

ISSN 0206-5657

ВІСНИК
ЛЬВІВСЬКОГО
УНІВЕРСИТЕТУ

СЕРІЯ БІОЛОГІЧНА

Випуск 88

2023

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

Series Biology | **Серія біологічна**

Issue 88 | **Випуск 88**

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

2023

Друкується за ухвалою Вченої ради
Львівського національного університету
імені Івана Франка
Протокол № 44/3 від 1 березня 2023 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

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

<https://doi.org/10.30970/vlubs.2023.88>

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^{1/16}
Ум. друк. арк. 8,6
Наклад 100 прим. Зам.

© Львівський національний університет
імені Івана Франка, 2023

ОГЛЯД

УДК 577.121: 616.74: 796.012.6

HTTPS://DOI.ORG/10.30970/VLUBS.2023.88.01

**МІОКІНИ – ОДИН ІЗ КЛЮЧОВИХ ЕЛЕМЕНТІВ ВЗАЄМОДІЇ
МІЖ СКЕЛЕТНИМИ М'ЯЗАМИ ТА ІНШИМИ СИСТЕМАМИ ОРГАНІЗМУ
ЛЮДИНИ, НЕОБХІДНИХ ДЛЯ АДАПТАЦІЇ ДО ФІЗИЧНИХ НАВАНТАЖЕНЬ**

**Р. Тимочко-Волошин, В. Гащишин, Н. Параняк, В. Борецький,
С. Решетило, Ю. Борецький***

*Львівський державний університет фізичної культури
імені Івана Боберського
вул. Костюшка, 11, Львів 79007, Україна
e-mail: yuriyboretsky@yahoo.com*

М'язова тканина становить значний відсоток маси тіла, а її метаболізм впливає практично на всі системи організму. Незважаючи на досить велику кількість фізіологічних спостережень, які підтверджували необхідність регулярних фізичних навантажень для збереження здоров'я, молекулярні механізми такого впливу довгий час залишалися невстановленими. Дослідження останніх років підтвердили, що скелетні м'язи є ендокринним органом, який продукує широкий спектр біорегуляторів, синтез і екскреція котрих стимулюються під час фізичних навантажень. Багато факторів, які опосередковують метаболічні та фізіологічні реакції у м'язах та інших органах, були ідентифіковані й названі міокінами. Найбільш вивченими міокінами на сьогоднішній день є інтерлейкіни (IL- 6, LIF, IL-4, IL-7, IL-8, та IL-15), міостатин, міонектин (CTRP15), ірисин, фактор росту фібробластів 21 (FGF21), нейротрофічний фактор мозку (BDNF), інсуліноподібний фактор росту-1 (IGF-1), фолістатиноподібний білок-1 (FSTL-1), декорин і SPARC (остеонектин). Більшість міокінів здійснюють свою дію через паракринні та/або аутокринні шляхи регуляції всередині м'язів, а багато з них також діють як ендокринні агенти – через лімфу і кров. Біологічна активність міокінів реалізується через модуляцію активності загальних глобальних регуляторних механізмів, таких як сигнальні каскади SMAD, p38/MAPK, Erk1/2 MAPK, PI3K/Akt/GSK-3 β , cAMP/Akt, AMPK-залежна регуляція, шлях передачі сигналів JNK. Водночас міокіни задіяні у регуляції активності міогенних транскрипційних факторів MyoD, myf5, міогеніну та низки протеїнів, залучених у сенсингу і транспорті глюкози та жирних кислот. Міокіни відіграють одну з головних ролей у взаємодії між скелетними м'язами, печінкою, кістковою та жировою тканинами. Вони підвищують чутливість тканин до інсуліну та задіяні у регуляції важливих метаболічних процесів, таких як вуглеводний, білковий і ліпідний обміни. Міокіни відіграють значну роль у регуляції таких процесів як міогенез, остеогенез, термогенез, ліполіз, ріст і поділ клітин м'язової та нервової тканин, васкуляризація тощо. З огляду на те, що експресія міокінів індукується скороченням м'язів, вивчення їх дає змогу розкрити молекулярні механізми реалізації позитивних ефектів фізичних навантажень. Подальші дослідження міокінів і механізмів їхньої дії необхідні для розробки персоналізованих програм і рекомендацій в ерготерапії, лікувальній фізичній культурі та лікарському контролі занять фізкультурою і спортом.

Ключові слова: міокіни, скелетні м'язи, фізичні навантаження, регуляція метаболізму, ерготерапія

Термін «екзеркіни» (від англ. *exerkine*) введено у 2016 р. [53]. Це поняття об'єднує різноманітні білки, пептиди, нуклеїнові кислоти, а в деяких випадках і низькомолекулярні

метаболіти. Більшість клітин і тканин синтезують ці фактори: скелетні м'язи продукують міокіни, серце – кардіокіни, печінка – гепатокіни, біла жирова тканина – адипокіни, бура жирова тканина – батокіни, а нейрони – нейрокіни [13].

Екзеркіни розглядають як сигнальні молекули, що синтезуються і секретуються у відповідь на фізичні навантаження. Хоча користь від фізичних вправ для здоров'я добре відома, та молекулярні механізми, що лежать в основі цього позитивного ефекту, до останнього часу залишалися недостатньо вивченими. Проте, починаючи з 2000 р., кількість ідентифікованих сигнальних молекул, пов'язаних із виконанням фізичних вправ, суттєво збільшилася, що спонукало до дослідження механізмів їхньої дії. На сьогодні відомо, що екзеркіни задіяні у різноманітних механізмах, пов'язаних із регуляцією метаболізму, яка опосередкована фізіологічною комбінацією ендокринних, паракринних та/або аутокринних сигнальних шляхів [25, 53]. Ці дослідження зробили можливим використання екзеркінів (зокрема, міокінів) у клінічній практиці, фізичній реабілітації та ерготерапії для оцінки функціонального стану організму і профілактики низки захворювань [13]. Незважаючи на універсальність цих механізмів, під час створення програм фізичної реабілітації та ерготерапії необхідно практикувати індивідуальний підхід, враховуючи вік, стать і рівень фізичного розвитку пацієнта, адже від цих факторів залежить здатність толерувати фізичне навантаження. Це, у свою чергу, суттєво впливає на синтез і секрецію екзеркінів, зокрема, міокінів [21]. У даному огляді проаналізовано відомості про найбільш вивчені міокіни, їхній вплив на метаболізм скелетних м'язів і організм людини загалом.

1. М'язи як ендокринний орган

Скелетні м'язи є високоадаптивною тканиною, здатною до значних змін маси, метаболізму, сили та витривалості у відповідь на повторюване фізичне навантаження. М'язи становлять близько 40 % загальної маси тіла і є одним із найпотужніших споживачів енергії, що, у свою чергу, потребує швидкого налаштування всіх систем організму через інтегральні регуляторні механізми.

У другій половині ХХ ст. спостережено, що скорочення м'язів викликає секрецію речовин, які під час переливання крові стимулюють використання глюкози м'язами, котрі не скорочувались. У 1983 р. у крові добровольців виявлено пірогенну речовину з молекулярною масою 14 кДа, виділення якої стимулювали фізичні вправи. Пізніше цю речовину ідентифікували як ІЛ-6. Розвиток досліджень сприяв появі гіпотези про те, що скелетні м'язи людини під час скорочення секретують ендогенні фактори, які є гормоноподібними регуляторами всього організму та можуть бути використані для опрацювання лікувальних і профілактичних програм [25]. Нещодавні дослідження виявили, що скелетні м'язи діють як секреторний орган, який може продукувати цитокіни й інші пептиди [45]. У 2003 р. введено термін «міокіни» й запропоновано: «Цитокіни, які виробляються і вивільнюються м'язовими волокнами та діють на інші органи, слід класифікувати як міокіни» [46].

Міокіни регулюють метаболізм м'язової тканини аутокринно/паракринно, а під час інтенсивної продукції за ендокринним механізмом через лімфу та кров. Вважають, що міокіни, які виділяються під час скорочення м'язів, відіграють основну роль у регуляції взаємодії між скелетними м'язами, печінкою, підшлунковою залозою та жировою тканиною [12, 45].

Аналіз культурального середовища показав, що культивовані м'язові волокна людини секретують 236 різних білків. Секрецію цих білків в організмі людини підтвердив аналіз біопсій із різних м'язів [43]. Ще 52 білки, які секретуються скелетними м'язами людини, ідентифіковано у 2013 р. Крім збільшення кількості потенційних міокінів, виявлено, що значна їхня частина задіяна в регуляції метаболізму не лише м'язової тканини, а й інших тканин організму [13, 21, 50, 51].

Автор концепції міокінів В. К. Pedersen розглядає такі хвороби як цукровий діабет 2 типу, серцево-судинні захворювання, рак молочної залози, деменцію та депресію як низку захворювань, пов'язаних із гіподинамією, а міокіни – як речовини, що захищають від цих захворювань [45]. Ключовим фактором експресії міокінів є фізичне навантаження, а їхній рівень багато в чому залежить від фізичної тренуваності, кількості скелетної м'язової маси та її складу (співвідношення швидких і повільних волокон), від інтенсивності й тривалості фізичних навантажень [56].

Процес адаптації скелетних м'язів до фізичних навантажень передбачає підвищення в них вмісту глікогену, активності ферментів, що беруть участь у гліколізі та β -окисненні жирних кислот, а також чутливості жирової тканини до ліполізу, стимульованого адреналіном, і збільшення окиснення внутрішньом'язових триацилгліцеролів. Як наслідок – скелетні м'язи можуть активніше використовувати ліпіди як субстрат і менше залежати від рівня глюкози у плазмі крові під час виконання фізичних вправ [45]. На тканинному рівні процес адаптації проявляється гіпертрофією – збільшенням маси, об'єму та площі поперечного перерізу м'язів. Усі ці механізми потребують суттєвих змін у координованому перерозподілі постачання тканин і органів пластичними й енергетичними субстратами. За таких умов реалізація взаємодії м'язової тканини з іншими тканинами організму значною мірою реалізується саме через міокіни.

Регулярна фізична активність зумовлює збільшення експресії фактора транскрипції PGC-1 α , що стимулює біогенез мітохондрій і ангиогенез у робочих м'язах, а також збільшення частки волокон повільного типу й розвитку витривалості загалом. Таким чином, PGC-1 α координує ремоделювання м'язів, що обумовлене виконанням фізичних вправ [56]. Крім фактора транскрипції PGC-1 α , васкуляризації сприяє IL-8, який діє локально як ангиогенний фактор в ендотеліальних клітинах капілярів (шляхом зв'язування з рецептором CXCR2) скелетних м'язів під час виконання вправ на концентричне скорочення [17]. Проте найважливіша роль у процесах ангиогенезу поперечносмугастих м'язів належить факторові росту ендотелію судин (VEGF). Встановлено, що рівень VEGF в інтерстиції скелетних м'язів помітно зростає після інтенсивних періодичних тренувань, а отже, VEGF також є міокіном, який локально регулює ангиогенез і кровопостачання м'язової тканини [29, 56]. На відміну від інших тканин, у поперечносмугастій м'язовій тканині виявлено альтернативну HIF-1 α -незалежну регуляцію транскрипції VEGF, опосередковану PGC-1 α [5]. Посилити експресію VEGF можуть і поляризовані лактатом M2-макрофаги, які стимулюють ще й процеси регенерації м'язової тканини [1, 61].

Після мікропошкоджень м'язів міосателітоцити (стовбурові клітини м'язів) активуються, диференціюються і зливаються з м'язовими волокнами, що забезпечує регенерацію м'язової тканини [23, 36]. В індукції проліферації стовбурових клітин м'язів значну роль відіграє міокін LIF (інгібуючий фактор лейкемії) [8]. Активовані міосателітоцити можуть експресувати міогенні фактори, включаючи MyoD, міогенін і міостатин. Міостатин як міокін «зворотної» дії пригнічує експресію MyoD і міогеніну [52], але рівень його значно знижується після виконання аеробних фізичних навантажень (фізичне навантаження помірної потужності) чи виконання силових вправ [56], що сприяє процесам регенерації м'язів.

2. Міокіни як сигнальні молекули

Регулярне виконання фізичних вправ супроводжується вивільненням міокінів, які контролюють гіпертрофію і ремоделювання (як адаптивну реакцію на фізичне навантаження) – збільшення маси та площі поперечного перерізу скелетних м'язів – IL-4,

IL-6, IL-7, IL-15, LIF, міостатин [8, 36, 45]. Ці ефекти міокінів пояснюються додатковою активацією сигнального шляху mTOR як регулятора клітинного росту і синтезу білків та PGC-1 α – головного регулятора окисного метаболізму м'язової тканини [36, 56].

Останніми роками з'ясовано, що клітини м'язів здатні секретувати кілька сотень міокінів. До теперішнього часу описано потенційних 650 міокінів, але тільки близько 5 % із них є дослідженими. Вивчення ролі міокінів забезпечує розуміння молекулярних механізмів, що лежать в основі перехресного обміну сигнальними молекулами та метаболітами між м'язами й печінкою, а також м'язами і жировою тканиною у процесі м'язової активності [59]. Число речовин, які різні автори вважають міокінами, продовжує зростати. Хоча немає чіткої класифікації, серед міокінів виділяють кілька груп, зокрема, інтерлейкіни.

Інтерлейкіни – це група цитокінів, які синтезуються в основному лейкоцитами, фагоцитами та деякими іншими клітинами. Волокна скелетних м'язів також експресують і секретують їх під час і після тренування [12, 56]. На молекулярну масу, біологічну активність і швидкість деградації інтерлейкінів суттєво впливає інтенсивність їхнього глікозилювання.

Інтерлейкін-6 (IL-6) спочатку описали як прозапальний цитокін, але згодом виявили і його протизапальні властивості. Вперше у 2003 р. IL-6 описано як «фактор фізичного навантаження» – міокін [46]. Пізніше виявилось, що й інші інтерлейкіни (IL-4, IL-7, IL-8, IL-15) також є міокінами [34, 56].

Експресія IL-6 суттєво індукується у скелетних м'язах силовими вправами і залежить від інтенсивності й тривалості фізичних навантажень. IL-6 продукується у неактивному стані як білок-попередник, що складається з 212 амінокислотних залишків. Після видалення сигнальної послідовності розміром 28 амінокислотних залишків зрілий поліпептид (184 амінокислотних залишки) підлягає глікозилюванню. У скелетних м'язах IL-6 передає сигнал через гомодимер gp130R β /IL-6R α , що зумовлює активацію AMPK і/або фосфатидилінозитол-3-кінази (PI3K), а згодом – збільшення поглинання глюкози й окиснення жирних кислот [20, 56].

IL-6 позитивно впливає на проліферативну здатність м'язових стовбурових клітин. Ця дія IL-6 пов'язана зі стимуляцією гіпертрофічного росту м'язів і міогенезу через регуляцію проліферативної здатності м'язових стовбурових клітин. Функціональні дослідження виявили, що IL-6 також сприяє регенерації м'язів після травми, і це може включати аналогічний стимулюючий ефект на проліферацію сателітоцитів. Зниження рівня IL-6 зменшує проліферацію сателітних клітин. Важливо відзначити, що ці позитивні ефекти зазвичай є відносно короткотривалими, що пояснюється коротким терміном півжиття IL-6 [40, 58].

До родини цитокінів IL-6 належить і LIF (інгібуючий фактор лейкемії), який складається зі 180 амінокислотних залишків. LIF найчастіше експресується міоцитами скелетних м'язів у відповідь на силові фізичні вправи і діє локально – у межах м'язової тканини. LIF бере участь у процесах регенерації та гіпертрофії м'язів, стимулюючи проліферацію міосателітоцитів. Дія LIF у скелетних м'язах реалізується через сигнальні шляхи PI3K, Akt і mTor та супроводжується підвищенням поглинанням глюкози [8, 20, 26, 45].

Інтерлейкін-4 (IL-4) було описано як протизапальний, типовий за структурою цитокін. У 2007 р. встановлено, що його синтез індукується силовими навантаженнями [48]. IL-4 сприяє диференціації стовбурових клітин м'язів шляхом посилення експресії специфічних для міоцитів маркерів, факторів транскрипції та кіназ, необхідних для різних стадій біогенезу. Після початкового злиття міобластів з утворенням міотрубок він діє як

фактор рекрутингу міобластів, що призводить до локального збільшення кількості ядер і збільшення розміру міотрубок. Також ІЛ-4 може опосередковувати злиття міобластів шляхом збільшення експресії факторів клітинної адгезії [12, 26, 35]. Крім того, ІЛ-4 може підвищувати поглинання глюкози, впливаючи на транслокацію транспортера глюкози 4 (GLUT4) і посилюючи інсулін-опосередковане сигналізування як у міобластах, так і в міоцитах [11].

Експресія ІЛ-7 у скелетних м'язах у стані спокою збільшується з адаптацією до тренування. ІЛ-7 збільшує міграцію міосателітоцитів, тоді як їхня проліферація залишається незмінною [24].

ІЛ-8 – хемоатрактантний цитокін, активна форма якого утворюється шляхом процесингу білка-попередника, що належить до родини СХС хемокінів. Водночас ІЛ-8 є міокіном – його експресія у м'язах зростає під час і після *аеробних* фізичних вправ. Низький вміст глікогену в м'язах перед тренуванням призводить до більш високих рівнів транскриптів ІЛ-8 після тренування [10]. ІЛ-8 діє як ангіогенний фактор та задіяний у низці регуляторних механізмів, що стимулюють гіпертрофію скелетних м'язів. ІЛ-8 впливає на клітини скелетних м'язів подібно до IGF-I і може розглядатись як потужний антикатаболітний фактор для скелетних м'язів [39].

ІЛ-15 є найбільш високоекспресованим із усіх міокінів, що належать до родини інтерлейкінів. Рівень мРНК ІЛ-15 є вищим у скелетних м'язах, де переважають волокна типу II [42]. Цей міокін стимулює синтез певних білків (наприклад, важкого ланцюга міозину) та пригнічує деградацію білків [49]. ІЛ-15 впливає на повністю диференційовані міоцити і не стимулює проліферації або диференціювання скелетних міобластів [18]. ІЛ-15 стимулює поглинання глюкози. Відіграє певну роль у зменшенні маси жирової тканини, пригнічуючи диференціацію преадипоцитів, стимулюючи ліполіз, пригнічуючи ліпогенез і стимулюючи секрецію адипонектину. Надекспресія ІЛ-15 у м'язовій тканині призводить до значного зменшення вмісту жиру в організмі та збільшення вмісту мінеральних речовин у кістках, без помітного впливу на м'язову масу тіла чи на рівні інших цитокінів [49].

Міостатин (*GDF8*) належить до родини трансформуючих факторів росту TGF- β [38]. Активний міостатин складається з двох однакових субодиниць завдовжки 109 амінокислотних залишків. У м'язовій тканині міостатин інгібує кіназу Akt і стимулює убіквітин-залежний протеоліз [20, 55].

Делеція гена міостатину у мишей призводить до значної гіпертрофії та гіперплазії м'язових волокон [38]. Міостатин зв'язується з рецептором В активіну II типу (ActRIIB), який активує сигнальний каскад SMAD шляхом фосфорилування SMAD2/3 із подальшою транслокацією їх у ядро. Міостатин також активує передачу сигналів p38/MAPK, імовірно, через взаємодію з ActRIIB, шлях Erk1/2 MAPK через Ras, шлях PI3K/Akt/GSK-3 β і шлях передачі сигналів JNK, загалом вказуючи на те, що міостатин може діяти на різні внутрішньоклітинні регулятори [15]. Міостатин негативно впливає на диференціювання міобластів скелетної мускулатури у м'язові волокна (міоцити) за допомогою пригнічення активності міогенних транскрипційних факторів MyoD, myf5 та міогеніну [19, 34].

Декорин – це білок із молекулярною масою 90-140 кДа, що належить до родини багатих на лейцин протеогліканів. Ген декорину (DCN) у людей міститься у 12-й хромосомі; він містить вісім екзонів і дуже великі інтрони [14]. Декорин бере участь в утворенні ниток колагену та формуванні міжклітинного середовища. Також декорин діє як антагоніст міостатину, стимулює проліферацію та диференціювання міобластів [20, 31]. У людей експресія гена декорину та його рівень у сироватці підвищуються як після одноразового

фізичного навантаження, так і після регулярних тренувань [32]. Відомо також, що декорин збільшує експресію фолістатину – ще одного регулятора росту скелетних м'язів. Фолістатин безпосередньо зв'язує міостатин, блокуючи його активність. У дослідженнях *in vitro* встановлено, що декорин разом із фолістатином зменшують фіброз скелетних м'язів і сприяють спеціалізації м'язових волокон [62].

Ірисин (від імені древньогрецької богині *Iris*) – поліпептид, який складається зі 112 амінокислотних залишків. Ірисин утворюється шляхом розщеплення мембранного білка FNDC5 (Fibronectin type III domain-containing protein 5) розміром 212 амінокислотних залишків. Виконання інтенсивних фізичних навантажень стимулює збільшення експресії цього білка, що опосередковується PGC-1 α [6, 47, 56].

Найважливішою мішенню ірисину є біла жирова тканина. Ірисин стимулює її «потемніння» («browning»), що пов'язане зі збільшенням кількості мітохондрій і швидкості окисних процесів, а також із посиленням термогенезу. Ці ефекти зумовлюють зниження маси тіла (за рахунок ліполізу й інгібування ліпогенезу) і підвищення чутливості тканин до інсуліну. У скелетних м'язах ірисин стимулює транспорт глюкози у міоцити й окиснення жирних кислот. Механізм активації поглинання глюкози реалізується через фосфорилування AMPK та індукцію транслокації GLUT4 в мембрани клітин [6, 37, 47].

Фактор росту фібробластів 21 (FGF-21) – білок, що складається з 209 амінокислотних залишків і належить до родини факторів росту фібробластів (FGF). Експресія FGF-21 у скелетних м'язах посилюється внаслідок активації сигнального шляху PI3K/Akt1, а також під впливом інсуліну. Akt1 – серин/треонін-протеїнкіназа 1, яка активується різними позаклітинними стимулами за допомогою фосфатидилінозитол-3-кінази (PI3K). Міогенна Akt-сигналізація вмикається переважно силовими тренуваннями, що призводить до росту м'язових волокон типу IIb (швидких/гліколітичних) [28, 33]. З іншого боку, FGF21 може бути і стрес-індукованим міокіном. Надекспресія FGF21 у м'язах (наприклад, під час голодування, за інших патологічних станів) може призвести до автофагії та втрати м'язової маси [33, 56].

Основними функціями FGF-21 є модуляція клітинної проліферації, росту і диференціювання, а також регуляція системного метаболізму глюкози та ліпідів. Експресується FGF-21 більшою мірою в печінці, підшлунковій залозі, білій жировій тканині, а також у м'язах. FGF-21 стимулює поглинання глюкози, сприяє транскрипції транспортера глюкози GLUT1 (інсулінонезалежно), пригнічує ліполіз, стимулює катаболізм ліпопротеїнів і «потемніння» білої жирової тканини, бере участь у регуляції м'язової маси [28, 56].

Міонектин (*CTRP15*) – білок, який складається з 340 амінокислотних залишків і належить до родини C1q/TNF-споріднених білків. Міонектин експресується та секретується скелетними м'язами у відповідь на метаболічні зміни (фізичні навантаження, голодування, ожиріння тощо). Експресія міонектину різко зростає за підвищення рівня внутрішньоклітинного cAMP та/або кальцію [57].

Міонектин стимулює поглинання глюкози клітинами й окиснення жирних кислот, індукуючи фосфорилування AMPK і збільшення кількості GLUT4 на клітинній поверхні. Цей міокін опосередковує перехресні зв'язки між скелетними м'язами та іншими метаболічно важливими тканинами – сприяє поглинанню жирних кислот адипоцитами і гепатоцитами за допомогою транскрипційної регуляції генів CD36, Cav1 і Fabp1/Fabp4 [51, 57]. Секреція міонектину, стимульована виконанням фізичних навантажень на витривалість, виявляє ще й кардіопротекторну дію за ішемічного пошкодження серця,

пригнічуючи апоптоз кардіоміоцитів і запальну реакцію макрофагів через сфінгозин-1-фосфат-залежну активацію шляху cAMP/Akt [44].

Нейротрофічний фактор головного мозку (*BDNF*) – білок, який складається з 247 амінокислотних залишків і є представником родини нейротрофінів. Експресується в основному в головному мозку та скелетних м'язах. Збільшення рівня *BDNF* у скелетних м'язах за фізичних навантажень сприяє посиленню окиснення ліпідів шляхом активації АМПК і ацетил-КоА-карбоксилази. Як міокін локальної дії, окрім впливу на метаболічний профіль м'язів, *BDNF* активує міосателітоцити і сприяє регенерації скелетних м'язів [1, 20, 54, 60]. Підвищена експресія *BDNF* сприяє збільшенню кількості волокон типу Ів у м'язах і навпаки – зниження рівня *BDNF* викликає збільшення частки більш потужних волокон типу Іх і структурно-функціональне ремоделювання нервово-м'язового синапсу [16].

FSTL1 (Follistatin-like 1) – глікопротеїн із молекулярною масою 45–55 кДа, який належить до родини фолістатинів. Секретується в основному скелетними м'язами, міокардом і жировою тканиною [27, 51]. На рівні регуляції метаболізму м'язової тканини збільшення експресії *FSTL1* приводить до посилення поглинання глюкози шляхом активації АМПК [3]. Збільшення експресії *FSTL1* після аеробних фізичних навантажень сприяє його секреції у кров. В ішемізованих тканинах *FSTL1* сприяє реваскуляризації (посилюючи диференціацію, міграцію та зменшуючи апоптоз ендотеліальних клітин) через активацію Akt-eNOS-шляху [27, 51].

Інсуліноподібний фактор росту 1 (*IGF-1*) – білок завдовжки 195 амінокислотних залишків, який в основному синтезується в печінці та діє на численні тканини-мішені, включаючи скелетні м'язи і кістки [20, 34]. Також *IGF-1* значною мірою експресується у м'язах, тому належить до міокінів. Це важливий фактор росту м'язів, що бере участь у розвитку гіпертрофії м'язових волокон і має важливий остеогенний ефект, сприяючи розвитку та збереженню кісток [20, 22]. *IGF-1* зв'язується з рецептором *IGF-1 (IGF-1R)*, що призводить до послідовної активації сигнальних шляхів MAPK/Erk і PI3K/Akt/mTOR з подальшою індукцією клітинної проліферації та інгібуванням апоптозу. *IGF-1* і активація сигнального шляху через *IGF-1R* необхідні для проліферації та диференціювання остеобластів і остеокластів, правильної ендохондральної осифікації та підтримки гомеостазу кісток [20, 41].

SPARC (Secreted protein acidic and cysteine rich, остеоонектин) – це секреторний глікопротеїн молекулярною масою 43 кДа, який кодується однойменним геном, розміщеним у людей на короткому плечі 5-ї хромосоми. *SPARC* спочатку був ідентифікований у кістковій тканині, де він сприяє мінералізації колагену в остеобластах [7, 20]. *SPARC* також міститься у м'язовій тканині, а його секреція збільшується після регулярних силових і аеробних вправ. Вміст *SPARC* збільшується під час росту і регенерації м'язів [22, 34]. Вважається, що він взаємодіє з актином у процесах ремоделювання міжклітинного матриксу та модуляції контактів клітина–клітина та/або клітина–матрикс [4, 30]. Крім цього, безпосередньо взаємодіючи з АМПК, *SPARC* бере участь у регулюванні метаболізму глюкози, а через активацію механізму Wnt- β -катенін посилює остеобластогенез і пригнічує адипогенез [4, 26].

