

ISSN 0206-5657

**ВІСНИК**  
ЛЬВІВСЬКОГО  
УНІВЕРСИТЕТУ

СЕРІЯ БІОЛОГІЧНА

Випуск 86

2022

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

**Series Biology** | **Серія біологічна**

**Issue 86** | **Випуск 86**

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

2022

Друкується за ухвалою Вченої ради  
Львівського національного університету  
імені Івана Франка  
Протокол № 33/6 від 29 червня 2022 р.

Свідоцтво про державну реєстрацію серія  
КВ № 14810-3581Р від 28 жовтня 2008 р.,  
перереєстровано як фахове видання України  
(наказ МОН № 409 від 17.03.2020 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 *А. Бабський*; 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*; д-р біол. наук, проф. *Л. Тасенкевич*; д-р біол. наук, проф. *О. Терек*; 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, доц. *В. Гончаренко*; 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, Hrushevskyy St.  
Lviv 79005, Ukraine  
tel. (032) 239-47-86

E-mail: [biovisnyk@lnu.edu.ua](mailto:biovisnyk@lnu.edu.ua)

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

<https://doi.org/10.30970/vlubs.2022.86>

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,  
виготівників і розповсюджувачів видавничої  
продукції. Серія ДК № 3059 від 13.12.2007 р.

Формат 70x100<sup>1/16</sup>  
Ум. друк. арк. 9,4  
Наклад 100 прим. Зам.

© Львівський національний університет  
імені Івана Франка, 2022

**ВПЛИВ КОМПОНЕНТІВ ГАЗОВИХ ВИКИДІВ  
НА РІСТ МІКРОВОДОРОСТЕЙ *CHLORELLA VULGARIS***

**А. Вдовиченко\*, Н. Голуб**

*Національний технічний університет України  
«Київський політехнічний інститут імені Ігоря Сікорського»  
просп. Перемоги, 37, Київ 03056, Україна  
e-mail: avecobt@gmail.com*

Щорічне зростання антропогенного впливу на довкілля, зокрема, збільшення кількості газових викидів, призводить до необхідності їхньої утилізації. Перспективним рішенням цієї проблеми може бути використання мікроводоростей для поглинання вуглекислого газу й оксидів нітрогену та сульфуру. Актуальним є визначення умов культивування для подальшого встановлення раціональних параметрів утилізації газових викидів, що дасть змогу підвищити рентабельність процесу, знизити забруднення навколишнього середовища й отримати біомасу для подальшого застосування. Мета роботи - проаналізувати дослідження впливу компонентів газових викидів на ріст і розвиток мікроводоростей *Chlorella vulgaris*. Завдання - визначити вплив оксидів карбону, нітрогену, сульфуру та газових викидів на ріст і розвиток мікроводоростей *Chlorella vulgaris*. Розглянуто типовий склад газових викидів вугільної теплоелектростанції, основу якого становлять водяна пара, оксиди карбону, нітрогену, сульфуру, що можуть засвоюватися клітинами мікроводоростей. Діоксид карбону в цій суміші становить 12±2 %, що є раціональною концентрацією для вирощування біомаси адаптованих штамів. Однак під час подачі підвищеної концентрації CO<sub>2</sub> до культурального середовища необхідно стабілізувати рН, оскільки підвищення вмісту вуглекислого газу в культуральному середовищі призводить до закиснення, тоді як споживання CO<sub>2</sub> мікроводоростями у процесі фотосинтезу підвищує значення рН. Визначено, що оксиди нітрогену, основну частину яких становить NO, в концентраціях до 100 ppm сприяють накопиченню біомаси і синтезу корисних речовин у клітинах. Необхідно зменшити концентрацію оксидів сульфуру до 60–100 ppm і уникнути їхнього поступового накопичення, оскільки це призводить до закиснення середовища та загибелі клітин. За використання *Chlorella vulgaris* для очищення біогазу від CO<sub>2</sub> та H<sub>2</sub>S вміст гідрогенсульфуру не має перевищувати 100 ppm. Це допоможе усунути його інгібуючу дію на ріст клітин.

*Ключові слова:* газові викиди, мікроводорості, біосеквстрація, *Chlorella vulgaris*

Застосування мікроводоростей стає з кожним роком більш поширеним. Одним із призначень є утилізація газових викидів, оскільки вони мають потребу в таких компонентах поживного середовища, як карбон, нітроген і сульфур. Використання водоростей має низку переваг порівняно з іншими методами утилізації діоксиду карбону, в тому числі й біологічними: висока фотосинтетична активність, висока ефективність за низьких концентрацій CO<sub>2</sub>, більша швидкість секвстрації та можливість утилізації оксидів нітрогену й сульфуру, порівняно з вищими рослинами [6, 37, 51]. Актуальним завданням є визначити умови утилізації оксидів карбону, нітрогену, сульфуру за використання *Chlorella*



*vulgaris*. Метою є проаналізувати дослідження впливу газових викидів і їхніх компонентів на продукування біомаси мікробіодоростей.

### Передумови використання *Chlorella vulgaris*

Мікробіодорості *Chlorella vulgaris* є активними продуцентами білків, вуглеводів, ліпідів, у тому числі поліненасичених жирних кислот, пігментів, вітамінів та інших біологічно активних речовин [15, 41], що використовуються в сільському господарстві, фармацевтичній і харчовій промисловості, для виробництва біодизельного палива та біогазу [3, 12]. Вони здатні очищувати стічні води від нітратної, нітратної, амонійної форм нітрогену, від фосфатів [1, 5, 23], важких металів [14], стійкі до підвищеного вмісту NaCl у середовищі [51] та до забруднення нафтопродуктами (до 40 г/л) [1, 5], здатні адсорбувати токсичні відходи, наприклад, трихлоретилен [42].

Мікробіодорості використовують природне сонячне світло як енергію для ефективної фіксації CO<sub>2</sub> і продуктивного фотосинтезу, які в 10–50 разів перевищує продуктивність вищих рослин [8, 49, 51]. Рациональними умовами для вирощування *Chlorella vulgaris* є: температура 30±5 °С, інтенсивність освітлення 2500–5000 Люкс, рН 8,2–8,7, фотоперіод (режим світло / темрява) – від 16/8 до 24/0 год [22]. На хімічний склад мікробіодоростей впливає інтенсивність освітлення, температура і доступність поживних речовин [33]. Наприклад, за малої кількості джерел нітрогену в середовищі мікробіодорості активніше продукують запасні речовини – вуглеводи та ліпіди [15, 23, 31], низька концентрація CO<sub>2</sub> пригнічує синтез жирних кислот, тоді як висока сприяє їхньому накопиченню, незважаючи на гальмування десатурації та подовження вуглецевого ланцюга [51]. Було досліджено вихідну щільність клітин: у діапазоні від 1,775 × 10<sup>4</sup> до 10<sup>5</sup> клітин/мл або 0,15 г/л для продуктивного поглинання газових викидів [32, 48].-

Необхідні для життєдіяльності речовини засвоюються клітинами у формі іонів неорганічних солей, що містять макро- та мікроелементи [13]. Зазвичай карбон надходить у вигляді діоксиду, нітроген – у вигляді аніона NO<sub>3</sub><sup>-</sup> або катіона NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, фосфор і сульфур – у вигляді аніонів PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> і SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, метали – у формі катіонів K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> [7]. Як джерела карбону та нітрогену можна використовувати газові викиди, які виділяються внаслідок спалювання палива в котлах теплоелектростанцій чи виробничих процесів [47, 51], оскільки до основних компонентів таких газів належать водяна пара, оксиди карбону, нітрогену, сульфору [11]. За умови їх використання необхідно враховувати температуру та концентрацію складових компонентів [44].

### Діоксид карбону

Найважливішим компонентом мінерального живлення є неорганічний карбон, який можна подавати до культурального середовища за допомогою барботування повітрям із додаванням вуглекислого газу [13], оскільки дифузія CO<sub>2</sub> з атмосфери у водний розчин відбувається повільно через низький вміст діоксиду карбону в повітрі та високий поверхневий натяг води [45]. Обмежувальним чинником фіксації діоксиду карбону мікробіодоростями, як правило, є масообмін CO<sub>2</sub>, і, загалом, зростання його концентрації також призводить до посилення масообміну. Проте надлишок вуглекислого газу в культуральному середовищі призводить до його закиснення. Споживання CO<sub>2</sub> мікробіодоростями у процесі фотосинтезу знижує кислотність. Усе це комплексно впливає на швидкість приросту біомаси мікробіодоростей. Під час розчинення CO<sub>2</sub> у водному розчині з рН < 6 основним шляхом переведення його в розчин є пряма гідратація з утворенням вугільної кислоти, при рН від 6 до 10 домінуючою сполукою є бікарбонат [38]. Гідроксид-іони транспортуються за межі клітини під час фотосинтезу. Інші механізми підвищення

pH зумовлені активністю ферменту рибулози-1,5-бісфосфат-карбоксилази, що зростає за вищих значень pH. У процесі подачі підвищеної концентрації CO<sub>2</sub> до культурального середовища слід підбирати оптимальний для росту мікроводоростей лужно-кислотний баланс [38].

Мікроводорості мають здатність споживати CO<sub>2</sub> з повітря з низькою концентрацією (0,03–0,06 %) або з високою концентрацією CO<sub>2</sub> від стаціонарних джерел (10–20 %, у деяких дослідах, таких як вугільні електростанції – до 50 %) [43, 47], а також неорганічний і органічний Карбон у стічних водах [51]. Для визначення максимальної швидкості фіксації діоксиду карбону за допомогою *Chlorella vulgaris* досліджено її культивування за різних концентрацій CO<sub>2</sub> (від 2 % до 10 %) та швидкості аерації (від 0,1 до 0,7 об./об.). Встановлено, що максимум фіксації CO<sub>2</sub> (2,22 г/л на добу) отримано за використання 6,5 % CO<sub>2</sub> та швидкості аерації 0,5 об./об. після 7-ми діб культивування за 30 °С. За таких умов істотних відмінностей у біохімічному складі клітин мікроводоростей не спостерігали [9]. У роботах [36, 41] показано, що допустима концентрація вуглекислого газу може варіювати від 14 до 100 %, хоча максимальний приріст спостерігали за концентрації 10 %. Для досягнення високої швидкості фіксації CO<sub>2</sub> з димових газів необхідні мікроводорості з високою толерантністю до них, саме тому увага приділена *Chlorella vulgaris* як одному з можливих видів [49].

Концентрація CO<sub>2</sub> в димових газах різниться залежно від виду виробництва і становить від 3 до 25 % загального об'єму газових викидів [11, 49]. Зокрема, під час спалювання природного газу цей показник сягає 5–6 % CO<sub>2</sub> [49], а для вугільної електростанції – 13–14 % [43, 44], типовий склад димових газів наведено у табл. 1 [26].

Таблиця 1

Типові параметри димових газів вугільної ТЕС [26]

Параметр	Показник
Температура	160–180 °С
Тиск	101,325кПа
H <sub>2</sub> O	20–23 об. %
CO <sub>2</sub>	10–11 об. % (вологий) 12,5–14,5 об. %, 245–285 г/м <sup>3</sup> (сухий)
O <sub>2</sub>	4,5–5 об. % (вологий) 5–6,5 об. %, 71–93 г/м <sup>3</sup> (сухий)
SO <sub>2</sub>	0,012–0,02 об. % (вологий) 0,26–0,46 г/м <sup>3</sup> (сухий)
NO <sub>x</sub> (до 99% – NO, решта – NO <sub>2</sub> , N <sub>2</sub> O)	0,015–0,025 об. % (вологий), 0,24–0,41 г/м <sup>3</sup> (сухий)

Найпоширенішим методом утилізації CO<sub>2</sub> з димових газів є поглинання/адсорбція на основі використання розчинів алканоламінів – моноетаноламінів або діетаноламінів та ін. [19, 38]. Деякі дослідники пропонують використовувати методики, засновані на використанні розчину карбонатів натрію, калію і карбоангідрази [40], або амонію [19] для утилізації CO<sub>2</sub> з димових газів і мембранного видалення діоксиду карбону з повітря [39] з подальшим його використанням мікроводоростями. Перевага таких методів – легкість масштабування та концентрування вуглекислоти. Але такі методи мають високу енергоємність і, як наслідок, призводять до здорожчання технологічного процесу порівняно зі звичайним вирощуванням за використання концентрованого CO<sub>2</sub> [19, 49]. До того ж, для прогресивного росту і розвитку мікроводоростей *Chlorella vulgaris* необхідні

раціональні концентрації  $\text{CO}_2$ , оскільки в разі перевищення порогового рівня приріст біомаси буде уповільнюватись. У роботі [25] показано, що за 10 % діоксиду карбону ріст мікроводоростей гальмується, за 15 % – приріст повністю інгібується на 4-й день культивування. За використання даних методів пропонують використовувати штами культур, які зростають за лужних умов [40]. Оскільки підвищений вміст  $\text{CO}_2$  призводить до закиснення середовища, то використання таких мікроводоростей є проблемним.

Згідно з висновками [45], швидкість поглинання діоксиду карбону клітинами мікроводоростей залежить від: швидкості аерації, концентрації  $\text{CO}_2$ , спектру й інтенсивності освітлення, щільності клітин, рН, температури, фотоперіоду, типу, розміру і поверхневої площі реактора, вмісту поживних речовин, часу перебування газу в середовищі, часу змішування та балансу  $\text{CO}_2 - \text{O}_2$ . Зависока концентрація вуглекислого газу може знижувати ефективність фотосистеми II і погіршувати активність карбоангідрази внаслідок закиснення середовища [24, 45]. Підвищення рівня  $\text{CO}_2$  знижує рН середовища з 6,8 (без додавання  $\text{CO}_2$ ) до 5,2 (за обробки 60 %  $\text{CO}_2$ ) [36]. Якщо зниження рН середовища не критичне, то з часом відбувається стабілізація рН унаслідок споживання кислих газів і накопичення біомаси мікроводоростей [24, 36]. Найбільший приріст біомаси відбувається за умов концентрації  $\text{CO}_2$  в газовій суміші 1–10 %, проте інтенсивна короткочасна дія, навіть за концентрації 5 %, має токсичний вплив [24].

На ріст і розвиток мікроводоростей за підвищеного вмісту  $\text{CO}_2$  впливає попередня адаптація культури [17, 22, 48]. Виявлено, що коли культуру *Chlorella vulgaris* витримувати в умовах надходження повітря, то за зміни умов середовища на барботування з 15 % (об./об.) додаткового  $\text{CO}_2$  приріст біомаси був нижчим на 5 %. У разі культивування з барботуванням повітрям з додаванням 5 %  $\text{CO}_2$  приріст біомаси був вищим на 13 % на середовищі, що містить 15 % додаткового  $\text{CO}_2$ , порівняно з вихідною культурою (5 %  $\text{CO}_2$ ) [35, 50].

У роботах [25, 51] спостерігали приріст біомаси в деяких штамів *Chlorella vulgaris* за використання 20 %  $\text{CO}_2$ . При цьому кращу толерантність виявляли мікроводорості, взяті зі стічних вод [25], у той час як інші штами потребували поступового нарощування концентрації діоксиду карбону від 2 до 20 % для адаптації культури до високих концентрацій [51]. Дослідники появу толерантності до високих концентрацій  $\text{CO}_2$  пов'язують із пластохіноном А, який посилює активність фотосистеми I, запобігаючи фотоінгібуванню фотосистеми II [25]. Механізм інгібування, пов'язаний із низьким рН, можна пояснити тим, що активність фотосистеми I зростає за збільшення кількості електронів, що використовуються під час фотофосфорилування для виробництва АТФ [24]. Таким чином, більша кількість АТФ буде внесена в іонний насос для підтримки концентрації  $\text{H}^+$  та стабільності рН. Виходячи з цього, автори [25] роблять висновок, що толерантність до високої концентрації  $\text{CO}_2$  призводить до пригнічення фотосинтезу, і це підтверджується збільшенням кількості вакуолей [24].

Було зазначено [11], що *Chlorella* має більшу потужність видалення вуглекислого газу і нижчу продуктивність за низьких концентрацій  $\text{CO}_2$  та зворотні показники – за високих. Раціональна концентрація  $\text{CO}_2$  для максимального приросту біомаси і для його повної утилізації має становити близько 5 % [10, 48]. При цьому ефективність приросту за використання вуглекислого газу була на 46 % більша (0,314 г/л на добу) від контрольного зразка (0,214 г/л на добу), де застосовувалося повітря, за використання димових газів – на 26 % (0,273 г/л на добу). Показники фіксації  $\text{CO}_2$  в цих випадках були аналогічні. За використання первинного димового газу приріст був менший на 11 % (0,191 г/л на добу)

щодо контролю. При цьому синтез вуглеводів подвоївся, а ліпідів – зменшився у 3,5 разу (для порівняння – за використання 5 % суміші газів вміст вуглеводів зріс в 1,5 разу, а ліпідів – зменшився удвічі) [48].

У табл. 2 наведено вплив різних концентрацій і умов подачі вуглекислого газу на приріст біомаси *Chlorella*. Як бачимо з відомих параметрів, найбільш сприятливим є вміст CO<sub>2</sub> на рівні 5–10 %, що підтверджує наведені вище дані. Проте варто уточнювати загальний час подачі газової суміші в культуральне середовище, його періодичність і залежність періодичності подачі суміші повітря з CO<sub>2</sub> від його концентрації.

Використання мікроводоростей *Chlorella* виявилось ефективним для очищення біогазу від вуглекислого газу [18, 27], оскільки високий вміст метану не чинив значної згубної дії на приріст біомаси (рис. 1). Проте застосування такого методу потребує попереднього очищення біогазу від сірководню або зменшення концентрації H<sub>2</sub>S < 100 ppm, оскільки вищі концентрації призводять до зменшення приросту біомаси (рис. 2) [27]. Також необхідно регулювати інтенсивність освітлення і тривалість фотоперіоду на різних стадіях культивування [18].

Досліджено [46] здатність *Acutodesmus obliquus* споживати як діоксид карбону, так і сірководень з біогазу (склад якого 29,5 % CO<sub>2</sub>, 0,5 % H<sub>2</sub>S і 70 % CH<sub>4</sub>). Утилізовано 97 і 98 % відповідно, за концентрації розчиненого кисню 8,1±1,1 мг-O<sub>2</sub>/л і рН 10,7, за якого зростає розчинність кислих газів.

Розглянуті дослідження свідчать, що мікроводорості *Chlorella* доцільно застосовувати для біосеквестрації газових викидів різного походження, оскільки вони здатні ефективно утилізувати діоксид карбону в концентраціях 1–10 %. Використання адаптованих штамів мінімізує ефект інгібування за підвищених концентрацій (10–20 %) CO<sub>2</sub>.

Таблиця 2

Вплив вуглекислого газу на приріст біомаси *Chlorella* sp.

№	Вміст CO <sub>2</sub> , %	Початкова концентрація клітин, г/л	Умови подачі газових викидів		Робочий об'єм реактора, л	Приріст біомаси, г/л·д.	Штам	Посилання
			Швидкість подачі, об./об.·хв.	Час подачі, хв./д.				
1	0,03	0,15	0,5	1440	0,5	0,214	<i>Chlorella</i> sp.	[48]
2	2,5	0,15	0,5	720	0,5	0,242	<i>Chlorella</i> sp.	[48]
3	4	–	0,0007	–	1,4	0,47	<i>Chlorella vulgaris</i>	[38]
4	5	1	0,25	–	4	0,2	<i>Chlorella</i> sp. NTCU2	[38]
5	5	2	0,5	–	40	–	<i>Chlorella</i> sp MT-7	[38]
6	5	2	0,5	–	40	–	<i>Chlorella</i> sp MT-15	[38]
7	5	0,15	0,5	720	0,5	0,314	<i>Chlorella</i> sp.	[48]
8	7,5	0,15	0,5	720	0,5	0,295	<i>Chlorella</i> sp.	[48]
9	10	0,15	0,5	720	0,5	0,271	<i>Chlorella</i> sp.	[48]
10	10	0,042	0,0125	90-120	30	0,07-0,1	<i>Chlorella</i> sp.	[47]
11	10	16	0,5 л/хв	–	–	0,43	<i>Chlorella</i> sp.	[38]
12	10–13	–	0,83	–	0,3	2,5	<i>Chlorella vulgaris</i>	[49]
13	23–27	–	0,2	–	1	0,528	<i>Chlorella</i> sp. MTF-15	[49]

### Діоксид сульфуру

Розчинений SO<sub>2</sub> утворює бісульфіт, який далі перетворюється на сульфит (SO<sub>3</sub><sup>2-</sup>) і сульфат (SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>). Незважаючи на те, що концентрація SO<sub>x</sub> в димових газах невелика, його

аккумуляція протягом певного періоду призводить до зниження рН і посилення токсичності бісульфіту, який здатен пошкоджувати пігменти і білки, тому використання газів, що містять більше 60 ppm  $\text{SO}_2$ , радять уникати [24, 45]. Використання вуглекислого газу водоростями повністю інгібується за зниження рН і, як наслідок, відбувається пригнічення фотосинтезу за концентрації  $\text{SO}_2$  200 ppm і більше [24]. Перевищення порогового рівня оксиду сульфуру призводить до зниження рН культурального середовища до 3–4 і, відповідно, до загибелі водоростей [13, 49].

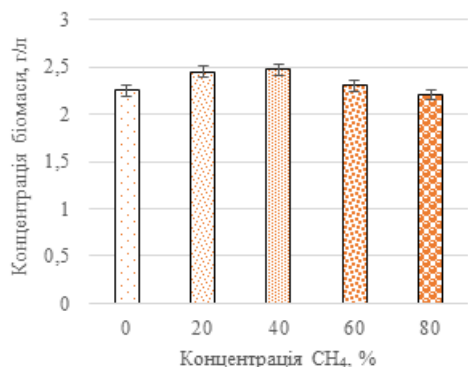


Рис. 1. Вплив вмісту метану в біогазі на вміст біомаси мікрводоростей [27]

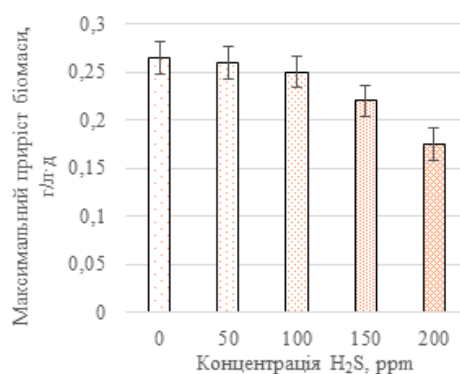


Рис. 2. Залежність максимального приросту біомаси від концентрації сірководню [27]

Було доведено зворотне інгібування діоксидом сульфуру процесу поглинання вуглекислого газу хлорофілсинтезуючими мікрводоростями типу *Chlorella*. Встановлено допустимі концентрації  $\text{SO}_2$  (0,45 ppm), що не впливають на процес фотосинтезу.  $\text{SO}_2$  призводить до зменшення рН нижче 4 у середовищі лише через 20 год за концентрації діоксиду сульфуру 400 ppm [2, 4, 34, 49]. Для утримання нейтральних показників рН [11, 24] пропонується додавання розчинів лугу. Проте за таких умов відбувається інгібування росту мікрводоростей [45]. Окиснення бісульфіту киснем, наявним у димових газах в невеликих концентраціях, може допомогти зменшити його токсичність. Але цей шлях може призвести до утворення високоокиснювальних продуктів, які викликають переокиснення ліпідів у мембрані та пошкодження хлорофілу. Було також зазначено, що за високої щільності клітин (близько 0,5 г/л) токсична дія оксидів сульфуру зменшується [45].

### Оксиди нітрогену

$\text{NO}$  за стандартних умов є малорозчинним у воді, проте згодом окислюється до  $\text{NO}_2^-$  і поглинається мікрводоростями клітини шляхом прямої дифузії [49]. Водорості можуть ефективно рости, поглинаючи  $\text{NO}_x$  (5–10 %  $\text{NO}_2$  і 90–95 %  $\text{NO}$ ) під час стаціонарної фази росту [24, 34]. Однак додавання до культурального середовища  $\text{NO}$  та  $\text{NO}_2$  на початкових стадіях культивування фактично інгібує ріст. Цю проблему пропонується вирішити шляхом додавання хелатних комплексів, здатних зв'язувати  $\text{NO}$  [11, 45, 49]. Проте можлива деактивація хелатів киснем повітря чи тривалою дією сонячного світла [45].

Встановлено явище активації поглинання вуглекислого газу внаслідок дії оксидів нітрогену: зі зростанням концентрації  $\text{NO}_3^-$  до 18 мг/м<sup>3</sup> збільшується приріст клітин мікрводоростей [21]. Визначено [46], що нітроген краще засвоюється в темновій фазі, збільшуючи при цьому вміст вуглеводів у біомасі в 1,7 разу. При цьому вміст кисню повинен бути більшим 2 % [24]. Застосування повітря з доданим 15 %  $\text{CO}_2$  зумовлює поглинання до 96 %  $\text{NO}$  (за вихідної концентрації 100 ppm) [49].

Для усунення інгібуючого ефекту оксиду нітрогену (NO), який міститься у димових газах, його опромінювали ультрафіолетовими довжинами хвиль, пропускаючи крізь пероксид водню. Отриманий нітрат (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) потім використовували як джерело нітрогену для мікроводоростей *Chlorella*. Пікова продуктивність біомаси при цьому зросла на 96,7 % (до 1,18 г/л за добу), порівняно з використанням стандартного поживного середовища Брістоля, за об'ємної концентрації поданого CO<sub>2</sub> 15 % в обох випадках [16].

#### Газові викиди

У процесі культивування хлорели за використання стічних вод було використано димові гази [29, 30, 51]. Склад димових газів становив: 6 % CO<sub>2</sub>, 180 ppm SO<sub>x</sub> та 250 ppm NO<sub>x</sub>, за витрати 0,008 об./хв. У середовищі були наявні джерела органічного карбону, нітрогену, сульфуру та фосфору. Встановлено, що мікроводорості можуть зростати у стічних водах з високою врожайністю біомаси з утилізацією димових газів з видаленням із них до 50–70 % CO<sub>2</sub>, до 50–60 % NO<sub>x</sub> та 45–60 % SO<sub>x</sub> [29, 30, 51]. Було показано, що максимальна питома швидкість росту *C. vulgaris* становила 0,35 д<sup>-1</sup> за 0,038 % CO<sub>2</sub> (максимальна швидкість фіксації 14,26 мг CO<sub>2</sub> /л·д.) та 0,43 д<sup>-1</sup> за 10 % CO<sub>2</sub> (максимальна швидкість фіксації 85,72 мг CO<sub>2</sub> /л·д.). При цьому *C. vulgaris* показала хорошу ефективність видалення нітрогену і фосфору зі стічних вод за барботування 10 % CO<sub>2</sub> з коефіцієнтами видалення 96,12–99,61 %, а кількість утилізації сполук нітрогену досягала 41,86 мг/л за початкової концентрації 60 мг/л NH<sub>4</sub>Cl протягом трьох тижнів [28]. *C. vulgaris* показала більш високу здатність до видалення амонію (більше 99 %) порівняно з видаленням нітратів (81,05 %) і фосфатів (87,95 %) [10].

За використання димових газів (10–13 % CO<sub>2</sub>) мікроводорості фіксують на 48 % більше вуглекислого газу порівняно з контрольним зразком (11 % CO<sub>2</sub>) [20]. Ці результати, на думку авторів, спричинені наявністю інших компонентів (NO<sub>x</sub> та SO<sub>x</sub>), які збільшують продуктивність біомаси мікроводоростей, а також кількістю розчиненого кисню в середовищі – 4 мг за використання газових викидів і 8 мг/л у контрольному варіанті. Газ подавали зі швидкістю 15 л/год на об'єм колони в 300 мл (внутрішній діаметр 36 мм, висота 500 мм), t=30 °C, інтенсивність освітлення 62 100 Люкс [20]. Одержані дані суперечать результатам роботи [48], де було показано перевагу чистого CO<sub>2</sub> над газовими викидами (рис. 3).

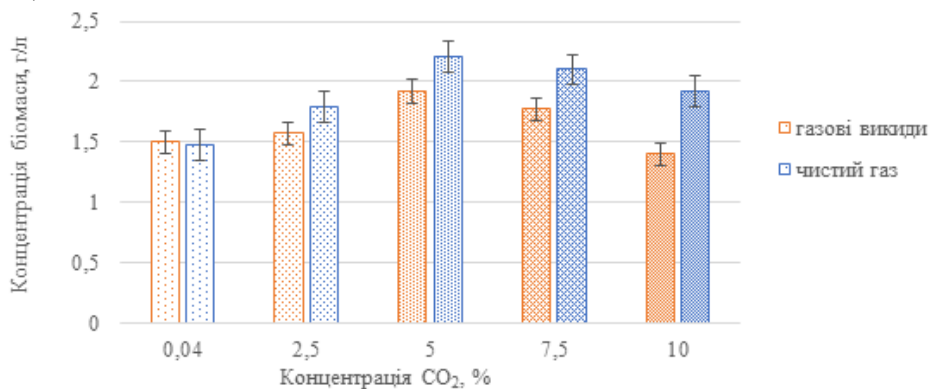


Рис. 3. Залежність концентрації біомаси на 6-ту добу від концентрації та джерела CO<sub>2</sub> [48]

Розбіжність одержаних даних приросту біомаси мікроводоростей за використання газових викидів (табл. 3) може бути обумовлена різними параметрами процесу та складом газових викидів.

Таблиця 3

Вплив газових викидів на приріст біомаси *Chlorella*

№	Початкова концентрація клітин, г/л	Умови подачі газових викидів, об./об.·хв.	Робочий об'єм реактора, л	Вміст CO <sub>2</sub> , %	Вміст SO <sub>2</sub> , %	Вміст NO <sub>x</sub> , %	Приріст біомаси, г/л·д	Штам	Посилання
1	0,15	0,5	0,5	10±2	0,3	0,06	0,191	<i>Chlorella sp.</i>	[48]
2	0,15	0,5	0,5	7,5	0,225	0,045	0,258	<i>Chlorella sp.</i>	[48]
3	0,15	0,5	0,5	5	0,15	0,03	0,273	<i>Chlorella sp.</i>	[48]
4	0,15	0,5	0,5	2,5	0,075	0,015	0,228	<i>Chlorella sp.</i>	[48]
5	–	0,83	0,3	11	0,00034	0,013	2,5 (147%*)	<i>Chlorella vulgaris P12</i>	[20]
6	–	–	0,125	15	0,006 0,01 0,015	–	60%* 36,4%* 0%*	<i>Chlorella sp.</i> <i>KR-1</i>	[49]
7	–	–	1	25	0,008–0,009 0,0015–0,002 0,015–0,019	–	183%* 204%* 160%*	<i>Chlorella sp.</i>	[49]
8	–	–	–	50	1	3	0,95	<i>Chlorella sp.</i>	[19]
9	–	–	–	15	3	0	1	<i>Chlorella sp.</i>	[19]
10	–	–	–	20	–	–	0,7	<i>Chlorella sp.</i>	[19]
11	–	–	–	10	–	–	0,27	<i>Chlorella sp.</i>	[19]

**Примітка:** \* – порівняно з контролем (за відсутності SO<sub>2</sub>, NO<sub>2</sub>)

Виходячи з даних, наведених вище, не можна дати однозначної відповіді стосовно впливу газових викидів на приріст біомаси *Chlorella*. Тому визначення раціональних параметрів для їхньої утилізації є завданням для подальших досліджень.

Показано, що на вихід біомаси мікроводоростей *Chlorella vulgaris* під час культивування їх за використання газових викидів впливають: початкова щільність клітин, концентрація оксидів у газовій суміші та їхнє співвідношення, рН середовища, умови подачі газової суміші. Раціональною концентрацією діоксиду карбону в газовій суміші з повітрям для неадаптованих до підвищеної концентрації CO<sub>2</sub> клітин є 5 %, для попередньо адаптованих штамів – 12±2 %. Оксиди сульфуру можуть накопичуватись у культуральному середовищі під час темної фази росту, їхній вміст не має перевищувати 60–100 ppm. Оксиди нітрогену краще поглинаються під час темної фази культивування, їхній вміст за початкової концентрації клітин 10<sup>5</sup> не повинен перевищувати 100 ppm.

Визначено, що використання *Chlorella vulgaris* для утилізації CO<sub>2</sub> в біогазі та підвищення його енергоємності залежать від наявності гідроген сульфуру, який у концентрації вище 100 ppm чинить інгібуючу дію на розвиток культури.

Дані щодо використання газових викидів для культивування та їхній вплив на розвиток *Chlorella vulgaris* є суперечливими. Показана можливість утилізації газових викидів, що за раціональних умов культивування підвищує приріст біомаси мікроводоростей.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Богданов Н. И. Биологическая реабилитация водоёмов. 3-е изд., доп. и перераб. Пенза: РИО ПГСХА, 2008. 152 с.
2. Дячок В. В., Гуглич С. І., Катишева В. В. Дослідження впливу діоксиду сульфуру на динаміку приросту хлорофілсинтезуючих мікроводоростей // Наук. праці. 2017. Т. 81. № 1. С. 59–65.

3. Дячок В. В., Гуглич С. І., Левко О. Б. Вивчення процесів масообміну під час реалізації біологічних методів очищення газових викидів від вуглекислого газу // Вісн. НУ «Львівська політехніка». Хімія, технологія речовин та їх застосування. 2014. № 787. С. 313–319.
4. Дячок В. В., Катюшева В. В. Встановлення виду інгібування біохімічного процесу поглинання вуглекислого газу // Наук. вісн. НЛТУ України. 2018. Т. 28. № 5. С. 61–64.
5. Золотарьова О. К., Шнюкова Є. І., Сиваш О. О., Михайленко Н. Ф. Перспективи використання мікроводоростей в біотехнології / за ред. О. К. Золотарьової. К.: Альтерпрес, 2008. 234 с.
6. Пальчик А. О., Бурега Н. В., Фендьо О. М. Утилізація діоксиду вуглецю шляхом промислового вирощування мікроводоростей в енергосистемі на базі паливного елементу // Енергетика і автоматика, 2014. № 4. С. 80–89.
7. Уиттс В. В. Макро- и микроэлементы в оптимизации минерального питания микроводорослей / отв. ред. А. Ф. Ноллендорф. Рига: Зинатне, 1983. 240 с.
8. Шлегель Г. Общая микробиология. М.: Мир, 1987. 566 с.
9. Anjos M., Fernandes B. D., Vicente A. A. et al. Optimization of CO<sub>2</sub> bio-mitigation by *Chlorella vulgaris* // Bioresour. Technol. 2013. Vol. 139. P. 149–154.
10. Ayatollahi S. Z., Esmaeilzadeh F., Mowla D. Integrated CO<sub>2</sub> capture, nutrients removal and biodiesel production using *Chlorella vulgaris* // J. Environ. Chem. Eng. 2021. Vol. 9. Issue 2. P. 104763.
11. Aslam A., Mughal T. A. A Review on microalgae to achieve maximal carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) mitigation from industrial flue gases // IJRAT. 2016. Vol. 4. Issue 9. P. 12–29.
12. Bajpai R., Prokop A., Zappi M. Algal Biorefineries. Vol. 1: Cultivation of Cells and Products. Springer Heidelberg London, 2014. 331 p.
13. Becker E. W. Microalgae: biotechnology and microbiology. Cambridge University Press, 1994. 293 p.
14. Brady D., Letebele B., Duncan J. R., Rose P. D. Bioaccumulation of metals by *Scenedesmus*, *Selenastrum* and *Chlorella* algae // Water S. A. 1994. Vol. 20. P. 213–218.
15. Chandra R., Rohit M. V., Swamy Y. V., Mohan S. V. Regulatory function of organic carbon supplementation on biodiesel production during growth and nutrient stress phases of mixotrophic microalgae cultivation // Bioresour. Technol. 2019. Vol. 165. P. 279–287.
16. Cheng J., Huang Y., Lu H. et al. The oxidation product (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) of NO pollutant in flue gas used as a nitrogen source to improve microalgal biomass production and CO<sub>2</sub> fixation // RSC Adv. 2014. Vol. 4. P. 42147–42154.
17. Cheng L., Zhang L., Chen H., Gao C. Carbon dioxide removal from air by microalgae cultured in a membrane-photobioreactor // Sep. Purif. Technol. 2006. Vol. 50. P. 324–329.
18. Cheng Y., Liandong Z., Yanxin W. Photosynthetic CO<sub>2</sub> uptake by microalgae for biogas upgrading and simultaneously biogas slurry decontamination by using of microalgae photobioreactor under various light wavelengths, light intensities // Appl. Energy. 2016. Vol. 178. Part C. P. 9–18.
19. Cuellar-Bermudez S., Garcia-Perez J., Rittmann B., Parra-Saldivar R. Photosynthetic bio-energy utilizing CO<sub>2</sub>: an approach on flue gases utilization for third generation biofuels // J. Clean. Prod. 2015. Vol. 98. P. 53–65.
20. Douskova I., Doucha J., Livansky K. et al. Simultaneous flue gas bioremediation and reduction of microalgal biomass production costs // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2009. Vol. 82. Issue 1. P. 179–185.



21. *Dyachok V., Mandry S., Katysheva V., Huhlych S.* Effect of fuel combustion products on carbon dioxide uptake dynamics of chlorophyll synthesizing microalgae // *J. Ecol. Eng.* 2019. Vol. 20. Issue 6. P. 18–24.
22. *Gaikwad R. W., Gudadhe M., Bhagat S.* Carbon dioxide capture, tolerance and sequestration using microalgae—a review // *Int. J. Pharm. Chem. Biol. Sci.* 2016. Vol. 6. Issue 3. P. 345–349.
23. *Gonzalez L.E., Canizares R.O., Baena S.* Efficiency of ammonia and phosphorus removal from a Colombian agroindustrial wastewater by the microalgae *Chlorella vulgaris* and *Scenedesmus dimorphus* // *Biores. Technol.* 1997. Vol. 60. P. 259–262.
24. *Huang G., Chen F., Kuang Y.* et al. Current techniques of growing algae using flue gas from exhaust gas industry: a review // *Biotechnol. Appl. Biochem.* 2016. Vol. 178. Issue 6. P. 1220–1238.
25. *Hussain F., Shah S. Z., Zhou W., Iqbal M.* Microalgae screening under CO<sub>2</sub> stress: Growth and micro-nutrients removal efficiency // *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* 2017. Vol. 170. P. 91–98.
26. *Ismaël A., Alain L., Lionel E., Soazic M.* Pilot plant studies for CO<sub>2</sub> capture from waste incinerator flue gas using MEA based solvent // *Oil Gas Sci. Technol. – Rev. IFP Energies nouvelles.* 2014. Vol. 69. Issue 6. P.1091–1104.
27. *Kao C.-Y., Chiu S.-Y., Huang T.-T.* et al. Ability of a mutant strain of the microalga *Chlorella* sp. to capture carbon dioxide for biogas upgrading // *Applied Energy.* 2012. Vol. 93. P. 176–183.
28. *Kong W., Kong J., Ma J.* et al. *Chlorella vulgaris* cultivation in simulated wastewater for the biomass production, nutrients removal and CO<sub>2</sub> fixation simultaneously // *J. Environ. Manag.* 2021. Vol. 284. P. 112070.
29. *Kumar P. K., Krishna S. V., Naidu S. S.* et al. Biomass production from microalgae *Chlorella* grown in sewage, kitchen wastewater using industrial CO<sub>2</sub> emissions: Comparative study // *Carbon Resour. Convers.* 2019. Vol. 2. Issue 2. P. 126–133.
30. *Kumar P. K., Krishna S. V., Verma K.* et al. Phytoremediation of sewage wastewater and industrial flue gases for biomass generation from microalgae // *S. Afr. J. Chem. Eng.* 2018. Vol. 25. P. 133–146.
31. *Kumari K., Samantaray S., Sahoo D., Tripathy B. C.* Nitrogen, phosphorus and high CO<sub>2</sub> modulate photosynthesis, biomass and lipid production in the green alga *Chlorella vulgaris* // *Photosynth. Res.* 2021. Vol. 148. P. 17–32.
32. *Lee Jeong M.-J., Gillis J.M., Hwang J.-Y.* Carbon dioxide mitigation by microalgal photosynthesis // *Bull. Korean Chem. Soc.* 2003. Vol. 24. Issue 12. P. 1763–1766.
33. *Li X., Xu H., Wu Q.* Large-scale biodiesel production from microalga *Chlorella protothecoides* through heterotrophic cultivation in bioreactors // *Biotechnol. Bioeng.* 2007. Vol. 98. Issue 4. P. 764–771.
34. *Matsumoto H. A., Hamasaki N. S., Yosiaki I.* Influence of CO<sub>2</sub>, SO<sub>2</sub> and NO in flue gas on microalgae productivity // *J. Chem. Eng. Japan.* 1997. Vol. 30. P. 620–624.
35. *Morais M. C., Alberto J.* Isolation and selection of microalgae from coal fired thermoelectric power plant for biofixation of carbon dioxide. *Energy Conversion and Management* // *Energ. Conv. Manage.* 2007. Vol. 48. P. 2169–2173.
36. *Mountourakis F., Papazi A., Kotzabasis K.* The Microalga *Chlorella vulgaris* as a Natural Bioenergetic System for Effective CO<sub>2</sub> Mitigation. *New Perspectives against Global Warming* // *Symmetry.* 2021. Vol. 13. Issue 6. P. 997.
37. *Porcelli R., Dotto F., Pezzolesi L.* et al. Comparative life cycle assessment of microalgae cultivation for non-energy purposes using different carbon dioxide sources // *Sci. Total Environ.* 2020. Vol. 721. P. 137714.

38. *Raesossadati M. J., Ahmadzadeh H., McHenry M. P., Moheimani N. R.* CO<sub>2</sub> bioremediation by microalgae in photobioreactors: impacts of biomass and CO<sub>2</sub> concentrations, light, and temperature // *Algal Res.* 2014. Vol. 6. Part A. P. 78–85.
39. *Rahaman M. S. A., Cheng L.-H., Xu X.-H.* et al. A review of carbon dioxide capture and utilization by membrane integrated microalgal cultivation processes // *Renew. Sust. Energ. Rev.* 2011. Vol. 15. Issue 8. P. 4002–4012.
40. *Schipper K., van der Gijp S., van der Stel R., Goetheer E.* New methodologies for the integration of power plants with algae ponds // *Energy Procedia.* 2013. Vol. 37. P. 6687–6695.
41. *Shabani M., Sayadi M. H., Rezaei M. R.* CO<sub>2</sub> bio-sequestration by *Chlorella vulgaris* and *Spirulina platensis* in response to different levels of salinity and CO<sub>2</sub> // *Proc. Int. Acad. Ecol. Environ. Sci.* 2016. Vol. 6. Issue 2. P. 53–61.
42. *Smets B. F., Rittmann B. E.* Sorption equilibria for trichloroethene on algae // *Water. Res.* 1990. Vol. 24. P. 355–360.
43. *Sung Y. J., Lee J. S., Yoon H. K.* et al. Outdoor cultivation of microalgae in a coal-fired power plant for conversion of flue gas CO<sub>2</sub> into microalgal direct combustion fuels // *Syst. Microbiol. Biomanuf.* 2021. Vol. 1. P. 90–99.
44. *Suresh S., Sudhakar K., Premalatha M.* An overview of CO<sub>2</sub> mitigation using algae cultivation technology // *Int. J. Chem. Res.* 2011. Vol. 3. Issue. 3. P. 110–117.
45. *Thomas D. M., Mechery J., Paulose S. V.* Carbon dioxide capture strategies from flue gas using microalgae: a review // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2018. Vol. 23. Issue 17. P. 16926–16940.
46. *Toledo-Cervantes A., Morales T., González Á.* et al. Long-term photosynthetic CO<sub>2</sub> removal from biogas and flue-gas: Exploring the potential of closed photobioreactors for high-value biomass production // *Sci. Total Environ.* 2018. Vol. 640–641. P. 1272–1278.
47. *Yadav G., Dubey B., Sen R.* A comparative life cycle assessment of microalgae production by CO<sub>2</sub> sequestration from flue gas in outdoor raceway ponds under batch and semi-continuous regime // *J. Clean. Prod.* 2020. Vol. 258. P. 120703.
48. *Yadav G., Karemore A., Dash S. K., Sen R.* Performance evaluation of a green process for microalgal CO<sub>2</sub> sequestration in closed photobioreactor using flue gas generated in-situ // *Bioresour. Technol.* 2015. Vol. 191. P. 399–406.
49. *Yen H. W., Ho S. H., Chen C. Y., Chang J. S.* CO<sub>2</sub>, NO<sub>x</sub> and SO<sub>x</sub> removal from flue gas via microalgae cultivation: a critical review // *Biotechnol. J.* 2015. Vol. 10. Issue 6. P. 829–839.
50. *Yun Y. S., Lee S. B., Park J. M.* et al. Carbon dioxide fixation by algal cultivation using wastewater nutrients // *J. Chem. Tech. Biotechnol.* 1997. Vol. 69. P. 451–455.
51. *Zhou W., Wang J., Chen P.* et al. Bio-mitigation of carbon dioxide using microalgal systems: Advances and perspectives // *Renew. Sust. Energ. Rev.* 2017. Vol. 76. P. 1163–1175.

Стаття надійшла до редакції 04.02.22

доопрацьована 16.05.22

прийнята до друку 19.05.22

---

**THE EFFECT OF GAS EMISSIONS COMPONENTS  
ON THE GROWTH OF *CHLORELLA VULGARIS* MICROALGAE****A. Vdovychenko, N. Golub**

*National Technical University of Ukraine  
"Igor Sikorsky Kyiv Polytechnic Institute"  
37, Peremohy Ave, Kyiv 03056, Ukraine  
e-mail: [avecobt@gmail.com](mailto:avecobt@gmail.com)*

The annual growth of environment anthropogenic impact, in particular, the increase of gaseous emissions amount leads to the need of their disposal. A promising solution for this problem may be the use of microalgae to absorb carbon dioxide and oxides of nitrogen and sulfur. It is important to determine the cultivation conditions for further establishment of rational parameters for the gaseous emissions disposal, which will increase the profitability of the process, reduce environmental pollution and obtain biomass for further use. The aim of the work is to analyze studies of the gaseous components impact on the growth and development of microalgae *Chlorella vulgaris*. The task is to determine the effect of oxides of carbon, nitrogen, sulfur and gaseous emissions on the growth and development of microalgae *Chlorella vulgaris*. The typical composition of gaseous emissions from a coal-fired thermal power plant based on water vapor, oxides of carbon, nitrogen, and sulfur, which can be assimilated by microalgae cells, is considered. Carbon dioxide in this mixture is  $12 \pm 2\%$ , which is a rational concentration for growing biomass of adapted strains. However, when applying a high concentration of  $\text{CO}_2$  to the culture medium, it is necessary to stabilize the pH, because increasing the carbon dioxide content in the culture medium leads to acidification, while the consumption of  $\text{CO}_2$  by microalgae in photosynthesis increases the pH value. It is determined that nitrogen oxides, the main part of which is NO, in concentrations up to 100 ppm contribute to the accumulation of biomass and synthesis of nutrients in cells. It is necessary to reduce the concentration of sulfur oxides to 60–100 ppm and avoid their gradual accumulation, as this leads to acidification of the environment and cell death. When using *Chlorella vulgaris* to purify biogas from  $\text{CO}_2$  and  $\text{H}_2\text{S}$ , the concentration of hydrogen sulfide should not exceed 100 ppm to eliminate its inhibitory effect on cell growth.

*Keywords:* gas emissions, microalgae, biosequestration, *Chlorella vulgaris*

**МОХОПОДІБНІ ІВАНО-ФРАНКІВСЬКОЇ ОБЛАСТІ:  
СТРУКТУРНИЙ АНАЛІЗ І ОСОБЛИВОСТІ РЕГІОНАЛЬНО  
РІДКІСНИХ ВИДІВ**

**І. Рабик, І. Данилик**

*Інститут екології Карпат НАН України  
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна  
e-mail: irenerw2022@gmail.com*

На території Івано-Франківської обл. виявлено 66 видів регіонально рідкісних мохоподібних. Серед них переважають мохи, однак вагомою є частка печіночників. На основі аналізу їхньої таксономічної структури встановлено, що печіночники (відділ Marchantiophyta) належать до 2 класів, 4 порядків, 13 родин, 16 родів, 19 видів; мохи (відділ Bryophyta) – до 3 класів, 12 порядків, 20 родин, 38 родів, 47 видів. За кількістю видів родини мохоподібних розподіляються так: Pottiaceae – 11 видів (16,8 %); Bryachytheciaceae – 5 (7,6 %); Cephaloziaceae і Splachnaceae – по 3 (4,6 %), решта родин є оліго- та моновидовими. Переважають мохоподібні, які належать до бореального географічного елемента (27 видів, 41,0 %), на другому місці аридні (11 видів, 16,7 %), на третьому – неморальні (10 видів, 15,1 %). Проведено аналіз екологічних груп мохів і печіночників за типом, хімізмом, вологістю, трофністю й освітленістю субстрату. Виявлено, що найбільше рідкісних видів належить до епігейних геліофітів. За хімізмом субстрату переважають ацидонейтрофіли, які ростуть на субстратах зі значеннями рН від 3 до 7. За трофністю домінують види, що трапляються на відносно багатих на поживні елементи субстратах; за вологістю місцевиростань переважають мезофіти, значною є гігрофітна група видів. Серед рідкісних мохоподібних переважають види з життєвими формами низьких дернинок, які трапляються переважно на ґрунті та скелях. Більшість рідкісних видів з біоморфами плетив, високих дернинок і сланевих килимків приурочена до заболочених ділянок (боліт і берегів водойм), значна частина мохів і печіночників з біоморфами нитчастих та шерхатих килимків і низьких дернинок – до скельних відслонень. Визначено статеві типи видів мохоподібних і наявність у них спеціалізованих органів вегетативного розмноження. Рідкісні види, приурочені до вологих і перезвожжених екоотопів, є особливо чутливими до будь-яких змін гідротермічних умов.

*Ключові слова:* мохи, печіночники, таксономічна структура, географічні елементи, екобіоморфологічні групи, рідкісні види

Започаткована Міжнародною конференцією ООН (Ріо-де-Жанейро, 1992) парадигма збереження біорізноманіття ознаменувала етап зміни світового мислення про невідкладність розв'язання глобальних екологічних проблем на базі міжнародного діалогу й об'єднання наукового потенціалу. Саме завдяки їй у міжнародно-правовому лексиконі з'явилася норма «збереження біорізноманіття» і була підписана Конвенція про біорізноманіття [13]. Прийнято низку загальносвітових, регіональних заходів, спрямованих на збереження біотичного різноманіття, під яким розуміють варіабельність усіх живих організмів, включаючи наземні, морські та інші водні екосистеми й екологічні комплекси, компонентами яких вони є. У ширшому розумінні це поняття трактують як різноманіття в межах

виду, між видами й екосистемами [26]. Біотичне різноманіття проявляється на трьох рівнях організації живого: організмовому, популяційному й екосистемному [11].

