувалась і трохи знижувалась у сосни та берези за дії Мочевину-К. Вміст допоміжних пігментів – каротиноїдів у хвої *Pinus sylvestris* залишався на рівні контролю. Вміст каротиноїдів у листках *Betula pendula* був вищим за обприскування гібереліном (157 %) і Цирконом (172 %).

Вміст водорозчинних білків підвищувався під впливом стимуляторів росту як у *Pinus sylvestris*, так і у *Betula pendula*. У берези найефективніше діяв Мочевин-К1, під час обробки якого кількість білка підвищилася на 37,8 %, порівняно з контролем. У сосни найбільшу кількість білка відзначено у варіанті з використанням Епіну-екстра (118 %).

У листках берези кількість фенольних сполук під дією регуляторів росту залишалася на рівні контролю або знижувалася до 85 % (за обробки ГК), за дії Циркону – до 78 %, а у хвої сосни при цьому рівень вторинних метаболітів трохи перевищував контрольні показники.

У сосни активність перекисного окиснення ліпідів знижували всі регулятори росту, у берези за обробки Епіном-екстра змін щодо ПОЛ не зазначено.

Отримані результати дають змогу рекомендувати нові регулятори росту (Епін-екстра, Циркон і Мочевин-К1) для підвищення толерантності рослин до несприятливих умов середовища існування.

Ключові слова: *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, регулятори росту рослин, породні відвали

Проблема рекультивациі техногенно порушених територій, зокрема, відвалів вугільних шахт, утворених у результаті діяльності гірничодобувної промисловості, на сьогодні залишається досить актуальною. Відвал Центральної збагачувальної фабрики (ЦЗФ), який розміщений у межах Червоноградського гірничопромислового комплексу, займає площу понад 76 га, а висота його сягає понад 68 м. Субстрат відвалу є крихким і містить значну кількість важких металів (ВМ), він практично позбавлений органічної речовини та має високу водопроникність. Кислотність водних стоків із терикону досить висока – в межах рН 3–4.

Потреба рекультивативії відвалу та його озеленення полягає в пошуку рослин, які могли б адаптуватися до несприятливих умов існування, а також засобів для стимуляції їхнього росту і стійкості [1, 2].

Одними з таких видів рослин можуть бути: сосна звичайна (*Pinus sylvestris* L.) та береза повисла (*Betula pendula* L.), одиничні екземпляри яких трапляються на відвалі. Відомо, однак, що реалізація антистресових програм потребує великих енергетичних витрат рослин, тому актуальним є використання регуляторів росту рослин (PPP), у спектрі фізіологічної дії яких проявляється чітко виражений антистресовий ефект. Вони здатні у вкрай низьких концентраціях регулювати активність метаболічних процесів на високому рівні, індукуючи при цьому стійкість рослин до широкого спектра стресових чинників і підтримуючи в екстремальних умовах їхню високу продуктивність [21].

У нашій роботі як стимулятори росту рослин ми використовували: класичний регулятор росту – гіберелову кислоту (ГК), а також нові регулятори росту – Епін-екстра, Циркон і Мочевин-К1. Епін-екстра – синтетичний брасиностероїд, аналог природного фітогормону, має антистресовий ефект [3, 8, 9, 16], Циркон у рослинах виконує функції імуномодулятора й антистресового адаптогена. Діючою речовиною препарату є суміш гідроксикоричних кислот, одержуваних із рослинної сировини ехінацеї пурпурової. Він виконує антиоксидантну функцію завдяки активації відповідних ферментних систем і компенсує дефіцит природних регуляторів росту [12, 13, 18]. До складу Мочевин-К1 входить суміш органічних кислот трикарбонового циклу в поєднанні з органічним нітрогеном, які виконують одночасно функції добрив і регулятора росту. Препарат посилює ріст кореневої системи, збільшує біомасу рослин і покращує їхню імунну систему [27, 28].

Метою наших досліджень було визначити окремі фізіолого-біохімічні показники в рослинах, які прямо чи опосередковано пов'язані з ростом, розвитком і стійкістю видів до несприятливих умов середовища.

Матеріали та методи

Рослини сосни і берези, які росли на відвалі ЦЗФ три роки після їхнього висадження, обприскували в липні 2017 р. вищезазначеними регуляторами росту з розрахунку 50 мл розчину на рослину. Через тиждень після обробки листки і хвою рослин збирали для проведення біохімічного аналізу. Проби відбирали зі середнього рівня стебла рослин. Концентрацію регуляторів росту застосовували згідно з інструкцією до препаратів, гіберелову кислоту використовували у концентрації 25 мг/л дистильованої води.

Вміст водорозчинного білка визначали за методом Бредфорда [22]. Визначення пігментів фотосинтезу проводили в ацетонових екстрактах спектрофотометричним методом із розрахунком їхнього вмісту за формулами Ветштейна [4].

Кількість цукрів визначали фотометричним методом за Дюбойсом [14, 15]. Оцінку ступеня перекисного окислення ліпідів (ПОЛ) проводили за методом, що базується на визначенні кількості з'єднань, які взаємодіють з тіобарбітуровою кислотою, у перерахунку на малоновий діальдегід (МДА) [24]. Аналіз вмісту фенольних сполук здійснювали фотометричним методом з використанням реактиву Фоліна-Деніса [5]. За контроль слугували рослини берези повислої та сосни звичайної без обробки регуляторами росту.

Досліди проводили у трьох біологічних повторностях. Статистичну обробку даних здійснювали за допомогою пакета прикладних комп'ютерних програм MS Excel 2003.

Результати і їхнє обговорення

Однією з найважливіших характеристик метаболізму в рослинному організмі є вміст білків. На рис. 1 представлено результати змін вмісту водорозчинних білків у листках берези та хвої сосни за обприскування їх PPP.

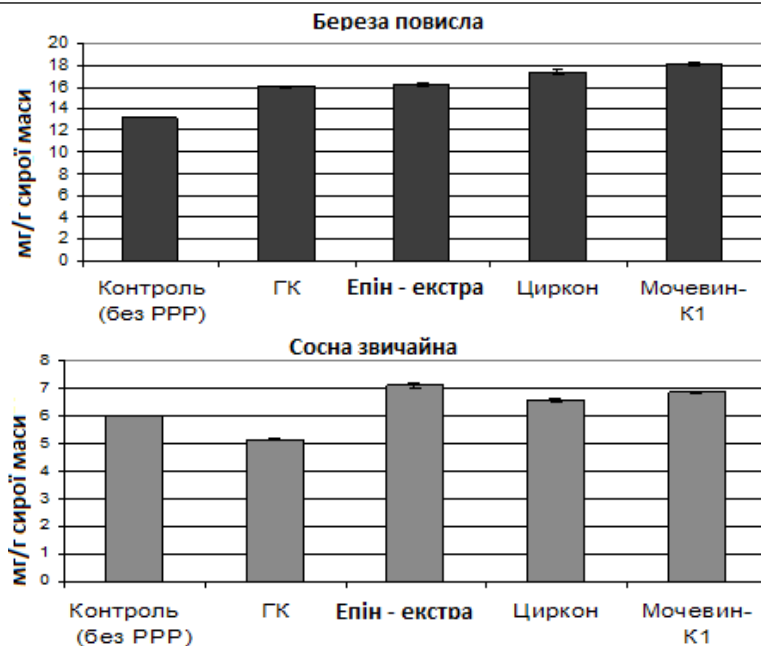


Рис. 1. Кількість водорозчинних білків у листках і хвої досліджуваних рослин

За результатами лабораторного аналізу встановлено, що вміст водорозчинних білків підвищувався за впливу стимуляторів росту в обох видів рослин. У березі повислої найбільш ефективно діяв Мочевин-К1, після обробки яким кількість білка підвищилася на 37,8 %, порівняно з контролем.

За впливу інших регуляторів результат був у межах 122–133 %. При цьому у сосни звичайної найбільшу кількість білка відзначено у варіанті з використанням Епіну-екстра (118 %), під дією Циркону вміст білка підвищувався до 110 % та під дією Мочевину-К1 – до 114 %, а за обприскування ГК рівень білка трохи знижувався (на 15 %).

Кількість фотосинтезуючих пігментів у рослинах можна використовувати як один із індикаторів стану навколишнього середовища це показник життєздатності рослин і їхньої толерантності до екстремальних умов існування [17, 19, 20].

Обприскування PPP сприяло збільшенню кількості пігментів фотосинтезу в рослинах сосни, де рівень хлорофілу *a* підвищився майже на 80 % (за дії Епіну-екстра та Циркону), гіберелін показав результат у 130 %, а за дії Мочевину-К1 вміст хлорофілу *a* трохи знизився (на 8 %), порівняно з контролем (рис. 2). Хлорофіл *b* у рослин сосни підвищувався і найбільшу його кількість встановлено за дії Епіну-екстра (230 %) відповідно до контролю. Вміст допоміжних пігментів – каротиноїдів у хвої сосни звичайної – залишався на рівні контролю.

За використання всіх PPP концентрація хлорофілу *a* в листках берези повислої підвищувалась (до 114–128 %), порівняно з контрольними рослинами (окрім дії Мочевину-К1, де його кількість виявилася трохи нижчою). Вміст хлорофілу *b* збільшувався лише за дії ГК (на 39 %), порівняно з контролем. У всіх інших варіантах концентрація зеленого пігменту не перевищувала його концентрацію в листках контрольних рослин. Вміст каротиноїдів у березі повислої був вищим за обприскування гібереліном (157 %) і Цирконом (172 %), в інших варіантах їхня кількість була більшою від контролю на 15–16 % (рис. 2).

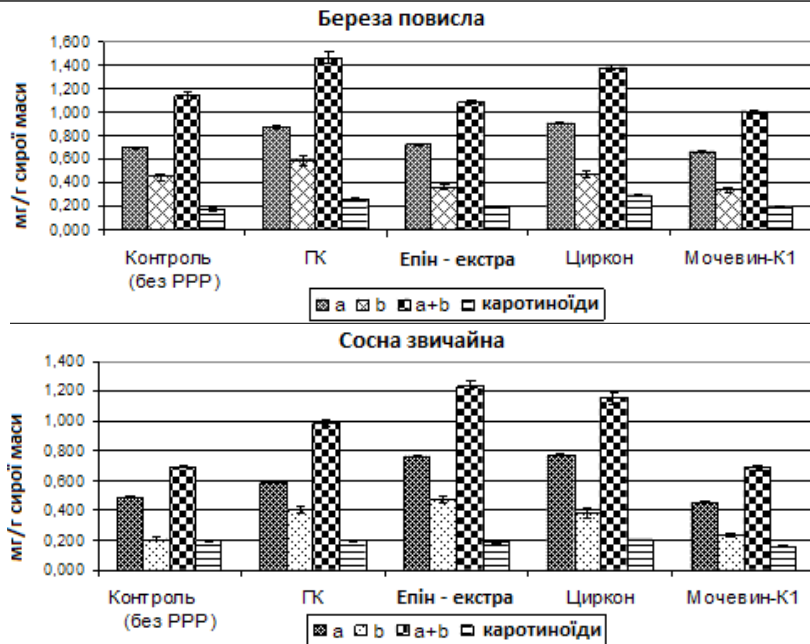


Рис. 2. Вміст пігментів фотосинтезу в листках і хвої досліджуваних рослин

До безпосередніх продуктів фотосинтезу належать розчинні вуглеводи, які здатні зв'язувати воду і затримувати її в клітині. Окрім того, вони утворюють комплекси з білками та нуклеїновими кислотами, стабілізуючи стан їхніх молекул у несприятливих умовах існування [11]. Тому наступним етапом нашої роботи було визначити вміст розчинних вуглеводів у досліджуваних нами рослинах.

Як і слід було очікувати, вміст цукрів в обох видах рослин підвищувався, оскільки зростає і кількість пігментів фотосинтезу. Майже всі використовувані нами регулятори росту сприяли збільшенню вмісту водорозчинних вуглеводів. Як і в дослідженні із вмістом пігментів у асимілюючих органах рослин, більш виражено це було у сосни звичайної, де ГК і Мочевин-К1 сприяли зростанню рівня первинних метаболітів на 44 %, Циркон – на 31 % та Епін-екстра – на 9 % щодо контрольних зразків (рис. 3).