Більшість ідентифікованих міокінів і діють у поперечносмугастій м'язовій тканині, і впливають на метаболізм інших тканин, модулюючи активність загальних регуляторних механізмів (див. таблицю).

Сигнальні шляхи та фізіологічні ефекти деяких міокінів

Назва міокіну	Сигнальні шляхи, в яких задіяний міокін	Молекулярні процеси, які регулює міокін	Фізіологічні ефекти
IL-6	gp130-PI3K, Akt, STAT3, MAPK	Регуляція проліферації міосателітоцитів; регуляція поглинання глюкози й окиснення жирних кислот, стимуляція синтезу білків	Регуляція запальних процесів у організмі. Фізіологічна регенерація м'язової тканини. Пришвидшений розпад підшкірного жиру
LIF	PI3K, Akt, STAT3, mTor	Стимуляція поглинання глюкози та синтезу білків; регуляція проліферації міосателітоцитів	Фізіологічна регенерація та/або гіпертрофія м'язової тканини
IL-4	p38 MAPK, Fyn/PI3K, Rac/Cdc42, STAT6, ERK	Регуляція процесів запалення; регуляція диференціації стовбурових клітин м'язів; регуляція поглинання глюкози.	Фізіологічна регенерація м'язової тканини
IL-7	gp120 MAPK, ERK/MAPK, NF-κB/MAPK	Регуляція процесів запалення; посилення міграції міосателітоцитів	Фізіологічна регенерація м'язової тканини й адекватне ремодельовання кісткової тканини
IL-8	CXCR2/PI3K/Akt	Регуляція процесів запалення, поглинання глюкози й окиснення жирних кислот; регуляція остеокластогенезу; стимуляція ендотеліальних клітин капілярів м'язів	Фізіологічна регенерація м'язової тканини й адекватне ремодельовання кісткової тканини
IL-15	JAK1, JAK3, STAT3, STAT5	Регуляція процесів запалення. Регуляція поглинання глюкози й окиснення жирних кислот; регуляція остеокластогенезу	Гіпертрофія м'язової тканини та ремодельовання кісткової тканини. Регуляція активації імунної системи
GDF8	SMAD, p38/MAPK, Erk1/2, MAPK, PI3K/Akt/GSK-3β і JNK	Інгібує кіназу Akt і стимулює убіквітин-залежний протеоліз. Пригнічує активацію міосателітоцитів, проліферацію міобластів і гіпертрофію міофібрил. Інгібує засвоєння глюкози	Пригнічення росту м'язів і ремодельовання кісток. Зниження ожиріння та вища резистентність до інсуліну
Декорин	TGF-β1	Сприяє мінералізації остеобластів шляхом зв'язування колагену I типу. Збільшує експресію фолістатину. Регулює активність TGF-β1. Регулює клітинний цикл	Фізіологічна регенерація м'язової тканини та зменшення фіброзу скелетних м'язів; пришвидшення спеціалізації м'язових волокон
Ірисин	AMPK	Регуляція поглинання глюкози й окиснення жирних кислот; стимуляція ліполізу та інгібування ліпогенезу	Зниження маси тіла (за рахунок жирової тканини); збільшення інтенсивності окисних процесів у білій жировій тканині
FGF-21	PI3K/Akt1	Регуляція поглинання глюкози, пригнічення ліполізу, стимуляція катаболізму ліпопротеїнів; стимуляція окиснення жирних кислот і гліюконеогенезу в печінці	Адекватний ріст скелетних м'язів і спеціалізація м'язових волокон. Додаткова регуляція метаболізму печінки

Закінчення таблиці

<i>CTRP15</i>	AMPK; сAMP/Akt	Регуляція поглинання глюкози й окислення жирних кислот; стимуляція поглинання жирних кислот адипоцитами і гепатоцитами; регуляція процесів запалення й апоптозу в міокарді	Регуляція метаболізму м'язів; кардіопротекторна дія
<i>FSTL1</i>	AMPK, Akt-eNOS	Регуляція поглинання глюкози; стимуляція диференціації, міграції та зменшення апоптозу ендотеліальних клітин	Покращення реваскуляризації ішемізованих тканин
<i>BDNF</i>	AMPK	Посилення окиснення ліпідів; активація міосателітоцитів	Регуляція метаболізму та регенерації м'язів; участь у спеціалізації м'язових волокон
<i>IGF-1</i>	MAPK/Erk, PI3K/Akt/mTOR	Необхідний для проліферації та диференціювання остеобластів і остеокластів	Розвиток гіпертрофії м'язових волокон. Розвиток і збереження кісток
<i>SPARC</i>	AMPK, Wnt- β - катенін-залежний шлях	Пригнічує адипогенез і регулює поглинання глюкози	Ремодельовання м'язової тканини, адекватна мінералізація кісток. Запобігання ожирінню

Отож міокіни забезпечують активний взаємозв'язок між м'язовою, жировою і кістковою тканинами, серцево-судинною системою, печінкою, підшлунковою залозою, головним мозком, а також беруть участь у системній регуляції процесів ліполізу, гліюконеогенезу, в секретії інсуліну, термогенезу й інших життєво важливих ланок метаболізму.

Важливість регулярних фізичних вправ для запобігання та лікування хронічних і дегенеративних захворювань є загально визнаною. Серед широкого переліку цих захворювань особливої уваги потребують діабет 2 типу, ожиріння, серцево-судинні, респіраторні, онкологічні захворювання та вікові зміни людського організму [9, 20, 34, 45, 57]. Навіть порівняно короткі періоди без фізичної активності пов'язані з метаболічними змінами в організмі (зниження чутливості до інсуліну, порушення обміну ліпідів, втрата м'язової маси та накопичення вісцеральної жирової тканини тощо).

Хоч терміни «вправи» і «фізична активність» зазвичай вживають як синоніми, фізичні вправи необхідно розглядати як свідомо виконувані аеробні, силові або високоінтенсивні інтервальні тренування. Водночас фізична активність включає фізичні вправи, а також звичайну професійну та/або домашню діяльність. У США офіційні рекомендації щодо фізичної активності вперше опубліковано в 1995 р. Кожному дорослому американцю рекомендували принаймні 30 хвилин фізичної активності помірної інтенсивності в усі дні тижня. Згодом ці рекомендації вдосконалили. У 2020 р. Всесвітня організація охорони здоров'я рекомендувала для всіх дорослих 150–300 хвилин помірної фізичної активності або 75–150 хвилин високоінтенсивних тренувань чи еквівалентної комбінації фізичної активності помірної інтенсивності й високої інтенсивності на тиждень [13].

Молекулярно-біологічні дослідження м'язової тканини довели, що поряд із основними функціями м'язи є важливим ендокринним органом, який може продукувати і секретувати сигнальні молекули – міокіни. Саме міокіни забезпечують тонку регуляцію взаємодії між скелетними м'язами та різними органами і тканинами. Доведено, що ключовим фактором експресії міокінів є фізичне навантаження, а їхній рівень багато в чому залежить від фізичної тренованості, кількості скелетної м'язової маси та її складу (співвідношення швидких і повільних волокон), від інтенсивності і тривалості фізичних навантажень.

Нещодавні дослідження виявили, що міокіни регулюють системний гомеостаз глюкози та метаболізм ліпідів, підвищують чутливість до інсуліну й індукують «потемніння» білої жирової тканини [6, 49]. Окрім впливу на жирову тканину, міокіни також відіграють важливу роль у покращенні функції мозку [12, 60], стимулюванні диференціації остеобластів [2], запобіганні окиснювальному стресу [37, 47], а також у контролі артеріального тиску та серцевого ритму [9, 12]. З огляду на те, що продукція і секреція міокінів стимулюються скороченням м'язів, вивчення їхньої біологічної активності та взаємодії з регуляторними системами організму розкриває молекулярні механізми реалізації позитивних ефектів фізичної активності на здоров'я людини.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Гащишин В. Р., Параняк Н. М., Тимочко-Волошин Р. І. та ін. Запальні процеси та роль стовбурових клітин у регенерації мікропошкоджень структури скелетних м'язів під час фізичної реабілітації // Спортивна медицина, фізична терапія та ерготерапія. 2022. № 1. С. 121–129.
2. Adhikary S., Choudhary D., Tripathi A. K. et al. FGF-2 targets sclerostin in bone and myostatin in skeletal muscle to mitigate the deleterious effects of glucocorticoid on musculoskeletal degradation // *Life Sciences*. 2019. Vol. 229. P. 261–276. <https://doi.org/10.1016/j.lfs.2019.05.022>
3. Ahsan M., Garneau L., Aguer C. The bidirectional relationship between AMPK pathway activation and myokine secretion in skeletal muscle: How it affects energy metabolism // *Front Physiol*. 2022. Vol. 13. P. 10408–09. doi: 10.3389/fphys.2022.1040809
4. Aoi W., Naito Y., Takagi T. et al. A novel myokine, secreted protein acidic and rich in cysteine (SPARC), suppresses colon tumorigenesis via regular exercise // *Gut*. 2013. Vol. 62(6). P. 882–9. doi: 10.1136/gutjnl-2011-300776
5. Arany Z., Foo S. Y., Ma Y. et al. HIF-independent regulation of VEGF and angiogenesis by the transcriptional coactivator PGC-1 α // *Nature*. 2008. Vol. 451(7181). P. 1008–12. doi: 10.1038/nature06613
6. Boström P., Wu J., Jedrychowski M. P. et al. A PGC1- α -dependent myokine that drives brown-fat-like development of white fat and thermogenesis // *Nature*. 2012. Vol. 481(7382). P. 463–8. doi: 10.1038/nature10777
7. Brekken R. A., Sage E. H. SPARC, a matricellular protein: at the crossroads of cell-matrix communication // *Matrix Biol*. 2001. Vol. 19(8). P. 816–27. doi: 10.1016/s0945-053x(00)00133-5
8. Broholm C., Mortensen O. H., Nielsen S. et al. Exercise induces expression of leukaemia inhibitory factor in human skeletal muscle // *J. Physiol*. 2008. Vol. 586(8). P. 2195–201. doi: 10.1113/jphysiol.2007.149781
9. Brondani L. A., Boelter G., Assmann T. S. et al. Irisin – encoding gene (FNDC5) variant is associated with changes in blood pressure and lipid profile in type 2 diabetic women but not in men // *Metabolism: Clinical and Experimental*. 2015. Vol. 64(9). P. 952–957. <https://doi.org/10.1016/j.metabol.2015.05.005>
10. Chan M. H. S., Carey A. L., Watt M. J. et al. Cytokine gene expression in human skeletal muscle during concentric contraction: evidence that IL-8, like IL-6, is influenced by glycogen availability // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol*. 2004. Vol. 287(2). P. 322–7. doi:10.1152/ajpregu.00030.2004
11. Chang Y. H., Tsai J. N., Chen T. L. et al. Interleukin-4 Promotes Myogenesis and Boosts Myocyte Insulin Efficacy // *Mediators Inflamm*. 2019. Vol. 2019:4182015. P. 1–14. doi: 10.1155/2019/4182015

12. *Chen W., Wang L., You W., Shan T.* Myokines mediate the cross talk between skeletal muscle and other organs // *J. Cell Physiol.* 2021. Vol. 236(4). P. 2393–2412. doi: 10.1002/jcp.30033
13. *Chow L. S., Gerszten R. E., Taylor J. M.* et al. Exerkines in health, resilience and disease // *Nat Rev Endocrinol.* 2022. Vol. 18(5). P. 273–289. doi: 10.1038/s41574-022-00641-2
14. *Danielson K. G., Fazio A., Cohen I.* et al. The human decorin gene: intron-exon organization, discovery of two alternatively spliced exons in the 5' untranslated region, and mapping of the gene to chromosome 12q23 // *Genomics.* 1993. Vol. 15(1). P. 146–60. doi: 10.1006/geno.1993.1022
15. *Das D. K., Graham Z. A., Cardozo C. P.* Myokines in skeletal muscle physiology and metabolism: Recent advances and future perspectives // *Acta Physiol (Oxf).* 2020. Vol. 228(2). P. 133–67. doi: 10.1111/apha.13367
16. *Delezie J., Weihrauch M., Maier G.* et al. BDNF is a mediator of glycolytic fiber-type specification in mouse skeletal muscle // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2019. Vol. 116(32). P. 16111–16120. doi: 10.1073/pnas.1900544116
17. *Frydelund-Larsen L., Penkowa M., Akerstrom T.* et al. Exercise induces interleukin-8 receptor (CXCR2) expression in human skeletal muscle // *Exp. Physiol.* 2007. Vol. 92(1). P. 233–40. doi: 10.1113/expphysiol.2006.034769
18. *Furmanczyk P. S., Quinn L. S.* Interleukin-15 increases myosin accretion in human skeletal myogenic cultures // *Cell Biol. Int.* 2003. Vol. 27(10). P. 845–51. doi: 10.1016/s1065-6995(03)00172-0
19. *Gaussin V., Depre C.* Myostatin, the cardiac chalone of insulin-like growth factor-1 // *Cardiovasc Res.* 2005. Vol. 68. P. 347–349. doi: 10.1016/j.cardiores.2005.09.007
20. *Gomarasca M., Banfi G., Lombardi G.* Myokines: The endocrine coupling of skeletal muscle and bone // *Adv. Clin. Chem.* 2020. Vol. 94. P. 155–218. doi: 10.1016/bs.acc.2019.07.010
21. *Görgens S. W., Eckardt K., Jensen J.* et al. Exercise and Regulation of Adipokine and Myokine Production // *Prog. Mol. Biol. Transl. Sci.* 2015. Vol. 135. P. 313–36. doi: 10.1016/bs.pmbts.2015.07.002
22. *Hamrick M. W.* The skeletal muscle secretome: an emerging player in muscle-bone cross-talk // *Bonekey Rep.* 2012. Vol. 1(60). P. 1–5. doi: 10.1038/bonekey.2012.60
23. *Hashchychyn V., Tymochko-Voloshyn R., Paraniak N.* et al. Regeneration of Skeletal Muscle Fibers and Regulation of Myosatellitocytes Metabolism // *Cytol. Genet.* 2022. Vol. 56. P. 253–260. <https://doi.org/10.3103/S0095452722030033>
24. *Haugen F., Norheim F., Lian H.* et al. IL-7 is expressed and secreted by human skeletal muscle cells // *Am J Physiol Cell Physiol.* 2010. Vol. 298(4). P. 807–16. doi: 10.1152/ajpcell.00094.2009
25. *Hoffmann C., Weigert C.* Skeletal Muscle as an Endocrine Organ: The Role of Myokines in Exercise Adaptations // *Cold Spring Harb Perspect Med.* 2017. Vol. 7(11):a029793. doi: 10.1101/cshperspect.a029793
26. *Huh J. Y.* The role of exercise-induced myokines in regulating metabolism // *Arch. Pharm. Res.* 2018. Vol. 41(1). P. 14–29. doi: 10.1007/s12272-017-0994-y
27. *Inoue K., Fujie S., Horii N.* et al. Aerobic exercise training-induced follistatin-like 1 secretion in the skeletal muscle is related to arterial stiffness via arterial NO production in obese rats // *Physiol Rep.* 2022. Vol. 10(10):e15300. doi: 10.14814/phy2.15300
28. *Izumiya Y., Bina H. A., Ouchi N.* et al. FGF21 is an Akt-regulated myokine // *FEBS Lett.* 2008. Vol. 582(27). P. 3805–10. doi: 10.1016/j.febslet.2008.10.021
29. *Jensen L., Bangsbo J., Hellsten Y.* Effect of high intensity training on capillarization and presence of angiogenic factors in human skeletal muscle // *J. Physiol.* 2004. Vol. 557 (Pt 2). P. 571–82. doi: 10.1113/jphysiol.2003.057711

30. *Jørgensen L. H., Jepsen P. L., Boysen A.* et al. SPARC Interacts with Actin in Skeletal Muscle *in Vitro* and *in Vivo* // *Am J Pathol*. 2017. Vol. 187(2). P. 457–474. doi: 10.1016/j.ajpath.2016.10.013
31. *Kainulainen H., Papaioannou K. G., Silvennoinen M.* et al. Myostatin/activin blocking combined with exercise reconditions skeletal muscle expression profile of mdx mice // *Mol. Cell Endocrinol*. 2015. Vol. 399. P. 131–142. doi: <https://doi.org/10.1016/j.mce.2014.10.001>
32. *Kanzleiter T., Rath M., Gorgens S. W.* et al. The myokine decorin is regulated by contraction and involved in muscle hypertrophy // *Biochem Biophys Res Commun*. 2014. Vol. 450(2). P. 1089–1094. doi: <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2014.06.123>
33. *Khalafi M., Alamdari K. A., Symonds M. E.* et al. Impact of acute exercise on immediate and following early post-exercise FGF-21 concentration in adults: systematic review and meta-analysis // *Hormones (Athens)*. 2021. Vol. 20(1). P. 23–33. doi: 10.1007/s42000-020-00245-3
34. *Kwon J. H., Moon K. M., Min K. W.* Exercise-Induced Myokines can Explain the Importance of Physical Activity in the Elderly: An Overview // *Healthcare (Basel)*. 2020 Vol. 8(4). P. 378. doi: 10.3390/healthcare8040378.
35. *Lafreniere J. F., Mills P., Bouchentouf M., Tremblay J. P.* Interleukin-4 improves the migration of human myogenic precursor cells *in vitro* and *in vivo* // *Exp Cell Res*. 2006. Vol. 312(7). P. 1127–41. doi: 10.1016/j.yexcr.2006.01.002
36. *Le Moal E., Pialoux V., Juban G.* et al. Redox Control of Skeletal Muscle Regeneration // *Antioxid Redox Signa*. 2017. Vol. 27(5). P. 276–310. <https://doi.org/10.1089/ars.2016.6782>
37. *Mazur-Bialy A. I., Kozłowska K., Pocheć E.* et al. Myokine irisin – induced protection against oxidative stress *in vitro*. Involvement of heme oxygenase-1 and antioxidizing enzymes superoxide dismutase-2 and glutathione peroxidase // *J Physiol Pharmacol*. 2018. Vol. 69(1). P. 117–125. <https://doi.org/10.26402/jpp.2018.1.13>
38. *McPherron A. C., Lawler A. M., Lee S. J.* Regulation of skeletal muscle mass in mice by a new TGF-beta superfamily member // *Nature*. 1997. Vol. 387. P. 83–90. doi: 10.1038/387083a0
39. *Milewska M., Domoradzki T., Majewska A.* et al. Interleukin-8 enhances myocilin expression, Akt-FoxO3 signaling and myogenic differentiation in rat skeletal muscle cells // *J Cell Physiol*. 2019. Vol. 234(11). P. 19675–19690. doi: 10.1002/jcp.28568
40. *Muñoz-Cánoves P., Scheele C., Pedersen B. K., Serrano A. L.* Interleukin-6 myokine signaling in skeletal muscle: a double-edged sword? // *FEBS J*. 2013. Vol. 280(17). P. 4131–48. doi: 10.1111/febs.12338
41. *Neirijnck Y., Papaioannou M. D., Nefs S.* The Insulin/IGF System in Mammalian Sexual Development and Reproduction // *Int J Mol. Sci*. 2019. Vol. 20(18). P. 4440. doi: 10.3390/ijms20184440
42. *Nielsen A. R., Mounier R., Plomgaard P.* et al. Expression of interleukin-15 in human skeletal muscle – effect of exercise and muscle fibre type composition // *J Physiol*. 2007. Vol. 584. P. 305–312. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2007.139618>
43. *Norheim F., Raastad T., Thiede B.* et al. Proteomic identification of secreted proteins from human skeletal muscle cells and expression in response to strength training // *Am J Physiol Endocrinol Metab*. 2011. Vol. 301(5). P. 1013–21. doi: 10.1152/ajpendo.00326.2011
44. *Otaka N., Shibata R., Ohashi K.* et al. Myonectin Is an Exercise-Induced Myokine That Protects the Heart From Ischemia-Reperfusion Injury // *Circ Res*. 2018. Vol. 123(12). P. 1326–1338. doi: 10.1161/CIRCRESAHA.118.313777
45. *Pedersen B. K., Febbraio M. A.* Muscles, exercise and obesity: skeletal muscle as a secretory organ // *Nat Rev Endocrinol*. 2012. Vol. 8(8). P. 457–65. DOI: 10.1038/nrendo.2012.49

46. Pedersen B.K., Steensberg A., Fischer C. et al. Searching for the exercise factor: is IL-6 a candidate? // *J Muscle Res Cell Motil.* 2003. Vol. 24(2–3). P. 113–9. DOI: 10.1023/a:1026070911202
47. Perakakis N., Triantafyllou G. A., Fernández-Real J. M. et al. Physiology and role of irisin in glucose homeostasis // *Nat Rev Endocrinol.* 2017. Vol. 13(6). P. 324–337. doi: 10.1038/nrendo.2016.221
48. Prokopchuk O., Liu Y., Wang L. et al. Skeletal muscle IL-4, IL-4Ralpha, IL-13 and IL-13Ralpha1 expression and response to strength training // *Exerc Immunol Rev.* 2007. Vol. 13. P. 67–75. PMID: 18198661
49. Quinn L. S., Anderson B. G., Strait-Bodey L. et al. Oversecretion of interleukin-15 from skeletal muscle reduces adiposity // *Am J Physiol Endocrinol Metab.* 2009. Vol. 296(1). P. 191–202. doi: 10.1152/ajpendo.90506.2008
50. Raschke S., Eckardt K., Bjørklund Holven K. et al. Identification and validation of novel contraction-regulated myokines released from primary human skeletal muscle cells // *PLoS One.* 2013. Vol. 8(4):e62008. doi: 10.1371/journal.pone.0062008
51. Raschke S., Eckel J. Adipo-myokines: two sides of the same coin--mediators of inflammation and mediators of exercise // *Mediators Inflamm.* 2013. Vol. 2013. P. 1–16. doi: 10.1155/2013/320724
52. Ryan A. S., Li G., Blumenthal J. B., Ortmeier H. K. Aerobic exercise + weight loss decreases skeletal muscle myostatin expression and improves insulin sensitivity in older adults // *Obesity (Silver Spring).* 2013. Vol. 21(7). P. 1350–6. doi: 10.1002/oby.20216
53. Safdar A., Saleem A., Tarnopolsky M. A. The potential of endurance exercise-derived exosomes to treat metabolic diseases // *Nat Rev Endocrinol.* 2016. Vol. 12. P. 504–517. DOI: 10.1038/nrendo.2016.76
54. Sakuma K., Yamaguchi A. The recent understanding of the neurotrophin's role in skeletal muscle adaptation // *J Biomed Biotechnol.* 2011. Vol. 2011. P. 1–12. doi: 10.1155/2011/201696
55. Sartori R., Gregorevic P., Sandri M. TGFβ and BMP signaling in skeletal muscle: potential significance for muscle-related disease // *Trends Endocrinol Metab.* 2014. Vol. 25(9). P. 464–71. doi: 10.1016/j.tem.2014.06.002
56. Schnyder S., Handschin C. Skeletal muscle as an endocrine organ: PGC-1α, myokines and exercise // *Bone.* 2015. Vol. 80. P. 115–125. doi: 10.1016/j.bone.2015.02.008
57. Seldin M. M., Peterson J. M., Byerly M. S. et al. Myonectin (CTRP15), a novel myokine that links skeletal muscle to systemic lipid homeostasis // *J Biol Chem.* 2012. Vol. 287(15). P. 11968–80. doi: 10.1074/jbc.M111.336834
58. Serrano A. L., Baeza-Raja B., Perdiguero E. et al. Interleukin-6 is an essential regulator of satellite cell-mediated skeletal muscle hypertrophy // *Cell Metab.* 2008. Vol. 7(1). P. 33–44. doi: 10.1016/j.cmet.2007.11.011
59. Severinsen M. C. K., Pedersen B. K. Muscle-Organ Crosstalk: The Emerging Roles of Myokines // *Endocr Rev.* 2020. Vol. 41(4). P. 594–609. doi: 10.1210/endrev/bnaa016
60. Yu T., Chang Y., Gao X. L., Li H., Zhao P. Dynamic Expression and the Role of BDNF in Exercise-induced Skeletal Muscle Regeneration // *Int J Sports Med.* 2017. Vol. 38(13). P. 959–966. doi: 10.1055/s-0043-118343
61. Zhang J., Muri J., Fitzgerald G. et al. Endothelial Lactate Controls Muscle Regeneration from Ischemia by Inducing M2-like Macrophage Polarization // *Cell Metab.* 2020. Vol. 31(6). P. 1136–1153. doi: 10.1016/j.cmet.2020.05.004
62. Zhu J., Li Y., Shen W. et al. Relationships between Transforming Growth Factor-β1, Myostatin, and Decorin // *J Biol Chem.* 2007. Vol. 282(35). P. 25852–25863. doi: <https://doi.org/10.1074/jbc.M704146200>

**MYOKINES ARE ONE OF THE KEY ELEMENTS OF INTERACTION
BETWEEN SKELETAL MUSCLES AND OTHER SYSTEMS OF HUMAN BODY
NECESSARY FOR ADAPTATION TO PHYSICAL LOADS**

**R. Tymochko-Voloshyn, V. Hashchyshyn, N. Paraniak, V. Boretsky,
S. Reshetylo, Y. Boretsky**

*Ivan Boberskyi Lviv State University of Physical Culture
11, Kostiushko St., Lviv79000, Ukraine
e-mail: yuriyboretsky@yahoo.com*

Muscle tissue makes up a significant percentage of body weight, and its metabolism affects almost all body systems. Despite a sufficiently large number of physiological observations that confirmed the need for regular physical activity to maintain health, the molecular mechanisms of such an effect remained unestablished for a long time. Results of recent research confirmed that skeletal muscles are an endocrine organ that produces a wide range of bioregulators, which synthesis and excretion are stimulated during exercise. At present, many of these factors that mediate metabolic and physiological responses in muscles and other organs have been identified and named myokines. To date the most studied myokines are: interleukins (IL-6, LIF, IL-4, IL-7, IL-8, and IL-15), myostatin, myonectin (CTRP15), irisin, fibroblast growth factor 21 (FGF21), brain-derived neurotrophic factor (BDNF), insulin-like growth factor-1 (IGF-1), follistatin-like protein-1 (FSTL-1), decorin and SPARC (osteonectin). Most of the myokines exert their effects through paracrine and/or autocrine pathways within muscles, and many of them also act as endocrine agents – via lymph and blood. The biological activity of myokines is realized via modulation of the activity of general global regulatory mechanisms, such as the SMAD signaling cascade, p38/MAPK, Erk1/2 MAPK, PI3K/Akt/GSK-3 β , cAMP/Akt, AMPK-dependent regulation, and JNK signaling pathway. At the same time, myokines are involved in the regulation of the activity of the myogenic transcription factors MyoD, myf5, myogenin and a number of proteins involved in the sensing and transport of glucose and fatty acids. Myokines play one of the main roles in the interaction between skeletal muscles, liver, bone and adipose tissues. They increase tissues sensitivity to insulin and are involved in the regulation of important metabolic processes such as carbohydrate, protein and lipid metabolism. Myokines play a significant role in the regulation of myogenesis, osteogenesis, thermogenesis, lipolysis, growth and division of muscle and nerve tissue cells, vascularization, etc. Given the fact that the expression of myokines is induced by muscle contraction, their study allows us to reveal the molecular mechanisms realizing the positive effects of physical exertion. Further studies of myokines and their mechanisms of action are necessary for the development of personalized recommendations for the physical activity of people with metabolic diseases in rehabilitation, physical therapy, medical supervision of physical education and sports.