Управління екосистемами та їхнє збереження неможливі без знання функціональних особливостей організмів, популяцій, видів. У зв'язку з цим важливе значення має проблема фактичної (достовірної) ідентифікації видового біорізноманіття, особливо раритетного його компонента. В Україні таке завдання покладене перш за все на органи державної влади та місцевого самоврядування. На державному рівні переліки відповідних видів обумовлені законом про Червону книгу України [39]. У вступній частині зазначається: *“Книга є офіційним документом, що відображає сучасний стан видів рослин і грибів України, які перебувають під загрозою зникнення або потребують охорони”* [39, с. 2]. Щодо регіонального рівня охорони, то відповідних законодавчих актів немає, проте для кожної з адміністративних областей наявні переліки регіонально рідкісних видів, які потребують постійного оновлення. Зокрема, М. Бойко [6, 7] подає списки регіонально рідкісних видів мохоподібних, які датовані ще 2010 р. Перевидання Червоної книги України кожні десять років (відповідно до чинного законодавства) потребує уточнення обласних списків рідкісних видів.

Попередньо перелік регіонально рідкісних і таких, що перебувають під загрозою зникнення, видів рослин і грибів на території Івано-Франківської обл. був затверджений обласною радою в 1996 р. Тому створення оновленого переліку регіонально рідкісних і таких, що перебувають під загрозою зникнення, видів рослин і грибів на території Івано-Франківської обл. стало важливим природоохоронним завданням, яке було успішно виконане (рішення обласної ради від 23.04.2021, № 150-6/2021, м. Івано-Франківськ [32]). До цього переліку включено 59 видів регіонально рідкісних мохоподібних із 2 відділів, 5 класів, 14 порядків, 32 родин, 47 родів [33], проте подальші дослідження структурних особливостей мохоподібних цієї території дали підстави для його доповнення. Метою нашої роботи було визначити особливості географічної, екологічної, біоморфологічної, статевої структури та субстратної приуроченості регіонально рідкісних видів мохоподібних Івано-Франківської обл.

### Матеріали та методи

Інвентаризацію регіонально рідкісних видів мохів і печіночників Івано-Франківської обл. проведено на основі критичного аналізу літературних джерел, опрацювання гербарних матеріалів Інституту екології Карпат НАН України (LWKS), Державного природознавчого музею НАН України (LWS), Львівського національного університету ім. І. Я. Франка (LW), Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (KW), гербаріїв природно-заповідних об'єктів і натурального обстеження території (Верховинський, Івано-Франківський, Калуський, Надвірнянський, Коломийський, Косівський р-ни) [33]. Категорії рідкості видів визначено за М. Бойком [6–8]. Назви видів мохоподібних подано за *“An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus”* [49]. Фотографії препаратів зроблено на мікроскопі Primo Star і стереобінокулярі Stemi 2000-C (Carl Zeiss) за допомогою фотокамери Nikon CoolPix у Центрі колективного користування приладами Інституту екології Карпат НАН України.

Географічний аналіз проведено за класифікацією А. Лазаренка [19] зі змінами й доповненнями [8, 31, 57]. Для визначення екологічних груп використовували критерії Г. Риковського [34] та М. Бойка [8], додатково звіряючи види за шкалою Р. Дюлла і Г. Еленберга та ін. [43, 44]. За реакцією на освітлення місцевиростань виділено три групи мохоподібних: геліофіти, сціофіти, геліосціофіти [8]. Групи видів за хімізмом (ацидофі-

ли, кальцефіли, кальцефоби, силіціофіли, нітрофіли) визначено за типами субстратів, а окремих зразків – за рН водної витяжки. Для встановлення життєвих форм мохоподібних використовували класифікацію Д. Гляйм [46].

### Результати і їхнє обговорення

Вивчення бріофітів Івано-Франківської обл. було започатковане в середині XIX ст. Й. Черкавським [42], який опублікував список мохів з околиць населених пунктів Кути, Косів, Верховина й Уторопи. Про печіночники цієї території відомо з праць Ф. Гашлинського [47] та Ф. Лілієнфельд [53, 54]. Е. Гюкель [50] досліджував південно-західне Прикарпаття й частково Горгани. З Чорногори відомі збори ботаніка та географа А. Ремана [59]. Польський учитель і ботанік-бріолог Й. Крупа опублікував великий список бріофітів, зібраних в околицях м. Яремче, сіл Микуличин, Татарів, Ворохта й ін. [51]. Також із Яремча та Микуличина подає кілька видів А. Гегіб [45]. Бріофлору регіону досліджували Є. Волощак [64], Я. Волчанський [63]. Р. Вільчек у 1927 р. під час експедиції Східними Карпатами зібрав зразки з високогір'я Чорногори (окол. с. Бистрець: урочищ Кізі-Улоги, Кедроватий, Погорілець, Гаджина, гір Мунчел, Шпиці), матеріали були опрацьовані й опубліковані в 1931 р. [62]. Бріологічна колекція Р. Вільчека зберігається в Гербарії Львівського національного університету імені Івана Франка [27], як і окремі зразки з цієї території вищезгаданих бріологів [35].

Мохоподібні Українських Карпат, зокрема, й на території Івано-Франківської обл., досліджували Д. Зеров (сфагни та печіночники), А. Лазаренко (мохи). Матеріали були опубліковані у зведених працях “Определитель листовных мхов Украины” [18]; “Флора печіночних і сфагнових мохів України” [16]; “Мохоподібні Українських Карпат” [15] і увійшли в 4-томне видання “Флора мохів України” [2–5].

Бріофлору гірського масиву Чорногора (Карпати) досліджувала К. Улична [17, 36–38]. І. Данилків зі співавторами [12] подає кілька зразків із Івано-Франківської частини Чорногори. Відомості про мохоподібні Українських Карпат наводить О. Лобачевська [21]. У Природному заповіднику “Горгани” С. Нипорко виявила 24 види, що є рідкісними в Карпатах, серед них 5 (*Cephalozia ambigua*<sup>1</sup>, *Scapania mucronata* H. Buch, *S. parvifolia* Warnst., *Splachnum ampullaceum*, *Calliergon giganteum*) є рідкісними і в Україні, і в Івано-Франківській обл. [29, 30]. Також відомості про регіонально рідкісні види знаходимо у працях В. Вірченка, зокрема, “Нові знахідки...” [10]. У 2004 р. М. Рагуліна опублікувала для НПП “Гуцульщина” список зі 161 виду мохів і печіночників [20]. Бріофлору НПП “Гуцульщина” досліджували В. Вірченко, С. Нипорко [9, 28] та О. Барсуков [1]. А. Костюк подала для Чорногори з вказівкою координат три регіонально рідкісних для Івано-Франківської обл. види: *Moerckia blyttii*, *Sphagnum riparium* і *Ptychostomum torquescens* [14]. Бріофлору високогір'я Чорногори досліджували З. Мамчур, Ю. Драч, М. Чуба, І. Данилків, С. Притула [23–25]. Відомості про рідкісні види мохів і печіночників у межах Українських Карпат є у працях М. Бойка [6, 7].

Частина зразків з Івано-Франківської обл. є в гербаріях Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (колектори – Д. Зеров, Л. Партика, С. Нипорко, В. Вірченко, О. Барсуков), Інституту екології Карпат НАН України (А. Лазаренко, І. Данилків, К. Улична, М. Слободян, К. Малиновський, О. Лобачевська, А. Костюк) і Державного природознавчого музею НАН України (К. Улична, М. Слободян), Львівського національного університету імені Івана Франка (З. Мамчур, Ю. Драч, М. Чуба, І. Данилків, С. Притула). На жаль, для деяких видів вказівки про місцезнаходження є приблизними, датуються ще кінцем XIX та

1 Автори назв видів вказані в анотованому списку.

початком XX ст. Усього для Івано-Франківської обл. наводиться 548 видів мохоподібних [41].

Попередній список регіонально рідкісних видів Івано-Франківської обл. було затверджено у 2021 р. [32, 33], на сьогодні його уточнено і доповнено. У поданому нижче анованому списку для кожного виду наводиться латинська назва (в окремих випадках – синоніми), повна характеристика відповідно проведених структурних аналізів: приналежність до географічного елементу бріофлори, тип субстрату й екологічна група за вологістю, трофістю, освітленістю і хімізмом місцевиростань, життєва форма, статевий тип, а також здатність до утворення спеціалізованих органів вегетативного розмноження. Використано такі умовні позначення:

1) географічні елементи: АР – аридний; А-А – аркто-альпійський; Б – бореальний; Б-М – бореально-монтанний; Б-Н – бореально-неморальний; Н – неморальний; Н-М – неморально-монтанний;

2) за типом субстрату: ЕГ – епігейний вид; ЕГ(о) – на органічних залишках; ЕП – епіліт; ЕФ – епіфіт; ЕК – епіксил; АМ – амфібійний;

3) за трофістю: ОТ – оліготроф; О-МТ – олігомезотроф; МТ – мезотроф; М-ЕТ – мезоевтроф; ЕТ – евтроф;

4) за вологістю: К-МФ – ксеромезофіт; МФ – мезофіт; Г-МФ – гігомезофіт; ГФ – гігрофіт; Г-ГФ – гігрогідрофіт; ГД – гідрофіт;

5) за освітленістю: Г – геліофіт; С – сціофіт; ГС – геліосціофіт;

6) за хімізмом: ІЦ – інцертофіл; КЛ – кальцефіл; СЛ – силіціофіл; АЦ – ацидофіл; АЦН – ацидонецрофіл; НТ – нейтрофіл; БЗ – базифіл;

7) життєва форма: НД – низька дернинка; ВД – висока дернинка; СК – сланевий килимок; НК – нитчастий килимок; ГК – гладкий килимок; ПЛ – плетиво; ПД – подушка;

8) статевий тип: О – одностомний; Д – двостомний; Д(п) – псевдодвостомний; Р – різностомний;

9) спеціалізовані органи вегетативного розмноження: ВБ – виводкові бруньки; ВТ – виводкові тільця.

#### Анований список регіонально рідкісних видів:

Marchantiophyta Stotler & Crand.-Stotl.

Jungermanniopsida Stotler & Crand.-Stotl.

Jungermanniales H.Klinggr.

Anastrophyllaceae L. Söderstr., De Roo & Hedd.

*Anastrepta orcadensis* (Hook.) Schiffn. Б; ЕП (ЕГ); МТ; МФ (Г-МФ); Г; АЦ; НД; Д; ВБ.

*Barbilophozia lycopodioides* (Wallr.) Loeske. А-А; ЕП (ЕГ); МТ; МФ; ГС; АЦН; НК;

Д; ВБ.

Cephaloziaceae Mig.

*Cephalozia ambigua* C. Massal. А-А; ЕП (ЕГ); ЕТ; ГФ; Г; АЦН; НК; О; ВБ.

*Fuscocephaloziopsis pleniceps* (Austin) Váňa & L.Söderstr. (*Cephalozia pleniceps* (Austin) Lindb.). Б; ЕП (ЕГ); М-ЕТ; Г-МФ; С; НТ; НК; О; ВБ.

*Odonthoschisma fluitans* (Nees) L.Söderstr. & Váňa (*Cladopodiella fluitans* (Nees) H. Buch.). Б; АМ; О-МТ; Г-ГФ; С; АЦ; НК; Д; –.

*Odonthoschisma denudatum* (Mart.) Dumort. Н; ЕГ (ЕП); М-ЕТ; Г-МФ; ГС; АЦ; НК; Д; ВБ.

Cephaloziellaceae Douin

*Cephaloziella rubella* (Nees) Warnst. Б; ЕП (ЕГ, ЕФ); О-МТ; Г-МФ; С; АЦН; НК; О; ВБ.

*Cephaloziella spinigera* (Lindb.) Jørg. (*Cephaloziella subdentata* Warnst.). Б; ЕГ; МТ; Г-МФ; Г; АЦ; НК; О; –.

Scapaniaceae Mig.

*Tritomaria exsectiformis* (Breidl.) Schiffn. ex Loeske. Б; ЕГ (ЕП); МТ; МФ (Г-МФ); Г; АЦ; НД (НК); Д; ВБ.

Calypogeiaceae Arnell

*Calipogeia muelleriana* (Schiffn.) Müll. Frib. Б; ЕГ; МТ; Г-МФ; ГС; АЦН; ГК; О; –.

*Calipogeia sphagnicola* (Arnell & J.Perss.) Warnst. & Loeske. Б; ЕГ; ОТ; ГФ; Г; АЦ; ГК; О; –.

Geocalycaceae H.Klinggr

*Geocalyx graveolens* (Schrad.) Nees. Б-М; ЕП (ЕГ, ЕФ); МТ; МФ (Г-МФ); С; АЦН; НК; О; –.

Jungermanniaceae Reichenbach

*Mesoptychia heterocolpos* (Thed. ex Hartm.) L. Söderstr. (*Lophozia heterocolpos* (Thed. ex C. Hartm.) M. Howe, *Leiocolea heterocolpos* (Thed.) Buch). Б; ЕП (ЕК); МТ; МФ (Г-МФ); ГС; НТ; ГК; Д; ВБ.

Trichocoleaceae Nakai

*Trichocolea tomentella* (Ehrh.) Dumort. Н-М; ЕГ; ЕТ; Г-МФ; ГС; НТ; ПЛ; Д; –.

Porellales Schljakov

Lejeuneaceae Cavers

*Cololejeunea calcarea* (Lib.) Schiffn. Б; ЕП; М-ЕТ; ГФ; С; КЛ; ГК; О; ВТ.

Pallaviciniales W.Frey & M.Stech

Moerckiacae Stotler & Crand.-Stotl.

*Moerckia blyttii* (Morch) Brockm. Б; ЕГ; ЕТ; ГФ; Г; АЦ; СК; Д; –.

Marchantiopsida Cronquist, Takht. & W. Zimm.

Marchantiales Limpr.

Aytoniaceae Cavers.

*Mannia fragrans* (Balbis) Frye & Clark. Б; ЕП (ЕГ); МТ; К-МФ; Г; АЦН; СК; Р; –.

Cleveaceae Cavers.

*Clevea hyalina* (Sommerf.) Lindb. (*Athalamia hyalina* (Sommerf.) S. Hatt.). А-А; ЕП (ЕГ); МТ; К-МФ; Г; КЛ; СК; Д; –.

Ricciaceae Rehb.

*Riccia sorocarpa* Bisch. Б-Н; ЕГ; М-ЕТ; К-МФ; Г; АЦН; СК; О; –.

Bryophyta Schimp.

Sphagnopsida Ochyra

Sphagnales Limpr.

Sphagnaceae Dumor

*Sphagnum auriculatum* Schimp. (*S. denticulatum* Brid., *S. subsecundum* var. *rufescens* (Nees ex Hornsch.) Hübener). Б; ЕГ; М-ЕТ; Г-ГФ; Г; АЦ; ВД; Д; –.

*Sphagnum riparium* Ångstr. Б; ЕГ; М-ЕТ; Г-ГФ; Г; АЦ; ВД; Д; –.

Polytrichopsida Doweld

Polytrichales M. Fleisch

Polytrichaceae Schwägr.

*Atrichum tenellum* (Röhl.) Bruch et Schimp. Н; ЕГ; МТ (М-ЕТ); МФ; С; АЦН; ВД; Р; –.

*Polytrichum pallidisetum* Funck (*Polytrichastrum pallidisetum* (Funck) G. Sm.,



*Polytrichum decipiens* Limpr., *Polytrichum ohioense* Ren et Card.). Б; ЕГ; М-ЕТ; МФ; ГС; ІІ; ВД; Д; – .

Bryopsida Pax

Timmiales Ochyra

Timmiaceae Schimp.

*Timmia bavarica* Hessel. Б; ЕП; М-ЕТ; МФ; ГС; КЛ; ВД; О; – .

Encalyptales Dixon

Encalyptaceae Schimp.

*Encalypta vulgaris* Hedw. АР; ЕП; МТ; МФ (К-МФ); Г; КЛ; НД; О; – .

Dicranales H. Philib. ex M. Fleisch.

Fissidentaceae Schimp.

*Fissidens gymnandrus* Büse. (*F. bryoides* var. *gymnandrus* (Buse) R. Ruthe). Н; ЕГ; МТ; МФ (Г-МФ); С; БЗ; НД; О; – .

Dicranaceae Schimp.

*Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwägr. (*D. sendtneri* Limpr.). Б; ЕГ; МТ; МФ; ГС; АЦН; ВД; Д; – .

*Dicranum muehlenbeckii* Bruch & Schimp. Б; ЕГ; МТ; К-МФ; С; БЗ; ВД; Д (п); – .

*Dicranum spurium* Hedw. Б; ЕГ; О-МТ; К-МФ; С; БЗ; ВД; Д (п); – .

Ditrichaceae Limpr.

*Trichodon cylindricus* (Hedw.) Schimp. (*Ditrichum cylindricum* (Hedw.) Grout).

АР; ЕГ; МТ; МФ; Г; АЦН; НД; Д; – .

Pottiaceae Schimp.

*Aloina rigida* (Hedw.) Limpr. АР; ЕГ; ЕТ; К-МФ; Г; КЛ; НД; Д; – .

*Didymodon acutus* (Brid.) Saito. АР; ЕГ; М-ЕТ; К-МФ; Г; БЗ; НД; Д; – .

*Didymodon insulanus* (De Not.) M. Hill (*Barbula cylindrica* (Taylor) Schimp.). АР; ЕГ; М-ЕТ; К-МФ; Г; БЗ; НД; Д; – .

*Eucladium verticillatum* (With.) Bruch & Schimp. АР; ЕП (ЕГ); М-ЕТ; К-МФ; ГС; КЛ; НД; Д; – .

*Gyroweisia tenuis* (Hedw.) Schimp. АР; ЕП; М-ЕТ; МФ (Г-МФ); ГС; НТ; НД; Д; ВТ.

*Streblotrichum convolutum* (Hedw.) P. Beauv. (*Barbula convoluta* Hedw.). АР; ЕГ (ЕП); М-ЕТ; МФ (К-МФ); Г; НТ; НД; Д; ВТ.

*Syntrichia virescens* (De Not.) Ochyra (*S. pulvinata* (Jur.) Jur, *Tortula virescens* (De Not.) De Not.). Н; ЕФ (ЕП); М-ЕТ; К-МФ; Г; АЦН; НД; Д; ВТ.

*Tortella humilis* (Hedw.) Jenn. Н; ЕГ (ЕП); М-ЕТ; К-МФ; ГС; НТ; НД; О; – .

*Tortula muralis* var. *aestiva* Hedw. (*Tortula aestiva* (Schultz) P. Beauv.). АР; ЕП; М-ЕТ; К-МФ; Г; СЛ; ПД; Д; – .

*Tortula truncata* (Hedw.) Mitt. (*Pottia truncata* (Hedw.) Bruch & Schimp., *P. truncatula* Warnst.). АР; ЕГ; М-ЕТ; МФ; ГС; АЦН; НД; О; – .

*Trichostomum brachydontium* Bruch (*T. mutabile* Bruch). АР; ЕП; МТ; МФ; Г; БЗ; НД; Д; – .

Grimmiales M. Fleisch.

Seligeriaceae Schimp.

*Seligeria calcarea* (Hedw.) Bruch & Schimp. Б-М; ЕП; МТ; МФ; С; КЛ (БЗ); НД; О; – .

*Seligeria donniana* (Sm.) Müll. Hal. Б-М; ЕП; МТ; МФ; С; КЛ (Н); НД; О; – .

Bartramiales D. Quandt, N.E. Bell & M. Stech

## Bartramiaceae Schwägr.

*Philonotis calcarea* (Bruch & Schimp.) Schimp. (*Bartramia calcarea*, Bruch & Schimp.). Б-М; ЕГ; М-ЕТ; ГФ; Г; КЛ (БЗ); ВД; Д; – .

*Philonotis tomentella* Molendo (*P. fontana* var. *pumila* (Turner) Brid.). А-А; ЕГ; М-ЕТ; ГФ; ГС; КЛ (БЗ); ВД; Д; – .

## Splachnales Ochyra

## Splachnaceae Grev. &amp; Arn.

*Splachnum ampullaceum* Hedw. Б-М; ЕГ(о); М-ЕТ; ГФ; Г; АЦ; НД; О (Д); – .

*Splachnum sphaericum* Hedw. (*S. ovatum* (Dicks.) Hedw., *S. pedunculatum* Lindb.). Б-М; ЕГ(о); ЕТ; Г-МФ; Г; АЦН; НД; Д; – .

*Tayloria tenuis* (Dicks.) Schimp. (*T. serrata* var. *tenuis* (Dicks.) Bruch & Schimp.). Б; ЕГ(о); ЕТ; Г-МФ; ГС; АЦН; НД; О; – .

*Tetraplodon mnioides* (Hedw.) Bruch & Schimp. Б-М; ЕГ(о); ЕТ; Г-МФ; Г; АЦН; НД; О; – .

## Bryales Limpr.

## Bryaceae Schwägr.

*Bryum dichotomum* Hedw. (*B. bicolor* Dicks). Б; ЕГ; ЕТ; Г-МФ; Г; АЦН; НД; Д; ББ.

*Ptychostomum torquescens* (Bruch & Schimp.) Ros & Mazimpaka (*B. torquescens* Bruch & Schimp., *B. capillare* subsp. *icodense* (H. Winter) Podp.). Б; ЕГ; М-ЕТ; К-МФ; Г; НТ; НД; О; – .

## Orthotrichales Dixon.

## Orthotrichaceae Arn.

*Nyholmiella gymnostoma* (Bruch ex Brid.) Holmen & E. Warncke (*Orthotrichum gymnostomum* Bruch ex Brid.). Н; ЕФ; МТ; К-МФ; ГС; АЦН; ПД; Д; ВТ.

*Pulvigerella lyellii* (Hook. & Taylor) Plášek (*Orthotrichum lyelli* Hook. & Taylor). Н; ЕФ; МТ; К-МФ; ГС; АЦН; ПД; Д; ВТ.

*Zygodon viridissimus* (Dicks.) Brid. Н; ЕФ; МТ; К-МФ; ГС; НТ; ПД; Д; ВТ.

## Aulacomniales N.E.Bell, A.E.Newton &amp; D.Quandt

## Aulacomniaceae Schimp.

*Aulacomnium androgynum* (Hedw.) Schwägr. Б; ЕК (ЕГ); М-ЕТ; МФ; С; АЦ; НД; Д; ВТ.

## Hypnales W.R.Buck &amp; Vitt

## Fontinalaceae Schimp.

*Fontinalis hypnoides* C.Hartm. Б-Н; АМ; ЕТ; ГД; Г; НТ; ПЛ; Д; – .

## Amblystegiaceae G.Roth

*Platyhypnum duriusculum* (De Not.) Ochyra (*Hygrohypnum duriusculum* (De Not.) D.W. Jamieson, *Hygronypnum dilatatum* (Wils.) Loeske). Б-М; АМ; М-ЕТ; Г-ГФ; Г; НТ; ПЛ; О; – .

*Serpoleskea confervoides* (Brid.) Schimp. (*Platydictya confervoides* (Brid.) H.A.Crum), *Amblystegium confervoides*). Н-М; ЕП; МТ; К-МФ; С; НТ; ШК; О; – .

## Calliergonaceae Vanderp., Hedenäs,

## C.J.Cox &amp; A.J.Shaw

*Calliegon giganteum* (Schimp.) Kindb. Б; АМ; М-ЕТ; Г-ГФ; Г; БЗ; ПЛ; Д; – .

## Leskeaceae Schimp.

*Lescuraea radicata* (Mitt.) Mönk. (*Pseudoleskea radicata* (Mitt.) Macoun & Kindb.). Б-М; ЕП; М-ЕТ; Г-ГФ; ГС; НТ; ШК; Д; – .

## Brachytheciaceae Schimp.

*Brachythecium cirrosum* (Schwägr.) Schimp. (*Cirriphyllum cirrosum* (Schwägr.) Grout). Б; ЕГ; МТ; МФ; ГС; НТ; ПЛ; Д; – .

*Brachythecium mildeanum* (Schimp.) Schimp. Б; ЕГ; М-ЕТ; ГФ (Г-МФ); Г; АЦН; ПЛ; Р; – .

*Plasteurhynchium striatulum* (Spruce) M.Fleisch. (*Eurhynchium striatulum* (Spruce) Schimp.). Н-М; ЕГ; М-ЕТ; МФ; С; БЗ; ПЛ; Д; – .

*Sciuro-hypnum flotowianum* (Sendt.) Ignatov & Huttunen (*Cirriphyllum reichenbachianum* (Huebener) Wijk & Margad., *Eurhynchium flotowianum* (Sendtn.) Kartt., *Cirriphyllum velutinoides* (B.S.G.) Loeske et Fleisch.). Н; ЕП (ЕФ); МТ; МФ; С; НТ; ПЛ; Д; – .

*Sciuro-hypnum reflexum* (Starke) Ignatov & Huttunen (*Brachythecium reflexum* (Starke) Schimp.). Б; ЕК (ЕП); МТ; К-МФ; ГС; АЦ; ПЛ; О; – .

Hylocomiaceae M. Fleisch.

*Loeskeobryum brevirostre* (Brid.) Fleisch. (*Hylocomium brevirostre* (Brid.) Schimp.). Н; ЕГ (ЕП); МТ; МФ; ГС; НТ; ПЛ; Д; – .

Встановлено, що до рідкісних видів мохоподібних Івано-Франківської обл. належать 66 видів мохоподібних: 19 видів печіночників із 2 класів, 4 порядків, 13 родин, 16 родів; 47 мохів із 3 класів, 12 порядків, 20 родин, 38 родів (див. таблицю). Крім видів, попередньо наведених у Переліку [32], враховано 7 видів мохів, які також відповідають критеріям регіонально рідкісних видів [7]: *Bryum dichotomum*, *Dicranum spurium* (рис. 1), *Eucladium verticillatum*, *Fissidens gymnanthus* (рис. 2), *Fontinalis hypnoides*, *Nynolmiella gymnostoma*, *Tortella humilis* (рис. 3).

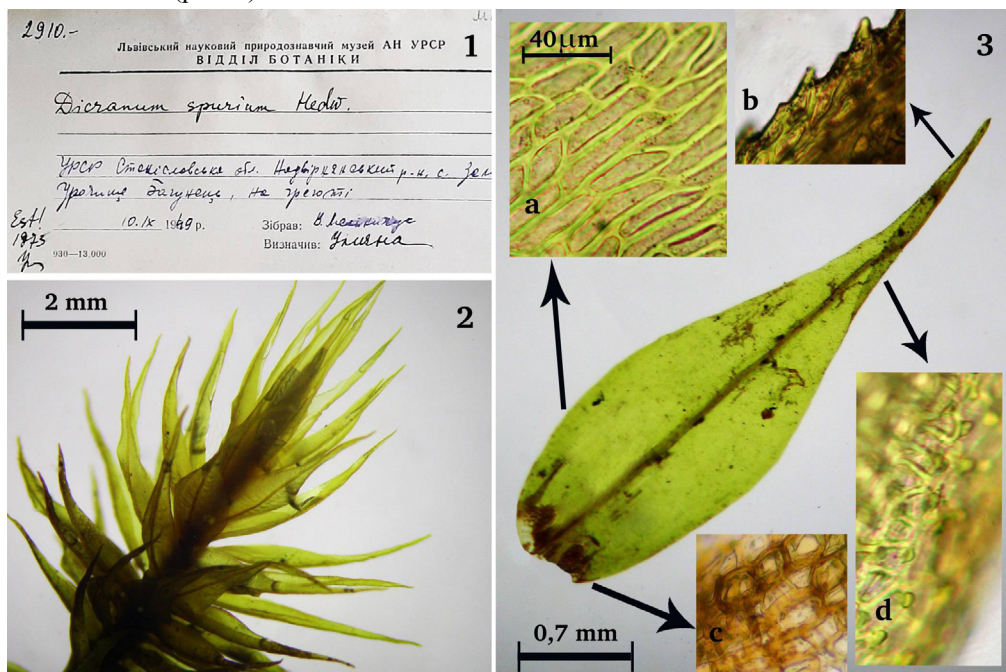


Рис. 1. *Dicranum spurium*: 1 – гербарна етикетка; 2 – пагін; 3 – листок (а – клітини нижньої частини листка, б – край верхівки листка зі зубцями; с – клітини вушок, d – дорзальна поверхня верхньої частини листка з папілами)

Fig. 1. *Dicranum spurium*: 1 – herbarium label; 2 – shoot; 3 – leaf (a – cells of the lower part of the leaf, b – the edge of the top of the leaf with teeth, c – allar cells, d – dorsal surface of the upper part of the leaf with papillae)

За кількістю видів родини мохоподібних розподіляються так: Pottiaceae – 11 видів (16,8 %); Brachytheciaceae – 5 (7,6 %); Cephaloziaceae і Splachnaceae – по 3 (4,6 %), решта родин є оліго- та моновидовими.

Родина Pottiaceae – одна з найбільших у світі родин за кількістю видів, до якої належать верхоспорогонні, переважно ксерофітні мохи. Представники цієї родини домінують на підвищених елементах рельєфу, схилах і відслоненнях гірських порід, відображають екстра- й інтразональні особливості ценозів і екоотопів [8]. Виявлені 10 рідкісних видів ростуть на скельних відслоненнях і вологих карбонатних субстратах; 1 – на стовбурах старих листяних дерев.

Бокоспорогонні мохи другої за чисельністю родини Brachytheciaceae трапляються на різноманітних субстратах: ґрунті, стовбурах дерев, гнилій деревині, листовому опаді, скелях і камінні, окремі види – у воді. Серед них виявлено 5 стенотопних видів, поширення яких лімітоване умовами специфічних локалітетів.

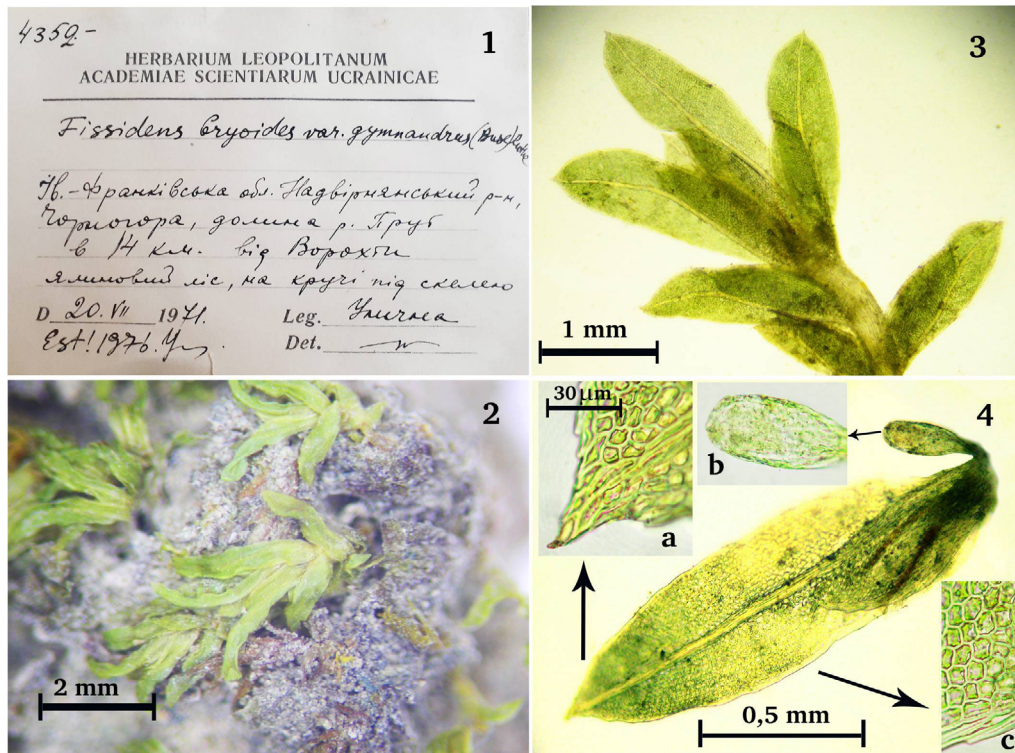


Рис. 2. *Fissidens gymnanthus*: 1 – гербарна етикетка; 2 – рослини на ґрунті; 3 – пагін; 4 – верхівковий листок з антеридієм (а – верхівка листка, б – антеридій, с – клітини середньої частини листка з облямівкою)

Fig. 2. *Fissidens gymnanthus*: 1 – herbarium label; 2 – plants on the soil; 3 – shoot; 4 – apical leaf with antheridium (a – apical leaf, b – antheridium, c – cells of the middle part of the leaf with a border)

Рідкісні печіночники родини Cephaloziaceae (3 види) трапляються у вологих і перезволожених екоотопах, зокрема, болотах. Спорадичне трапляння 4 рідкісних видів родини Splachnaceae зумовлено наявністю відповідного субстрату – органічних залишків та екскрементів.



Серед рідкісних мохоподібних (рис. 4) переважають бореальні види (27, 41,0 %), майже порівну розподілені аридні (11, 16,7 %) і неморальні (10, 15,1 %). До бореальних печиночників належать 12 видів з родин Anastrophyllaceae, Calypogeaceae, Cephaloziellaceae, Scapaniaceae, а до мохів – 15 видів із родин Brachytheciaceae, Dicranaceae, Bryaceae, Sphagnaceae та ін. До аридних належать 9 видів мохів із родини Pottiaceae та по 1 виду з родин Encalyptaceae і Ditrichaceae. Неморальні мохоподібні є представниками родин Orthotrichaceae (3 види), Pottiaceae (2 види), Brachytheciaceae, Cephaloziaceae, Fissidentaceae, Nylosomiaceae, Polytrichaceae (по 1 виду). Характер розподілу регіонально рідкісних видів за географічними елементами відображає специфіку території досліджень. Найбільше видів приурочені до хвойних і мішаних лісів та боліт, значна частина – до скельних відслонень і широколистяних лісів.



Рис. 3. *Tortella humilis*: 1 – гербарна етикетка; 2 – дернинка; 3 – листок (а – край основи листка з облямівкою; б – клітини основи; с – клітини середньої частини листка з папілами, д – клітини верхівки)

Fig. 3. *Tortella humilis*: 1 – herbarium label; 2 – turf; 3 – leaf (a – the edge of the base of the leaf with a border; b – base cells; c – cells of the middle part of the leaf with papillae, d – apical cells)

Більшість рідкісних мохоподібних (31 вид) ростуть на ґрунті (*Moerkia blyttii*, *Trichocolea tomentella*, *Calypogeia muelleriana*, *Aloina rigida*, *Didymodon insulanus*, *Brachythecium cirrosum* та ін.). Значна частина бріофітів (20 видів) росте на освітлених (*Mannia fragrans*, *Clevea hyalina*, *Cephalozia ambigua*) або затінених (*Cololejeunea calcarea*, *Timmia bavarica*, *Seligeria calcarea*, *S. donniana*) скелях. На органічних залишках і гнилому дереві трапляються 6 видів (*Aulacomnium androgynum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Splachnum ampullaceum*, *S. sphaericum*, *Tetraplodon mnioides*, *Tayloria tenuis*), а до облігатних епіфітів належать 4 види мохів (*Nyholmia gymnostoma*, *Pulvigeria lyelli*, *Syntrichia virescens*, *Zygodon viridissimus*). У водно-прибережній смузі та безпосередньо у воді трапляються 4 види – *Odonthochisma fuitans*, *Fontinalis hypnoides*, *Platyhypnum duriusculum*, *Calliegon giganteum*.

Таксономічна структура регіонально рідкісних видів мохоподібних  
Івано-Франківської обл.

Родина	К-сть родів	%	К-сть видів	%
Pottiaceae	9	16,8	11	16,8
Brachytheciaceae	3	5,7	5	7,6
Cephaloziaceae	3	5,7	4	6,2
Splachnaceae	3	5,7	4	6,2
Orthotrichaceae	3	5,7	3	4,6
Dicranaceae	1	1,8	3	4,6
Anastrophyllaceae	2	3,8	2	3,0
Polytrichaceae	2	3,8	2	3,0
Bartramiaceae	2	3,8	2	3,0
Bryaceae	2	3,8	2	3,0
Amblystegiaceae	2	3,8	2	3,0
Cephaloziellaceae	1	1,8	2	3,0
Calypogeiaceae	1	1,8	2	3,0
Grimmiaceae	1	1,8	2	3,0
Sphagnaceae	1	1,8	2	3,0
Scapaniaceae	1	1,8	1	1,5
Geocalycaceae	1	1,8	1	1,5
Jungermanniaceae	1	1,8	1	1,5
Trichocoleaceae	1	1,8	1	1,5
Lejeuneaceae	1	1,8	1	1,5
Moerckiaceae	1	1,8	1	1,5
Aytoniaceae	1	1,8	1	1,5
Cleveaceae	1	1,8	1	1,5
Ricciaceae	1	1,8	1	1,5
Timmiaceae	1	1,8	1	1,5
Encalyptaceae	1	1,8	1	1,5
Fissidentaceae	1	1,8	1	1,5
Distichiaceae	1	1,8	1	1,5
Aulacomniaceae	1	1,8	1	1,5
Fontinalaceae	1	1,8	1	1,5
Calliergonaceae	1	1,8	1	1,5
Leskeaceae	1	1,8	1	1,5
Hylocomiaceae	1	1,8	1	1,5
Усього	54	100	66	100

За трофністю домінують види, що надають перевагу відносно багатим на поживні елементи субстратів (мезоевтрофи – 41,0 %, евтрофи – 15,1 %), високою є частка мезотрофів – 37,9 %. Олігомезотрофи й оліготрофи – лише 4,5 і 1,5% відповідно (рис. 5, А). За вологістю місцевиростань види розподіляються так: гігрофітна група видів становить 37,9 % (гігромезофіти – 16,7 %; гігрофіти – 10,6 %; гігрогідрофіти – 9,1 %, гідрофіти – 1,5 %), мезофіти та ксеромезофіти становлять 34,8 і 27,3 % відповідно (рис. 5, Б).

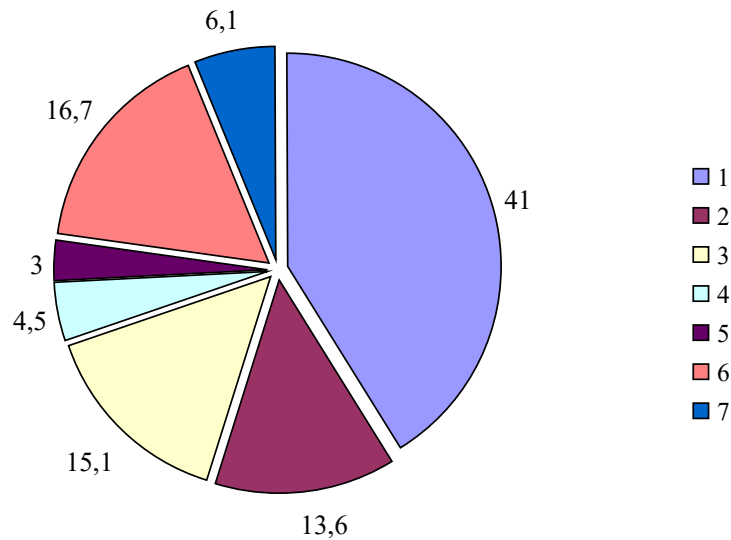


Рис. 4. Географічна структура регіонально рідкісних видів мохоподібних Івано-Франківської обл., %: 1 – бореальний елемент; 2 – аридний; 3 – неморальний; 4 – бореально-монтанний; 5 – аркто-альпійський; 6 – неморально-монтанний; 7 – бореально-неморальний

Fig. 4. Geographical structure of regionally rare species of bryophytes of the Ivano-Frankivsk region, %: 1 – boreal element; 2 – arid; 3 – nemoral; 4 – boreal-mountain; 5 – arcto-alpine; 6 – nemoral-mountain; 7 – boreal-nemoral

Найбільше мохоподібних росте в умовах повного освітлення (45 %), до часткового затінення приурочені 32 %, а до повного затінення – 23 % видів. За хімізмом мохоподібні розподіляються так: ацидонейтрофіли (29 %), нейтрофіли (22 %), ацидофіли (19 %), кальцефіли (14 %), базифіли (12 %). Силіціофіли й інцертофіли становлять лише по 2 % видів. Серед печіночників переважають ацидофіли й ацидонейтрофіли (по 37 %).

Серед життєвих форм переважають низькі дернинки – 36 %, однак помітною є частка килимкових життєвих форм – 27 %. Високі дернинки та плетива становлять по 15 % відповідно, подушки – 7 %. Дводомними є 62 % мохоподібних, однодомними – 35 %, різнодомні становлять 3 %. У більшості рідкісних печіночників, як одно-, так і дводомних, виявлено виводкові бруньки; у мохів виводкові тільця є тільки у дводомних видів.

У результаті аналізу екоотопів встановлено, що більшість рідкісних видів приурочені до певних локалітетів із вузьким діапазоном гідротермічних умов та, як правило, характеризуються малими розмірами популяцій [61]. Однак доведено [40, 61], що окремі види можуть успішно емігрувати й надзвичайно швидко колонізувати сприятливі місця, які щойно утворилися. Ймовірно, раритетність видів визначається переважно рідкісністю конкретних місцевиростань, тобто вони обмежені середовищем існування [48]. Для деяких дводомних видів мохоподібних рідкісність також пов'язана зі значним просторовим розділенням одностатевих дернинок [52, 56]. Також слід врахувати, що багато рідкісних видів регіону є

стенотопними: за зміни умов під дією природних чи антропогенних чинників зникають їхні екотопи. Зокрема, антропогенний вплив зумовлює фрагментацію або й повне зникнення місцевиростань рідкісних видів. Для виживання в таких умовах потрібна краща здатність до розповсюдження не лише пропагулами чи фрагментами гаметофіту, а й спорами [60].

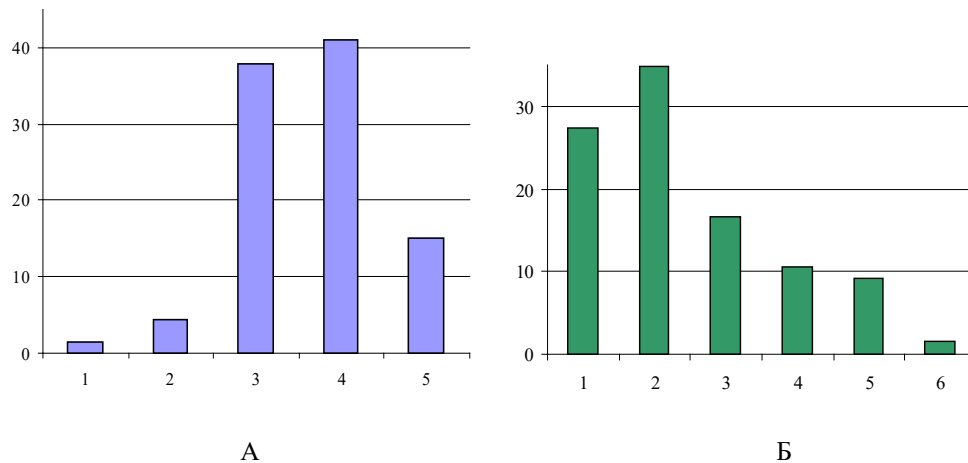


Рис. 5. Екологічні групи регіонально-рідкісних мохоподібних Івано-Франківської обл., %: А – за трофічністю (1 – оліготрофи; 2 – олігомезотрофи; 3 – мезотрофи; 4 – мезоевтрофи; 5 – евтрофи); Б – за вологістю (1 – ксеромезофіти; 2 – мезофіти; 3 – гігромезофіти; 4 – гігрофіти; 5 – гігروهідрофіти; 6 – гідрофіти) субстрату

Fig. 5. Ecological groups of regionally rare species of bryophytes of the Ivano-Frankivsk region, %: A – by trophic ability (1 – oligotrophs; 2 – oligomesotrophs; 3 – mesotrophs; 4 – mesoeutrophs; 5 – eutrophs); B – by humidity (1 – xeromesophytes; 2 – mesophytes; 3 – hygromesophytes; 4 – hygrophytes; 5 – hygrohydrophytes; 6 – hydrophytes) of the substrate

У широко розповсюджених дводомних видів-поселенців є багато способів вегетативного розмноження і достатнє репродуктивне зусилля, що дає їм можливість успішно заселяти всі придатні екотопи, у тому числі й девастровані території [22]. Таких пристосувань не виявлено у рідкісних видів, які, крім того, є стенотопними. Адаптація бріофітів до мікрокліматичних умов місцевиростань проявляється і в особливостях життєвої форми. На розподіл мохоподібних на екологічні групи головним чином впливають макрокліматичні фактори й особливості мікросередовища: інтенсивність світла (затіннення), вологість і температура. Екологічні механізми багатства рідкісних мохоподібних і структури їхнього розподілу залежно від градієнтів мікрокліматичних умов усе ще потребують подальшого вивчення [55, 58].

Отже, серед регіонально рідкісних мохоподібних Івано-Франківської обл. здебільшого представлені мохи (71,2%), однак вагомою є частка печіночників (28,8%). За кількістю видів домінують родини Pottiaceae – 16,8% і Brachytheciaceae – 7,6%, серед печіночників – Serphaloziaceae і Splachnaceae – 4,6%, решта родин є оліго- та моновидовими. Серед географічних елементів переважає бореальний (41,0% видів), майже порівну розподілені аридні (11, 16,7%) і неморальні (10, 15,1%) види. Більшість рідкісних видів бріофітів з біоморфами сланевих килимків, високих дернинок і плетив приурочені до вологих екотипів (боліт і берегів водойм), а значна частина мохів і печіночників з життєвими формами нитчастих і шерехатих килимків та низьких дернинок – до скельних відслонень. Наявність



багатьох рідкісних видів, приурочених до різноманітних субстратів, свідчить про достатньо високий рівень збереження природного середовища. Однак повторно не виявлено деяких рідкісних видів мохоподібних, зокрема, печіночників вологих і перезвожених екоотопів (*Calipogeia sphagnicola*, *Odonthoschisma fluitans* – на сфагнових болотах, *Philonotis calcarata* – на берегах гірських річок), які є особливо чутливими до будь-яких змін гідротермічних умов.

\*

Подяки: автори вдячні начальникові Управління екології та природних ресурсів Івано-Франківської обласної державної адміністрації А. Д. Пліхтяку за ініціювання перегляду регіональної унікальності бріофітів зазначеної області, що стало передумовою для досліджень, наведених у цій роботі. Дякуємо кураторам вищезгаданих гербаріїв за допомогу та надані можливості в опрацюванні бріологічного матеріалу, а також двом рецензентам за слушні зауваження та побажання, які були враховані нами у процесі підготовки рукопису цієї статті.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Барсуков О. О. Нові бріологічні знахідки в НПП «Гуцульщина» / Природоохоронні, історико-культурні та екоосвітні аспекти збалансованого розвитку Українських Карпат: мат. міжнар. наук.-практ. конф., присвяч. 15-й річниці НПП «Гуцульщина». Косів: ПП Павлюк М. Д., 2017. С. 13–17.
2. Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів Української РСР. Вип.1. К.: Наук. думка, 1987. 180 с.
3. Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів Української РСР. Вип. 2. К.: Наук. думка, 1988. 180 с.
4. Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів Української РСР. Вип. 3. К.: Наук. думка, 1989. 176 с.
5. Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів України. Вип. 4. К.: Академперіодика, 2003. 255 с.
6. Бойко М. Ф. Раритетні види мохоподібних фізико-географічних рівнинних зон та гірських ландшафтних країн України // Чорноморськ. ботан. журнал. 2010а. 6 (3). С. 94–315.
7. Бойко М. Ф. Червоний список мохоподібних України. Херсон: Айлант, 2010б. 94 с.
8. Бойко М. Ф. Анализ бриофлоры степной зоны Европы. К.: Фитосоциоцентр, 1999. 180 с.
9. Вірченко В. М., Нипорко С. О. Мохоподібні. В кн.: Національний природний парк «Гуцульщина» / [В. В. Пророчук, Ю. П. Стефурак, В. П. Брусак та ін.]; відп. ред. В. В. Пророчук, Ю. П. Стефурак, В. П. Брусак, Л. М. Держипільський. Львів: НВФ «Карти і Атласи», 2013. 408 с.
10. Вірченко В. М. Нові знахідки рідкісних для України мохоподібних // Укр. ботан. журнал. 2004. 61, N 1. С. 106–110.
11. Голубець М. А. Екологічний потенціал наземних екосистем. Львів: Поллі, 2003. 180 с.
12. Данилик І. С., Демків О. Т., Лобачевська О. В., Мамчур З. І. Мохоподібні – Bryophyta // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. К., 1997. С. 190–198.
13. Декларація Ріо-де-Жанейро про навколишнє середовище і розвиток 1992 // Юридична енциклопедія. К.: Українська енциклопедія ім. М. П. Бажана, 1998. Т. 2: Д–Й. 744 с.
14. Екосистеми лентичних водойм Чорногори (Українські Карпати) / Микітчук Т., Решетило О., Костюк А. [та ін.]. Львів: ЗУКЦ, 2014. 288 с.