У берези повислої спостерігали незначне збільшення вмісту розчинних вуглеводів (на 3–10 %), за винятком дії гібереліну, де їхній рівень знижувався на 16 %, порівняно з контролем (рис. 3).

Наступним етапом наших досліджень було вивчення вмісту в рослинах сумарної кількості фенольних сполук, які, як відомо, беруть участь у забезпеченні стійкості рослинних організмів до впливу несприятливих факторів. Доведено, зокрема, що вони мають властивості ендogenous регуляторів фізіологічних процесів за дії екстремальних чинників навколишнього середовища [6, 10, 23].

У берези повислої кількість фенольних сполук за дії PPP залишалася на рівні контролю або знижувалася до 85 % за обробки ГК, за дії Циркону – до 78 % (рис. 4).

У сосни при цьому рівень вторинних метаболітів за дії регуляторів росту трохи перевищував контрольні показники, крім Епіну-екстра. Імовірно, активація синтезу фенолів сприяла захистові фотосинтетичного апарату від впливу ультрафіолетового проміння [7, 25, 26].

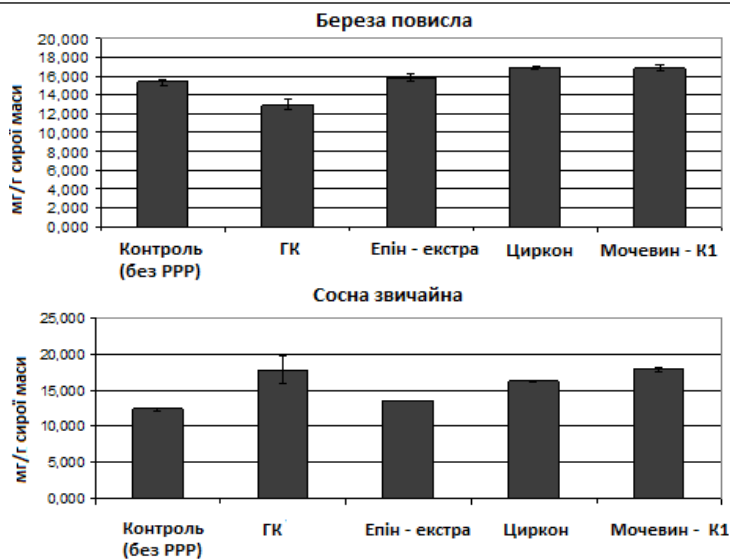


Рис. 3. Вміст розчинних вуглеводів у клітинах досліджуваних рослин

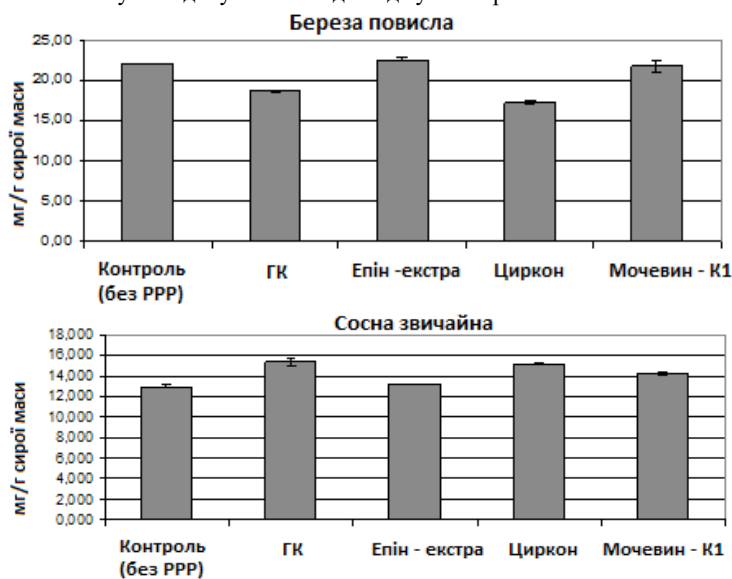


Рис. 4. Вміст сумарної кількості фенольних сполук у клітинах досліджуваних рослин

Як відомо, одним із основних показників руйнування мембран унаслідок впливу різних стресових чинників є зміни процесу перекисного окиснення ліпідів, тому це було наступним етапом наших досліджень. За дії використовуваних PPP рівень активності ПОЛ знизився в обох видах рослин. У сосни звичайної його вміст за обприскування Мочевином-K1 зменшився до 26 %, в інших варіантах – близько 50 %, порівняно з контролем (рис. 5).

Рівень малонового діальдегіду знизився також і у берези повислої, хоча трохи менше: за дії ГК і Циркону – до 54–55 %, Мочевину-K1 – до 82 % порівняно з контрольними рослинами.

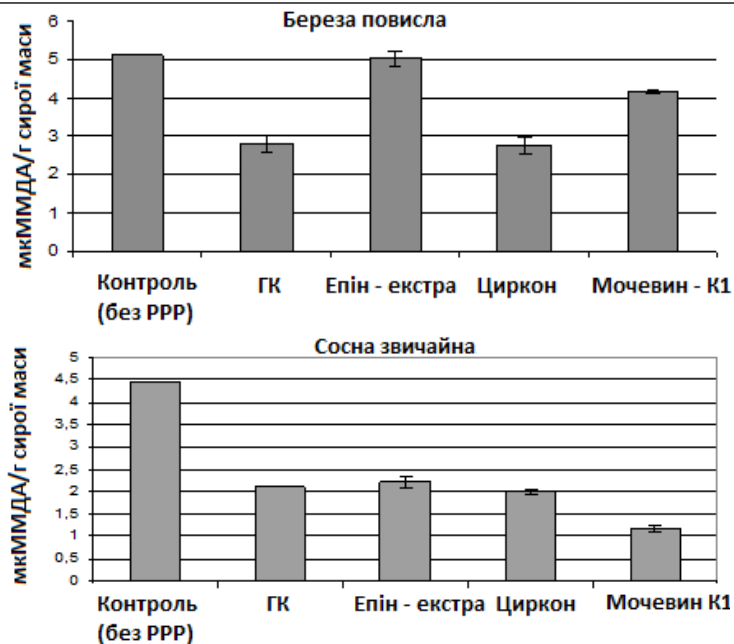


Рис. 5. Вміст малонового діальдегіду (МДА) у клітинах досліджуваних рослин

За обробки рослини Епіном-екстра рівень ПОЛ залишився на рівні контролю. Зменшення активності ПОЛ підтверджує ефективність використовуваних нами PPP щодо зниження стресу в рослинах.

Проведені дослідження показують, що застосування регуляторів росту на рослинах берези повислої та сосни звичайної за їхнього росту на породних відвалах вугільних шахт підвищує активність метаболічних процесів у рослин, знижуючи при цьому рівень стресу, викликаний впливом несприятливих умов середовища.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Баранов В. І., Книш І. Б. Хіміко-мінералогічний склад порід відвалу вугільних шахт ЦЗФ “Львівсистеменерго” та їх вплив на проростання насіння // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку: матеріали V Міжнар. конф. (Донецьк, 2007). С. 36–37.
2. Баранов В. І. Екологічний опис породного відвалу вугільних шахт ЦЗФ ЗАТ “Львівсистеменерго” як об’єкта для озеленення // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2008. Вип. 46. С. 172–178.
3. Воронина Л. П. Оценка экзогенного действия фитогормона 24-эпибрасинолида и его взаимодействия с гиббереллином (Аз) // Полифункциональность действия брасинолидов. М.: НЭСТ М, 2007. С. 128–139.
4. Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание / под ред. Б.А. Рубина. М.: Высш. школа, 1975. 392 с.
5. Запрометов М. Н. Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. 191 с.
6. Запрометов М. Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. М.: Наука, 1993. 272 с.
7. Запрометов М. Н. Фенольные соединения и их роль в жизни растения: 56-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1996. 45 с.

8. *Калитухо Л. Н., Кабанникова Л. Ф., Чайка М. Т.* Влияние брассинолида на процессы роста и накопление фотосинтетических пигментов в проростках тритикале // Доклады АН Белоруссии. 1997. Т. 41. № 4. С. 69–72.
9. *Калитухо Л. Н., Макаров В. Н., Пишбытко Н. Л., Кабашикова Л. Ф.* Влияние брассиностероидов на физиолого-биохимические характеристики проростков пшеницы // Тез. докл. 4-го съезда Об-ва физиологов растений. М., 1999. Т. 2. С. 590.
10. *Кобилецька М., Терек О.* Вплив іонів кадмію на вміст фенольних сполук та вільного проліну в рослинах кукурудзи // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2002. Вип. 28. С. 311–316.
11. *Красильникова Л. А., Авксентьева О. А., Жмурко В. В.* и др. Биохимия растений. Ростов-на-Дону: Феникс; Харьков: Торсинг, 2004. 224 с.
12. *Малеванная Н. Н.* Препарат циркон – иммуномодулятор нового типа // Применение препарата циркон в производстве сельскохозяйственной продукции: тез. докл. науч.-практ. конф. М., 2004. С. 17–20.
13. *Малеванная Н. Н.* Ростостимулирующая и иммуномодулирующая активности природного комплекса гидроксикоричных кислот (препарат Циркон) // Регуляция роста, развития и продуктивности растений: материалы 4 Междунар. науч. конф. (Минск, 2005). Минск, 2005. С. 141.
14. *Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова.* Л.: Агропромиздат, Ленингр. отд-ние, 1987. 430 с.
15. *Плешков Б. П.* Ускоренный полумикрометод определения сахаров // Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1976. С. 115–117.
16. *Прусакова Л. Д., Чиждова С. И.* Применение брассиностероидов в экстремальных для растений условиях // Агрохимия. 2005. № 7. С. 87–94.
17. *Рошка Н. Д., Клец Ф. И., Мустяцэ Г. И.* Лабильность пигментной системы шалфея мускатного в зависимости от условий произрастания в первом году вегетации // Физиолого-биохимические основы повышения продуктивности и устойчивости растений. Кишинев: Штиинца, 1993. С. 100–101.
18. *Рункова Л. В., Мельникова М. Н., Александрова В. С.* Действие циркона на трудноукореняемые растения // Регуляция роста, развития и продуктивности растений: 2 Междунар. конф. Минск, 2001. С. 218.
19. *Смирнов И. А.* Структура хлоропластов и факторы среды. М.: Наука, 1986. 269 с.
20. *Таран Н. Ю.* Каротиноиды фотосинтетичних тканин за умов посухи // Физиология и биохимия культурных растений. 1999. Т. 31. № 6. С. 414–422.
21. *Шакирова Ф. М.* Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа: Гилем, 2001. 160 с.
22. *Bredford W.* A simple method for protein test // Annal. Biochem. 1976. Vol. 72. P. 248–252.
23. *Dixon R. A., Paiva N. L.* Stress-induced phenylpropanoid metabolism // Plant Cell. 1995. Vol. 7. N 7. P. 1085–1097.
24. *Kumar G. N., Knowles N. R.* Changes in Lipid Peroxidation and Lipolytic and Free-Radical Scavenging Enzyme during Aging and Sprouting of Potato (*Solanum tuberosum* L.) Seed-Tubers // Plant Physiol. 1993. Vol. 102. P. 115–124.
25. *Li J., Ou-Lee T., Raba R.* et al. Arabidopsis flavonoid mutants are hypersensitive to UV-B irradiation // Plant Cell. 1993. Vol. 5. P. 171.
26. *Shimazaki K., Igarashi T., Kondo N.* Protection by the epidermis of photosynthesis against UV-C radiation estimated by chlorophyll a fluorescence // Physiol. Plant. 1988. Vol. 74. P. 34.
27. Електронний ресурс: <http://meteorit.at.ua>
28. Електронний ресурс: <http://www.agronauk.narod.ru/>

**THE INFLUENCE OF PLANTS GROWTH REGULATORS
ON PHYSIOLOGICALLY-BIOCHEMICAL INDICATORS
OF *BETULA PENDULA* ROTH. AND *PINUS SYLVESTRIS* L. PLANTS
ON THE ROCK DUMPS OF COAL MINES**

V. Baranov¹, S. Vashchuk¹, L. Karpinets¹, S. Beshley², R. Sokhanchak²

¹*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiyi St., Lviv 79005, Ukraine*

²*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
11, Stefanyk St., Lviv 79000, Ukraine*

The influence of plants growth regulators – gibberellin, Epin-extra, Zircon, Mochevin-K1 on the content of primary and secondary metabolism products, in particular, water soluble proteins, photosynthesis pigments, soluble carbohydrates, phenolic compounds and on the lipids peroxidation (PAL) activity in the *Pinus sylvestris* L. needles and *Betula pendula* Roth. leaves, growing on the rock dump of the Central Enrichment Factory of the Chervonograd mining industrial district was defined. When using practically all plant growth regulators the concentration of photosynthesis pigments, in particular *a* & *b* chlorophyll and carbohydrates, increased and slightly decreased in pine and birch under action of the Mochevin-K1. The content of auxiliary pigments – carotenoids in the *Pinus sylvestris* needles remained at the control level. The content of carotenoids in the *Betula pendula* leaves was higher when spraying gibberellin (157 %) and Zircon (172 %). The content of water-soluble proteins was elevated under influence of growth promoters both in *Pinus sylvestris* and *Betula pendula*. In birch the most effectively acted Mochevin-K1, when processing the amount of protein increased on 37.8 %, compared with control. In pine the largest amount of protein is noted in the variant using Epin-extra (118 %). In the birch leaves the amount of phenolic compounds under action the growth regulators remained at the control level, or decreased to 85 % (in the treatment of GK), with Zircon up to 78 %, while in pine needles, the level of secondary metabolites slightly exceeded the control indicators. The activity of lipids peroxide oxidation in pine reduced all growth regulators, in the birch when treating with Epin-extra changes regarding the LPO not noted.