Keywords: myokines, skeletal muscles, physical load, metabolism regulation, ergotherapy

**ШТАМ АКТИНОМІЦЕТІВ *STREPTOMYCES* SP. JE 1-93,
ПРОДУЦЕНТ АНТИФУНГАЛЬНИХ АНТИБІОТИКІВ**

С. Тістечок, В. Федоренко, О. Громико*

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

Скринінг нових природних біологічно активних сполук є однією з ефективних стратегій формування портфелю платформ для розробки нових хіміопрепаратів у боротьбі з мультирезистентними штамми мікроорганізмів. Актиноміцети є надзвичайно плодотворним джерелом структурно різноманітних вторинних метаболітів, значна частина яких має фармацевтичне чи біотехнологічне значення. Серед них варто відзначити рід *Streptomyces*, який продукує близько 55 % усіх відомих антибіотиків природного походження. Проте через значне повторне відкриття вже відомих сполук, особливо серед актиноміцетів, швидкість відкриття нових антибіотиків значно сповільнилося. На сьогодні виникає дедалі більший інтерес до скринінгу біоактивних сполук із малодосліджених та екстремальних середовищ існування. У цьому дослідженні ми демонструємо філогенетичну характеристику, біологічну активність і дереплікацію вторинних метаболітів ізоляту Je 1-93, виділеного з ризосферного ґрунту ялівцю високого (*Juniperus excelsa* M. Bieb.). За аналізом нуклеотидної послідовності гена 16S рРНК ізолят Je 1-93 афілійовано до роду *Streptomyces*, при цьому найбільша спорідненість виявлена зі штамом *S. hydrogenans* CA04 (100 % ідентичність). Аналіз антимікробної активності цього штаму продемонстрував його сильну антифунгальну дію проти референтного штаму *Candida albicans* ATCC 885-653, а також полірезистентного штаму *C. albicans* №12, стійкого до ністатину, амфотерицину В, клотримазолу, ітраконазолу, кетоконазолу та флуконазолу. Щоб визначити сполуки, котрі, ймовірно, забезпечують антифунгальну активність, ми здійснили дереплікативний аналіз вторинних метаболітів, які продукує штам *Streptomyces* sp. Je 1-93. Щоб полегшити дереплікацію, отримані екстракти вторинних метаболітів розділяли, застосовуючи ексклюзивну хроматографію на колонці, наповненій сефадексом LH-20. Метанол використовували як рухома фазу. В результаті дереплікативного аналізу в базі даних природних сполук (Dictionary of Natural Products), серед вторинних метаболітів у екстракті Je 1-93 виявлено антибіотики антиміцини, які з великою імовірністю забезпечують антифунгальну активність цього штаму.

Ключові слова: *Streptomyces*, антифунгальна активність, філогенетичний аналіз, антиміцини, ризосферні мікроорганізми

Значне та часто неконтрольоване використання антибіотичних препаратів у боротьбі з інфекціями призвело до розвитку множинної резистентності у патогенних мікроорганізмів до наявних препаратів [22]. Це зумовлює потребу в постійному скринінгу нових природних біологічно активних речовин з антибіотичною активністю, включаючи скринінг нових продуцентів уже відомих сполук, які в біотехнологічному аспекті можуть бути ефективнішими, порівняно з існуючими. Актиноміцети широко розповсюджені у природі, характеризуються високим вмістом G+C у своїх геномах і є одними з ключових джерел біологічно активних природних сполук, насамперед антибіотиків [2]. Вони

виробляють більше 70 % усіх відомих антибіотиків природного походження, особливо рід *Streptomyces*, на який припадає 55 % усіх відомих антибіотичних сполук. Більшість хіміотерапевтичних препаратів, які використовують нині у клінічній практиці, розроблено на основі природних продуктів стрептоміцетного походження [4].

Протягом «золотого віку» антибіотиків, який тривав з 1940-х до 1960-х років, відкрито найпоширеніші й до сьогодні сполуки та виділено штами-продуценти. Однак тепер відкриття та впровадження в клінічну практику нових антибіотиків значно сповільнилося. Це можна пояснити значним повторним відкриттям уже відомих сполук, переважно синтезованих актиноміцетами [5]. Однією зі стратегій для вирішення цієї проблеми є скринінг продуцентів у нових недостатньо вивчених або екстремальних середовищах існування. Одним із таких середовищ існування є Кримський півострів. Попередні дослідження авторського колективу довели, що біотопи Кримського півострова є надзвичайно продуктивним джерелом нових біоактивних речовин мікробного походження. Виділені нові природні антибіотики олеокеран, олеоміцини А і В, рубіміцінон А виявляють антибактерійну (здебільшого проти грампозитивних бактерій), фунгіцидну і цитотоксичну дію [11, 12, 14]. Продуценти цих сполук – стрептоміцети, ізольовані з ризосфери рослин, інтродукованих на території Нікітського ботанічного саду (Україна, АР Крим, селище Нікіта). Крім того, продуцентів нових сполук, таких як юніперолід А, леополінова кислота (розглядається як потенційний агент у боротьбі з SARS CoV-2 [10]) виявлено серед стрептоміцетів ризосфери *Juniperus excelsa* Vieb. у підніжжі г. Кішка (південне узбережжя, п-ів Крим) [13–15]. Також у ризосфері цієї рослини виявлено продуценти антибіотиків лідикаміцинів, десерторміцину А, канханаміцину А, бутилциклогептилпродигіозин, спектинабілін, для яких описані антибактеріальна, антифунгальна, протималарійна та інші активності [1, 20].

У цьому дослідженні ми продовжуємо характеризувати властивості природних ізолятів актиноміцетів, виділених із ризосфери *J. excelsa*, а саме штаму актиноміцетів *Streptomyces* sp. Je 1-93, який виявляє високий рівень антифунгальної дії щодо референтного та полірезистентного штамів *C. albicans*.

Матеріали та методи

Штами й умови вирощування. У роботі використано актиноміцетний ізолят Je 1-93, виділений із ризосферного ґрунту *J. excelsa*, зібраного біля підніжжя г. Кішка (південне узбережжя Криму) (GPS: N 44°24–02.07” E 33° 59–32.96”). Цей штам виділено шляхом прямого посіву водних суспензій ґрунту на агаризоване НВА середовище [24]. Тест-культури *Bacillus subtilis* ATCC31324, *Staphylococcus aureus* ATCC25923, *Escherichia coli* ATCC 25922, *Pseudomonas aeruginosa* ATCC 9027, *Klebsiella pneumonia* ATCC 13883, *Proteus vulgaris* ATCC 29905, *Candida albicans* ATCC 885-653 та штам *C. albicans* №12 використовували для визначення антимікробних активностей. Ізолят Je 1-93 (колекційний номер Lv 239) і тест-культури зберігається в Колекції культур мікроорганізмів – продуцентів антибіотиків Львівського національного університету імені Івана Франка.

Штам Je 1–93 вирощували у стандартних умовах [6], використовуючи середовище з манітом і соєвим борошном (МС) (20,0 г/л соєвого борошна, 20,0 г/л D-маніт, 2,00 г/л агар; рН 7,2), вівсяне середовище (ВС) (20,0 г/л вівсяне толокно, 20,0 г/л агару; рН 7,2). Рідкий триптон-соєвий бульйон (TSB, Sigma-Aldrich) застосовували для виділення ДНК. Для вирощування тест-штамів бактерій використовували середовище LA [6], для дріжджів – середовище Сабуро [6], для продукції вторинних метаболітів – рідке середовище SG (глюкоза – 20 г/л; соєвий пептон – 10 г/л; CaCO₃ – 2 г/л; рН 7.2).

Визначення антимікробних властивостей ізоляту *Je 1-93*. Антимікробні властивості ізоляту Je 1-93 визначали як описано в [19], використовуючи при цьому такі тест-культури:

грампозитивні бактерії *B. subtilis*, *S. aureus*; грамнегативні бактерії *E. coli*, *P. aeruginosa*, *K. pneumonia*, *P. vulgaris*; дріжджів *C. albicans* і штаму *C. albicans* №12, виділений від хворого з дисбіотичним порушенням травного тракту, резистентний до ністатину, амфотерицину В, клотримазолу, ітраконазолу, кетоконазолу та флуконазолу.

Антимікробну активність екстрактів визначали диско-дифузійним методом. Екстракти (25 мкл) наносили на стерильні паперові диски ($d = 4$ мм), диски висушували та поміщали на підготовані чашки зі середовищем Сабуро й тест-культурою. Як негативний контроль застосовували паперові диски з метанолом. Після 24 год культивування за 28 °С зони інгібування росту вимірювали з точністю ± 1 мм.

Філогенетичний аналіз ізоляту *Je 1-93*. Для виділення сумарної ДНК ізолят *Je 1-93* вирощували в середовищі TSB протягом 3 днів за 28 °С та швидкості струшування 180 об/хв. Сумарну ДНК виділяли методом, як описано раніше [6].

Для ампліфікації гена 16S рРНК здійснювали за допомогою полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР) з використанням праймерів 8F (5'-AGAGTTTGATYMTGGCTCAG-3') і 1510R (5'-TACGGYTACCTTGTACGACTT-3'). ПЛР-суміш загальним об'ємом 50 мкл, що містила 5 мкл 10-кратного буфера для ПЛР (Thermo Scientific, США), 1,0 мкл суміші дезоксинуклеозидтрифосфатів (10,0 мМ кожен, Thermo Scientific, США), 0,5 мкл кожного праймера (100 пмоль), 0,5 мкл *Taq* ДНК-полімерази (1 Од/мкл, Thermo Scientific, США), 2,5 мкл диметилсульфоксиду, 2,0 мкл ДНК-матриці (~50 нг) та 38,0 мкл MilliQ води. Параметри ПЛР були такі: початкова денатурація за 95 °С протягом 5 хв, потім 30 циклів денатурації за 95 °С протягом 30 с, відпал праймерів за 53 °С протягом 30 с, синтез за 72 °С протягом 90 с і досинтез за 72 °С протягом 10 хв. Продукт ПЛР візуалізували в 1 % агарозному гелі. Отриманий ампліфікований фрагмент (1385 п. н.) ділянки гена 16S рРНК очищали, використовуючи QIAquick Gel Extraction Kit (Qiagen, Нідерланди), та секвенували за методом Сенджера в компанії Eurofins Genomics (GATC Services). Філогенетичний аналіз нуклеотидної послідовності гена 16S рРНК здійснено у програмі RDP Classifier Release 11 [23]. Пошук найспорідненіших видів серед актиноміцетів здійснювали, застосовуючи програму BLAST бази даних NCBI (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Філогенетичне дерево будували за допомогою алгоритму з'єднання сусідів [16], що ґрунтується на двопараметровій моделі Кімури [7] у програмі MEGA X [8]. Достовірність топології філогенетичного дерева оцінювали за допомогою бутстреп-тесту в 1000 повторів.

Екстракція вторинних метаболітів ізоляту *Je 1-93* та їхній дереплікативний аналіз. Для продукції вторинних метаболітів використовували рідке середовище SG. Вторинні метаболіти екстрагували з культуральної рідини рівним об'ємом етилацетату, з біомаси – сумішшю ацетон : метанол у співвідношенні 1 : 1. Для фракціонування вторинних метаболітів застосовували ексклюзивну хроматографію, використовуючи скляну колонку (30 мм x 1000 мм) та заповнену Sephadex LH-20 (Sigma-Aldrich, Louis, MO, USA), як рухоми фазу використовували метанол. Збирання фракцій відбувалося кожні 5 хв, швидкість потоку 2 мл/хв. Отримані фракції випарювали, розчиняли в 1 мл метанолу і тестували на активність проти штаму *C. albicans*. Активні екстракти вторинних метаболітів змішували й аналізували, використовуючи систему вискоєфективної рідинної хроматографії (ВЕРХ) Dionex Ultimate 3000 UPLC (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, США) та 10-см колонку ACQUITY UPLC R BEH C18, 1,7 мкм (Waters, Milford, MA, США). Рухома фаза в системі ВЕРХ складалася з двох розчинників: води (розчин А) й ацетонітрилу (розчин Б), підкислених мурашиною кислотою (0,1 %). Концентрації розчинника змінювалися в лінійному градієнті від 5 до 95 % розчинника Б, протягом 18 хв, швидкість потоку 0,6 мл/хв. Виявлення мас проводили в позитивному режимі з діапазоном виявлення 150–2000 *m/z*. Систему ВЕРХ підключали або до швидкісного мас-спектрометра (МС) ama-Zon, або до системи високої роздільної здатності LC-QTOF maXis (Bruker, США), що дало

зможу проводити мас-спектрометричний аналіз екстрактів. Для аналізу даних використано програмне забезпечення Bruker Compass Data Analysis версії 4.2 (Bruker, Billerica, MA, США). Скринінг сполук проводили з використанням бази даних DNP версії 10.0 (Dictionary of Natural Products) за такими параметрами: точна молекулярна маса, УФ-спектри, аналіз фрагментації та джерела виділення.

Результати і їхнє обговорення

Аналіз антимікробної активності й філогенетична характеристика ізоляту *Je 1-93*. У цій роботі використано ізолят актиноміцетів *Je 1-93*, виділений із ризосферного ґрунту *J. ex-celsa* методом прямого висіву водних суспензій на агаризоване середовище НВА. Цей ізолят добре росте на поживних агаризованих середовищах, зокрема, на вівсяному середовищі, окрім субстратного, утворює добре розвинений повітряний міцелій, спори зі шипоподібною поверхнею оболонки, які формуються на спіральних спорангіях (рис. 1, А і Б).

Філогенетичний аналіз нуклеотидної послідовності майже повного гена 16S рРНК ізоляту *Je 1-93* (1385 пн) за допомогою онлайн-платформи RDB Classifier дав змогу афілювати його до роду *Streptomyces*. Нуклеотидна послідовність фрагмента гена 16S рРНК штаму *Je 1-93* була задепонована в базі даних нуклеотидних послідовностей GenBank з ідентифікаційним номером OP389125.

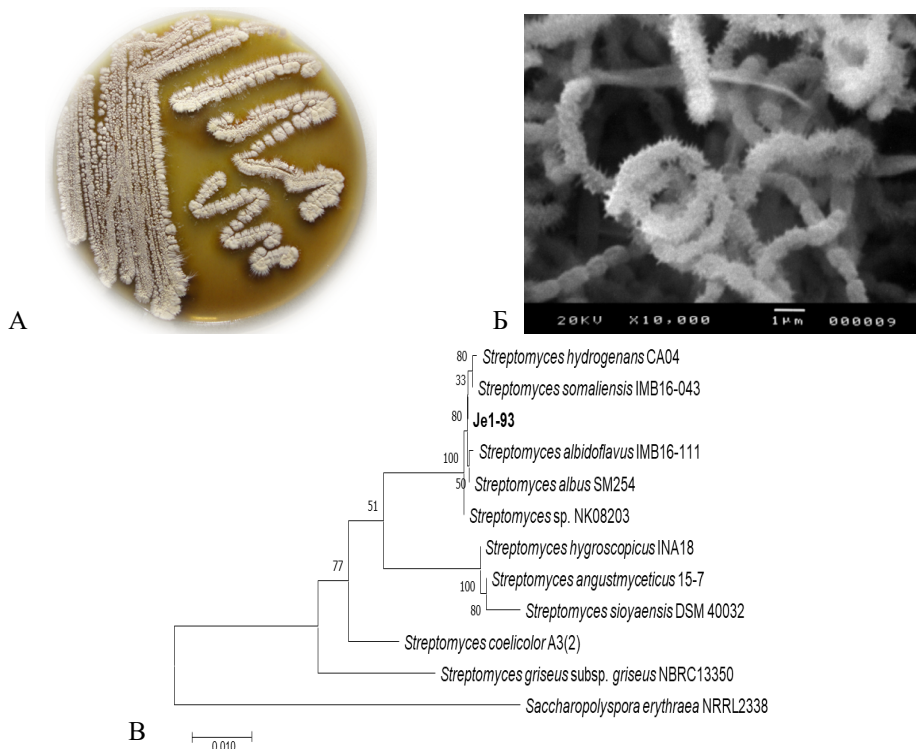


Рис. 1. Таксономічна характеристика штаму актиноміцетів *Streptomyces sp. Je 1-93*: А – ріст на вівсяному середовищі; Б – скандувальна електронна мікросвітлина поверхні спор штаму *Streptomyces sp. Je 1-93* після вирощування на вівсяному середовищі протягом 3 тижнів за $t=28^{\circ}\text{C}$, збільшення $\times 10\,000$; В – філогенетичне дерево на основі нуклеотидних послідовностей гена 16S рРНК штаму *Je 1-93*, 5 найближчих сусідів і кількох репрезентативних типових штамів *Streptomyces*. Для вкорінення дерева використали послідовність гена 16S рРНК *Saccharopolyspora erythraea* NRRL 2338

Аналіз послідовності гена 16S рРНК цього ізоляту за допомогою онлайн-ресурсу BLAST у базі даних NCBI (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) виявив, що Je 1-93 є найбільш спорідненим (100 % ідентичність) зі *S. hydrogenans* штамом CA04 (MK530175). Аналіз філогенетичного дерева, яке включало нуклеотидну послідовність генів 16S рРНК ізоляту Je 1-93, 5 штамів стрептоміцетів, які демонстрували найвищу спорідненість, і кількох репрезентативних штамів стрептоміцетів виявив, що досліджуваний ізолят групується зі стрептоміцетами й утворює щільні клади зі спорідненими штамми (рис. 1, В). Таким чином, беручи до уваги дані філогенетичного аналізу, ізолят Je 1-93 класифіковано як представника роду *Streptomyces* – найбільшої групи актиноміцетів, представленої штамми, поширеними у водних і наземних екосистемах. Представники цього роду становлять комерційний інтерес завдяки їхній здатності синтезувати велику кількість біологічно активних вторинних метаболітів, включно з антибіотиками, такими як тетрацикліни, аміноглікозиди, макроліди, рифаміцини та ін. [3].

Дослідження антимікробної активності проти широкого пулу тест-культур продемонструвало, що ізолят Je 1-93 виявляє помітну активність проти референтного штаму дріжджових грибів *C. albicans* і полірезистентного шпитального ізоляту *C. albicans* №12. Проте досліджуваний ізолят не виявляв активності проти грампозитивних *B. subtilis*, *S. aureus* і грамнегативних бактерій *E. coli*, *P. aeruginosa*, *K. pneumonia* та *P. vulgaris*. Активність ізоляту лише проти одноклітинних грибів *C. albicans*, очевидно, зумовлена продукцією антифунгального антибіотика(ів). Незважаючи на те, що антифунгальні препарати, які використовують у клініці, досить численні, наразі доступні лише кілька класів цих засобів. Їх застосовують у лікуванні слизових або системних інфекцій, спричинених штамми *Candida* spp. [9, 18]. Також постійне виникнення резистентних штамів стимулює дослідників до пошуку дедалі новіших антимікробних препаратів, у тому числі з антифунгальною дією.

Дерепликативний аналіз сполук із антифунгальною дією штаму *Streptomyces* sp. Je 1-93. Для визначення сполук, які, ймовірно, забезпечують антифунгальну активність, ми здійснили дерепликативний аналіз вторинних метаболітів, які продукує штам *Streptomyces* sp. Je 1-93. Щоб отримати екстракти вторинних метаболітів, штам Je 1-93 вирощували в 3 л середовища SG протягом 7 днів за температури 28 °C та швидкості струшування 180 об/хв. Після вирощування біомасу відокремлювали від культуральної рідини центрифугуванням (10 хв за 9 тис. об/хв). Для екстракції вторинних метаболітів із культуральної рідини застосовували етил ацетат, із біомаси – суміш метанол : ацетон у співвідношенні 1 : 1. Отримані екстракти випарювали і концентрували. Для полегшення дерепликації отримані екстракти вторинних метаболітів розділяли за допомогою ексклюзивної хроматографії у скляній колонці, наповненій сефадексом LH-20. Метанол застосовували як рухоми фазу. В результаті отримали 60 фракцій екстракту штаму *Streptomyces* sp. Je 1-93. Отримані фракції відбирали й аналізували на здатність пригнічувати ріст *C. albicans*. Активність проти досліджуваної тест-культури демонстрували фракції від 34 до 45 (рис. 2, А).

Визначені активні фракції змішували й аналізували за допомогою ВЕРХ-МС. На хроматограмі активної фракції, отриманої після розділення, ідентифіковано два основних (мажорних) масових піки. За допомогою високоточної мас-спектрометрії було визначено маси сполук, що утворюють ці піки. Пік 1 утворювала сполука з масою m/z 549.28 $[M+H]^+$, пік 2 – сполука з масою m/z 563.29 $[M+H]^+$ (рис. 2, Б).

Дерепликативний аналіз моноізотопних мас ідентифікованих сполук у базі даних природних сполук визначив їх як антиміцин А1 та А10 (рис. 3). Крім того, пошук мас інших антиміцинів на отриманій хроматограмі дав змогу ідентифікувати й інші сполуки з

групи антиміцинів. Це дало змогу, крім антиміцинів А1 і А10, ідентифікувати антиміцини А3, А12, А14, А15 і А16. Це група природних антибіотиків стрептоміцетного походження, яким властива сильна антифунгальна активність. Структура антиміцинів, яких на сьогодні відомо більше 40, містить 9-членне ділактонне ядро, сполучене з частиною 3-формамідосаліцилової кислоти (рис. 3). Механізм дії антиміцинів полягає у пригніченні активності цитохром-с-редуктази в ланцюзі транспортування електронів і зупинці дихання [17]. Також антиміцини розглядають як потенційні протипухлинні препарати, які можна застосовувати в комбінації з іншими хімотерапевтичними засобами. Для антиміцинів виявлено інгібіторну активність щодо мітохондріальних антиапоптотичних білків Bcl-2 і Bcl-xL, які надмірно виробляються раковими клітинами, стійкими до хімотерапевтичних препаратів [21].

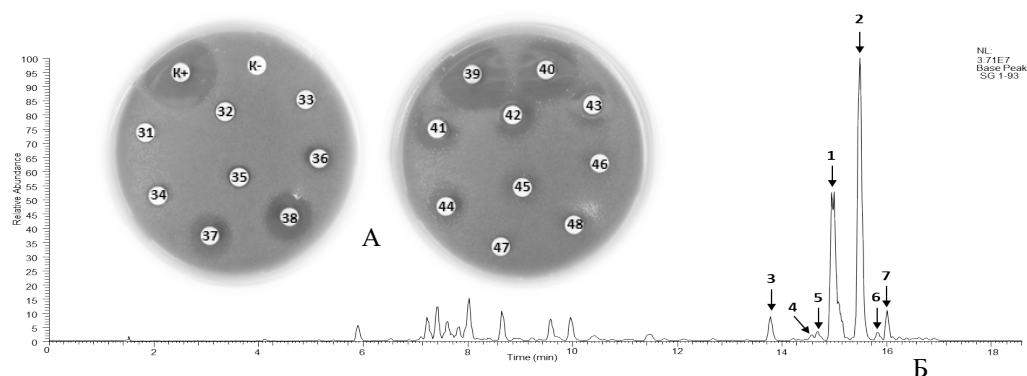


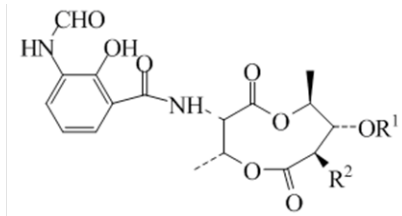
Рис. 2. Аналіз активних фракцій екстракту штаму *Streptomyces* sp. Je 1-93. Антифунгальна активність проти *C. albicans*: K+ – нерозділений екстракт; K- – метанол; 31–48 – фракції розділеного екстракту штаму *Streptomyces* sp. Je 1-93 (А); ВЕРХ-МС хроматограма суміші активних фракцій екстракту (Б); стрілки вказують на ідентифіковані антиміцини, характеристики яких наведено в таблиці

Характеристики ідентифікованих антиміцинів

№ піку	Сполука	Час виходу, хв	m/z[M+H] ⁺	Точна маса	UV, нм
1	Антиміцин А1	14.98	549.278889	548.273383	226, 319
2	Антиміцин А10	15.55	563.292873	562.289033	228, 321
3	Антиміцин А3	13.86	521.238214	520.242083	225, 320
4	Антиміцин А12	14.62	549.278889	548.273383	226, 319
5	Антиміцин А14	14.78	563.292873	562.289033	228, 321
6	Антиміцин А15	15.88	563.292873	562.289033	228, 328
7	Антиміцин А16	16.09	563.291792	562.289289	228, 331

Таким чином, із ризосферного ґрунту *J. excelsa* виділено бактерійний ізолят Je 1-93, який за результатами філогенетичного аналізу на основі нуклеотидної послідовності гена 16S рРНК афілійовано до роду *Streptomyces*. Штам виявляє високий рівень антифунгальної дії проти дріжджів *C. albicans*, у т. ч. мультирезистентного штаму № 12. В екстрактах вторинних метаболітів штаму Je 1-93 виявлено фракції з антифунгальними активностями. У результаті дереплікативного аналізу активних екстрактів ідентифіковано масові піки, що відповідають антибіотикам антиміцинам, для яких описана антифунгальна дія. Отже, з високою імовірністю можна сказати, що штам *Streptomyces* sp. Je 1-93 продукує антибіотики антиміцини, які можуть зумовлювати антифунгальну активність штаму.

Результати, отримані в цій роботі, демонструють потенціал актиноміцетів із природних біотопів України як джерел біологічно активних речовин.



Антиміцин А1 – R1- COCH(CH₃)CH₂CH₃, R2- (CH₂)₅CH₃
Антиміцин А3 – R1- COCH₂CH(CH₃)₂, R2- (CH₂)₅CH₃
Антиміцин А10 – R1- COCH₂CH(CH₃)₂, R2- (CH₂)₃CH₃CH₂CH₃
Антиміцин А12 – R1- COCH₂CH₂CH(CH₃)₂, R2- CH₂CH₂CH(CH₃)₂
Антиміцин А14 – R1- COCH₂CH₂CH(CH₃)CH₂CH₃, R2- (CH₂CH₂CHCH₃)₂
Антиміцин А15 – R1- COCH₂CH(CH₃)₂, R2- (CH₂)₅CH₃
Антиміцин А16 – R1- COCH₂CH₂CH(CH₃)CH₂CH₃, R2- (CH₂)₅CH₃

Рис. 3. Структурні формули ідентифікованих антиміцинів

Фінансування

Дослідження були частково підтримані індивідуальним грантом FEMS-GO-2017-001 для Степана Тістечка та проєктом Н/309-2003 МОН України.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Тістечок С., Дацюк Ю., Федоренко В., Громико О. Штам актиноміцетів *Streptomyces* sp. Je 1-42: філогенетичний аналіз, біологічні властивості та спектр вторинних метаболітів // Фактори експериментальної еволюції організмів. 2020. Т. 27. С. 276–281. doi:10.7124/FEEO.v27.1338.
2. Barka E.A., Vatsa P., Sanchez L. et al. Taxonomy, Physiology, and Natural Products of Actinobacteria // Microbiol. Mol. Biol. Rev. 2015. Vol. 80. N 1. P. 1–43. doi:10.1128/MMBR.00019-15.
3. De Lima Procópio R. E., da Silva I. R., Martins M. K. et al. Antibiotics produced by *Streptomyces* // Braz. J. Infect. Dis. 2012. Vol. 16. N 5. P. 466–471. doi:10.1016/j.bjid.2012.08.014.
4. De Simeis D., Serra S. Actinomycetes: A Never-Ending Source of Bioactive Compounds—An Overview on Antibiotics Production // Antibiotics. 2021. Vol. 10. P. 483. doi:10.3390/antibiotics10050483.
5. Katz L., Baltz R. H. Natural product discovery: past, present, and future // J. Ind. Microbiol. Biotechnol. 2016. Vol. 43. P. 155–176. doi:10.1007/s10295-015-1723-5.
6. Kieser B. M., Buttner M. J., Charter K. F., Hopwood D. Practical *Streptomyces* Genetics. Norwich (United Kingdom): John Innes Foundation, 2000. 613 p.
7. Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. 1980. Vol. 16. P. 111–120. doi:10.1007/bf01731581.
8. Kumar S., Stecher G., Li M. et al. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Mol. Biol. Evol. 2018. Vol. 35. P. 1547–1549. doi:10.1093/molbev/msy096.
9. Mathew B. P., Nath M. Recent approaches to antifungal therapy for invasive mycoses // Chem. Med. Chem. 2009. Vol. 4. N 3. P. 310–323. doi: 10.1002/cmdc.200800353.