15. *Зеров Д. К., Партика Л. Я.* Мохоподібні Українських Карпат. К.: Наук. думка, 1975. 232 с.
16. *Зеров Д. К.* Флора печіночних і сфагнових мохів України. К.: Наук. думка, 1964. 356 с.
17. *Кулик Т. Г.* Матеріали по семействам Brachytheciaceae, Entodontaceae, Нурпасаеae в бриологическом гербарии // Каталог музейных фондов. сборн. науч. трудов. Львов, 1990. С. 6–25.
18. *Лазаренко А. С.* Определитель листовых мхов Украины. К.: Изд-во АН УССР, 1955. 467 с.
19. *Лазаренко А. С.* Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Укр. ботан. журнал. 1956. 13, N 1. С.31–40.
20. *Літопис природи НПП “Гуцульщина”*. Т. 1. Косів, 2004. 112 с.
21. *Лобачевська О. В.* Мохоподібні Українських Карпат // Праці НТШ. Екологічний збірник «Екологічні проблеми Карпатського регіону». Львів: НТШ, 2003. Вип. 12. С. 158–170.
22. *Лобачевська О. В., Рабик І. В.* Особливості вегетативного розмноження мохоподібних на відвалах сірчаного видобутку // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. Вип. 60. С. 145–155.
23. *Мамчур З. І., Драч Ю. А., Притула С. В., Мамчур А. П.* Поширення сфагнових мохів в Українських Карпатах // Проблеми уникнення втрат біорізноманіття Українських Карпат: мат. міжнар. наук. конф., присвяч. 100-річчю від дня народж. проф. К. Малиновського (Львів, 14–15 травня 2020 р.). Львів, 2020. С. 139–142.
24. *Мамчур З., Драч Ю., Чуба М.* Рідкісні види мохоподібних високогір'я Українських Карпат: Мармароський і Чорногірський хребти // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. Вип. 80. 2019. С. 118–128.
25. *Мамчур З., Драч Ю., Чуба М., Данилків І.* Раритетні види мохоподібних високогір'я Чорногірського масиву (Українські Карпати). Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: мат. V Міжнар. конф. (Херсон, 25–28 травня 2018 р.). Херсон: ФОП Вишемирський В. С., 2018. С. 121–124.
26. *Медведєва М. О.* Конвенція про біологічне різноманіття // Укр. дипломат. енцикл.: у 2-х т. / редкол.: Л. В. Губерський (голова) та ін. К.: Знання України, 2004. Т. 1. 760 с.
27. *Мохи з колекції Рудольфа Вільчека* у гербарії Львівського національного університету імені Івана Франка (LW). Львів: ЛНУ ім. І. Франка, 2011. 176 с.
28. *Нипорко С. О., Барсуков О. О., Капець Н. В.* Флористичні знахідки мохоподібних, лишайників та ліхенофільних грибів з Національного природного парку «Гуцульщина» // Укр. ботан. журнал. 2018. Т. 75. № 2. С. 179–186.
29. *Нипорко С. О.* Листостеблові мохи природного заповідника “Горгани” // Укр. ботан. журнал. 2001. 58, № 2. С. 248–255.
30. *Нипорко С. О.* Печіночні мохи природного заповідника “Горгани” // Укр. ботан. журнал. 2000. 57, № 2. С. 180–185.
31. *Нипорко С. О.* Географічний аналіз бріофлори природного заповідника “Горгани” // Актуальні проблеми ботаніки та екології: мат. конф. молодих вчених-ботаніків (7–10 вересня 2004 р., Канівський природний заповідник, Канів). Канів, 2004. С. 18–20.
32. *Перелік рідкісних і таких, що перебувають під загрозою зникнення, видів рослин і грибів на території Івано-Франківської області.* Додаток 1 до рішення обласної ради від 23.04.2021 № 150-6/2021. <https://orada.if.ua/decision/150-6-2021/>
33. *Рабик І. В., Данилик І. М.* Регіонально рідкісні види бріофітів Івано-Франківської області // Актуальні проблеми бріології та її перспективи: мат. міжнар. наук. конф., присвяч. 120-річчю від дня народж. чл.-кор. АН УРСР, проф. А. С. Лазаренка (25 листопада 2021 р., Львів). Львів, 2021. С. 31–36.

34. Рыковский Г. Ф., Масловский О. М. Флора Беларуси. Мохообразные: в 2-х т. Т. 1. / под ред. В. И. Парфенова. Минск: Тэхналогія, 2004. 437 с.
35. Тасенкевич Л., Мамчур З., Хміль Т., Жук О. Іменні колекції XIX–XX століть у гербарії Львівського національного університету імені Івана Франка // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2014. Вип. 65. С. 112–120.
36. Улична К. О. Бріологічний гербарій. Печіночні мохи // Каталог музейних фондів: зб. наук. праць. К.: Наук. думка, 1976. С. 57–73.
37. Улична К. О. Листяні мохи. I, II. // Каталог музейних фондів: зб. наук. праць. К.: Наук. думка, 1978. С. 5–92.
38. Улична К. О., Вороніна Н. М. Листяні мохи. III. // Каталог музейних фондів: зб. наук. праць. К.: Наук. думка, 1979. С. 4–18.
39. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я. П. Дідуха. К.: Глобалконсалтинг, 2009. 900 с.
40. Birks H. J., Heegaard E., Birks H.J., Jonsgard B. Quantifying bryophyte-environment relationships. In book: Bryology for the Twenty-first Century. 1998. P. 305–320. doi: 10.1201/9781315138626-21
41. Boiko M. F. The Second checklist of Bryobionta of Ukraine // Чорноморськ. ботан. журнал. 2014. 10 (4): 426–487. [http://nbuv.gov.ua/UJRN/Chbj\\_2014\\_10\\_4\\_4](http://nbuv.gov.ua/UJRN/Chbj_2014_10_4_4).
42. Czerkawski L. Spis mchow z roznych stanowisk Wschodniej Galicyi i Tatrow // Spraw. Komis. Fizyogr. 1868. 2. S. 31–34.
43. Düll R. Zeigerwerte von Laub- und Lebermoosen // Scripta Geobotanica. 1991. Vol. 18. P. 175–214.
44. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. und verbesserte Auflage // Scripta Geobotanica, 1992. 18. P. 1–258.
45. Geheeb A. Bryologische Fragmenta / IV. Moose aus Galizien resp. den Ost-Karpaten // Allg. Botan. Zeitung. 1899. 5. S. 20.
46. Glime J. M. Bryophyte ecology. Biological Sciences, Michigan Technological University, 2007. <https://digitalcommons.mtu.edu/oabooks/4>
47. Hazslinsky F. Beiträge zur Kenntnis der Karpaten-Flora. IX. Lebermoose. Verh. Zoolog.-Botan. Gesellsch. Wien, 1860, 10 p.
48. Herben T., Rydin H., Söderström L. Spore establishment probability and the persistence of the fugitive invading moss, *Orthodontium lineare*: a spatial simulation model // Oikos. 1991. 60(2). P. 215–221.
49. Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L. et al. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. Journal of Bryology. 2020. Vol. 42, 1. P. 1–116. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>
50. Hückel E. Wycieczka botaniczna w Karpaty Stryjskie do zrodel Swicy. Spr. Kom. Fizyogr. 1868. 2. 75 s.
51. Krupa I. Zapiski bryologiczne z okolic Lwowa, Krakowa i Wschodnich Karpat // Spraw. Komis. Fizyogr. 1885. 19. S. 133–167.
52. Laaka-Lindberg S., Henderson T.A., Longton R.E. 2000. Rarity and reproductive characters in the British hepatic flora // Lindbergia. 25. P. 78–84.
53. Lilienfeldówna F. Hepaticae Poloniae exsiccate // Kosmos, 1910. 35. P. 732–738.
54. Lilienfeldówna F. Wantrobowce Karpat pokuckich w zbiorach H. Lobarzewskego // Ibid. 1911. 36. P. 300–302.
55. Lobachevska O. V., Kyyak N. Y., Rabyk I. V. Ecological and physiological peculiarities of bryophytes on a post-technogenic salinized territory // Biosystems Diversity, 2019. 27(4).

- P. 342–348. <https://doi.org/10.15421/011945>
56. Longton R. E. Reproduction and rarity in British mosses // *Biological Conservation*. 1992. 59. P. 89–98.
57. Maslovsky O. M. The geographical elements system of Eastern Europe bryoflora // Актуальні проблеми бріології та її перспективи: мат. міжнар. наук. конф., присв. 120-річчю від дня народж. чл.-кор. АН УРСР, проф. А. С. Лазаренка (25 листопада 2021 р., Львів). Львів, 2021. С. 47–51.
58. Rabyk I. V., Lobachevska O. V., Kyryak N. Y., Shcherbachenko O. I. Bryophytes on the devastated territories of sulphur deposits and their role in restoration of dump substrate // *Biosystems Diversity*, 2018. 26(4). P. 339–353. doi:10.15421/011850
59. Rehman A. Przyczynek do bryologii Galicji // *Spraw. Komis. Fizjogr.* 1879. 13. S. 139–159.
60. Söderström L., Doring H. Bryophyte rarity viewed from the perspectives of life history strategy and metapopulation dynamics // *J. Bryology*. 2005. 27. P. 261–268.
61. Vitt D., Belland R. Attributes of rarity among Alberta mosses: Patterns and prediction of species diversity // *The Bryologist*. 1997. 100 (1). P. 1–12.
62. Wilczek R. Spis mchów Czarnohory // *Rozpr. wydz. mat.-przyrod. Polsk. Akad. Umiej.* T. LXIX, dz. B, N 9, 1929 (1931) 69 s.
63. Wolcsansky J. Beiträge zur Kenntniss der Laubmoose Ungarns // *Nov. Kozl.* 1905. 4. S. 28–33.
64. Woloszczak E. Przyczynek do flory Pokucia // *Spraw. Komis. Fizjogr.* 1888. 21. S. 111–139.

Стаття надійшла до редакції 24.04.22

доопрацьована 06.06.22

прийнята до друку 08.06.22

## BRIOPHYTES OF THE IVANO-FRANKIVSK REGION: STRUCTURAL ANALYSIS AND PECULIARITIES OF REGIONALLY RARE SPECIES

I. Rabyk, I. Danylyk

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine  
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine  
e-mail: irenerw2022@gmail.com*

On the territory of the Ivano-Frankivsk region were found 66 species of regionally rare bryophytes. Among them, mosses predominat, but the proportion of liverworts is significant. Based on the analysis of the taxonomic structure, it was established that the liverworts (Marchantiophyta) belong to 2 classes, 4 orders, 13 families, 16 genera, 19 species; mosses (Bryophyta) – to 3 classes, 12 orders, 20 families, 38 genera, 47 species. According to the number of species, bryophyte families are located as follows: Pottiaceae – 11 species (16,8 %); Brachytheciaceae – 5 (7,6 %); Cephaloziaceae and Splachnaceae – 3 (4,6 %), the rest of the families are oligo- and monospecies. Among rare species, the boreal geographical element predominates (27 species, 41,0 %), the following arid (11 species, 16,7 %), and nemoral (10 species, 15,1 %). The analysis of ecological groups of mosses and liverworts by type, chemistry, humidity, trophic and illuminance of the substrate is carried out. It was found that most rare species belong to the epigeous heliophytes. The chemistry of the substrate is dominated by acidoneutrophils, which grow on substrates with pH values from 3 to 7. The trophic dominance of species that occur on relatively nutrient-rich substrates;

the humidity of the habitats is dominated by mesophytes, a significant hygrophytic group of species. Among the rare bryophytes, species with life forms of low turf, which occur mainly on soil and rocks, predominate. Most rare species with life forms of mats, tall turfs and wefts are confined to wetlands (swamps and shores of reservoirs), a significant part mat and short turfs – to rock outcrops. Sexual types of bryophytes and the presence of specialized organs of asexual reproduction have been determined. Rare species, confined to wet and humid ecotopes, are particularly sensitive to any changes in hydrothermal conditions.

*Keywords:* mosses, liverworts, taxonomic structure, geographical elements, ecobiomorphological

## ФІЛОГЕНІЯ БІЛКІВ-ЕКСПОРТЕРІВ ГЛІКОПЕПТИДНИХ І ДЕЯКИХ СПОРІДНЕНИХ АНТИБІОТИКІВ

О. Ющук, К. Жукровська, В. Федоренко\*

*Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, Львів 790005, Україна  
\*e-mail: viktor.fedorenko@lnu.edu.ua*

Глікопептидні антибіотики (ГПА) – це група сполук, які продукуються актинобактеріями – Грам-позитивними ґрунтовими бактеріями з Г-Ц-багатими геномами. Серед глікопептидів є ефективні антибіотики, які застосовуються у клініці як «препарати вибору» в боротьбі з мультирезистентними Грам-позитивними патогенами. Нещодавні дослідження показали, що такі пептиди як рамопланін і фегліміцин генетично споріднені з ГПА, незважаючи на значні відмінності в їхній хімічній структурі. Біосинтез ГПА закодований у кластерах біосинтетичних генів (КБГ), які мають багато спільних рис. Однією з них є наявність генів, що кодують АВС-транспортери. Основною функцією цих транспортерів є експортування пептидних антибіотиків із клітин продуцентів. КБГ і в інших актиномицетів-продуцентів антибіотиків також несуть гени АВС-транспортерів, які відіграють важливу роль у стійкості продуцентів до власних токсичних продуктів. Не менш важливим є і те, що маніпуляції з генами транспортерів є перспективним біотехнологічним знаряддям для збільшення продукції антибіотиків. Обидва цих аспекти вивчені мало для ГПА і споріднених антибіотиків. Доступність значної кількості секвенованих геномів актинобактерій дає змогу зібрати переконливий масив КБГ як відомих, так і потенційних ГПА, а також споріднених із ними антибіотиків. У цій роботі ми поставили за мету проаналізувати *in silico* особливості розповсюдження, структури та філогенії АВС-транспортерів зі 102 КБГ ГПА та споріднених пептидних антибіотиків. Ми виявили, що АВС-транспортери з КБГ ГПА, фегліміцину і рамопланіну, а також багатьох КБГ невідомих сполук, мають подібну архітектуру й амінокислотні послідовності. Усі вони належать до групи MdlB(MsbA)-подібних АВС-транспортерів і мають N-термінальний трансмембранний домен із шістьма  $\alpha$ -спіралями. Реконструкція філогенії цих АВС-транспортерів виявила низку клад, представники кожної з яких походять із КБГ ГПА специфічних типів. Філогенетична реконструкція АВС-транспортерів з КБГ ГПА та споріднених пептидних антибіотиків у контексті АВС-транспортерів, кодованих в КБГ інших груп сполук, підтвердила монофілетичне походження перших.

*Ключові слова:* кластери біосинтетичних генів, глікопептидні антибіотики, рамопланін, фегліміцин, АВС-транспортери

Глікопептидні антибіотики (далі ГПА) – це велика група природних сполук, що синтезуються актиномицетами, ґрунтовими Грам-позитивними бактеріями із високим вмістом Г-Ц-пар у геномах [27]. ГПА ділять на п'ять типів, залежно від особливостей структури. Усі ГПА є пептидними антибіотиками, які синтезуються за участю нерибосомних пептид синтетаз (НРПС). Виниклі лінійні олігопептиди дозрівають із утворенням поперечних зшивок між фенольними кільцями ароматичних амінокислот, що входять до складу олігопептиду, та декорування атомами хлору [22]. Цим завершується біосинтез ГПА V типу. Натомість ГПА типів I-IV в подальшому можуть глікозилюватись, ацилюватись, а також декоруватися

сульфатними групами. Отже, глікопептидами у строгому сенсі є лише сполуки I-IV типів, а представники V типу є неглікозильованими пептидами. Інакшими, ніж у типу V, є й антимікробні властивості ГПА I-IV типів. Так, ГПА I-IV типів селективно зв'язують кінцевий D-Аланіл-D-Аланін бічного пептидного ланцюга ліпиду II Грам-позитивних бактерій. Це блокує подальші реакції трансглікозилювання і транспептидування, порушуючи біосинтез клітинної стінки [36]. Натомість, ГПА V типу діють на автолізини, групу ферментів, задіяних у рециклінгу пептидоглікану Грам-позитивних бактерій [6, 26]. Якщо оцінити ефективність ГПА як антибактерійних агентів, то можна дійти висновку, що ліпід II є надзвичайно вдалою мішенню їхньої дії. Саме вплив на цю мішень забезпечив успіх ГПА I-IV типів як важливих клінічних сполук. Це, зокрема, такі клінічні ГПА першого покоління як ванкоміцин [14] і тейкопланін [36], а також напівсинтетичні ГПА другого покоління – далбаванцин, оритаванцин і телаванцин [4].

Біосинтез ГПА закодовано у складних мультиоперонних кластерах біосинтетичних генів (КБГ) розміром 60–100 тисяч пар нуклеотидів [34]. До складу КБГ входять біосинтетичні та регуляторні гени, а також гени, що забезпечують стійкість продуцентів до власного антибіотика. Серед останніх є т. зв. *van*-гени, що зумовлюють ремодельовання клітинної стінки, в якій кінцевий D-Аланіл-D-Аланін бічного пептидного ланцюга ліпиду II замінюється на D-Аланіл-D-Лактат [35]. Такий модифікований ліпід II вже не зв'язується ГПА, роблячи клітини продуцента нечутливими до власного продукту. Важливим компонентом КБГ ГПА та подібних антибіотиків є гени трансмембранних експортерів. Їхні продукти найперше задіяні в експорті антибіотиків. Однак це може бути не єдина їхня функція. КБГ інших пептидних антибіотиків також кодує експортери, що часто відіграють роль у формуванні резистентності продуцента до власного продукту, як, наприклад, для випадку антибіотика нізину [17]. Не менш важливою є перспектива застосування генів експортерів як біотехнологічних знарядь із метою створення надпродуцентів антибіотиків. Класичним прикладом тут є біосинтез авермектину в *Streptomyces avermitilis* NRRL 8165, де надекспресія генів АВС-транспортерів *avtA-B* веде до значного підвищення продукції антибіотика. На жаль, обидва цих аспекти ніколи не вивчалися для генів експортерів ГПА та подібних антибіотиків. Схоже, що гени експортерів наявні в усіх секвенованих КБГ ГПА [7]. Тим не менше, до сьогодні експериментально було вивчено лише один із них – *tba* з КБГ баліміцину в *Amycolatopsis balhimycina* DSM 5908 [24]. *Tba* описано як АВС-транспортер, що об'єднує трансмембранний і АТФ-азний домени в одному білку та, ймовірно, функціонує як гомодимер [24]. З'ясовано, що нокаут гена *tba* веде до зниження позаклітинної концентрації баліміцину, але до підвищення його внутрішньоклітинної концентрації. Системний аналіз розповсюдження, еволюції та структурних особливостей АВС-транспортерів ортологів *Tba* відсутній. На момент дослідження *tba* у доступі були нуклеотидні послідовності кількох КБГ глікопептидів. На сьогодні кількість доступних послідовностей КБГ незрівнянно більша [1]. Також існуючий консенсус щодо еволюції ГПА трактує деякі інші пептидні антибіотики, такі як рамопланін і фегліміцин, а також низку КБГ із невідомими продуктами, як споріднені до ГПА [1, 10, 31]. Наявність такого масиву даних дає змогу проаналізувати особливості філогенії АВС-транспортерів ГПА, що належать до різних типів, а також споріднених пептидних антибіотиків.

Метою цієї роботи є характеристика розповсюдження АВС-транспортерів, які закодовані в КБГ ГПА I-V типу і споріднених антибіотиків, встановлення філогенетичних зв'язків цих білків у контексті білків-експортерів інших груп природних сполук актиноміцетів, а також оцінка їхньої спорідненості. Досліджені кластери проаналізовано на наявність і розміщення генів АВС-транспортерів. Дані, отримані в роботі, важливі як для

розуміння особливостей походження, генетичного контролю і функціонування АВС-транспортерів ГПА, так і для їхнього подальшого експериментального вивчення.

### Методи

*Створення вибірок амінокислотних послідовностей білків-експортерів антибіотиків.* У GENEIOUS 4.8.5 [16] було створено базу даних, що налічувала 102 КБГ ГПА та споріднених пептидних антибіотиків, а також базу даних, яка налічувала всі КБГ вторинних метаболітів, що продукуються актинобактеріями та депоновані в репозиторії MIBIG [23] станом на травень 2021 року (всього 856 КБГ) (див. електронний додаток 1 – ЕД1). Обидві бази даних було проаналізовано на наявність кодованих гомологів білка-експортера КБГ тейкопланіну – Tei4\* (CAG15016.1) – за допомогою алгоритму tblastn [9]. У результаті скринінгу першої бази даних отримано набір із 95 (див. електронний додаток 2 – ЕД2) послідовностей, які сформували вибірку № 1 для філогенетичної реконструкції. Скринінг другої бази даних дав 80 амінокислотних послідовностей білків-експортерів (див. електронний додаток 3 – ЕД3); ці послідовності разом із послідовностями вибірки № 1 склали вибірку № 2 для філогенетичної реконструкції. Файли електронних додатків можна знайти онлайн за посиланням: <https://data.mendeley.com/datasets/9jvx4fv2f6/1>, doi: 10.17632/9jvx4fv2f6.1.

*Філогенетична реконструкція.* Пакет програм MEGA 10 [19] використовували для створення множинних вирівнювань амінокислотних послідовностей, визначення оптимальних моделей філогенії та для побудови філогенетичних дерев.

Філогенія вибірки № 1 була реконструйована так. Спочатку послідовності вибірки № 1 було вирівняно за допомогою алгоритму MUSCLE [8]; отримане нерелегатоване множинне вирівнювання використано для встановлення оптимальної моделі амінокислотних замінів. Нею виявилася модель Le-Gascuel (LG) [20] з оцінкою  $\gamma$ -розподілу варіацій частот між сайтами (5 дискретних  $\gamma$ -категорій, G5) та емпіричними частотами амінокислот (F) як така, що показала найменше значення критерію Шварца. Цю модель застосовано для реконструкції філогенетичного дерева білків вибірки № 1 за методом максимальної правдоподібності. Достовірність топології філогенетичного дерева оцінювали за допомогою бутстреп-тесту (500 повторів). Філогенію вибірки № 2 реконструювали за тим самим алгоритмом.

*Передбачення КБГ і встановлення організації та субстратної специфічності НРПС.* Для передбачення потенційних КБГ використовували платформу antiSMASH 6.0.1 [3]. Визначення доменної організації НРПС та передбачення специфічності відповідних аденілазних доменів здійснювали за допомогою PKS/NRPS Analysis [2].

*Передбачення доменної організації білків-експортерів і моделювання їхнього розташування у клітинній мембрані.* Для ідентифікації структурних і функціональних доменів та мотивів в амінокислотних послідовностях білків використовували CD-Search [21]. Для визначення трансмембранних  $\alpha$ -спіралей в амінокислотних послідовностях АВС-транспортерів використовували ТМНММ 2.0 [18], реконструкцію 2D-топології АВС-транспортера стосовно цитоплазматичної мембрани здійснювали за допомогою TMRPres2D [30].

*Моделювання третинної та четвертинної структури АВС-транспортера Tei4\*.* Третинну структуру Tei4\* моделювали на основі експериментально встановленої кристалічної структури АВС-транспортера 3QF4 з *Thermotoga maritima* [11] із використанням сервера SWISS-MODEL [32]. Отриману модель мономера Tei4\* використовували для моделювання четвертинної структури – гомодимера Tei4\* – за допомогою симетричного докінгу в SYMMDOCK [29]. Із ряду отриманих моделей димерів вибрали ту, що мала найбільшу площу білок-білкового інтерфейсу.



### Результати і їхнє обговорення

Поширення й особливості синтениї генів білків-експортерів. У вибірці із 102 КБГ ГПА та споріднених пептидів було знайдено 95 кодованих АВС-транспортерів. Невідповідність цих цифр пояснюється низкою причин. По-перше, в трьох КБГ, а саме: CP015588 зі *Streptomyces alfalfae* ACCC40021, LGCP01000275 зі *Streptomyces* sp. NRRL WC-3701 та LMWF01000294 зі *Streptomyces rimosus* ssp. *rimosus* NRRL WC-3897 гени АВС-транспортерів анотовано як псевдогени, що не кодують продукту. По-друге, КБГ CP011492 зі *Streptomyces* sp. CNQ-509, CP025407 зі *Streptomyces* sp. CMB-StM0423 та КБГ метагеномного зразка esnapd15 (KF264554.1) несли по два гени АВС-транспортера. Нарешті, КБГ FNHV01000033 зі *Streptomyces* sp. Cf386, LAKD02000014 зі *Streptomyces antioxidans* MUSC 164 і LQMT02000011 з *Amycolatopsis keratiniphila* ssp. *keratiniphila* DSM 44409 перебували на коротких контігах, що не покривали всю дійсну послідовність КБГ. У цьому разі були втрачені частини кластерів, де очікувано мають міститися гени АВС-транспортерів. Загалом, ці винятки не заперечують твердження, що кожен проаналізований КБГ ГПА та споріднених пептидних антибіотиків несе у своєму складі один ген АВС-транспортера, а іноді і два. Цікаво, що анотовані псевдогени в трьох випадках можуть бути помилками секвенування та потребують подальших досліджень. Не виключено також, що ці гени насправді містять мутації, а відповідні КБГ можуть бути неактивними.

Виявлено певні закономірності розміщення генів АВС-транспортерів у КБГ. Їхні позиції доволі консервативні в різних КБГ, що походять із різних родів актинобактерій і кодують різні типи сполук. Зокрема, в 37 КБГ, що належать головно представникам порядку *Pseudonocardiales*, включно з одним КБГ з роду *Nocardia* та 4 КБГ з неідентифікованих ізолятів (рис. 1, а), ген АВС-транспортера завжди містився на початку КБГ, між геном префенат дегідрогенази і геном перших модулів НРПС (рис. 1, а). Ці КБГ кодують як відомі, так і невідомі ГПА I-IV типів. КБГ метагеномного зразка esnapd15 (KF264554.1) несе два гени АВС-транспортерів, однак лише один міститься між геном префенат дегідрогенази і геном перших модулів НРПС. Подібна тенденція зберігалася для семи КБГ з порядку *Streptosporangiaceae*, в яких ген АВС-транспортера завжди розміщений перед генами НРПС (рис. 1, б). На противагу цьому, у КБГ ГПА представників родини *Micromonosporales* – тейкопланіну (AJ632270.1) і UK-68,597 (KF192710.1), а також у КБГ неідентифікованих ізолятів CA37 (HM486074.1) і CA915 (HM486076.1) не виявлено синтениї розміщення гени АВС-транспортерів. Хоча в КБГ рамопланіну (DD002243.1) та черсинаміцину (WP\_091321314.1), які також продукуються представниками порядку *Micromonosporales*, генне оточення генів АВС-транспортерів збігалося (рис. 1, в).

Найбільша кількість проаналізованих КБГ ГПА та споріднених пептидних антибіотиків походить із представників порядку *Streptomycetales*, включаючи КБГ неідентифікованого ізолята GQ475282 (таксономічна приналежність якого не визначена). Усього проаналізовано 42 КБГ зі *Streptomycetales*. Із них 3 кодують біосинтез ГПА I та III типів, де ген АВС-транспортера виявився розміщений перед генами НРПС (рис. 1, г).

Ще 39 КБГ *Streptomycetales* кодують біосинтез ГПА V типу, таких як комплестатин, корбоміцин і GP6738, фегліміцин, а також ендурацидин, і невідомих пептидних антибіотиків. Серед них для найчисленнішої підмножини – КБГ ГПА V типу комплестатину та подібних йому (18 КБГ) – характерним було розміщення генів АВС-транспортерів між геном StrR-подібного шлях-специфічного регулятора та геном перших модулів НРПС (рис. 1, д). Єдиним винятком у цій підмножині був КБГ VJHX01000001 зі *Streptomyces avermitilis* NBRC 14893, в якому виявився додатковий ген, що кодує білок із невідомою

функцією, розміщений геном StrR-подібного регулятора та геном ABC-транспортера. Наступна підмножина (8 КБГ) включала в себе КБГ ГПА V типу корбоміцину та низку подібних до нього КБГ, продукти яких невідомі, і характеризувалася розміщенням гена ABC-транспортера між геном MbtH-шаперона, задіяного в функціонування НРПС, і генами двокомпонентної регуляторної системи із генами НРПС (рис. 1, е). Гени двокомпонентної регуляторної системи кодували сенсорну гістидинову кіназу та регулятор відповіді, причому ген регулятора відповіді міг бути відсутнім (рис. 1, е).

Третя підмножина складалась із КБГ ГПА V типу GP6738, КБГ фегліміцину (KT809366.1), GQ475282 і 9 КБГ, подібних до них. У цих КБГ ген ABC-транспортера розміщений між геном MbtH і геном перших модулів НРПС (рис. 1, е). Варто відзначити, що в КБГ CP011492 зі *Streptomyces* sp. CNQ-509 та CP025407 зі *Streptomyces* sp. CMV-StM0423 знайдено по два гени, що кодують ABC-транспортери. З кожної пари тільки один вписувався в загальну закономірність синтениї, тоді як інший містився на 5'-краю потенційного КБГ. Ймовірно, останні взагалі не входять до складу КБГ. Розміщення генів ABC-транспортера ще в трьох КБГ суттєво відрізнялося від усіх згаданих вище. У цьому разі ці гени віддалені від генів НРПС, але оточені генами MbtH та StrR-подібного регулятора (рис. 1, ж).

Нарешті, КБГ CP015098 із *Streptomyces* sp. S10(2016) характеризувався розміщенням гена ABC-транспортера, не подібним до описаних вище. Цікаво, що цей КБГ також суттєво відрізнявся від усіх інших зі *Streptomycetales*, зокрема, його НРПС потенційно може кодувати пептид, що складається принаймні з 20 амінокислотних залишків (а. з.) У ньому гени двокомпонентної регуляторної системи були перед геном ABC-транспортера, а ген MbtH – після нього (рис. 1, з).

Аналізуючи вищеописані дані, можна зробити висновок, що гени ABC-транспортерів найчастіше ко-локалізовані з генами НРПС. Ймовірно, таке розташування гарантує синхронізацію експресії цих генів, забезпечуючи правильне узгодження біосинтезу й експорту антибіотиків у часі.

*Порівняння амінокислотних послідовностей ABC-транспортерів, що кодовані в КБГ ГПА, та споріднених пептидних антибіотиків.* Спочатку проаналізовано амінокислотні послідовності 95 ABC-транспортерів із вибірки № 1, віднайдених у КБГ ГПА та споріднених антибіотиків. Виявилось, що всі вони належать до MdlB(MsbA)-подібних ABC транспортерів еукаріотичного типу підродиною ABC-B (COG1132) [15, 28]. Подібно до вже описаного Tba [24], ці білки поєднують N-термінальний трансмембранний і C-термінальний АТФ-зв'язувальний домени, що наявні у всіх білків вибірки в інтактному вигляді.

Далі здійснено реконструкцію філогенії для амінокислотних послідовностей вибірки № 1 (див. Методи). З отриманого філогенетичного дерева видно, що дві послідовності, а саме АKN86044.1 зі *Streptomyces* sp. CNQ-509 і AUN39259.1 *Streptomyces* sp. CMV-StM0423, виступали як зовнішні групи щодо всіх інших (рис. 2). Як згадувалося вище, ці ABC-транспортери були кодовані додатковими генами, що лежали на 5'-кінці відповідних КБГ. Ми припустили, що ці гени взагалі не входять до складу КБГ, а отримана реконструкція філогенії свідчить на користь такого припущення. Далі ми виділили на дереві 5 основних клад, які отримали найкращу бутстреп-підтримку. Зокрема, клада I сформована послідовностями ABC-транспортерів, що походили із КБГ ГПА I-IV типів (39 послідовностей), а також з КБГ ГПА неідентифікованих ізолятів TEG, VEG, CA37, CA915, CA878 та enspd15. Усі ці послідовності надзвичайно консервативні, що вказує на відсут-

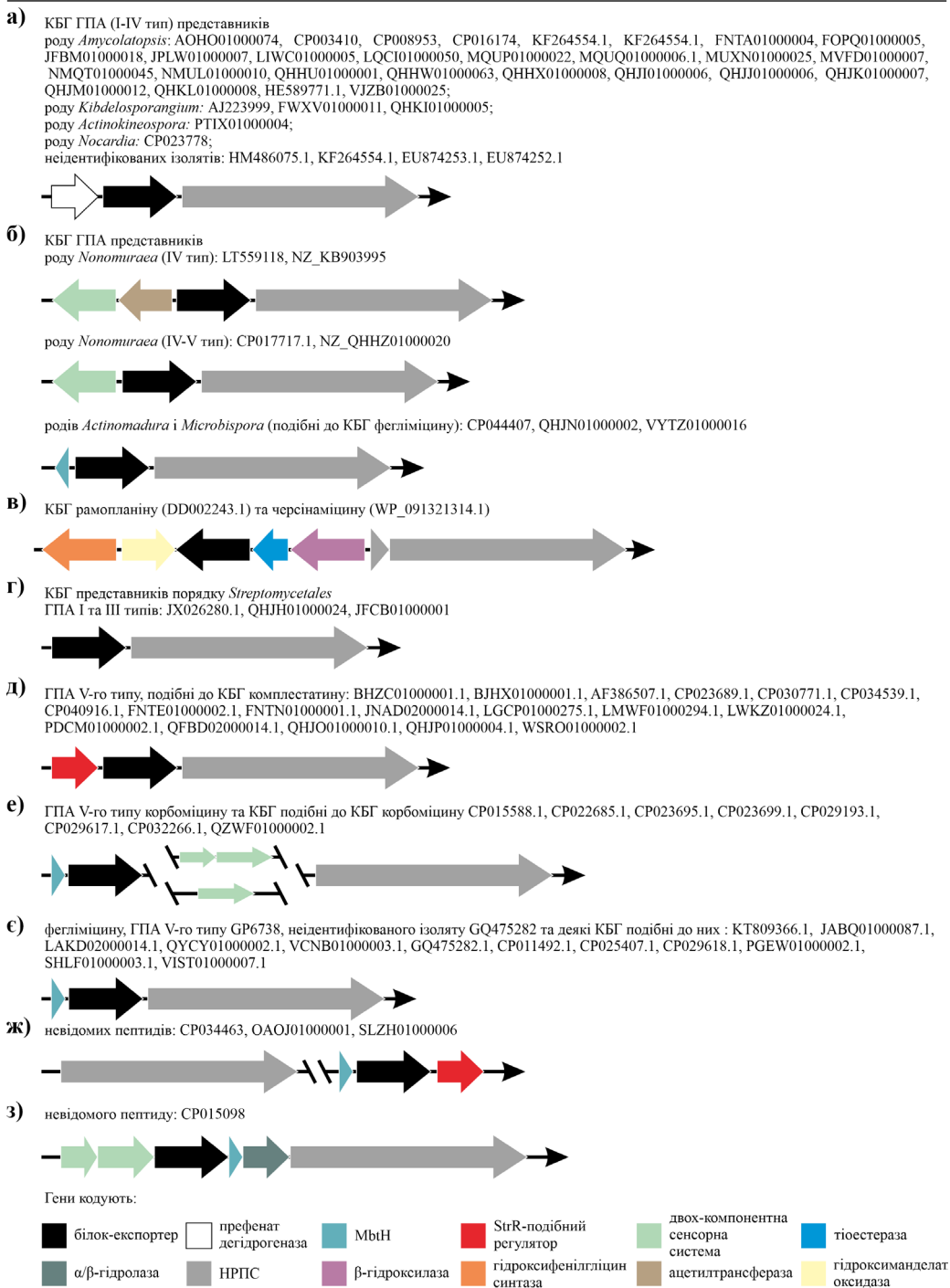


Рис. 1. Особливості розміщення генів ABC-транспортерів у різних кластерах генів біосинтезу глікопептидів і споріднених пептидних антибіотиків

ність кореляції між структурою і особливостями декорування ГПА та структурою АВС-транспортерів. Моделювання трансмембранних ділянок показало, що всі білки клади I мають шість трансмембранних  $\alpha$ -спіралей, а С-термінальні АТФ-азні домени мають повний набір мотивів [33], необхідних для їхнього функціонування (рис. 3, а). Це, зокрема, мотив Волкера А (Р-петля), Q-петля, мотив Волкера В, D-петля, H-петля та сигнатурний мотив АВС-транспортера. Амінокислотні послідовності всіх шести трансмембранних  $\alpha$ -спіралей були майже ідентичними у всіх 45 послідовностей клади I. Те саме можна було сказати і про набір мотивів АТФ-азного С-термінального домена. Отже, АВС-транспортери клади I, найімовірніше, є функціональними та володіють набором структур, необхідних для цього.

Клади II, III та IV сформовані послідовностями білків, кодованих у КБГ комплестатину, та подібних до нього. Важко пояснити, чому ці АВС-транспортери формують три добре відділені клади, хоч і походять із однотипних КБГ. Більш детальний аналіз цих КБГ показав, що потенційні продукти найімовірніше мають однакові особливості галогенування та формування поперечних зшивок. Єдина відмінність полягала в тому, що білки клади III походять із КБГ, що кодують комплестатин-подібні ГПА V типу, в яких наш аналіз передбачає наявність D-тирозину в 6 положенні олігопептидного кору, тоді як білки клад II та IV походять з КБГ, які кодують олігопептиди із D-метил-тирозину в 6 положенні (що, власне, і характерне для комплестатину) [5]. Подібно до представників клади I, всі 16 послідовностей білків клад II, III та IV були надзвичайно подібними. Їх об'єднували 6 консервативних трансмембранних  $\alpha$ -спіралей в N-термінальному домені (рис. 3, б). АТФ-азні С-термінальні домени всіх 16 білків володіли набором характерних мотивів (рис. 3, б).

Варто відзначити, що АВС-транспортер із КБГ кистаміцину (з *Nonomuraea* sp. ATCC 55076) – також ГПА V типу – не належав до жодної із цих клад. Натомість, він займав своєрідне «перехідне» положення, будучи зовнішньою групою клади I. При цьому цей АВС-транспортер мав усі структурні особливості, характерні для білків клад II-IV.

Передбачення доменної організації всіх без винятку НРПС, що кодовані в КБГ, відповідних до клад I-IV, вказувало на гептапептидну структуру всіх продуктів. Це не дивно, враховуючи, що ГПА I-IV типів – клади I, а також ГПА V типу, подібні до комплестатину, – клади II-IV – всі без винятку мають гептапептидну структуру.

Клада V була радикально відмінною в цьому аспекті. Виявилося, що АВС-транспортери клади V (рис. 2) кодовані в ряді різноманітних КБГ. По-перше, це були КБГ ліпидепсипептидів, таких як рамопланін, черсинаміцин і ендурацидин. По-друге, ряд КБГ із продуктами, подібними до нонапептидів, що належать до ГПА V типу, таких як корбоміцин та GP6738. До клади V належали і АВС-транспортери, закодовані в КБГ феєліміцину та GQ475282. До цієї клади також належали і АВС-транспортери, що кодовані в екзотичних КБГ, лиш віддалено подібних до КБГ феєліміцину чи нонапептидних ГПА V типу. Що ж об'єднувало таку різноманітність КБГ, в яких кодовано АВС-транспортери клади V?

Передбачення доменної організації відповідних НРПС показало, що всі ці КБГ кодують біосинтез пептидних антибіотиків, які складаються із восьми та більше а. з. Найчастіше це було 8 або 9 а. з. в імовірних сполуках, КБГ яких були найбільше схожими до КБГ корбоміцину та GP6738. А от КБГ із *Streptomyces* sp. S10(2016) кодував НРПС, здатну до біосинтезу пептиду із щонайменше 20 а. з. Аналіз імовірної структури білків клади V показав, що всі вони мають 6 трансмембранних  $\alpha$ -спіралей і функціональні АТФ-азні домени (рис. 3, в). Цікаво, що другий АВС-транспортер, який кодовано в КБГ es-parp15 – ADK54818.1 – також потрапив до клади V. Однак у послідовності цього білка була відсутня ділянка, що відповідає першій трансмембранній  $\alpha$ -спіралі. Це може свідчити про нефункціональність цього транспортера.

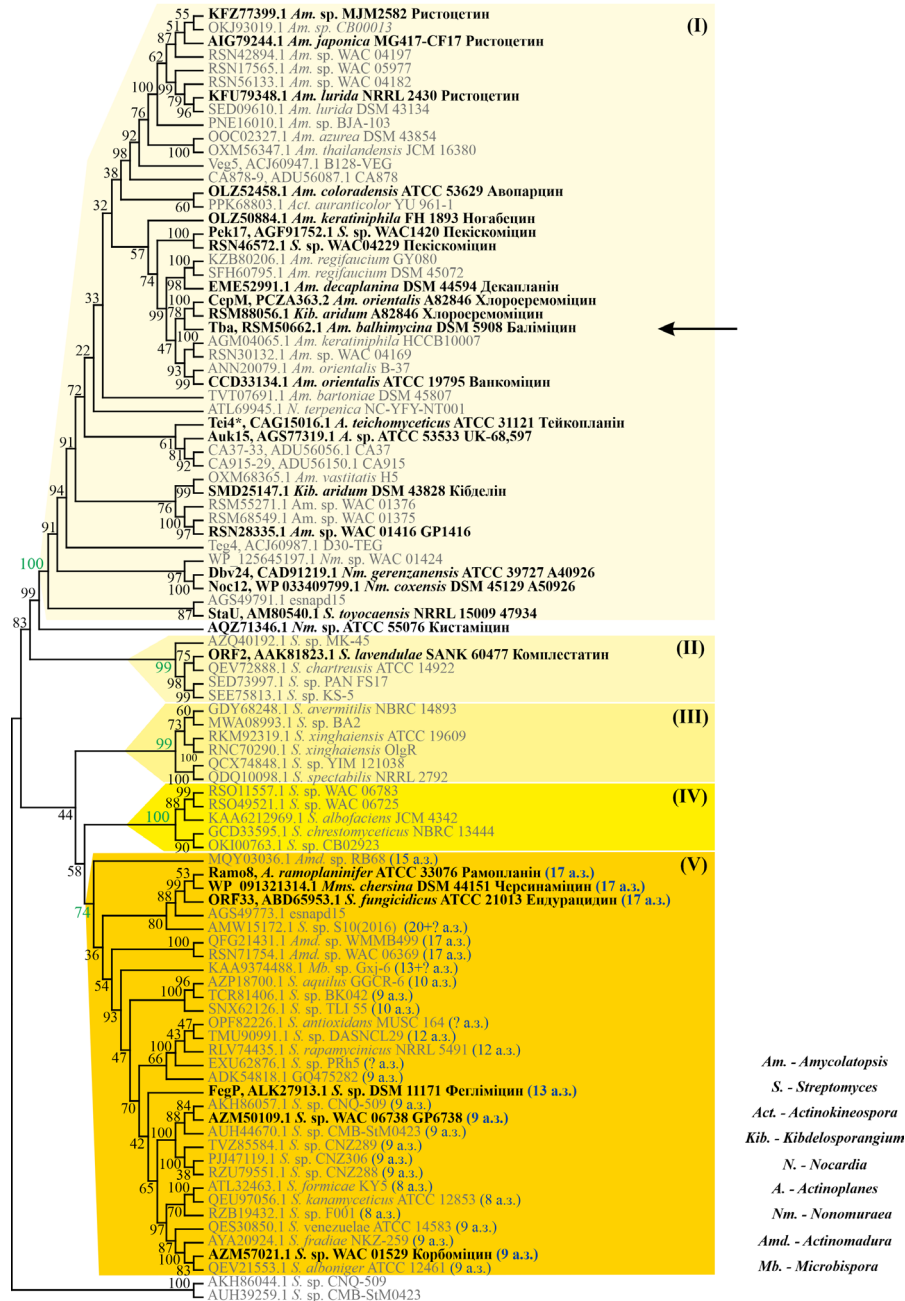


Рис. 2. Філогенетичне дерево (у вигляді кладограми) амінокислотних послідовностей АВС-транспортерів, що кодовані в КБГ ГПА та споріднених пептидів – вибірки № 1. На дереві було виділено п'ять основних клад із високою бутстреп-підтримкою; єдиний АВС-транспортер, вивчений експериментально – Tba з КБГ баліміцину – показаний стрілкою; послідовності, що походять із КБГ відомих сполук, виділені жирним шрифтом. Особливості білків, що належать до кожної з клад, обговорюються в тексті. Алгоритм побудови цього дерева описано в розділі «Методи»

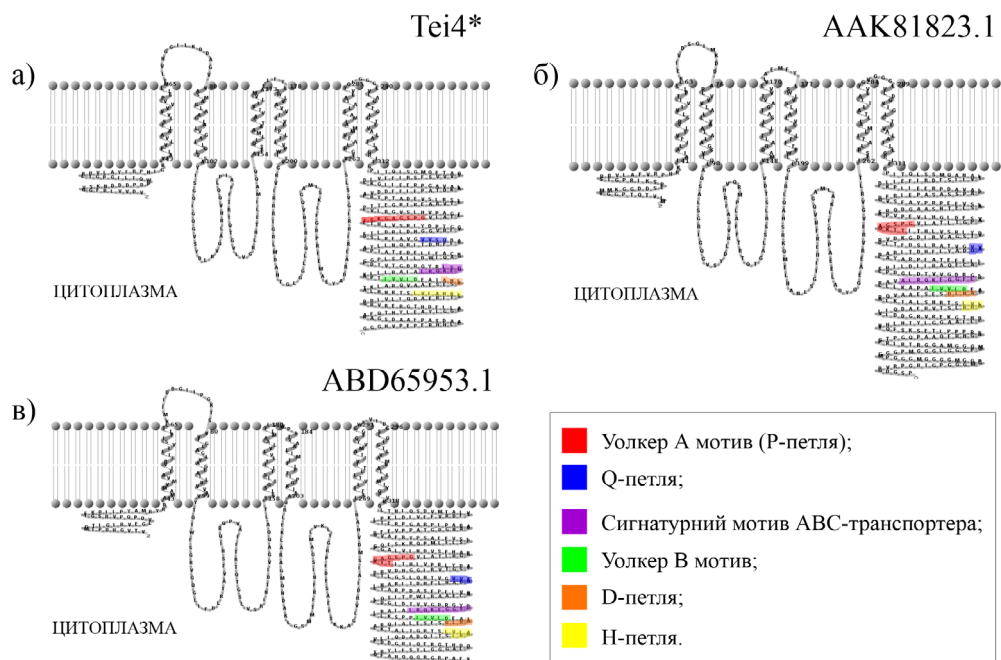


Рис. 3. Вторинна структура АВС-транспортерів, що належать до класу I, II-IV та V на прикладах АВС-транспортера, закодованого в КБГ тейкопланіну – Tei4\* (а), комплестатину – ААК81823.1 (б) та ендурацидину – АВD65953.1 (в), відповідно. Передбачення трансмембранних  $\alpha$ -спіралей і розміщення білків у клітинній мембрані було здійснено, як описано в розділі «Методи». Різними кольорами виділено мотиви С-термінальних АТФ-азних доменів, необхідні для функціонування білків

Отже, з отриманих результатів можна зробити висновок, що АВС-транспортери, закодовані в КБГ ГПА та споріднених пептидних антибіотиків, є доволі консервативними: всі вони мають шість трансмембранних  $\alpha$ -спіралей та функціональні С-термінальні АТФ-азні домени. Як вже згадувалося, існує припущення [24], що такі АВС-транспортери функціонують у вигляді гомодимерів. Щоб оцінити це припущення, ми спершу передбачили третинну структуру АВС-транспортера, що закодований в КБГ тейкопланіну – Tei4\*, а потім спробували змодельювати четвертинну структуру – гомодимер Tei4\*. Отримані моделі мономеру Tei4\* показували правдоподібне розміщення усіх структурних елементів – трансмембранних  $\alpha$ -спіралей і компонентів активного сайту АТФ-азного С-термінального домену (рис. 4, а), тоді як симетричне докінг-модельювання показало, що дві молекули Tei4\* цілком імовірно можуть формувати димер (рис. 4, б).

Філогенія АВС-транспортерів, закодованих в КБГ ГПА та споріднених пептидних антибіотиків у контексті АВС-транспортерів інших природних сполук. Нарешті цікаво було дослідити, з якими АВС-транспортерами, відповідальними за викачування інших груп природних сполук, найбільш споріднені АВС-транспортери ГПА. Для цього було реконструйовано філогенію вибірки № 2 (див. розділ «Методи»). По-перше, виявилось (рис. 5), що всі АВС-транспортери ГПА та споріднених пептидних антибіотиків належать до однієї класу дерева на основі вибірки № 2. Це свідчить про монофілію усіх цих АВС-транспортерів – незважаючи на суттєві відмінності у структурі ГПА, феґліміцину

чи ліпидепсипептидів. Схоже, що всі їхні КБГ еволюціонували від одного предкового протокластера, який вже містив ген АВС-транспортера. По-друге, клади АВС-транспортерів, кодovаних в КБГ ГПА та споріднених пептидних антибіотиків, виявилася сестринською до клади, що об'єднувала 4 АВС-транспортери з КБГ даптоміцину [25], ненестатину [13] та ломаівітицинів [12] (рис. 5). Хоча даптоміцин також є ліпепептидним антибіотиком, що синтезується нерибосомно, ненестатин і ломаівітицини є полікетидами. Спорідненість усіх цих АВС-транспортерів вкотре вказує на те, для них не характерна особлива специфічність стосовно субстратів експортування.