The obtained results allow to recommend new growth regulators (Epin-extra, Zircon and Mochevin-K1) for increasing of plants tolerance to unfavorable living conditions.

Keywords: Pinus sylvestris, Betula pendula, plants growth regulators, rock dumps

ФОТОСИНТЕТИЧНА АКТИВНІСТЬ БРІОФІТІВ В УМОВАХ ЗАСОЛЕННЯ НА ТЕРИТОРІЇ ХВОСТОСХОВИЩА СТЕБНИЦЬКОГО ГХП “ПОЛІМІНЕРАЛ”

Н. Кияк

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, Львів 79005, Україна
e-mail: kuyak_n@i.ua*

Головним стресовим чинником, що гальмує процеси формування фітоценозів на хвостосховищах Стебницького гірничо-хімічного підприємства «Полімінерал», є засолення субстрату. Досліджували вплив засолення на стан фотосинтетичного апарату й інтенсивність фотосинтезу у мохів *Barbula unquiculata* Hedw., *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa і *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Schimp. із території хвостосховища, де бріофіти є важливими компонентами первинних рослинних угруповань на субстратах із високим ступенем засолення.

Первинною ланкою у процесі фотосинтезу є кількісний і якісний склад пігментного апарату, який визначає інтенсивність фотосинтезу. Вплив засолення на фотосинтетичний апарат мохів проявлявся у зміні компонентного складу пігментів і ступеня їхньої агрегації з ліпопротеїдами тилакоїдних мембран і, крім цього, залежав від рівня чутливості видів. У видів *Barbula unquiculata* і *Didymodon tophaceus*, що ростуть в умовах сильного засолення, зафіксовано підвищення вмісту каротиноїдів, хлорофілу *b* (що є компенсаторною реакцією на пригнічення синтезу хлорофілу *a*), а також збільшення міцності зв'язку хлорофілів у хлорофіл-білкових комплексах мембран тилакоїдів.

Експериментально досліджено особливості структурної організації апарату фотосинтезу *Barbula unquiculata* в умовах сольового стресу (розміщення хлоропластів у клітинах, зміна їхньої кількості, розмірів і форми), які свідчать про негативний вплив засолення на рослини. Показано, що засолення індукує підвищення гідролітичної активності хлорофілази у хлоропластах мохів, яку можна трактувати як діагностичну ознаку для оцінки ступеня солетолерантності рослин. В умовах засолення інтенсивність перебігу процесу фотосинтезу визначається видовою специфічністю мохів і залежить від концентрації солей у ґрунтовому розчині.

Ключові слова: засолення, фотосинтез, пігменти, активність хлорофілази, бріофіти

Вивчення механізмів впливу засолення на фотосинтез є одним із актуальних питань еколого-фізіологічних досліджень, оскільки стійкість автотрофного організму, перш за все, пов'язана зі здатністю зберігати систему фотосинтезу в активному функціональному стані. Є багато літературних даних, що стосуються різного ступеня впливу засолення на інтенсивність фотосинтезу судинних рослин [11, 16, 19]. Показано, що сольовий стрес впливав на фотосинтез як в умовах короткотривалої дії, так і за тривалої експозиції. У разі короткотривалого впливу засолення відзначено інгібування фотосинтетичних процесів унаслідок пригнічення роботи продигового апарату, що призводило до зниження рівня асиміляції карбону [23]. За тривалого впливу сольового стресу процеси фотосинтезу пригнічувалися внаслідок нагромадження солей у клітинах листків, індукуючи зміни у структурній організації хлоропластів, зменшення вмісту пігментів фотосинтезу й інгібування ферментів

циклу Кальвіна [18, 25, 31]. Показано, що солетолерантним видам властивий підвищений або незмінний вміст хлорофілу в умовах засолення, тоді як у чутливих до засолення видів вміст хлорофілів зменшується, тому стан пігментного апарату можна вважати біохімічним маркером солестійкості рослин [14, 32].

У літературі є мало інформації про вплив засолення на фотосинтетичні процеси у бріофітів [15, 22], хоча представники цієї групи рослин досить часто є піонерами заростання на засолених субстратах [8, 21, 29]. У мохів не виявлено спеціалізованих пристосувань до сольового стресу, однак загальновідомою є їхня висока толерантність до висушування, яка допомагає їм протистояти іншим стрес-факторам, таким як засолення, УФ-випромінювання і висока температура [6–8, 17, 26]. Показано, що у мохів *Syntrichia sinensis* (Müll. Hal.) Ochyra і *Barbula convoluta* Hedw. засолення індукує підвищення активності карбоангідрази, що бере участь у первинних процесах асиміляції карбону та сприяє збереженню інтактності мембранної структури хлоропластів мохів за впливу сольового стресу [35]. У стійкого до висушування моху *Tortula ruralis* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb. встановлено, що ген TrDr3, відповідальний за синтез дегідрину, бере участь у підвищенні толерантності до засолення [28].

У зв'язку з цим досліджували вплив засолення на стан фотосинтетичного апарату й інтенсивність фотосинтезу у мохів *Barbula unquiculata* Hedw., *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa і *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Schimp. із території хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства (ГХП) «Полімінерал», де бріофіти є важливими компонентами первинних рослинних угруповань на субстратах із високим ступенем засолення.

Об'єкти і методи досліджень

Для досліджень відбирали зразки мохів *Barbula unquiculata* Hedw., *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa та *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Schimp. упродовж квітня–травня 2017 р. із дослідних ділянок на території хвостосховища Стебницького ГХП «Полімінерал», які суттєво відрізнялися за рівнем засолення субстрату. У роботі використовували свіжозібраний рослинний матеріал.

Рослини *Barbula unquiculata* і *Didymodon tophaceus* росли серед галофітів та солестійких видів судинних рослин, а рослини *Brachythecium campestre* відбирали на околиці хвостосховища серед різнотрав'я. Як контроль у дослідженнях використовували рослини *Barbula unquiculata* і *Brachythecium campestre*, що росли за межами хвостосховища, в околиці м. Стебник.

Визначення вмісту водорозчинних іонів у верхньому шарі субстрату хвостосховища (0–3 см) здійснювали комплексометричним методом. Хімічний іонний склад фільтратів водних витяжок, приготованих із досліджуваних зразків субстрату, визначали за стандартними методиками: HCO_3^- [2], Cl^- [3], SO_4^{2-} [4], Ca^{2+} і Mg^{2+} [5]. Суму катіонів (Na^+ ; K^+) визначали за різницею між сумою аніонів (HCO_3^- ; Cl^- ; SO_4^{2-}) і сумою катіонів (Ca^{2+} ; Mg^{2+}) у мг-екв на 100 г субстрату.

Морфометричний аналіз клітин протонеми моху *Barbula unquiculata* здійснювали на моторизованому мікроскопі Axio Imager M1 (Carl Zeiss) із використанням програмного забезпечення Carl Zeiss AxioVision 4.6 та UTHSCSA Image Tool 3.0.

Вміст хлорофілів і каротиноїдів визначали у 80 % ацетоні за методом Д. Арнона [9]. Для цього наважку рослинного матеріалу (50–100 мг) гомогенізували у 80 % ацетоні. Отриманий екстракт центрифугували за 4 тис. об/хв протягом 15 хв і використовували для спектрофотометричного визначення на спектрофотометрі Specord 210 Plus оптичної густини.

ни за різних довжин хвиль: 663 нм (для хлорофілу *a*), 645 нм (для хлорофілу *b*) та 470 нм (для каротиноїдів). Вміст пігментів виражали в мг/г маси сухої речовини.

Інтенсивність фотосинтезу визначали безкамерним способом за методикою В.І. Ніколайчука [9]. Для цього наважку свіжозібраного рослинного матеріалу (50 мг) занурювали у пробірки з 0,4 н хромовою сумішшю і кип'ятили на водяній бані протягом 20 хв, поки проби не розчинилися (згоріли). Після охолодження пробірок спектрофотометрично визначали оптичну густину хромової суміші за $\lambda=590$ нм. Через 2 год процес повторювали. Визначивши приріст CO_2 упродовж 2 год досліду, обчислювали інтенсивність фотосинтезу, яку виражали в мг CO_2 /г маси сухої речовини/год.

Міцність пігмент-білкових комплексів розраховували, порівнюючи екстракти пігментів у 100 % і 60 % ацетоні [9].

Активність хлорофілази визначали за методом Т. Требіша [33]. Для цього свіжозібраний рослинний матеріал гомогенізували у 40 % ацетоні. Проби інкубували за кімнатної температури у темряві протягом 1 год. Дію ферменту припиняли підвищенням концентрації ацетону до 80 %. Оптичну густину екстрактів вимірювали на спектрофотометрі Spesord 210 Plus за довжини хвиль 663 нм і 645 нм. Активність хлорофілази оцінювали за кількістю розкладеного хлорофілу в дослідній пробі й виражали у відсотках до загального вмісту хлорофілів у контрольній пробі.

Усі досліди повторювали тричі, одержані цифрові результати опрацьовували статистично [10].

Результати і їхнє обговорення

Головним стресовим чинником, що гальмує процеси формування фітоценозів на хвостосховищах Стебницького ГХП «Полімінерал», є засолення субстрату, що зумовлене накопиченням величезної кількості відходів флотаційного збагачення калійних руд, які займають площу близько 125 га.

Локалітет, де росли *Barbula unquiculata* та *Didymodon tophaceus*, за вмістом SO_4^{2-} -іона (23,6 мг-екв/ 100 г ґрунту) та вмістом Cl^- -іона (12,4 мг-екв /100 г ґрунту) характеризувався дуже сильним ступенем засолення субстрату. На ділянці, де росли дернини *Brachythecium campestre*, виявлено менші концентрації аніонів (10,4 мг-екв/ 100 г ґрунту сульфат-іонів і 7,6 мг-екв/ 100 г ґрунту хлорид-іонів), що свідчило про сильний ступінь засолення [1].

Первинною ланкою у процесі фотосинтезу є кількісний і якісний склад пігментного апарату, який визначає інтенсивність фотосинтезу й може бути діагностичною ознакою солестійкості рослин [12]. Аналіз кількісного складу пігментів показав, що сумарний вміст хлорофілів у пагонах мохів *Didymodon tophaceus* і *Barbula unquiculata*, що росли в умовах сильного засолення, був досить подібним і становив 1,08–1,28 мг/г с.м. Водночас зафіксовано високі показники вмісту каротиноїдів (1,21–1,35 мг/г с.м.). Співвідношення кількості хлорофілів до каротиноїдів (Хл/К) у рослинах цих видів становило 0,9, що є свідченням адаптації пігментного апарату рослин до стресових умов. У рослинах *Brachythecium campestre* сумарний вміст хлорофілів, як і каротиноїдів, був меншим (0,88 мг/г с.м. хлорофілів та 0,54 мг/г с.м. каротиноїдів), що вказувало на меншу пристосованість пігментного апарату до сольового стресу (табл. 1).