10. *Mazzini S., Musso L., Dallavalle S., Artali R.* Putative SARS-CoV-2 Mpro Inhibitors from an In-House Library of Natural and Nature-Inspired Products: A Virtual Screening and Molecular Docking Study // *Molecules*. 2020. Vol. 25(16). P. 3745. doi: 10.3390/molecules25163745
11. *Raju R., Gromyko O., Butsiak A.* et al. Oleamycins A and B: new antibacterial cyclic hexadepsipeptides isolated from a terrestrial *Streptomyces* sp. // *J. Antibiotics*. 2014. Vol. 67. P. 339–343. doi:10.1038/ja.2014.1.
12. *Raju R., Gromyko O., Fedorenko V.* et al. Rubimycinone A, a new anthraquinone from a terrestrial *Streptomyces* sp. // *Tetrahedron Lett.* 2013. Vol. 54. N 8. P. 900–902. doi:10.1016/j.tetlet.2012.11.130.
13. *Raju R., Gromyko O., Fedorenko V.* et al. Leopolic acid A, isolated from a terrestrial actinomycete, *Streptomyces* sp. // *Tetrahedron Lett.* 2012. Vol. 53. N 46. P. 6300–6301. doi:10.1016/j.tetlet.2012.09.046.
14. *Raju R., Gromyko O., Fedorenko V.* et al. Oleaceran: A novel Spiro[isobenzofuran-1,2'-naphtho[1,8-bc]furan] isolated from a terrestrial *Streptomyces* sp. // *Organic Lett.* 2013. Vol. 15. N 14. P. 3487–3489. doi:10.1021/ol401490u.
15. *Raju R., Gromyko O., Fedorenko V.* et al. Juniperolide A: A New Polyketide Isolated from a Terrestrial Actinomycete, *Streptomyces* sp. // *Organic Lett.* 2012. Vol. 14. N 23. P. 5860–5863. doi:10.1021/ol302766z.
16. *Saitou N., Nei M.* The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // *Mol. Biol. Evol.* 1987. Vol. 4. P. 406–425. doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454
17. *Seipke R. F., Hutchings M. I.* The regulation and biosynthesis of antimycins // *Beilstein J. Org. Chem.* 2013. Vol. 9. P. 2556–2563. doi:10.3762/bjoc.9.290.
18. *Souza A. C. O., Amaral A. C.* Antifungal Therapy for Systemic Mycosis and the Nanobiotechnology Era: Improving Efficacy, Biodistribution and Toxicity // *Front. Microbiol.* 2017. Vol. 8. P. 336. doi: 10.3389/fmicb.2017.00336.
19. *Tistechok S. I., Mytsyk Y. Y., Fedorenko V. O., Gromyko O. M.* Biosynthetic potential of actinomycetes from *Helianthemum stevenii* Rupr. Ex Juz. & Pozd. Rhizosphere // *Innov. Biosynt. Bioeng.* 2019. Vol. 3. N 2. P. 105–113. doi:10.20535/ibb.2019.3.2.170129.
20. *Tistechok S. I., Tymchuk I. V., Korniychuk O. P.* et al. Genetic Identification and Antimicrobial Activity of *Streptomyces* sp. Strain Je 1–6 Isolated from Rhizosphere Soil of *Juniperus excelsa* Bieb. // *Cytol. Genet.* 2021. Vol. 55. P. 28–35. doi:10.3103/S0095452721010138.
21. *Tzung S. P., Kim K., Basañez G.* et al. Antimycin A mimics a cell-death-inducing Bcl-2 homology domain 3 // *Nat. Cell Biol.* 2001. Vol. 3. P. 183–191. doi:10.1038/35055095.
22. *Ventola C. L.* The antibiotic resistance crisis: part 1: causes and threats // *Pharmacy and Therapeutics*. 2015. Vol. 40. N 4. P. 277–283.
23. *Wang Q., Garrity G. M., Tiedje J. M., Cole J. R.* Naive bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy // *Appl. Environ. Microbiol.* 2007. Vol. 73. N 16. P. 5261–5267. doi:10.1128/AEM.00062-07.
24. *Zhang J., Zhang L.* Improvement of an Isolation Medium for Actinomycetes // *Modern Applied Science*. 2011. Vol. 5. N 2. doi: 10.5539/mas.v5n2p124

Стаття надійшла до редакції 19.10.22

доопрацьована 11.11.22

прийнята до друку 14.11.22

**AN ACTINOMYCETE STRAIN OF *STREPTOMYCES* SP. JE 1-93:
A PRODUCER OF ANTIFUNGAL ANTIBIOTICS**

S. Tistechok, V. Fedorenko, O. Gromyko

*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: oleksandr.gromyko@lnu.edu.ua*

Screening new naturally occurring biologically active compounds is an effective strategy for creating a portfolio of platforms for developing new chemical agents against multidrug-resistant microbial strains. Actinomycetes are an extremely prolific source of structurally diverse secondary metabolites, most of which have pharmaceutical or biotechnological significance. Among them, the genus *Streptomyces* stands out, producing about 55 % of all known naturally occurring antibiotics. However, due to the significant rediscovery of already known compounds, especially among actinomycetes, the rate of discovery of new antibiotics has slowed considerably. Today, there is growing interest in screening biologically active compounds from poorly studied and extreme habitats. In this study, we demonstrated the phylogeny, bioactivity and dereplication of secondary metabolites of the Je 1-93 strain isolated from the rhizosphere soil of juniper (*Juniperus excelsa* Bieb.). Phylogenetic analysis of the Je 1-93 strain based on the nucleotide sequence of the 16S rRNA gene allowed its identification in the *Streptomyces* genus and showed the greatest similarity with the *S. hydrogenans* CA04 strain (100 % identity). Analysis of the antimicrobial activity of this strain showed its strong antifungal activity against the reference *Candida albicans* ATCC 885-653 strain as well as the multi-resistant *C. albicans* №12 strain, which is resistant to nystatin, amphotericin B, clotrimazole, itraconazole, ketoconazole and fluconazole. To identify compounds that probably provide antifungal activity, we analysed secondary metabolites produced by *Streptomyces* sp. Je 1-93. To facilitate dereplication, the obtained extracts of secondary metabolites were separated by size-exclusion chromatography on a column filled with Sephadex LH-20. Methanol was used as the mobile phase. As a result of the dereplication analysis in the database of natural compounds (Dictionary of Natural Products), antibiotic antimycins were found among the secondary metabolites in the extract of the Je 1-93 strain, and they have a high probability of providing the antifungal activity of this strain.

Keywords: *Streptomyces*, antifungal activity, phylogenetic analysis, antimycins, rhizosphere microorganisms

БОТАНІКА

УДК 581.5:574.3

HTTPS://DOI.ORG/10.30970/VLUBS.2023.88.03

**ДИНАМІКА РІВНИННИХ ПОПУЛЯЦІЙ *SYMPHYTUM CORDATUM* WALDST.
ET KIT. EX WILLD. У РІЗНИХ УМОВАХ РОСТУ**

В. Кобів

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

Досліджено динаміку ізольованих рівнинних популяцій карпатського субендемичного виду *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd., які перебувають на межі ареалу. На їхньому прикладі проаналізовано перспективи існування рівнинних популяцій *S. cordatum* у різних умовах росту. Досліджено зміни індивідуальних і групових параметрів цього виду через 17 років. Визначено ознаки-маркери загрозливого стану популяцій *S. cordatum* у гірській і рівнинній частинах ареалу. До них належать: низька участь генеративної групи або її відсутність, зниження розмірів і чисельності клонів, значне зменшення площі популяції, істотне зниження щільності рамет і їхні невисокі біометричні показники, а також пригнічення вегетативного розростання.

Встановлено, що популяція біля с. Бродки Стрийського р-ну Львівської обл. зберегла порівняно високі індивідуально-групові параметри протягом тривалого часу і здатна до експансії, що дає їй змогу вижити в довготерміновій перспективі. Відзначено негативні наслідки антропогенного впливу на популяцію *S. cordatum* у м. Львові. Встановлено, що за час, який минув, площа цієї популяції зменшилась утричі, щільність генеративних рамет, їхня висота і маса – удвічі, а також істотно скоротилися площа й кількість клонів. За останні роки популяція дедалі більше потерпає від інтенсивного витоптування, скошування та згрібання, що може призвести до її зникнення.

Встановлено, що найвразливішими до антропопресії є малі за площею та чисельністю рівнинні популяції живокосту сердцелистого, які перебувають у несприятливих еколого-ценотичних умовах.

Звертається увага на необхідність охорони популяцій *S. cordatum* на межі його ареалу, що посприяло би збереженню регіонального біорізноманіття і генофонду цього виду. Для таких рівнинних популяцій монтанних видів як *S. cordatum* варто застосовувати біотопну охорону, що запобігала би порушенню невеликих вразливих оселищ виду. Цього можна досягти шляхом створення резерватів місцевого значення.

Ключові слова: *Symphytum cordatum*, субендемик, рівнинні оселища, популяційна динаміка, антропогенний вплив

Symphytum cordatum Waldst. et Kit. ex Willd. – це карпатський субендемичний вид, поширений у Західних, Східних і Південних Карпатах, а також на суміжних рівнинних територіях в Україні. Вид внесено до Червоного списку Словаччини [13], а також він є рідкісним у Татранському національному парку в Польщі й Татранському біосферному заповіднику в Словаччині [15].

На рівнинних територіях *S. cordatum* перебуває на межі свого ареалу. Чим далі від Карпат, тим рідше трапляються оселища виду, які становлять ексклави, відмежовані один від одного та від основного ареалу значними гіатусами [2, 3]. З огляду на це, вивчення популяцій *S. cordatum* у рівнинній частині ареалу є дуже важливим для збереження цього монтанного виду на межі свого поширення.

Мета нашої роботи – дослідити динаміку і дати прогноз щодо перспектив рівнинних популяцій *S. cordatum* у різних умовах росту.

Матеріали та методи

Дослідження проводили протягом 2005–2022 рр. Для виявлення рівнинних популяцій *S. cordatum* проаналізовано літературні джерела і гербарні зразки із гербаріїв Львівського національного університету ім. І. Франка (LW), Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (KW), Державного природознавчого музею НАН України (LWS), Інституту екології Карпат НАН України (LWKS), Інституту ботаніки ім. В. Шафера Польської академії наук (KRAM) та Ягеллонського університету у Кракові (KRA).

Для отримання кількісних біометричних характеристик проаналізовано не менше 25 рослин у кожній популяції [11].

Для опису щільності та структури популяцій як облікову одиницю було використано рамету (модуль). Оскільки рамети є функціональними одиницями у вегетативно рухливих рослин, то підрахунок їх дає змогу адекватно оцінити групові параметри популяцій, не порушуючи підземних органів особин.

Групові параметри – просторову та вікову структуру, щільність, самопідтримання популяцій вивчали за усталеними методиками [1, 4, 6–10, 12, 16].

Висоту над рівнем моря і координати було визначено за допомогою пристрою системи глобального позиціонування (GPS) “Garmin eTrex”. Отримані результати опрацьовано статистично.

Результати і їхнє обговорення

Досліджено динаміку рівнинних популяцій *S. cordatum*, які були вперше описані 17 років тому. Ці популяції перебувають у різних умовах.

Перша популяція – біля с. Бродки Стрийського р-ну Львівської обл. у буковому лісі на північному схилі на висоті 320 м н. р. м. (рис. 1). Координати: 49°31'1»N; 23°59'59»E. Популяція перебуває у сприятливих еколого-ценотичних умовах [3], антропогенний вплив незначний.



Рис. 1. *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. біля с. Бродки (2022): а – у лісі; б – на болотистій ділянці

Встановлено, що за час, який минув, індивідуально-групові параметри *S. cordatum* тут майже не змінилися (див. таблицю). Трохи зменшилася площа поширення *S. cordatum* у лісі, очевидно, через кліматичні зміни. Натомість поряд на болотистій ділянці вид за згаданий період дуже поширився, тобто *S. cordatum* виявляє тенденцію до освоєння більш вологих місцезростань, хоча через більшу освітленість цієї ділянки рослини *S. cordatum* мають тут прив'язлі листки (рис. 1).

У лісі клони *S. cordatum* рихлі з переважанням високожиттєвих генеративних особин. Натомість на болотистій ділянці клони щільні, здебільшого також містять значну частку генеративних особин великих розмірів.

Отже, дана популяція має порівняно високі індивідуально-групові параметри, які їй притаманні протягом тривалого проміжку часу, вона також здатна до експансії, що є дуже важливим для виживання і свідчить про її хороші подальші перспективи.

Індивідуально-групові параметри генеративних рамет
Symphytum cordatum Waldst. et Kit. ex Willd. у рівнинних популяціях у різні роки

Оселище	Рік	Висота пагона, см	К-ть листків/пагін, шт.	К-ть квіток у суцвітті, шт.	Довжина середнього листка, см	Довжина річного приросту кореневища, см	Участь генеративної групи, %	Щільність генеративних рамет/м ²
I - біля с. Бродки, 330 м н.р.м.	2005	41,2±1,0	5,9±0,2	12,5±0,7	13,1±0,9	2,8±0,2	40,8	11,5±0,9
II - у м. Львові, 310 м н.р.м.	2022	42,6±1,2	5,3±0,2	15,3±0,8	15,4±1,0	2,7±0,1	54,0	9,7±0,8
	2005	29,3±0,8	5,5±0,2	11,3±0,5	8,9±0,5	1,4±0,1	5,6	3,0±0,2
	2022	15,5±0,6	5,0±0,1	11,0±0,6	7,0±0,3	1,2±0,1	4,2	1,5±0,1

Друга популяція – у м. Львові (Стрийський парк) у грабовому насадженні на висоті 310 м н. р. м. (рис. 2, 3). Координати: 49°49'37»N; 24°1'42»E. Дана популяція перебуває у несприятливих еколого-ценотичних умовах і піддається антропогенному впливу.

Виявлено посилення антропогенного навантаження у цій популяції. За останні роки вона дедалі більше потерпає від інтенсивного витоптування, скошування та згрібання трави, що може призвести до її зникнення.



Рис. 2. *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. у м. Львові (2005)

Встановлено, що за час, який минув, площа популяції *S. cordatum* у м. Львові зменшилась утричі, щільність генеративних рамет, їхня висота і маса – удвічі (див. таблицю), а також істотно зменшилися площа і кількість клонів. Чисельність генеративних особин коливається в межах від 10 до 20 шт. у різні роки. Причиною деградації цієї популяції став регулярний антропогенний вплив.



Рис. 3. *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. у м. Львові (2022)

До ознак-маркерів загрозового стану популяції *S. cordatum* у гірському і рівнинному субареалах належать: низька участь генеративної групи або її відсутність, зниження розмірів і чисельності клонів, значне зменшення площі популяції, істотне зниження щільності рамет і їхні невисокі біометричні показники, а також пригнічення вегетативного розростання [2]. Ці всі ознаки ми бачимо у досліджуваній популяції в м. Львові.

Для таких рівнинних популяцій монтанних видів як *S. cordatum* (*Astrantia major* L., *Arnica montana* L., *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop. і ін.) варто застосовувати біотопну охорону, яка запобігала би порушенню невеликих вразливих оселищ виду. Цього можна досягти шляхом створення резерватів місцевого значення.

Охорона монтанних видів у рівнинній частині ареалу сприятиме збереженню регіонального біорізноманіття і генофонду цих видів на межі їхнього поширення, оскільки генофонд давно ізольованих популяцій є унікальним і втрату генетично відмінних популяцій можна порівнювати зі зникненням цілого виду [5, 14].

Отже, антропогенний вплив за час, який минув (17 років), спричинив значне погіршення індивідуально-групових показників досліджуваної популяції *S. cordatum* у м. Львові, що може призвести до її зникнення.

Найвразливішими до антропопресії є малі за площею та чисельністю рівнинні

популяції живокосту серделистого, які перебувають у несприятливих еколого-ценотичних умовах.

Популяція біля с. Бродки має порівняно високі індивідуальні та групові параметри протягом тривалого часу і здатна до експансії, що дає їй змогу вижити в довготерміновій перспективі.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Дідух Я. П. Популяційна екологія. К.: Фітосоціоцентр, 1998. 192 с.
2. Кобів В. М. Популяційна організація *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. в Українських Карпатах і на суміжних рівнинних територіях: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.16. Дніпропетровськ, 2010. 21 с.
3. Кобів В. М. Поширення та індивідуально-групові параметри *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. в умовах рівнини заходу України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. 2007. Вип. 23. С. 137–144.
4. Царик Й. В., Малиновський К. А. Ценопопуляційний аналіз автотрофного блоку біогеоценозу *Duschekietum senecioso-pulmonariosum* // Укр. ботан. журнал. 1987. Т. 44. № 1. С. 28–32.
5. Ehrlich P. R. The loss of diversity: causes and consequences // Biodiversity / ed. E. O. Wilson. Washington: National Academy Press, 1988. P. 21–27.
6. Elzinga C. L., Salzer D. W., Willoughby J. W., Gibbs J. P. Monitoring plant and animal populations: a handbook for field biologists. Oxford: Wiley-Blackwell, 2001.
7. Falińska K. Ekologia roślin. Warszawa: Wyd-wo Naukowe PWN, 1996. 453 p.
8. Falińska K. Plant population biology and vegetation processes. Kraków: W. Szafer Inst. of Botany, 1998. 368 p.
9. Freckleton R. P., Watkinson A. R. Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations // Journal of Ecology. 2002. Vol. 90. N 3. P. 419–434.
10. Given D. R. Principles and practice of plant conservation. London, Glasgow and Weinheim: Chapman & Hall, 1994.
11. Greig-Smith P. Quantitative plant ecology. Berkeley, Los Angeles: University of California Press, 1992.
12. Harper J. L. Population biology of plants. New York; London; San Francisco: Academic Press, 1977. 892 p.
13. Maglocký Š. Zoznam vyhynutých, endemických a ohrozených taxonův vyšších rastlín flóry Slovenska // Biológia (Bratislava). 1983. Vol. 38. N 9. S. 825–852.
14. Nowell V. J., Wang S., Smith T. W. Conservation assessment of a range-edge population of *Trichophorum planifolium* (Cyperaceae) reveals range-wide inbreeding and locally divergent environmental conditions // Botany. 2022. Vol. 100. N 8. P. 631–642.
15. Red Data Book. Lists of threatened plants and animals of the Carpathian National Parks and Reserves / ed. I. Vološčuk. Tatranska Lomnica: ACNAP, 1996. 86 p.
16. Zarzycki K., Trzcińska-Tacik H., Róžański W. et al. Ecological indicator values of vascular plants of Poland. Kraków: W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, 2002.

Стаття надійшла до редакції 15.09.22

доопрацьована 17.10.22

прийнята до друку 27.10.22

DYNAMICS OF LOWLAND POPULATIONS OF *SYMPHYTUM CORDATUM* WALDST. ET KIT. EX WILLD. IN DIFFERENT GROWTH CONDITIONS**V. Kobiv**

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

Dynamics of isolated lowland populations of the Carpathian subendemic species *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. at the edge of its range is investigated. They were analyzed as a case study on the prospects of the lowland populations of *S. cordatum* under different growth conditions. Changes in the individual and group parameters of this species during the 17-year period are studied. Characteristic-markers of endangered state of *S. cordatum* populations in the mountain and lowland parts of its range are established. They include: low percentage of generative group or its absence, decrease in size and numbers of clones, significant reduction of the population area, considerable decrease in density of ramets and their low biometrical parameters as well as inhibition of vegetative propagation.

It was established that population near Brodsky village (Stryisky region, Lviv Oblast) exhibited high individual and group parameters during a long period and is capable of expansion, which ensures survival in the long-term perspective. Negative effects of anthropogenous impact on the population of *S. cordatum* in the city of Lviv are revealed. During the past period the area of the population decreased 3-folds, density of generative ramets, their height and mass – 2-folds and considerable reduction in the area and number of clones were established as well. During the last years the population has been increasingly affected intensive mowing, trampling and raking which makes it endangered.

It was established that small in their area and numbers lowland populations of *S. cordatum* growing in unfavorable ecological and coenotic conditions are most sensitive to anthropopression.

The importance of protection of *S. cordatum* at the edge of its range is emphasized to provide conservation of regional biodiversity and gene pool of this species. Biotope conservation must be applied for such lowland populations of montane species like *S. cordatum*, it would prevent disturbance to sensitive small species habitats. This may be provided by creation of local reserves.

Keywords: Symphytum cordatum, subendemic, lowland habitats, dynamics of populations, anthropogenic effect

**МАТЕРІАЛИ ДО ФЛОРИ М. УЖГОРОДА
ЗА РЕЗУЛЬТАТАМИ АНАЛІЗУ ГЕРБАРІЮ КАФЕДРИ БОТАНІКИ
УЖГОРОДСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО УНІВЕРСИТЕТУ**

М. Сойма

*ДВНЗ «Ужгородський національний університет»
вул. Волошина, 32, Ужгород 88000, Україна
e-mail: aleksik_m@ukr.net*

Гербарна колекція гербарію кафедри ботаніки Ужгородського національного університету (Гербарій УУ), як основна колекція флори Закарпаття, так і гербарні зразки колекції А. Маргіттая та Л. Вагнера є дуже цікавими у регіональному аспекті та мають як наукове, так і історико-культурне значення. Гербарій кафедри ботаніки Ужгородського національного університету (УУ) було закладено у 1947 р. На сьогодні він зберігається в Ботанічному саду та налічує близько 107 000 гербарних зразків [4]. Окремо зберігаються іменні колекції Л. Вагнера та А. Маргіттая. Гербарна колекція охоплює, головним чином, територію Українських Карпат і Притисянської низовини та є на сьогодні найповнішим зібранням гербарних зразків флори Закарпаття. Зокрема, у гербарії зберігаються зразки багатьох видів аборигенної флори, цікавою є колекція екзотів краю.

У результаті аналізу гербарію кафедри ботаніки УжНУ встановлено, що на території м. Ужгорода зафіксовано 469 видів. За кількістю видів найчисленнішими є родини *Brassicaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae* та *Lamiaceae*, значно менше *Caryophyllaceae*, *Poaceae* та *Boraginaceae*.

Під час ревізії переважної частини наукового гербарію кафедри ботаніки УжНУ з усіх гербарних зразків відібрано ті, які зібрані на території м. Ужгорода і на його околицях, що тепер увійшли до адміністративних меж міста (наприклад, села Доманинці, Дравці, Горяни, Радванка, Радванський ліс тощо).

Серед знайдених гербарних зразків є види, які в межах України тепер вважаються високоінвазійними. Імовірно, для деяких із них дані стосуються першої або однієї із ранніх знахідок дичавіння (*Amorpha fruticosa* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Acer negundo* L. і т. п.)

Ключові слова: Гербарій УУ, видовий склад, урбанofлора, Ужгород

Вивчення флори м. Ужгорода має давню історію. Упродовж тривалого часу воно було частиною загального дослідження рослинного покриву Закарпаття, а останнім часом стало об'єктом спеціального вивчення урбанofлори. Дані про флору та рослинність міста наявні у дослідженнях угорських, чеських і словацьких, згодом радянських і українських ботаніків, а результати подано в численних наукових працях, монографічних зведеннях, зокрема, у «Флорі УРСР», визначниках і конспектах. Окремий масив інформації зафіксовано гербарними зборами, що зберігаються передусім у Гербарії кафедри ботаніки Ужгородського національного університету (УУ), а також Львівського національного університету імені Івана Франка (LW), Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (KW), Інституту екології Карпат НАН України (LWKS), Угорського природничого музею (BP) та ін.

Одні з перших відомостей про видовий склад флори м. Ужгорода зафіксовані у працях J. Sadler (1845), Kanitz (1862), P. Kitaibel (1865), Magocsy-Dietz (1882), згодом – S. Hrabar (1940), J. Simonkai (1942), які узагальнені у конспектах флори В. І. Комендара

та ін., 1988 [8] та В. В. Протопопової, М. В. Шевери [26]. Вагомий внесок у дослідження флори Підкарпатської Русі у довоєнний період зробив уродженець Закарпаття, ботанік-аматор А. Маргіттай, автор понад 30 наукових праць, серед яких одна із найбільш відомих «Взносы к флоре Подкарпатской Руси» [9]. Ужгородська колекція дослідника зберігається в гербарії кафедри ботаніки ДВНЗ «УжНУ» та налічує близько 2000 гербарних зразків; вона сформована переважно з дублетних матеріалів основної колекції (понад 40 тис. зразків), яка зберігається в Гербарії Національного природничого музею в Будапешті.

У повоєнний час, у 1945 р. було створено Ужгородський державний університет (тепер Ужгородський національний університет), а у його складі однією з перших – кафедру морфології та систематики рослин (тепер кафедра ботаніки). Викладачами цього підрозділу разом зі співробітниками ботанічного саду університету проведено цілеспрямоване вивчення рослинного покриву Закарпаття. Результати досліджень опубліковані в серії наукових праць [13, 14, 16, 17]. Тоді ж, у 1945 та 1946 рр., у Закарпатті проводив дослідження М. Г. Попов, який на підставі даних гербаріїв і власних експедиційних виїздів опублікував працю «Очерки растительности и флоры Карпат» [11]. Окремими дослідженнями охоплено вивчення екзотів і бур'янів регіону [2, 16, 23]. Згодом усі дані було узагальнено у праці С. С. Фодора «Флора Закарпаття» [17].

Дані про флору м. Ужгорода містяться також у праці Флора УРСР (1939–1965), Визначниках судинних рослин України (1950, 1965, 1987), Визначнику рослин Українських Карпат [5], працях Флора Восточной Европы (1974–2004), Флора Українських Карпат [19]. Латинські назви видів рослин прийнято згідно з «Vascular plants of Ukraine: a nomenclatural checklist» [24], з уточненнями за базою даних «Plants of the World online» [27].

Окремо слід згадати про конспекти м. Ужгорода («Естественная флора окрестностей г. Ужгорода» [8] і «A preliminary checklist of the urban flora of Uzhgorod» [26]) та доповнення про нові флористичні знахідки [1, 3, 20–22].

Метою нашого дослідження є історико-ботанічний аналіз гербарію кафедри ботаніки Ужгородського національного університету щодо видів судинних рослин, зібраних на території м. Ужгорода.

Історико-ботанічний огляд гербарних зборів

Для встановлення сучасного складу флори м. Ужгорода важливо проаналізувати широкий спектр хорологічних відомостей, літературні та гербарні дані, спостереження, усні повідомлення, що стосуються досліджуваної флори. Гербарії вважаються одним із найважливіших наукових засобів накопичення та збереження документованої інформації про видову різноманітність рослинного світу [7]. У загальнобіологічному й історичному розумінні гербарні фонди є багатовіковою пам'яткою людства, адже зберігають інформацію про видову різноманітність рослин [18].