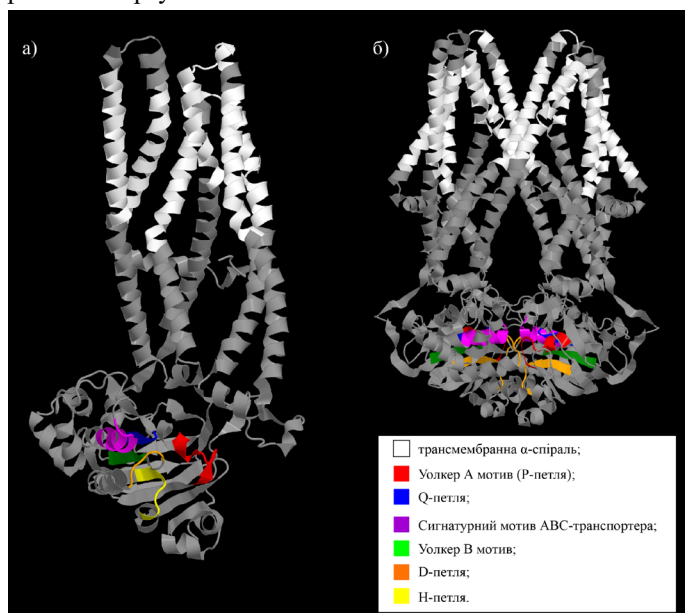


Рис. 4. Моделі третинної (а) та четвертинної (б) структури АВС-транспортера, закодованого в КБГ тейкопланіну – Tei4\*. Моделі побудовано, як описано в розділі «Методи». Структурні елементи виділено кольорами

У цій роботі ми проаналізували *in silico* особливості розповсюдження, структури та філогенії АВС-транспортерів, що походять з КБГ ГПА та споріднених пептидних антибіотиків. З отриманих результатів можна зробити кілька важливих висновків. Виявилось, що АВС-транспортери з КБГ ГПА близько споріднені з АВС-транспортерами таких антибіотиків як фегліміцин і ліпидепсипептиди – рамопланін, ендурацидин і черсиаміцин. Усі проаналізовані КБГ містять гени АВС-транспортерів. Розміщення цих генів доволі консервативне – найчастіше вони містяться з 5'-флангу від генів НРПС. Усі кодовані ними білки належать до MdlB(MsbA)-подібних АВС-транспортерів і мають шість консервативних трансмембранних  $\alpha$ -спіралей в N-термінальному домені. АТФ-азні С-термінальні домени цих білків не менш консервативні та несуть усі необхідні для функціонування набори структурних мотивів. Моделювання третинної та четвертинної структури одного з цих АВС-транспортерів – Tei4\* – вказує на те, що вони цілком можуть функціонувати як гомодимери. Філогенія АВС-транспортерів, що походять з КБГ ГПА та споріднених пептидних антибіотиків, дає змогу розподілити їх на п'ять клад. До клади I належать АВС-транспортери ГПА I–IV типів, тоді як клади II–IV об'єднують АВС-транспортери гептапептидних ГПА V типу, подібних до комплестатину. Останню кладу



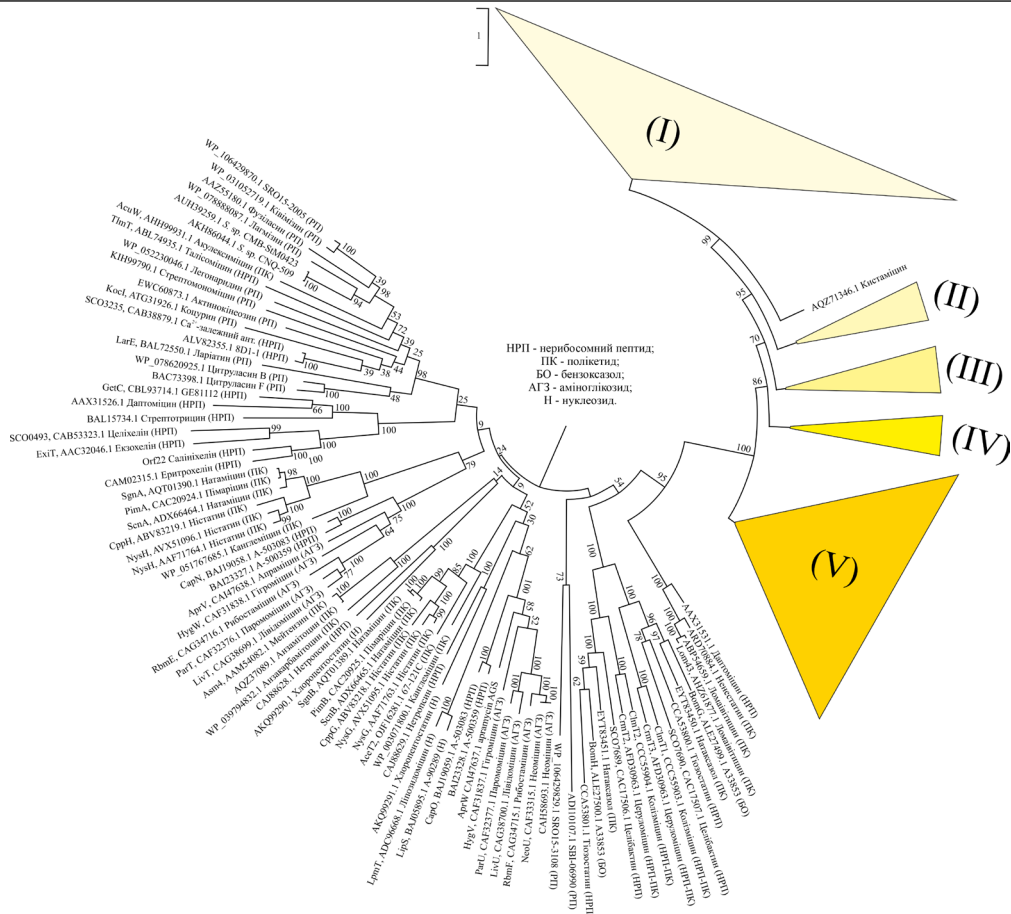


Рис. 5. Філогенетичне дерево, що репрезентує філогенетичні зв'язки між білками ABC-транспортерами вибірок № 1 та № 2. Помітно, що всі білки ABC-транспортерів ГПА та споріднених антибіотиків мають монофілетичне походження, формуючи одну кладу. Білки ABC-транспортерів, що закодовані в КБГ даптоміцину, ненестатину та ломаівітицину виступають зовнішньою групою до всіх білків вибірки № 1. Планка масштабу вказує на кількість амінокислотних замін на один сайт. Алгоритм побудови цього дерева описано в розділі «Методи»

V формують ABC-транспортери ліподепсипептидів, фегліміцину, нонапептидних ГПА V типу та множини невідомих антибіотиків, які складаються з восьми та більше а. з. Незважаючи на різноманітність сполук, що їх імовірно експортують ці ABC-транспортери, їхні послідовності дуже консервативні. Це свідчить про те, що ці ABC-транспортери універсальні та здатні експортувати різні пептидні антибіотики незалежно від їхньої структури. Усі ABC-транспортери з КБГ ГПА і споріднених пептидних антибіотиків мають монофілетичне походження. Результати, отримані в роботі, дають змогу краще зрозуміти особливості ABC-транспортерів такої важливої групи сполук, як ГПА, і є основою для їхнього подальшого експериментального вивчення.

#### Фінансування

Ця робота була виконана в рамках держбюджетної теми БГ-09Ф.



## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Andreo-Vidal A., Binda E., Fedorenko V.* et al. Genomic insights into the distribution and phylogeny of glycopeptide resistance determinants within the actinobacteria phylum // *Antibiotics*. 2021. Vol. 10. P. 1533. doi.org/10.3390/antibiotics10121533
2. *Bachmann B. O., Ravel J.* Methods for *in silico* prediction of microbial polyketide and non-ribosomal peptide biosynthetic pathways from dna sequence data // *Meth. Enzymol.* 2009. Vol. 458. P. 181–217. doi.org/10.1016/S0076-6879(09)04808-3
3. *Blin K., Shaw S., Kloosterman A. M.* et al. AntiSMASH 6.0: improving cluster detection and comparison capabilities // *Nucleic Acids Res.* 2021. Vol. 49. P. W29–W35. doi.org/10.1093/nar/gkab335
4. *Butler M. S., Hansford K. A., Blaskovich M. A.* et al. Glycopeptide antibiotics: back to the future // *J. Antibiot.* 2014. Vol. 67. P. 631–644. doi.org/10.1038/ja.2014.111
5. *Chiu H. T., Hubbard B. K., Shah A. N.* et al. Molecular cloning and sequence analysis of the complestatin biosynthetic gene cluster // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2001. Vol. 98. P. 8548–8553. doi.org/10.1073/pnas.151246498
6. *Culp E. J., Waglechner N., Wang W.* et al. Evolution-guided discovery of antibiotics that inhibit peptidoglycan remodelling // *Nature*. 2020. Vol. 578. P. 582–587. doi.org/10.1038/s41586-020-1990-9
7. *Donadio S., Sosio M., Stegmann E.* et al. Comparative analysis and insights into the evolution of gene clusters for glycopeptide antibiotic biosynthesis // *Mol. Genet. Genom.* 2005. Vol. 274. P. 40–50. doi.org/10.1007/s00438-005-1156-3
8. *Edgar R. C.* MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // *Nucleic Acids Res.* 2004. Vol. 32. P. 1792–1797. doi.org/10.1093/nar/gkh340
9. *Gerts E. M., Yu Y. K., Agarwala R.* et al. Composition-based statistics and translated nucleotide searches: improving the TBLASTN module of BLAST // *BMC Biol.* 2006. Vol. 4. P. 1–14. doi.org/10.1186/1741-7007-4-41
10. *Gonsior M., Mühlenweg A., Tietzmann M.* et al. Biosynthesis of the peptide antibiotic feglymycin by a linear nonribosomal peptide synthetase mechanism // *ChemBioChem*. 2015. Vol. 16. P. 2610–2614. doi.org/10.1002/cbic.201500432
11. *Hohl M., Briand C., Grütter M. G., Seeger M. A.* Crystal structure of a heterodimeric ABC transporter in its inward-facing conformation // *Nat. Struct. Mol. Biol.* 2012. Vol. 19. P. 395–402. doi.org/10.1038/nsmb.2267
12. *Janso J. E., Haltli B. A., Eustáquio A. S.* et al. Discovery of the lomaiviticin biosynthetic gene cluster in *Salinispora pacifica* // *Tetrahedron*. 2014. Vol. 70. P. 4156. doi.org/10.1016/J.TET.2014.03.009
13. *Jiang X., Fang Z., Zhang Q.* et al. Discovery of a new asymmetric dimer nenestatin B and implications of a dimerizing enzyme in a deep sea actinomycete // *Org. Biomol. Chem.* 2021. Vol. 19. P. 4243–4247. doi.org/10.1039/D1OB00310K
14. *Jovetic S., Zhu Y., Marcone G. L.* et al.  $\beta$ -Lactam and glycopeptide antibiotics: first and last line of defense? // *Trends in Biotechnol.* 2010. Vol. 28. P. 596–604. doi.org/10.1016/j.tibtech.2010.09.004
15. *Karow M., Georgopoulos C.* The essential *Escherichia coli msbA* gene, a multicopy suppressor of null mutations in the *htrB* gene, is related to the universally conserved family of ATP-dependent translocators // *Mol. Microbiol.* 1993. Vol. 7. P. 69–79. doi.org/10.1111/j.1365-2958.1993.tb01098.x
16. *Kearse M., Moir R., Wilson A.* et al. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data // *Bioinformatics*. 2012. Vol. 28. P. 1647–1649. doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199

17. Khosa S., Lagedroste M., Smits S. H. J. Protein defense systems against the lantibiotic nisin: function of the immunity protein NisI and the resistance protein NSR // *Front. Microbiol.* 2016. Vol. 7. P. 504. doi.org/10.3389/fmicb.2016.00504
18. Krogh A., Larsson B., Von Heijne G., Sonnhammer E. L. L. Predicting transmembrane protein topology with a hidden Markov model: application to complete genomes // *J. Mol. Biol.* 2001. Vol. 305. P. 567–580. doi.org/10.1006/jmbi.2000.4315
19. Kumar S., Stecher G., Li, M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // *Mol. Biol. Evol.* 2018. Vol. 35. P. 1547–1549. doi.org/10.1093/molbev/msy096
20. Le S. Q., Gascuel O. An improved general amino acid replacement matrix // *Mol. Biol. Evol.* 2008. Vol. 25. P. 1307–1320. doi.org/10.1093/molbev/msn067
21. Marchler-Bauer A., Bryant S. H. CD-Search: protein domain annotations on the fly // *Nucleic Acids Res.* 2004. Vol. 32. P. 327–331. doi.org/10.1093/nar/gkh454
22. Marcone G. L., Binda E., Berini F., Marinelli F. Old and new glycopeptide antibiotics: from product to gene and back in the post-genomic era // *Biotechnol. Adv.* 2018. Vol. 36. P. 534–554. doi.org/10.1016/j.biotechadv.2018.02.009
23. Medema M. H., Kottmann R., Yilmaz P. et al. Minimum information about a biosynthetic gene cluster // *Nat. Chem. Biol.* 2015. Vol. 11. P. 625–631. doi.org/10.1038/nchembio.1890
24. Menges R., Muth G., Wohlleben W., Stegmann E. The ABC transporter Tba of *Amycolatopsis balhimycina* is required for efficient export of the glycopeptide antibiotic balhimycin // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2007. Vol. 77. P. 125–134. doi.org/10.1007/s00253-007-1139-x
25. Miao V., Coëffet-LeGal M. F., Brian P. et al. Daptomycin biosynthesis in *Streptomyces roseosporus*: cloning and analysis of the gene cluster and revision of peptide stereochemistry // *Microbiology.* 2005. Vol. 151. P. 1507–1523. doi.org/10.1099/MIC.0.27757-0/CITE/REFERENCES
26. Mitchell S. J., Verma D., Griswold K. E., Bailey-Kellogg C. Building blocks and blueprints for bacterial autolysins // *PLoS Computat. Biol.* 2021. Vol. 17. P. e1008889. doi.org/10.1371/JOURNAL.PCBI.1008889
27. Nicolaou K. C., Boddy C. N. C., Bräse S., Winssinger N. Chemistry, biology, and medicine of the glycopeptide antibiotics // *Angew. Chem.* 1999. Vol. 38. P. 2096–2152. doi.org/10.1002/(sici)1521-3773(19990802)38:15<2096::aid-anie2096>3.0.co;2-f
28. Nishino K., Yamaguchi A. Analysis of a complete library of putative drug transporter genes in *Escherichia coli* // *J. Bacteriol.* 2001. Vol. 183. P. 5803–5812. doi.org/10.1128/JB.183.20.5803-5812.2001
29. Schneidman-Duhovny D., Inbar Y., Nussinov R., Wolfson H. J. PatchDock and SymmDock: servers for rigid and symmetric docking // *Nucleic Acids Res.* 2005. Vol. P. W363. doi.org/10.1093/nar/gki481
30. Spyropoulos I. C., Liakopoulos T. D., Bagos P. G., Hamodrakas S. J. TMRPres2D: high quality visual representation of transmembrane protein models // *Bioinformatics.* 2004. Vol. 20. P. 3258–3260. doi.org/10.1093/bioinformatics/bth358
31. Waglechner N., McArthur A. G., Wright G. D. Phylogenetic reconciliation reveals the natural history of glycopeptide antibiotic biosynthesis and resistance // *Nat. Microbiol.* 2019. Vol. 4. P. 1862–1871. doi.org/10.1038/s41564-019-0531-5
32. Waterhouse A., Bertoni M., Bienert S. et al. SWISS-MODEL: homology modelling of protein structures and complexes // *Nucleic Acids Res.* 2018. Vol. 46. P. W296–W303. doi.org/10.1093/nar/gky427

33. Westfahl K. M., Merten J. A., Buchaklian A. H., Klug C. S. Functionally important ATP binding and hydrolysis sites in *Escherichia coli* MsbA // *Biochem.* 2008. Vol. 47. P. 13878–13886. doi.org/10.1021/bi801745u
34. Yim G., Thaker M. N., Koteva K., Wright G. Glycopeptide antibiotic biosynthesis // *J. Antibiot.* 2014. Vol. 67. P. 31–41. doi.org/10.1038/ja.2013.117
35. Yushchuk O., Binda E., Marinelli F. Glycopeptide antibiotic resistance genes: distribution and function in the producer actinomycetes // *Front. Microbiol.* 2020. Vol. 11. P. 1173. doi.org/10.3389/fmicb.2020.01173
36. Yushchuk O., Ostash B., Truman A. W. et al. Teicoplanin biosynthesis: unraveling the interplay of structural, regulatory, and resistance genes // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2020. Vol. 104. P. 3279–3291. doi.org/10.1007/s00253-020-10436-y

Стаття надійшла до редакції 09.05.22

доопрацьована 17.05.22

прийнята до друку 18.05.22

## INSIGHTS INTO THE PHYLOGENY OF TRANSPORTERS CODED WITHIN BIOSYNTHETIC GENE CLUSTERS FOR GLYCOPEPTIDES AND RELATED ANTIBIOTICS

**O. Yushchuk, K. Zhukrovska, V. Fedorenko**

*Ivan Franko National University of Lviv  
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine  
e-mail: viktor.fedorenko@lnu.edu.ua*

Glycopeptide antibiotics (GPAs) represent one of the most important classes of natural antibiotics coming from actinomycetes – high GC soil-dwelling Gram-positive bacteria. Among GPAs are important clinical compounds, such as vancomycin and teicoplanin, being “last defense line” against multidrug resistant Gram-positive pathogens. Recent works demonstrated, that peptide antibiotics like ramoplanin and feglymycin, although having rather distinct structure, are genetically related to GPAs. Biosynthesis of all these compounds is coded within large gene assemblages – biosynthetic gene cluster (BGCs). BGCs of GPAs, ramoplanin, feglymycin and other related peptide antibiotics share multiple common features. One of them is the presence of genes coding for ABC-transporters. Most obvious role of these ABC-transporters is export of antibiotics. However, certain role of ABC-transporters in the auto-resistance cannot be excluded as well. Multiple genomes of actinomycetes were sequenced and are fully available today, allowing to build a significant collection of BGCs for GPAs and related peptide antibiotics. Therefore, in this work we aimed to investigate *in silico* distribution, structural features and phylogeny of ABC-transporters, encoded within 102 BGC of GPAs and related peptide antibiotics. We found out, that ABC-transporters from GPA BGCs are very similar to ABC-transporters from ramoplanin and feglymycin BGCs, as well as to ABC-transporters coded within BGCs of putative compounds. All these proteins belonged to MdB(MsbA)-like ABC-transporters, possessing N-terminal transmembrane domain with 6  $\alpha$ -helices. Phylogenetic reconstruction revealed that these ABC-transporters fall into several clades, which might be correlated with specific types of peptide antibiotics. Finally, a wider phylogenetic reconstruction allowed to conclude the monophyly of ABC-transporters, encoded within BGCs of GPAs and other related peptide antibiotics.

*Keywords:* biosynthetic gene clusters, glucopeptide antibiotics, ramoplanin, feglymycin, ABC-transporters

**ВПЛИВ ІОНІВ CR (III) НА ПОКАЗНИКИ ДИХАННЯ АЛОВИДІВ  
*PLANORBARIUS CORNEUS* S. L. (MOLLUSCA, GASTROPODA, PLANOR-  
BIDAE) ГІДРОМЕРЕЖІ УКРАЇНИ**

**Ю. Бабич<sup>1</sup>, А. Стадниченко<sup>1</sup>, О. Увасва<sup>2\*</sup>**

<sup>1</sup>*Житомирський державний університет імені Івана Франка*

*вул. Велика Бердичівська, 40, Житомир 10002, Україна*

<sup>2</sup>*Державний університет «Житомирська політехніка»*

*вул. Чуднівська, 103, Житомир 10005, Україна*

*e-mail: bio-2016@ukr.net*

Досліджено особливості впливу йонів Cr (III) у межах його концентрацій 0,5 ГДК–3 ГДК на показники легеневого та прямого дифузного дихання двох генетичних аловидів-вікаріантів («західного» і «східного») витушок рогових *Planorbarius corneus* s. l. гідромережі України. Цим м'якунам притаманний комбінований бімодальний спосіб дихання. Кисень атмосферного повітря вони отримують унаслідок легеневого дихання, а розчинений у воді – за допомогою прямого дифузного (поверхневого) дихання. Легеневе дихання здійснюється у кожного з аловидів функціонуванням їхніх справжніх легень, дифузне ж дихання – надходженням кисню в їхній організм осмотичним способом перкутанно крізь тонкостінні клітинні мембрани безпосередньо в цитоплазму епітеліальних покривів тіла і чималої поверхні адаптивної зябри.

Cr (III) для *P. corneus* s. l. – це біофільний життєдайний мікроелемент, який забезпечує активування низки ферментів і вітамінів, відповідальних за перебіг у цих м'якунів вуглеводного та ліпідного метаболізмів. Натомість у високих концентраціях Cr (III) – небезпечний для них токсикант локальної дії з високими кумулятивними властивостями. За перебування як «західного», так і «східного» аловидів у затруєному ним середовищі первинне накопичення йонів Cr (III) здійснюється в їхньому гепатопанкреасі, а подальший перерозподіл цього кумулянта між іншими тканинами й органами моллюсків забезпечується циркуляцією їхнього рідкого внутрішнього середовища – гемолімфи.

За 0,5 ГДК Cr (III) у середовищі перебування витушок значення усіх показників їхнього як легеневого, так і поверхневого дихання в обох досліджуваних аловидів відповідали рівню норми або були максимально наближеними до неї. Це – найпоказовіша з ознак першої за проявом у часі та найтривалішої за протяжністю її перебігу реакція-відповідь піддослідних моллюсків на вплив застосованого щодо них токсиканта, а саме – латентна фаза, що знаменує собою початок у них патологічного процесу – отруєння. Зазвичай найяскравіша її вираженість, як і найдовша тривалість спостерігаються під час застосування як токсичного чинника отрут локальної дії. Саме до категорії таких і належать іони важких металів, а отже, й іони Cr (III). Латентна фаза триває протягом того відтинку часу, у ході якого піддослідні тварини перебувають у сприятливих для них умовах середовища, що засвідчується відсутністю зрушень у їхній поведінці (руховій, кормовій і статевій). Такі тварини активно пересувалися по дну і стінках акваріума, регулярно спливали під плівку поверхневого натягу води задля здійснення процесу дихання, охоче живилися заданим їм кормом, а щодо

чотирьох із 54 піддослідних особин аловиду «східного» з р. Ворскла (с. Кириківка) відзначено було парування.

Підвищення концентрації Cr (III) у середовищі спочатку до рівня ГДК, а надалі – до 2 ГДК спричинилося до статистично вірогідного ( $CV \geq 94,5-99,9\%$ ) зростання рівня показників як легеневого, так і поверхневого дихання м'якунів за обох згаданих вище концентрацій токсиканта у мірі, зростаючій зі збільшенням її значень. Підвищення рівня кормової активності особин, які майже з моменту постановки досліду охоче розпочали живитися, забезпечило зростання рівня енергозабезпечення зрослих потреб їхніх організмів за необхідності успішного протистояння токсичному впливові. Підвищення рівня фізіологічної активності витушок за перебування їх у середовищах, забруднених іонами Cr (III) на рівнях їхніх концентрацій ГДК і 2 ГДК, свідчать, що саме таким їхнім значенням відповідає наступний за латентною фазою етап процесу їхнього отруєння – фаза стимуляції. Ці м'якуни шкідливій дії на них токсиканта протиставляють підсилення інтенсивності їхнього дихання, здійснюючи це неоднаковою мірою за різних значень концентрації отруйного чинника. Так, якщо середня кількість вдихів за добу зростала у них лише в 1,1–1,3, а тривалість їх – в 1,3–1,4 разу, то збільшення добового об'єму вдихів було набагато інтенсивнішим – в 1,5–1,8 разу ( $CV > 99,9\%$ ).

Натомість за 3 ГДК Cr (III) у середовищі зареєстровано різке падіння значень усіх показників обох способів дихання у піддослідних тварин до рівнів нижчих за такі, отримані для особин із групи контролю. Це ознака депресивної фази процесу отруєння – першої та найтривалішої із трьох завершальних фаз патологічного процесу. Дві останні його фази (сублетальна і летальна) значно короткотриваліші. Протягом першої з них відбувається часткове, а протягом другої – повне відмирання піддослідних м'якунів від задухи, зумовленої нестачею кисню в їхній гемолімфі за надлишку в ній вуглекислоти.

За всіх ужитих у токсикологічних дослідах концентрацій Cr (III) й за усіма досліджуваними показниками легеневого і дифузного поверхневого дихання значення їх щодо аловиду «східного» були нижчими ( $CV \geq 94,5-99,9\%$ ), ніж щодо аловиду «західного». Це вказує на вищу чутливість і нижчу витривалість першого з них щодо дії на нього згаданого токсичного чинника.

*Ключові слова:* аловиди *P. corneus* s. l., іони Cr (III), легенева і пряме дифузне дихання

На кінець XX – початок XXI ст. зростання антропогенного тиску на гідросферу України спричинилося до зростання рівня забруднення її поверхневих вод численними компонентами техногенно-промислових, сільськогосподарських і комунально-побутових скидів і стоків [2, 12, 14, 18–22]. Одними з укр. небезпечних для їхніх мешканців-гідробіонтів є іони важких металів, функція-мішень яких – респіраторний епітелій органів дихання. В усіх зябродішних тварин це мерехтливий епітелій їхнього зябрового апарату, а у червононогих легенево-моллюсків (Gastropoda) – респіраторний епітелій їхніх легень, адаптивної зябри і покривів тіла. Ступінь ураженості його за дії йонів важких металів зумовлюється як рівнем концентрації цих токсикантів у водному середовищі, так і фізіологічним статусом особин, що підпадають під їхній вплив [11, 22, 28].

Незважаючи на деяку позитивну тенденцію до зниження рівня вмісту йонів важких металів у річковій мережі України протягом першого десятиліття XXI ст. [7], наразі концентрації їх у її водах залишаються все ще досить-таки суттєвими [22, 27]. Застосування ефективних заходів, спрямованих на екологічне оздоровлення й охорону від забруднення цими поллютантами її нативних вод, неможливе без регулярно здійснюваного екологічного моніторингу. Ефективність останнього зумовлюється вдалим вибором тваринного населення

індикаторних видів, придатних для застосування їх як тест-об'єктів у системі токсичності прісноводних організмів, опрацьованої В. Сладечком [31]. Безумовну доцільність використання її було беззаперечно визнано провідними українськими гідроекологами кінця ХХ ст. [3, 10]. Вона залишається, безумовно, актуальною і на сьогодні [27].

До небезпечних для тварин-гідробіонтів іонів важких металів належать іони хрому – Cr (III) і Cr (VI). Наявність першого із них як у лентичних, так і у лотичних водах Східної Європи зумовлена передусім природними чинниками – як вилужненням іонів Cr (III) із низки гірських порід (хроміт, крокоїт, уваровіт та ін.) [8], так і виділенням із донних відкладів унаслідок розкладання детриту [18]. Наразі, однак, незрівнянно вагомішу роль у забрудненні об'єктів гідромережі України цим поллютантом відіграють промислові підприємства, зокрема, металургійні та хімічні комбінати, які скидають у її різноманітні водні об'єкти недоочищені, а часом і взагалі неочищені виробничі рештки [13, 14], що є вкрай загрозливим для водної біоти. Характер і рівень впливу йонів хрому на тварин-гідробіонтів залежить від концентрації їх у водному середовищі, а також від темпів надходження і накопичення в їхніх організмах. Cr (III) – біофільний мікроелемент, який у мікродозах забезпечує життєздатність водних тварин активуванням ферментів, відповідальних за перебіг у них вуглеводного і ліпідного метаболізмів, а також за побудову молекул ДНК [24, 27]. Натомість високі концентрації його є летальними для них: м'якуни втрачають можливість достатнього рівня енергозабезпечення їхнього метаболізму. Значно небезпечнішим за Cr (III) для гідробіонтів є Cr (VI), який спричиняє глибокі ураження центральної нервової системи, що призводять до порушення процесу формування у них статевих продуктів. Це призводить до розвитку у м'якунів безпліддя, спричиняючи тим самим зниження загальної чисельності й густини їхніх популяцій. Окрім того, Cr (VI) провокує у витушок канцерогенне ураження їхніх гепатопанкреаса і нирок. Поріг токсичної дії йонів Cr (III) для тварин-гідробіонтів становить 0,5, а Cr (VI) – 0,05 мг/л [24]. У гідромережі України показники вмісту у воді й у донних відкладах як Cr (III), так і Cr (VI) зростають у напрямку з півночі на південь (пропорційно збільшенню чисельності крупних промислових «хромових» підприємств, які забруднюють її води) і відзначаються плямистим характером розподілу по її теренах. Інтенсивно забруднені йонами хрому водотоки і водойми через їхній депресивний стан загрожують виникненням регресивних сукцесій у популяціях їхнього тваринного населення, зокрема, й у популяціях тих червононогих моллюсків, які є об'єктами даного дослідження [9, 22, 28].

Геногеографічним аналізом розподілу генних частот локусу Es-1 у популяціях витушки *Planorbarius corneus* s. l. нещодавно було доведено, що це не вид, як вважалося дотепер, а надвидовий комплекс, представлений в Україні двома аловидами-вікаріантами, ареали котрих розмежовані неширокою зоною інтрогресивної гібридизації [4, 6, 15, 25].

Мета дослідження: у токсикологічному експерименті з'ясувати особливості впливу різних концентрацій (0,5 ГДК–3 ГДК) іонів Cr (III) водного середовища на показники легеневого і прямого дифузного дихання аловидів *Planorbarius corneus* s. l.

#### Матеріали та методи

Матеріал – 332 екз. *P. corneus* s. l. (див. рисунок), зібраних вручну: з них 178 екз. аловиду «західного» з гідромережі Правобережної України (р. Здвиж, смт Брусилів Житомирської обл.: 50°17'03.0»N, 29°31'00.9»E. Збір 05.08.2020 і р. Тетерів, м. Житомир: 50°14'08.37»N, 28°41'14.16»E. Збір 03.06.2021) і 154 екз. аловиду «східного» з Лівобережної України (р. Псел, с. Токарі Сумської обл.: 50°40'22.35»N, 34°28'14.80»E. Збір 21.07.2021 і р. Ворскла, с. Кириківка тієї ж обл.: 50°21'53.87»N, 35°07'20.19»E. Збір 03.07.2021). Видову приналежність аловидів витушок встановлено за [4, 6, 15].

До лабораторії матеріал транспортовано у малих (5 л) пластмасових відерцях (без води), обгорнутих інтенсивно зволоженою і складеною у 5–6 шарів мішковиною. Постановці токсикологічного дослідження передувала обов'язкова 15-добова аклімация м'якунів до умов лабораторного утримання, здійснена за стандартними правилами [23], а саме: ємність акваріумів – 10 л, щільність посадки піддослідних особин – 4 екз./л, температура води – 20–23 °С, її рН 7,7–8,7, оксигенізація – 8,2–8,9 мг O<sub>2</sub>/дм<sup>3</sup>. Оновлення середовища – через кожні 2 доби. Годівля моллюсків – щодоби водоперицею (*Miriophyllum spicatum* L.) і частухою (*Alisma plantago-aquatica* L.) у рівному ваговому співвідношенні цих кормових компонентів.

Токсикологічний експеримент поставлено за [1]. Як токсикант у ньому застосовано сіль Cr<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub> з маркуванням ч. д. а. у концентраціях 0,5 ГДК, ГДК, 2 ГДК, 3 ГДК (ужито ГДКр = 0,005 мг/дм<sup>3</sup> у перерахунку на йон Cr (III) за експозиції 14 діб).

Особливості легеневого дихання *P. corneus* s. l. оцінювали за кількісними значеннями трьох показників, отриманих застосуванням стандартної методики [20–22] унаслідок цілодобового споглядання за особинами піддослідної та контрольної груп, проведеного протягом 3, 7, 11-ї діб від моменту постановки експерименту. При цьому у попередньо промаркованих особин (нумеруванням їхніх черепашок) підраховували кількість вдихів, здійснюваних ними за добу, а також виявляли тривалість і об'єм кожного з них. За тривалість вдиху приймали час від спливання тварини під плівку поверхневого натягу води і перфорації її за допомогою пневмостому задля забезпечення можливості надходження атмосферного повітря в легенеvu порожнину до моменту повернення моллюска у товщу води. Такі особини негайно використовували і задля визначення у них об'єму вдиху. Для цього гострою, тонкою і досить довгою голкою м'якунам швидко наносили один за одним кілька різких уколів у м'яз ноги, підраховуючи при цьому кількість повітряних пухирців, які виділялися з їхніх легень у відповідь на подразнення. Останні повторювали доти, доки очікувану реакцію більше не спостерігали.

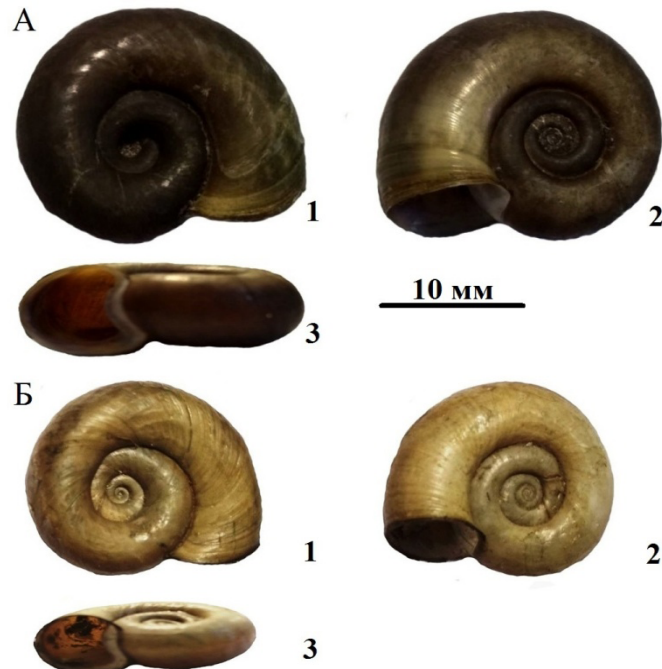
Інтенсивність дифузного дихання встановлювали непрямим методом – визначенням часу, протягом якого м'якуни зберігали життєздатність за безумовної відсутності у них можливості здійснювати легенеve дихання. Дихання блокували, утримуючи м'якунів на дні акваріумів у замкненої форми водонепроникних ємностях, виготовлених із сітчастої капронової делі, з вмонтованими в їхнє дно металевими тягарцями. Утримувані у замкнених ємностях піддослідні особини, вимушено перебуваючи на дні акваріума, дихали виключно розчиненим у воді киснем. Кількісно цей процес оцінювали за тривалістю виживаності піддослідних особин, які не мали можливостей для легеневого дихання.

Про вплив різних концентрацій токсиканта на перебіг поведінкових реакцій у витушок судили за ступенем активності проявів їхньої рухової, кормової, статевої поведінки порівняно з контролем.

Цифрові результати дослідження опрацьовано за допомогою стандартних методів базової варіаційної статистики, представлених у комп'ютерній програмі «Statistica 6.0». У них для кожного з чотирьох досліджуваних показників, окрім середніх значень і похибок до них, наведено відомості, що дають змогу оцінити ступінь мінливості останніх за величинами коефіцієнтів варіації, встановленими за таблицею Стьюдента (для малих сукупностей) порівнянням результатів, виявлених щодо особин дослідної та контрольної груп.

### Результати і їхнє обговорення

Витушки (*Planorbarius*) відзначаються притаманністю їм комбінованого бімодального способу дихання. До другої половини ХХ ст. вважали, що їхні легені



Черепашки аловидів *Planorbarius corneus* s. l.: А – «західний» (р. Тетерів, м. Житомир); Б – «східний» (р. Псел, с. Токарі Сумської обл.); 1 – згори; 2 – знизу; 3 – збоку

гомологічні частині їхньої мантийної порожнини. Проте докладними дослідженнями особливостей іннервації їхніх легень на прикладі витушки рогової *P. corneus* (Linnaeus, 1758) було беззаперечно доведено [30], по-перше, що їхні легені й мантийна порожнина іннервуються від різних гангліїв їхньої центральної нервової системи. По-друге, за дефінітивного органогенезу зачаток легень формується у цих м'якунів шляхом впинання покривів тіла дуже задовго до утворення зачатку їхньої мантийної порожнини. Отже, легені, що забезпечують цим тваринам можливість дихати атмосферним повітрям, є їхнім новонабуттям, котре виникло у них упродовж тривалого еволюційного процесу як пристосування до якісно інших, докорінно нових, незвичних для них умов життя – вимушеного існування у наземно-повітряному середовищі. У подальшому ході еволюції витушки, знов опинившись у водному середовищі, зберегли, однак, й надалі здатність до легеневого способу дихання. Вентилювання ними легень здійснюється завдяки регулярному надходженню повітря через їхній дихальний отвір під час періодичних підйомів цих тварин під плівку поверхневого натягу води. Відбувається це тоді, коли вміст кисню в їхніх легенях знижується до рівня 2,8 % [17, 21], а кількість кисню, отриманого ними у процесі легеневого дихання, становить близько 0,025 мг/год на 1 г сирі маси їхнього тіла [17].

Інший спосіб отримання кисню цими молюсками – пряме поверхнєве дихання. Воно забезпечується дифузним надходженням кисню, розчиненого у воді, через тонкостінні клітинні мембрани епітеліальних покривів тіла, а також чималої за площею поверхні адаптивної зябри. Ефективність цього способу дихання становить для легеневих черевонігих молюсків у середньому 0,03 мг/год на 1 г сирі маси тіла [17]. Отже, ефективність киснезабезпечення витушок за обох притаманних їм способів дихання є майже однаковою.



Сг (III) – екзогенний токсикант, який надходить в організм цих м'якунів із водного середовища переважно осмотичним способом перкутанно [22, 26], а також у вкрай мізерних кількостях – як компонент їхніх кормових об'єктів [12]. Відомо [9, 26], що у всіх Gastropoda (як прісноводних, так і морських) чітко вираженим є ефект матеріальної кумуляції в їхніх тканинах і органах іонів важких металів, у тому числі й іонів Сг (III) [9, 29]. Інтенсивне первинне накопичення його передусім відбувається у гепатопанкреасі цих моллюсків, а вже опісля між різними їхніми органами і тканинами йде поступовий розподіл кумулянта, зумовлений циркуляцією його йонів по судинах і лакунах кровоносної системи вкупі із їхньою гемолімфою. Результати дослідження впливу різних концентрацій іонів Сг (III) водного середовища на легенево і поверхнево дифузне дихання аловидів *P. corneus* s. l. представлені нижче (див. таблицю).

Вплив різних концентрацій Сг (III) на показники легеневого і поверхневого дифузного дихання аловидів *P. corneus* s. l.

Концентрація токсиканта	n	Показники легеневого дихання						Показник дифузного дихання (виживаність (год) без легеневого дихання)	
		Кількість вдихів за добу		Тривалість вдиху, хв		Об'єм вдиху, кількість пухирців		M±m	CV
		M±m	CV	M±m	CV	M±m	CV		
Аловид «західний» (р. Здвиж, смт Брусилів)									
Контроль	23	16,41±1,31		21,75±2,01		19,32±1,23		52,29±2,94	
0,5 ГДК	17	16,70±1,11	89,80	23,27±1,19	93,60	20,01±1,11	90,20	53,24±3,01	91,40
ГДК	14	19,61±1,23	94,50	25,12±1,21	94,80	27,25±1,22	96,80	59,13±5,17	96,50
2 ГДК	17	23,32±1,53	96,40	30,33±1,28	96,00	35,20±1,31	98,40	57,04±4,28	95,60
3 ГДК	20	14,11±1,09	98,00	15,24±1,07	97,80	11,11±1,20	99,80	23,11±3,15	99,90
Аловид «східний» (р. Ворскла, с. Кириківка)									
Контроль	18	14,70±1,11		19,28±2,43		17,31±1,01		40,20±2,22	
0,5 ГДК	16	15,18±1,21	90,40	20,11±1,16	91,20	18,00±1,12	90,80	42,13±1,46	93,80
ГДК	15	17,10±1,32	94,50	23,04±1,53	95,00	22,33±1,29	95,60	45,07±4,13	95,40
2 ГДК	21	19,81±1,50	95,40	24,84±1,11	95,50	26,44±1,41	97,00	55,31±3,02	99,00
3 ГДК	19	8,61±0,13	97,80	9,01±0,91	97,60	8,90±0,92	97,40	17,13±2,07	99,90
Аловид «західний» (р. Тетерів, м. Житомир)									
Контроль	16	15,12±1,09		20,51±1,33		17,14±1,12		56,21±3,05	
0,5 ГДК	18	14,90±1,17	89,80	21,23±1,21	90,80	19,11±1,13	94,00	53,19±1,87	94,40
ГДК	20	18,30±1,20	94,50	23,20±1,29	94,40	25,09±1,19	97,00	59,23±3,13	94,50
2 ГДК	18	20,50±1,07	95,60	28,29±1,19	96,50	32,16±1,28	96,40	61,11±4,05	95,60
3 ГДК	15	12,21±1,13	96,40	13,17±1,11	97,40	10,12±1,17	99,60	21,09±2,79	99,90
Аловид «східний» (р. Псел, с. Токарі)									
Контроль	11	14,19±1,17		18,16±1,89		15,93±1,08		44,91±2,12	
0,5 ГДК	14	14,01±1,12	88,50	18,32±1,19	88,40	18,27±1,17	90,80	45,14±1,51	90,60
ГДК	15	18,12±1,24	95,00	20,10±1,07	94,50	24,20±1,21	97,00	50,08±3,03	95,60
2 ГДК	13	22,13±1,19	96,00	24,15±1,16	96,00	26,13±1,33	96,50	52,22±2,41	96,50
3 ГДК	12	9,27±1,21	97,50	10,14±1,19	97,80	8,30±1,01	97,70	15,09±2,13	99,90

**Примітка:** n – кількість обстежених моллюсків, екз.; M±m – середнє значення показника з похибкою до нього; CV – коефіцієнт варіації, %

Дані таблиці свідчать, що ступінь вірогідності різниці показників як легеневого, так і поверхневого дифузного дихання витушок змінюється у прямій залежності від концентрації вжитого у дослідах токсиканта, статистично вірогідно зростаючи у межах останніх від ГДК до 2 ГДК включно і різко знижуючись за 3 ГДК. Натомість за 0,5 ГДК іонів Cr (III) у середовищі значення усіх показників як легеневого, так і дифузного дихання в обох аловидів відповідали рівню норми або були вкрай наближеними до неї. Це – найвиразніша з ознак найпершої за проявом у часі та найтривалішої за протяжністю її перебігу реакції-відповіді витушок на вплив застосованого щодо них токсиканта – латентної фази, що знаменує собою початок патологічного процесу отруєння у піддослідних м'якунів. Відомо [29], що найяскравіша його вираженість спостерігається зазвичай за застосування щодо піддослідних організмів як токсичного чинника саме отрут локальної дії, до категорії котрих якраз і належать іони важких металів, а отже, й іони Cr (III) [27]. Байдушність піддослідних особин до впливу на них токсичного середовища засвідчувалася також відсутністю відмінностей між ними і тваринами із контрольної групи за рівнями їхньої рухової та кормової активності. Незрозумілими для нас лишилися причини парадоксальної статевої поведінки аловиду «східного» (р. Ворскла, с. Кириківка), щодо котрого відзначено було за постановки токсикологічного дослідження два випадки парування піддослідних особин, які перебували в умовах латентної зони.

Підвищення концентрації токсиканта від рівня 0,5 ГДК до ГДК спровокувало збільшення значень показників обох характерних для витушок способів дихання, але різною мірою. Добова кількість вдихів і тривалість кожного з них за згаданих вище обставин зросли у них в середньому лише в 1,1–1,2 разу, тоді як об'єм вдихів – в 1,3–1,4 разу. Експозиція моллюсків у середовищі, концентрація Cr (III) в якому сягала рівня 2 ГДК, призвела до подальшого піднесення значень перших двох зі згаданих вище показників їхньої легеневої активності в 1,2–1,4, а двох останніх – в 1,2–1,3 разу. Зростання значень показників дифузного дихання відбулось у аловиду «західного» в 1,1, а у аловиду «східного» – в 1,2–1,4 разу. Зауважимо, що інтенсифікація як легеневого, так і поверхневого дифузного дихання у межах концентрацій токсиканта ГДК–2 ГДК здійснювалася на фоні активації рухової і кормової поведінок піддослідних об'єктів. Отже, ГДК–2 ГДК Cr (III) – це той діапазон концентрацій токсиканта, у межах якого в піддослідних витушок виразно проявляється наступний за латентною фазою черговий етап перебігу у них патологічного процесу отруєння – фаза стимуляції. У цій фазі максимально можливе піднесення м'якунами рівня фізіологічної активності давало їм зберегти протягом її тривалості 100 %-ву виживаність завдяки підтриманню ними достатнього для цього рівня життєспроможності. Піднесення концентрації Cr (III) у середовищі перебування витушок до рівня 3 ГДК викликало розвиток у них гострого отруєння. Воно проявлялося стрімким перебігом однієї за одною завершальних фаз патологічного процесу – найтривалішої з них депресивної та значно швидкоплинніших двох останніх – сублетальної і летальної. Протягом першої з них у піддослідних особин спостерігалось прогресуюче зі зростанням тривалості експозиції скорочення (порівняно з контролем) значень показників обох властивих їм способів дихання: добової кількості вдихів – в 1,2, тривалості й об'єму останніх – в 1,4–2 і в 1,4 разу відповідно. А виживаність особин, позбавлених можливості здійснювати легеневе дихання, зменшувалась у 2,3–2,7 разу. На сублетальній фазі відбувалося часткове відмирання піддослідних м'якунів, а летальна фаза позначилася 100 %-ю загибеллю особин від асфіксії, зумовленої руйнацією їхнього респіраторного епітелію – як легеневого, так і покривного.

Порівняння «західного» і «східного» аловидів за абсолютними значеннями показників їхнього легеневого і прямого поверхневого дихання, а також за відповідними їм величинами коефіцієнтів варіації щодо кожної з використаних у досліджах концентрацій  $St$  (III) свідчать, що аловид «східний» є чутливішим до впливу на нього йонів цього токсиканта, ніж аловид «західний». Однією з можливих причин такої відмінності між ними є різниця у звичних для кожного з них умовах існування. Сучасні ареали цих аловидів-вікаріантів просторово розмежовані між собою відносно неширокою (близько 100 км) зоною інтрогресивної гібридизації [4, 5]. Аловид «західний» розселений наразі у гідромережі центральних і західних регіонів Правобережної України, а ареал аловиду «східного» займає північно-східні та східні терени її Лівобережжя, а також увесь крайній південь Степової природно-географічної зони України. Ми схилиємося до думки тих дослідників, які припускають, що одним із найвагоміших чинників, які визначають сучасні межі ареалів кожного з аловидів витушок, є передусім ступінь посушливості клімату в межах займаних наразі ними ареалів [6]. Адже у межах ареалу аловиду «західного» кількість посушливих діб на рік зазвичай не перевищує 1 %, тоді як на півночі ареалу аловиду «східного» цей показник становить 1–10 %, а на південніших, отже, й на найпосушливіших його ділянках він нерідко перевищує 10 %-ве його значення [16].

Місцеположенням в Україні сучасних екологічних ніш усіх легеневих *Gastropoda*, у тому числі й обох аловидів *Planorbarius corneus* s. l., зумовлюється рівень доступності для них кисню, необхідного для забезпечення їхніх дихальних потреб – основи збереження життєздатності особин. Відомо [16], що тип дихання й інтенсивність метаболізму в усіх пойкилотермних тварин пов'язані між собою прямою корелятивною залежністю. Споживання кисню витушками виявилось прямо пропорційним масі їхнього тіла і було трохи вищим у аловиду «західного», однак інтенсивність метаболізму аловиду «східного» перевищувала таку аловиду «західного».

Піднесення рівня глобального потепління і зумовлені цим кліматичні зрушення в Україні неодмінно мають відбитися на значеннях природних умов, які характеризують біологічні ніші витушок, а отже, й на загальних розмірах і особливостях конфігурації їхніх ареалів. Моделюванням останніх станом на 2050 рік прогнозовано [5], що вже у найближчому майбутньому можна очікувати суттєвого скорочення і фрагментування їхніх площ (особливо аловиду «західного»), зумовлених статистично вірогідними зрушеннями значень принаймні десяти кліматичних чинників, властивих їхнім екологічним нішам. Очікується також зменшення площі зон інтрогресивної гібридизації, зумовлене обмеженням можливостей життєздатності обох аловидів, викликаним передбачуваним подальшим пригніченням інтенсивності дихальної функції цих м'якунів.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Алексеев В. А. Основные принципы сравнительно-токсикологического эксперимента // Гидробиол. журнал. 1981. Т. 17. № 3. С. 92–100.
2. Афанасьев С. А., Гродзинский М. Д. Методика оценки экологических рисков, возникающих при воздействии источников загрязнения на водные объекты. К.: АйБи, 2004. 60 с.
3. Брагинский Л. П. Принципы классификации и некоторые механизмы структурно-функциональных перестроек пресноводных экосистем в условиях антропогенного пресса // Гидробиол. журнал. 1988. Т. 34. № 6. С. 72–94.
4. Гарбар А. В., Гарбар Д. А. Геноекогеографический подход к систематике моллюсков на примере алловидового комплекса *Planorbarius corneus* s. l. // Еколого-функціональні

- та фауністичні дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2006. С. 57–59.
5. Гарбар О. В., Бабич Ю. В., Стадниченко А. П., Гарбар Д. А. Біокліматичні особливості екологічних ніш та моделювання динаміки ареалів аловидів *Planorbarius corneus* в умовах змін клімату // Біологічні дослідження – 2020. Житомир: О.О. Свенюк, 2020. С. 150–153.
  6. Гарбар Д. А. Діагностичне значення конхіологічних ознак моллюсків роду *Planorbarius* (Bulinidae, Gastropoda, Pulmonata) // Вісн. ЖДПУ. 2003. № 11. С. 238–240.
  7. Гірій В. А., Колісник І. А., Косовець О. О., Кузнєцова Т. О. Динаміка якості поверхневих вод України на початку XXI століття // Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія. 2011. Т. 4. № 25. С. 129–136.
  8. Гусева Т. В., Молчанова Я. П., Заїца Э. А. и др. Гидрохимические показатели состояния окружающей среды. М.: Эколайн, 2000. 127 с.
  9. Дерягин В. В., Назаренко В. В., Девятова Е. Р. Аккумуляция тяжелых металлов как отклик на критические уровни техногенного загрязнения водоемов Южного Урала // Самарск. научн. вестн. 2019. Т. 38. № 3. С. 31–38.
  10. Жукинський В. Н., Оксюк О. П., Олейник Г. Н., Кошелева С. И. Принципы и опыт построения экологической классификации качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журнал. 1981. Т. 11. № 2. С. 38–49.
  11. Киричук Г. Е. Особенности накопления ионов тяжелых металлов в организме пресноводных моллюсков // Гидробиол. журнал. 2006. Т. 42. № 4. С. 89–110.
  12. Киричук Г. С. Фізіолого-біохімічні механізми адаптації прісноводних моллюсків до змін біотичних та абіотичних чинників водного середовища: автореф. дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.17. К., 2011. 45 с.
  13. Линник П. Н. Тяжелые металлы в поверхностных водах Украины: содержание и формы миграции // Гидробиол. журнал. 1999а. Т. 35. № 1. С. 22–42.
  14. Линник П. Н. Донные отложения водоемов как потенциальный источник вторичного загрязнения водной среды соединениями тяжелых металлов // Гидробиол. журнал. 1999б. Т. 35. № 2. С. 97–100.
  15. Межжерин С. В., Гарбар Д. А., Гарбар А. В. Систематическая структура комплекса *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758) s. lato: анализ аллозимных маркеров и морфометрических признаков // Вестн. зоологии. 2005. Т. 39. № 6. С. 11–17.
  16. Природа Украинской ССР. Климат / под. ред. К. Т. Логвинова. К.: Наук. думка, 1984. С. 113–145.
  17. Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1966. 766 с.
  18. Романенко В. Д. Основи гідроекології. К.: Обереги, 2001. 728 с.
  19. Стадниченко А. П., Иваненко Л. Д., Гузенко О. В. и др. Влияние совместного воздействия трематодной инвазии, температуры среды и азотнокислого свинца на легочное и кожное дыхание прудовика (Pulmonata: Lymnaeidae) // Паразитология. 1996. Т. 30. № 6. С. 515–519.
  20. Стадниченко А. П., Слостенко Н. Н., Безгодов А. М. и др. Влияние трематодной инвазии на некоторые особенности дыхания пресноводных легочных моллюсков // Деп. в УкрНИИТИ. К., 1992. № 582-Ук 90. 17 с.
  21. Стадниченко А. П., Слостенко Н. Н., Гузенко О. В. и др. Влияние трематодной инвазии и азотнокислого свинца на легочное и кожное дыхание *Lymnaea stagnalis* (Mollusca, Lymnaeidae) // Паразитология. 1996. Т. 30. № 1. С. 76–80.