Дослідження компонентного складу зелених пігментів показали, що вміст хлорофілу *a* у пагонах *Didymodon tophaceus* і *Barbula unquiculata* зазнавав суттєвішого деструкційного впливу сольового стресу, оскільки його частка в сумарному пулі хлорофілів становила 45–48 %, тоді як у рослинах із фонові території – 59,7–62,0 %.

Рослини контролю суттєво відрізнялися й за вмістом хлорофілів, каротиноїдів і їхнім співвідношенням. Наприклад, у пагонах *Barbula unquiculata* з фонові території су-

марний вміст хлорофілів становив 1,44 мг/г с.м., каротиноїдів – 0,76 мг/г с.м., співвідношення Хл/К – 1,9. Тобто отримані результати показують, що вразливішою до сольового стресу була фотосистема I, де у складі антенних комплексів переважає хлорофіл *a*, тоді як у світлозбиральних комплексах фотосистеми II значну частку становить хлорофіл *b*. Інші дослідження свідчать, що у разі хлоридного засолення пригнічується активність обох фотосистем [24].

Таблиця 1

Вплив засолення на вміст пігментів у пагонах мохів із території хвостосховища й околиці м. Стебник, мг/г маси сухої речовини

Місце відбору зразків мохів	Хл. <i>a</i>	Хл. <i>b</i>	<i>a+b</i>	Каротиноїди	Хл/К	<i>a/b</i>
Хвостосховище Стебницького ГХП «Полімінерал»						
<i>Didymodon tophaceus</i>	0,49±0,02	0,60±0,03	1,09	1,21±0,06	0,9	0,8
<i>Barbula unquiculata</i>	0,61±0,03	0,67±0,02	1,28	1,35±0,05	0,9	0,9
<i>Brachythecium campestre</i>	0,42±0,02	0,46±0,01	0,88	0,54±0,02	1,6	0,9
Околиця м. Стебник						
<i>Barbula unquiculata</i>	0,86±0,03	0,58±0,02	1,44	0,76±0,03	1,9	1,5
<i>Brachythecium campestre</i>	0,58±0,02	0,60±0,02	1,18	0,43±0,01	2,7	1,0

Водночас у рослинах *Didymodon tophaceus* і *Barbula unquiculata* з території хвостосховища збільшувалася кількість хлорофілу *b*, молекули якого є більш гідратованими та мають міцніші зв'язки з водою, що було певною компенсаційною реакцією пігментного апарату на стрес. Більшу стабільність вмісту хлорофілу *b* можна також пояснити і функціонуванням регуляторних механізмів, які впливають на міцність зв'язку пігментів з білково-ліпідним комплексом тилакоїдних мембран в умовах стресу. У досліджуваних видів співвідношення слабкозв'язаних і міцнозв'язаних форм хлорофілів відрізнялися (рис. 1).

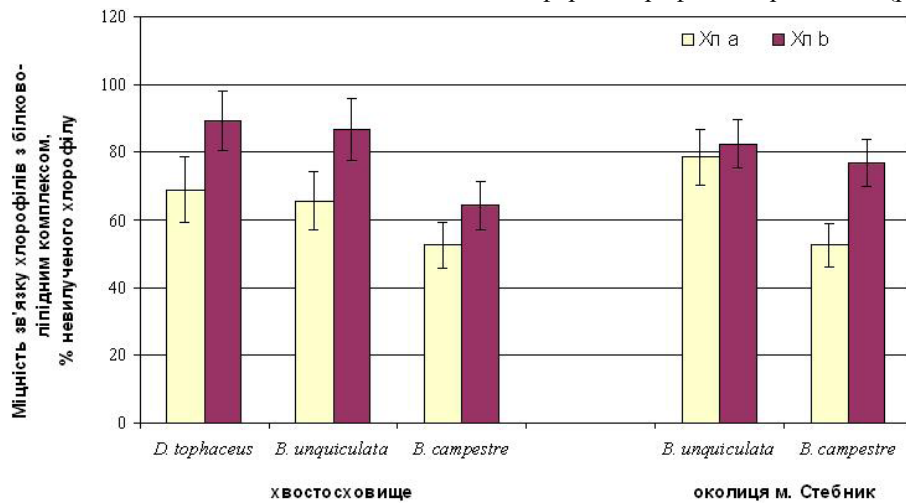


Рис. 1. Міцність зв'язку хлорофілів у хлорофіл-білкових комплексах хлоропластів у пагонах мохів *Barbula unquiculata*, *Didymodon tophaceus* і *Brachythecium campestre* з території хвостосховища й околиці м. Стебник

Найвищі показники міцності зв'язку в хлорофіл-білкових комплексах (ХБК) зафіксовані для хлорофілу *b* (86,8–89,2 %) у рослинах *Barbula unquiculata* і *Didymodon tophaceus*. Водночас міцність зв'язку хлорофілу *a* у цих видів була меншою (65,6–68,9 %), що підтверджує негативний вплив солей на ХБК хлоропластів і, як наслідок, зменшення

вмісту хлорофілу *a* у пігментному апараті мохів. У рослинах *Barbula unquiculata* з фонові території визначено високі показники міцності зв'язку хлорофілів *a* і *b* з ліпопротеїдними компонентами мембран (78,5–82,4 %). У пагонах *Brachythecium campestre* із території хвостосховища зафіксовано найнижчі величини міцності зв'язку у ХБК (52,6–64,2 %), що вказує на більшу чутливість системи фотосинтезу цього виду до засолення.

Експериментально було проаналізовано, які зміни відбуваються з хлоропластами апікальних клітин протонеми *Barbula unquiculata* в умовах сольового стресу. На поживному середовищі Кноп у контролі хлоропласти мали видовжену, овальну форму і були компактно розміщені у клітинах. За впливу NaCl у концентраціях 0,1–0,2 М зменшувалися розміри органел, вони набували округлої форми, що є свідченням збільшення вмісту води у хлоропластах (табл. 2; рис. 2).

Таблиця 2

Вплив сольового стресу на кількість і розміри хлоропластів у апікальних клітинах протонеми *Barbula unquiculata*

Варіанти досліджу	Кількість хлоропластів, шт.	Довжина хлоропластів, мкм
Контроль (сер-ще Кноп з мікроел.)	36,1±1,3	8,2±0,1
0,1 М NaCl	27,8±1,8	5,2±0,1
0,2 М NaCl	21,2±1,2	4,8±0,2

Така властивість хлоропластів має важливе значення в регуляції водоутримуючої здатності листків в умовах сольового стресу. У період посилення осмотичного стресу хлоропласти втрачають воду повільніше і тому можуть бути додатковим резервуаром води. Це є однією з причин, чому в умовах водного дефіциту процес фотосинтезу знижується повільно, а за незначного дефіциту вологи – навіть зростає [30].

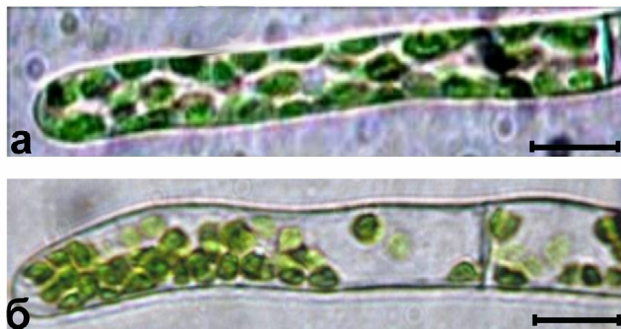


Рис. 2. Хлоропласти в апікальних клітинах протонеми моху *Barbula unquiculata*: *a* – на середовищі Кноп-II (контроль); *б* – на середовищі з 0,1 М NaCl. Штрих = 20 мкм

У протонемі *B. unquiculata* в умовах сольового стресу спостерігали зменшення кількості хлоропластів у середньому на 25 % порівняно з контролем і нерівномірний їхній розподіл у клітинах, що свідчить про дезорганізацію фотосинтетичного апарату й порушення внутрішньоклітинної цілісності. Інші дослідники також вказують на структурні зміни цих органел в умовах засолення – руйнування тилакоїдної системи, ущільнення строми, вакуолізацію пластид і деградацію хлоропластів [14, 27]. Зменшення розмірів і числа хлоропластів рослин під час засолення, порушення їхньої внутрішньої організації негативно позначаються на біосинтезі й накопиченні пігментів.

Варто звернути увагу і на зміни у розвитку протонеми моху в умовах засолення. Суттєво інгібувався ріст протонеми, клітини були переважно плазмолізовані (рис. 3, б). Також виявлено вкорочення та потовщення клітин протонеми, а за впливу 0,2 % NaCl

утворювалися аномальні, сферичної форми клітини, бруньки гаметофорів не формувалися (рис. 3, в).

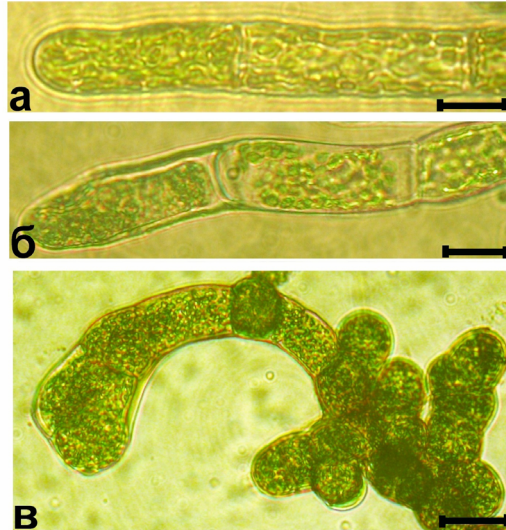


Рис. 3. Протонема моху *Barbula unquiculata*: а – на середовищі Кноп-II (контроль); б – на середовищі з 0,1 М NaCl; в – на середовищі з 0,2 М NaCl. Штрих = 20 мкм

Отримані результати свідчать, що засолення негативно впливає на ріст і розвиток мохів. Вплив сольового стресу на пігментний апарат мохів проявлявся у зміні компонентного складу пігментів і залежав від рівня чутливості видів рослин. У солетолерантних видів *Barbula unquiculata* і *Didymodon tophaceus*, що ростуть в умовах сильного засолення, зафіксовано підвищення вмісту каротиноїдів, хлорофілу *b* (що є компенсаторною реакцією на пригнічення синтезу хлорофілу *a*), а також збільшення міцності зв'язку хлорофілів у ХБК мембран тилакоїдів. Відомо, що у пігмент-білкових комплексах хлоропластів бріофітів молекули хлорофілу асоційовані з унікальними білками, які відомі як LHCP-протеїни (light-harvesting chlorophyll proteins). Е.-М. Аго [13] показав суттєві відмінності у білкових комплексах фотосистем I і II у деяких видів бріофітів (*Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Marchantia polymorpha* L.) та судинних рослин. Порівнюючи склад пігмент-білкових комплексів бріофітів з аналогічними асоціаціями у ряски малої (*Lemna minor* L.) та огірка (*Cucumis sativus* L.), було встановлено, що у хлоропластах мохів *Ceratodon purpureus* і *Marchantia polymorpha* більший відсоток хлорофілу асоційований у пігмент-білкових комплексах, порівняно зі судинними рослинами, що свідчить про специфічність хлорофіл-білкових комплексів хлоропластів бріофітів і забезпечує захист фотосинтетичних пігментів у стресових умовах. Можливо, це є однією з причин підвищеної стійкості фотосинтетичного апарату бріофітів до осмотичного стресу, висихання й понижених температур, порівняно з пластидами трахеофітів [34]. Генетичні дослідження також підтверджують наявність унікальних протеїнів, асоційованих із молекулами хлорофілу у мохоподібних. Наприклад, у геномі *Marchantia polymorpha* виявлено ген *frx C*, який кодує Fe-протеїн бактеріального типу, що входить до антенного комплексу фотосистеми II у клітинах моху та відсутній у хлоропластах тютюну [20].