Гербарій кафедри ботаніки Ужгородського національного університету (UU) закладено у 1947 р., коли перший завідувач кафедри систематики і морфології рослин Х. Руденко розпочав формування флористичного напрямку досліджень і задіяв дослідницьку групу для вивчення флори Закарпаття в новоствореному університеті. Основний фундамент гербарію заклали співробітники кафедри та ботанічного саду університету – С. Фодор, В. Грабарь, лаборант О. Резниченко та студенти (майбутні викладачі університету) Й. Чернекі, І. Бубряк, З. Пердук [6], згодом М. Бедей, В. Крічфалушій та ін. Вагомий внесок у створення гербарної колекції кафедри ботаніки зробив завідувач лабораторії Е. Товт, який не тільки був колектором, але й визначав види рослин, зібрані іншими дослідниками. З кінця 1980-х років поповнення гербарної колекції майже припинилося. Останніми роками

зусиллями молодшої генерації ужгородських ботаніків – Р. Кіша, А. Мигалья, Є. Андрик, Г. Буднікова, Л. Фельбаби-Клушиної – знову розпочато дослідження флоро-ценотичного різноманіття краю та накопичено чималий гербарний матеріал, хоча переважна більшість зборів на сьогодні ще не інсерована до головної колекції [6].

На сьогодні гербарій кафедри ботаніки Ужгородського національного університету зберігається в Ботанічному саду та налічує близько 107 тис. гербарних зразків [6]. Окремо зберігаються іменні колекції Л. Вагнера та А. Маргіттая, збори з інших регіонів України, колишнього Радянського Союзу та закордоння. Більша частина гербарію каталогізована, – наявна картотека. Розпочато створення комп'ютерної бази даних (у програмному середовищі BRAHMS).

Гербарна колекція гербарію кафедри ботаніки Ужгородського національного університету охоплює, головним чином, територію Українських Карпат і Притисянської низовини та залишається найповнішим зібранням гербарію флори Закарпаття. Зокрема, у гербарії зберігаються зразки багатьох видів аборигенної флори, зокрема, цікавою є колекція екзотів краю.

Результати і їхнє обговорення

У результаті ревізії переважної частини наукового гербарію кафедри ботаніки УжНУ (флора Закарпаття), проведеної у 2021 та 2022 рр., з усіх гербарних зразків відібрано ті, які зібрані на території м. Ужгорода і на його околицях, що тепер увійшли до адміністративних меж міста (наприклад, села Доманинці, Дравці, Горяни, Радванка, Радванський ліс тощо). Дані з етикеток усіх знайдених видів внесено в окремий документ Excel та сфотографовано зразки кожного виду. Для кожного виду вказано його назву, інформацію з етикеток, що стосується місця і дати збору рослин, прізвище колектора, номер шафи та комірки, в якій він зберігається.

У результаті аналізу фондів наукового гербарію виявлено 673 гербарних зразки видів, які зростали в м. Ужгороді. Серед 673 гербарних зразків відмічено 469 видів, що належать до 255 родів і 73 родин. Деякі види знайдено у двох і більше екземплярах з різних місцезростань на території міста. За кількістю видів найчисленнішими є родини *Brassicaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae* та *Lamiaceae*, значно менше *Caryophyllaceae*, *Poaceae* та *Boraginaceae*.

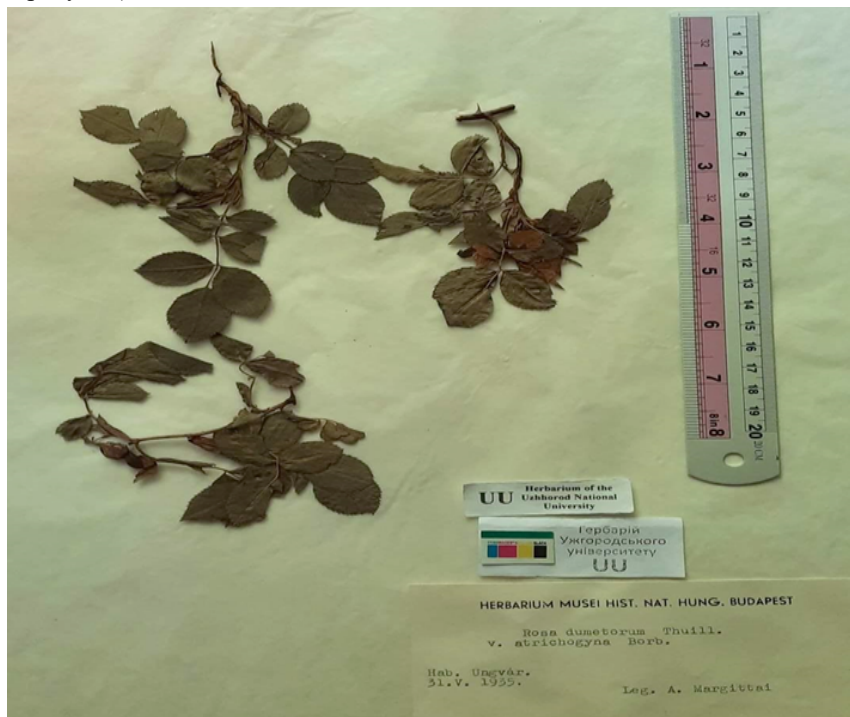
Серед 469 видів гербарних зразків знайдено види, зазначені у праці С. С. Фодора «Флора Закарпаття» [17] й у «Визначнику рослин Українських Карпат» [5] як такі, що ростуть на території Закарпатської рівнини та (або) Закарпатського передгір'я (Хуст-Солотвинська западина), а у «Визначнику рослин України» [4] й «Определителе высших растений Украины» [10] відмічені як такі, що трапляються по всій території країни. До цих видів, наприклад, належать: *Juncus bufonius* L., *Juncus effusus* L., *Acer tataricum* L., *Carduus crispus* L., *Arabis hirsuta* (L.) Scop., *Clinopodium vulgare* L., *Salvia verticillata* L. *Salix alba* L., *Verbascum blattaria* L., *Veronica anagallis-aquatica* L. Отже, види, що відомі з кількох джерел і підтверджені гербарними зразками, після номенклатурних уточнень будуть внесені до конспекту флори.

Окремо необхідно відмітити, що серед видів, знайдених у гербарних колекціях, частина перебуває на доопрацюванні через те, що в літературних джерелах і попередніх конспектах флори Ужгорода немає жодної згадки про зростання цих видів на досліджуваній території. Так, підтверджено *Veronica filiformis* Sm., *Gagea spathacea* (Hayne) Salisb., *Silene vulgaris* (Moench) Garcke (*Oberna behen* (L.) Ikonn.), *Salsola kali* L., *Lathyrus nissolia* L., а деякі перевизначено: *Typha schuttelworthii* W.D.J.Koch & Sond – як *T. angustifolia* L. (notae

criticae: Шиндер О. І., 03.09.2022 р.); *Peucedanum palustre* (L.) Moench – як *P. alsaticum* L. (notae criticae: Шиндер О. І., Сойма М. В., 03.09.2022 р.); *Centaurea calcitrapa* L. – як *C. diffusa* Lam. (notae criticae: Шиндер О. І., Шевера М. В., Сойма М. В., 03.09.2022 р.); *Rorippa islandica subsp. dogadovae* (Tzvelev) Jonsell – як *R. sylvestris* (L.) Besser. (notae criticae: Шиндер О. І., 03.09.2022 р.).

В останньому списку флори м. Ужгорода [26], порівняно з попереднім [8], вилучено 15 видів як такі, що не ростуть на території міста, ще 34 наведено як такі, що потребують уточнення. Наприклад, екземпляр *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart, який вказував С. Фодор [17] для Закарпаття (зберігається в гербарії УУ) та розглядали S. Mosyakin, M. Fedoronchuk [24] як *Scirpus pungens* Vahl, І. Данилик перевизначив як *Bulboschoenus maritimus* (L.) Palla (= *Scirpus maritimus* L.). А деякі з них вдалося підтвердити зразками з гербарію УУ, наприклад: *Stellaria palustris* Retz. (Ужгород, Доманинці, 1956 р., визначили: Чернекі, Фодор С. С.); *Amaranthus crispus* (Lesp. & Thev.) N. Terracc. (Ужгород, електростанція, 1968 р., визначив: Товт Е. С.); *Veronica orchidea* Crantz (Ужгород, ліс, 1958 р., визначив: Лучкевич); *Scrophularia scopolii* Норре ex Pers. (Ужгород, ліс, 1949 р., визначив: Резніков); *Verbascum phoeniceum* L. (Радванський ліс, 1951 р., визначив: Лучкевич); *Carex glauca* Scop. = *Carex flacca* (Доманинці, болото, 1950 р. визначив: Фодор С. С.).

Крім основної колекції флори Закарпаття, опрацьовано дублетні зразки А. Маргіттая і Л. Вагнера. Як приклад подаємо гербарний зразок із колекції А. Маргіттая в гербарії УУ (див. рисунок).



Зразок із колекції А. Маргіттая в гербарії УУ. Вид *Rosa dumetorum* Thuill. var. *atrichogyna* Borb., 1935

Деякі види, наприклад, *Setaria pycnocoma* (Steud.) Henrard ex Nakai (Шевера М. В., 2013) та *Acalypha australis* L. (Шевера М. В., Сойма М. В., 2018) та ін., долучені до колекції значно пізніше, після публікації обох конспектів. (За сучасною номенклатурою «Plants of

the World online» [27], вид *Setaria pycnocoma* розглядається як синонім *Setaria viridis* (L.) P. Beauv., хоча, на нашу думку, він заслуговує окремого статусу, тому в даному рукописі номенклатура виду прийнята за Mosyakin, Fedoronchuk [24]).

Серед гербарних зборів знайдено 27 видів культурних рослин, на гербарних етикетках 11-ти зразків вказано місцезростання ботанічний сад Ужгородського університету (*Lepidium sativum* L., *Buxus sempervirens* L., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun), комсомольський парк (тепер парк «Боздоський», *Rosa arvensis* Huds.), лікарня (*Kerria japonica* (L.) DC., *Populus* × *canadensis* Moench, *Koeleria paniculata* Laxm.), сквер Леніна (тепер сквер перед Закарпатською обласною радою, *Amelanchier canadensis* (L.) Medik.), парк Горького (тепер парк Підзамковий, *Platanus occidentalis* L.), сад (*Robinia viscosa* Vent., *Acer palmatum* Thunb.). Переважна більшість цих видів, без сумніву, належить до культивованих, відомостей про здичавіння рослин немає, тому їх не включено у конспект флори. За цими видами ведеться спостереження у місцях імовірного здичавіння.

Для деяких видів (наприклад, *Chamaecyparis pisifera* (Siebold & Zucc.) Endl., *Robinia hispida* L., *Corylus maxima* Mill. та ін.) як місцезростання вказано Ужгород, без будь-яких додаткових даних, тому однозначно стверджувати про їхню представленість у флорі міста і про статус (культивовані чи здичавілі рослини) неможливо.

Також у проаналізованих гербарних зразках, збори яких датовано від 1947 р., знайдено деякі види адвентивних рослин, що тепер активно поширюються містом, витісняючи місцеві, а в межах України вони вважаються високоінвазійними [9]. Імовірно, для деяких із них дані стосуються першої або однієї із ранніх знахідок здичавіння. До таких належать: *Amorpha fruticosa* L. (Фодор С. С., 1947 р.), *Robinia pseudoacacia* L. (Фодор С. С., 1948 р.), *Acer negundo* L. (Фодор С. С., 1947, 1954 рр.), *Amaranthus albus* L. (Руденко Х. Ю., Фодор С. С., 1956 р.), *Amaranthus retroflexus* L. (Попович, Фодор С. С., 1956 р.), *Quercus rubra* L. (Товт Е. С., Лучкевич М., 1956 р.), *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle (Фодор С. С. 1967 р.), *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray (Фодор С. С., 1983, 1988 рр.), *Reynoutria japonica* Houtt. (зібрав Фодор С. С., 1988 р., перевизначив Шевера М. В.).

Отже, у результаті аналізу гербарних матеріалів кафедри ботаніки УжНУ встановлено, що на території м. Ужгорода зафіксовано 469 видів, підтверджених зразками, та виявлено види, не вказані у попередніх конспектах, наприклад: *Salix babylonica* L., *Salix viminalis* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Allium scorodoprasum* L. Виявлено також нові для урбанофори Ужгорода види, які були зібрані останніми роками (наприклад: *Setaria pycnocoma*, *Acalypha australis*, *Sedum sarmentosum* Bunge, *Euphorbia maculata* L.), для яких підтверджено їхній статус і подано сучасну номенклатуру.

Висловлюю щиро подяку к.б.н., с.н.с. М. В. Шевері (Інститут ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України) та к.б.н., с.н.с. О. І. Шиндери (Національний ботанічний сад імені М. М. Гришка НАН України) за консультації та допомогу під час підготовки рукопису статті.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Андрик С. Й., Балог Л., Шевера М. В. *Hemulus japonicus* Siebold. et Zucc. (Cannabaceae) – новий адвентивний вид флори України // Укр. ботан. журнал. 2010. Т. 67. № 3. С. 438–445. Бібліогр.: 25 назв. укр.
2. Арсірій А. Т. До питання вивчення бур'янової рослинності Закарпаття // Наук. зап. Ужгород. ун-ту. Сер. ботан. 1957. Т. 23. С. 131–141.
3. Булах О. В., Протопонова В. В., Шевера М. В. *Portulaca cypria* Danin, *P. granulato-stellulata* (Poelln.) Ricceri & Arrigoni, *P. papillato-stellulata* (Danin & H. G. Baker) Danin (Por-

- tulacaseae Juss.) – нові для флори України таксони з території Закарпаття // Біол. сист. 2019. Т. 11. Вип. 1. С. 87–92.
4. Визначник рослин України / АН УРСР; Ін-т ботаніки ім. М. Г. Холодного. Вид. 2-ге, випр. і доп. К.: Урожай, 1965. 877 с.
 5. Визначник рослин Українських Карпат / АН УРСР; Ін-т ботаніки ім. М. Г. Холодного. К.: Наукова думка, 1977. 433 с.
 6. Кіш Р. Я. Гербарій Ужгородського національного університету УУ // Гербарії України. *Index Herbariorum Ucrainicum* / ред.-уклад. Н. М. Шиян. К.: Альтерпрес, 2011. С. 276–279.
 7. Козак І. В., Міхеева Г. М. Сучасні підходи до виготовлення та використання гербаріїв // Біологічні дослідження – 2014: зб. наук. пр. V Всеукр. наук.-практ. конф. молодих учених і студентів. Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2014. С. 515–517.
 8. Комендар В. И., Товт Э. С., Терехова В. И. Естественная флора окрестностей г. Ужгорода // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. Флора и растительность: респ. межвед. науч. сб. 1988. Вып. 15. С. 10–21.
 9. Маргиттай А. Взносы к флоре Подкарпатской Руси // Квартальник IV секции. Мукачево: Паннония, 1923. Ч.1. С. 8–99.
 10. Определитель высших растений Украины / АН УССР; Ин-т ботаники им. Н. Г. Холодного; ред. Ю. Н. Прокудин и др. К.: Наукова думка, 1987. 548 с. : ил.
 11. Попов М. Г. Очерки растительности и флора Карпат. М.: Моск. об-во испыт. природы, 1949. 203 с.
 12. Протопопова В. В., Шевера М. В. Інвазійні види у флорі України. I. Група високоактивних видів // Гео & Біо. 2019. Т. 17. С. 116–135.
 13. Руденко Х. Ю., Фодор С. С., Різніченко О. П. Матеріали до флори Закарпатської області // Наук. зап. Ужгород. ун-ту. Ужгород, 1951. Т. 4. С. 17–43.
 14. Руденко Х. Ю., Фодор С. С., Різніченко О. П. Матеріали до флори Закарпатської області // Наук. зап. Ужгород. ун-ту. 1954. Т.10. С. 121–169.
 15. Флора УРСР. К.: Вид-во АН УРСР, 1936–1965. Т. 1–12.
 16. Фодор С. С. Бур'яни // Рослинність Закарпатської області УРСР. К.: Вид-во АН УРСР, 1954. С. 244–254.
 17. Фодор С. С. Флора Закарпаття. Львів: Вища школа, 1974. 201 с.
 18. Чопик В. І., Мякушко Т. Я., Соломаха Т. Д. Гербарій. Історія, створення, функціонування. К.: Фітосоціоцентр, 1999. 130 с.
 19. Чопик В.І., Федорончук М.М. Флора Українських Карпат. Тернопіль: ТЗОВ «Тернограф», 2015. 712 с.; іл.
 20. Шевера М. В., Маскова Я., Заліберова М. та ін. *Geranium purpureum* (Geraniaceae) – новий вид адвентивних рослин у флорі рівнинної частини України // Укр. ботан. журнал. 2015. 72. № 4. С. 334–339.
 21. Шевера М. В., Орлов О. О., Волюца О. Д., Кіш Р. Я. *Rudbeckia triloba* L. (Asteraceae), новий вид адвентивних рослин у флорі України // Чорноморськ. ботан. журнал. 16(2). С. 135–143.
 22. Шевера М. В., Кіш Р. Я. *Acalypha australis* L. (Euphorbiaceae Juss.) – новий вид адвентивних рослин у флорі Закарпаття // Наук. вісн. Чернівецьк. ун-ту. Біол. (Біол. сист.). 2018. Т. 10. № 2. С. 238–241.
 23. Ярошенко П. Д., Іваницький Є. Г. Бур'яни Західних областей УРСР. Львів; Харків, 1954. 125 с.
 24. Mosyakin S., Fedoronchuk M. "Vascular plants of Ukraine: a nomenclatural checklist". Kiev, 1999. 345 p.

25. Priszter Sz. A magyar adventívflóra bibliográfiája // Bot. Közlem. 1963. N 50. P. 213–223.
26. Protopopova V., Shevera M. A preliminary checklist of the urban flora of Uzhgorod. Kyiv: Phytosociocentre, M. G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2002. 68 p.
27. Plants of the World online (<https://powo.science.kew.org/>)

Стаття надійшла до редакції 04.08.22

доопрацьована 12.10.22

прийнята до друку 21.11.22

MATERIALS FOR THE FLORA OF UZHGOROD CITY BASED ON HERBARIUM ANALYSIS UZHGOROD NATIONAL UNIVERSITY

M. Soyma

*State Higher Educational Institution «Uzhhorod National University»
32, Voloshyn St., Uzhhorod 88000, Ukraine
e-mail: aleksik_m@ukr.net*

The herbarium collection of the Uzhhorod National University (Herbarium UU), both the main collection of the flora of Transcarpathia, and the doublet collections of A. Margittai and L. Wagner are very interesting in the regional sense and have both scientific and historical and cultural significance. The herbarium of the Department of Botany of the Uzhhorod National University (UU) was established in 1947. Today, it is stored in the Botanical Garden and has about 107,000 herbarium specimens [4]. The personal collections of L. Wagner and A. Margittai are stored separately. The herbarium collection of the Uzhgorod National University covers mainly the territory of the Ukrainian Carpathians and the Prytisyian lowland and is currently the most complete herbarium collection of the flora of Transcarpathia. In particular, specimens of many species of aboriginal flora are kept in the herbarium, and the collection of regional exotics is particularly interesting.

As a result of the analysis of the herbarium materials of the Department of Botany of the Uzhhorod National University, it was established that 469 species were recorded from the territory of the city of Uzhhorod. By the number of species, the families Brassicaceae, Asteraceae, Rosaceae, Fabaceae and Lamiaceae are the most numerous, Caryophyllaceae, Poaceae and Boraginaceae are much smaller.

During the audit of the major part of the scientific herbarium of the Botany Department of UzhNU (flora of Transcarpathia), from all the herbarium specimens, those that were collected in the territory of the city of Uzhhorod or its surroundings, which are now included in the administrative boundaries of the city (for example, the villages of Domanyntsi, Dravtsi, Horyany, Radvanka, Radvansky forest, etc.) were selected.

Among the found herbarium specimens are species that are now considered highly invasive within Ukraine. It is likely that for some of them the data refer to the first or one of the early findings of wildness (*Amorpha fruticosa* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Acer negundo* L., etc.)

Keywords: Herbarium UU, species composition, urban flora, Uzhhorod

**RHODIOLA ROSEA L. В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ:
СТРУКТУРНА ОРГАНІЗАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ, ОСНОВНІ ТЕНДЕНЦІЇ
ЗМІН І ЗДАТНІСТЬ ДО ВІДНОВЛЕННЯ**

Р. Дмитрах

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 76026, Україна
e-mail: rostdmytrakh@gmail.com*

Установлено, що рідкісний аркто-альпійський вид *Rhodiola rosea* L. в сучасних умовах високогір'я є вразливим компонентом флори Українських Карпат. Унаслідок впливу чинників зовнішнього середовища відбуваються зміни важливих складових популяцій виду, які забезпечують здатність до відновлення й виживання. Відтак, сфера досліджень охоплює вивчення сучасного стану популяцій *R. rosea* та змін базових параметрів структурної організації, що визначають перспективи їхнього розвитку й адаптації. Вихідними ознаками діагностики стану популяцій є аналіз багаторічних даних щодо чисельності особин, їхньої репродуктивної здатності й характеру прояву динамічних тенденцій у змінених умовах середовища. Зважаючи на еколого-біологічні особливості виду, зокрема, на тяжіння до вологих оселищ із пониженою температурою, важливо дослідити реакцію популяцій на зміну кліматичних умов. На основі тривалих досліджень виявлено, що популяції виду вразливі до стресових ситуацій, а це супроводжується значними порушеннями в їхній структурній організації та, зокрема, у змінах демографічних, статево-просторових і репродуктивних показників. Кліматичні зміни, які проявляються у підвищенні температури повітря, мають безпосередній вплив на популяції виду та їхню здатність до відновлення. Важливе значення для оцінки стану популяцій виду й індикації умов середовища має дослідження генеративних особин і особливостей їхнього функціонування упродовж різних сезонів вегетації. Установлено, що основними ознаками зниження стійкості й деградації популяцій є зменшення чисельності генеративних особин, порушення співвідношення між особинами різної статі, послаблення функцій репродуктивного розвитку, фрагментація та просторова дезінтеграція з невисокою активністю поновлення. Відтак, популяції *R. rosea* чутливо реагують на зміни, що засвідчує невідповідність сучасних кліматичних умов екологічним потребам виду. Водночас негативні тенденції підсилюються механічним руйнуванням природних оселищ популяцій, що значно уповільнює процеси їхньої регенерації. На основі дослідження комплексу демографічних і статево-репродуктивних показників отримано загальну характеристику мінливості індивідуальних базових ознак популяцій виду та їхньої залежності від впливу чинників зовнішнього середовища. Отримані результати є важливими у вирішенні питань, пов'язаних зі збереженням популяцій аркто-альпійських видів, з оцінкою їхнього розвитку й поведінки у сучасних умовах високогір'я.

Ключові слова: кліматичні зміни, демографічні й репродуктивні показники, динамічні тенденції, здатність до відновлення, *Rhodiola rosea* L.

На сучасному етапі досліджень у рослинному покриві високогір'я українських Карпат унаслідок впливу кліматичних чинників відбуваються характерні зміни у структурній і просторовій організації популяцій багатьох рідкісних і ендемічних видів рослин. Проблема збереження їхньої біотичної різноманітності насамперед стосується показників

популяційної організації й аналізу низки диференціальних індивідуальних та інтегральних параметрів [14, 21]. Такі дослідження особливо актуальні в гірських екосистемах, оскільки дають змогу виявити різні можливості популяцій видів до відновлення й виживання [10, 33, 40, 42, 44, 45]. Особливе значення серед гірських видів рослин має вивчення стану популяцій аркто-альпійських видів, до яких належить *R. rosea*. Специфіка розвитку *R. rosea* визначається насамперед її еколого-біологічними особливостями й неоднозначною реакцією на зміни чинників зовнішнього середовища. Попередні дослідження встановили, що найвиразніше кліматичні зміни впливають на вузькоспеціалізовані види, які приурочені до привершинних ділянок високогір'я і є вразливими до потепління [5, 16, 23]. Вплив природно-кліматичних чинників на зміни в популяціях виду підсилюються механічним руйнуванням природних оселищ і відчуженням біомаси особин як лікарської сировини [11, 18, 22]. У минулому *R. rosea* була достатньо поширеним видом у високогірних ценозах Українських Карпат і займала значні площі [2, 31, 32, 47]. На сучасному етапі досліджень популяції виду представлені лише невеликими ізольованими фрагментами з локально розміщеними особинами.

Здатність популяцій до відновлення й функціонування у змінених умовах середовища залежить від їхньої структурної організації [9, 13, 30]. Відтак, реакція популяцій на зміни умов визначається як параметрами зовнішніх чинників, так і внутрішніми поведінковими [29, 37, 38, 46]. Зважаючи на те, що *R. rosea* є дводомним видом, стабільність і динамічна рівновага популяцій залежить від репродуктивної здатності особин і, зокрема, генеративної. Втрата регулярності генеративного поновлення, частка якого є особливо визначальною у змінених умовах середовища, впливає на функціональні особливості популяцій і їхню здатність до відновлення та виживання [7, 14, 21]. Відтак, наявність генеративних особин у популяціях виду є важливою умовою продовження його існування та заселення ним нових територій.

Для індикації стану популяцій необхідно проаналізувати низку диференціальних та інтегральних параметрів, які демонструють різну реакцію на зміну умов середовища. Вивчення цих процесів у динаміці суттєво доповнює уявлення про репродуктивний потенціал популяцій виду та перспективи їхнього існування [3, 13, 34]. Отже, важливим є отримання даних щодо стану популяцій *R. rosea* та їхньої здатності до відновлення за умов трансформації природних оселищ і загроз існуванню у змінених умовах високогір'я.

Матеріали та методи

Rhodiola rosea L. – рідкісний аркто-альпійський вид, релікт льодовикового періоду, занесений до Червоної книги України [25]. За категорією рідкості є вразливим і загрозеним таксоном, що підлягає індивідуальній охороні [20, 24, 25, 27]. В Українських Карпатах трапляється в ізольованих і локальних оселищах альпійського та субальпійського поясів високогір'я (1550–2030 м н. р. м.). Характерною особливістю популяцій *R. rosea* є входження до складу угруповань різнотравних відкритих скельних комплексів на вершинах гір і крутих кам'яних схилах різної експозиції [19, 26]. Зважаючи на специфіку еколого-біологічних особливостей *R. rosea*, характерною ознакою існування виду є вологі та прохолодні оселища з пониженою температурою, а відтак, вид є холодовитривалим і вузькоспеціалізованим. Трапляється в асоціаціях: *Luzuletum alpino-pilosae* союзу *Festucion pictae*, *Polytricho-Poetum deglii* союзу *Salicion herbaceae*, *Rumici scutati-Rhodiuletum rosea* союзу *Paparero-Thymion pulcherrimi*, які належать до класу *Thlaspietea rotundifolii*. Є компонентом у складі таких видів як *Aster alpinus* L., *Anemona narcissiflora* L., *Alchemilla flabellata* Bus., *Anthoxantum alpinum* A. et D. Löve, *Campanula alpina* Jacq., *C. carpatica* Jacq.,

C. polymorpha Witas., *Cardus kernerii* Simonk., *Carex sempervirens* Vill., *Cerastium lanatum* Lam., *Festuca picta* Kit., *F. supina* Schur, *F. carpatica* F. Dietr., *F. versicolor* Tausch, *Gentiana laciniata* Kit. et Kanitz., *Pulsatilla alba* Reichenb., *Primula elatior* subsp. *poloninensis* (Domin) An. Fed., *Sedum carpaticum* G. Reuss, *Saxifraga paniculata* Mitt., *Rumex carpaticus* Zapał., *Valeriana tripteris* L. та ін. Основні локалітети виду в Українських Карпатах наявні у високогір'ї Чорногірського і Свидовецького масивів. Найбільші локалітети зосереджені на Свидовці (г. Близниця, г. Драгобрат, г. Герешаска та ін.). У Чорногорі представлений окремими локалітетами, які тяжіють до привершинних ділянок гір Говерли, Данцера, Туркула, Шпиць, Бребенескула та ін.