22. Стадниченко А. П., Уваєва О. І., Киричук Г. Є. Симптоматика отруєння ставковиків (Mollusca, Gastropoda, Lymnaeidae) хром сульфатом водного середовища // Вісн. ОНУ. Біологія. 2021. Т. 26. № 1(48). С. 89–101.
23. Хлебович В. В. Акклимация водных организмов. Л.: Наука, 1981. 136 с.
24. Янович Д. О., Швець Т. М. Хром у гідроекосистемах та його вплив на біоту водойм // Гидробиол. журнал. 2017. Т. 53. № 2. С. 70–87.
25. Babych Yu., Uvayeva O., Stadnychenko A. Food preferences of the great ramshorn *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758) allospecies (Mollusca: Gastropoda: Planorbidae) from the Ukrainian river system // Folia Malacologica. 2021. Vol. 29. N 4. P. 204–211.
26. Conti M., Cecchetti G. A biomonitoring study: trace metals in algae and molluscs from Tyrrhenian coastal areas // Environ. Res. 2003. Vol. 93. P. 99–112.
27. Dudnik I. V., Evtushenko M. Yu. Hydrobiotoxicology: principal theoretical theses and their application. Kyiv: Ukrphytosociological centre. 2018. 297 p.
28. Janowicz L. M., Stadnychenko A. P. Symptomy zatrucia *Planorbarius corneus* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) chrom (III)-sulfatem srodowiska wodnego // Biology and ecology. 2018. Vol. 4. N 2. P. 100–105.
29. Oros A., Gomoiu M.-T. Comparative data on the accumulation of five heavy metals (cadmium, chromium, copper, nickel, lead) in some marine species (mollusks, fish) from the Romanian sector of the Black Sea // Cercetari Marine. 2010. Vol. 39. P. 89–108.
30. Régondaud I. Development de la covité pulmonaire et de la covité palleale chez *Lymnaea stagnalis* // C. r. Acad. Scé. 1961. Vol. 252. P. 173–181.
31. Sladeček V. System of water quality from biological point of view // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol. 1973. H. 7. 218 p.

Стаття надійшла до редакції 28.09.21

доопрацьована 24.12.21

прийнята до друку 30.12.21

**EFFECT OF CR (III) IONS ON RESPIRATION PARAMETERS  
OF THE ALLOSPECIES OF *PLANORBARIUS CORNEUS* S. L.  
(MOLLUSCA, GASTROPODA, PLANORBIDAE)  
OF THE HYDROLOGICAL NETWORK OF UKRAINE**

**Yu. Babych<sup>1</sup>, A. Stadnychenko<sup>1</sup>, O. Uvayeva<sup>2\*</sup>**

<sup>1</sup>*Zhytomyr Ivan Franko State University  
40, Velyka Berdychivska St., Zhytomyr 10002 Ukraine*

<sup>2</sup>*Zhytomyr Polytechnic State University  
103, Chudnivska St., Zhytomyr 10005, Ukraine*

*\*e-mail: bio-2016@ukr.net*

The peculiarities of the influence of Cr (III) ions within the concentrations of 0.5 MPC to 3 MPC were studied on the indicators of pulmonary and direct diffuse respiration in snails of the “western” and “eastern” genetic vicariant allospecies of *Planorbarius corneus* s. lato in the hydrological network of Ukraine. These molluscs, like all Pulmonata, have a bimodal respiration pattern. Oxygen is obtained by pulmonary respiration from the air, and by direct diffuse (surface) respiration from the water. Pulmonary respiration is performed with true lungs in both allospecies, while diffuse respiration is caused by the inflow of oxy-

gen through the thin-walled cell membranes of the epithelial surfaces of their bodies into the cells of neighboring tissues.

To *P. corneus* s. l., Cr (III) ions are an exogenous toxicant of localized action with high cumulative properties. The presence of snails of both “western” and “eastern” allospecies in a contaminated Cr (III) medium was associated with the primary accumulation of this microelement in their hepatopancreas, followed by redistribution of the cumulant between other tissues and organs of the molluscs poisoned due to the circulation of their liquid internal environment, the haemolymph.

At 0.5 MPC of Cr (III) in the environment containing the specimens of both allospecies, the parameters of their pulmonary and diffuse percutaneous respiration were in the range of normal values. That was the latent phase, the longest of all phases of the pathological process of poisoning. The increase in the concentration of Cr (III) to the level of MPC, and then to 2 MPC was accompanied by an increase in the respiratory activity of molluscs in response to the concentrations of involved toxicants, which corresponded to the phase of stimulation of the poisoning process. At 3 MPC Cr (III), there was a sharp drop in the values of all studied parameters of both respiratory modes in the experimental animals to a level lower than the values obtained for the control group. The values of studied parameters of both pulmonary and diffuse respiration were significantly lower for the snails of the “eastern” allospecies than for those for “western” allospecies at all used Cr (III) concentrations. This indicates a greater sensitivity and lesser tolerance of snails of the “eastern” allospecies to the action of the toxic factor under discussion.

*Keywords:* allospecies of *P. corneus* s. l., Cr (III) ions, pulmonary and diffuse respiration

## ВПЛИВ РІЗНИХ ТЕХНОЛОГІЙ ВИРОЩУВАННЯ НА ЧИСЕЛЬНІСТЬ ОСНОВНИХ ЕКОЛОГО-ТРОФІЧНИХ ГРУП МІКРОМІЦЕТІВ ҐРУНТУ

І. Безноско<sup>1</sup>, Т. Горган<sup>1</sup>, І. Мосійчук<sup>1</sup>, О. Буняк<sup>2</sup>, Ю. Терновий<sup>3</sup>

<https://orcid.org/0000-0002-2217-5165>

<https://orcid.org/0000-0001-8980-7895>

<https://orcid.org/0000-0003-4979-9645>

<https://orcid.org/0000-0003-3830-2912>

<sup>1</sup>*Інститут агроєкології і природокористування НААН  
вул. Метрологічна, 12, Київ 03143, Україна*

<sup>2</sup>*Носівська селекційно дослідна станція Миронівського інституту пшениці  
імені В.М. Ремесла НААН*

*вул. Миру, 1, с. Дослідне, Носівський р-н, Чернігівська обл. 17131, Україна*

<sup>3</sup>*Скви́рська дослідна станція органічного виробництва Інституту агроєкології  
і природокористування НААН*

*вул. Селекційна, Сквир, Київська обл. 09000, Україна*

*e-mail: beznoskoirina@gmail.com*

Упродовж 2021 р. на базі стаціонарних і тимчасових польових дослідів, які розташовані у Сквирській дослідній станції органічного виробництва (Київська обл.), Носівській селекційній дослідній станції (Чернігівська обл.), Інституті овочівництва і баштанництва (Харківська обл.) та у приватному господарстві органічного виробництва ФОП Шанойло Т.В. (Чернігівська обл.) досліджено чисельність мікроміцетів ґрунту під різними сільськогосподарськими культурами: пшениці озимої, вівса, жита, ячменю ярого та цибулі ріпчастої. Дослідження проводили за різними технологіями вирощування: традиційна, органічна та змішана.

Погодні умови упродовж вегетаційного періоду досліджень відрізнялися за агрометеорологічними показниками. Характерною ознакою була контрастність перепадів температур повітря та нерівномірність розподілу опадів, що впливало на склад мікобіоценозу ґрунту. Вегетаційний період 2021 р. у Київській обл. характеризувався як достатньо зволожений (ГТК 1,7), а у Чернігівській і Харківській обл. переважала посуха (ГТК 0,6). Неприятливі погодні умови (такі як посуха та перезволоження ґрунту) сприяли зміні чисельності мікобіому досліджуваних ґрунтів.

Показано, що технології вирощування залежно від системи удобрення та захисту посівів впливають на формування ґрунтового мікобіому. Дослідні ділянки, для яких характерний чорнозем типовий, є більш стійкою і врівноваженою структурою мікобіоценозу ґрунту, ніж малородючі дерново-підзолисті ґрунти, де чисельність основних еколого-трофічних груп мікроміцетів під посівом різних сільськогосподарських культур була майже удвічі нижчою.

Встановлено, що кожен сорт досліджуваних рослин має специфічний мікобіом ризосфери, залежний від наявного гуртового угруповання. Визначено, що чисельність основних еколого-трофічних груп, які населяють ризосферу різних сільськогосподарських культур, перебуває в залежності від фази розвитку рослини, ґрунтово-кліматичних умов, типу ґрунту, системи удобрення культур і технології її вирощування.

*Ключові слова:* мікобіота ґрунту, сільськогосподарські культури, чисельність, технології вирощування

В умовах сучасного аграрного виробництва збереження ефективної родючості ґрунту з одночасним підвищенням екологічної стійкості й продуктивності агроценозів є важливим завданням, що зумовлене функціонуванням мікробіоти ґрунту [7, 21]. В агроекосистемах мікробіота виступає одним із факторів ґрунтотворного процесу. Родючість ґрунтів тісно пов'язана з діяльністю ґрунтових мікроорганізмів, адже мікробіота активно функціонує та формує верхній ґрунтовий горизонт, в якому зосереджений найбільший запас органічних форм поживних елементів [10]. У працях українських науковців К.І. Андрук і О.В. Валагурової викладено теоретичні основи формування структури та функціонування мікробних ценозів ґрунту [1, 19]. Ґрунтова мікробіота є одним із найважливіших чинників, що визначає процеси формування та біологічні властивості ґрунту, і водночас є складною мікробіологічною системою. За даними В.П. Патики [17], вміст мікроорганізмів в 1 г ґрунту становить мільярди клітин. А от на думку J. A. Aislabie та J. Deslippe, різноманітність ґрунтової мікрофлори така, що в 1 г ґрунту міститься близько 4000 видів мікроорганізмів [14]. Мікробні угруповання значною мірою визначають родючість ґрунту, а також ріст і розвиток сільськогосподарських рослин, беручи участь у таких важливих процесах, як трансформування рослинних решток і формування гумусу, забезпечення рослинного організму поживними речовинами та колообіг біогенних елементів [22]. Найнебезпечніші захворювання сільськогосподарських рослин пов'язані саме зі змінами ґрунтової мікробіоти, на яку впливають не лише технології вирощування, ґрунтово-кліматичні умови, а й кореневі виділення рослин. Ґрунтова мікрофлора – облігатний компонент будь-якого біоценозу, де між рослинами і мікроорганізмами виникають взаємодії: обмін метаболітами, їхня трансформація [2, 3]. Структура рослинного мікробіому визначається біотичними та абіотичними факторами, а також мікробіота ризосфери відрізняється високою специфічністю, навіть між різними сортами одного і того ж виду рослини [5, 7]. Кожен вид рослини має специфічний мікробіом ризосфери, залежний від наявного ґрунтового угруповання. Нестачу елементів живлення у ґрунті людина традиційно намагається скоригувати за рахунок застосування різних добрив, що спричиняє більший рівень антропогенного навантаження на ґрунти, погіршуючи їхні агрохімічні та біологічні характеристики [11]. Так, під впливом хімічних і біологічних добрив суттєво змінюється біорізноманіття та структура основних фізіологічних груп мікроорганізмів, що сприяє погіршенню мікробіологічних процесів у ґрунті [15, 23]. Провідним напрямом розвитку землеробства, спрямованим на збереження природного потенціалу ґрунтів, є його екологізація. Однією з основних умов екологізації землеробства є раціональне застосування добрив у сівозміні зі збереженням біорізноманіття ґрунтової мікробіоти та її фізіологічних властивостей. Тому метою нашого дослідження було визначити чисельність мікроорганізмів окремих еколого-трофічних груп ризосферного ґрунту сільськогосподарських рослин з використанням різних систем удобрення.

#### **Матеріали та методи**

Досліджено чисельність мікроміцетів ґрунту під різними сільськогосподарськими культурами: пшениці озимої трьох сортів (Подольянка, Княжна, Ювівата), вівса двох сортів (Світанок, Тембр), жита трьох сортів (Синтетик, Дозор, Боротьба), ячменю ярого двох сортів (Себастьян, Геліос) та чотирьох сортів цибулі ріпчастої (Мавка, Любчик, Ткаченківська й Амфора). Дослідження проводили упродовж 2021 р. на базі стаціонарних і тимчасових польових дослідів, які розташовані у Сквирській дослідній станції органічного виробництва (Київська обл.), Носівській селекційно-дослідній станції (Чернігівська обл.), Інституті овочівництва і баштанництва (Харківська обл.) та на приватному господарстві органічного



виробництва ФОП Шанойло Т.В. (Чернігівська обл.). Згідно з ДСТУ 7847:2015 [12, 13], зразки ґрунту відбирали у трьох фазах онтогенезу – для зернових: кущення, цвітіння, дозрівання; для цибулі ріпчастої: трьох справжніх листків, формування цибулин, полягання пера.

Погодні умови упродовж вегетаційного періоду досліджень відрізнялися за агрометеорологічними показниками. Характерною ознакою була контрастність перепадів температур повітря та нерівномірність розподілу опадів, що впливало на склад мікробіоценозу ґрунту. Для характеристики гідротермічних умов територій розраховували гідротермічний коефіцієнт Г. Селянинова (ГТК) за формулою:

$$\text{ГТК} = R \times 10 / \sum T > 10$$

де  $R$  – сумарна кількість опадів за відповідний період, мм;  $\sum T > 10$  – сума температур повітря понад  $10^\circ\text{C}$  за той самий період,  $^\circ\text{C}$ .

Для вивчення впливу погодних умов на чисельність мікобіому ґрунту під різними сільськогосподарськими культурами використано дані обласних метеостанцій (Київської, Чернігівської, Харківської обл.) (табл. 1).

Таблиця 1

Характеристика погодних умов дослідних станцій  
за гідротермічним коефіцієнтом протягом вегетаційного періоду

Установа	Область	Тип ґрунту	Коефіцієнт ГТК			
			Квітень	Травень	Червень	Липень
Сквирська дослідна станція органічного виробництва НААН	Київська	Чорнозем глибокий малогумусний слабовилугований середньосуглинковий	1,7	1,8	0,9	0,8
Носівська селекційна дослідна станція	Чернігівська	Чорнозем глибокий малогумусний вилугований	0,6	0,8	1,3	0,6
Приватне господарство органічного виробництва ФОП Шанойло Т.В.	Чернігівська	Дерново-середньо і слабопідзолисті супіщані і суглинкові ґрунти	0,5	0,6	0,9	0,5
Інститут овочівництва і баштанництва НААН	Харківська	Чорнозем середньопотужний і малопотужний вилугований, середньосуглинковий	0,1	1,5	0,2	0,3

**Примітка:** ГТК  $\geq 1$  – достатнє зволоження; ГТК 0,8–1,0 – помірне зволоження; ГТК 0,6–0,7 – недостатнє зволоження

За результатами підрахунку ГТК, що представлений в табл. 1, можна зробити висновки, що вегетаційний період 2021 р. у Київській обл. характеризувався як достатньо зволожений у квітні–травні, де ГТК становило 1,7–1,8; у Чернігівській і Харківській обл. переважала посуха, але у червні в Чернігівській обл. ГТК становило 0,9–1,3, а в Харківській обл. у травні – 1,5. Несприятливі погодні умови (такі як перезволоження) сприяли збільшенню чисельності мікроміцетів ґрунту.

Протягом вегетаційного періоду було використано різні системи удобрення під різними сільськогосподарськими культурами на базі стаціонарних і тимчасових польових дослідів (табл. 2).

За даними табл. 2, показано різні системи удобрення і захисту посівів пшениці озимої, жита, вівса, ячменю та цибулі ріпчастої, де використовували органічну, традиційну

Таблиця 2

Технології вирощування та системи удобрення під різними сільськогосподарськими культурами на базі стаціонарних і тимчасових польових дослідів

Установа	Культура	Технологія вирощування	Препарати
Сквирська дослідна станція органічного виробництва НААН	Пшениця озима	Традиційна	<b>Обприскування:</b> Вітавакс 200 ФФ, ТН (фунгіцид) – 3,0 л/т; Гранстар Голд 75 (ФМС) (гербіцид) – 25 г/га Без внесення добрив
	Пшениця озима	Органічна	
Носівська селекційна дослідна станція	Ячмінь ярий	Традиційна	<b>Обприскування:</b> Вітавакс 200 ФФ, ТН (фунгіцид) – 3,0 л/т Гранстар Голд 75 (ФМС) (гербіцид) – 25 г/га Аканто Плюс, КС (фунгіцид) – 0,75 л/га Без внесення добрив
	Пшениця озима	Змішана	
	Жито озиме	Змішана	
Приватне господарство органічного виробництва ФОП Шанойло Т.В.	Пшениця озима	Органічна	<b>Протруювання насіння:</b> Ламардор (фунгіцид) – 0,6 л/га; Імісид (інсектицид) – 0,5 л/т; Лідер Пульс (регулятор росту) – 0,05 л/т; Новатор листок (органомінеральне добриво) – 1 л/т <b>Посів:</b> Нітроамофоска – 100 кг/га; <b>Обприскування:</b> Таліус (фунгіцид) – 0,2 л/га; Еллай супер (гербіцид) – 20 г/га <b>Підживлення:</b> КАС – 100 л/га, вапнякова селітра – 100 кг/га <b>Обприскування:</b> Лідер Пульс (регулятор росту) – 0,1 л/га; Новатор грунт – 15 л/га; Новатор листок – 1 л/га; <b>Підживлення:</b> вапнякова селітра – 100 кг/га <b>Обприскування:</b> Паллас (гербіцид) – 0,25 л/га; Пойнтер (гербіцид) – 20 г/га; Тренд (прилипач) – 0,3 л/га <b>Обприскування:</b> Канонір Дуо (інсектицид) – 0,1 л/га; Новатор листок (органомінеральне добриво) – 1 л/га; Нітроамофоска – 100 кг/га; Вапнякова селітра – 150 кг/га <b>Обприскування:</b> Пойнтер (гербіцид) – 20 г/га; Тренд – 300 мл/га; Карбамід – 15 кг/га <b>Обприскування:</b> Імпакт (фунгіцид) 500 – 0,25 л/га; Канонір Дуо (інсектицид) – 0,1 л/га <b>Протруювання насіння:</b> Фавіприд Ектив – 0,5 л/т; Вінцит форте – 1,2 л/т; Лідер Пульс – 0,1 л/т <b>Підживлення:</b> Нітроамофоска 100 кг/га; Вапнякова селітра – 100кг/га <b>Обприскування:</b> Квелекс (гербіцид) – 0,6 л/га; Лідер Пульс (регулятор росту) – 0,05 л/га; Новатор листок – 1 л/га; Новатор мідь – 1 л/га; Тренд – 200 мл/га; Карбамід- 15 кг/га <b>Підживлення:</b> Карбамід – 100 кг/га <b>Обприскування:</b> Імпакт 500 (фунгіцид) – 0,25 л/га; Канонір Дуо (інсектицид) – 0,1 л/га; Новатор листок – 1 л/га; Новатор мідь – 0,5 л/га; Карбамід – 8 кг/га
	Жито озиме		
Інститут овочівництва і баштанництва НААН	Пшениця озима	Органічна	<b>Обприскування:</b> Триходермін-біо (біологічний фунгіцид) – 5 л/га; Гумінове добриво – 1,5 л/га
	Овес		
Інститут овочівництва і баштанництва НААН	Цибуля ріпчаста	Традиційна	<b>Гербіцид:</b> Стомп або Лірон (2,4 – 5,0 л/га) до сходів цибулі <b>Протруювання насіння:</b> Круїзер 10 мл/кг <b>Обприскування:</b> проти ураження цибулі ріпчастої пероноспорозом посіви обробляють 0,1–0,2%-ним Ридомілом, 0,4%-ним Хлорокисом міді, 0,3%-ним Альетом і Акробатом. Для захисту цибулі від цибулевої мухи, цибулевої листоблішки (друга половина квітня – травень) Актелік (0,2%-ний) або Волатон (0,2–0,3%-ний). <b>Підживлення:</b> восени Нітроамофоска N70P70K70, навесні фертигація три підкормки аміачною селітрою або Карбамід N 30
	Цибуля ріпчаста		

та змішану технології вирощування. Органічна технологія характеризувалася двома системами удобрення і захисту: перша – внесенням гумінового добрива і триходерміну (приватне господарство органічного виробництва ФОП Шанойло Т.В.), друга – без внесення препаратів, тільки полив водою (Сквирська дослідна станція органічного виробництва НААН). За традиційною технологією вносили тільки хімічні препарати: Сквирська дослідна станція органічного виробництва під зернові культури та Інститут овочівництва і баштанництва НААН під цибулю ріпчасту. Змішану технологію вирощування, де застосовували як хімічні препарати, так і препарати біологічного походження, спостерігали у Носівській селекційній дослідній станції.

Лабораторні дослідження проводили в лабораторії біоконтролю агроєкосистем і органічного виробництва Інституту агроєкології і природокористування. Чисельність мікроорганізмів основних еколого-трофічних груп визначали методом висівання ґрунтової суспензії на стандартні поживні середовища [4, 9]: для визначення чисельності амілолітичних ґрунтових мікроорганізмів використовували крохмало-аміачний агар (КАА); оліготрофних – голодний агар (ГА); педотрофних мікроорганізмів – ґрунтовий агар (ПА); гуматрозкладаючих – гуматне середовище (ГС); целюлозолітичних – середовище Гетчинсона і Клейтона та для визначення чисельності патогенних мікробіотів використовували картопляно-глюкозний агар (КГА).

Для визначення у пробі ґрунту чисельності амілолітичних, оліготрофних, педотрофних, гуматрозкладаючих і патогенних мікробіотів застосовується метод глибинного посіву. Ґрунтову суспензію 1 см<sup>3</sup>, певного розведення стерильною піпеткою переносили у чашку Петрі, заливали розплавленим і охолодженим до 45–50 °С поживним середовищем і обережно змішували круговими рухами. Посів целюлозолітичних мікроорганізмів проводили таким чином: з кожного розведення ґрунтової суспензії окремою стерильною піпеткою брали по 1 см<sup>3</sup> і переносили до рідкого середовища. Кількість паралельно засіяних пробірок певного розведення було не менше 3. Для дослідження використовували розведення 10<sup>-4</sup>, 10<sup>-5</sup>, 10<sup>-6</sup>. Засіяні пробірки інкубували у термостаті при 28 °С протягом 3–4 тижнів.

Для контрольної та дослідної вибірок обчислювали середньоарифметичне значення та середньоквадратичне відхилення, за якими обчислювали для кожної вибірки коефіцієнт варіації С:

$$C = \frac{\delta}{X_{\text{ср}}} * 100$$

де: – середньоквадратичне відхилення; X<sub>ср</sub> – середньоарифметичне значення.

При значенні коефіцієнта варіації для кожної із вибірок менше чи на рівні 15 % результат вважають статистично значущим. Під час підрахунку колоній вибирали те розведення, при якому їхня кількість не перебільшувала 50–150.

Кількість колоній, які вирости, підраховували за допомогою автоматичного лічильника SCAN4000 (Interscience, France). При більшій кількості колоній і їхнього рівномірного розташування дно чашки Петрі умовно ділили на 4 або більше однакових секторів, рахували кількість колоній у двох-трьох секторах, знаходили середнє арифметичне число колоній і множили на загальну кількість секторів на одній чашці.

Чисельність мікроорганізмів у розрахунку на 1 г сухого ґрунту (X) в КУО обчислювали за формулою [8].

$$X = \frac{a \times b \times 10^n}{V}$$

де:  $X$  – кількість клітин в 1 г сухого ґрунту;  $a$  – середня кількість підрахованих колоній, од.;  $b$  – коефіцієнт вологості, розрахований згідно з ДСТУ ISO 11465-2001;  $10^n$  – коефіцієнт розведення;  $V$  – об'єм суспензії, який взяли для посіву, см<sup>3</sup>.

Чисельність целюлозолітичних мікроорганізмів визначали шляхом розрахунку найбільш вірогідної кількості (НБК) клітин в одиниці об'єму вихідного субстрату за таблицею Мак-Креді. Чисельність целюлозолітичних мікроорганізмів у розрахунку на 1 г сухого ґрунту ( $X$ ) в КУО обчислювали за формулою:

$$X = \text{НБК} \times b$$

де:  $X$  – кількість клітин в 1 г сухого ґрунту; НБК – найбільш вірогідна кількість клітин мікроорганізмів в 1 г субстрату, од.;  $b$  – коефіцієнт вологості, розрахований.

Результат виражали у колонієутворюючих одиницях (КУО) в 1 г досліджуваної проби ґрунту.

Ізоляти мікроскопічних грибів до роду та виду було ідентифіковано на біологічному мікроскопі DN-200D. Ідентифікацію фітопатогенних грибів проводили за допомогою визначників [6, 16, 18, 24]. Латинські назви грибів узгоджуються з Fungal Databases Nomenclature and Species Banks (URL-адреса: <https://www.mycobank.org>).

Статистичну обробку експериментальних даних проводили з використанням однофакторного дисперсійного аналізу ANOVA.

#### **Результати і їхнє обговорення**

У період онтогенезу різних сільськогосподарських культур – пшениці озимої, вівса та жита на полях Носівської селекційної дослідної станції (Чернігівська обл.) за змішаної технології вирощування спостерігали збільшення чисельності усіх еколого-трофічних груп у фазу цвітіння, де гідротермічний коефіцієнт був 1,3, що свідчить про високе вологозабезпечення. У фазі дозрівання чисельність мікроміцетів майже не зростає, де гідротермічний коефіцієнт становить 0,5, що свідчить про посуху (рис. 1).

На усіх фазах онтогенезу в ризосфері пшениці озимої, вівса та жита найбільшою чисельністю характеризувалися педотрофні групи мікроміцетів, що становили від 14 до 19 млн КУО/г ґрунту. Це свідчить, що ґрунт містить достатню кількість органічної речовини. Найбільше педотрофних мікроміцетів містив ґрунт під пшеницею озимою, де їхня кількість сягала 19 млн КУО/г ґрунту і найменше під посівом жита – 10 млн КУО/г ґрунту. Це дає підстави вважати, що на кількісний склад мікроорганізмів впливають метаболіти сільськогосподарських культур. Поряд із тим, протягом вегетаційного періоду помітно зростали целюлозолітична група мікроміцетів, що становила від 0,2 до 1,9 млн КУО/г ґрунту. Це свідчить про наявність целюлозоруйнівних мікроорганізмів, здатних інтенсивніше розкласти целюлозу.

Найбільшою кількістю целюлозолітичних мікроміцетів характеризувався ризосферний ґрунт під посівом жита, що становив 1,9 млн КУО/г ґрунту, найменшою – ґрунт під посівом вівса – 1,1 КУО/г ґрунту. Патогенні мікроміцети в ризосферному ґрунті сільськогосподарських культур збільшувалися в напрямі овес-пшениця-жито, де їхня кількість коливалася від 6,2 до 8 млн КУО/г ґрунту. Також виявлено незначну чисельність амілолітичних груп. Під посівом жита їхня кількість була найвищою і становила 3,8 млн КУО/г ґрунту, що свідчить про наявність у середовищі легкогідролізованих органічних речовин. Отже, чисельність основних еколого-трофічних груп мікроміцетів під посівом різних сільськогосподарських культур істотно різнилася. Найбільшою чисельністю амілолітичних, целюлозолітичних і патогенних мікроміцетів характеризувався ґрунт під посівом жита, а найбільшою кількістю педотрофних мікроміцетів – ґрунт під посівом пшениці озимої.

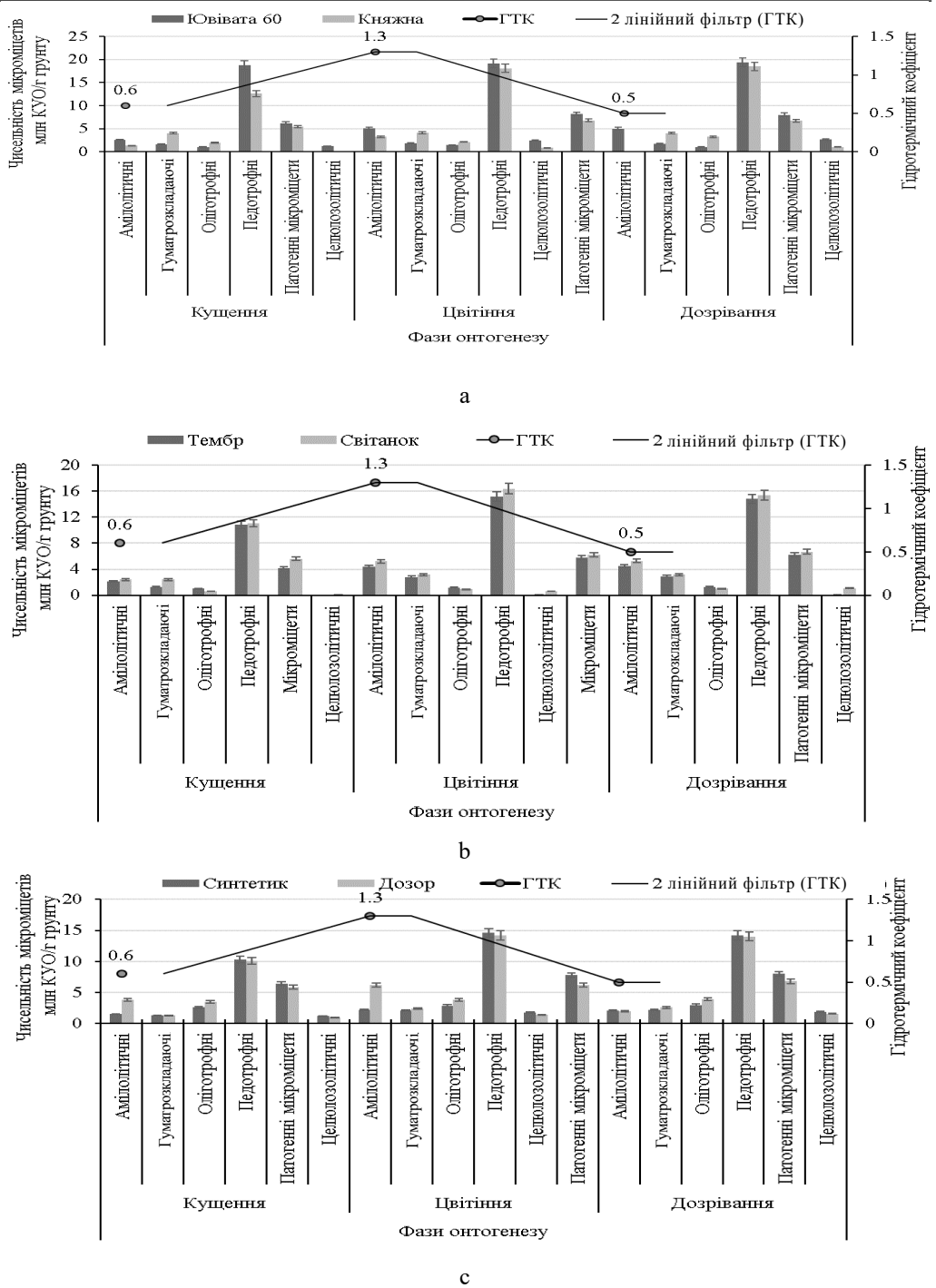


Рис. 1. Чисельність мікробів ґрунту під час онтогенезу: а – пшениці озимої, б – вівса, с – жита на полях Носівської селекційної дослідної станції (Чернігівська обл.)

Також дослідження були проведені на базі стаціонарних польових дослідів, які розташовані у Сквирській дослідній станції органічного виробництва, що характеризується таким типом ґрунту як чорнозем глибокий, малогумусний, слабовилугований, середньосуглинковий. Визначено чисельність мікроміцетів основних еколого-трофічних груп ґрунту під час онтогенезу різних сільськогосподарських культур: пшениці озимої сорту Подолянка та ячменю ярого сортів Себастьян і Геліос. Під час онтогенезу сільськогосподарських рослин використовували дві технології вирощування: традиційну (внесення гербіциду і фунгіциду – хімічних речовин) та органічну (без внесення добрив, лише полив водою).

У період онтогенезу рослин спостерігали збільшення чисельності усіх еколого-трофічних груп у фазу цвітіння, коли гідротермічний коефіцієнт був 1,8, що свідчило про високе вологозабезпечення. У фазі дозрівання ґрунтова система досягала клімаксу – стійкого, рівноважного стану, чисельність мікроміцетів майже не зростала, порівняно з попередніми фазами онтогенезу зернових культур, де гідротермічний коефіцієнт становив 0,8, що свідчило про достатнє зволоження (рис. 2).

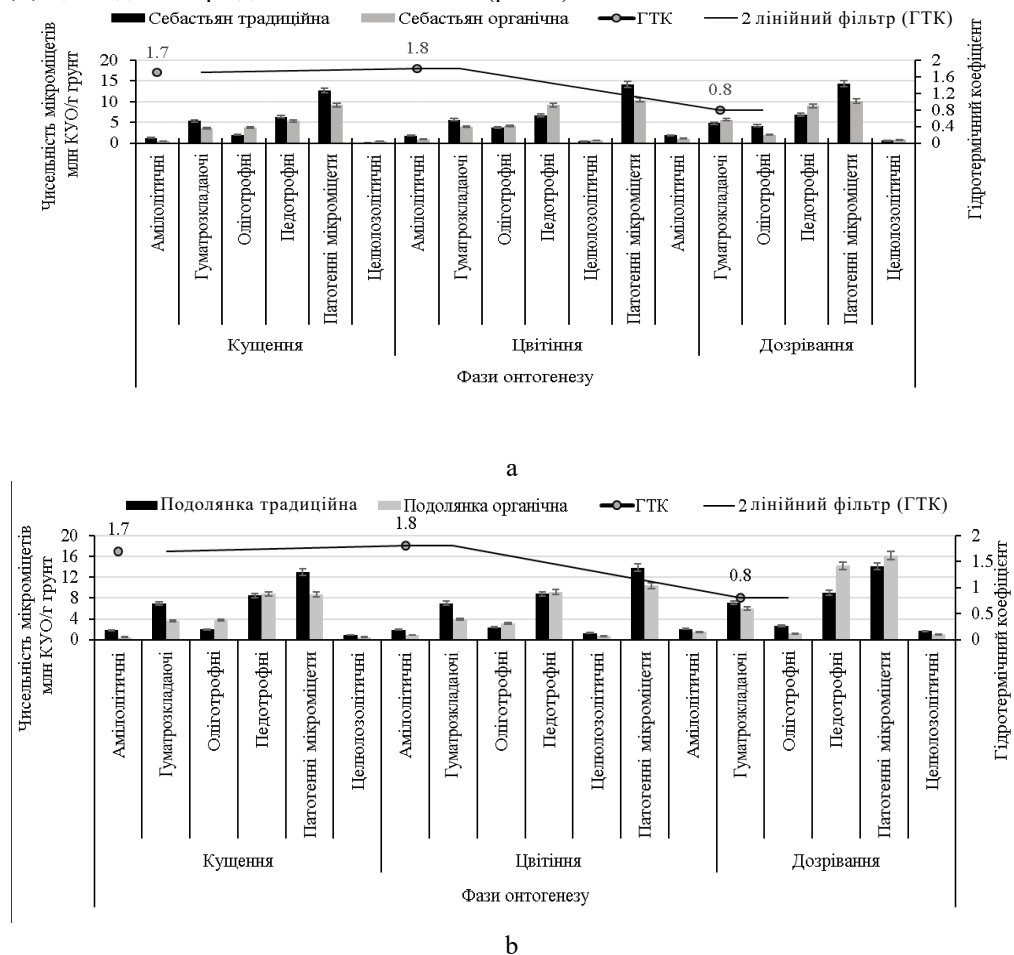


Рис. 2. Чисельність мікроміцетів ґрунту під час онтогенезу: а – ячменю ярого, б – пшениці озимої на полях Сквирської дослідної станції органічного виробництва (Київська обл.)

На усіх фазах онтогенезу у ризосферному ґрунті ячменю ярого та пшениці озимої як за органічною, так і за традиційною технологією спостерігали суттєве зростання чисельності патогенних мікроміцетів, що становило від 8,7 до 16,2 млн КУО/г ґрунту. У фазі дозрівання за органічної технології вирощування ячменю ярого спостерігали меншу кількість патогенних мікроміцетів, що сягала 10,2 млн КУО/г ґрунту порівняно з традиційною технологією, що становило 14,4 млн КУО/г ґрунту. У той же час патогенна мікрофлора під посівами пшениці озимої, навпаки, характеризувалася більшим складом мікроміцетів під органічною технологією – 16,2 млн КУО/г ґрунту порівняно з традиційною технологією – 14,1 млн КУО/г ґрунту. Це свідчило, що кореневі виділення різних сільськогосподарських культур своїми фізіолого-біохімічними властивостями здатні по-різному впливати на кількісний склад патогенної мікобіоти ґрунту. Також високою чисельністю характеризувалися педотрофні групи мікроміцетів під посівом ячменю ярого, за традиційної технології вирощування, їхня кількість сягала від 6,4 до 6,9 млн КУО/г ґрунту, а під посівом пшениці озимої – 8,5–9 млн КУО/г ґрунту. Поряд із тим, за органічної технології вирощування їхня кількість була трохи нижчою у фазі кущення і сягала у ризосфері рослин ячменю – 5,4 млн КУО/г ґрунту й у ризосфері рослин пшениці 8,8 млн КУО/г ґрунту, але у фазі дозрівання їхня кількість істотно зростала і була майже в 1,5 рази більшою, ніж у традиційній технології. Це свідчить, що ґрунт містить достатню кількість органічної речовини, яка при органічній технології зростає протягом вегетаційного періоду рослин. Істотно зростали гуматрозкладаючі групи мікроміцетів, що помітно на ранніх етапах онтогенезу за традиційної технології вирощування, де їхня кількість була удвічі вищою порівняно з органічною технологією вирощування сільськогосподарських культур. Це види родів *Trichoderma*, *Fusarium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, які здатні розкласти специфічні речовини гумусу. У ризосферному ґрунті під час онтогенезу ячменю їхня кількість сягала від 4,4 до 4,8 млн КУО/г ґрунту, під посівом пшениці озимої – від 6,9 до 7,1 млн КУО/г ґрунту за традиційною технологією вирощування. Поряд із тим, за органічної технології кількість гуматрозкладаючих груп мікроміцетів сягала під посівом ячменю 3,6–5,6 млн КУО/г ґрунту, а під посівом пшениці 3,7–6,0 млн КУО/г, що суттєво зростає до кінця вегетаційного періоду. Також за традиційної технології вирощування незначною кількістю мікобіоти ризосферного ґрунту під час онтогенезу пшениці озимої характеризувалися групи: амілолітичні (1,8–2,1 млн КУО/г ґрунту), целюлозолітичні (0,5–1,5 млн КУО/г ґрунту) та під посівом ячменю ярого амілолітичні (1,3–1,9 млн КУО/г ґрунту), целюлозолітичні (0,5–1,5 млн КУО/г ґрунту), які за наявності ферментів здійснюють деградацію целюлозовмісних субстратів. Вони не потребують великої кількості поживних речовин, але тим самим дають можливість для розвитку інших мікоміцетів, що засвоюють продукти гідролізу. Кількісний склад даних груп мікроміцетів був у 1,5 рази вищий порівняно з органічною технологією, що свідчить про активне застосування добрив. Слід зазначити, що кількість оліготрофних груп мікоміцетів істотно зростала за органічною технологією вирощування в ризосферному ґрунті під посівом пшениці та ячменю у фазі кущення, а до кінця вегетаційного періоду їхня кількість зменшилася в 1,5–2 рази. Так, відомо [6, 11], що вони інтенсивно розвиваються на збіднених ґрунтах (це обумовлено їхньою трофічною специфічністю та відсутністю конкуренції) і спроможні існувати в умовах нестачі джерел енергії та живлення. Це свідчить про вичерпання запасів легкодоступних поживних елементів і посилення гуміфікаційних процесів на початкових етапах онтогенезу за органічної технології вирощування. Отже, ризосферний ґрунт під посівом ячменю ярого та пшениці озимої істотно різнився за кількісним складом

грунтових мікроорганізмів, що залежало як від технології вирощування та ГДК, так і від виду сільськогосподарської культури.

Також дослідження були проведені на полях приватного господарства органічного виробництва ФОП Шанойло Т.В., яке розташоване у Чернігівській обл., селище Количівка, що характеризується таким типом ґрунту як дерново-середньо- і слабопідзолисті супіщані та суглинкові ґрунти. Визначено чисельність мікроміцетів основних еколого-трофічних груп ґрунту під час онтогенезу різних сільськогосподарських культур: пшениці озимої сорту Ювівата, жита сорту Боротьба та вівса сорту Тембр. Під час онтогенезу сільськогосподарських рослин використовували органічну технологію вирощування зі системою удобрення, яка включала: гумінове добриво і Триходермін-біо. За вегетаційний період у Чернігівській обл. переважала посуха (ГТК 0,5–0,6), лише у червні місяці ГТК становив 0,9, що свідчить про помірне зволоження. Тому найбільшу чисельність еколого-трофічних груп спостерігали у фазі дозрівання культур (рис. 3).

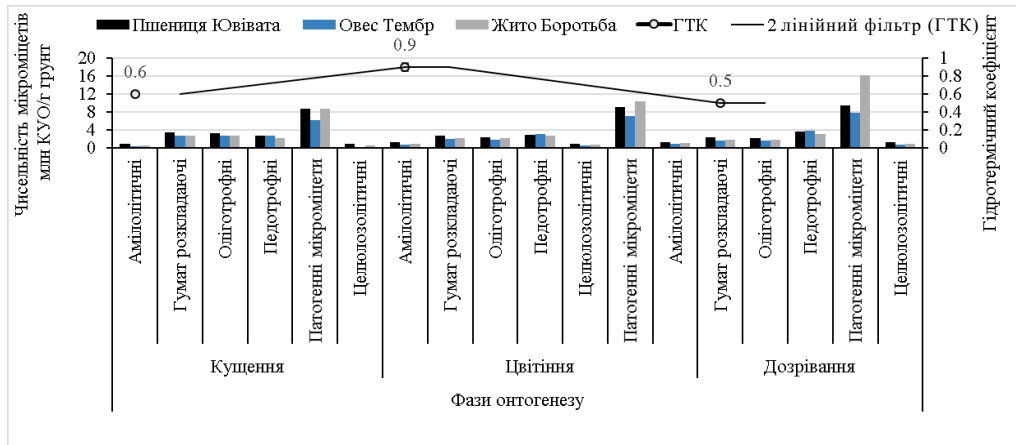


Рис. 3. Чисельність мікроміцетів ґрунту під час онтогенезу сільськогосподарських культур на полях ПГ органічного виробництва ФОП Шанойло Т.В. (Чернігівська обл.)

Протягом вегетаційного періоду на усіх фазах онтогенезу в ризосферному ґрунті сільськогосподарських культур спостерігали суттєве зростання чисельності патогенних мікроміцетів, що становили від 6,2 до 9,4 млн КУО/г ґрунту. Найменшу кількість патогенної мікробіоти спостерігали під посівом вівса, що становило 6,2–7,8 млн КУО/г ґрунту, найвищою характеризувався ґрунт під посівом пшениці озимої 8,8–9,4 млн КУО/г ґрунту, під посівом жита їхня кількість сягала 7,2–9,1 млн КУО/г ґрунту. Це дає підстави вважати, що сільськогосподарські культури своїми метаболітами здатні впливати на кількісний склад патогенної мікрофлори. Також високою чисельністю характеризувалися оліготрофні та гуматрозкладаючі групи мікроміцетів у фазі кущення, де їхня кількість у середньому становила під посівами пшениці озимої – 3,2 млн КУО/г ґрунту, вівса – 2,8 млн КУО/г ґрунту та жита – 2,8 млн КУО/г ґрунту. Це свідчить про вичерпання запасів легкодоступних поживних елементів і посилення гуміфікаційних процесів. До кінця вегетаційного періоду їхня кількість зменшилася у 1,5 рази. У той же час підвищилася кількість педотрофних груп мікроміцетів, що свідчить про збільшення органічної речовини у ґрунті. Їхня кількість становила на пшениці – 2,7–3,6 млн КУО/г ґрунту, вівса – 2,8–3,9 млн КУО/г ґрунту і жита – 2,2–3,1 млн КУО/г ґрунту. Також протягом онтогенезу сільськогосподарських рослин зростає кількість амілолітичних та целюлозолітичних груп мікроміцетів, що свідчить про



наявність органічної речовини у ґрунті, яка зростає протягом вегетаційного періоду.

Слід зазначити, що дослідні ділянки, для яких характерний чорнозем типовий, є більш стійкою і зрівноваженою структурою мікробіоценозу ґрунту, ніж малородючі дерново-підзолисті ґрунти.

На базі стаціонарних польових дослідів, розташованих на дослідній станції Інституту овочівництва і баштанництва, для якої характерний чорнозем середньопотужний і малопотужний вилугований, середньосуглинковий, було визначено чисельність мікроміцетів ґрунту основних еколого-трофічних груп протягом онтогенезу різних сортів цибулі ріпчастої. Протягом онтогенезу цибулі ріпчастої використовували змішану систему удобрення і захисту посівів, де використовували протруйники, фунгіциди, гербіциди хімічного та біологічного походження. Для порівняння було обрано гострі сорти з жовтозабарвленими сухими лусками (Ткаченківська, Любчик) та напівгострі сорти з фіолетовозабарвленими сухими лусками (Мавка, Амфора).

Протягом вегетаційного періоду спостерігали збільшення чисельності усіх еколого-трофічних груп у фазу формування цибулини, де гідротермічний коефіцієнт був 1,5, що свідчить про високе вологозабезпечення. У фазу дозрівання чисельність мікроміцетів майже не зростає, гідротермічний коефіцієнт становить 0,4, що свідчить про сильну посуху в даний період розвитку культури (рис. 4).

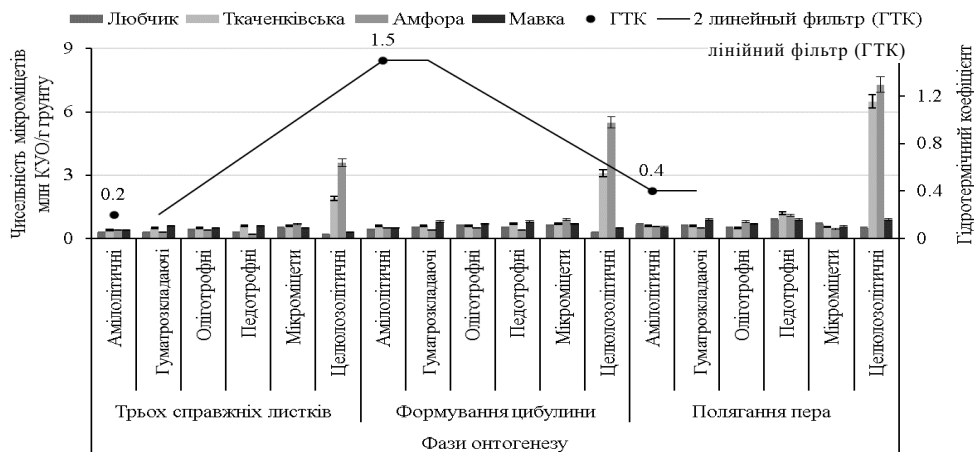


Рис. 4. Чисельність мікроміцетів ґрунту під час онтогенезу цибулі ріпчастої на дослідній станції Інституту овочівництва і баштанництва (Харківська обл.)

Високою чисельністю, порівняно з іншими, характеризувалися педотрофні та гуматрозкладаючі еколого-трофічні групи. Це свідчить, що ґрунт під посівами цибулі ріпчастої містив достатню кількість органічної речовини.

Слід відмітити целюлозолітичну групу мікроміцетів, яка, незважаючи на зниження гідротермічного коефіцієнта, зростала до кінця вегетаційного періоду культури. Слід відзначити, що ризосферний ґрунт у фазу полягання пера під посівами гострих сортів цибулі ріпчастої (Любчик, Ткаченківська) містив меншу кількість целюлозоруйнівних мікроміцетів (0,5–6,51 млн КУО/г ґрунту), тоді як під посівом напівгострих сортів – Мавка й Амфора – їхня кількість зростала і становила 0,9–7,351 млн КУО/г ґрунту. Целюлозоруйнівні мікроорганізми, розкладаючи целюлозу, виділяють у середовище певні ферменти, що сприяє утворенню гумусових речовин із продуктів розщеплення клітковини.

Ці речовини споживають інші представники біоценозу ґрунту. Значна роль у цьому процесі належить грибам, у тому числі сапротрофним представникам родів *Trichoderma*, *Chaetomium*, *Dicoccum*, *Stachybotrys*, *Penicillium* і *Aspergillus*, *Alternaria*. Тому високий рівень целюлозоруйнівних грибів обумовлює підвищення розвитку педотрофної еколого-трофічної групи у фазу полягання пера.

Незначну частку мікобіоти ризосферного ґрунту під посівами цибулі ріпчастої становила амілолітична еколого-трофічна група (0,3–0,66 млн КУО/г ґрунту), яка, за наявності ферментів, здатна розкласти складні полісахариди, що найчастіше наявні в рослинах. Тому дана група міксоміцетів, як і целюлозоруйнівні гриби, здатна уражувати рослини.

Найвищий розвиток мікроміцетів спостерігали у фазу формування цибулини 0,6–0,7 млн КУО/г ґрунту під посівами гострих сортів та 0,7–0,9 млн КУО/г ґрунту в ризосферному ґрунті напівгострих сортів цибулі ріпчастої. Це обумовлено достатньою зволоженістю й оптимальним температурним режимом (ГТК – 1,5) для розвитку мікофлори. Наприкінці вегетації спостерігали зниження чисельності даної еколого-трофічної групи 0,45–0,58 млн КУО/г ґрунту. Виняток становив гострий сорт Любчик, у ризосферному ґрунті якого, незважаючи на посуху, спостерігали підвищення чисельності мікроміцетів – 0,71 млн КУО/г ґрунту. Отже, ґрунтова мікрофлора відіграє важливу роль у генезисі ґрунту, завдяки їй ґрунт набуває структури та відповідних особливостей, притаманних живій системі.

1. На основі проведених досліджень ми дійшли висновку, що у період онтогенезу рослин у Київській, Чернігівській і Харківській обл. спостерігали збільшення чисельності усіх еколого-трофічних груп у фазу цвітіння, де гідротермічний коефіцієнт був вищий 1, що свідчить про високе вологозабезпечення.