Одним із компонентів хлорофіл-синтазної системи є хлорофілаза, що каталізує зворотну реакцію синтезу↔гідролізу хлорофілу. Наші дослідження показали, що в умовах засолення зниження вмісту хлорофілу *a* корелювало зі збільшенням гідролітичної актив-

ності хлорофілази. Наприклад, у пагонах *Barbula unquiculata* зі сильнозасоленої ділянки хвостосховища активність хлорофілази становила 46,03 % розкладеного хлорофілу, тоді як хлорофілазна активність у рослинах із фонові території – 29,56 % (рис. 4).

Трохи нижчі показники ферментативної активності визначено для рослин *Didymodon tophaceus* в умовах засолення (37,78 %). Для *Brachythecium campestre* зафіксовано високу хлорофілазну активність – 53,28 %, що на фоні зменшення вмісту хлорофілів є свідченням активації гідролітичної активності цього ферменту.

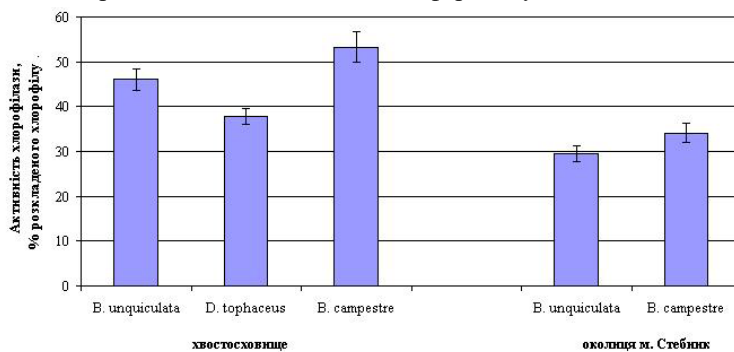


Рис. 4. Вплив засолення на активність хлорофілази у пагонах мохів *Barbula unquiculata*, *Didymodon tophaceus* і *Brachythecium campestre*

Отже, можна припустити, що в умовах засолення ймовірність пошкодження фотосинтетичного апарату зростає внаслідок утворення вільних молекул хлорофілу, а це потенційно небезпечно для клітин через їхню здатність генерувати активні форми кисню [18]. Захист від цих негативних процесів потребує швидкої деградації слабозв'язаних молекул хлорофілу, внаслідок чого й підвищується гідролітична активність хлорофілази, яку можна трактувати як діагностичну ознаку для оцінки ступеня солетолерантності рослин.

Засолення, впливаючи на окремі реакції фотосинтезу, змінює інтенсивність фотосинтетичних процесів, що є основою продуктивності рослин. Найнижчу інтенсивність асиміляції CO_2 визначено у пагонах *Brachythecium campestre* (1,73 мг CO_2 /г с.м./год) (рис. 5). Для *Didymodon tophaceus* і *Barbula unquiculata* значення фотосинтетичної інтенсивності були значно більшими (2,96–3,31 мг CO_2 /г с.м./год), незважаючи на високий рівень засолення субстрату, що свідчило про формування адаптивних механізмів до сольового стресу в цих рослинах упродовж тривалого періоду росту в умовах засолення.

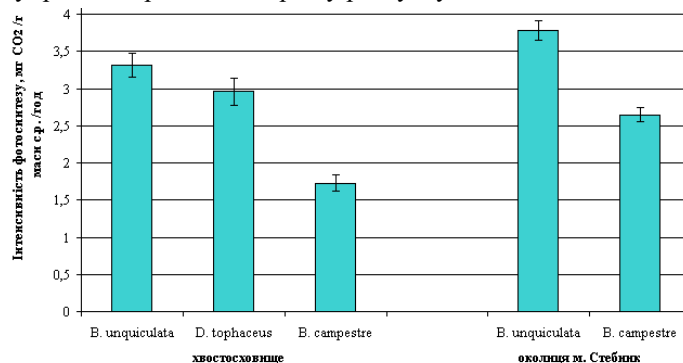


Рис. 5. Вплив засолення на інтенсивність фотосинтезу в пагонах мохів *Barbula unquiculata*, *Didymodon tophaceus* і *Brachythecium campestre* з території хвостосховища й околиці м. Стебник

Це підтверджують досить подібні показники асиміляції CO_2 в рослинах *Barbula unquiculata* з фонової території (3,78 мг $\text{CO}_2/\text{г с.м.}/\text{год}$). Відомо, що фотосинтетична активність у солечутливих видів рослин може зменшуватися внаслідок порушення фотосинтетичного електронного ланцюга і / або гальмування ферментів циклу Кальвіна, насамперед, рибулозобіфосфаткарбоксілази, фосфоенолпіруваткарбоксілази, рибулозо-5-фосфаткінази, гліцеральдегід-3-фосфатдегідрогенази або фруктозо-1,6-бісфосфатази [12].

Таким чином, у досліджуваних видів мохів, що тривалий час росли на засолених субстратах хвостосховища, виявлено структурно-функціональні зміни хлоропластів (розміщення хлоропластів у клітинах, зміна їхньої кількості, розмірів і форми), зміни компонентного складу пігментів і ступеня їхньої агрегації з ліпопротеїдами тилакоїдних мембран, підвищення хлорофілазної активності й неоднакову інтенсивність перебігу процесу асиміляції CO_2 . Отримані результати свідчать, що рослинам *Barbula unquiculata* і *Didymodon tophaceus* властива більша толерантність до високих концентрацій солей у субстраті, порівняно з *Brachythecium campestre*. Очевидно, це пов'язано з ефективними механізмами стійкості до дефіциту вологи, що було встановлено нами у попередніх дослідженнях [8], оскільки фізіологічна дія сольового стресу спричинена зневодненням у клітинах. Наявність підвищених концентрацій осмолітів у пагонах *Barbula unquiculata* і *Didymodon tophaceus* забезпечує підтримання стабільності водного й осмотичного потенціалів клітин в умовах засолення і, тим самим, створює сприятливіші умови для системи фотосинтезу.

Вплив засолення на фотосинтетичний апарат мохів проявляється у зміні компонентного складу пігментів і ступеня їхньої агрегації з ліпопротеїдами тилакоїдних мембран і, крім цього, залежить від рівня чутливості видів.

Експериментально досліджено особливості структурної організації апарату фотосинтезу *Barbula unquiculata* в умовах сольового стресу (розміщення хлоропластів у клітинах, зміна їхньої кількості, розмірів і форми), які свідчать про негативний вплив засолення на рослини.

Засолення індукує підвищення гідролітичної активності хлорофілази у хлоропластах мохів, яку можна трактувати як діагностичну ознаку для оцінки ступеня солетолерантності рослин.

В умовах засолення інтенсивність перебігу процесу фотосинтезу визначається видовою специфічністю мохів і залежить від концентрації солей у ґрунтовому розчині.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Базилевич Н. И., Панкова Е. И.* Учет засоленных почв. Методические рекомендации по мелиорации солонцов и учету засоленных почв. М.: Колос, 1970. С. 80–112.
2. *ГОСТ 26424-85.* Почвы. Метод определения ионов карбоната и бикарбоната в водной вытяжке. Введен 1986-01-01. М.: Изд-во стандартов, 1985. 5 с.
3. *ГОСТ 26425-85.* Почвы. Методы определения иона хлорида в водной вытяжке. Введен 1986-01-01. М.: Изд-во стандартов, 1985. 9 с.
4. *ГОСТ 26426-85.* Почвы. Методы определения иона сульфата в водной вытяжке. Введен 1986-01-01. М.: Изд-во стандартов, 1985. 8 с.
5. *ГОСТ 26428-85.* Почвы. Методы определения кальция и магния в водной вытяжке. Введен 1986-01-01. М.: Изд-во стандартов, 1985. 8 с.
6. *Кияк Н. Я.* Особливості фізіологічних показників водного режиму у бріюфітів із різною толерантністю до дефіциту вологи // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2015. Вип. 70. С. 245–255.

7. Кияк Н. Я., Байк О. Л., Кім Н. А. Морфо-фізіологічна адаптація бріофітів до екологічних факторів на девастрованих територіях видобутку сірки // ScienceRise: Biological Science. 2017. Вип. 5 (8). С. 33–38. doi: 10.15587/2519-8025.2017.113540.
8. Кияк Н. Я., Буньо Л. В. Механізми пристосування бріофітів до сольового стресу на території хвостосховища Стебницького ГХП “Полімінерал” // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2017. Вип. 76. С. 87–96.
9. Ніколайчук В. І., Белчгазі В. Й., Білик П. П. Спецпрактикум з фізіології і біохімії рослин. Ужгород, 2000. 210 с.
10. Плохинский Н. А. Биометрия: учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
11. Acosta-Motos J. R., Ortuño M. F., Bernal-Vicente A. et al. Plant responses to salt stress: adaptive mechanisms // Agronomy. 2017. Vol. 7. No 18. P. 2–38. doi:10.3390/agronomy7010018.
12. Alvarez S., Sanchez-Blanco M. J. Long-term effect of salinity on plant quality, water relations, photosynthetic parameters and ion distribution in *Callistemon citrinus* // Plant Biol. 2014. Vol. 16. P. 757–764.
13. Aro E.-M. Polypeptide patterns of the thylakoid membranes of bryophytes // Plant Sci. Lett. 1982a. Vol. 24. P. 335–345.
14. Ashraf M., Harris J. C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants // Plant Sci. 2004. Vol. 166. P. 3–16.
15. Bates J. W., Wibbelmann M. H., Proctor M. C. F. Salinity responses of halophytic bryophytes determined by chlorophyll fluorometry // J. Bryol. 2009. Vol. 31. P. 11–19.
16. Cirillo C., Roupael Y., Caputo R. et al. Effects of high salinity and the exogenous of an osmolyte on growth, photosynthesis and mineral composition in two ornamental shrubs // J. Hortic. Sci. Biotechnol. 2016. Vol. 91. P. 14–22.
17. Csintalan Z., Tuba Z., Takacs Z., Laitat E. Responses of nine bryophyte and one lichen species from different micorhabitats to elevated UV-B radiation // Photosynthetica. 2001. Vol. 39. P. 317–320.
18. Duarte B., Santos D., Marques J. C., Cazador I. Ecophysiological adaptations of two halophytes to salt stress: Photosynthesis, PS II photochemistry and anti-oxidant feedback. Implications for resilience in climate change // Plant Physiol. Biochem. 2013. Vol. 67. P. 178–188.
19. Flowers T. J., Colmer T. D. Plant salt tolerance: Adaptations in halophytes // Ann. Bot. 2015. Vol. 115. P. 327–331.
20. Fujita Y., Takahashi Y., Kohchi T., Ozeki H. Identification of a novel nifH-like (*frxC*) protein in chloroplasts of the liverwort *Marchantia polymorpha* // Plant Molec. Biol. 1989. Vol. 13. P. 551–561.
21. Garbary D. J., Miller A. G., Scrosati R., Kim K., Schofield W. B. Distribution and salinity tolerance of intertidal mosses from Nova Scotia // The Bryologist. 2008. N 111. P. 282–291.
22. Glime J. M. (2007 onwards). Bryophyte Ecology. Vol. 1. Physiological Ecology. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <http://www.bryoecol.mtu.edu/> (15.08.2015).
23. Hernandez J. A., Almansa M. S. Short-term effects of salt stress on antioxidant systems and leaf water relations of pea plants // Physiol. Plant. 2002. Vol. 115. P. 251–257.
24. Luo J., Huang C., Peng F. et al. Effect of salt stress on photosynthesis and related physiological characteristics of *Lycium ruthenicum* Murr. // Acta Agriculturae Scandinavica, Section B – Soil & Plant Science. 2017. Vol. 67. N 8. P. 680–692.
25. Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // Ann. Rev. Plant Biol. 2008. Vol. 59. P. 651–681.