Щоби встановити зміни в популяційній організації *R. rosea* та їхню здатність до відновлення, використано загальноприйняті стаціонарні й маршрутні польові методи досліджень [4, 12]. Динамічні процеси в популяціях і вплив умов середовища на їхню здатність до відновлення й адаптацію проведено на основі аналізу змін індивідуальних і популяційних показників [1, 6]. З цією метою застосовано довготривалі багаторічні спостереження, що передбачає облік основних параметрів і ознак поведінки популяцій на постійних дослідних ділянках [15, 39]. Вихідними ознаками стану популяції виду є аналіз їхніх демографічних і репродуктивних показників та характеру прояву динамічних тенденцій у змінених умовах середовища. Важливе значення для оцінки стану популяцій та індикації умов середовища мають показники їхньої генеративної здатності [7, 8, 28, 41], оскільки популяції *R. rosea* представлені особинами чоловічої та жіночої статі (рис. 1). Відтак, властива їм статеву диференціація є особливою формою існування, що має важливе значення в забезпеченні генетичної гетерогенності та їхньої здатності до відновлення в сучасних умовах навколишнього середовища.



1

2

Рис. 1. *Rhodiola rosea* L.: 1 – особини чоловічої статі; 2 – особини жіночої статі

Кліматичні зміни дедалі істотніше впливають на популяції високогірних аркто-альпійських видів рослин. Темпи змін клімату випереджають можливості адаптації видів до нових умов [44]. Проведені дослідження впливу кліматичних змін, зокрема, потепління, дають змогу простежити за відхиленнями показників популяцій виду в часовому вимірі й порівняти їх із різними періодами вегетаційних сезонів. З цією метою використано дані сніголавинної метеостанції “Пожижевська” Івано-Франківського центру з гідрометеорології Державної служби з надзвичайних ситуацій у Чорногірському масиві Українських Карпат і

проаналізовано багаторічні метеодані за вегетаційні періоди 1981–2021 рр. Тенденції змін кількісних і біометричних показників у популяціях виду проаналізовано за допомогою методів статистичної оцінки [17] та програмного забезпечення Microsoft Excel. На рис. 3 і 4 інтервал похибок середніх значень показників у популяціях відповідає 90 % достовірності.

Відтак, мета досліджень – встановити зміни у структурній організації популяцій *R. rosea* та загрозу їхньому існуванню внаслідок впливу чинників, які зумовлюють зміни базових параметрів популяцій. Застосування комплексних популяційних досліджень з використанням еколого-демографічних і репродуктивних підходів дає можливість отримати низку інтегральних показників і провести оцінку сучасного стану популяцій *R. rosea* та їхньої здатності до відновлення й виживання за змінених умов середовища існування.

Результати і їхнє обговорення

Багаторічні дослідження, проведені в популяціях *R. rosea* упродовж різних вегетаційних сезонів, показали, що вплив кліматичних чинників зумовлює їхню різну поведінку та здатність до відновлення. Популяції *R. rosea* починають вегетацію ще під покривом снігу, а відтак, тяжіють до перезволожених і прохолодних ділянок після танення сніжників. Тому основними екологічними чинниками, які визначають життєвий ритм виду, є температура й вологість їхніх оселищ. Установлено, що важливими показниками змін у репродуктивній здатності й популяційній організації виду є кількісні та біометричні параметри, які характеризують поведінку і адаптацію до наявних умов. На основі цієї залежності виявлено основні розбіжності в чисельності особин популяцій і в їхній здатності до відновлення упродовж різних періодів вегетації.

Дослідження, які проведені на гірських схилах різної експозиції з різною тривалістю залягання снігового покриву, показали різну залежність розвитку особин від еколого-ценотичних умов. Так, у наскельних угрупованнях північних експозицій із тривалим заляганням снігу на схилах гір Чорногірського масиву (г. Брескул – 1870–1900 м н. р. м., г. Ребра – 1850 м н. р. м., г. Шпиці – 1600 м н. р. м.) чисельність особин становила 4,3 особин/м², а на схилах південних експозицій без тривалого залягання снігу внаслідок швидкого танення снігу (г. Брескул – 1890–1900 м н. р. м., г. Говерла – 1700–1800 м н. р. м., г. П'єтрос – 1700 м н. р. м.) – 2,5 особин/м². Подібною є ситуація в популяціях, які приурочені до улоговин кам'яних осипищ із нетривалим заляганням снігу та браком вологи влітку внаслідок пересихання гірських джерел і потоків. Відтак, розвиток популяцій *R. rosea* є залежним від впливу гідротермічного режиму та змін еколого-ценотичної ситуації в їхніх оселищах.

Аналіз метеоданих показав, що в річних циклах вегетаційного розвитку рослин значно зросла тенденція до підвищення температурних показників повітря, зокрема, середньомісячних і максимальних влітку (рис. 2). Середньомісячна температура повітря за вегетаційні періоди (травень–вересень) у 2010–2021 рр. становила 11,5 °С проти 10,7 °С у 2000–2009 рр. і 9,6 °С у 1981–1999 рр. Істотних змін зазнали середньомісячні максимальні показники температури повітря та максимальні показники липня у 2012–2021 рр. порівняно зі значно нижчими показниками за попередні вегетаційні періоди. Відтак, аналіз метеоданих вказує на виразну тенденцію у високогір'ї до потепління.

Аномально теплі й посушливі вегетаційні періоди, збільшення суми активних температур, малосніжні зими, зменшення кількості атмосферних опадів і брак вологи, зниження рівня ґрунтових вод та інші чинники, безумовно, мають вплив на репродуктивну здатність популяцій *R. rosea* та провокують негативні зміни в їхньому розвитку. Проведені

дослідження показали, що базовими параметрами, які визначають демографічні й репродуктивні особливості популяцій виду впродовж різних сезонів вегетації, є кількісні й біометричні показники. Застосування тривалих багаторічних досліджень дало змогу виявити характерні зміни в чисельності особин і їхню реакцію на зміни умов. Отримані дані показали різні тенденції в чисельності особин і їхніх генеративних структур (рис. 3).

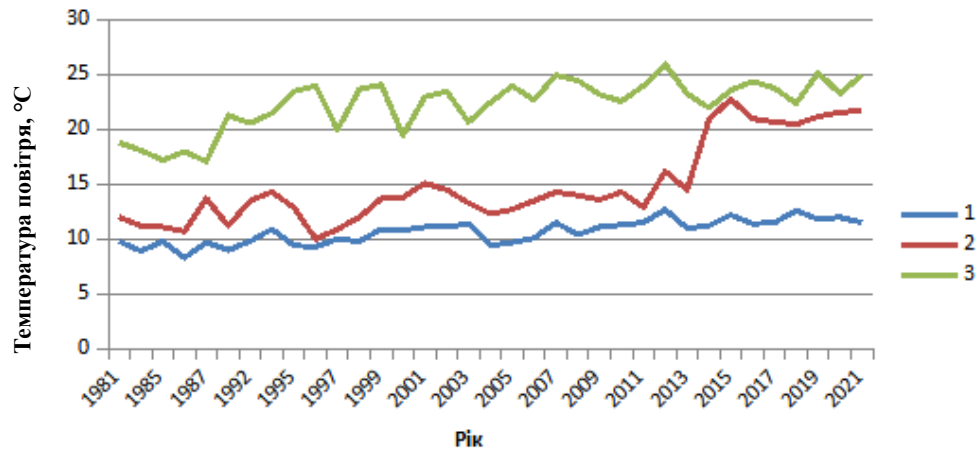


Рис. 2. Температурні показники за вегетаційні періоди (травень–вересень) у 1981–2021 рр.: 1 – середньомісячна температура повітря, °C; 2 – середньомісячна максимальна температура повітря, °C; 3 – максимальна температура липня, °C

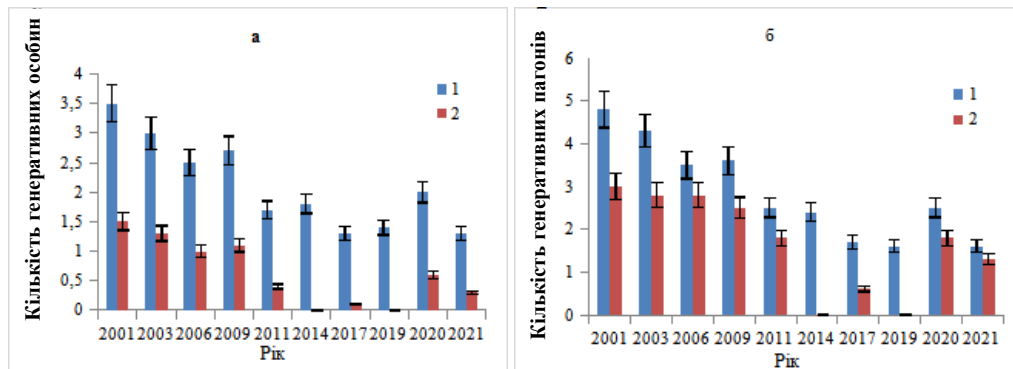


Рис. 3. Зміна кількісних параметрів у популяціях *Rhodiola rosea* L.: 1 – особи чоловічої статі; 2 – особи жіночої статі; а – кількість генеративних особин, м²; б – кількість генеративних пагонів на особині. Інтервал похибок середніх значень параметрів відповідає 90 % достовірності

Найістотніші зміни відбулися в останній період 2011–2021 рр. У популяціях виду впродовж цих років спостерігається значне зменшення кількості генеративних особин як чоловічої, так і жіночої статей. Порівняно з попереднім періодом досліджень (2001–2011 рр.) кількість генеративних особин чоловічої статі зменшилася від 2,9 до 1,6, а особин жіночої статі – від 1,2 до 0,2. Водночас змінилися показники кількості генеративних пагонів на особинах, чисельність яких зменшилась від 4,1 до 2,1 у особин чоловічої статі й від 2,8

до 0,9 у особин жіночої статі. Активність розвитку особин у популяціях *R. rosea* перебуває в прямій залежності від впливу гідрологічних і температурних умов різних періодів сезонної вегетації. Однак загальною тенденцією в динаміці сезонного розвитку популяцій *R. rosea* на сучасному етапі досліджень є значне зменшення чисельності генеративних особин і, зокрема, особин жіночої статі, що кардинально змінює їхню статеву структуру та знижує рівень насінневого поновлення. Виявлені відмінності в кількісному співвідношенні між особинами чоловічої та жіночої статей демонструють їхню реакцію на зміну температурних умов і еколого-ценотичну ситуацію в різні сезони вегетації. Здатність до генеративного розмноження в популяціях виду є визначальною у змінених умовах, оскільки впливає на особливості їхнього функціонування та здатність до відновлення. Негативні тенденції в динаміці популяцій, які зумовлені потеплінням і, як наслідок, зміною еколого-ценотичних умов, показали, що подальше тривале регресування веде до розпаду на окремі локуси та зменшення зайнятих ними площ. Унаслідок порушення структурної цілісності популяцій збільшується кількість подрібнених ізольованих фрагментів, що значно знижує їхню життєвість і здатність до розмноження.

Суттєвою перешкодою в репродуктивному розвитку популяцій *R. rosea* як геліофітного виду є сукцесійно-демутаційні процеси, що зумовлюють ущільнення рослинного покриву та зниження інсоляції в їхніх оселищах унаслідок проникнення чагарників і чагарників із нижніх гіпсометричних рівнів високогір'я (*Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Rhododendron kotschy* Simonk, *Alnus viridis* (Chaix) Opiz, *Pinus mugo* Turra, *Salix silesiaca* Willd., *Juniperus sibirica* Bungs.), а також молодого підросту *Picea abies* (L.) Karst. За таких умов основною причиною послаблення розвитку особин є погіршення умов існування внаслідок негативного впливу заростання та зміни еколого-ценотичних умов у їхніх оселищах.

Іншим важливим показником у сезонному розвитку популяцій є біометричні параметри особин, які впливають на їхній репродуктивний потенціал. Виявлено, що потенціал розвитку популяцій визначається станом особин різної статі, який досягається за рахунок акумуляції в них внутрішніх ресурсів. Залежність впливу на продукцію біомаси особин різної статі підтверджують й інші дослідники [35]. Мінливість морфологічних ознак є характерним показником популяцій виду у змінених умовах [36, 43]. При зменшенні біометричних параметрів (розміру й маси) в особин формується менше генеративних пагонів, а відтак, і плодів. За несприятливих умов сповільнюються процеси репродуктивної здатності особин і знижується потужність розвитку кореневища. Зокрема, це стосується річних приростів на кореневищах, його товщини й активації бруньок відновлення, за рахунок яких підтримується репродуктивний потенціал і здатність до відновлення нових структур (рис. 4). Незважаючи на те, що особини жіночої статі вирізняються більшою масою кореневища (10,2 г), ніж особини чоловічої статі (7,8 г), їхні річні прирости є трохи меншими. Приріст кореневища у особин жіночої статі в середньому становить 0,65 см, а у особин чоловічої статі – 0,75 см. *R. rosea* є гемікриптофітом, оскільки бруньки відновлення містяться на рівні поверхні ґрунту. Відтак, підсихання субстрату, зникнення мохового шару, в якому зазвичай розміщена верхівкова частина кореневища, призводить до втрати щорічних молодих бруньок поновлення, що значно знижує життєвий потенціал особин. Водночас життєва форма особин змінюється на низькорослу з малопотужними вегетативними й генеративними пагонами, а також із незначними річними приростами й товщиною кореневища. Властива для популяцій виду партикуляція особин, що проявляється в розростанні й відособленні молодих особин від материнських, є лише частковою та не забезпечує значного завоювання навколишнього простору.

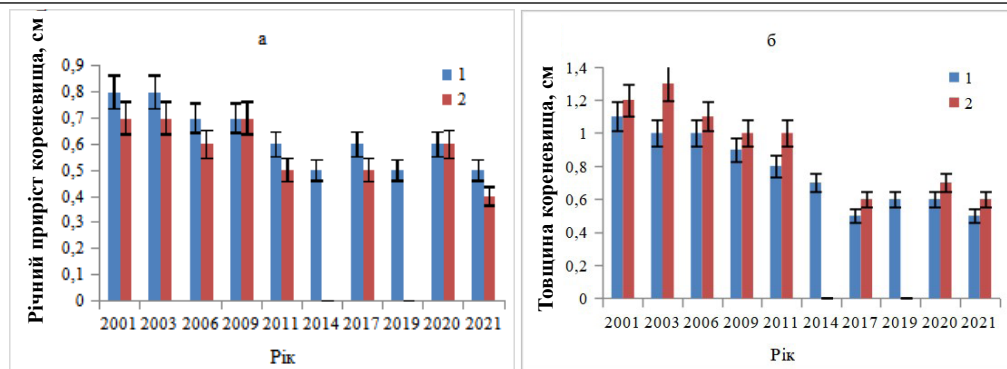


Рис. 4. Зміна біометричних параметрів у популяціях *Rhodiola rosea* L.: 1 – особи чоловічої статі; 2 – особи жіночої статі; а – річний приріст кореневища, см; б – товщина кореневища, см. Інтервал похибок середніх значень параметрів відповідає 90 % достовірності

Відтак, негативними ознаками за таких умов, які впливають на репродуктивну здатність популяцій, є незначна активність і послаблення процесів поновлення особин, зменшення маси кореневища та зниження функцій його розвитку. Внаслідок змін у репродуктивній організації популяцій виду можна прогнозувати зміни таких властивостей як темпи розмноження особин, тривалість генерації та здатність до поновлення нових структур. Загроза порушення структурної цілісності популяцій *R. rosea* підсилюється також інтенсивністю антропогенного впливу, зокрема, руйнуванням природних оселищ з метою видалення кореневищ. До основних ознак деградації популяцій необхідно залучити зменшення загальної чисельності особин, агрегованості їхнього просторового розподілу та сповільнення процесів регенераційної здатності у разі пошкодження їх та елімінації. Установлено, що популяції виду є вразливими до механічних пошкоджень, оскільки на відновлення втрачених структур необхідним є тривалий період. Найбільших втрат зазнають особи жіночої статі, чисельність яких у таких випадках сягає крайніх нижніх меж (7–10 %), що суттєво знижує рівень насінневого поновлення в популяціях. У разі пошкодження й елімінації кореневищ відбувається надмірна стимуляція підземних бруньок поновлення, які перебувають у стані спокою, що значно вичерпує енергетичні ресурси особин. Назагал, важливо враховувати такі репродуктивні особливості виду як сповільнений розвиток і тривалий процес регенерації особин, неусталену динаміку в чисельності особин й зміщенні статевих співвідношень та послаблення функцій їхнього відновлення. Негативні зміни, які спостерігаються в репродуктивній здатності *R. rosea*, належать до основних наслідків деградації й, відповідно, є потенційною загрозою втратити структурну цілісність популяцій.

Таким чином, на підставі проведених досліджень встановлено, що основні зміни в популяціях *R. rosea* зумовлені впливом кліматичних чинників, які визначають їхню здатність до відновлення й виживання. Популяції вразливі до стресових ситуацій, що супроводжується значними змінами в їхній структурній організації та, зокрема, в демографічних, статево-просторових і репродуктивних показниках. Ознаками деградації популяцій є зменшення чисельності особин, послаблення функцій репродуктивного розвитку та втрата їхніх територіальних позицій. Відтак, популяції негативно реагують на кліматичні зміни, зокрема, потепління, що засвідчує невідповідність сучасних кліматичних умов екологічним потребам виду. Екологічна спеціалізована структура популяцій *R. rosea* в разі несприятливих умов існування зазнає суттєвих змін, що призводить до зниження

їхньої стійкості та здатності до відновлення. Отримані показники змін базових параметрів популяцій і їхні динамічні тенденції засвідчують, що багаторічний прес підвищення температури має негативний вплив на їхній розвиток. Негативні тенденції в популяціях підсилюються також антропогенним впливом, зокрема, механічним руйнуванням оселищ і видаленням кореневищ, що значно уповільнює процеси регенерації особин. Відповідно, проблема збереження популяцій *R. rosea* має насамперед стосуватись як демографічних показників, так і показників функціональної активності репродуктивної сфери у відповідь на дію чинників зовнішнього середовища. Будь-які порушення структурної цілісності популяцій виду є загрозою деградації та втрати їхніх природних локалітетів. Назагал, під час досліджень природного стану популяцій виду важливо враховувати еколого-біологічні особливості виду та характер мінливості індивідуальних базових ознак структурної організації популяцій. Отримані результати є важливими у вирішенні проблем, пов'язаних з оцінкою змін у розвитку популяцій аркто-альпійських видів рослин і з прогнозом їхньої поведінки в екологічно змінених умовах високогір'я.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Бигон Н. М., Харпер Дж., Траунсенд К.* Екология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 477 с.
2. *Брадіс С. М., Зап'ятова О. О.* Високогірна рослинність // Рослинність Закарпатської області УРСР. К.: Вид-во АН УРСР, 1954. С. 137–210.
3. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / Й. В. Царик, Г. Г. Жилияєв, В. Г. Кияк та ін.; ред. М. Голубець, К. Малиновський. Львів: Поллі, 2004. 198 с.
4. *Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
5. *Дідух Я. П.* Екологічні аспекти глобальних змін клімату: причини, наслідки, дії // Вісн. НАН України. 2009. Вип. 2. С. 34–44.
6. Динамика ценопопуляций травянистых растений: сб. науч. тр. / К. А. Малиновский (отв. ред.) и др. К.: Наук. думка, 1987. 128 с.
7. *Дмитрах Р. І.* Генеративне розмноження високогірних видів рослин та особливості насінневого поновлення їх популяцій в Українських Карпатах // Наук. вісн. НЛТУ України. Львів, 2010. Вип. 20. № 9. С. 45–51.
8. *Дмитрах Р. І.* Завдання і методи досліджень статевої диференціації популяцій трав'яних видів рослин // Наук. щорічн. зб. Ін-ту екології Карпат НАН України. Наукові основи збереження біотичної різноманітності. Львів. 2013. Вип. 4 (11). № 1. С. 21–28.
9. *Дмитрах Р. І.* Внутрішньопопуляційна організація та перспективи збереження популяцій різностатевих видів рослин в Українських Карпатах // Біол. студії. 2013. Вип. 7. № 3. С. 21–28.
10. *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.
11. Збереження біотичного різноманіття у високогір'ї Українських Карпат: наук. рекомендації / Й. Царик, Г. Жилияєв, В. Кияк та ін.; ред. Й. Царик. Львів: Меркатор, 2009. 52 с.
12. *Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А.* Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 49 с.

13. Зміни структури популяцій рідкісних видів високогір'я Українських Карпат і проблеми їх збереження / В. Кияк, Ю. Кобів, Г. Жилиєв та ін.; ред. В. Кияк. Львів: Вид-во ННВК "АТБ", 2018. 280 с.
14. Життєздатність популяцій рослин високогір'я українських Карпат / Й. Царик, Г. Жилиєв, В. Кияк та ін.; ред. Й. Царик. Львів: Меркатор, 2009. 172 с.
15. Клейн Р. М., Клейн Д. Г. Методы исследований растений. М.: Колос, 1974. С. 190–192.
16. Кобів Ю. Й. Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат // Укр. ботан. журнал. 2009. Т. 60. № 4. С. 451–465.
17. Лакін Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 325 с.
18. Ловеліус О. Л., Стойко С. М. *Rhodiola rosea* L. в Українських Карпатах // Укр. ботан. журнал. 1990. Т. 47. № 1. С. 90–93.
19. Малиновський К. А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. К.: Наук. думка, 1980. 279 с.
20. Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. Львів: Ліга-Прес, 2002. 76 с.
21. Механізми самовідновлення популяцій / В. М. Білонога, Л. В. Гинда, І. М. Данилик, Р. І. Дмитрах та ін.; ред. Й. В. Царик. Львів: СПОЛОМ, 2014. 216 с.
22. Романюк В. В. *Rhodiola rosea* L. в Українських Карпатах (еколого-ценотичні особливості, охорона та раціональне використання): автореф. дис. ... канд. біол. наук. К.: Нац. ботан. сад ім. М. М. Гришка НАН України, 2002. 19 с.
23. Стойко С. М. Вплив глобальних змін клімату на динамічні тенденції вегетаційних ступенів Українських Карпат // Укр. ботан. журнал. 2012. Т. 69 (1). С. 3–16.
24. Тасенкевич Л. О. Рідкісні й зникаючі види рослин, що підлягають індивідуальній охороні // Природа Карпатського національного парку. К.: Наук. думка, 1993. С. 57–62.
25. Червона книга України. Рослинний світ / ред. Я. Дідух. К.: Глобалконсалтинг, 2009. С. 145.
26. Чолик В. І. Високогірна флора Українських Карпат. К.: Наук. думка, 1976. 270 с.
27. Чолик В. І. Растения // Редкие растения и животные Украины: справочник. К.: Наук. думка, 1988. С. 19–114.
28. Царик Й., Кияк В., Дмитрах Р., Білонога В. Генеративне розмноження популяцій рослин високогір'я Карпат як ознака їх життєздатності // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2004. Вип. 36. С. 50–56.
29. Baeten L., De Frenne P., Verheyen K. et al. Forest herbs in the face of global change: a single-species-threats approach for *Anemone nemorosa* // Plant Ecol. Evol. 2010. Vol. 143. N 1. P. 19–30.
30. Böhm C., Derchotold S., Keim D. Searching in high-dimensional spaces: index structures for improving the performance of multimedia databases // ACM Computing Surveys. 2001. Vol. 33. N 3. P. 322–373.
31. Deyl M. Locality zajímavějších roslin na Podkarpatské Rusi // Věda přírodní. 1935. Vol. 16. S. 165.
32. Domin K. Vrcholová Květena Velke Bliznice ve Svidovci // Věda přírodní. 1930. Vol. 11. S. 180–190.
33. Choler P. Winter soil temperature dependence of alpine plant distribution: Implication for anticipating vegetation changes under a warming climate. In Anthelme F., Laverge S. (red.). Perspectives in Plant Evolution and Systematics. 2018. Vol. 30. P. 6–15.
34. Freckleton R., Watkinson A. Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulation regional ensembles and patchy populations // Journ. of Ecology. 2002. Vol. 90. P. 419–434.

35. Galambosi B., Galambosi Zs., Uusitalo M., Heinonen A. Effects of plant sex on the biomass production and secondary metabolines in roseroot (*Rhodiola rosea* L.) from the aspect of cultivation // *Journal of Medicinal and Spice Plants*. 2009. Vol. 4 (3). P. 114–121.
36. Gyorgy L., Ladnyi M., Redryc A. Genetic survey of *Rhodiola rosea* L. populations from the Swiss Alps based on SSR markers. *Biochemical, Systematics and Ecology*. 2014. Vol. 54. P. 137–143.
37. Grabherr G., Gottfried M., Pauli H. Climate effects on mountain plants // *Nature*. 1994. Vol. 369. P. 443–448.
38. Grime J. P. *Plant strategies and vegetation processes*. N.Y., 1979. 222 p.
39. Harper J. L. *Population biology of plants*. L.; N. Y.: Acad. Press, 1977. 892 p.
40. Körner C. *Alpine plant life: functional ecology of high mountain ecosystems*. 2nd ed. Berlin, Heidelberg, 2003. 344 p.
41. Kyyak V., Bilonoga, V., Dmytrakh R. et al. Trends in plant population pattern changes under natural and man-induced ecosystem transformations of the high-mountain zone in the Ukrainian Carpathians // *Studia Biologica*. 2015. Vol. 9. N 2. P. 169–180.
42. Kyyak V., Kobiv Y., Zhilyaev G. et al. Changes in population structure of rare species in the high-mountain zone in the Ukrainian Carpathians and problems of their conservations // *Acta Biologica Universitatis Daugavpilisensis*. 2019. Vol. 19 (1). P. 77–85.
43. Ohba H. *Rhodiola*. Illustrated handbook of succulent plants: Crassulaceae. Berlin, Heidelberg; New York: Springer, 2005. P. 210–227.
44. Pauli H., Gottfried M., Reiter K. et al. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994–2004) in the Gloria master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology*. 2007. Vol. 13 (1). P. 147–156.
45. Ramming A., Jonas T., Zimmermann N. E., Rixen C. Changes in alpine plant growth under future climate condition. *Biogeosc. Discussions*. 2009. Vol. 6. P. 817–847.
46. Walther G.-R., Beibner S., Burga C. F. Trends in the upward shift of alpine plants // *Journal of Vegetation Sciences*. 2005. Vol. 16 (5). P. 541–548.
47. Zapalowicz H. *Roślinna szata gór Pokucko-Marmaroskich* // *Sprawozd. Kom. Fizjogr.* – Kraków, 1889. T. 24. 390 s.