2. Дослідні ділянки, які розташовані у Сквирській дослідній станції органічного виробництва (Київська обл.), Носівській селекційно-дослідній станції (Чернігівська обл.), Інституті овочівництва і баштанництва (Харківська обл.), де переважали чорноземні ґрунти, характеризувалися більшою кількістю еколого-трофічних груп, ніж малородючі дерново-підзолисті ґрунти на приватному господарстві органічного виробництва ФОП Шанойло Т.В. (Чернігівська обл.), де їхня чисельність була майже удвічі нижчою.

3. Мікобіота ґрунту різнилася залежно від технології вирощування та системи удобрення і захисту сільськогосподарських рослин. На полях Носівської дослідної станції за змішаної технології вирощування ґрунт під посівом озимої пшениці, жита й вівса характеризувався найбільшою кількістю педотрофних мікроміцетів. Ризосферний ґрунт на полях Сквирської дослідної станції під посів ярого ячменю та пшениці озимої за традиційною й органічною технологіями характеризувався більшою кількістю патогенних мікроміцетів. За традиційної технології вирощування високою чисельністю характеризувалися педотрофні групи мікроміцетів, а за органічної технології вирощування їхня кількість була трохи нижчою у фазі кушення, але у фазі дозрівання зростала майже в 1,5 рази. Істотно зростали гуматрозкладаючі, амілолітичні, целюлозолітичні групи, де їхній кількісний склад був у 1,5 рази вищим порівняно з органічною технологією, що свідчить про активне застосування добрив. На полях Інституту овочівництва та баштанництва характерна висока чисельність целюлозолітичної групи мікроміцетів, яка, незважаючи на зниження гідротермічного коефіцієнта, зростала до кінця вегетаційного періоду. На полях приватного господарства органічного виробництва ФОП Шанойло Т.В. у ризосферному ґрунті сільськогосподарських культур спостерігали суттєве зростання

чисельності патогенних, оліготрофних і гуматрозкладаючих груп мікроміцетів. Це свідчить про вичерпання запасів легкодоступних поживних елементів і посилення гуміфікаційних процесів. До кінця вегетаційного періоду їхня кількість зменшилась у 1,5 рази. Водночас підвищилась кількість педотрофних груп мікроміцетів.

4. Кореневі екзометаболіти сільськогосподарських рослин здатні впливати своїми фізіолого-біохімічними речовинами на чисельність мікроміцетів у ґрунті. Мікроорганізми завдяки фізіологічним і генетичним особливостям швидко реагують на зміну якості середовища і дію стресових факторів (збільшення або зменшення поживних речовин у ґрунті). У зв'язку з цим їх можна використовувати для оцінювання ступеня і характеру забруднення ґрунтового середовища. Тому взаємодія між рослинами і мікроміцетами – динамічний процес, у якому важливе значення відіграє гідротермічний коефіцієнт під час вегетаційного періоду, тип ґрунту, система удобрення культур і технології вирощування їх та коренева система сільськогосподарської рослини, яка впливає на формування ґрунтового мікобіому.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Андреюк К. І., Валагурова Е. В.* Основы экологии почвенных микроорганизмов. К.: Наук. думка, 1992. 223 с.
2. *Демченко М. М.* Ризосферные микроорганизмы в системе почва-растение. Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса //Агрономия и лесное хозяйство. 2008. С. 34–37.
3. *Добровольский Г. В., Никитин Е. Д.* Экология почв. М.: Изд-во МГУ, 2006. 368 с.
4. *Звягинцев Д. Г.* Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
5. *Гутинська Г. О.* Ґрунтова мікробіологія: навч. посіб. К.: Арістей, 2006. 284 с.
6. *Коваль Є. З., Руденко А. В., Волощук Н. М.* Пеницилли: руководство по идентификации 132 видов (редуцентов, деструкторов, патогенов, продуцентов) / Л. Д. Варбанець (ред.). К.: Национальный исследовательский научно-реставрационный центр Украины, 2016. 408 с.
7. *Мекіч М. З., Джура Н. М., Терек О. І.* Функціональне і прикладне значення біологічної активності ґрунту // Біологічні студії. 2013. Т. 7. № 3. С. 247–258.
8. *Мирчинк Т. Г.* Почвенная микология: уч. пособ. М.: Изд-во МГУ, 1988. 220 с.
9. *Нетрусов А. И., Егорова М. А., Захарчук Л. М.* Практикум по микробиологии. М.: ИЦ «Академия», 2005. 608 с.
10. *Патика Н. В., Патика В. Ф.* Сучасні проблеми біорізноманіття // Корми і кормовиробництво. 2013. Вип. 76. С. 10–109.
11. *Терновий Ю., Гавлюк В., Парфенюк А.* Екологічно безпечні агротехнології // Агроекологічний журнал. 2018. 4. С. 50–58.
12. Якість ґрунту. Визначення чисельності мікроорганізмів у ґрунті методом посіву на тверде (агаризоване) живильне середовище: ДСТУ 7847:2015. [Чинний від 2016.07.01]. К.: ДП «УкрНДНЦ». 2015. III. 15 с. (Національний стандарт України).
13. Якість ґрунту. Відбирання проб: ДСТУ 4287:2004. [Чинний від 2005.07.01]. К.: Держспоживстандарт України. 2005. 9 с. (Національний стандарт України).
14. *Aislabie J. A.* Soil microbes and their contribution to soil services. Ecosystem services in New Zealand – condition sand trends // New Zealand: Manaaki Whenua Press. 2013. P. 143–161.
15. *Bruinsma M., Kowalchuk G. A., Veen J. A.* Effects of genetically modified plants on microbial

- communities and processes in soil // *Biology and Fertility of Soils*. 2003. Vol. 37. N 6. P. 329–337. <https://doi.org/10.1007/s00374-003-0613-6>
16. *Colin K. C., Elizabeth M. J., David W. W.* Identification of pathogenic fungi, 2nd Edition. In: David W. (Ed.), Health Protection Agency. Wiley-Blackwell. USA, 2013. 352 p.
  17. *Demyanyuk O. S., Patyka V. P., Sherstoboeva O. V., Bunas A. A.* Formation of the structure of microbiocenoses of soils of agroecosystems depending on trophic and hydrothermal factors // *Biosystems Diversity*. 2018. Vol. 26. N 2. P. 103–110. doi:10.15421/011816
  18. *Guaro J., Gene J., Stchigel M., Figueras A.* Atlas of soil Ascomycetes. In: Samson, A. (Ed.), Universitat. Roviro I Vigili. Reus Spain, 2012. 486 p.
  19. *Hardoim P. R., van Overbeek L. S., Berg G.* The hidden world within plants: Ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes // *Microb. Mol. Biol.* 2015. Vol. 79. N 3. P. 293–320. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00050-14>
  20. *Mendes R., Garbeva P., Raaijmakers J.* The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial plant pathogenic and human pathogenic microorganisms // *FEMS Microbiol. Rev.* 2013. Vol. 37. N 5. P. 634–663. <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12028>
  21. *Nannipieri P.* Microbial diversity and soil functions // *Eur. J. Soil Sci.* 2003. P. 655–670. <https://doi.org/10.1046/j.1351-0754.2003.0556.x>
  22. *Pandey S. N.* Diversity, functions, and stress responses of soil microorganisms. Plant microbiome: Stress response // *Microorganisms for Sustainability*. 5. 2018. P. 1–19. <http://doi.org/10.1007/978-981-10-5514-01>
  23. *Romero-Olivares A. L., Allison S. D., Treseder K. K.* Soil microbes and their response to experimental warming over time: A meta-analysis of field studies // *Soil Biol. Biochem.* 2017. P. 32–40. <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.12.026>
  24. *Tsuneo W.* Pictorial atlas of soil and seed fungi: morphologies of cultured fungi and key to species, third edition. Boca Raton, 2010. 426 p. doi:<https://doi.org/10.1201/EBK1439804193>

*Стаття надійшла до редакції 11.01.22*

*доопрацьована 07.04.22*

*прийнята до друку 10.05.22*

**INFLUENCE OF DIFFERENT CULTIVATION TECHNOLOGIES  
ON THE NUMBER OF MAIN ECOLOGICAL AND TROPHIC GROUPS****I. Beznosko<sup>1</sup>, T. Gorgan<sup>1</sup>, I. Mosiychuk<sup>1</sup>, O. Buniak<sup>2</sup>, Yu. Ternoviy<sup>3</sup>***<sup>1</sup>Institute of Agroecology and Environmental Management, NAAS  
12, Metrologichna St., Kyiv 03143, Ukraine**<sup>2</sup>Nosiv Selection and Research Station of the Myronivka Institute Wheat named  
V.M. Remesla, NAAS**1, Myru St., village Doslidne, Chernihiv 17131, Ukraine**<sup>3</sup>Skvyra Research Station of Organic Production of the Institute of Agroecology  
and Nature Management, NAAS**Selection St., region Skvyra, Kyiv 09000, Ukraine**e-mail: beznoskoirina@gmail.com*

During 2021 on the basis of stationary field experiments, which are located in of the Skvyra Research Station of Organic Production (Kyiv region), the Nosivka selection research station (Chernihiv region), the Institute of Vegetable and Melon NAAS (Kharkiv regions) and in a private farm of organic production FOP Shanoilo (Chernihiv region) were studied of the quantitative composition of soil micromycetes under different agricultural crops: winter wheat, oats, rye, barley and onions. The research was conducted on different cultivation technologies: traditional, organic and mixed.

Weather conditions during the research vegetation period differed for agrometeorological indicators. The characteristic feature was a contrast of differences in air temperature and unequal distribution of rainfall, which affected the composition of the soil mycobiocenosis. The vegetation period of 2021 in Kyiv region was characterized by sufficiently moist (HTC 1,7), and in Chernihiv and Kharkiv regions drought prevailed (HTC 0,6). Adverse weather conditions such as drought and waterlogging of the soil contributed to changes in the number of mycobiomes of the studied soils. Mycobiota are integral homeostatic components that affect what determines its important functions and the possibility of a continuous cycle substances.

It is shown that cultivation technologies depending on the system of fertilizer and crop protection affect the formation of soil mycobiome. The of stationary field experiments that characterized by typical chernozem are more stable and balanced structure of soil microbiocenosis than low-fertile sod-podzolic soils, where the number of major ecological and trophic groups of micromycetes under different crops was twice as lower.

It was found that each plant variety has a specific mycobiome of the rhizosphere, depending on the available soil group. It is determined that the number of major ecological and trophic groups inhabiting the rhizosphere of different crops depends from phase development of plant, soil and climatic conditions, soil type, fertilizer system and the cultivation technology and type of crops.

*Keywords:* soil mycobiota, crops, number, ecological and trophic groups of micromycetes

## ТРАНСФОРМАЦІЇ УГРУПОВАННЯ КОЛЕМБОЛ ЗАПЛАВНИХ БІОТОПІВ ЗАКАРПАТСЬКОЇ НИЗОВИНИ ПІД ВПЛИВОМ ОСУШУВАЛЬНОЇ МЕЛІОРАЦІЇ

К. Гоблик<sup>1</sup>, І. Капрусь<sup>\*2,3</sup>, О. Орлов<sup>3</sup>, М. Рагуліна<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Ужгородський національний університет  
вул. Університетська, 14, Ужгород 88000, Україна

<sup>2</sup>Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Саксаганського, 1, Львів 79005, Україна

<sup>3</sup>Державний природознавчий музей НАН України  
вул. Театральна, 18, Львів 79008, Україна

e-mail: kaprus63@gmail.com; ihor.kaprus@lnu.edu.ua

Досліджено угруповання колембол (*Collembola*) заплавних лучних екосистем Закарпатської низовини та зміни їхньої таксономічної й екологічної структури під впливом осушувальної меліорації середовища у басейні р. Латориця. Розглядали два типи біотопів: природні (заплавні луки річкових долин) та гідромеліоровані (низинні сінокісні луки). У результаті проведених досліджень лучних екосистем дослідженого регіону виявлено 46 видів колембол. У меліорованих лучних біотопах (відгороджених від ріки дамбою) загальне видове багатство колембол є більшим, ніж на затоплюваних, і становить 37 видів. У спектрі життєвих форм досліджених угруповань затоплюваних ділянок лук за відносним видовим багатством і чисельністю переважають верхньопідстилкові та глибокогрунтові форми колембол. У спектрі біотопних груп затоплюваних лучних угруповань колембол за відносним видовим багатством переважають еври-топні та лучно-степові види, які разом становлять 46 % від загального різноманіття лучного угруповання цих тварин. Гідротехнічна меліорація заплавних лучних екосистем призводить до збільшення відносного видового багатства таких родин колембол як *Entomobryidae* і *Hypogastruridae* та зменшення *Neanuridae*, порівняно з немеліорованими їхніми ділянками, які періодично затоплюються. Встановлено, що найбільш чутливою до меліорації є екологічна структура населення колембол. Зокрема, осушення досліджених заплавних екосистем викликає різке збільшення часток чисельності лучних, лучно-степових і лучно-лісових видів у складі угруповання колембол, а також суттєве зменшення лісових, лучно-болотних та цілковиту елімінацію навколводних видів. Тобто у спектрах гігропреферендуму за визначенням екологічним вектором зафіксовано зменшення представленості гігрофільного та гігро-мезофільного комплексів видів колембол за рахунок їхнього заміщення представниками ксеромезофільного та ксерорезистентного комплексів. Порушення екологічної структури угруповань колембол, які виражаються через виразну перебудову їхніх угруповань, можна розглядати як індикатор змін ґрунтової біоти під впливом гідротехнічної меліорації.

*Ключові слова:* колемболи, заплавні екосистеми, Закарпатська низовина, меліорація

Антропогенні зміни природного середовища – одна із глобальних проблем сучасності. Серед різних способів впливу людини на природу важливе значення за своїм масштабом прояву мають урбанізація та гідромеліорація. Закарпатська низовина є однією з найбільш антропогенно трансформованих рівнин Європи [6]. Зміни середовища тут пов'язані насамперед із меліоративними заходами в долинах річок. Близько 80 % площі низовини освоєно відкритим дренажем і протипаводковими спорудами. Значні

зміни природного середовища в регіоні породжують багато проблем зі збереженням і відтворенням біотичного різноманіття.

Однією з провідних груп біоти за рівнем різноманіття у наземних екосистемах є ґрунтова фауна. Частка педобіонтів становить близько 95 % видового багатства і маси тварин, які населяють ландшафт [8]. Одним із важливих компонентів ґрунтових екосистем є ногохвістки, або колемболи (*Collembola*), які одними з перших реагують на зміну гідротермічного режиму, механічних та інших параметрів ґрунту як на рівні окремого організму, так і на рівні угруповань [3, 10, 16].

Інформації щодо впливу гідротехнічної меліорації заплавних комплексів на ґрунтове населення, зокрема, на колембол, доволі мало. З літератури відомо про населення ногохвісток заплав р. Латориці [4, 21–24] та Верхнього Дністра [7]. Встановлено, що гідромеліорація ґрунту в результаті будівництва дамб призводить до збільшення видового багатства й чисельності угруповань колембол і викликає перебудови у структурі домінування, спектрах життєвих форм і біотопних груп.

Отже, метою нашої роботи була оцінка структурних змін угруповань колембол під дією гідротехнічної меліорації в лучних заплавних біотопах Закарпатської низовини.

#### Матеріал і методи

Матеріали для роботи зібрані упродовж 2008–2020 років у регулярно викошуваних (двічі на рік) природних і меліорованих заплавних луках Закарпатської низовини. Досліджувані біотопи розташовані поряд у заплаві р. Латориці поблизу м. Чопа.

Відбір ґрунтових проб проводили у весняний період (квітень–травень 2008–2009 рр.) лінійними серіями через кожні 10 м за допомогою металевого буру із об'ємом 385 см<sup>3</sup>. Ґрунтові зразки були відібрані серіями по 30 проб стандартного розміру в кожному біотопі.

Екстракцію колембол зі субстрату й виготовлення мікропрепаратів проводили відповідно до стандартних методик ґрунтово-зоологічних досліджень [12]. Систему таксонів класу колембол прийнято за спеціальним вебсайтом «Checklist of the Collembola of the World» [25]; життєвих форм (біоморф) – згідно з підходом С. К. Стебаєвої [19], біотопні групи колембол виділяли за підходом І. Я. Капруса [5]; типи організованості угруповань – за Н. О. Кузнецовою [10]. Структуру домінування оцінювали за критеріями Г. Штекера і А. Бергмана [29]. Для аналізу структури населення колембол використовували стандартизовані синекологічні показники та методи кількісного аналізу [11, 15, 20, 26]. Категорії інвентаризаційного та диференціюючого різноманіття прийнято за Віттекером [30].

Класифікацію природних біотопів Закарпаття прийнято за монографічною працею Р. Кіша, Є. Мандрика та В. Мірутенка [6]. Фітоценотичні описи та визначення рослинних угруповань здійснювали за флористичною класифікацією (методом Браун-Бланке). Назви видів судинних рослин наведено за «Определителем ...» [14], мохоподібних – за «Чеклістом мохоподібних України» [2].

Закладання та морфологічні описи ґрунтових розрізів проводили у 2018–2020 рр. згідно з методикою проведення польових досліджень ґрунтів [17]. Лабораторно-аналітичні дослідження відбувалися за загальноприйнятими методиками [1]. Для класифікації ґрунтів використовували факторно-екологічний принцип, розроблений УкНДІГА ім. О. Н. Соколовського [17], та профільно-генетичний принцип, прийнятий для світової реферативної бази ґрунтових ресурсів [18].

#### Результати і їхнє обговорення

Антропогенна трансформація заплав Закарпатської низовини спричинює зміни водного режиму та викликає перебудови структури й параметрів ґрунтово-рослинного комплексу, а відтак є чинником трансформації угруповань педобіонтів.

Періодично затоплювані заплавні луки формуються в прирусловій частині заплави Латориці. Вони збереглися малими фрагментами у міждамбовому просторі, де на них ведеться регулярне викошування. Рослинний покрив представлений злаками (*Poa pratensis* L., *Alopecurus pratensis* L., *Dactylus glomerata* L., *Lolium perenne* L.), осоками (*Carex hirta* L., *C. praecox* Schreb.) та мезофільним різнотрав'ям (*Lysimachia vulgaris* L., *Coronaria flos-cuculi* L., *Potentilla reptans* L., *Lathyrus palustris* L.). Моховий покрив формується амфібійними видами *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske., *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst., *Hygroamblystegium varium* (Hedw.) у пониженнях і мезофільними видами родини Brachytheciaceae (*Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Schimp, *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske) на луках.

Грунтовий покрив складений різними видами алювіальних дернових ґрунтів (Haplic Fluvisols (Eutric Arenic) та Haplic Fluvisols (Calcaric Arenic), які формуються в умовах зволоження поверхневими водами у прирусловій частині заплави. Для них характерні легкий гранулометричний склад, відсутність ознак оглеєння, нейтральна або слаболужна реакція ґрунтового середовища, низький вміст гумусу і високий ступінь насичення основами та близька до оптимальної щільність будови (табл. 1).

Таблиця 1

Властивості ґрунтів Закарпатської низовини

Інд. горизонту	Глибина відбору, см	рН (KCl)	Н	S	V, %	Гумус, %	Груповий склад гумусу, % до С заг.			Гранулометричний склад, %		
							ГК	ФК	ГМ	пісок, 1–0,05 мм	пил, 0,05–0,01 мм	мул, <0,01 мм
Алювіальний дерновий насичений ґрунт												
Нр	2–8	6,8	0,4	16,8	98,0	2,4	35,0	28,7	36,3	45,0	37,2	17,8
Р	8–50	6,9	0,3	13,2	97,8	1,1	31,0	29,2	39,8	59,8	25,0	15,2
Алювіальний дерновий карбонатний ґрунт												
Н	0–10	7,5*	–	–	–	2,5	38,0	30,5	31,5	56,8	33,6	9,6
НР	10–31	7,5*	–	–	–	1,9	33,4	32,9	33,7	33,0	48,0	19,0
Р	31–86	7,5*	–	–	–	0,8	31,7	27,8	41,5	85,2	6,4	8,4
Лучнувато-буроземний оглеєний ґрунт												
He	0–13	3,7	7,5	13,7	64,8	6,4	39,9	27,9	32,2	30,2	40,6	29,2
Eh(gl)	13–27	3,7	8,5	12,8	60,0	2,2	37,7	30,7	31,6	29,4	43,0	27,6
IPgl	27–67	4,1	4,1	19,5	82,5	0,8	31,3	36,0	32,7	31,7	40,4	28,0
Pigl	67–80	4,9	1,5	20,2	93,2	0,3	30,3	36,6	33,1	10,8	58,4	30,8
Лучно-болотний ґрунт												
Hd(gl)	0–14	3,5	14,9	15,3	50,7	7,8	37,7	32,9	29,4	8,4	30,4	61,2
Hgl	14–27	3,8	10,0	24,3	70,9	4,2	27,9	34,6	37,5	9,6	34,4	56,0
Phgl	27–55	4,5	3,4	28,4	89,3	1,4	19,8	40,9	39,3	5,0	36,2	58,8
Pgl	55–71	4,7	2,5	35,4	93,4	1,1	17,8	41,4	40,8	9,7	29,5	60,8

**Примітка:** \* – рН (H<sub>2</sub>O); Н – гідролітична кислотність; S – сума ввібраних основ; V – ступінь насичення основами; ГК – гумінові кислоти; ФК – фульвокислоти; ГМ – гумін. Індеси горизонтів: Hd – гумусовий одернований зі слабкими ознаками оглеєння; Н – гумусовий; Hgl – гумусовий оглеєний; He – гумусовий елювіюваний; Нр – верхній перехідний до породи; НР – перехідний до породи; Eh(gl) – елювіальний гумусований зі слабкими ознаками оглеєння; IPgl – ілювіальний перехідний оглеєний; Р – ґрунтоутворююча порода; Pgl – ґрунтоутворююча порода оглеєна; Phgl – ґрунтоутворююча порода гумусована оглеєна; Pigl – ґрунтоутворююча порода ілювіювана оглеєна

У лучних біотопах меліорованих заплавних лук виявлено 31 вид колембол (табл. 2). Зокрема, на рівні ценотичного  $\alpha$ -різноманіття (у серії із 20 ґрунтових проб стандартного розміру) сумарно виявлено 17 видів, а на рівні точкового  $\alpha$ -різноманіття (у середньому на одну ґрунтову пробу) – 5,9 виду. Показник внутрішньоценотичного  $\beta$ -різноманіття становить 4,1 одиниці. Щільність населення не перевищувала 6 тис. ос./м<sup>2</sup>. До кола



потенційних домінантів входило 18 видів колембол, частка чисельності яких становить близько 83,5 % загальної чисельності угруповання. У різні періоди виявлено від 4 до 9 домінантів: 0–1 еудомінант, 1–2 домінанти, а також 2–7 субдомінантів.

Таблиця 2

Видовий склад і відносна чисельність (у % від загальної чисельності угруповання)  
угруповань колембол лучних біотопів заплави р. Латориці

Рід і вид	Природна заплава		Меліорована заплава	
	2008	2009	2008	2009
<i>Hypogastrura</i> sp.	-	-	1,3	-
<i>Schoettella ununguiculata</i> (Tullberg, 1869)	-	-	-	0,2
<i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer, 1896)	-	-	2,6	<b>17,6</b>
<i>Pseudachorutes pratensis</i> Rusek, 1973	-	0,2	-	0,4
<i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958	-	<b>4,7</b>	-	0,4
<i>Friesea afurcata</i> Tullberg, 1869	-	0,2	0,4	-
<i>Pratanurida cassagnau</i> Rusek, 1973	0,9	-	-	-
<i>Anurida tullbergi</i> Schött, 1891	-	0,4	-	-
<i>Protaphorura cancellata</i> (Gisin, 1956)	-	0,2	-	-
<i>Protaphorura sakatoi</i> (Yosii, 1966)	1,7	-	<b>18,1</b>	-
<i>Protaphorura subarmata</i> (Gisin, 1957)	-	-	-	0,2
<i>Doutnacia xerophila</i> Rusek, 1974	<b>3,5</b>	-	1,8	-
<i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek, 1971	1,7	-	1,9	-
<i>Mesaphorura critica</i> Ellis, 1976	-	-	-	0,8
<i>Mesaphorura florum</i> Simon et al., 1994	2,6	<b>6,5</b>	<b>9,2</b>	0,4
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	<b>7,0</b>	-	1	0,8
<i>Tetracantella pericarpatica</i> Kaprus' et Tsalan, 2009	1,7	-	-	-
<i>Folsomia candida</i> Willem, 1902	-	-	-	<b>5,1</b>
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	<b>26,1</b>	-	-	-
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	<b>13</b>	-	<b>24,1</b>	<b>12,2</b>
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)	<b>9,6</b>	-	1,3	0,2
<i>Isotoma anglicana</i> Lubbock, 1873	<b>7,8</b>	-	-	<b>14,5</b>
<i>Hemisotoma orientalis</i> (Stach, 1947)	-	-	-	0,2
<i>Hemisotoma thermophila</i> (Axelson, 1900)	-	0,2	2,6	-
<i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg, 1871)	0,9	<b>13,9</b>	0,6	-
<i>Isotomodes productus</i> (Axelson 1906)	-	-	-	0,6
<i>Isotomurus palustris</i> Müller, 1776	-	2,9	-	-
<i>Pogonognathellus flavescens</i> (Tullberg, 1871)	-	-	-	0,2
<i>Orchesella cincta</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	2,3
<i>Orchesella multifasciata</i> Scherbakow, 1898	-	-	1,9	-
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	-	-	<b>5,8</b>	<b>9,5</b>
<i>Lepidocyrtus ruber</i> Schött, 1902	1,7	-	-	-
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)	-	-	-	2,1
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i> Uzel, 1891	-	-	-	1,5
<i>Pseudosinella alba</i> (Packard, 1873)	0,9	-	-	0,4
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	<b>6,1</b>	-	1,3	-
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	1,7	<b>63,6</b>	<b>17,4</b>	<b>22,9</b>
<i>Sminthurides parvulus</i> (Krausbauer, 1898)	0,9	-	1,3	-
<i>Sminthurides schoetti</i> Axelson, 1903	<b>7,0</b>	-	<b>4,5</b>	-
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)	-	2,7	-	0,6
<i>Sminthurinus elegans</i> (Fitch, 1863)	-	2,5	-	<b>6,5</b>
<i>Ptenotrix setosa</i> (Krausbauer, 1898)	-	0,2	-	-
<i>Caprainea marginata</i> (Schött, 1893)	<b>5,2</b>	-	-	-
<i>Sminthurus multipunctatus</i> Schäffer, 1896	-	-	2,6	-
<i>Bourletiella arvalis</i> (Fitch, 1863)	-	0,7	0,3	-
<i>Deuterosminthurus pallipes</i> (Bourlet, 1842)	-	1	-	0,4
<b>Всього видів</b>	<b>31</b>		<b>37</b>	
<b>Щільність, тис. ос./м<sup>2</sup></b>	<b>4,8</b>		<b>5,7</b>	

**Примітка:** Сірим кольором виділено домінантні види колембол, відносна чисельність яких більша, ніж 3,2 % від сумарної кількості особин усього угруповання

Однак їхній склад у різні періоди дослідження не перекривається, що свідчить про непрогнозованість структури населення колембол. До числа специфічних домінантів меліорованих заплавної ділянки належать *Proisotoma minuta*, *Megalothorax minimus*, *Caprainea marginata* та *Sminthurides schoetti*. У спектрі життєвих форм за відносним видовим багатством і чисельністю переважають верхньопідстилкові та глибокогрунтові форми. У спектрі біотопних груп за відносним видовим багатством переважають групи евритопних і лучно-степових видів, які разом становлять 46 % від загального різноманіття. Понад 13 % усіх видів і 5,5 % їхньої чисельності належить спеціалізованим до даного типу умов лучно-болотним і наволоводним формам. Досліджене угруповання колембол можна залучити до евритопного типу за класифікацією Н. О. Кузнецової [9].

Меліоровані ділянки заплави представлені мезофільними викошуваними луками союзу *Arrhenatherion elatioris* Koch, 1926. У складі рослинного покриву переважають злаки (*Arrhenatherum elatius* (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl, *Festuca rubra* L., *A. pratensis*, *Bromus hordeaceus* L., *D. glomerata*, *Holcus lanatus* L., *P. pratensis*) та різнотрав'я (*Trifolium pratense* L., *Ranunculus acris* L., *Gallium mollugo* L. тощо). Приземний ярус утворюють лучні види мохоподібних із родини Brachytheciaceae (*Homalothecium lutescens* (Hedw.) H.Rob., *Brachythecium albicans* (Hedw.) Schimp., *B. campestre* (Müll. Hal.) Schimp., *B. glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp., *O. hians* тощо). Проте моховий покрив наявний лише у розрідженому травостої. У щільному травостої бріобіоти немає.

Грунтовий покрив представлений лучнувато-буроземними кислими оглеєними та лучно-болотними ґрунтами (Endogleyic Cambisols (Distric Siltic) та Mollic Gleysols (Eutric Clayic). Тривале перезволоження, утруднений дренаж і постійне капілярне підживлення ґрунтовими водами призводить до повсюдного прояву процесів оглеєння, які часом охоплюють усю товщу ґрунтового профілю. Досліджені ґрунти є слабо- та середньокислими, зі середнім і підвищеним ступенем насичення основами, середнім вмістом гумусу, середньосуглинковим і легкоглинистим гранулометричним складом (табл. 1).

Загальне видове багатство лучних біотопів цієї заплави є більшим, ніж на затоплюваній, – 37 видів (табл. 2). Ємність середовища для ногохвісток також зростає, і на рівні точкового  $\alpha$ -різноманіття збільшується з 5,9 виду у природній заплаві (I) до 7,6 у трансформованій (II). Однак контрастність внутрішньоценотичних умов ( $\beta$ -різноманіття) в обох лучних біотопах залишається подібною (I – 4,1; II – 3,9). Зростання ємності середовища на рівні точкового  $\alpha$ -різноманіття позитивно скорельовано з показником загальної щільності населення.

У таксономічній структурі наявні представники майже всіх основних родин. Однак їхня частка є різною. Меліорація заплави призводить до збільшення відносного видового багатства родин Entomobryidae (у 3,5 разу) і Hurogastruridae (у 2 рази) та зменшення Neanuridae (в 1,7 разу), порівняно з природною. Аналогічні зміни відмічено і за показником відносної чисельності даних родин. Частка чисельності представників родини Entomobryidae зростає в екосистемах меліорованої заплави в 9 разів.

Можна виділити дві групи видів, які є екоіндикаторами едафічних умов, сформованих на різних ділянках заплави. До першої групи належать 9 видів, серед яких частина є гігрофілами (*A. tullbergi*, *I. palustris*, *L. ruber*, *C. marginata*); до другої – 15 видів, з перевагою ксерорезистентних форм (*H. orientalis*, *I. productus*, *M. critica*, *S. ununguiculata*, *I. anglicana*, *O. multifasciata*, *L. paradoxus*, *S. multipunctatus*). Тобто в результаті гідротехнічної меліорації колемболофауна стає більш ксерофільною внаслідок елімінації таксонів, які залежні від високої вологості середовища.

У заплавних лучних біотопах обох досліджуваних типів за весь період досліджень домінувало 18 видів колембол з часткою чисельності в конкретному біотопі 85-89 %. На ділянках природної заплави їх було тільки 13, а на меліорованих – 10. Серед них лише 5 видів могли домінувати одночасно в обох варіантах лук. Решта 13 видів були специфічними для окремих ділянок лучних біотопів. Цікаво відмітити, що еудомінування було відмічено лише для виду *S. pumilis* у лучному біотопі, що зазнає затоплення.

Під впливом осушувальної меліорації помітно змінюється не тільки склад, але й відносна чисельність деяких масових видів. Зокрема, з'являються доміанти, витривалі до сухості середовища (*B. parvula*, *L. cyaneus*, *S. elegans*), значно збільшується рівень домінування таких ксерорезистентних видів, як *P. sakatoi* та *I. anglicana*. Натомість, за вказаним вектором зменшується відносна чисельність домінантного гігрофіла *S. schoetii*, а на меліорованих луках зникає інший вологолюбний вид *C. marginata*, який домінує на ділянках заплавних лук. Таким чином, меліорація заплави впливає на структуру домінування шляхом збільшення частки видів, стійких до засушливих умов середовища.

Таку тенденцію відмічали інші дослідники [13, 21–24, 27, 28] під час вивчення змін населення колембол гідромеліорованих лісових біотопів. Зокрема, в осушених лісах, порівняно з заплавними, зафіксовано розширення кола мезофільних і ксерорезистентних домінантних видів колембол і звуження – гігрофільних. Тобто відбувається «ксерофілізація» населення ногохвісток за рахунок розмноження видів, які преферують сухі біотопи.

Проведені дослідження свідчать, що меліорація заплави р. Латориці призвела до збільшення загального різноманіття угруповання колембол. Це пов'язано не тільки зі збільшенням видового багатства, але й із більшою вирівняністю населення ногохвісток у біотопах меліорованих заплавних комплексів.

Під впливом гідротехнічної меліорації заплавних лук відбуваються структурні зміни у спектрах життєвих форм (табл. 3). Спостерігається помітне збільшення відносного видового багатства атмобіонтних видів за рахунок зменшення нейстонних і підстилково-грунтових. Також відмічено незначне збільшення частки глибокогрунтових і нижньопідстилкових форм колембол і зменшення – верхньопідстилкових. Подібні зміни під впливом осушення зафіксовано і за показником відносної чисельності окремих біоморф (табл. 3). Однак вони виражені значно краще, ніж за індексом відносного видового багатства.

Таблиця 3

Представленість життєвих форм і біотопних груп колембол (% від загальної кількості особин) у досліджених біотопах заплави р. Латориці у весняний період

Життєві форми	Природна заплава	Фрагментована заплава
Верхньопідстилкова	38,7	35,1
Нижньопідстилкова	6,5	8,1
Підстилково-грунтова	6,5	2,7
Верхньогрунтова	9,7	10,8
Глибокогрунтова	16,1	18,9
Кортицикольна	3,2	2,7
Атмобіонтна	9,7	16,2
Нейстонна	9,7	5,4
<b>Біотопні групи</b>	<b>Природна заплава</b>	<b>Фрагментована заплава</b>
Евритопна	22,6	21,6
Лучно-лісова	12,9	16,2
Лісова	12,9	8,1
Лучна	9,7	13,5
Лучно-степова	22,6	32,4
Степова	3,2	2,7
Лучно-болотна	9,7	5,4
Навколоводна	6,5	-

Найбільш чутливою до гідротехнічної меліорації виявилась екологічна структура населення колембол. Осушувальні заходи в районі досліджень призвели до різкого зменшення представленості гігрофільного та гігромезофільного комплексів ногохвісток (сумарно від 23,6 % відносної чисельності в біотопі 1 до 5,7 % у біотопі 2) за рахунок збільшення – ксерорезистентного і ксеромезофільного (від 17,5 % до 32,1 %). Якщо до останньої групи додати ще мезофільний комплекс, тоді частка його зростає до 45,8 %. Тобто відбувається ксеро- та мезофілізація фауни колембол і зникнення з її складу специфічних для заплавно-лучних біотопів гігрофільних і навколоводних видів. Аналогічні трансформації відмічено й у спектрах біотопних груп (табл. 3). Незважаючи на переважання в обох типах біотопів евритопних форм колембол, співвідношення т. зв. диференціюючих таксонів (лісових, лучних, болотних і ін.) є різним.

Отже, осушувальна меліорація річкових заплав призводить до зростання часток лучних, лучно-лісових, степових і лучно-степових видів у складі угруповання (з 48,4 до 64,8 %) за рахунок ксерофітизації біотопів та відповідного зменшення – лісових і лучно-болотних (з 22,6 до 13,5 %) та цілковитого випадання навколоводних видів (з 6,5 до 0 %). Тобто такі зміни екологічної структури населення колембол під впливом гідротехнічної фрагментації заплави, які призводять до зміни типу таксоцену з гігромезофільного до ксерорезистентного, можна залучити до деструктивних. За певних умов вони можуть мати незворотний характер [9].

Таким чином, осушувальна меліорація заплавних лучних екосистем р. Латориця, спричинена гідромеліоративними заходами, є вагомим фактором деструктивних змін населення колембол. Такі зміни лучних угруповань колембол можуть бути індикатором руйнування структурно-функціональної цілісності усієї ґрунтової біоти. Встановлено, що найбільші зміни угруповань колембол відбуваються на структурному рівні. У спектрах життєвих форм виявлено збільшення в 1,7 рази відносної чисельності атмобіонтних видів за рахунок зменшення – нейстонних в 1,7 рази та підстилково-ґрунтових у 2,4 рази. У спектрах гігропреференту за визначеним екологічним вектором зафіксовано зменшення представленості гігрофільного та гігромезофільного комплексів ногохвісток за рахунок збільшення ксерорезистентного і ксеромезофільного. Осушення заплавних комплексів впливає на збільшення у 2 рази сумарної частки чисельності лучних і лучно-степових видів у складі меліорованого угруповання колембол і на відповідне зменшення у 3 рази – навколоводних і лучно-болотних. Встановлено, що трансформація заплави впливає на структуру домінування шляхом збільшення частки видів, стійких до засушливих умов середовища. Зокрема, з'являються доміанти, витривалі до сухості середовища (*B. parvula*, *L. cyaneus*, *S. elegans*), і збільшується рівень домінування таких ксерорезистентних видів, як *P. sakatoi* та *I. anglicana*. Натомість, за вказаним вектором зменшується в 1,6 рази відносна чисельність домінантного гігрофіла *S. schoetti*, а на меліорованих луках зникає інший вологолюбний вид *C. marginata*, який домінує на ділянках заплавних лук.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Александрова Л. Н., Найденова О. А. Лабораторно-практические занятия по почвоведению. 4-е изд., перераб. и доп. Л.: Агропромиздат, 1986. 295 с.
2. Бойко М. Ф. Чекліст мохоподібних України. Херсон: Айлант, 2008. 232 с.
3. Гиляров М. С. Почвенные беспозвоночные как индикаторы почвенного режима и его изменений под влиянием антропогенных факторов // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М.: Наука, 1982. С. 8-12.

4. Гоблик К. М., Капрусь І. Я. Угруповання ногохвісток (Collembola) лучних ценозів заплави ріки Латориці (Закарпатська низовина) // Проблеми вивчення еволюції та хорології таксономічного різноманіття біоти: матеріали міжнар. наук. конф. Львів, 2011. С. 21–24.
5. Капрусь І. Я. Хорологія різноманіття колембол (філогенетичний, типологічний і фауністичний аспекти): автореф. дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.08. К., 2013. 41 с.
6. Кіш Р., Мандрик Є., Мірутенко В. Біотопи Natura 2000 на Закарпатській низовині. Ужгород: Мистецька Лінія, 2006. 64 с.
7. Козловський М. П., Капрусь І. Я., Рот М. Антропогенні зміни ґрунтових безхребетних у заплавної лісових екосистемах басейну Верхнього Дністра // Дослідження басейнової екосистеми Верхнього Дністра: зб. наук. пр. Львів, 2000. С. 123-137.
8. Криволюцький Д. А., Покаржевський А. Д., Сизова М. Г. Почвенная фауна в кадастре животного мира. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та, 1985. 96 с.
9. Кузнецова Н. А. Биотопические группы коллембол (Collembola) в подзоне широколиственно-хвойных лесов Восточной Европы // Зоол. журнал. 2002. Т. 81. № 3. С. 306–315.
10. Кузнецова Н. А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: ГНО Прометей, 2005. 244 с.
11. Лебедева Н. В., Дроздов Н. Н., Криволюцький Д. А. Биологическое разнообразие. М.: ГИЦ Владос, 2004. 432 с.
12. Методы почвенно-зоологических исследований / под ред. М. С. Гилярова. М.: Наука, 1975. 280 с.
13. Надточий С. Э. Население коллембол сосняков различных типов и его изменение в результате мелиорации : автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. М., 1992. 17 с.
14. Определитель высших растений Украины / Д. Н. Доброчаева, М. И. Котов, Ю. Н. Прокудин (отв. ред.) и др. К.: Наук. думка, 1987. 548 с.
15. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
16. Покаржевський А. Д., Гонгальський К. Б., Зайцев А. С., Савин Ф. А. Пространственная экология почвенных животных. М.: Т-во науч. зданий КМК, 2007. 174 с.
17. Полевой определитель почв / Полупан Н. И. и др. К.: Урожай, 1981. 320 с.
18. Світова реферативна база ґрунтових ресурсів 2006 (World reference base for soil resources 2006) / перекл. С. М. Польшина, В. А. Нікорич. Чернівці: Рута, 2007. 200 с.
19. Стебаева С. К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоол. журнал. 1970. Т. 44. № 10. С. 1437–1454.
20. Чернов Ю. И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 160–216.
21. Цалан Ю. В., Шрубович Ю. Ю. Колемболи (Collembola) заплавної долини ріки Латориці // Наук. записки Держ. природозн. музею. Львів, 2008. Вип. 24. С. 177–184.
22. Цалан Ю. В. Вплив гідромеліорації на угруповання ногохвісток (Collembola) заплавної діброви Закарпаття // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. 2008. Вип. 23. С. 254–258.
23. Цалан Ю. В. Таксономічна і типологічна структура фауни Collembola заплавної долини ріки Латориці та її природоохоронне значення // Наук. записки Держ. природозн. музею. Львів, 2010. Вип. 26. С. 51-60.
24. Цалан Ю. В. Антропогенні трансформації угруповань колембол (Collembola) в заплавної лісах Закарпаття : автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.16. К., 2011. 20 с.

25. *Bellinger P. F., Christiansen K. A., Janssens F.* 1996-2013. Checklist of the Collembola of the World [Electronic resource]. Режим доступу: <http://www.collembola.org>
26. *Magurran A. E.* Measuring Biological diversity. Blackwell Publishing company, 2004. 256 p.
27. *Russell D. J., Hauth A., Fox O.* Community dynamics of soil Collembola infloodplains of the Upper Rhine Valley // *Pedobiologia*. 2004. Vol. 48. P. 527–536.
28. *Sterzynska M., Shrubovych J., Kaprus' I.* Effect of hydrologic regime and forest age on Collembola in riparian forests // *Appl. Soil Ecol.* 2014. Vol. 75. P. 199–209.
29. *Stöcker G., Bergmann A.* Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. 1. Modellbildung, Modellrealisierung, Dominanzklassen // *Arch. Naturschutz u. Landschaftsforschung*. 1977. Vol. 17. N 1. S. 1–26.
30. *Whittaker R. H.* Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. 1972. N 21. P. 213–251.

*Стаття надійшла до редакції 26.01.22*

*доопрацьована 03.05.22*

*прийнята до друку 04.05.22*

## **TRANSFORMATION OF COLLEMBOLA COMMUNITIES OF FLOOD HABITATS OF THE TRANSCARPATIAN LOWLAND UNDER THE INFLUENCE OF DRAINING MELIORATION**

**K. Goblyk<sup>1</sup>, I. Kaprus<sup>2,3</sup>, O. Orlov<sup>3</sup>, M. Ragulina<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>*Uzhgorod National University  
14, Universytetska St., Uzhgorod 88000, Ukraine*

<sup>2</sup>*Ivan Franko National University of Lviv  
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine*

<sup>3</sup>*State Museum of Natural History, NAS of Ukraine  
18, Teatralna St., Lviv 79008, Ukraine*

*e-mail: kaprus63@gmail.com; ihor.kaprus@lnu.edu.ua*

Collembola's communities of flood complexes in the Transcarpathian lowlands and changes in their taxonomic, biotopic and ecological structures under the influence of hydrotechnical melioration on the example of Latoritsa River were investigated. Two types of biotopes: natural (floodplain meadows of river valleys) and hydro-ameliorated (lowland hay meadows) have been studied. Because of our research, 46 species of Collembola were discovered in the meadow biotopes of natural and transformed floodplain complexes. In the meadow habitats of the meliorated floodplain (dammed from the river), the total species richness is greater than in the flooded (37 species). The upper litter and deep-soil forms of collembols are predominated in the life forms spectrum of the natural floodplain. The spectrum of biotope groups, which dominated eurytopic and meadow-steppe species groups, together make up 46% of the total diversity. Hydrotechnical melioration of the floodplain leads to an increase in Entomobryidae and Hypogastruridae families and a decrease in Neanuridae, compared to undrained part of floodplain.

Members of all major families of Collembola presented in a composition of investigated taxonomical groups. Hydrotechnical melioration of the floodplain leads to an increase in the species richness of the Entomobryidae and Hypogastruridae families and the reduction of Neanuridae. Thus, the transformation of the investigated floodplain complexes causes a noticeable increase in the number of meadow, meadow-steppe and meadow-forest species in

the fragmented Colembolla taxocenes, a significant decrease in the forest, meadow-bogs species and the total elimination of near-water ones. So, in the spectra of the hygropreference, a decrease in the representation of hygrophilic and hygromesophilic Collembola complexes due to their substitution by xeromesophilic and xeroresistant groups were recorded for a certain ecological vector. The ecological structure destruction of Collembola communities, which are reflected through appreciable reconstructions of taxocenes and changes of their structural and functional integrity, indicate a negative transformation in floodplain complexes under the hydrotechnical melioration.

*Keywords:* Collembola, floodplain complexes, Transcarpathian lowlands, melioration

## ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ СФАГНОВИХ МОХІВ НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНСЬКИХ ГОРГАН

С. Притула, З. Мамчур, Ю. Драч

Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна  
e-mail: Serhii.Prytula@lnu.edu.ua

У статті узагальнено сучасні відомості про екологічні особливості сфагнових мохів на території гірського масиву Горгани на основі власних польових досліджень, літературних і гербарних даних. Територія Горган становить особливий інтерес, оскільки є унікальною завдяки великій кількості кам'яних розсіпів (горгани, греготи, цекоти) та майже повній відсутності полонин, типових для інших гірських масивів Українських Карпат. Це одна з найбільш заліснених і найменш заселених територій в Українських Карпатах. Горгани – порівняно важкодоступний гірський масив, тому дуже важливими є дослідження біоти, у тому числі сфагнових мохів.

Загалом, для території дослідження відомо 23 видів сфагнів. Встановлено, що *Sphagnum quinquefarium*, *S. capillifolium*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, *S. squarrosum* є найпоширенішими видами роду на території дослідження.

Серед екогруп сфагнових мохів стосовно світлового режиму переважають субгеліофіти (39 %), за спектром гідроморф характерне переважання гігрофітів (76 %). За трофністю середовища переважна більшість сфагнів є олігомезотрофами й евмезотрофами. За рН ґрунту – 39 % є ацидофілами.

Для сфагнів характерні дві основні життєві форми: дернина (Tf) і пучок (Tuft), а *S. cuspidatum* за певних умов може утворювати вторинну життєву форму, що представлена водною колонією (Ac).

Види *S. centrale*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. warnstroffii* найчутливіші до ступеня окультуреності ландшафту. Вони зазвичай ростуть в агемеробних угрупованнях, а вид *S. fallax* є найбільш витривалим і може траплятись у широкому діапазоні від агемеробних до евгемеробних екосистем.

Показано актуальність вивчення сфагнів, оскільки вони поширені значно рідше, ніж інші види з відділів мохоподібних, бо приурочені до вузького кола біотопів. Популяції сфагнів і їхні екологічні показники мають великий потенціал для використання як індикаторів стану природних екосистем, адже є чутливими як до змін клімату, так і до антропогенного навантаження. Унаслідок глобальних змін в екосистемах Карпатського регіону, різких змін умов зволоження, антропогенної трансформації природних екосистем, руйнування природних оселищ, помірної рекреаційного навантаження ймовірними є загрози популяціям сфагнових мохів. Тому для їхнього збереження необхідне вивчення змін, які відбуваються зі сфагнами за останні десятиліття.

*Ключові слова:* сфагни, видове різноманіття, екологічні групи, гемеробність, Горгани

Сфагнові мохи належать до відділу Bryophyta Schimp., класу Sphagnopsida Schimp., порядку Sphagnales Limpr., родини Sphagnaceae Dumort., роду *Sphagnum* L. Для території України за даними М. Бойка [19] відомо 32 види роду *Sphagnum*, для Українських Карпат – 30 видів. Найбільше даних про сфагни Українських Карпат, у тому числі Українських



Горган, є у працях К. Зерова (Флора печіночних і сфагнових мохів України, 1964) та К. Зерова, Л. Партики (Мохоподібні українських Карпат, 1975) [4, 5], С. Нипорко із заповідника «Горгани» [9], а також монографії «Національний природний парк «Синевир». Історія та сьогодення» [14] і статті «Мохоподібні криволісся сосни гірської (*Pinus mugo* Turra) та вільхи зеленої (*Alnus viridis* DC.)» [15]. Проте, оскільки досі значна територія Горган не охоплена дослідженням цієї групи бріофітів, важливо з'ясувати не лише видовий склад, але й екологічні особливості сфагнів у різних екотопах.

Сфагнові мохи є одними з кріофітів, найбільш залежних від низки чинників, насамперед умов середовища: зволоження, рН, висоти над рівнем моря, типів оселищ, ступеня трансформації рослинного покриву унаслідок антропогенного впливу, в тому числі забруднення і рекреаційного навантаження, змін клімату тощо [20, 23, 27–30, 33]. За наявністю певних видів сфагнових мохів на болотах можна судити про ступінь трофності, тобто про абсолютне і відносне багатство болотних екотопів, яке визначається характером відкладень, ґрунотвірними породами та багатством солей ґрунтових вод, які доступні рослинам [2, 31, 33]. Як відомо з літературних даних, сфагни є хорошими індикаторами кислотності ґрунту, показниками зменшення вологості унаслідок зміни доступності води в екосистемах і сезонних коливань температури, що призводить до зменшення видового складу й обмеження поширення сфагнових мохів. Також викопні зразки сфагнових мохів у торфовищах використовують як індикатори минулих кліматичних змін [20, 24, 29].

Тому вивчення цієї групи бріофітів як найменш дослідженої, але перспективної з огляду на їхню індикаторну цінність, а також через значну залежність від антропогенного тиску в екосистемах (різкі зміни умов зволоження, руйнування природних оселищ, рекреаційне навантаження) є надзвичайно актуальним. Метою нашої роботи було виявити екологічні групи сфагнових мохів на території Горган за результатами власних досліджень та даними літературних джерел і матеріалів Гербаріїв.

#### Матеріали та методи

Горгани – унікальний для Карпат гірський масив, для якого характерною є велика кількість кам'яних розсипів і осипищ (греготів) за майже повної відсутності типових для Карпат полонин. Це одна з найбільш заліснених і найменш заселених територій в Українських Карпатах [16]. Гірський масив Горгани лежить на території Закарпатської (Хустський і Тячівський р-ни) й Івано-Франківської (Калуський, Івано-Франківський і Надвірнянський р-ни) областей. Масив простягається на 80 км з північного заходу (від Вишківського (Торунського) перевалу (941 м) на південний схід (до Татарського (Яблуницького) перевалу), ширина становить близько 40 км. На заході долини річок Мізунки і Ріки відмежовують їх від Бескидів, а на сході долини Прутця і Прута – від Чорногори та Покутсько-Буковинських Карпат. Ландшафти Горган характеризуються досить своєрідною будовою: мають не дуже великі висоти (у середньому 1400–1500 м), але при цьому зі значними перепадами. Зі сходу на захід Горгани поділяють на Крайові низькогірні, Зовнішні (Скибові) і Привододільні (Внутрішні) Горгани [1].