26. Кулак N. Ya., Baik O. L. Role of the bryophyte cover in accumulation of organic carbon and biogenic elements in technogenic substrate on the territory of sulfur deposit // Біологічні студії. 2016. Т. 10. № 3–4. С. 71–82. http://nbuv.gov.ua/UJRN/bist_2016_10_3-4_8.
27. Parida A. K., Das A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2005. Vol. 60. P. 324–349.
28. Peng C. A., Oliver M. J., Wood A. J. Is the rehydrin TrDr3 from *Tortula ruralis* associated with tolerance to cold, salinity and reduced pH? Physiological evaluation of the TrDr3-orthologue, HdeD from *Escherichia coli* in response to abiotic stress // Plant Biol. 2005. Vol. 7. P. 315–320.
29. Sabovljević M., Sabovljević A. Contribution to the coastal bryophytes of the Northern Mediterranean: Are there halophytes among bryophytes? // Phytologia Balcanica. 2007. Vol. 13. N 2. P. 131–135.
30. Sade N., Umnajkitikorn K., Wilhelmi M. et al. Delaying chloroplast turnover increases water-deficit stress tolerance through the enhancement of nitrogen assimilation in rice // J. Exp. Bot. 2018. Vol. 69. N 4. P. 867–878.
31. Stepien P., Johnson G.N. Contrasting responses of photosynthesis to salt stress in the glycophyte *Arabidopsis* and the halophyte *Thellungiella*: Role of the plastid terminal oxidase as an alternative electron sink // Plant Physiol. 2009. Vol. 149. P. 1154–1165.
32. Tang X., Mu X., Shao H. et al. Global plant-responding mechanisms to salt stress: Physiological and molecular levels and implications in biotechnology // Crit. Rev. Biotechnol. 2015. Vol. 35. P. 425–437.
33. Trebish T., Goldschmidt E. E., Riov J. Ethylene induces de novo synthesis of chlorophyllase, a chlorophyll degrading enzyme in Citrus fruit peel // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 1993. No 90. P. 9441–9445.
34. Tuba Z. Photosynthetic pigment responses in *Tortula ruralis* during daily desiccation // Abstr. Bot. 1985. Vol. 9, No 2. P. 231–239.
35. Wu Y., Zhao X., Li P. et al. A study on the activities of carbonic anhydrase of two species of bryophytes, *Tortula sinensis* (Mull. Hal.) Broth. and *Barbula convoluta* Hedw. // Cryptogamic, Bryologie. 2006. Vol. 27. P. 349–355.

Стаття: надійшла до редакції 03.05.18

доопрацьована 27.06.18

прийнята до друку 14.09.18

**PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF BRYOPHYTES UNDER THE CONDITIONS
OF SALINITY ON THE TERRITORY OF TAILING OF STEBNYK STATE
MINING AND CHEMICAL ENTERPRISE «POLIMINERAL»**

N. Kyyak

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
11, Stefanyk St., Lviv 79000, Ukraine
e-mail: kyyak_n@i.ua*

The main stress factor that inhibits the phytocoenoses formation on the territory of tailing of Stebnyk State Mining and Chemical Enterprise “Polimineral” is substrate salinity. It was investigated the influence of salinity on the photosynthetic apparatus and the intensity of photosynthesis in mosses *Barbula unquiculata* Hedw., *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa

and *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Schimp. on the territory of tailing waste mining potassium salt, where bryophytes are important components of the primary plant communities on the substrates with high salinity.

The effect of salinity on the bryophytes photosynthetic apparatus was manifested in change of the pigments composition and degree of its aggregation with the *lipid-protein complexes* of the thylakoid membranes and depended on the level of species sensitivity. In species *Barbula unquiculata* and *Didymodon tophaceus*, which grow in conditions of high salinity, an increase of the content of carotenoids and chlorophyll *b* (which is a compensatory reaction in response to the suppression of the chlorophyll *a* synthesis), and an increase of the bond strength of chlorophylls in chlorophyll-protein complexes of thylakoid membranes were observed.

The peculiarities of the structural organization of *Barbula unquiculata* photosynthesis apparatus under conditions of salt stress (localization of chloroplasts in cells, changes in their quantity, sizes and forms) have been experimentally investigated, which testify to the negative effect of salinity on plants. It has been shown that salinity induced an increase of chlorophyllase hydrolytic activity in chloroplasts, which can be a diagnostic characteristic for assessing the degree of plant salt tolerance. It was established that under salinity the photosynthesis intensity determined by the bryophytes species-specificity and depends on the salts concentration in the soil solution.

Keywords: salinity, photosynthesis, pigments, chlorophyllase activity, bryophytes

**ОСОБЛИВОСТІ РОЗМНОЖЕННЯ ЛАВАНДИ ВУЗЬКОЛИСТОЇ
(*LAVANDULA ANGUSTIFOLIA* MILL., LAMIACEAE) У БОТАНІЧНОМУ САДУ
ЛЬВІВСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО УНІВЕРСИТЕТУ ІМЕНІ ІВАНА ФРАНКА**

О. Цвілінюк

*Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: tsvilya@gmail.com*

У статті подано особливості насінневого та вегетативного розмноження лаванди вузьколистої (*Lavandula angustifolia*) у Ботанічному саду Львівського національного університету імені Івана Франка. Дослідження показали, що для насіння лаванди необхідний довгий період дозрівання зародка. Вони мають високу схожість через рік після зберігання. Саме тому насіннєве розмноження цієї рослини у природі не відбувається, вид безпечний для аборигенної флори. Чим більший термін зберігання насіння лаванди вузьколистої, тим менші показники його схожості й енергії проростання. Після 10 років зберігання насіння втрачає здатність до проростання. Досліджували можливість розмноження лаванди вузьколистої здерев'янілими живцями. Використовували стимулятори ризогенезу «Корневін», рекомендований для декоративних культур (речовина III класу небезпеки) і сік рослини *Aloe vera* (природна речовина). З'ясували, що осіннє живцювання лаванди не потребує хімічної стимуляції. Сік *A. vera* може бути ефективним стимулятором для розвитку живців лаванди на ранніх етапах онтогенезу. *L. angustifolia* належить до зимозелених рослин. У кліматичних умовах м. Львів листки на рослині перезимовують, але навесні низові листки не є життєздатними, а верхівкові листки успішно витримують несприятливі температури. Досліджували вміст розчинних цукрів і проліну як можливих кріопротекторів у листках рослин лаванди наприкінці жовтня. З'ясували, що немає різниці у вмісті вільних цукрів між верхівковими і низовими листками лаванди вузьколистої. Показали, що вміст проліну у верхівкових листках є у 8 разів вищий, ніж у низових. Очевидно, пролін є одним із кріопротекторів, що забезпечує їхнє виживання (зимозеленість) у кліматичних умовах м. Львова. Лаванда вузьколиста є перспективним видом для вирощування в умовах підвищення середньорічних температур на Заході України. Тут вона проходить повний цикл розвитку, цвіте, плодоносить і не вимерзає. Лаванда добре розмножується здерев'янілими живцями без додаткових матеріальних витрат. Рослину можна використовувати у декоративному садівництві – цвітіння розпочинається у другій декаді червня і триває майже 50 днів. Водночас вона не становить загрози для аборигенної флори як інвазійний вид.

Ключові слова: лаванда вузьколиста, насіннєве розмноження, вегетативне розмноження

Наша держава, як і багато інших країн, стикається з проблемами, які виникають у результаті зміни клімату. Вважають, що Україна належить до «критичних» регіонів планети, де можна очікувати порівняно великих градієнтів змін температури. Цьому сприяє наявність Чорного й Азовського морів, Карпатських, Кримських і сусідніх Кавказьких гір. За 95 років XX ст. середня температура повітря зросла у Північно-Східному і Південно-Східному субрегіонах України на 2,7–2,8 °С, тоді як у Північно-Західному – на 1,1–1,7 °С [9]. Загальна тенденція – підвищення температури в літні місяці, а це призведе до більшої посухи. Крім того, згідно з прогнозами, взимку буде менше днів зі снігом і морозом [20].

У багатьох країнах напрацьовано заходи, спрямовані на зниження ризику та ступеня чутливості сільськогосподарських підприємств до зміни клімату. Питання наслідків зміни клімату і ступеня вразливості для України не є достатньо вивченими. Однак опубліковано дослідження, що представлені в офіційних документах Європейського Союзу з адаптації, орієнтованої на регіон Центральної Європи, які покривають і Україну [20]. Перспективним шляхом адаптації до нових умов є вирощування не традиційних у минулому сільськогосподарських культур, які до виразних кліматичних змін не були здатні існувати в умовах певних регіонів. До таких культур на Львівщині належить лаванда вузьколиста (*Lavandula angustifolia* Mill., Lamiaceae), яка представлена у колекції лікарських рослин Ботанічного саду Львівського національного університету імені Івана Франка вже 18 років. Рослина зимує без додаткового укриття, в літній період активно цвіте.

У літературі позиціонується, що лаванда є продуктивним медоносом, ефективною протиерозійною культурою і однією із кращих культур для вирощування на рекультивованих землях [4, 19]. Проте її культурний ареал в Україні обмежений в основному територіями Кримського півострова. Фенологія та способи розмноження цієї рослини в умовах Заходу України є маловивченим питанням і тому дуже перспективним у зв'язку із потеплінням клімату та вищенаведеними його наслідками.

Матеріали та методи

Спостереження за часом цвітіння трьох кущиків лаванди вузьколистої, що належать до колекції лікарських рослин у Ботанічного саду Львівського національного університету імені Івана Франка з 2000 р. [14], проводили у 2016–2017 рр.

Енергію проростання та лабораторну схожість насінин лаванди вузьколистої різних років збору визначали за методикою ДСТУ-2240-93 [7]. Дослідження проводили за 20 °С у чотирьох повторностях. У кожному варіанті використовували по 100 насінин.

Вегетативне розмноження лаванди здійснювали здерев'янілими стебловими живцями, які заготовляли наприкінці жовтня з маточних рослин у Ботанічному саду ЛНУ імені Івана Франка у 2015–2016 рр. Вивчали вплив препарату «Корневін» на ризогенез згідно з рекомендаціями від виробників цього засобу. Також використовували сік *Aloe vera* (L.) Willd. f. як імовірний стимулятор коренеутворення, у розведенні: 15 мл свіжовитисненого соку на 1 л водопровідної відстояної води. Здерев'янілі живці завдовжки 10–15 см (по 20 у кожному варіанті) витримували упродовж доби в розчині «Корневіну», розчині соку *A. vera* та у водопровідній воді (контроль). Кількість живців для досліджень обмежувалася малою кількістю маточних рослин. Після витримання у відповідних розчинах живці висаджували у ґрунт на половину довжини під кутом 45° для кращого розвитку додаткових коренів і залишали в природних умовах без поливу та без мульчування [2].

У листках рослин лаванди вузьколистої, відібраних наприкінці жовтня 2016 р., визначали вміст проліну [17] та розчинних цукрів [13] за стандартними методиками.

Отримані результати опрацьовували статистично [6].

Результати і їхнє обговорення

Lavandula angustifolia належить до зимозелених рослин. У кліматичних умовах м. Львова листки на рослині перезимовують, але навесні низові листки не є життєздатними. Незважаючи на це, рослина має декоративний вигляд й у холодну пору року. З приходом весни починається масове відростання пагонів із молодими листками. Цвітіння рослини розпочинається у червні. Період цвітіння у 2016 р. становив 52 дні, у 2017 р. – 49 днів (табл. 1).

Фенологічні спостереження за лавандою вузьколистою, що росте в подібних до Львова кліматичних умовах у дендрологічному парку «Дружба» (м. Івано-Франківськ), показали, що період цвітіння рослини становив у 2006–2008 рр. 50–65 днів [11].

Таблиця 1

Тривалість цвітіння *L. angustifolia* в умовах м. Львова у 2016–2017 роках

Рік	Цвітіння	
	Початок	Кінець
2016	11.06	01.08
2017	20.06	07.08

Коливання тривалості цвітіння є пристосуванням до відповідних змін кліматичних умов. Незважаючи на те, що внутрішній ритм розвитку зумовлений спадковістю, він значною мірою відображає сезонні зміни клімату. Так, фаза цвітіння лаванди у 2017 р. розпочалася на 9 днів пізніше, порівняно з 2016 р., бо літо було холоднішим [16].

Лаванда, завдяки тривалому періоду цвітіння в кліматичних умовах Заходу України, стає привабливим видом для ландшафтного дизайну (рис. 1).



Рис. 1. Маточкини *L. angustifolia* у колекції лікарських рослин Ботанічного саду ЛНУ імені Івана Франка (фото 2016 р.)

Згідно з даними літератури, лаванда розмножується насіннево і вегетативно [15, 19]. Визначали лабораторну схожість і енергію проростання насінин *L. angustifolia*. Лабораторна схожість характеризується кількістю нормально пророслих насінин за певний період і за певних умов пророщування, а енергія проростання – здатністю насінин утворювати дружні сходи.