Стаття надійшла до редакції 23.09.22

доопрацьована 05.12.22

прийнята до друку 16.01.23

***RHODIOLA ROSEA* L. IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS:
STRUCTURAL ORGANIZATION OF POPULATIONS, MAIN TRENDS
OF CHANGES AND ABILITY TO RECOVER**

R. Dmytrakh

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

It has been established that the rare arctic-alpine species *Rhodiola rosea* L. constitutes a vulnerable component of the flora of the Ukrainian Carpathians in modern conditions of the high-mountain areas. Under the influence of climate factors changes are taking place in important components of the species populations to ensure its ability to recover and survive. Hence, the field of research covers the study of the modern state of populations *Rhodiola rosea* and changes in the basic parameters of structure organization, which determine the prospects for their development and adaptation. Input characteristics of the population status diagnostics is analysis of perennial data on the number of species individuals, reproductive ability and the nature of manifestation of dynamics trends due to the influence of environmental factors. Taking into account the ecological and biological features of the species and, in particular, the attraction to wet and cool habitats with low temperatures, the ambiguous response of populations to changes in climatic conditions is followed. It was found that populations of the species are sensitive to stress situations which lead to considerable violations in the structural organization and, in particular, in changes in demographic, sexual, spatial and reproductive indicators. Of importance for assessing the status of the species populations and for indicating the environmental conditions must be availability of generative individuals and their functional relations with the environment. Population degrading is manifested through reduced number of individuals, disruption of the correlation between different-sex, weakening of reproductive development functions, fragmentation and spatial disintegration of individuals with low renewal activity. Hence, *Rhodiola rosea* populations are sensitive to environmental changes, in particular, warming, which fact testifies to non-correspondence of current climatic conditions to the ecological needs of the species. At the same time, negative trends are also strengthened by the mechanical destruction of the natural habitats of populations, which significantly slows down the processes of their regeneration ability. Therefore, changes occurring in populations *Rhodiola rosea* actively affect their structural organization and ability to recover. Based on the application of complex ecological-demographic and reproductive approaches, a number of indicators of the structural organization of populations, their changes during different periods of vegetation and the ability to recover in changed environmental conditions were obtained. The obtained results are important in solving issues related to the preservation of populations of arcto-alpine species, assessment of their development and behavior in modern high-mountain conditions.

Keywords: climate changes, demographic and reproductive parameters, dynamic trends, ability to recover, *Rhodiola rosea* L.

**ПОЛІМОРФІЗМ МІКРОСАТЕЛІТНИХ ЛОКУСІВ ХРОМОСОМИ 5Н ЯЧМЕНЮ
(*HORDEUM VULGARE* L.) І АСОЦІАЦІЇ АЛЕЛІВ З МОРОЗОСТІЙКІСТЮ**

М. Бальвінська, С. Гаврилов, В. Файт

*Селекційно-генетичний інститут –
Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення
Овідіопольська дорога, 3, Одеса 65065, Україна
e-mail: faygen@ukr.net*

Ячмінь (*Hordeum vulgare* L.) – культура, яка має велике економічне значення для багатьох країн світу, в тому числі і для України. Одним із основних факторів, що обмежує виробництво ячменю в різних регіонах України, вважається низькотемпературний стрес. Прогнозування морозостійкості під час створення та добору стійких генотипів є одним із головних завдань селекції. Використання молекулярно-генетичних інструментів аналізу передбачає підвищення ефективності традиційних методів ідентифікації та добору генотипів із необхідними ознаками у конкретній кліматичній зоні.

Локуси 5Н хромосоми є складовою частиною комплексної системи генів, що беруть участь у формуванні стійкості до низьких негативних температур. Досліджено поліморфізм і розподіл алелів 9 мікросателітних локусів хромосоми 5Н, які містяться в області ключових генів НТ-стійкості *Fr-H1*, *Fr-H2* та близько до цих регіонів у 35 сортів колекції ячменю осіннього строку посіву. На дослідженій вибірці сортів за локусами *Vmag 0223*, *Vmag0323*, *Vmag0760*, *GMS061* та *UMB702* детектовано алельний поліморфізм із наявністю від 2 (*UMB702*) до 5 (*Vmag 0223*) алелів. Проведено оцінку морозостійкості 31 сорту за різної тривалості загартування та відмічено суттєві відмінності між ними за даною ознакою. За результатами аналізу поліморфізму мікросателітних локусів і даних оцінки сортів за морозостійкістю виявлено зв'язок алельних відмінностей чотирьох із п'яти поліморфних локусів з рівнем морозостійкості й темпами загартування. Встановлено достовірні асоціації між наявністю алелів *Vmag0223*, *Vmag0323*, *Vmag0760*, *GMS061* та показниками рівня морозостійкості. Алельні відмінності за локусом *UMB702* не були асоційовані з відмінностями з жодною з ознак. Алелі мікросателітного локусу *Vmag0223* рекомендується використовувати під час негативного добору менш морозостійких генотипів на ранніх етапах селекції.

Ключові слова: ячмінь, ПЛР-аналіз, мікросателіти, ДНК-маркери, морозостійкість

Ячмінь (*Hordeum vulgare* L.) є господарсько-цінним видом, який має велике економічне значення для світового виробництва зерна, зокрема, для України. Втрата генетичного різноманіття багатьох сільськогосподарських рослин, зокрема, ячменю, призводить до того, що вони стають дедалі більш сприйнятливими до різних екологічних стресів, у тому числі й у зв'язку з глобальною зміною клімату [12, 13, 30]. Останніми роками в усьому світі, в тому числі в Україні, відзначають велику амплітуду температур, зокрема, в зимовий і весняний періоди, від високих до низьких, аномальні умови з різкими перепадами температур і нестачею снігового покриву [4]. Серед стресових чинників, які

впливають на агрономічну цінність і обмежують урожайність ячменю, зокрема, осіннього строку сівби, особливе навантаження на рослини чинить низька від'ємна температура та пов'язані з нею ускладнення. Прогнозовані, але неконтрольовані несприятливі природні умови на тлі дії низьких від'ємних температур спонукають до пошуку нових, стійких до цих умов генотипів ячменю [3, 4].

Наразі вчені-селекціонери створили багато цінних високоврожайних сортів [5], однак їхня продуктивність під впливом несприятливої низької температури може значно варіювати по роках залежно від погодних умов [22], тому прогнозування морозостійкості залишається одним із головних завдань селекції не тільки у зонах Лісостепу й Полісся, але і в південних регіонах України [2, 3, 5]. Добір за даною ознакою в умовах польових випробувань не завжди є ефективним через недостатнє стресове навантаження або повну його відсутність у більшості років вирощування. Проблему морозостійкості ячменю осіннього строку сівби ускладнює також використання у виробництві як генотипів з типово озимим типом розвитку, так і дворучок (альтернативного чи факультативного типу розвитку), що мають інші фізіологічні механізми її формування. У типово озимого ячменю ця властивість пов'язана з тривалістю стадії яровизації, у дворучок – насамперед із реакцією на тривалість дня [7, 15].

Морозостійкість зернових культур триби *Triticeae*, до якої належить і ячмінь, як відомо, є складною кількісною ознакою і залишається предметом масштабних досліджень, зокрема, встановлення молекулярно- та фізіолого-генетичних особливостей, що тривають уже кілька десятиліть [9, 17, 24, 28]. Наразі відомо, що головними генетичними детермінантами стійкості до низьких температур у ячменю є локуси *Fr-H1* і *Fr-H2* хромосоми 5Н [14, 15, 25, 26]. Довжина ефективної дії головного QTL-5НL ячменю, який відповідальний за стійкість до впливу негативних температур, становить, за різними дослідженнями, 21–30 сМ [20]. Цей QTL відповідає областям 5Н-bin11 та 5Н-bin9-10 ключових генів морозостійкості *Fr-H1* та *Fr-H2*, відповідно [20], що обумовлює 36,6 і 21,5 % фенотипічної мінливості щодо зимостійкості ячменю, 30,6 і 30,7 % морозостійкості, оціненої у контрольованих лабораторних умовах, та 45,3 і 46,8 % варіабельності морозостійкості, виміряної за значенням параметра флуоресценції хлорофілу (Fv/Fm), і було встановлено дослідниками на початку 2000-х років [26]. Пізніше ідентифіковано ще три QTLs на хромосомах 1НL (*Fr-H3*), 4НS і 4НL, оцінка ефектів яких і частка вкладу у фенотипове різноманіття поки що до кінця не визначені [16].

Традиційна селекція сортів, зокрема, ячменю, є складним і тривалим процесом, а це, у свою чергу, призводить до необхідності залучати сучасні допоміжні інструменти, які прискорюють оцінку та добір потрібних генотипів [6]. Результати досліджень світового рівня визначають використання ДНК-маркерів, у тому числі на основі аналізу мікросателітних локусів, ефективним і зручним підходом для оцінки стійкості генотипів, зокрема, ячменю, до дії низьких температур та інших абіотичних стресів [18, 21]. Такі мікросателітні маркери рекомендовано для MAS [10, 19, 23, 26]. Використання молекулярно-генетичних методів аналізу передбачає підвищення ефективності ідентифікації та добору генотипів з необхідними ознаками для використання їх у селекційних програмах у конкретній кліматичній зоні.

Мета даної роботи – дослідити поліморфізм мікросателітних локусів 5Н хромосоми для одержання потенційних ДНК-маркерів, що дадуть змогу визначати генотипи ячменю з ознаками стійкості до несприятливих умов, спричинених низькими від'ємними температурами, та проводити за необхідності їхній добір.

Матеріали та методи

Як вихідний матеріал використовували 35 сортів ячменю озимого й альтернативного (дворучки) типу розвитку різного походження. Серед вивчених – 17 сортів (Абориген, Айвенго, Академічний, Валькірія, Дев'ятий Вал, Достойний, Зимран, Манас, Метелиця, Одеський 170, Одеський 46, Оксамит, Роман, Росава, Селена Стар, Снігова Королева, Трудівник) вітчизняної селекції, зокрема, СГІ-НЦНС, 18 – інших оригінаторів, у тому числі 17 європейських: 12 східноєвропейських (Державний, Еспада, Жаворонок, Кондрат, Кумач, Метакса, Михайло, Платон, Путнік, Тігр, Тимофей, Хуторок), 3 центральноєвропейських (Luran, Sinderella, Maybrit), 2 західноєвропейських (Gerlach, Scarpia) та 1 євразійського (Roho). Серед дослідженої вибірки – 25 типowo озимих, решта 10 (Абориген, Айвенго, Валькірія, Дев'ятий Вал, Достойний, Снігова Королева, Одеський 46, Росава, Путнік, Тимофей) заявлені як сорти-дворучки.

ДНК виділяли з 3 індивідуальних рослин кожного сорту (паростків, листя) за допомогою ЦТАБ-буфера [6, 8]. Зразки виділеної ДНК (суміші, створені з індивідуальних рослин) досліджували шляхом ПЛР-аналізу.

ПЛР-ампліфікацію проводили на термоциклері T100™ «Bio-Rad» (США). Реакційна суміш для проведення ПЛР мала такий склад: 1хПЛР-буфер для *Taq*-полімерази (50 мМ KCl, 20 мМ Tris-HCl, рН 8,4 (25 °C), 2мМ MgCl₂, 0,01 % Tween-20), 0,2 мМ кожного з дНТФ (дезоксинуклеозидтрифосфатів), 0,25 мкМ кожного з праймерів. Суміш об'ємом 10 мкл містила 50 нг ДНК і 0,2 одиниці *Taq*-полімерази.

Для проведення ПЛР використали специфічні праймери до мікросателітних локусів Bmag 0223, Bmag0323, Bmag0760, GMS061, UMB702, GBM1166, GBM1227, Bmag0113a та Bmag812 [11, 19].

Умови ПЛР-ампліфікації для мікросателітних локусів [1, 6]: 45 циклів; початкова денатурація: 94 °C – 3 хв, далі усі цикли 94 °C – 1 хв; відпал: 55 °C – 1 хв, елонгація: 72 °C – 2 хв. Заклучна елонгація: 72 °C – 5 хв.

Продукти реакції ампліфікації фракціонували методом електрофорезу згідно з [1, 6].

Документування профілів ДНК та їхню обробку проводили за допомогою цифрової мінікамери «Samsung» і комп'ютерного програмного забезпечення відповідно.

Стійкість до морозу у рослин ячменю визначали в лабораторних умовах на стадії паростків рулонним методом у модифікації відділу стійкості до абіотичних факторів СГІ-НЦНС. Оскільки паросткам, одержаним з насіння різних регіонів або різних років, властива різна стійкість до стресорів, то для оцінки морозостійкості використовували паростки з насіння 31 сорту, що були репродуковані нами в умовах Одеси у 2018 р.

Перед проморожуванням рослини ячменю проходили загартування за скороченої тривалості дня (10 год) протягом 15 або 30 діб за температури 2,5 °C. Загартування упродовж 30 діб за наведених вище температурно-світлових умов є достатнім для формування у генотипів типowo озимого ячменю та дворучок статичної морозостійкості, яка достатньою мірою збігається з результатами польових досліджень. Для визначення показників морозостійкості й темпів загартування рослини ячменю проморожували за -9 °C з експозицією тесту 24 год. Критерієм морозостійкості слугувала наявність (%) живих рослин після проморожування. Темпи загартування визначали як відношення морозостійкості дослідних зразків після 15 діб загартування до статичної морозостійкості після 30 діб загартування у відсотках. Випробування проводили у 3-кратній повторності.

Статистичну обробку експериментальних даних здійснювали з використанням пакету програм «Аналіз даних» Microsoft Excel.

Результати і їхнє обговорення

З літературних джерел відомо про низку мікросателітних маркерів, що запропоновані для оцінки стійкості рослин до абіотичних стресів, зокрема, низькотемпературного [11, 59], як у лабораторних умовах, так і з метою застосування в маркерній селекції (MAS).

Проведено мікросателітний аналіз вибірки з 35 генотипів ячменю з маркерами хромосоми 5Н, а саме Vmag0223, Vmag0323, Vmag0760, GBM1166, GBM1227, GMS061, UMB702 та Vmag0113a та Vmag812, які перебувають у зоні генів морозостійкості *Fr-H1* і *Fr-H2* та близько до них.

Алельна характеристика досліджених локусів хромосоми 5Н та розподіл алелів

За результатами аналізу 9 мікросателітних локусів хромосоми 5Н, у дослідженій вибірці сортів ячменю озимого й альтернативного типу розвитку детектовано загалом 21 алельний варіант (табл. 1).

Таблиця 1

Алелі та варіабельність мікросателітних локусів хромосоми 5Н

Локус	Кількість алелів	Розмір, п. н.	Частота, %	PIС ¹
Vmag0223	5	127	17,6±6,53	0,77
		150	32,4±8,03	
		160	23,6±7,28	
		170	17,6±6,53	
		180	8,8±4,86	
Vmag0323	4	148	11,4±5,37	0,52
		155	7,1±4,34	
		160	65,8±8,02	
		165	15,7±6,15	
Vmag0760	3	105	11,4±5,37	0,41
		110	74,3±4,34	
		н.а	14,3±5,92	
GMS061	3	135	20,0±6,76	0,64
		140	42,9±8,37	
UMB702	2	145	37,1±8,17	0,28
		н.а	17,1±6,36	
GBM1166	1	280	82,9±6,36	0
		165	100,0	
GBM1227	1	210	100,0	0
Vmag0113a	1	153	100,0	0
Vmag812	1	190	100,0	0

Примітки: ¹PIС (Polymorphic Index Content) – індекс поліморфності мікросателітного локусу

Діапазон розмірів детектованих алелів досліджених мікросателітних ділянок, а також середня кількість алелів на один локус, що становить 2,3 алеля, співвідносяться з даними літературних джерел [6, 11, 27]. За локусами Vmag0760, GMS061, UMB702, Vmag0323 та Vmag0223 виявлено від 2 до 5 алелів. Інші 4 локуси GBM1166, GBM1227, Vmag812, Vmag0113a виявилися мономорфними і мали тільки один специфічний ПЛР-продукт. Відсутність алельного поліморфізму за локусом Vmag812 у вивчених сортів ячменю була несподіваною, враховуючи результати попередніх досліджень щодо кількості алелів та індексу поліморфності для даного локусу. Так, за даними різних авторів, у локусі Vmag812 можна виявити від 2 до 7 алелів, і його рекомендують для використання в MAS

на морозостійкість [11, 19]. Мікросателітний локус *Vmag812* (5H-bin9, регіон Fr-H2) демонструє високу генетичну мінливість із показником PIC 0,77 серед 28 2-рядних і 6-рядних сортів озимого ячменю різного походження, досліджених М. Rarasz зі співавторами [19]. Водночас автори не уточнюють, наявність яких саме алелів цього локусу діагностує стійкість або чутливість до морозу серед генотипів ячменю.

Значення індексу поліморфності (PIC) досліджених мікросателітних локусів, які обчислено на основі частот алелів, варіювали для поліморфних мікросателітів у межах 0,28-0,77 (табл. 1). Найвищий індекс поліморфності (0,77) спостерігали за локусом *Vmag0223*. Найнижче значення цього показника (0,28) виявили за локусом *UMB702*. Середнє значення PIC становило 0,52. Невелике середнє значення цього показника може свідчити про помірне алельне різноманіття досліджених МС-локусів, наявність одного з алельних варіантів зі значною частотою, яка істотно перевищує частоту інших алелів.

Найбільш варіабельним для даної вибірки генотипів ячменю є локус *Vmag0223*, за яким детектовано 5 алельних варіантів 127, 150, 160, 170 та 180 п. н. (табл. 1). Розподіл алелів локусу *Vmag0223* був більш-менш рівномірним (рис. 1).

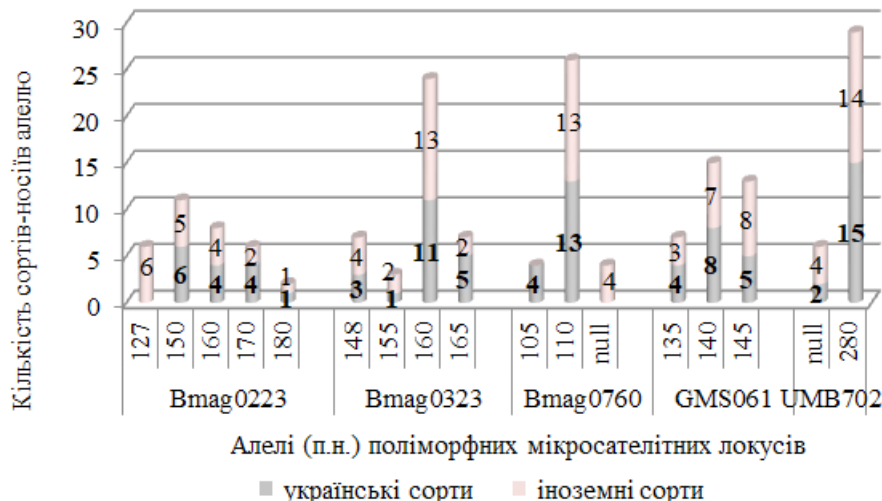


Рис. 1. Розподіл алелів мікросателітних локусів серед досліджених сортів ячменю

Достовірні відмінності виявлено лише між більш поширеним алелем 150 п. н., що траплявся з частотою $32,4 \pm 8,03\%$, та найменш поширеним – 180 п. н. ($8,8 \pm 4,86\%$) ($t_{\text{фактичне}} = 2,51$ при $t_{0,05} = 2,14$). Інші алелі за частотою між собою істотно не відрізнялися ($d < S_d \times t_{0,05}$). Більшість алелів цього локусу наявні у сортів ячменю із різних місцевостей, але алель 127 п. н. виявлено тільки у 6 генотипів (Еспада, Кондрат, Михайло, Спутник, Тигр, Хуторок) східноєвропейського походження (рис. 1). Це, ймовірно, може свідчити як про генетичну схожість вихідних генотипів, залучених до селекції під час створення цих сортів, так і про збереження у процесі добору саме генотипів-носіїв алельного варіанта 127 п. н., який потенційно може бути пов'язаний із проявом ознак, кращих або необхідних для певних зон вирощування чи для конкретної місцевості.

Аналогічний розподіл алелів спостерігали і за локусом *GMS061*, у якого відмічали наявність 3 алелів (табл. 1). Як і в попередньому випадку, істотні відмінності виявлено тільки між більш поширеним алелем 140 п. н. ($42,9 \pm 8,37\%$) і менш поширеним 135 п. н. ($20,0 \pm 6,76\%$) ($t_{\text{фактичне}} = 2,13$ при $t_{0,05} = 2,07$). При цьому останній алель детектовано як

у сортів вітчизняної селекції, так і у сортів іншого походження (рис.1), але його немає в генотипі 5 європейських сортів – 2 із Заходу (Gerlach, Scargia) та 3 із Центру Європи (Luran, Sinderella, Maubrit). Алель 145 п. н. локусу GMS061 виявлено у 13 сортів різного походження. Він достовірно не відрізнявся за частотою від 2 інших алелів.

За наступними 3 локусами Vmag0323, Vmag0760 та UMB702 спостерігали інший характер розподілу частот алелів. Незалежно від кількості виявлених алелів, один із них траплявся зі значною частотою, яка істотно перевищувала таку всіх інших алелів певного локусу за відсутності достовірних відмінностей між іншими алелями. Так, за локусом Vmag0323, за яким виявлено 4 алелі, частота більш поширеного алелю 160 п. н. становила $65,8 \pm 8,02$ %, що суттєво більше на $50,1-58,7$ % ($t_{\text{фактичне}}=4,96-6,44$ при $t_{0,05}=2,04-2,06$) порівняно з частотами інших 3 алелів цього локусу, які дорівнювали $7,1-15,7$ % та істотно не відрізнялися між собою. Частота алелю 148 п. н. становила $11,4 \pm 5,37$, при цьому 6 із 35 досліджених сортів (3 українських і 3 іноземних) мали, крім алеля 148 п. н., інші алелі даного локусу (1 сорт – 155 п. н., 2 сорти – 160 п. н., 3 сорти – 165 п. н.).

За локусом Vmag0760 більшого поширення набув алель 110 п. н. ($74,3 \pm 4,34$ %). Інші два алелі цього локусу 105 п. н. та нуль-алель за частотою не відрізнялися ($d=2,9 \pm 7,99$ %) та достовірно поступалися на $62,9$ і $60,0$ % від частоти алелю 110 п. н. ($t_{\text{фактичне}}=9,12$ і $8,17$, відповідно, при $t_{0,05}=2,04$ в обох випадках). Цікаво, що алель 110 п. н. траплявся у сортів і українських, і закордонних оригінаторів, а алель 105 п. н. – тільки у 4 українських сортів (СПІ-НЦНС). Водночас серед українських сортів не виявлено жодного носія нуль-алелю.

За результатами мікросателітного аналізу сортів озимого ячменю за локусом UMB702, у більшості генотипів (29) детектували алель 280 п. н. (рис. 1). Частота трапляння даного алелю становила $82,9 \pm 6,36$ % та суттєво перевищувала таку для нуль-алелю ($t_{\text{фактичне}}=7,32$ при $t_{0,05}=2,03$).

Морозостійкість і її зв'язок з алельними відмінностями сортів

Досліджувані сорти суттєво відрізнялися за рівнем морозостійкості й темпами загартування у процесі штучного проморожування (табл. 2). Зокрема, середня морозостійкість сортів вибірки при загартуванні 15 діб дорівнювала $36,4$ % живих рослин, а морозостійкість окремих сортів варіювала від $12,5$ до $71,7$ %, тобто розмах варіювання становив $52,9$ %. Збільшення тривалості загартування до 30 діб сприяло зростанню як середнього рівня морозостійкості до $81,6$ %, так і рівня морозостійкості всіх сортів до $38,8-81,6$ % і певного зменшення варіювання ознаки до $42,8$ % порівняно з попереднім варіантом досліджу.

Поряд із тим, ранги сортів за морозостійкістю між варіантами 15 і 30 діб загартування значною мірою не збігаються ($r=+0,54$). Темпи загартування у окремих сортах змінювалися від $19,8$ до $98,4$ %. При цьому більші темпи загартування властиві сортам із більш високою морозостійкістю при загартуванні 15 діб ($r=+0,84$). Водночас темпи загартування не пов'язані з морозостійкістю при загартуванні 30 діб ($r=+0,03$).

Порівняння груп сортів носіїв альтернативних алелів певного локусу дало змогу встановити суттєві відмінності між такими за однією або двома ознаками за 4 локусами з 5 поліморфних (табл. 3).

Такі відмінності відмічені за морозостійкістю при загартуванні 15 діб між сортами-носіями різних алелів локусу Vmag0760 і GMS061. При цьому більша морозостійкість властива носіям алелю 110 п. н. локусу Vmag0760 та 145 п. н. локусу GMS061. Тобто вказані алелі сприяють кращій морозостійкості рослин ячменю тільки у перші тижні росту. На відміну від двох попередніх локусів, алельні відмінності за локусом Vmag0223 суттєво

впливають на рівень морозостійкості на обох варіантах проморожування. Поряд із тим, більша морозостійкість при загартуванні 15 діб властива сортам-носіям алелю 160 п. н., а при загартуванні 30 діб – 127 п. н. Загалом ранги 3 кращих генотипів за даним локусом (150, 160, 127 п. н.) змінюються залежно від варіанта проморожування, а 2 інших, слабкіших за морозостійкістю (170 та 180 п.н.), – залишаються стабільними. Такі відмінності відмічені за морозостійкістю при загартуванні 15 діб між сортами-носіями різних алелів локусу *Vmag0760* і *GMS061*.

Таблиця 2

Характеристика сортів ячменю за показниками морозостійкості

Назва сорту	Показники морозостійкості, % ¹			Назва сорту	Показники морозостійкості, %		
	M1	M2	T3		M1	M2	T3
Gerlach	20,3	42,0	48,3	Одеський 170	13,8	42,8	32,2
Scarpia	23,6	70,1	33,7	Одеський 46	23,5	42,8	54,9
Sinderella	48,8	55,3	82,8	Оксамит	33,9	48,2	70,3
Абориген	28,8	64,4	44,7	Платон	33,3	67,8	49,1
Айвенго	37,9	78,9	48,0	Путнік	53,3	73,2	72,8
Академічний	33,3	78,3	42,5	Роман	66,1	67,7	98,4
Дев'ятий Вал	36,2	47,4	76,3	Росава	32,2	80,0	40,2
Державний	30,5	64,7	47,2	Селена Стар	15,5	38,8	40,7
Достойний	44,1	46,2	95,4	Снігова Королева	17,0	42,1	40,4
Еспада	22,6	42,8	52,8	Тігр	40,7	79,6	51,1
Жаворонок	43,9	48,1	91,2	Тимофей	50,9	70,3	72,4
Зимран	22,3	46,2	43,5	Трудівник	12,5	63,1	19,8
Кондрат	37,9	81,6	46,4	Хуторок	61,7	69,4	88,9
Кумач	59,3	67,7	87,6	\bar{x}	36,4	60,8	59,3
Манас	49,2	80,7	60,9	S_x	2,82	2,66	3,80
Метакса	23,6	41,3	57,1	min	12,5	38,8	19,8
Метелиця	71,7	78,5	91,3	max	71,7	81,6	98,4
Михайло	39,0	66,0	59,0	CV, %	43	24	36

Примітки: ¹M1 – морозостійкість при загартуванні 15 діб, M2 – морозостійкість при загартуванні 30 діб, T3 – темпи загартування

Алельні відмінності за локусом *Vmag0323* пов'язані з такими за темпами загартування. Більші темпи загартування властиві сортам-носіям алелю 165 п. н. даного локусу. Сорти з наявністю в генотипі альтернативних алелів 155 або 160 п. н. значно поступалися за даним показником вищезазначеному генотипу в 2,2 і 1,3 рази відповідно.

Алельні відмінності за локусом *UMB702* не були асоційовані з відмінностями із жодної з ознак.