Польові дослідження проводили упродовж вегетаційних періодів 2020–2021 рр. на території Українських Горган у межах Івано-Франківської обл. (рис. 1). Збори сфагнових мохів здійснювали маршрутним методом. Дослідження проводили на територіях:

- Гори Ігровець (48°35'46.0»N 24°06'04.3»E), Висока (48°36'29.2»N 24°05'33.9»E), Боревка (48°34'06.1»N 24°05'42.4»E), Лопушна (48°33'46.0»N 24°06'12.1»E), Мала та Велика Сивуля (48°32'48.3»N 24°07'20.2»E) (Івано-Франківський р-н);
- Природний заповідник «Горгани»: беріг річки Бистриці Надвірнянської

(48°29'10.2»N 24°16'20.7»E), потік Джурджинець (48°28'31.8»N 24°18'03.4»E), гори Поленський (48°27'09.6»N 24°20'00.8»E) та Пікун (48°26'18.9»N 24°20'53.6»E)); гора Хом'як (48°22'02.6»N 24°29'46.9»E) (Надвірнянський р-н);

- Болото Ширковець (48°54'08.2»N 23°50'21.5»E) (Калуський р-н).

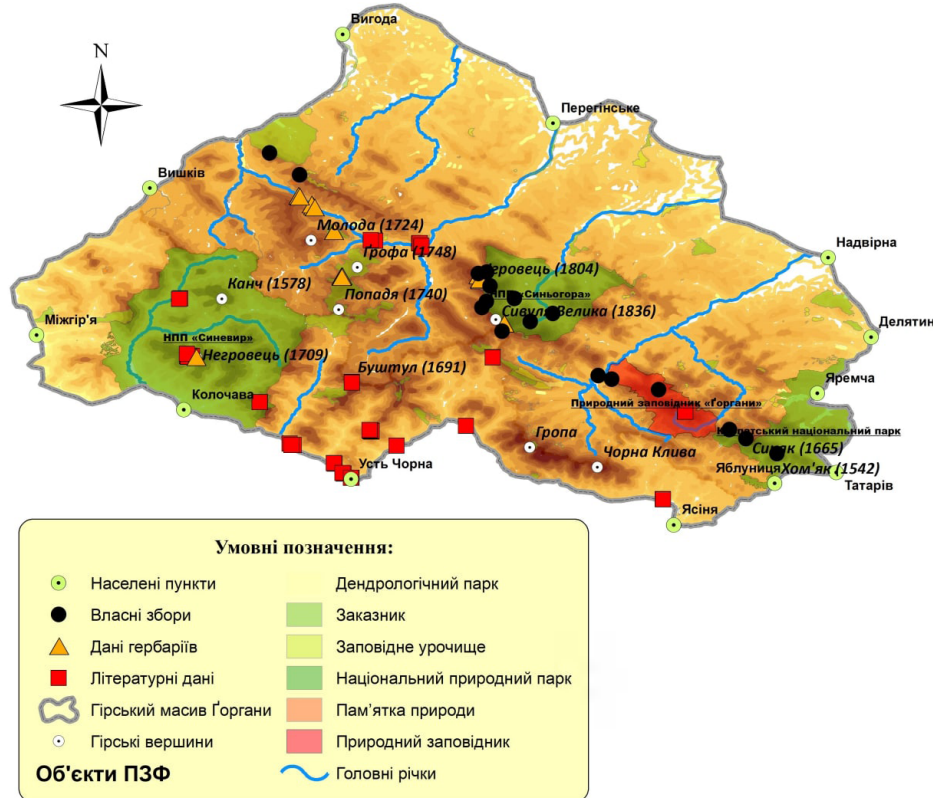


Рис. 1. Картохсхема території дослідження: ● – місця збору матеріалів, ▲ – дані гербарних джерел, ■ – дані літературних джерел

Зібрано понад 190 гербарних зразків сфагнів. Визначення проводили за традиційними методиками, наукові назви видів подано за N. G. Hodgetts et al. (2020) [26]. Проаналізовано матеріали Гербаріїв (кафедри екології ЛНУ ім. Івана Франка, Державного природознавчого музею НАН України (LWS), Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного (KW)) та літературні дані [4, 5, 9, 14, 15].

Екологічну характеристику проводили на основі власних спостережень, використовуючи дані екологічних шкал Еленберга, а також літературних джерел [17, 22, 25]. Серед гідроморф сфагнових мохів виділяли гігрозоміофіти, гідрофіти, гідрогідрофіти, гідроміофіти; геліоморф: гемісціофіти, субгеліофіти, геліофіти, ультрагеліофіти. За трофністю субстрату: оліготрофи, олігомезотрофи, мезотрофи, мезоевтрофи, евмезотрофи, евтрофи. За хімізмом субстрату виділили: гіперацидофіли, ацидофіли, субацидофіли. Життєві форми виділяли за М. Гілом та ін. [25].

Поширення сфагнових мохів в екосистемах того чи іншого ступеня гемеробності [18] та встановлення гемеробності виду визначали на основі власних спостережень і даних К. Дірсена [21].

За частотою трапляння сфагнів виділили 5 груп: (i) – трапляються дуже рідко, відомі лише з одного локалітету; (ii) – рідко, відомі з двох-трьох локалітетів; (iii) – малопоширені, відомі від чотирьох до дев'яти; (iv) – часто поширені; відомі від 10 до 24 локалітетів; (v) – звичайні, відомі з 25 і більше локалітетів [33].

#### Результати і їхнє обговорення

На основі результатів власних зборів і досліджень, матеріалів Гебаріїв було проаналізовано понад 400 зразків видів сфагнових мохів. На основі цих даних, а також літературних джерел, складено список із 23 видів, які знайдені упродовж останніх 100 років на території Українських Горган [4, 5, 9, 14, 15].

За сучасною класифікацією сфагнових мохів у родині Sphagnaceae виділяють 10 підродів, зокрема, для території дослідження є характерними чотири, серед яких найбільшим числом видів представлені *Acutifolia* (10) і *Cuspidata* (8), а найменшим числом видів – підрід *Sphagnum* (4) і підрід *Subsecunda* (1) (табл. 1).

Сфагнові мохи ростуть на ґрунті перезволожений місць, насамперед на болотах і в заболочених лісах, знайдені також на мокрому камінні (рис. 2).



Рис. 2. Сфагнові мохи Горган: 1 – *Sphagnum palustre* на болоті (Природний заповідник «Горгани», беріг річки Бистриці Надвірнянської (48°29'10.2»N 24°16'20.7»E)); 2 – *S. quinquefarium* на ґрунті заболоченого хвойного лісу (Природний заповідник «Горгани», потік Джурджинець (48°28'31.8»N 24°18'03.4»E)); 3 – *S. capillifolium* на мокрому камінні серед гірських осипів (гори Ігровець, Висока (48°36'29.2»N 24°05'33.9»E))

Таблиця 1

Сфагни Українських Ґорґан: видовий склад і екологічна характеристика

Вид	Ґеліоморфа	Гідроморфа	Реакція на кислотність	Ґемеробність**	Трофність
Subgenus <i>Sphagnum</i>					
<i>Sphagnum centrale</i> C. Jensen*	<i>субґеліофіт</i>	гіромезофіт-гірофіт	гіперацидофіл-ацидофіл	аґем-олігоґем.	евтроф
<i>Sphagnum divinum</i> Flatberg & Hassel	ґеліофіт-ультраґеліофіт	гірофіт	гіперацидофіл	аґем-мезоґем.	олігоґемезотроф
<i>Sphagnum palustre</i> L.	субґеліофіт	гіромезофіт-гірофіт	ацидофіл	аґем-мезоґем.	евмезотроф
<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.	ґеліофіт-ультраґеліофіт	гірофіт-гідроґірофіт	гіперацидофіл	аґем-мезоґем.	евмезотроф
Subgenus <i>Acutifolia</i> (Russow) A.J.Shaw					
Section <i>Squarrosa</i> (Russow) Schimp.					
<i>Sphagnum squarrosus</i> Cromb.	ґеміціофіт-субґеліофіт	<i>гірофіт</i>	ацидофіл-субацидофіл	аґем-мезоґем.	евмезотроф
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.	ґеліофіт-ультраґеліофіт	гірофіт	ацидофіл-субацидофіл	аґем-мезоґем.	евмезотроф
Section <i>Acutifolia</i> Wilson.					
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	<i>субґеліофіт</i>	гірофіт	ацидофіл	аґем-мезоґем.	олігоґемезотроф
<i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.	ґеліофіт-ультраґеліофіт	гірофіт	гіперацидофіл	аґем-мезоґем.	оліготроф
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russ.	ґеміціофіт-субґеліофіт	гірофіт	гіперацидофіл-ацидофіл	аґем-мезоґем.	мезотроф
<i>Sphagnum quinquefarium</i> (Braithw.) Warnst.	ґеміціофіт	гірофіт	ацидофіл-субацидофіл	аґем-мезоґем.	мезотроф
<i>Sphagnum rubellum</i> Wils.	субґеліофіт-ультраґеліофіт	гірофіт	гіперацидофіл-ацидофіл	аґем-мезоґем.	оліготроф
<i>Sphagnum russowii</i> Warnst	субґеліофіт	гірофіт	ацидофіл	аґем-мезоґем.	олігоґемезотроф
<i>Sphagnum subnitens</i> Russow et Warnst.	субґеліофіт-ґеліофіт	гірофіт	ацидофіл	аґем-мезоґем.	мезотроф
<i>Sphagnum warnstroffii</i> Russ.	субґеліофіт	гірофіт-гідроґірофіт	ацидофіл-субацидофіл	аґем-олігоґем.	евмезотроф

Закінчення табл. 1

Вид	Геліоморфа	Гідроморфа	Реакція на кислотність	Гемеробність**	Трофність
Subgenus <i>Subsecunda</i> (Lindb.) A.J.Shaw.					
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	субгеліофіт-геліофіт	гірофіт	ацидофіл-субацидофіл	агем-мезогем.	евмезотроф
Subgenus <i>Cuspidata</i> Lindb.					
<i>Sphagnum angustifolium</i> (C. Jensen ex. Russow) C. Jensen	субгеліофіт	гірофіт	ацидофіл	агем-мезогем.	оліго-мезотроф
<i>Sphagnum cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm.	геліофіт-ультрагеліофіт	гідрогірофіт-гідрофіт	гіперацидофіл	агем-мезогем.	оліго-мезотроф (близький до оліготрофа)
<i>Sphagnum fallax</i> (Klinggr.) Klinggr (var. <i>rescurvum</i> )	субгеліофіт	гірофіт-гідрогідрофіт	ацидофіл	агем-евгем.	оліго-мезотроф
<i>Sphagnum flexuosum</i> Dozy et Molk.	субгеліофіт	гідрогірофіт-гідрофіт	ацидофіл	агем-мезогем.	мезотроф
<i>Sphagnum majus</i> (Russow) C. Jensen	субгеліофіт-геліофіт	гідрогірофіт	гіперацидофіл-ацидофіл	агем-олігогем.	оліго-мезотроф
<i>Sphagnum obtusum</i> Warnst.	геміціофіт-ультрагеліофіт	<i>gibberiform</i>	ацидофіл	агем-олігогем.	евмезотроф
<i>Sphagnum riparium</i> <b>Angstr.</b>	субгеліофіт	гідрогірофіт	ацидофіл	агем-мезогем.	мезотроф
<i>Sphagnum tenellum</i> (Brid.) Pers. ex Brid.	геліофіт-ультрагеліофіт	гідрогірофіт-гірофіт	гіперацидофіл-ацидофіл	агем-мезогем.	оліготроф

**Примітки:** \*автори видів – за N. G. Hodgetts et al. (2020) [26]; \*\* агем. – агемероби, олігогем. – олігогемероби, мезогем. – мезогемероби, евгем. – евгемероби

Для сфагнів характерні дві основні екоморфи: дернина (Tf) та пучок (Tuft) [25], які сприяють утворенню суцільного килиму з переплечених багатьох стебел рослин, завдяки чому сфагнові мохи можуть зменшити випаровування і тривалий час утримувати воду. І тільки *S. cuspidatum* у відповідних умовах зволоження (добре заводнених) може утворювати вторинну життєву форму, що представлена водною колонією (Ac).

За літературними даними [21], види *S. centrale*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. warnstroffii* найчутливіші до ступеня окультуреності ландшафту. Вони зазвичай обирають агемеробні угруповання із майже відсутнім антропогенним впливом (в умовах Горган – це греготи на схилах, вершинах; скелі, болота у пралісах), а також олігогемеробні (малоокультурені), які зазнають незначного впливу людини (ліси з незначним лісовим доглядом, болота, що мають незначні зміни водного режиму). Натомість значна кількість видів сфагнів (18 видів, 76 %) мають ширший діапазон толерантності щодо гемеробії (табл. 2).

Вид *S. fallax* є найвитривалішим до антропогенного впливу, може траплятися у широкому діапазоні від агемеробних до евгемеробних екосистем (культурні угруповання, керовані людиною, – пасовищні, сегетальні й рудеральні угруповання). Знайдено сім зразків цього виду, загалом вид часто траплявся на туристичних маршрутах, зокрема, по дорозі на полонину Боревку, та на полонині Рущина (Зовнішні (Скибові) Горгани).

На території Горган унаслідок антропогенної діяльності сформувалися також полігемеробні та метагемеробні екосистеми, однак сфагни в таких умовах не трапляються.

Таблиця 2

Види сфагнових мохів у різних гемеробних зонах Горган

Зони гемеробії		
Агемеробна – Олігогемеробна	Агемеробна – Мезогемеробна	Агемеробна – Евгемеробна
<i>Sphagnum obtusum</i> , <i>S. warnstroffii</i> , <i>S. centrale</i>	<i>S. majus</i> , <i>S. papillosum</i> , <i>S. squarrosum</i> , <i>S. teres</i> , <i>S. capillifolium</i> , <i>S. fuscum</i> , <i>S. girgensohnii</i> , <i>S. quinquefarium</i> , <i>S. rubellum</i> , <i>S. russowii</i> , <i>S. subnitens</i> , <i>S. subsecundum</i> , <i>S. angustifolium</i> , <i>S. cuspidatum</i> , <i>S. flexuosum</i> , <i>S. riparium</i> , <i>S. tenellum</i>	<i>Sphagnum fallax</i>

Відомо, що сфагни унаслідок їхніх анатомо-морфологічних особливостей дуже залежні від вологості середовища. Тому вони трапляються в екосистемах високогірних озер, річок, потоків, джерел, боліт, будучи, відповідно, найменш знищеними (агемеробні – олігогемеробні), а також на берегах, які піддаються більш нищівним навантаженням і відповідають мезогемеробним умовам.

Для сфагнових мохів важливими екологічними параметрами є світло, зволоження, трофність і кислотність субстрату.

Серед екогруп сфагнових мохів стосовно світлового режиму переважають субгеліофіти (39 %), що пояснюється насамперед анатомо-морфологічними особливостями будови сфагнових мохів [24, 28, 32].

Сфагни – види боліт і перезволожених територій, тому для них характерне переважаання гідрофітів (18 видів – 76 %). Відомо, що у сфагнів, як і у всіх мохоподібних, відсутні продихи, але завдяки таким анатомо-морфологічним особливостям як: архітектура розгалуження, розмір і розташування листків та наявність у листках і стеблах гіалінових

клітин, які забезпечують збереження води, вони пристосувалися до конкретних умов і є дуже залежними від найменших змін у їхніх мікрооселищах [28, 32].

Що стосується рН режиму ґрунту, то сфагни обирають кислі субстрати. За спектром ацидофільності виділено чотири групи.

Гіперацидофіли (17 %): *S. divinum*, *S. papillosum*, *S. fuscum*, *S. cuspidatum*.

Гіперацидофіли-ацидофіли (22 %): *S. centrale*, *S. girgensohnii*, *S. rubellum*, *S. majus*, *S. tenellum*.

Ацидофіли (39 %): *S. palustre*, *S. capillifolium*, *S. russowii*, *S. subnitens*, *S. angustifolium*, *S. fallax*, *S. flexuosum*, *S. obtusum*, *S. riparium*.

Ацидофіли-субацидофіли (22 %): *S. squarrosom*, *S. teres*, *S. quinquefarium*, *S. warnstroffii*, *S. subsecundum*.

За трофністю середовища виділено оліготрофи, олігомезотрофи, мезотрофи, евмезотрофи, евтрофи. Переважна більшість сфагнів є олігомезотрофами й евмезотрофами. Олігомезотрофи (30 %) *S. divinum*, *S. capillifolium* часто траплялися на кам'яних осипах і у хвойному лісі на землі, *S. russowii* поширений як на ґрунті й у хвойних лісах, так і на болітцях, разом з *S. centrale* і *S. palustre*, які мали незначне проєктивне покриття. *S. angustifolium*, *S. cuspidatum*, *S. fallax* часто траплялися на перезволожених ділянках, зазвичай на заболочених територіях. Для *S. majus* відомі поодинокі знахідки, на ґрунті у лісах і на заболочених територіях – оліготрофних болотах. До евмезотрофів (30 %) належать: *S. palustre*, знайдений зі середнім проєктивним покриттям на болоті, що виникло на місці озера антропогенного походження, *S. squarrosom* – трапляється у різних локалітетах, найчастіше у заболочених місцях хвойного лісу зі середнім проєктивним покриттям, *S. papillosum*, *S. warnstroffii*, *S. obtusum*, *S. subsecundum*, *S. teres* – поодинокі знахідки за літературними даними на перезволожених ділянках, зазвичай заболочених територіях.

Серед мезотрофів (22 %) знайдено: *S. girgensohnii*, *S. quinquefarium*, які досить часто траплялись у різних локалітетах, у мішаних і хвойних лісах, переважно на зволоженому субстраті підстилки, зі значним проєктивним покриттям, утворюючи спільні синузії; *S. subnitens*, *S. flexuosum*, *S. riparium* – поодинокі знахідки на перезволожених ділянках, переважно заболочених територіях. Оліготрофами (13 %) є: *S. fuscum*, *S. rubellum*, *S. tenellum*. До евтрофів (5 %) належить *S. centrale*, що знайдений на полонині Рущина на окраїнах верхового болота.

За поширеністю сфагнів у Горганах виділено 5 груп:

(i) – трапляються дуже рідко, відомі лише з одного локалітету: *S. papillosum*, *S. teres*, *S. subnitens*, *S. warnstroffii*, *S. riparium*, *S. tenellum*;

(ii) – трапляються рідко, відомі з двох-трьох локалітетів: *S. subsecundum*, *S. majus*;

(iii) – малопоширені, відомі від чотирьох до дев'яти місць: *S. centrale*, *S. fuscum*, *S. rubellum*, *S. angustifolium*, *S. cuspidatum*, *S. obtusum*;

(iv) – часто поширені, відомі від 10 до 24 локалітетів: *S. divinum*, *S. palustre*, *S. fallax*, *S. flexuosum*;

(v) – звичайні, відомі з 25 або більше місць: *S. squarrosom*, *S. capillifolium*, *S. girgensohnii*, *S. quinquefarium*, *S. russowii*.

Досліджуючи сфагни території Горган, встановили, що найпоширенішими видами є *S. quinquefarium*, *S. capillifolium*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, *S. squarrosom*. Так, за результатами досліджень найбільше виявлено зразків видів: *S. quinquefarium* – 55, *S. capillifolium* – 29, *S. girgensohnii* – 17, *S. russowii* – 17, *S. squarrosom* – 11, що трапляються переважно у таких оселищах: болота і заболочені території, осипи (характерний біотоп для



усього гірського масиву Горгани), у хвойних і мішаних лісах. Ці види сфагнових мохів (див. таблицю) переважно обирають помірно затінені ділянки, доволі вологі умови й ростуть за умов низьких значень рН і зазвичай на бідних за трофністю субстратах.

Не виключаємо можливості, що види, які приурочені до агемеробних-олігогемеробних умов і мають невисокі показники трапляння (дуже рідко – *S. warnstroffii*, рідко – *S. majus* або ж є малопоширеними – *S. centrale*, *S. obtusum*), вивчені недостатньо через складність польових досліджень у важкодоступних місцевостях гірського масиву Горгани.

Однак багато видів не підтверджено сучасними знахідками, а про деякі маємо лише поодинокі дані: *S. papillosum*, *S. teres*, *S. subnitens*, *S. tenellum*. Вид *S. subnitens* у другому виданні Червоної книги (1996) наведений для НПП «Синевир», проте у праці А. Бороша і Л. Вайди (1968–1969), на яку посилались українські бріологи (Зеров, Партика 1975), цей вид подано для Горгани без зазначення конкретного місцезнаходження [5, 14].

Рід сфагнум приурочений до амфібіальних біотопів. Маючи пристосування до життя в такому середовищі, він чутливо реагує на зміни гідрологічного режиму [13, 20, 28, 33]. Зважаючи на кардинальні зміни упродовж останнього століття, деякі види сфагнів могли зникнути або ж суттєво скоротити свій ареал в Українських Карпатах.

Території Українських Карпат властива зміна гідрологічного режиму в комплексі з кліматичними змінами [3, 6–8, 10]. Ці чинники, а також надмірне рекреаційне навантаження спричинюють трансформацію екотопів, насамперед озер, річок, потоків, джерел, боліт тощо, а це суттєво впливає на видовий склад сфагнів. Зокрема, з території Чорногори відомо 26 видів сфагнів, а за останнє десятиліття знайдено 21 [11–13]. Тому важливим є якнайповніше виявлення сфагнових мохів для з'ясування реакції цієї групи бріофітів на антропогенні зміни карпатських екосистем.

Вивчення та порівняння видового складу й екологічної структури сфагнів із різних територій гемеробності дає можливість зробити висновок про залежність видового багатства від ступеня гемеробії відповідної екосистеми. Сприятливі умови для видів цього роду в агемеробних – мезогемеробних екосистемах. Однак, зважаючи на ймовірні зміни у сфагнових покривах гірського масиву Горгани унаслідок глобальних змін в екосистемах, збільшення антропогенного пресу (масові вирубки, посилення рекреаційного навантаження, зокрема, інтенсивний розвиток гірського туризму тощо), актуальним є подальше дослідження видового складу й екологічної структури сфагнових мохів.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Байцар А. Горгани, греготи, цекоти в Українських Карпатах: генезис, поширення та морфологія // Проблеми геоморфології і палеогеографії Українських Карпат і прилеглих територій. 2014. С. 10–16. Режим доступу: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/prgeotopral\\_2014\\_2014\\_4](http://nbuv.gov.ua/UJRN/prgeotopral_2014_2014_4).
2. Бойко М. Ф. Характеристика мохоподібних як індикаторів стану навколишнього середовища // Чорноморськ. ботан. журнал. 2010. Т. 6. № 1. С. 35–40.
3. Дмитрах Р. І. Вплив кліматичних змін на популяції видів трав'яних рослин в сучасних умовах високогір'я Українських Карпат // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2019. Вип. 81. С. 47–52. DOI: <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2019.81>
4. Зеров Д. К. Флора печіночних і сфагнових мохів України. К.: Наук. думка, 1964. 356 с.
5. Зеров Д. К., Партика Л. Я. Мохоподібні Українських Карпат. К.: Наук. думка, 1975. 230 с.



6. Кияк В. Г. Адаптаційні зміни малих популяцій рідкісних і ендемічних видів рослин високогір'я Українських Карпат в умовах антропопресії // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. 2016. Т. 7 (14). № 2. С. 137–150.
7. Кияк В. Г., Білонога В. М. Сучасні структурні зміни популяцій рослин високогір'я Українських Карпат // Наук. зап. Держ. природозн. музею. 2016. Вип. 32. С. 39–48. Режим доступу: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/Nzdrp\\_2016\\_32\\_7](http://nbuv.gov.ua/UJRN/Nzdrp_2016_32_7)
8. Кліматогенні зміни рослинного світу Українських Карпат : монографія / Дідух Я. П., Чорней І. І., Буджак В. В. та ін.; наук. ред. Я. П. Дідух, І. І. Чорней. Чернівці: Друк Арт, 2016. 280 с.
9. Клімук Ю. В., Міскевич У. Д., Якушенко Д. М. та ін. Природний заповідник «Горгани». Рослинний світ. К.: Фітосоціоцентр, 2006. 400 с.
10. Кобів Ю. Й. Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат // Укр. ботан. журнал. 2009. Т. 66. № 4. С. 451–465. Режим доступу: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/UBJ\\_2009\\_66\\_4\\_3](http://nbuv.gov.ua/UJRN/UBJ_2009_66_4_3)
11. Мамчур З. І., Драч Ю. А., Чуба М. В., Данилків І. С. Матеріали до бріофлори високогір'я Чорногори (Українські Карпати) // Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень: мат-ли V Міжнар. конф. (19 квіт. 2018 р., м. Чернівці). Чернівці: Друк Арт, 2018. С. 157–159.
12. Мамчур З., Драч Ю., Чуба М., Данилків І. Раритетні види мохоподібних високогір'я Чорногірського масиву (Українські Карпати) // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: мат-ли V Міжнар. конф. (25–28 травня 2018 р., Херсон). Херсон: ФОП Вишемирський В.С., 2018. С. 121–124.
13. Мамчур З. І., Драч Ю. А., Чуба М. В. Рідкісні види мохоподібних високогір'я Українських Карпат: Мармароський і Чорногірський хребти // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2019. Вип. 80. С. 118–128. <https://doi.org/10.30970/vlubs.2019.80.13>
14. Національний природний парк «Синевир». Історія та сьогодення; за ред. О. Б. Колесника, О. Г. Радченка. Ужгород: ТДВ «Патент», 2019. 440 с. (доступно на <https://dspace.uzhnu.edu.ua/jspui/handle/lib/26713>)
15. Савицька А. Г. Мохоподібні криволісся сосни гірської (*Pinus mugo* Turra) та вільхи зеленої (*Alnus viridis* DC.) в Горганах (Українські Карпати) // Чорноморськ. ботан. журнал. 2012. Т. 8. № 2. С. 178–182.
16. Теліш П. Б., Дерев'яний В. В. Рекреаційне використання лісів Скибових Горган // Наук. вісн. НЛТУ України. 2002. 12 (4). С. 323–326.
17. Рыковский Г. Ф., Масловский О. М. Флора Беларуси: Мохообразные: в 2-х т. / под ред. В. И. Парфенова. Минск: Беларуская навука, 2009. Т. 2: Hepaticopsida – Sphagnopsida. 213 с.
18. Blume H-P., Sukopp H. Ökologische Bedeutung anthropogener Bodenveränderungen // Schriftenr. Vegetationskunde. 1976. 10. S. 5–89.
19. Voiko M. F. The Second checklist of Bryobionta of Ukraine // Чорноморськ. ботан. журнал. 2014. Т. 10 (4). Р. 426–487. doi: 10.14255/2308-9628/14.104/2.
20. Campbell C., Granath G., Rydin H. Climatic drivers of Sphagnum species distributions // Frontiers of Biogeography. 2021. 13 (4). doi: 10.21425/F5FBG51146
21. Dierßen K. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. Bryophytorum Bibliotheca Band 2001, 56. Berlin – Stuttgart, J. Cramer. 289 p.
22. Ellenberg H., Leuschner C. Zeigerwerte der Pflanzen Mitteleuropas. In: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Utb. 2010. 1334 S.

23. *Fudali E.* Bryo-chorological analysis of the changes in the moss flora of the Karkonosze Mts glacial cirques during XX century. *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu. Botanika-Steciana* 15. 2011. P. 105–121.
24. *Glime J. M.* Economic and Ethnic Uses of Bryophytes: Bryophyte ecology // Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. 2007. Режим доступу: <http://www.bryoecol.mtu.edu>.
25. *Hill M. O., Preston C. D., Bosanquet S. D. S., Roy D. B.* BRYOATT: attributes of British and Irish mosses, liverworts and hornworts. 2007. Cambridge, Centre for Ecology and Hydrology. 88 p.
26. *Hodgetts N. G., Söderström L., Blockeel T. L.* et al. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus // *J. Bryology*. 2020. 42:1, 1-116, DOI: 10.1080/03736687.2019.1694329
27. *Lazarević P., Pantović J., Szurdoki E.* et al. Distribution, ecology and threat status evaluation of Sphagnum species in Serbia // *Wulfenia*. 2016. 23. P. 37–51.
28. *Mamchur Z., Drach Yu., Prutula S.* Sphagnum mosses of the Male Polissya (Lviv Region) // *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* 2020. Вип. 82. С. 110–120.
29. *Rastogi A., Antala M., Gabka M.* et al. Impact of warming and reduced precipitation on morphology and chlorophyll concentration in peat mosses (*Sphagnum angustifolium* and *S. fallax*) // *Scientific reports*. 2020. 10 (1). P. 1–9.
30. *Vanderpoorten A., Goffinet B.* Introduction to bryophytes. Cambridge University Press. 2009. 328 p.
31. *Van Breemen N.* How Sphagnum bogs down other plants // *Trends in Ecology & Evolution*. 1995. 10 (7). P. 270–275. doi:10.1016/0169-5347(95)90007-1
32. *Weston D. J., Timm C. M., Walker A. P.* et al. Sphagnum physiology in the context of changing climate: emergent influences of genomics, modelling and host-microbiome interactions on understanding ecosystem function // *Plant Cell Environ.* 2015 Sep; 38(9). P. 1737–51. doi: 10.1111/pce.12458. Epub 2014 Dec 7. PMID: 25266403.
33. *Wojtuń B.* Peat mosses (Sphagnaceae) in mires of the Sudetes Mountains (SW Poland): a floristic and ecological study. University of Agriculture, Wrocław, Poland, 2006. 225 p.

Стаття надійшла до редакції 12.04.22

доопрацьована 16.06.22

прийнята до друку 17.06.22

**ECOLOGICAL FEATURES OF SPHAGNUM MOSSES  
ON THE TERRITORY OF UKRAINIAN GORGANY****S. Prytula, Z. Mamchur, Y. Drach***Ivan Franko National University of Lviv  
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine  
e-mail: Serhii.Prytula@lnu.edu.ua*

The article summarizes current information on the ecological features of sphagnum mosses in the Gorgany massif on the basis of own field research, literature and herbarium data. Gorgany's territory is of particular interest since it owns a great amount of debris fields (gorgan, grekhot, tsykot). What is more, the area is unique as it is almost impossible to encounter any mountain meadows there typical of other mountain ranges in the Ukrainian Carpathians. This is one of the most forested and the least inhabited area in Ukrainian Carpathians, it is a relatively inaccessible mountain range, thus the research of biota, including sphagnum mosses is highly newsworthy.

In total, 23 species of sphagnum are known for the study area. *Sphagnum quinquefarium*, *S. capillifolium*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, *S. squarrosum* were found to be the most common species of the genus in the study area.

Among the ecogroups of sphagnum mosses, subheliophytes predominate in relation to the light regime (39 %), regarding the hydromorph spectrum the predominance of hygrophytes (76 %) is observed. According to the trophic nature of the medium, the vast majority of sphagnums are olihomesotrophs (30 %), in terms of soil pH 39 % of mosses are acidophiles.

Sphagnum is characterized by two main life forms: turf (Tf) and tuft (Tuft), and *S. cuspidatum* under certain conditions can form a secondary life form, represented by a water colony (Ac).

Species *S. centrale*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. warnstroffii* are the most sensitive to the degree of landscape cultivation. They usually grow in ahemerob groups, and the species *S. fallax* is the hardiest and can occur in a wide range from ahemerob to euhemerob ecosystems.

The topicality of the study of sphagnums is shown, as they are much less common than other species of mosses, because they are confined to a narrow range of habitats. Sphagnum populations and their ecological indicators have great potential for use as indicators of the state of natural ecosystems, as they are sensitive to both climate change and anthropogenic pressure. Due to global changes in the ecosystems of the Carpathian region, drastic changes in humidification conditions, transformation of potential vegetation, destruction of natural habitats, moderate recreational load, there are possible threats to sphagnum moss populations. Therefore, in order to preserve them, it is necessary to study the changes that occur with sphagnum in recent decades.

**Keywords:** Sphagnum, species diversity, ecology groups of sphagnum mosses, hemeroby, Gorgany

**ГІЛЛЯСТОВУСІ (CLADOCERA) Й ВЕСЛОНОГІ (COPEPODA: CALANOIDA, CYCLOPOIDA) РАКОПОДІБНІ МАСИВИВ РУНА, БОРЖАВА, ВОДОДІЛЬНИЙ (УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ)**

**Т. Микітчак**

*Інститут екології Карпат НАН України  
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна  
e-mail: tarasmkytchak@yahoo.com*

У лентичних водоймах масивів Руна, Боржава, Вододільний відзначено 15 видів планктонних ракоподібних (7 гіллястовусих і 8 веслоногих). На масиві Руна, в урочищах Водівканиа та Прелучний, у водоймах верхів'я річок Гусний і Жденівська об'єкти досліджень виявлено у 13 з досліджених водойм, на масиві Боржава – у п'яти, на масиві Вододільний – у трьох. Проведено проміри розмірів ставу Великої Трусці та двох озерець Боржави. Льодовикове походження Великої Трусці, розташованої у північно-західному напрямку від виположених вершин масиву Руна, є сумнівним. Швидше за все, це штучна водойма загатного походження. Найбільш поширеними на цій території є представники гіллястовусих ракоподібних: *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776) та *Daphnia obtusa* Kurz, 1874. Найбільшої чисельності планктонні ракоподібні на дослідженій території сягають у водоймах природного походження: в озерці Боржава 1 – 170,3 тис.ос./м<sup>3</sup>, у лучній калюжі Вододільного хребта – 253,5 тис.ос./м<sup>3</sup>. У цих угрупованнях домінує *D. obtusa* – 55–97 % від загальної чисельності ракоподібних планктону. Водойми Вододільного є олігосапробними. На масивах Руна та Боржава поодинокі водойми є олігосапробними, інші – β-мезосапробними. За умов малої кількості водойм на масивах Руна, Боржава, Вододільний високу концентрацію різноманіття гідробіонтів відзначено у поодиноких водних оселищах, що значно збільшує вагомість таких водойм у збереженні загального біорізноманіття гірських територій. Наявність стенобіонтних і ендемічних таксонів гідробіонтів (*D. obtusa*, *Mixodiatomus tatricus* (Wierzejski, 1883)) вказує, що ці водойми заслуговують на збереження природних умов існування їхніх оселищ без подальшого збільшення рівня антропопресії. На сьогодні основним негативним фактором антропогенного пресингу в басейнах і акваторіях досліджених високогірних водойм є авто- й мототуризм, вплив яких уже ставить під критичну загрозу стабільне існування їхніх водних екосистем, оскільки майже всі подібні водойми розташовані на узбіччі чи поблизу ґрунтових доріг.

*Ключові слова:* Cladocera, Copepoda, Руна, Боржава, Вододільний, Українські Карпати

Фізико-географічні особливості гірських територій створюють умови для існування специфічних угруповань гідробіонтів. Гірські водойми слугують рефугіумами збереження раритетних таксонів, часто вузькоареальних, стенотопних і ендемічних. Незважаючи на 140-літню історію досліджень гідрофауни Українських Карпат [16], для більшості їхніх територій немає даних щодо різноманіття гідробіонтів. Значна кількість гірських масивів досі вважалася непривабливою для гідроекологічних досліджень через малу кількість водойм і їхню незначну роль у господарському освоєнні. Враховуючи значний інтерес в останні десятиліття до охорони природного біорізноманіття й формування новітньої системи природоохоронних площ (Смарагдова мережа), актуальним стає вивчення

різноманіття безхребетних гідробіонтів на всій території Українських Карпат. Угрупування ракоподібних відіграють важливу роль у розумінні природоохоронної цінності гірських регіонів, вказуючи на ступінь збереження природного стану водних екосистем. Такі дослідження є важливими і з точки зору зоогеографії, екології популяцій і угруповань. Метою цієї роботи було узагальнити результати власних досліджень фауни планктонних ракоподібних масивів Руна, Боржава та Вододільний.

#### Матеріали та методи

Дослідження проводили на території, яка за геоморфологічним поділом належить до Карпатської гірської країни (частина підпровінції Лісистих Карпат) у Полонинсько-Чорногірській області в районі середньовисотного нагірного рельєфу Полонинського хребта (Руна, Боржава) та у Вододільно-Верховинській області в районі Верховинського середньогірського вододільного хребта (Вододільний) [11].

Із літературних джерел [3, 4] з цієї території були відомі *Alona quadrangularis* (гіллястовусі ракоподібні) та *Paracyclops fimbriatus chiltoni* (циклопоїди).

Масив Руна (Полонина Руна, Рівна) належить до Полонинської Рівненської морфоструктури, яка розташована на межиріччі Ужа та Латориці [10]. Найвищими вершинами є Полонина Руна (1480 м) і Високий Верх (1401 м). На масиві беруть початок численні витoki річок Тур'я та Лютянка, лівих приток Ужа. У північно-західному напрямку від встановлених вершин масиву на висоті 840 м н. р. м. розташований став Велика Трусця (Велика Трусця, Комсомольське), у подальшому тексті – СВТ. Водойма є гідрологічною пам'яткою природи місцевого значення «Льодовикове озеро Велике Тростя» площею 1,9 га, яка має важливе наукове й естетичне значення, є місцем відпочинку туристів [13]. Розміри плеса – 131 на 138 м, площа – 1,8 га. Глибина, вочевидь, перевищує 3 м. Контури водойми вказано на рис. 2. У водойму впадає три струмки й відбувається дренаж через штучну загату. Льодовикове походження водойми є сумнівним, оскільки її ложе з північно-західної сторони штучно загачене після Другої світової війни для створення місця відпочинку військових Радянського Союзу. Спочатку через цю загату пролягала основна дорога на г. Полонина Руна. Доступ до вершини згодом проліг через бетонну дорогу зі с. Липовець. За інформацією від місцевих мешканців і туристів, до штучного загачення у першій половині ХХ ст. тут зберігалася невелике болото. Висота насипної загати становить близько 10 м. Плесо майже повністю заросле водними та напівводними рослинами (*Equisetum*, *Carex*, *Lemna*, *Potamogeton* та іншими). Став використовують для любительської риболовлі та стихійно зариблюють місцеві мешканці. На вершині г. Полонина Руна збереглися руїни Тропосферної мережі управління та зв'язку «Барс» радянського часу [14]. Біля руїн на висоті 1475 м н. р. м. розташований мілкий ставок-калюжа (СПР1). Його берегова лінія дуже хвиляста, загальні розміри плеса становлять 18 на 10 м, глибина до 0,4 м. Береги й частина плеса вкриті лучною рослинністю та *Callitriche*. Поряд із ним (1473 м н. р. м.) розташований ставок (СПР2) розмірами 9 на 8 м, глибина до 1,6 м. Його береги вкриті лучною рослинністю. Посередині плеса лежить металева тарілка діаметром більше 2 м. На висоті 1415 м н. р. м. у пониззі між субальпійськими луками на віддалі до сотні метрів від бетонної дороги розташована калюжа (№ 12, нумерація згідно з рис. 1). На висоті 1212 м н. р. м. на південних схилах г. Високий Верх утворилася заболочена калюжа (№ 11), вкрита лучною рослинністю. В урочищі Прелуки (північно-східний напрямок від г. Полонина Руна) досліджено три калюжі (920–940 м н. р. м., № 8, 9, 10) на узбіччі ґрунтових доріг, які живляться розливами струмків і частково порослі лучною рослинністю та *Callitriche*. Відбір проб із цих водойм здійснено 28-29.06.2020. Два джерела та заболочену калюжу (780–905 м н. р. м., № 1, 2, 3)

16.08.2016 досліджено в урочищі Водівкня. Відбір проб із джерела в дерев'яній капличці біля с. Розтоки (804 м н. р. м., № 6) здійснено 09.08.2014. Калюжу (901 м н. р. м., № 5) на узбіччі ґрунтової дороги на перевалі між сс. Гусний і Розтоки – 18.10.2021.

Масив Боржава (Полонина Боржава) належить до Полонинської Боржавської морфоструктури, яка об'єднує масивну гірську групу на межиріччі Вічі та Ріки [10]. Найвищими вершинами масиву є Стій (1681 м), Великий Верх (1598 м), Гимба (1491 м), Магура-Жиде (1517). На масиві розташовані витоки рік Репинка (права притока Ріки), Віча (права притока Латориці) та Боржава (права притока Тиси). Лентичні водойми трапляються лише на осьовій частині хребта. Між вершинами гір Плай і Гимба розташовано два озерця. Розміри більшого з них (1415 м н. р. м., ОБ1) сягають 22 на 11 м, максимальна глибина – 0,35 м. Озерце є витокком р. Боржави і має статус гідрологічної пам'ятки місцевого значення «Озеро на полонині Боржава», площа пам'ятки 2,34 га [13]. Проте його охорона є суто формальною. Плесо озера істотно зменшується через промивання природної загати з південного боку та постійне трасування його акваторії автотранспортом. Менше озерце (1345 м н. р. м., ОБ2) має розміри 18 на 9 м, максимальна глибина 0,3 м. Контури озера вказано на рис. 2. Із десятків калюж варто виокремити водойму, розташовану на південний схід від вершини г. Плай на висоті 1271 м (№ 14). Її численні заболочені плеса розташовані на площі 15 на 6 м з глибинами до 0,4 м. У цих водоймах зростають водні на напівводні макрофіти – *Carex*, *Juncus*, *Callitriche*, *Polygonum*, *Alisma plantago-aquatica* Linnaeus та інші. Між вершинами Великий Верх і Плай розташована калюжа на узбіччі ґрунтової дороги (1217 м н. р. м., № 15). Береги вкриті субальпійською рослинністю, плесо частково заросле *Callitriche*. Ще одна дорожня калюжа (№ 16) розташована на висоті 1442 м н. р. м. між вершинами Плай і Магура-Жиде. Її береги вкриті субальпійською лучною рослинністю. Відбір проб із цих водойм здійснено 27–29.06.2018.

Вододільний хребет належить до морфоструктури Верховинського середньогірного вододільного хребта. Найвищими вершинами масиву є Пікуй (1408 м н. р. м.), Шердовська (1329 м н. р. м.), Великий Верх (1309 м н. р. м.). На масиві розташовані витоки річок Латориця, Уж, Стрий, Сян. У північній частині масиву досліджено лучну калюжу (1110 м н. р. м., № 4), яка розташована на північних схилах г. Кругла, її плесо заросле лучною рослинністю, а також *Lemna*, *Callitriche*, *Carex*, *Juncus*; у середній частині масиву – калюжу на узбіччі ґрунтової дороги (1259 м н. р. м., № 7) на захід від вершини Великий Верх; джерело (1002 м н. р. м., № 13) – на південно-східних схилах г. Пікуй.

Представників *Cladocera* й *Sopercoda* досліджували загальноприйнятими в гідроекології методами [1, 2, 5–8]. Систематику гіллястовусих ракоподібних приймали за А. Kotov [15], циклопоїд – за Т. Walter, G. Voxshall [17], каланоїд – за G. Voxshall, D. Defaye [12]. Чисельність видів гіллястовусих визначали для особин усіх вікових стадій розвитку, для веслоногих – тільки для дорослих особин (чисельність наупліальних і копеподитних стадій наведено сумарно для усіх видів копепод). Об'єм профільтрованої води у пробах зі ставу становив 50 л, з озера – 20 л, з калюж – 5–10 л, з джерел – 30–50 л. Для усіх водойм визначали індекс сапробності [9].

Усього відібрано й проаналізовано 32 кількісні та якісні проби, не враховуючи проб, де не відзначено об'єктів досліджень. Розміри водойм вимірювали стометровою будівельною стрічкою, а також, разом із висотою розташування над рівнем моря і координатами, – GPS-навігатором «Garmina Etrex». Польові дані порівнювали з даними, отриманими за допомогою програми Google Earth Pro.

### Результати і їхнє обговорення

У досліджених водоймах відзначено 15 видів планктонних ракоподібних (7 гіллястовусих і 8 веслоногих). Максимальну чисельність особин видів подано в таблиці.

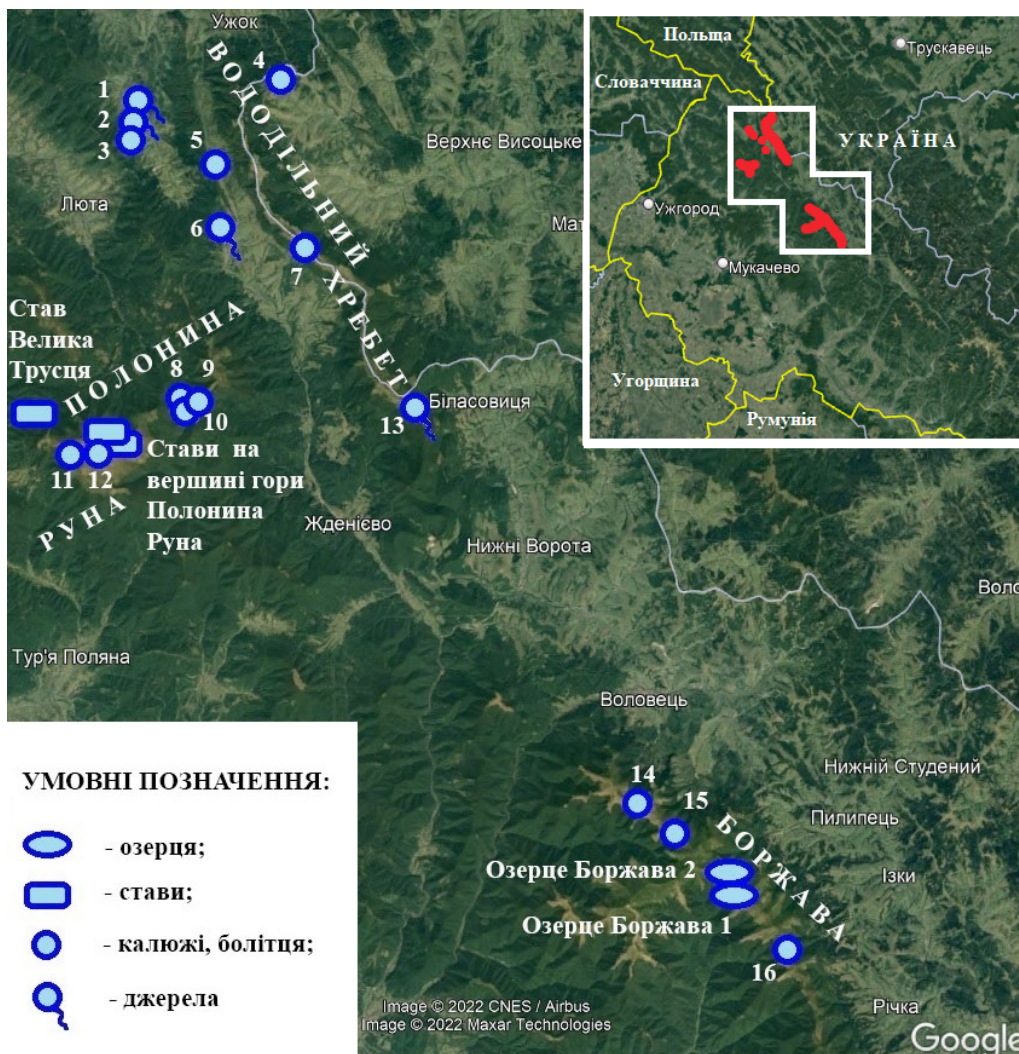


Рис. 1. Картохема досліджених водойм

Із гіллястовусих ракоподібних у водоймах дослідженої території найбільш поширеним є *Chydorus sphaericus* – частота трапляння у водоймах 81 %. Найбільша чисельність особин виду відзначена в озерцях масиву Боржава. *Daphnia obtusa*, типовий представник планктонних угруповань як субальпіки й альпіки, так і загалом лентичних водойм Українських Карпат [16], трапляється у мілководних оселищах трьох досліджених масивів (частота трапляння – 33 %). Інші види гіллястовусих відзначено лише в окремих водоймах (див. таблицю).

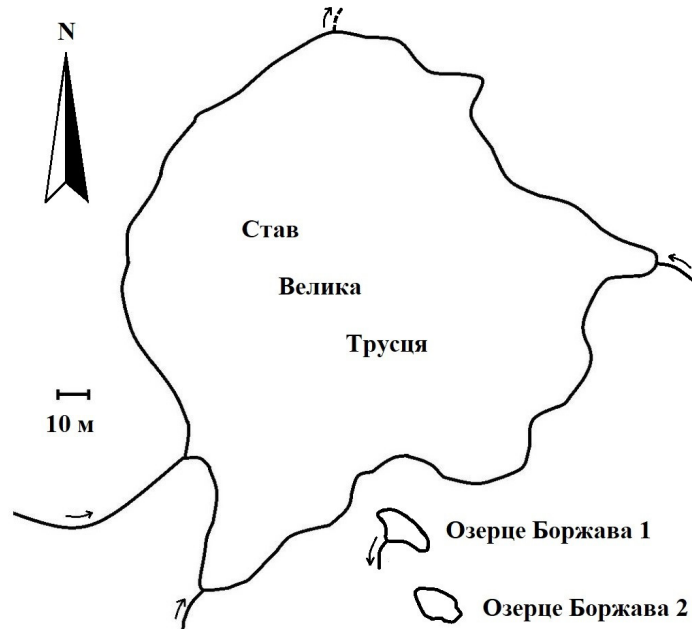


Рис. 2. Контури ставу Велика Трусця та озерець Боржави

Поширення видів веслоногих на цій території є більш локальним (див. таблицю). Із визначених видів специфічним для високогірних угруповань Українських Карпат є *Mixodiaptomus tatricus*, який заселяє водні оселища субальпійського й альпійського поясів центральної та південно-східної Європи [2]. У субальпійській водоймах масивів Боржава та Руна вид представлений ізольованими популяціями.

Найбільшу кількість видів планктонних ракоподібних (11) відзначено у ставі Велика Трусця.

Максимальну загальну чисельність ракоподібних планктону для водойм масиву Руна відзначено у лісовій калюжі на узбіччі ґрунтової дороги № 12 – 107,5 тис.ос./м<sup>3</sup> (монотипове угруповання *Daphnia obtusa*). В інших досліджених водоймах цей показник перебував у межах 0,9–14,0 тис.ос./м<sup>3</sup>. Олігосапробну якість води відзначено у лучній калюжі № 12, лісовій узбічній калюжі № 8 та у ставку СПР2. Інші досліджені водойми масиву Руна є β-мезосапробними.