Дослідження, які проводились у лютому 2015 р., показали, що насінини лаванди попереднього року збору, тобто 2014, не проросли взагалі. Лабораторна схожість насінин 2013 р. збору становила 92 %. Енергія проростання цього насіння була невисокою – 27 %. На третій рік зберігання насіння різко (на 30 %) знижується енергія проростання та лабораторна схожість, порівняно з насінням другого року зберігання (табл. 2).

Таблиця 2

Схожість і енергія проростання насінин *L. angustifolia* у лабораторних умовах

Рік збору насінин	Енергія проростання, %	Лабораторна схожість, %
2014	0	0
2013	27±2,3	92±4,2
2012	11±1,7	63±2,7
2011	11±2,1	50±3,1
2008	6±1,5	39±3,0
2006	4±1,1	16±2,2
2005	0	0

Після 10 років зберігання насінини лаванди вузьколистої втратили здатність до проростання.

Те, що насінини лаванди попереднього року збору не проросли, свідчить про наявність тривалого періоду дозрівання зародка [5]. Підтвердженням є те, що насінини після двох років зберігання в лабораторії за кімнатної температури мали 92 % схожість. Дозрівання зародка в насінинах лаванди у природних умовах не відбувається, про це свідчить відсутність самосівних молодих рослин навколо маточних екземплярів лаванди у Ботанічному саду ЛНУ імені Івана Франка. Очевидно, основною перешкодою для природного розвитку насінин є низькі зимові температури. Таким чином, інтродуцент – лаванда не зможе стати інвазивним видом на наших теренах.

Більш ефективним для лаванди є вегетативне розмноження, яке дає змогу зберігати ознаки материнської рослини [15]. Вегетативне розмноження зеленими живцями потребує матеріальної бази (парники) і постійного догляду (полив). Ми здійснювали вегетативне розмноження лаванди здерев'янілими живцями восени 2015 та 2016 рр. Результати живцювання оцінювали, відповідно, у 2016 та 2017 рр. Оскільки осіннім живцюванням лаванди у відкритому ґрунті в кліматичних умовах Прикарпаття ніхто не займався і невідомим був результат вкорінення, то вирішили використати стимулятор коренеутворення українського виробництва «Корневін», рекомендований для декоративних культур (речовина III класу небезпеки) і сік рослини *A. vera* (природна речовина) [3].

Вкорінення відбулось у всіх варіантах досліду. Найважливіше, що розмноження лаванди здерев'янілими живцями не потребує жодної стимуляції ризогенезу, бо у контрольному варіанті кількість вкорінених живців становила 90–100 % від загальної кількості висаджених живців (табл. 3).

Таблиця 3

Кількість вкорінених живців і довжина відрослих пагонів *L. angustifolia*

Назва препарату	Кількість вкорінених живців (n=20), шт/%	Кількість вкорінених живців (n=20), шт/%	Довжина відрослих пагонів, мм	
	2016 рік	2017 рік	2016 рік	2017 рік
<i>A. vera</i> (сік)	16 / 89	16 / 80	43±3,2	20±0,8
«Корневін»	19 / 105	8 / 40	22±1,9	17±1,2
Вода (контроль)	18 / 100	20 / 100	24±1,1	20±1,3

Результат осіннього живцювання 2015 р. показує, що сік *A. vera* може стати ефективним стимулятором для розвитку живців лаванди на ранніх етапах онтогенезу, порівняно з «Корневіном» і водою. Молоді пагони у 2016 р. були майже на 40 % вищими, порівняно з контролем (рис. 2). У 2017 р. була пізня і холодна весна, довжина пагонів живців за дії *A. vera* залишилася на рівні з контролем, але вони мали кращий зовнішній вигляд.

Вегетативне розмноження здерев'янілими живцями використовували для розмноження різних сортів лаванди у Науково-дослідному інституті сільського господарства, в с. Кримська Роза (АР Крим), проте здійснювали у відкритих холодних теплицях [15]. Відсоток вкорінення коливався від 36 до 75 %, залежно від року досліджень, живці вкривали своєрідною мульчею зі соломи і залишків лаванди. Можливо, саме мульча знижувала ефективність коренеутворення, бо відомо, що для лаванди аерація ґрунту є визначальним фактором її росту і розвитку [18].

Як уже вказувалося, низові листки на лаванді в умовах росту в м. Львові не є зимозеленими, не витримують зимових низьких температур, на відміну від верхівкових. Можливо, верхівкові листки відрізняються за вмістом кріопротекторів. Відомо, що розчинні цу-

кри можуть бути кріопротекторами, тобто зв'язувати вільну воду і таким чином запобігати утворенню кристалів льоду в клітині за дії мінусових значень температури повітря [12].

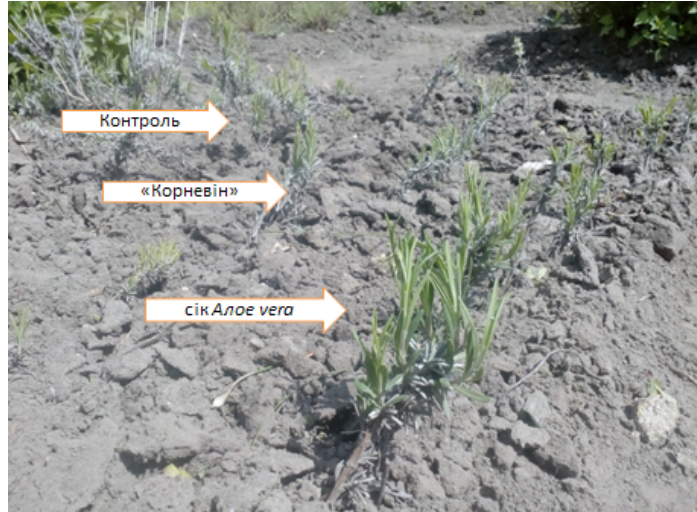


Рис. 2. Весняна вегетація живців лаванди у 2016 р. (осіннє живцювання 2015 р.)

Результати досліджень свідчать про те, що немає різниці у вмісті вільних цукрів між верхівковими і низовими листками лаванди вузьколистої (рис. 3).

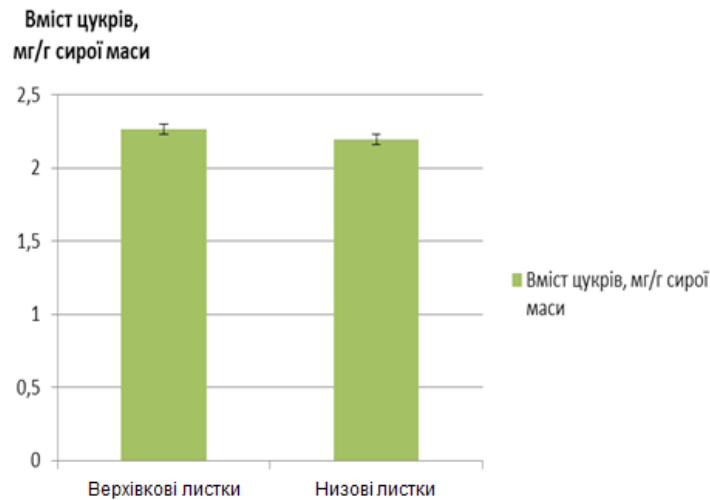


Рис. 3. Вміст розчинних цукрів у верхівкових і низових листках рослин лаванди вузьколистої

Серед амінокислот деякі дослідники виділяють групу “особливих”, так званих “стресових” – аланін, пролін, серин і аргінін, які беруть участь у загальній адаптивній відповіді рослинного організму на стресові чинники [8, 10]. Серед них пролін є універсальною органічною протекторною сполукою в рослинному світі. Залежність між нагромадженням проліну і стійкістю рослин до стресових впливів може свідчити про причетність цієї речовини до стійкості [10]. Тому вивчення впливу несприятливих факторів, а саме низьких температур на вміст проліну у листках лаванди, було важливим для розуміння адаптаційних процесів [1].

Верхівкові листки лаванди мають у 8 разів більше проліну, ніж сформовані низові листки, котрі згодом відмирають. Отож, можна припустити, що пролін відіграє значну роль у виживанні верхівкових листків лаванди в умовах росту в м. Львові (рис. 4).

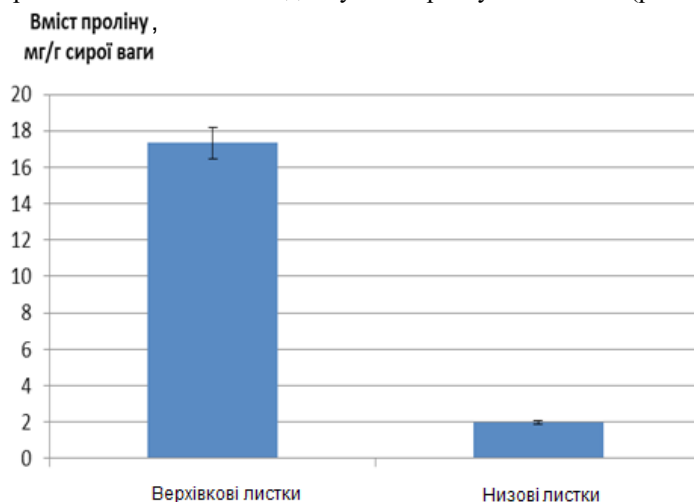


Рис. 4. Вміст амінокислоти проліну у верхівкових і низових листках рослин лаванди вузьколистої

Наші дослідження показують, що зимозелена рослина лаванда вузьколиста може бути перспективним видом для вирощування в умовах підвищення середньорічних температур на Заході України. Тут вона проходить повний цикл розвитку, цвіте, плодоносить і не вимерзає. Лаванда добре розмножується здерев'янілими живцями без додаткових матеріальних витрат. Рослину можна використовувати у декоративному садівництві – цвітіння розпочинається у другій декаді червня і триває майже 50 днів. Водночас вона не становить загрози для аборигенної флори як інвазійний вид.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Артюх С. Н., Ненько Н. И., Красова Н. Г.* Динамика белков и пролина в побегах сортов яблони по разным компонентам зимостойкости // Плодоводство и виноградарство юга России. 2014. № 25. С. 42–50.
2. *Балабак А. Ф.* Кореневласне розмноження малопоширених плодових і ягідних культур. Умань: Оперативна поліграфія, 2003. 109 с.
3. Біологічно активні речовини в рослинництві / З.М. Грицаєнко, С.П. Пономаренко. К.: ЗАТ „Нічлава”, 2008. 352 с.
4. *Бугаєнко Л. А.* Научное обоснование основных направлений развития агропромышленного комплекса Крыма в условиях рыночного производства. Симферополь: Таврия, 2004. С. 64–79.
5. *Горбунова Е. О.* Биологические особенности лаванды узколистной при интродукции в Подмоскowie: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. М., 1996. 159 с.
6. *Деркач М. П., Гумецький Р. Я.* Курс варіаційної статистики. К.: Вища школа, 1977. 208 с.
7. ДСТУ 2240-93. Насіння сільськогосподарських культур. Сортові та посівні якості. Технічні умови. К.: Держстандарт України, 1994. 74 с.
8. *Колупаєв Ю. С.* Стресові реакції рослин (молекулярно-клітинний рівень). ХДУ, 2001. 172 с.
9. Клімат України / В.М. Ліпінський, В.А. Дячук, В.М. Бабіченко. К.: Вид-во Раєвського, 2003. 343 с.

10. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях / Е.Л. Кордюм. К.: Наукова думка, 2003. 277 с.
11. Куцела Т. М., Куцела О. Я. Интродукція та акліматизація *Lavandula angustifolia* Mill. в умовах дендрологічного парку «Дружба» // Вісн. Прикарпат. нац. ун-ту ім. В. Стефаника. Сер. біол. 2008. № 12. С. 47–49.
12. Мусієнко М. М. Фізіологія рослин: підручник. К.: Фітосоціоцентр, 2001. 392 с.
13. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1978. 255 с.
14. Скибіцька М. І., Прокопів А. І. Формування колекції лікарських рослин у ботанічному саду ЛНУ ім. І. Франка // Роль ботанічних садів в зеленому будівництві міст, курортних та рекреаційних зон. Одеса: ЛАТСТАР, 2002. С. 127–131.
15. Скипор О. Б., Золотилов В. А. Зависимость укореняемости черенков лаванды от сроков черенкования и возраста материнских растений // Науч. журнал КубГАУ. № 112 (08). 2015. Режим доступа : <http://ej.kubagro.ru/2015/08/pdf/34.pdf>
16. Струк Т. В., Яремко О. Є., Корчемлюк М. В. та ін. Тенденції глобального потепління на Прикарпатті // Екологічна безпека та збалансоване ресурсокористування. 2017. № 1. С. 13–20.
17. Холодова В. П., Волков К. С., Кузнецов В. В. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // Физиология растений. 2005. Т. 52. №. 6. С. 848–858.
18. Якубович-Дьячкова И. В. Агроценологические основы повышения продуктивности лаванды в предгорье Крыма: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.09. Херсон, 2013. 218 с.
19. Adgaba Nuru, Ahmad A. Al-Ghamdi, Yilma T. Tena. Floral phenology, nectar secretion dynamics, and honey production potential, of two Lavender Species (*Lavandula dentata*, and *L. pubescens*) in Southwestern Saudi Arabia // J. Apic. Sci. Vol. 59. Iss. 2. P. 135–144.
20. Jylhä K., Fronzek S., Tuomenvirta H., Carter T. R., Ruosteenoja K. Changes in frost, snow and Baltic sea ice by the end of the twenty-first century based on climate model projections for Europe // Climatic Change. 2008. Vol. 86. N 3–4. P. 441–462.

Стаття: надійшла до редакції 16.08.18

доопрацьована 30.11.18

прийнята до друку 05.12.18

**THE FEATURES OF REPRODUCTION
OF *LAVANDULA ANGUSTIFOLIA* MILL. (LAMIACEAE) AT THE BOTANICAL
GARDEN OF IVAN FRANKO NATIONAL UNIVERSITY OF LVIV**

O. Tsvilynyuk

*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: tsvilya@gmail.com*

The article discusses the features of seed and vegetative reproduction of *Lavandula angustifolia* at the Botanical Garden of Ivan Franko National University of Lviv. Studies have shown that lavender seeds require a long period of ripening. That is why in nature the seed propagation of this plant does not occur and the species is safe for the native flora. The longer the shelf life of lavender seeds is narrow-leaved, the lower are the germination

rates and germination energy. After 10 years of storage, seeds lose their ability to germinate. The possibility of autumnal reproduction of lavender cuttings was investigated. Using rhizogenesis stimulant «Kornevin» recommended for ornamental crops (substance III hazard class) and the juice of the plant *Aloe vera* (natural substance). It was found that autumnal vegetative reproduction of lavender does not require stimulation by artificial chemicals. *A. vera* juice can be an effective stimulant for the development of lavender cuttings during the early stages of ontogenesis. *L. angustifolia* is an evergreen plant. Under climatic conditions Lviv city in winter, the lower leaves die, while the upper leaves successfully withstand adverse temperatures. The content of soluble sugars and proline as possible cryoprotectors in the leaves of lavender plants was investigated at the end of October. Found that in the lower and upper leaves of lavender equal amount of soluble sugars, whereas the content of proline in the upper leaves is 8 times higher than in the lower leaves. It indicates that proline is one of the cryoprotectors ensuring leaf survival under the climatic conditions of the Lviv city. Thus, *L. angustifolia* is a promising species for growing under the conditions of increasing average annual temperatures in Western Ukraine. Here it goes through the full cycle of development, blossoms, propagates by seeds and does not freeze. The lavender reproduces well with lignified cuttings without additional material costs. The plant can be used in ornamental gardening – its flowering begins in the second decade of June and lasts almost 50 days without the threat of invasion into the wild flora.

Keywords: *Lavandula angustifolia*, seed reproduction, vegetative reproduction

ЗМІСТ
БІОХІМІЯ

О. Горбулінська, М. Нагалєвська, Л. Міщенко, Н. Сибірна
Вплив екстрактів і суспензій якона (*Smallanthus sonchifolia*) на зміни структури вуглеводних детермінант глікокон'югатів мембран еритроцитів за умов експериментального цукрового діабету3

БОТАНІКА

П. Бузунко, І. Левченко
Динаміка статусу созофітів на території Щорсько-Семенівського геоботанічного району: 1899–2017 рр. 15

G. Angelov, I. Bednarska
Isoenzyme variation and genetic affinities among five *Festuca* species of section *Aulaxyper* Dumort. 29

О. Коваленко
Біоморфологічна та біологічна структури флори Національного природного парку «Пирятинський»38

ГЕНЕТИКА

К. Ведмедєва
Генетичний контроль ознаки віялоподібного жилкування листків соняшника46

ЕКОЛОГІЯ

І. Бесарабчук, С. Волгін
Фактори поширення *Ambrosia artemisifolia* L. (*Asteraceae* Dumort.) на території м. Луцька (Волинська область)53

М. Вінічук
Біоаккумуляція лужних, лужноземельних металів і окремих актиноїдів у міцелії та плодових тілах ектомікоризних грибів61

О. Щербакова, О. Литвиненко, В. Новосад, К. Новосад
Теоретичні аспекти оцінки резистентності рослин за умов урбанізованого середовища (біоморфологічний підхід)69

О. Лобачевська, Р. Соханьчак, С. Бешлей
Структурно-функціональна організація мохових дернин на техногенно змінених територіях Червоноградського гірничопромислового району86

М. Мекіч, Л. Буньо, О. Терек
Біохімічні показники пулу органічного карбону в нафтозабрудненому ґрунті у процесі фітореMediaції 95

ЗООЛОГІЯ

Ю. Худіяш, М. Причена, О. Потрохов, О. Зінковський
Зміна вмісту загальних ліпідів, глікогену і білка у тканинах плітки *Rutilus rutilus*, Linnaeus, 1758 за сумісної дії температури та мінералізації води 106

О. Іванець
Таксономічна структура та динаміка популяцій роду *Asplanchna* (*Rotifera: Monogononta*) Українського Розточчя 114

Н. Гураль-Сверлова
Просторова диференціація наземних малакокомплексів на рівнинних і передгірних територіях заходу України 122

<i>Т. Єрмошина, О. Павлюченко</i>	
Інтродукція <i>Sinanodonta woodiana</i> (<i>Bivalvia, Unionidae</i>) у басейні річки Гнилоп'ять (Житомирська область, північна Україна)	132
<i>М. Пацюк</i>	
Видовий склад і поширення голих амеб (<i>Tubulinea, Discosea, Heterolobosea</i>) у водоймах Львівської області	141
<i>Ya. Oksentyuk</i>	
The first documented record of <i>Aeroglyphus peregrinans</i> (Berlese, 1892) (<i>Acaridia, Aeroglyphidae</i>) in the hives of honey bees (<i>Apis mellifera</i>) in Ukraine	150
ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ І ТВАРИН	
<i>Н. Єршова, О. Ніном, С. Єршов, О. Шапкіна</i>	
Вплив фенілгідразину на гіпертонічний стрес еритроцитів ссавців і антигемолітичну активність амфіфільних сполук	155
<i>Н. Гарасим, О. Бішко-Москалюк, О. Кулачковський, А. Шумська, А. Тарновська, М. Галан, Д. Санагурський</i>	
Структурні зміни міокарда щурів за дії гістаміну та гіпохлориту натрію	162
ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН	
<i>В. Баранов, С. Ващук, Л. Карпинець, С. Бешлей, Р. Соханьчак</i>	
Вплив регуляторів росту на фізіолого-біохімічні показники рослин <i>Betula pendula</i> Roth. та <i>Pinus sylvestris</i> L. на породних відвалах вугільних шахт	176
<i>Н. Кияк</i>	
Фотосинтетична активність бріофітів в умовах засолення на території хвостосховища Стебницького ГХП "Полімінерал"	184
<i>О. Цвілинюк</i>	
Особливості розмноження лаванди вузьколистої (<i>Lavandula angustifolia</i> Mill., <i>Lamiaceae</i>) у Ботанічному саду Львівського національного університету імені Івана Франка	195

CONTENS
BIOCHEMISTRY

A. Horbulinska, M. Nagalievska, L. Mishchenko, N. Sybirna
Influence of yacons (*Smallanthus sonchifolia*) extracts and suspensions on changes
in the structure of erythrocytes membranes glycoconjugates carbohydrate
determinants under experimental diabetes mellitus 3

BOTANY

P. Buzunko, I. Levchenko
Dynamics of the status of sozophytes in the territory of the Shchorsko-Semenivsky
geobotanic district: 1899–2017 15

G. Angelov, I. Bednarska
Isoenzyme variation and genetic affinities among five *Festuca* species of
section *Aulaxyper* Dumort. 29

O. Kovalenko
Biomorphological structure of flora of the National Nature Park “Pyriatynsky” 38

GENETICS

K. Vedmedeva
Genetic control of the trait fan-like nervation leaves in sunflower 46

ECOLOGY

I. Besarabchuk, S. Volgin
Distribution factors of *Ambrosia artemisifolia* L. (*Asteraceae* Dumort.)
in the territory of Lutsk (Volyn region) 53

M. Vinichuk
Bioaccumulation of selected alkali metals, alkaline earth metals and actinides
in mycelium and fruit bodies of ectomycorrhizal fungi 61

O. Scherbakova, O. Lytvynenko, V. Novosad, K. Novosad
Theoretical aspects of evaluation of resistance of plants under conditions
of urbanized environment (biomorphological approach) 69

O. Lobachevska, R. Sokhanchak, S. Beshley
Structural and functional organization of moss turfs in technogenically transformed
territories of the Chervonograd mining and industrial area 86

M. Mekich, L. Bunjo, O. Terek
Biochemical parameters of organic carbon pool in oil polluted
soil during phytoremediation 95

ZOOLOGY

Y. Khudiiash, M. Prychepa, O. Potrokhov, O. Zinkovskiy
Change in the content of general lipids, glucogene and protein in the foot tissue
of *Rutilus rutilus*, Linnaeus, 1758 for the compatible action of temperature
and mineralization of water 106

O. Ivanets
Taxonomic structure and dynamics of populations of *Asplanchna*
(*Rotifera: Monogononta*) of Ukrainian Roztocze 114

N. Gural-Sverlova
Spatial differentiation of land mollusc complexes in plain and foothill territories
of western Ukraine 122

<i>T. Yermoshyna, O. Pavluchenko</i>	
Introduction of <i>Sinanodonta woodiana</i> (<i>Bivalvia, Unionidae</i>) in the Hnylop'yat river basin (Zhytomyr oblast, northern Ukraine)	132
<i>M. Patsyuk</i>	
Species composition and distribution of naked amoebae in the water bodies of Lviv region ..	141
<i>Ya. Oksentyuk</i>	
The first documented record of <i>Aeroglyphus peregrinans</i> (Berlese, 1892) (Acaridia, Aeroglyphidae) in the hives of honey bees (<i>Apis mellifera</i>) in Ukraine	150

HUMAN AND ANIMAL PHYSIOLOGY

<i>N. Yershova, O. Nipot, S. Yershov, O. Shapkina</i>	
Effect of phenylhydrazine on hypertonic stress of mammalian erythrocytes and anthemolytic activity of amphiphilic compounds	155
<i>N. Harasym, O. Bishko-Moskalyuk, O. Kulachkovsky, A. Shumska, A. Tarnovska, M. Halan, D. Sanahursky</i>	
Structural changes in rats myocardium under the influence of histamine and sodium hypochlorite	162

PLANT PHYSIOLOGY

<i>V. Baranov, S. Vashchuk, L. Karpinets, S. Beshley, R. Sokhanchak</i>	
The influence of plants growth regulators on physiologically-biochemical indicators of <i>Betula pendula</i> Roth. and <i>Pinus sylvestris</i> L. plants on the rock dumps of coal mines	176
<i>N. Kyyak</i>	
Photosynthetic activity of bryophytes under the conditions of salinity on the territory of tailing of Stebnyk State Mining and Chemical Enterprise «Polimineral»	184
<i>O. Tsvilynyuk</i>	
The features of reproduction of <i>Lavandula angustifolia</i> Mill. (Lamiaceae) at the Botanical Garden of Ivan Franko National University of Lviv	195