У водоймах Вододільного максимальну чисельність планктонних ракоподібних відзначено у калюжі № 4 – 253,5 тис.ос./м<sup>3</sup>. У калюжі й джерелі (№ 7, 13) – 0,2–0,4 тис.ос./м<sup>3</sup>. Усі три водойми є олігосапробними.

У водоймах Боржави максимальну чисельність відзначено в озерці ОБ1 – 170,3 тис.ос./м<sup>3</sup>. В інших водоймах цей показник сягав 1,8–2,1 тис.ос./м<sup>3</sup>. Водойми ОБ1 та № 14 є олігосапробними, інші водойми – β-мезосапробними.

Найбільшої чисельності планктонні ракоподібні на цій території досягають у водоймах природного походження – озерце Боржава 1, калюжа № 4. У цих угрупованнях за чисельністю домінує *D. obtusa* (55–97 %).



Максимальна чисельність (тис.ос./м<sup>3</sup>) гіллястовусих (Cladocera)  
і веслоногих (Copepoda: Calanoida, Cyclopoidea) ракоподібних  
у водоймах масивів Руна, Боржава, Вододільний

Таксони	Гірські масиви			Водойми
	Руна	Боржава	Водо- дільний	
Ряд гіллястовусих ракоподібних (Cladocera)				
<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)	0,2	-	0,7	СВТ, 4
<i>Alona affinis</i> (Leydig, 1860)	0,1	-	-	СВТ
<i>Alona quadrangularis</i> (O. F. Müller, 1776)	0,3	-	-	СВТ
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	4,7	46,0	3,4	СВТ, СПР1, СПР2, ОБ1, ОБ2, 4, 10, 12, 14, 15, 16
<i>Daphnia obtusa</i> Kurz, 1874	107,5	93,6	246,9	СПР2, ОБ1, ОБ2, 4, 5, 7, 8
<i>Daphnia pulex</i> Leydig, 1860	3,2	-	-	СВТ
<i>Peracantha truncata</i> (O. F. Müller, 1785)	0,2	-	-	СВТ
Підклас веслоногі ракоподібні (Copepoda)				
Наупліуси	3,3	0,6	1,4	СВТ, СПР2, ОБ1, ОБ2, 4, 5, 14, 15
Копеподити	4,2	2,1	0,4	СВТ, СПР2, ОБ1, ОБ2, 4, 5, 9, 14, 15
<i>Acanthocyclops venustus</i> (Norman et Scott, 1906)	-	-	0,2	1, 2, 6
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	0,3	-	0,8	1, 2, 3, 4, 9, 10
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	7,6	-	0,5	СВТ, 4, 5, 9
<i>Eudiaptomus transylvanicus</i> (Daday, 1890)	0,7	-	-	СВТ
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine, 1820)	-	-	0,2	5
<i>Macrocyclus fuscus</i> (Jurine, 1820)	0,2	-	-	СВТ
<i>Mixodiaptomus tatricus</i> (Wierzejski, 1883)	1,8	28,6	-	СПР1, СПР2, ОБ1, ОБ2, 12, 14
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	1,9	-	0,2	СВТ, 1, 5, 9, 13

За умови малої кількості лентичних водойм на масивах Руна, Боржава, Вододільний планктофауна концентрується у наявних водних оселищах, що значно збільшує їхню природоохоронну цінність у збереженні біорізноманіття гірських територій. У досліджених водоймах відзначено два види стенобіонтних і ендемічних планктонних ракоподібних: *Daphnia obtusa* – ендеміка гір і тундрової зони Європи [5] та *Mixodiaptomus tatricus* – ендеміка високогір'я південно-східної Європи [2]. В оселищах масивів Руна та Боржава *M. tatricus* представлений рідкісними ізольованими популяціями, адже найближчі відомі оселища цього виду розташовані на масиві Свидівець [16] і на території гір Словаччини й Польщі [2]. *D. obtusa* в Українських Карпатах має більше поширення; найближчі її популяції відомі й зі Сколівських Бескидів і басейну р. Уж [16]. Наявність *M. tatricus* і *D. obtusa* у місцевих водоймах свідчить про приналежність їхньої гідрофауни до високогірних фаун Європи. Наявність стенобіонтних і ендемічних видів вказує, що ці водойми заслуговують на збереження наявних природних абіотичних умов існування їхніх оселищ без подальшого збільшення рівня антропопресії. Із досліджених водойм на масиві Вододільний усі олігосапробні. На масивах Руна та Боржава поодинокі водойми є олігосапробними, інші – β-мезосапробними. На сьогодні основним негативним фактором антропогенного пресингу в басейнах і акваторіях цих водойм є авто- й мототуризм, що вже спричинює загрозливий вплив на їхні вразливі екосистеми, оскільки майже всі досліджені водойми розташовані на узбіччі або поблизу ґрунтових доріг. У більшості випадків несанкціонований і неконтрольований автотуризм повністю визначає умови існування водойм біля ґрунтових доріг,

тому їхні екосистеми постійно перебувають у піонерному стані свого становлення. Подальші дослідження водойм на цій території мали би значно збагатити відомості про їхню фауну планктонних ракоподібних.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Арсан О. М., Давидов О. А., Дьяченко Т. М. та ін. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. К.: ЛОГОС, 2006. 408 с.
2. Боруцкий Е. В., Степанова Л. А., Кос М. С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука, 1991. 504 с.
3. Ковальчук Н. Є. Нижчі ракоподібні (Entomostraca) Українських Карпат // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. 2006. Вип. 19. С. 171–178.
4. Ковальчук Н. Є. До питання про видовий склад донних і придонних гіллястовусих ракоподібних (Cladocera) водойм басейнів Дунаю та Дністра в межах України // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. 2017. Вип. 43. С. 49–54.
5. Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1964. 328 с.
6. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 1984. 33 с.
7. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 1983. 51 с.
8. Монченко В. І. Щелепнороти циклопоподібні, циклопи (Cyclopidae) // Фауна України. К.: Наук. думка, 1974. Т. 27. Вип. 3. 452 с.
9. Олексив І. Т. Показатели качества природных вод с экологических позиций. Львов: Світ, 1992. 232 с.
10. Природа Закарпатської області / за ред. К.І. Геренчука. Львів: Вища школа, 1981. 156 с.
11. Цись М. П. Геоморфологія УРСР. Львів: Вища школа, 1962. 244 с.
12. Boxshall G., Defaye D. Calanoida / World checklist of freshwater Copepoda species. 2009. <http://fada.biodiversity.be/group/show/19>
13. <https://ecozakarp.net.ua/parks/gidrologichna-pam-iatka-prirodi-mistsievogho-znachien-nia-lodovikovie-oziero-vielikie-trostia>
14. <https://www.google.com.ua/maps/>
15. Kotov A. Cladocera / World checklist of freshwater Cladocera species, 2014. <http://fada.biodiversity.be/group/show/17>.
16. Mykitchak T. Checklist and distribution of Cladocera and Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) from the Ukrainian Carpathians // Wetlands Biodiversity J. 2016. 6. P. 109–121.
17. Walter T., Boxshall G. Cyclopidae Rafinesque, 1815. / World of Copepods database. 2014. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=106413>.

Стаття надійшла до редакції 29.03.22

доопрацьована 06.05.22

прийнята до друку 10.05.22

**CLADOCERA AND COPEPODA (CALANOIDA, CYCLOPOIDA)  
CRUSTACEANS OF THE RUNA, BORZHAVA, VODODILNYI MASSIFS  
(UKRAINIAN CARPATHIANS)**

**T. Mykitchak**

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine  
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine  
e-mail: tarasmykitchak@yahoo.com*

15 species of plankton crustaceans (7 – Cladocera and 8 – Copepoda (Calanoida and Cyclopoida)) from reservoirs of the Runa, Borzhava, and Vododilnyi massifs are noted. The objects of research were found in 13 of the studied reservoirs within the Runa massif, Vodivkaniya and Preluchnyi areas, as well as the upper stream of Husnyi and Zhdenievka rivers; five inhabited reservoirs were found in the Borzhava massif, and three in the Vododilnyi one. Pond size measurements of the Velyka Trustsia and two Borzhava lakes were carried out. The natural glacial origin of the Velyka Trustsia lake which is located to the northwest of the top of the Runa massif is doubtful. Most likely it was formed by the erection of artificial dams. *Chydorus sphaericus* (OF Müller, 1776) and *Daphnia obtusa* Kurz, 1874 (Cladocera) are the most common species in the investigated area. The highest density of plankton crustaceans was recorded in the reservoirs of natural origin: the Borzhava lake 1 – 170.3 thous. ind./m<sup>3</sup>, in the meadow puddle of the Vododilnyi massif – 253.5 thous. ind./m<sup>3</sup>. *Daphnia obtusa* dominates in these communities with 55–97 % of the total number of crustacean plankton. Under the condition of a low number of reservoirs in this area a high concentration of aquatic diversity, which was observed in single aquatic habitats within the massifs of Runa, Borzhava, and Vododilnyi is very valuable. Their value ability enhances the importance of the reservoirs' conservation level in preserving the biodiversity of mountain areas. The presence of stenobiotic and endemic hydrobiont taxa (*Daphnia obtusa* Kurz, 1874, *Mixodiptomus tatricus* (Wierzejski, 1883)) indicates that these reservoirs deserve the preservation of the existing natural abiotic conditions of their ecosystems without further increasing the level of anthropogenic pressure. Water bodies of the Vododilnyi massif are oligosaprobic, single water bodies of the Runa and Borzhava massifs are oligosaprobic, while the other reservoirs are β-mesosaprobic. Vehicle and motorbike tourism is the main current negative factor of anthropogenic pressure in the water basins and reservoirs of the studied area. This impact influences the stable existence of natural aquatic ecosystems to a high extent, as all such reservoirs are located on the roadside or close to dirt roads.

*Keywords:* Cladocera, Copepoda, Runa, Borzhava, Vododilnyi, Ukrainian Carpathians

## ВПЛИВ ФАКТОРІВ ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА НА ПОШИРЕННЯ ГОЛИХ АМЕБ У ВОДОЙМАХ ЖИТОМИРСЬКОЇ ОБЛАСТІ (УКРАЇНА)

М. Пацюк\*, Л. Константиненко

Житомирський державний університет імені Івана Франка

вул. В. Бердичівська, 40, Житомир 10008, Україна

\*e-mail:kostivna@ukr.net

У водоймах Житомирської обл. нами ідентифіковано 26 видів голих амеб. Найпоширенішими виявилися такі види амеб як *Mayorella cantabrigiensis*, *Korotnevella stella*, *Vannella lata*, *Cochliopodium actinophorum* (частота трапляння видів більше 50 %); середнє положення за частотою трапляння займають види *Saccamoeba stagnicola*, *Thecamoeba striata*, *Stenamoeba stenopodia*, *Mayorella vespertilioides*, *Vexillifera bacillipedes*, *Vannella* sp., *Vahlkampfia* sp. (4) (частота трапляння видів від 30 до 50 %); найменш поширені – *Rhizamoeba* sp. (1), *Deuteramoeba mycophaga*, *Saccamoeba* sp. (1), *Saccamoeba* sp. (3), *Thecamoeba quadrilineata*, *Thecamoeba verrucosa*, *Thecamoeba terricola*, *Thecamoeba* sp., *Paradermatoeba valamo*, *Paradermatoeba levis*, *Korotnevella diskophora*, *Ripella* sp., *Acanthamoeba* sp., *Flamella* sp., *Willaertia magna* (частота трапляння видів менше 30 %). До стенооксидних видів належать *K. diskophora*, *T. terricola*, *T. quadrilineata*, до евриоксидних – *Rhizamoeba* sp. (1), *D. mycophaga*, *S. stagnicola*, *Saccamoeba* sp. (1), *Saccamoeba* sp. (3), *T. striata*, *T. verrucosa*, *Thecamoeba* sp., *S. stenopodia*, *P. valamo*, *P. levis*, *M. cantabrigiensis*, *M. vespertilioides*, *K. stella*, *V. bacillipedes*, *Ripella* sp., *V. lata*, *Vannella* sp., *Acanthamoeba* sp., *C. actinophorum*, *Flamella* sp., *Vahlkampfia* sp. (4), *W. magna*. Високі показники концентрації розчинених у воді органічних речовин витримують *Rhizamoeba* sp. (1), *D. mycophaga*, *S. stagnicola*, *T. striata*, *T. quadrilineata*, *S. stenopodia*, *P. valamo*, *P. levis*, *M. cantabrigiensis*, *M. vespertilioides*, *K. stella*, *K. diskophora*, *V. bacillipedes*, *Ripella* sp., *V. lata*, *Vannella* sp., *Acanthamoeba* sp., *C. actinophorum*, *Vahlkampfia* sp. (4), чутливою до дії даного чинника виявилася *Saccamoeba* sp. (1); види *Saccamoeba* sp. (3), *T. verrucosa*, *T. terricola*, *Thecamoeba* sp., *Flamella* sp., *W. magna* належать до стенобіонтних видів стосовно розчинених у воді органічних речовин. Виявлено політактичний, монотактичний, фламельний, лінзоподібний, стріатний, ругозний, язикоподібний, ланцетоподібний, віялоподібний, майорельний, дактилоподібний, акантоподібний, розгалужений, еруптивний морфотипи амеб. Морфотипи амеб витримують подібні значення гідрофізичних і гідрохімічних чинників водного середовища із такими амеб.

*Ключові слова:* голі амеби, морфотипи, водойми, аутокологія, Житомирська обл.

Голі амеби поширені в різних природних біотопах: ґрунтах, прісних і морських водоймах, відомі паразитичні види [6–16, 19]. Як і інші групи протистів, ці твариноподібні організми є обов'язковою ланкою «мікробних ланцюгів живлення», що забезпечують колообіг речовин і трансформацію енергії у водних та ґрунтових екосистемах. Зовнішні фактори (наприклад, кліматичні зміни, антропогенне навантаження) постійно впливають на особливості поширення та різноманітність водних гідробіонтів, зокрема, й на голі амеби, які є мобільним компонентом водного середовища, котрий швидко реагує на щонайменші зміни умов довкілля.

Вивчення таксономічного складу, особливостей поширення голих амеб дає можливість детальніше з'ясувати роль цих протистів у природних біотопах. Бракує інформації про те, які саме фактори середовища впливають на розвиток і різноманітність голих амеб. Ми постійно вивчаємо таксономічний склад і аутокологію амеб у ґрунтах, водоймах, епіфітних та епілітних біотопах України, що дає можливість більш детально з'ясувати роль цих протистів у функціонуванні водних і наземних біоценозів. Ми ідентифікували всього у водоймах України 44 види голих амеб, у ґрунтах – 23 види амеб, в епіфітних біотопах – 13 видів амеб, в епілітних біотопах – 10 видів амеб [2, 3, 11–16].

**Мета роботи** – вивчити вплив абіотичних факторів водного середовища на поширення голих амеб у водоймах Житомирської області (Україна).

#### Матеріал і методи дослідження

Матеріали зібрані впродовж 2015–2020 рр. Проби відбирали в усі сезони (весна, літо, осінь, зима) досліджуваних років із водойм різних типів (болота, річки, заплавні водойми, озера) Житомирської обл. України (рис. 1). Усього відібрано та проаналізовано 640 прісноводних проб.



Рис. 1. Пункти збору матеріалу (Житомирська обл., Україна)

Проби з водойм, у які входили поверхневий шар донного ґрунту й невелика кількість придонної води, відбирали вручну у стерильні скляні посудини ємністю до 100 мл і доставляли в лабораторію. Під час відбору проб визначали температуру води досліджуваних водойм за допомогою калібрувального водного ртутного термометра з ціною поділки 0,1–0,5 °С. Окремо було взято проби для визначення гідрохімічних показників води водойм – концентрації розчиненого у воді кисню та вмісту розчинених у воді органічних речовин (за перманганатною окислюваністю) [1]. Визначення вмісту розчиненого у воді кисню здійснювали йодометричним методом за Вінклером. Для аналізу органічної речовини прісних водойм використовували методику визначення органічної речовини за Кубелем [1].

Розмноження амеб здійснювали за методикою Пейджа [10]: 10 мл прісноводної проби рівномірно розподіляли в чашці Петрі діаметром 100 мм з непоживним агар-агаром (non-nutrient agar (NNA)) з додаванням зерен рису [10, 17]. Амеб підтримували в культурах у лабораторних умовах за +20 °С. Ідентифікацію видів здійснювали за допомогою світлового мікроскопа Axio Imager M1 (Центр колективного користування науковими приладами «Animalia» Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена) із застосуванням диференційного інтерференційного контрасту й за допомогою спеціальних праць [6–10].

Оскільки сучасні дослідження не дають змоги отримати дані щодо чисельності голих амеб, то ми визначали частоту трапляння видів (*R*). Частоту трапляння видів визначали як частку проб, у яких знайдений вид від загального числа досліджених проб [18]. Амеби вважали найбільш поширеними, якщо частота трапляння видів становила 50 % і більше, від 30 до 50 % – займали середнє положення за частотою трапляння, менше 30 % – найменш поширені види [18].

#### Результати і їхнє обговорення

У результаті дослідження у водоймах Житомирської обл. знайдено 26 видів голих амеб, які належать до 4 класів, 10 рядів, 14 родин, 16 родів. Систематику цих протистів наведено нижче згідно з [4, 5].

АМОЕВОЗОА Лье, 1913

Tubulinea Smirnov et al., 2005

Leptomyxida (Pussard & Pons, 1976) Page, 1987

Leptomyxidae (Pussard & Pons, 1976) Page, 1987

*Rhizamoeba* Page, 1972

*Rhizamoeba* sp. (1)

Euamoebida Lepsi, 1960

Amoebidae (Ehrenberg, 1838) Page, 1987

*Deuteroamoeba* Page, 1987

*Deuteroamoeba mycophaga* Pussard, Alabouvette et Pons, 1980

Hartmannellidae (Volkonsky, 1931) Page, 1974

*Saccamoeba* (Frenzel, 1892) Bovee, 1972

*Saccamoeba stagnicola* Page, 1974

*Saccamoeba* sp. (1)

*Saccamoeba* sp. (3)

Discosea Cavalier-Smith et al., 2004

Thecamoebida Smirnov et Cavalier-Smith, 2008

Thecamoebidae (Schaeffer, 1926) Page, 1987

*Thecamoeba* Fromentel, 1874

- 
- Thecamoeba striata* Penard, 1890  
*Thecamoeba quadrilineata* Carter, 1856  
*Thecamoeba verrucosa* Ehrenberg, 1838  
*Thecamoeba terricola* (Greeff, 1866) Lepsi, 1960  
*Thecamoeba* sp.
- Stenamoebidae Cavalier-Smith, 2016  
*Stenamoeba* Smirnov, Nasonova, Chao et Cavalier-Smith, 2007  
*Stenamoeba stenopodia* (Page, 1969) Smirnov et al., 2007
- Dermamoebida Cavalier-Smith, 2004
- Dermamoebidae Smirnov et al., 2008  
*Paradermamoeba* Smirnov & Goodkov, 1993  
*Paradermamoeba valamo* Smirnov et Goodkov, 1993  
*Paradermamoeba levis* Smirnov et Goodkov, 1994
- Mayorellidae Schaeffer, 1926  
*Mayorella* Schaeffer, 1926  
*Mayorella cantabrigiensis* Page, 1983  
*Mayorella vespertilioides* Page, 1983
- Dactylopodida Smirnov et al., 2005
- Paramoebidae (Poche, 1913) Page, 1987  
*Korotnevella* Goodkov, 1988  
*Korotnevella stella* Schaeffer, 1926  
*Korotnevella diskophora* Smirnov, 1999
- Vexilliferidae Page, 1987  
*Vexillifera* Schaeffer, 1926  
*Vexillifera bacillipedes* Page, 1969
- Vannellida Smirnov et al., 2005  
Vannellidae (Bovee, 1970) Page, 1987  
*Ripella* Smirnov, Nasonova, Chao et Cavalier-Smith, 2007  
*Ripella* sp.  
*Vannella* Bovee, 1965  
*Vannella* (cf) *lata* Page, 1988  
*Vannella* sp.
- Centramoebida (Rogerson & Patterson, 2002) Cavalier-Smith, 2004
- Acanthamoebidae Sawyer & Griffin, 1975  
*Acanthamoeba* Volkonsky, 1931  
*Acanthamoeba* sp.
- Himatismenida Page, 1987  
Cochliopodiidae De Saedeleer, 1934  
*Cochliopodium* Hertwig & Lesser, 1874  
*Cochliopodium actinophorum* Auerbach, 1856
- Variosea Cavalier-Smith et al., 2004  
Varipodida Cavalier-Smith in Cavalier-Smith et al., 2004  
Flamellidae Cavalier-Smith, 2016  
*Flamella* Schaeffer, 1926  
*Flamella* sp.
- DISCOBA Simpson in Hampl et al., 2009

Heterolobosea Page & Blanton, 1985

Schizopyrenida Singh, 1952

Vahlkampfiidae Jollos, 1917

*Vahlkampfia* Chatton & Lalung-Bonnaire, 1912

*Vahlkampfia* sp. (4)

*Willaertia* De Jonckheere, Dive, Pussard & Vickerman, 1984

*Willaertia magna* De Jonckheere, Dive, Pussard & Vickerman, 1984

У водоймах Житомирської обл. частота трапляння аміб становить: *C. actinophorum* (59 %), *K. stella* (56 %), *V. lata* (53,9 %), *M. cantabrigiensis* (53 %), *V. bacillipedes* (41 %), *S. stagnicola* (38 %), *T. striata* (38 %), *Vannella* sp. (38 %), *M. vespertilioides* (36,8 %), *S. stenopodia* (35 %), *Vahlkampfia* sp. (4) (33,5 %), *Acanthamoeba* sp. (23,9 %), *Saccamoeba* sp. (3) (19 %), *D. mycophaga* (19 %), *Thecamoeba* sp. (17,7 %), *W. magna* (17,7 %), *Rhizamoeba* sp. (1) (17,4 %), *P. valamo* (16 %), *P. levis* (16 %), *Ripella* sp. (4,2 %), *Flamella* sp. (3,2 %), *Saccamoeba* sp. (1) (1,6 %), *K. diskophora* (1,6 %), *T. quadrilineata* (1,3 %), *T. verrucosa* (1,3 %), *T. terricola* (1,3 %), (рис. 2).

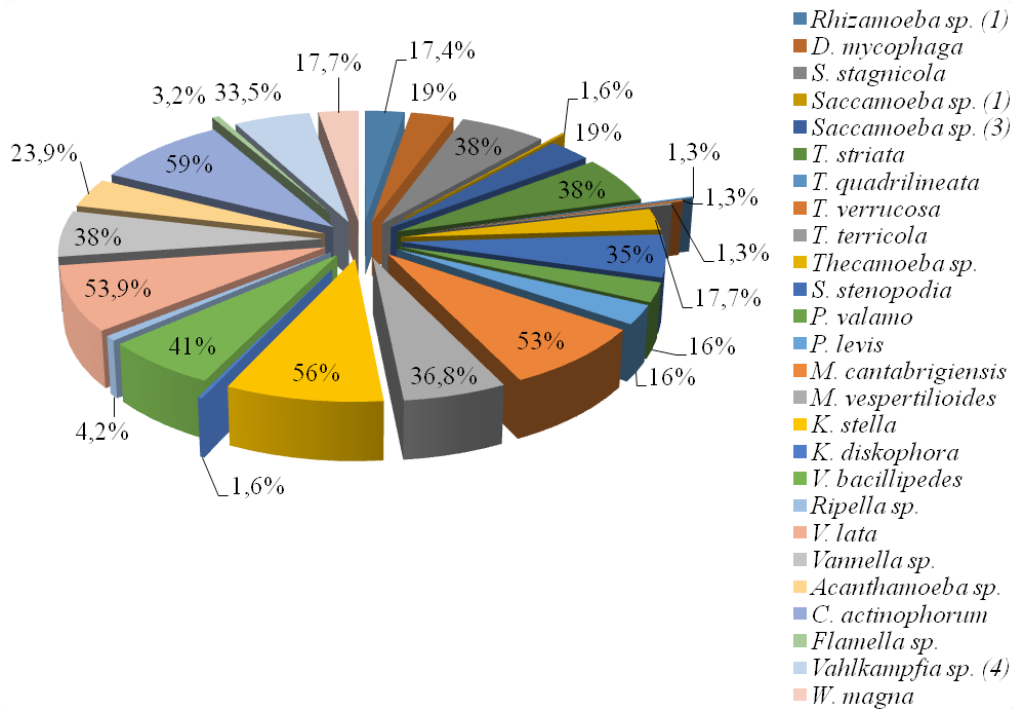


Рис. 2. Частота трапляння голих аміб у водоймах Житомирської обл. (у %)

За нашими дослідженнями, знайдені аміби витримують такі значення абіотичних факторів водного середовища.

*Rhizamoeba* sp. (1) траплялася за температури води водойм від +2 °С до +15 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 9,34 мг/л до 30,8 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 12,18 мг O<sub>2</sub>/л до 50,4 мг O<sub>2</sub>/л.

*D. mycophaga* траплялася за температури води водойм від +2 °С до +22 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 6,38 мг/л до 34,8 мг/л, вмісті розчинених у воді орга-



нічних речовин від 10,15 мг O<sub>2</sub>/л до 44,18 мг O<sub>2</sub>/л.

*S. stagnicola* траплялася за температури води водойм від +2 °С до +18 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 9,34 мг/л до 35,01 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 12,08 мг O<sub>2</sub>/л до 50,4 мг O<sub>2</sub>/л.

*Saccamoeba* sp. (1) траплялася за температури води водойм +9 °С, концентрації розчиненого у воді кисню 30,42 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин 8,44 мг O<sub>2</sub>/л.

*Saccamoeba* sp. (3), *T. verrucosa*, *Thecamoeba* sp. траплялися за температури води водойм від +5 °С до +20 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 6,38 мг/л до 28,06 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 16,14 мг O<sub>2</sub>/л до 39,15 мг O<sub>2</sub>/л.

*T. striata* траплялася за температури води водойм від +2 °С до +20 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 6,38 мг/л до 35,01 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 12,08 мг O<sub>2</sub>/л до 43,15 мг O<sub>2</sub>/л.

*T. quadrilineata* траплялася за температури води водойм +12 °С, концентрації розчиненого у воді кисню 9,84 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин 42,05 мг O<sub>2</sub>/л.

*T. terricola* траплялася за температури води водойм +17 °С, концентрації розчиненого у воді кисню 18,28 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин 30,44 мг O<sub>2</sub>/л.

*S. stenopodia* траплялася за температури води водойм від +2 °С до +22 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 6,38 мг/л до 30,8 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 10,15 мг O<sub>2</sub>/л до 50,4 мг O<sub>2</sub>/л.

*P. valamo* та *P. levis* траплялися за температури води водойм від +2 °С до +16 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 11,35 мг/л до 34,8 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 20,44 мг O<sub>2</sub>/л до 43,15 мг O<sub>2</sub>/л.

*M. cantabrigiensis* траплялася за температури води водойм від +2 °С до +20 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 6,38 мг/л до 34,8 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 10,15 мг O<sub>2</sub>/л до 50,4 мг O<sub>2</sub>/л.

*M. vespertilioides* траплялася за температури води водойм від +2 °С до +18 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 9,34 мг/л до 36,9 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 12,18 мг O<sub>2</sub>/л до 50,4 мг O<sub>2</sub>/л.

*K. stella* траплялася за температури води водойм від +2 °С до +20 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 6,38 мг/л до 48,04 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 12,18 мг O<sub>2</sub>/л до 50,4 мг O<sub>2</sub>/л.

*K. diskophora* траплялася за температури води водойм +13 °С, концентрації розчиненого у воді кисню 20,84 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин 41,53 мг O<sub>2</sub>/л.

*V. bacillipedes* траплялася за температури води водойм від +2 °С до +20 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 6,38 мг/л до 30,8 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 12,18 мг O<sub>2</sub>/л до 50,4 мг O<sub>2</sub>/л.

*Ripella* sp. траплялася за температури води водойм від +5 °С до +20 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 6,38 мг/л до 30,18 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 16,11 мг O<sub>2</sub>/л до 50,13 мг O<sub>2</sub>/л.

*V. lata* траплялася за температури води водойм від +2 °С до +22 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 6,38 мг/л до 34,8 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 12,18 мг O<sub>2</sub>/л до 50,4 мг O<sub>2</sub>/л.

*Vannella* sp. траплялася за температури води водойм від +2 °С до +20 °С, концентрації розчиненого в воді кисню від 6,38 мг/л до 30,8 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 12,18 мг O<sub>2</sub>/л до 50,4 мг O<sub>2</sub>/л.

*Acanthamoeba* sp. траплялася за температури води водойм від +5 °С до +22 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 6,38 мг/л до 28,06 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 16,14 мг O<sub>2</sub>/л до 50,01 мг O<sub>2</sub>/л.

*C. actinophorum* траплялася за температури води водойм від +2 °С до +22 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 6,38 мг/л до 48,04 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 12,18 мг O<sub>2</sub>/л до 50,13 мг O<sub>2</sub>/л.

*Flamella* sp. траплялася за температури води водойм від +9 °С до +18 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 20,38 мг/л до 30,42 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 8,44 мг O<sub>2</sub>/л до 30,44 мг O<sub>2</sub>/л.

*Vahlkampfia* sp. (4) траплялася за температури води водойм від +2 °С до +16 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 9,34 мг/л до 34,8 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 12,18 мг O<sub>2</sub>/л до 50,4 мг O<sub>2</sub>/л.

*W. magna* траплялася за температури води водойм від +5 °С до +20 °С, концентрації розчиненого у воді кисню від 6,38 мг/л до 28,06 мг/л, вмісті розчинених у воді органічних речовин від 16,14 мг O<sub>2</sub>/л до 39,15 мг O<sub>2</sub>/л.

Стосовно концентрації розчиненого у воді кисню виділено дві екологічні групи амеб: евриоксидні та стенооксидні. Оскільки концентрація розчиненого у воді кисню в досліджуваних водоймах становила від 6,38 мг/л до 48,04 мг/л, то до стенооксидних залучено види, які витримують вміст розчиненого у воді кисню до 26,87 мг/л. Це такі види амеб як: *K. diskophora*, *T. terricola*, *T. quadrilineata*. Усі інші амеби становлять групу евриоксидних і витримують концентрацію розчиненого у воді кисню більше 26,87 мг/л: *Rhizamoeba* sp. (1), *D. mycophaga*, *S. stagnicola*, *Saccamoeba* sp. (1), *Saccamoeba* sp. (3), *T. striata*, *T. verrucosa*, *Thecamoeba* sp., *S. stenopodia*, *P. valamo*, *P. levis*, *M. cantabrigiensis*, *M. vespertilioides*, *K. stella*, *V. bacillipedes*, *Ripella* sp., *V. lata*, *Vannella* sp., *Acanthamoeba* sp., *C. actinophorum*, *Flamella* sp., *Vahlkampfia* sp. (4), *W. magna*. Такі види амеб як *S. stagnicola*, *V. bacillipedes*, *M. cantabrigiensis*, *S. stenopodia*, *C. actinophorum*, *Flamella* sp. у попередніх дослідженнях [2, 12] ми залучали до стенооксидних видів. Більш детальні багаторічні дослідження дають змогу характеризувати їх як евриоксидні.

У досліджуваних водоймах вміст розчинених у воді органічних речовин (за перманганатною окиснюваністю) коливався від 8,44 мг O<sub>2</sub>/л до 50,40 мг O<sub>2</sub>/л.

Високі показники концентрації розчинених у воді органічних речовин (більше 41,50 мг O<sub>2</sub>/л), які є найсприятливішими для їхнього розвитку, витримують такі амеби: *Rhizamoeba* sp. (1), *D. mycophaga*, *S. stagnicola*, *T. striata*, *T. quadrilineata*, *S. stenopodia*, *P. valamo*, *P. levis*, *M. cantabrigiensis*, *M. vespertilioides*, *K. stella*, *K. diskophora*, *V. bacillipedes*, *Ripella* sp., *V. lata*, *Vannella* sp., *Acanthamoeba* sp., *C. actinophorum*, *Vahlkampfia* sp. (4). Чутлива до концентрації розчинених у воді органічних речовин амеба *Saccamoeba* sp. (1).

*Saccamoeba* sp. (3), *T. verrucosa*, *T. terricola*, *Thecamoeba* sp., *Flamella* sp., *W. magna* можна залучити до стенобіонтних видів стосовно розчинених у воді органічних речовин.

У водоймах досліджуваного регіону знайдені нами амеби належать до таких морфотипів: політактичний (*D. mycophaga*), монотактичний (*S. stagnicola*, *Saccamoeba* sp. (1), *Saccamoeba* sp. (3)), фламельний (*Flamella* sp.), лінзоподібний (*C. actinophorum*), стріатний (*T. striata*, *T. quadrilineata*, *Thecamoeba* sp.), ругозний (*T. verrucosa*, *T. terricola*), язикоподібний (*S. stenopodia*), ланцетоподібний (*P. valamo*, *P. levis*), віялоподібний (*Ripella* sp., *V. lata*, *Vannella* sp.), майорельний (*M. cantabrigiensis*, *M. vespertilioides*), дактилоподібний (*K. stella*, *K. diskophora*, *V. bacillipedes*), акантоподібний (*Acanthamoeba* sp.), розгалужений (*Rhizamoeba* sp. (1)), еруптивний (*Vahlkampfia* sp. (4), *W. magna*).

За частотою трапляння у водоймах досліджуваного регіону найбільш поширеними виявилися амеби монотактичного (76,5 %), дактилоподіального (63,5 %), віялоподібного (59,7 %), лінзоподібного (59 %), майорельного (56 %), еруптивного (51,3 %) морфотипів; середнє положення за частотою трапляння займають амеби стріатного (39,4 %), язикоподібного (35,2 %) морфотипів; малопоширеними виявилися амеби акантоподіального (23,9 %), політактичного (19 %), розгалуженого (17,4 %), ланцетоподібного (16 %), фламельного (3,2 %) та ругозного (2,6 %) морфотипів (рис. 3).

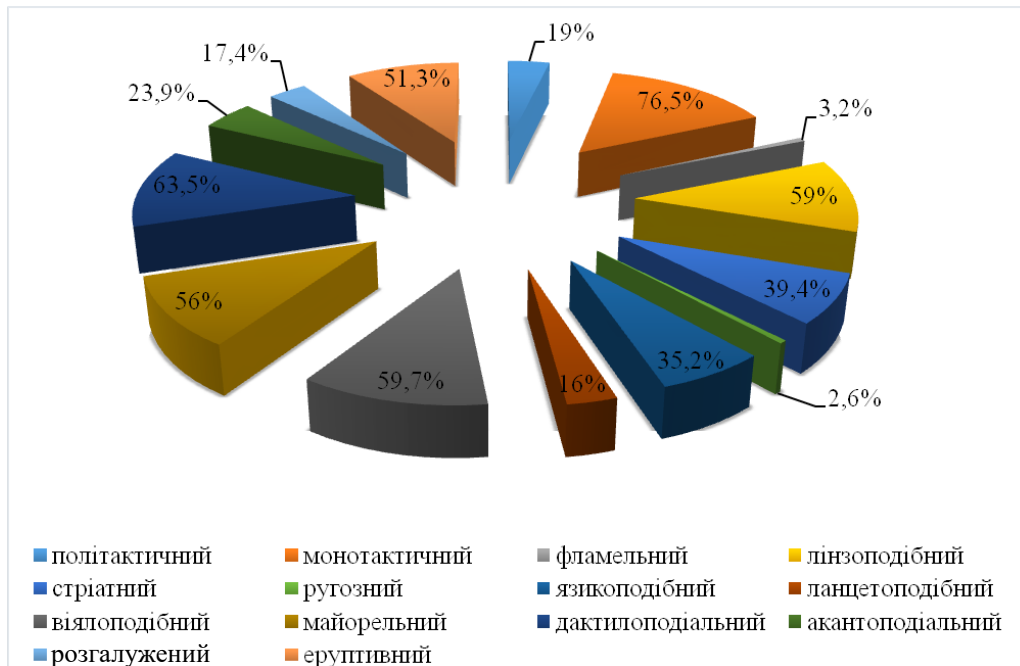


Рис. 3. Частота трапляння морфотипів голих амеб у водоймах Житомирської обл.

У таблиці представлено значення температури води водойм, концентрації розчиненого у воді кисню та вміст розчинених у воді органічних речовин, які витримують морфотипи голих амеб у водоймах досліджуваної області.

Отже, серед 26 ідентифікованих видів амеб у водоймах Житомирської обл. 4 види виявилися найпоширенішими (*M. cantabrigiensis*, *K. stella*, *V. lata*, *C. actinophorum*); середнє положення за частотою трапляння займає 7 видів амеб (*S. stagnicola*, *T. striata*, *S. stenopodia*, *M. vespertilioides*, *V. bacillipedes*, *Vannella* sp., *Vahlkampfia* sp. (4)); найменш поширеними виявилися 15 видів амеб (*Rhizamoeba* sp. (1), *D. mycophaga*, *Saccamoeba* sp. (1), *Saccamoeba* sp. (3), *T. quadrilineata*, *T. verrucosa*, *T. terricola*, *Thecamoeba* sp., *P. valamo*, *P. levis*, *K. diskophora*, *Ripella* sp., *Acanthamoeba* sp., *Flamella* sp., *W. magna*). До стенооксидних видів залучено 3 види амеб, до евриоксидних – 23 види амеб. Високі показники концентрації розчинених у воді органічних речовин витримують 19 видів амеб, чутливим до дії даного чинника виявився 1 вид амеб, до стенобіонтних видів стосовно розчинених у воді органічних речовин належить 6 видів амеб.

Значення абіотичних факторів водного середовища, за яких реєстрували морфотипи голих аміб у водоймах Житомирської обл.

№ з/п	Морфотипи аміб	Температура, °C		Вміст розчиненого у воді кисню, мг/л		Вміст розчинених у воді органічних речовин, мг O <sub>2</sub> /л	
		min	max	min	max	min	max
1.	Політактичний	2	22	6,38	34,8	10,15	44,18
2.	Монотактичний	2	20	6,38	35,01	8,44	50,40
3.	Розгалужений	2	15	9,34	30,8	12,18	50,40
4.	Лінзоподібний	2	22	6,38	48,04	12,18	50,13
5.	Стріатний	2	20	6,38	35,01	16,14	43,15
6.	Ругозний	5	20	6,38	28,06	16,14	39,15
7.	Язикоподібний	2	22	6,38	30,8	10,15	50,40
8.	Ланцетоподібний	2	16	11,35	34,8	20,44	43,15
9.	Віялоподібний	2	22	6,38	34,8	12,18	50,40
10.	Майорельний	2	20	6,38	36,9	10,15	50,40
11.	Дактилоподіальний	2	20	6,38	48,04	12,18	50,40
12.	Акантоподіальний	5	22	6,38	28,06	16,14	50,01
13.	Фламельний	9	18	20,38	30,42	8,44	30,44
14.	Еруптивний	2	22	6,38	34,8	12,18	50,40

Виявлено 14 морфотипів голих аміб. Найпоширенішими виявилися монотактичний, дактилоподіальний, віялоподібний, лінзоподібний, майорельний, еруптивний морфотипи аміб; найменш поширеними – акантоподіальний, політактичний, розгалужений, ланцетоподібний, фламельний, ругозний морфотипи аміб; середнє положення за частотою трапляння займали стріатний і язикоподібний морфотипи аміб. Морфотипи аміб витримують подібні значення гідрофізичних і гідрохімічних чинників водного середовища з такими аміб.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Набиванець Б. Й., Осадчий В. І., Осадча Н. М.* та ін. Аналітична хімія поверхневих вод. К.: Наук. думка, 2007. С. 85–300.
2. *Пацюк М. К.* Сезонні зміни у видовому комплексі голих аміб у р. Кам'янка (м. Житомир) // Вісн. Запорізьк. ун-ту. Біол. науки. 2014. № 2. С. 98–107.
3. *Пацюк М.* Видовий склад голих аміб в епіфітних мохах Житомирської області // Вісн. Київ. ун-ту. Сер. біол. 2020. № 2(81). С. 49–54. DOI 10.17721/1728\_2748.2020.81.49-54
4. *Adl S. M., Simpson A. G. B., Lane C. E.* et al. The Revised Classification of Eukaryotes // J. Eukaryot. Microbiol. 2012. Vol. 59(5). P. 429–493. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x>
5. *Adl S. M., Bass D., Lane C. E.* et al. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes // J. Eukaryot. Microbiol. 2019. Vol. 66. P. 4–119. <https://doi.org/10.1111/jeu.12691>
6. *Borovičková T., Mrva M., Garajová M.* *Thecamoeba quadrilineata* (Amoebozoa, Lobosa) as a New Member of Amphizoic Amoebae-First Isolation From Endozoic Conditions // Parasitology Research. 2019. Vol. 118. P. 1019–1023. DOI: 10.1007/s00436-019-06207-y
7. *Michel R., Smirnov A.* The genus *Flamella* Schaeffer, 1926 (Lobosea, Gymnamoebia), with description of two new species // Eur. J. Protistol. 1999. Vol. 35(4). P. 403–410. DOI:10.1016/S0932-4739(99)80049-2

8. Mrva M. *Mayorella vespertilioides* Page, 1983 (Amoebozoa) – new host for the ectoparasitic fungus *Amoebophilus simplex* (Zygomycota) // *Biologia*. 2011. Vol. 66/4. P. 645–647. DOI:10.2478/s11756-011-0064-8
9. Page F. C. The genus *Thecamoeba* (Protozoa, Gymnamoebia). Species distinction, locomotive morphology and protozoan prey // *J. Natural History*. 1977. Vol. 11. P. 25–63.
10. Page F. C., Siemensma F. J. *Nackte Rhizopoda und Heliozoa* (Protozoenfauna Band 2). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 1991. P. 3–170.
11. Patsyuk M. K., Dovgal I. V. Biotopic distribution of naked amoebas (Protista) in Ukrainian Polissya area // *Vestnik zoologii*. 2012. Vol. 46(4). P. 355–360.
12. Patsyuk M. K. Tolerance of Naked Amoebas (Protista) to the Abiotic Factors // *Nature Montenegrina*. Podgorica. 2013. Vol. 12(2). P. 319–323.
13. Patsyuk M. K. Seasonal changes in the species composition of naked amoebas (Amoebina) of the Teterev river (the Town of Zhitomir) // *Hydrobiol. J.* 2016. Vol. 52(4). P. 55–62. DOI:10.1615/HydrobJ.v52.i4.60
14. Patsyuk M. K. Parasitic Amoebae Found in Water Bodies of Ukraine // *Exp. Parasitol.* 2017. Vol. 183. P. 81–84. DOI:10.1016/j.exppara.2017.10.010
15. Patsyuk M. Changed species composition of naked amoebae in soils of forest-and-steppe zone of Ukraine // *Acta Biologica*. 2019. Vol. 26. P. 57–64. DOI:10.18276/ab.2019.26-06
16. Patsyuk M. Species composition and diversity of morphotypes in epilithic biotopes of Zhytomyr region, Ukraine // *Acta Biologica*. 2020. Vol. 27. P. 31–41. DOI: 10.18276/ab.2020.27-04
17. Prescott D., James T. Culturing of *A. proteus* on *Tetrachymena* // *Experimental Cell Research*. 1955. P. 256–358.
18. Raunkiaer C. *Formations Undersogelse og Formations Statistik*. Investigations and statistics of plant formations, 1934. P. 201–282.
19. Rogerson A., Gwaltney C. High numbers of naked amoebae in planktonic waters of a mangrove stand in southern Florid, USA // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2000. Vol. 27(3). P. 235–241. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2000.tb00042.x>

Стаття надійшла до редакції 20.04.22

доопрацьована 13.06.22

прийнята до друку 15.06.22

## INFLUENCE OF AQUATIC ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE DISTRIBUTION OF NAKED AMOEBAE IN WATERS OF ZHYTOMYR REGION (UKRAINE)

M. Patsyuk, L. Konstantynenko

*Zhytomyr Ivan Franko State University*  
40, Velyka Berdychivska St., Zhytomyr 10008, Ukraine  
\*e-mail: kostivna@ukr.net

In the reservoirs of Zhytomyr region we have identified 26 species of naked amoebae. The most common amoebae were *Mayorella cantabrigiensis*, *Korotnevella stella*, *Vannella lata*, *Cochliopodium actinophorum*; the average position in terms of frequency of occurrence is occupied by species *Saccamoeba stagnicola*, *Thecamoeba striata*, *Stenamoeba stenopodia*, *Mayorella vespertilioides*, *Vexillifera bacillipedes*, *Vannella* sp., *Vahlkampfia* sp. (4); the least common – *Rhizamoeba* sp. (1), *Deuteramoeba mycophaga*, *Saccamoeba* sp.

(1), *Saccamoeba* sp. (3), *Thecamoeba quadrilineata*, *Thecamoeba verrucosa*, *Thecamoeba terricola*, *Thecamoeba* sp., *Paradermamoeba valamo*, *Paradermamoeba levis*, *Korotnevella diskophora*, *Ripella* sp., *Acanthamoeba* sp., *Flamella* sp., *Willaertia magna*. Stenoxidic species include *K. diskophora*, *T. terricola*, *T. quadrilineata*, and eurioxidic species include *Rhizamoeba* sp. (1), *D. mycophaga*, *S. stagnicola*, *Saccamoeba* sp. (1), *Saccamoeba* sp. (3), *T. striata*, *T. verrucosa*, *Thecamoeba* sp., *S. stenopodia*, *P. valamo*, *P. levis*, *M. cantabrigiensis*, *M. vespertilioides*, *K. stella*, *V. bacillipedes*, *Ripella* sp., *V. lata*, *Vannella* sp., *Acanthamoeba* sp., *C. actinophorum*, *Flamella* sp., *Vahlkampfia* sp. (4), *W. magna*. High levels of concentration of dissolved organic substances in water *Rhizamoeba* sp. (1), *D. mycophaga*, *S. stagnicola*, *T. striata*, *T. quadrilineata*, *S. stenopodia*, *P. valamo*, *P. levis*, *M. cantabrigiensis*, *M. vespertilioides*, *K. stella*, *K. diskophora*, *V. bacillipedes*, *Ripella* sp., *V. lata*, *Vannella* sp., *Acanthamoeba* sp., *C. actinophorum*, *Vahlkampfia* sp. (4), sensitive to this factor was *Saccamoeba* sp. (1); *Saccamoeba* sp. (3), *T. verrucosa*, *T. terricola*, *Thecamoeba* sp., *Flamella* sp., *W. magna* belong to stenobiontic species in relation to organic substances dissolved in water. Polytactic, monotactic, flamellian, lens-like, striate, rugose, lingulate, lanceolate, fan-shaped, mayorellian, dactylopodial, acanthopodial, branched, eruptive morphotypes of amoebae have been identified. Morphotypes of amoebae withstand similar values of hydrophysical and hydrochemical factors of the aquatic environment with such amoebae.

**Keywords:** naked amoebae, morphotypes, reservoirs, autecology, Zhytomyr region

## ЗМІСТ

### БІОТЕХНОЛОГІЯ

*А. Вдовиченко, Н. Голуб*

Вплив компонентів газових викидів на ріст мікроводоростей *Chlorella vulgaris* ..... 3

### БОТАНІКА

*І. Рабик, І. Данилик*

Мохоподібні Івано-Франківської області: структурний аналіз і особливості регіонально рідкісних видів ..... 15

### ГЕНЕТИКА

*О. Ющук, К. Жукровська, В. Федоренко*

Філогенія білків-експортерів глікопептидних і деяких споріднених антибіотиків ..... 33

### ЕКОЛОГІЯ

*Ю. Бабич, А. Стадниченко, О. Уваєва*

Вплив іонів Cr (III) на показники дихання аловидів *Planorbarius corneus* s. L. (Mollusca, Gastropoda, Planorbidae) гідромережі України ..... 47

*І. Безноско, Т. Горган, І. Мосійчук, О. Буняк, Ю. Терновий*

Вплив різних технологій вирощування на чисельність основних еколого-трофічних груп мікроміцетів ґрунту ..... 58

*К. Гоблик, І. Капрусь, О. Орлов, М. Рагуліна*

Трансформації угруповання колембол заплавлених біотопів Закарпатської низовини під впливом осушувальної меліорації ..... 73

*С. Притула, З. Мамчур, Ю. Драч*

Екологічні особливості сфагнових мохів на території Українських Горган ..... 83

### ЗООЛОГІЯ

*Т. Микітчак*

Гіллястовуси (Cladocera) й веслоногі (Copepoda: Calanoida, Cyclopoida) ракоподібні масивів Руна, Боржава, Вододільний (Українські Карпати) ..... 95

*М. Пацюк, Л. Константиненко*

Вплив факторів водного середовища на поширення голих амеб у водоймах Житомирської області (Україна) ..... 103

## CONTENS

### BIOTECHNOLOGY

*A. Vdovychenko, N. Golub*

The effect of gas emissions components on the growth of *Chlorella vulgaris* microalgae .....3

### BOTANY

*I. Rabyk, I. Danylyk*

Briophytes of the Ivano-Frankivsk region: structural analysis  
and peculiarities of regionally rare species .....15

### GENETICS

*O. Yushchuk, K. Zhukrovska, V. Fedorenko*

Insights into the phylogeny of transporters coded within biosynthetic gene clusters  
for glycopeptides and related antibiotics ..... 33

### ECOLOGY

*Yu. Babych, A. Stadnychenko, O. Uvayeva*

Effect of Cr (III) ions on respiration parameters of the allospecies of *Planorbarius corneus*  
s. L. (Mollusca, Gastropoda, Planorbidae) of the hydrological network of Ukraine .....47

*I. Beznosko, T. Gorgan, I. Mosiychuk, O. Buniak, Yu. Ternoviy*

Influence of different cultivation technologies on the number of main ecological  
and trophic groups ..... 58

*K. Goblyk, I. Kaprus', O. Orlov, M. Ragulina*

Transformation of collembola communities of flood habitats of the  
Transcarpatian lowland under the influence of draining melioration .....73

*S. Prytula, Z. Mamchur, Y. Drach*

Ecological features of sphagnum mosses on the territory of Ukrainian Gorgany .....83

### ZOOLOGY

*T. Mykitchak*

Cladocera and Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) crustaceans of the Runa,  
Borzhava, Vododilnyi massifs (Ukrainian Carpathians) ..... 95

*M. Patsyuk, L. Konstantynenko*

Influence of aquatic environmental factors on the distribution of naked amoebae  
in waters of Zhytomyr region (Ukraine) ..... 103