Отже, з використанням ПЛР-аналізу досліджено алельний поліморфізм і розподіл мікросателітних алелів 9 мікросателітних локусів хромосоми 5Н, що розташовані в області ключових генів морозостійкості *Fr-H1* (bin11), *Fr-H2* (bin9-10) і беруть участь у формуванні НТ-стійкості ячменю. За результатами проведених досліджень генетичну варіабельність виявлено за локусами *Vmag 0223*, *Vmag0323*, *Vmag0760*, *GMS061*, *UMB702*. За 4 локусами *GBM1166*, *GBM1227*, *Vmag0113a*, *Vmag812* на даній вибірці сортів поліморфізм не виявлено.

Порівняння результатів аналізу поліморфних мікросателітних локусів і даних оцінки сортів за морозостійкістю показало достовірні асоціації між наявністю алельного поліморфізму за 4 локусами та показником рівня морозостійкості. Такі відмінності

відмічені за локусом Vmag0323 з темпами загартування та за локусами Vmag0760 і GMS061 з морозостійкістю при загартуванні 15 діб. Алейні відмінності за найбільш поліморфним мікросателітним локусом Vmag0223 (PIC=0,77) істотно пов'язані з рівнем морозостійкості сортів при загартуванні як 15, так і 30 діб, і даний мікросателітний маркер може бути рекомендований для негативного добору слабоморозостійких генотипів ячменю.

Таблиця 3

Морозостійкість і темпи загартування різних за алелями мікросателітних локусів груп сортів, % живих рослин

Локус	Ознаки ¹	Алелі, п. н.					F фактичне	F критичне
Vmag0760		н.а	105	110				
	M1	30,9	19,8	39,8		3,47	3,34	
	M2	46,2	53,1	64,0		2,84		
	T3	62,7	37,2	62,6		2,83		
Vmag0323		155	160	165				
	M1	21,5	33,2	47,8		2,97	3,42	
	M2	63,9	58,8	63,7		0,23		
	T3	33,5	56,6	74,7		3,47		
Vmag 0223		127	150	160	170	180		
	M1	42,5	37,9	46,2	26,7	20,5	2,83	2,75
	M2	68,8	67,6	61,1	49,5	42,1	3,77	
	T3	61,8	56,8	78,1	51,5	47,1	1,99	
UMB702		280	н.а.					
	M1	36,8	34,4			0,11	4,18	
	M2	59,5	66,5			1,07		
	T3	60,9	53,0			0,67		
GMS061		135	140	145				
	M1	21,6	38,5	41,6		4,08	3,34	
	M2	50,3	65,1	61,2		2,29		
	T3	43,5	62,1	64,5		2,32		

Примітки:¹ M1 – морозостійкість при загартуванні 15 діб, M2 – морозостійкість при загартуванні 30 діб, T3 – темпи загартування

Локуси 5Н хромосоми, які досліджували, є лише складовою частиною комплексної системи генів, що беруть участь у формуванні стійкості до низьких від'ємних температур, тому для подальшого аналізу й оцінки ефектів алелів на морозостійкість (у тому числі локусу Vmag 0223) необхідно використовувати спеціально створений генетичний матеріал.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Бальвінська М. С., Нагуляк О. І., Файт В. І. Поліморфізм та добір морозостійких генотипів ячменю осіннього строку сівби за ДНК-маркерами хромосоми 5Н // Вісн. ХНАУ. Сер. біол. 2020. № 3 (51). С. 87–97. doi.org/10.35550/vbio2020.03.087.
2. Васильківський С. П., Гудзенко В. М., Кочмарський В. С., Кириленко В. В. Реалізація потенціалу сортів зернових культур – шлях вирішення продовольчої проблеми // Фактори експеримент. еволюції організмів. 2017. Т. 21. С. 47–51. doi.org/10.7124/FEEO.v21.805.
3. Гудзенко В. М., Васильківський С. П. Основні напрями та завдання селекції ячменю озимого у Центральному Лісостепу України // Новітні агротехнології. 2016. № 1. http://plant.gov.ua/uk/2016-1-2.

4. Іващенко О. О., Рудник-Іващенко О. О. Напрями адаптації аграрного виробництва до змін клімату // Вісн. аграр. науки. 2011. № 8. С. 10–12.
5. Лінчевський А. А., Легкун І. Б. Нове ставлення до культури ячменю і селекція в умовах зміни клімату // Вісн. аграр. науки. 2020. № 9. С. 34–42. doi.org/10.31073/agrovisnyk202009-05
6. Сиволап Ю. М., Бальвінська М. С., Захарова О. О. та ін. Молекулярні маркери у розвитку теорії і практики селекції ячменю: наук.-метод. посіб. Одеса: Астропринт, 2014. 86 с.
7. Стельмах А. Ф., Лінчевський А. А., Файт В. І. Физиолого-генетическая регуляция скорости начального развития ячменной осеннего срока сева // Фактори, експеримент. еволюції організмів. 2017. Т. 21. С. 199-204. doi.org/10.7124/FEEO.v21.835/
8. Agarwal M. Shrivastava N., Padh H. Advances in molecular marker techniques and their applications in plant sciences // Plant Cell Rep. 2008. Vol. 27. P. 617–631. doi.org/10.1007/s00299-008-0507-z.
9. Ahres M., Gierczik K., Boldizsár A. et al. Temperature and Light-Quality-Dependent Regulation of Freezing Tolerance in Barley // Plants. 2020. Vol. 9. Iss.1. 83. doi.org/10.3390/plants9010083. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC7020399.
10. Akar T., Francia E., Tondelli A. et al. Marker-assisted characterization of frost tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) // Plant Breed. 2009. Vol. 128. P. 381–386. doi.org/10.1111/j.1439-0523.2008.01553.x
11. Beaubien K. A., Smith K. P. New SSR markers for barley derived from the EST database // BGN. 2006. Vol. 36. P. 30–43. https://wheat.pw.usda.gov/ggpages/bgn/36/Smith.htm
12. Dawson I. K., Russell J., Powell W. et al. Barley: a translational model for adaptation to climate change // New Phytol. 2015. Vol. 206. P. 913–931. doi.org/10.1111/nph.13266.
13. Dempewolf H., Baute G., Anderson J. et al. Past and future use of wild relatives in crop breeding // Crop Sci. 2017. Vol. 57. P. 1070–1082. doi.org/10.2135/cropsci2016.10.0885.
14. Dhillon T., Morohashi K., Stockinger E. J. CBF2A–CBF4B genomic region copy numbers alongside the circadian clock play key regulatory mechanisms driving expression of FR-H2 CBFs // Plant Mol. Biol. 2017. Vol. 94. P. 333–347. doi.org/10.1007/s11103-017-0610-z.
15. Dhillon T., Pearce S. P., Stockinger E. J. et al. Regulation of freezing tolerance and flowering in temperate cereals: the VRN-1 connection // Plant Physiol. 2010. Vol. 153. P. 1846–1858. doi.org/10.1104/pp.110.159079.
16. Fisk S. P., Cuesta-Marcos A., Cistué L. et al. FR-H3: a new QTL to assist in the development of fall-sown barley with superior low temperature tolerance // Theor. Appl. Genet. 2013. Vol. 126. P. 335-347. doi.org/10.1007/s00122-012-1982-8.
17. Guerra D., Morcia C., Badeck F. Extensive allele mining discovers novel genetic diversity in the loci controlling frost tolerance in barley // Theor. Appl. Genet. 2022. Vol. 135. P. 563–569. doi.org/10.1007/s00122-021-03985-x.
18. Hasan N., Choudhary S., Naaz N. et al. Recent advancements in molecular marker-assisted selection and applications in plant breeding programmes // J. Genet. Eng. Biotechnol. 2021. Vol. 19. Iss. 1. P. 128. doi.org/10.1186/s43141-021-00231-1.
19. Rapacz M., Tyrka M., Mikulski W. Associations of PCR markers with freezing tolerance and photo-synthetic acclimation to cold in winter barley // Euphytica. 2010. Vol. 175. P. 293–301. doi.org/10.1007/s10681-010-0127-x.
20. Reinheimer J. L., Barr A. R., Eglinton J. K. QTL mapping of chromosomal regions conferring reproductive frost tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) // Theor. Appl. Genet. 2004. Vol. 109. P. 1267-1274. doi.org/10.1007/s00122-004-1736-3.

21. Rizza F., Karsai I., Morcia C. et al. Association between the allele compositions of major plant developmental genes and frost tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) germplasm of different origin // Mol. Breed. 2016. Vol. 36. P. 156. doi.org/10.1007/s11032-016-0571-y.
22. Rizza F., Pagani D., Gut M. et al. Diversity in the response to low temperature in representative barley genotypes cultivated in Europe // Crop Sci. 2011. Vol. 51. P. 2759-2779. doi.org/10.2135/cropsci2011.01.0005.
23. Rode J., Ahlemeyer J., Friedt W., Ordon F. Identification of marker-trait associations in the German winter barley breeding gene pool (*Hordeum vulgare* L.) // Mol. Breeding. 2012. Vol. 30. P. 831-843. doi.org/10.1007/s11032-011-9667-6.
24. Sharma P., Sharma N., Deswal R. The molecular biology of the low-temperature response in plants // Bioessays. 2005. Vol. 27. P. 1048-1059. doi.org/10.1002/bies.20307.
25. Tondelli A., Francia E., Barabaschi D. et al. Mapping regulatory genes as candidates for cold and drought stress tolerance in barley // Theor. Appl. Genet. 2006. Vol. 112. P. 445-454. doi.org/10.1007/s00122-005-0144-7.
26. Toth B., Francia E., Rizza F. et al. Development of PCR-based markers on chromosome 5H for assisted selection of frost-tolerant genotypes in barley // Mol. Breeding. 2004. Vol. 14. P. 265-273. doi.org/10.1023/B:MOLB.0000047774.01769.e6.
27. Varshney R. K., Marcel T. C., Ramsay L. et al. A high density barley microsatellite consensus map with 775 SSR loci // Theor. Appl. Genet. 2007. Vol. 114. P. 1091-1103. doi.org/10.1007/s00122-007-0503-7.
28. Visioni A., Tondelli A., Francia E. et al. Genome-wide association mapping of frost tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) // BMC Genom. 2013. Vol. 14. P. 424-436. doi.org/10.1186/1471-2164-14-424.
29. Zhang G., Li Ch. Exploration, Identification and Utilization of Barley Germplasm. Zhejiang University Press Co., Ltd., 2016. 288 p. doi.org 10.1016/B978-0-12-802922-0.00008-X.

Стаття надійшла до редакції 26.09.22

доопрацьована 14.11.22

прийнята до друку 15.11.22

MICROSATELLITE LOCI POLYMORPHISM OF BARLEY (*HORDEUM VULGARE* L.) CHROMOSOME 5H AND ASSOCIATION OF ALLELE WITH FROST RESISTANCE

M. Balvinska, S. Gavrylov, V. Fayt

*Plant Breeding and Genetics Institute - National Center
of Seed Science and Varieties Research
3, Ovidiopolska Road, Odesa 65065, Ukraine
e-mail: faygen@ukr.net*

Barley (*Hordeum vulgare* L.) is a crop of great economic importance for many countries of the world, including Ukraine. One of the main reason limiting barley production in different regions of Ukraine is low-temperature stress. Prediction of frost resistance in the development and choice of resistant genotypes is one of the main tasks of the breeding. Applying the tools of molecular genetic analysis involves increasing the efficiency of traditional methods of identification and genotype screening with the necessary traits in a specific climatic area.

The 5H chromosomal loci are a component of a complex system of genes involved in the formation of resistance to low negative temperatures. The polymorphism and allele distribution of nine microsatellite loci in chromosome 5H, which are localisation in the region of the key NT- resistance genes *Fr-H1*, *Fr-H2* and close to these regions in 35 varieties of the autumn barley collection, were studied. Allelic polymorphism with the presence of two (UMB702) to five (Bmag0223) alleles was detected at the loci Bmag0223, Bmag0323, Bmag0760, GMS061 and UMB702. The frost resistance of 31 varieties with different durations of hardening was evaluated and essential differences between them were noted for this feature. According to the results of the analysis of polymorphism of microsatellite loci and data on evaluation of varieties for frost resistance, the connection of allelic differences of four out of five polymorphic loci with the level of frost resistance and hardening rates was revealed. Reliable associations were established between the presence of alleles Bmag0223, Bmag0323, Bmag0760, GMS061 and indicators of the level of frost resistance. Allelic differences at the UMB702 locus were not associated with differences in any of the traits. Alleles of the microsatellite locus Bmag0223 are recommended for negative choice of less frost-resistant barley genotypes at the early plant breeding stages.

Keywords: barley, PCR-analysis, microsatellites, DNA markers, frost resistance

**ВПЛИВ ІОНІВ Cu (II) НА ЛЕГЕНЕВЕ Й ПОВЕРХНЕВЕ ДИХАННЯ
АЛОВИДІВ *PLANORBARIUS CORNEUS* S. L. (MOLLUSCA,
GASTROPODA, PULMONATA) ГІДРОМЕРЕЖІ УКРАЇНИ**

Ю. Бабич¹, Г. Киричук¹, Р. Романюк¹, А. Стадниченко¹, О. Увасва^{2*}

¹Житомирський державний університет імені Івана Франка
вул. Велика Бердичівська, 40, Житомир 10008, Україна
²Державний університет «Житомирська політехніка»
вул. Чуднівська, 103, Житомир 10005, Україна
e-mail: bio-2016@ukr.net

Однією з нагальних проблем сучасної гідроекології є зростання забруднення гідросфери Землі йонами важких металів. Необхідність вирішення її у межах річкової мережі України зумовлена тим, що останнім часом рівень забруднення її прісних поверхневих вод цими поллютантами посилюється. Через це наразі доцільно встановити серед найпоширеніших і найчисленніших м'якунів України видів-індикаторів ступеня забруднення її природних вод йонами Cu (II). Нас зацікавило питання – чи до категорії таких може бути залучена витушка рогова – єдиний у гідромережі північної півкулі Землі представник роду *Planorbarius* Dumeril, 1806.

З цією метою з'ясовано особливості впливу йонів Cu (II) у межах його концентрацій 0,5 ГДК–3 ГДК на показники легеневого та поверхневого дифузного дихання генетичних вікарних аловидів надвидового комплексу *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758) s. l. – «західного» і «східного» гідромережі України. Цим м'якунам притаманний комбінований бімодальний спосіб дихання. За легеневої респірації вони споживають кисень атмосферного повітря, а за поверхневої дифузної – кисень, розчинений у воді, що надходить перкутанно крізь тонкостінні клітинні мембрани їхніх епітеліальних покривів тіла і обширної адаптивної зябри.

Щодо *P. corneus* s. l. Cu (II) – біофільний есенціальний елемент дихальних пігментів цих тварин, проте у високих концентраціях він є смертельно небезпечною для них речовиною, до того ж із високими кумулятивними властивостями. Первинне накопичення її відбувається у гепатопанкреасі м'якунів, а подальший перерозподіл утворених запасів поміж різними їхніми органами і тканинами здійснюється циркуляцією гемолімфи – їхнього рідкого внутрішнього середовища.

Встановлено концентрації йонів Cu (II), за яких у піддослідних м'якунів розвивається патологічний процес – отруєння, представлений п'ятьма фазами – латентною, стимуляцій, депресивною, сублетальною і летальною. У всіх досліджених випадках, як з'ясувалося, значення показників і легеневого, і поверхневого дихання у «східного» аловиду були статистично вірогідно нижчими порівняно з такими у аловиду «західного» ($p \leq 0,05-0,001$), що підтверджує вищу чутливість і нижчу витривалість першого із них до впливу на нього цього отруйного чинника.

Ключові слова: аловиди *P. corneus* s. l., іони Cu (II), легеневе і пряме поверхнєве дихання

Перша чверть XXI ст. в Україні ознаменувалася помітним зростанням антропогенного навантаження на гідросферу та її тваринне населення, що призвело до

зростання забруднення її поверхневих вод різними за походженням і концентраціями технічно-промисловими, сільськогосподарськими та комунально-побутовими скидами і стоками. Із них до найнебезпечніших поллютантів щодо гідробіонтів тваринного походження належать іони важких металів, функцією-мішенню яких у легеневих видів *Gastropoda* є як респіраторний епітелій їхніх справжніх легень [2, 28], так і покривний епітелій їхнього тіла й адаптивної зябри, що слугують їм для поверхневого дифузного дихання.

Одним із найнебезпечніших для м'якунів із цієї групи поллютантів, наявних наразі у прісних водах України, є йони міді – Cu (II). У сьогоднішні це стало не лише регіональною проблемою, вирішення якої є нагально важливим для України, наразі це – проблема глобального масштабу, котра стосується стану життєвого середовища гідробіонтів різних континентів [4, 22, 23, 25, 26, 29, 31]. Адже Cu (II) як есенціальний елемент є неодмінною складовою дихального пігменту всіх Pulmonata, який забезпечує їхню життєздатність. Відомо, що важкі метали, отже, і Cu (II) у тому числі, як мікроелементи, входячи до складу багатьох біологічно важливих центрів, зумовлюють прискорення перебігу основоположних біохімічних процесів, відповідальних за енергетичний обмін у тварин-гідробіонтів [3, 16, 24]. Це підтверджується зростанням активності низки їхніх фізіологічних функцій – фільтраційної [18], дихальної [13], кормової [10, 15], рухової [30], ростової [21].

P. corneus s. l. – широко розповсюджений у гідромережі України черевonoгий молюск. Обсяг надходження і рівень накопичення йонів міді його організмом забезпечують дві визначальні обставини, а саме: по-перше, умови гідрологічного і гідрохімічного режимів місць перебування його особин і, по-друге, фізіологічний і генетичний статус останніх [4, 27]. Про ступінь сприятливості середовища для існування досліджуваних м'якунів судили за рівнем концентрації у ньому Cu (II).

Матеріали та методи

Матеріал – 500 екз. одновікових особин *P. corneus* s. l., зібраних уручну: з них 250 екз. аловиду «західного» з гідромережі Правобережної України – р. Боржава (с. Шаланки Закарпатської обл.: 48°13'25.7"N, 22°50'45.1"E). Збір 02.03.2022 і 250 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 (рис. 1).

Аловидову належність аловидів м'якунів встановлювали згідно з [7, 8, 14] за конхіологічними ознаками обстежуваних особин.

До лабораторії зібраний матеріал транспортували у пластмасових відерцях (5 л), не у воді, а перекладений шарами інтенсивно зволоженої мішковини завтовшки 2,5–4 см. Доставлених у лабораторію тварин негайно піддавали обов'язковій 15-добовій аклімації до умов їхнього лабораторного утримання: ємність акваріумів – 10 л, густина посадки м'якунів – 4 екз./л, температура води – 20–23 °C, рН 7,8–8,6, вміст кисню у воді – 8,2–8,9 мг O₂/дм³. Оновлення середовища – через кожні 2 доби. Годівля м'якунів – сумішшю частухи (*Alisma plantago-aquatica* L.) і водопериці (*Miriophyllum spicatum* L.) – цілодобова й у рівному ваговому співвідношенні обох компонентів корму.

Токсикологічний дослід проведено у повній відповідності до його протоколу, запропонованого В. А. Алексєєвим [1]. Як токсикант використано Cu (II) у складі CuCl₂·2H₂O (ч. д. а.) у концентраціях 0,5 ГДК, ГДК, 2 ГДК, 3 ГДК, зазначених в обчисленні на катіон. Експозиція – 48 год. Значення ГДК, прийняте в Україні щодо Cu (II), – 0,005 мг/дм³. Значення показників легеневого дихання обчислювали за добовою кількістю вдихів, тривалістю і об'ємом кожного з них, встановлюваних застосуванням стандартної методики [5]. Інтенсивність поверхневого дифузного дихання оцінювали, скориставшись непрямим

методом – визначенням тривалості часу, протягом якого піддослідні особини зберігали життєздатність за відсутності у них можливості для легеневого дихання. Останнє досягалося утриманням піддослідних тварин на дні акваріумів у невеличких (10×10×10 см) кубічної форми замкнених ємностях, виготовлених із дрібносітчастої капронової делі та з вмонтованим у їхнє дно тягарцем. М'якуни, будучи позбавлені змоги підійматися по під плівку поверхневого натягу води, вимушено користувалися єдиним можливим для них способом дихання – поверхневим дифузним, споживаючи контактним способом розчинений у воді кисень.

Результати експериментів опрацьовано методами базової варіаційної статистики [6].

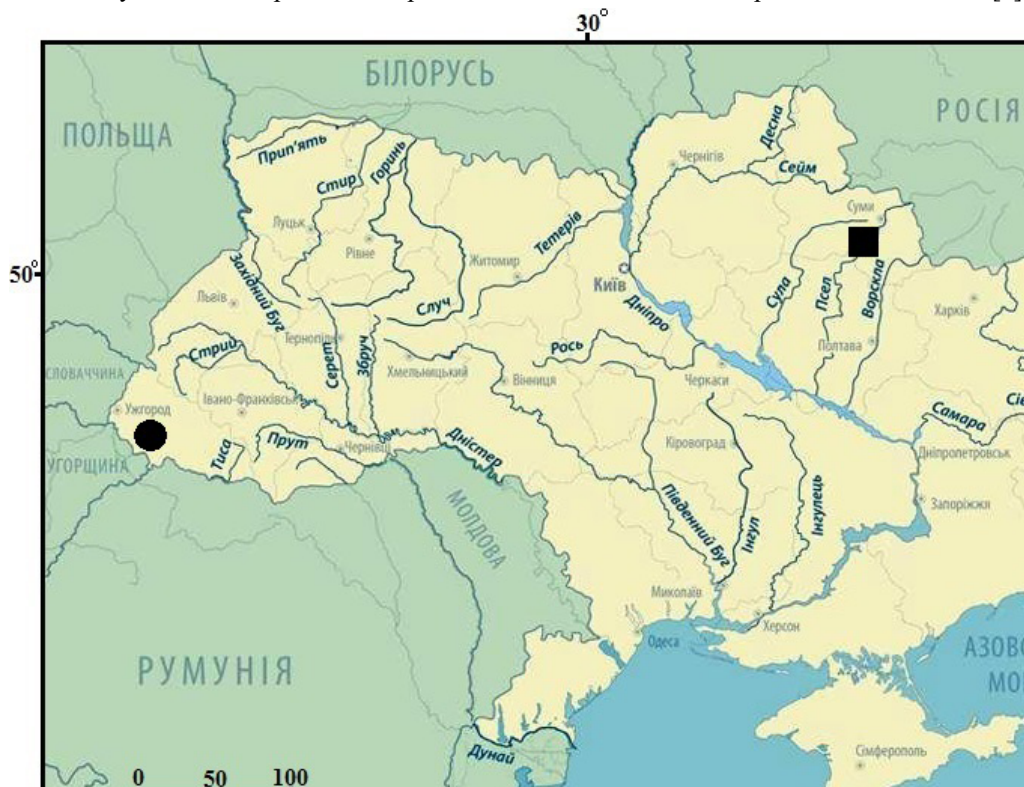


Рис. 1. Місцезнаходження аловидів *P. corneus* s. l.: ■ – «західний» (р. Боржава, с. Шаланки Закарпатської обл.); ● – «східний» (р. Псел, с. Токарі Сумської обл.)

Результати і їхнє обговорення

На початку другої половини ХХ ст. французький природодослідник І. Регондо [28] у результаті скрупульозного з'ясування комплексу питань, пов'язаних із висвітленням морфологічних і фізіологічних особливостей іннервації органів дихання прісноводних Gastropoda, став першим, хто беззаперечно довів, що для дихання цим прісноводним м'якунам слугують їхні справжні легені, а не мантийна порожнина, як вважалося до того. Доказова база цього твердження І. Регондо була визнана безпомилковою, оскільки він переконливо довів, що у процесі ембріогенезу у Pulmonata зачаток їхніх легень сформувався набагато раніше, ніж їхня мантийна порожнина. До того ж І. Регондо з'ясував, що легені цих м'якунів і їхня мантийна порожнина іннервуються від різних гангліїв центральної нервової системи розкидано-вузлового типу: легені – від парієтальних, а мантийна порожнина – від плевральних.

У прадавні часи ці *Gastropoda*, вимушено опинившись в умовах наземного, хоча й досить вогкого середовища, зазнали катастрофічного вимирання їхніх популяцій. Вжити за цих умов вдалося тільки тим нечисленним особинам і їхнім нащадкам, які у процесі подальшої тривалої еволюції надбали справжні легені, а разом із ними – і здатність до бімодальної респірації [17]. Саме це й посприяло зменшенню залежності м'якунів від рівня оксигенації водного середовища. Легенева респірація забезпечила їхнім особинам можливість активного споживання кисню з атмосферного повітря, тоді як за поверхневого дифузного дихання вони могли використовувати виключно кисень, розчинений у воді. Відзначено при цьому, що ефективність киснезабезпечення сучасних витушок як за легеневого, так і за поверхневого способів дихання є майже однаковою [9, 19–21].

Cu (II) – ендогенний токсикант, що надходить в організм *P. corneus* s. l. із водного середовища осмотичним способом перкутанно й у невеликих кількостях – вкупі з їхнім кормом [11, 12, 30].

Усім водним *Gastropoda* притаманна здатність до кумуляції в їхніх тканинах і органах цих токсикантів. Первинне накопичення токсикантів зазвичай відбувається у гепатопанкреасі м'якунів, а далі здійснюється розподіл їх між різними тканинами й органами, що забезпечується пожиттєвою циркуляцією по судинах, лакунах і синусах їхньої гемолімфи – рідкого внутрішнього середовища цих тварин.

Результати дослідження впливу різних концентрацій Cu (II) на показники легеневого і поверхневого дихання аловидів *P. corneus* s. l., а також на їхні швидкі поведінкові та фізіологічні реакції наведено нижче (табл. 1 і 2).

Таблиця 1

Вплив різних концентрацій Cu (II) на легеневе і поверхневе дифузне дихання аловидів *P. corneus* s. l.

Концентрація Cu (II)	n	Легеневе дихання			Тривалість прямого дифузного дихання, год
		Кількість «вдихів» за добу	Тривалість «вдиху», хв	Об'єм «вдиху», (кількість повітряних пухирців)	
		M±m	M±m	M±m	
Аловид «західний»					
0 ГДК	25	16,91±1,21	21,82±1,16	20,73±1,14	48,51±2,19
0,5 ГДК	25	17,60±1,32	22,91±1,27	21,08±1,27	49,19±2,87
ГДК	25	18,46±1,11*	24,89±1,25*	22,81±1,16*	51,18±3,69*
2 ГДК	25	20,79±1,33**	27,04±1,17**	30,12±1,28**	55,54±3,39**
3 ГДК	25	14,28±1,16*	14,89±1,21**	12,40±1,11**	20,05±2,98**
Аловид «східний»					
0 ГДК	25	15,25±1,07	19,81±1,11	17,69±1,17	39,57±2,72
0,5 ГДК	25	15,69±1,18	20,10±1,15	18,07±1,29	40,32±2,58
ГДК	25	16,64±1,15*	22,26±1,18*	20,56±1,23*	42,32±2,18*
2 ГДК	25	18,46±1,24*	25,44±1,15**	27,39±1,19**	47,09±3,61**
3 ГДК	25	9,21±1,29**	11,19±1,21**	9,51±1,15**	17,68±2,09**

Примітка: n – кількість досліджених особин; ГДК – гранично допустима концентрація йонів у воді; M±m – значення індексу і стандартна похибка до нього; * – статистично значуща різниця ($p \leq 0,05$); ** – висока статистично значуща різниця ($p \leq 0,001$)

Наслідки токсикологічного експерименту свідчать, що у межах концентрацій токсиканта ГДК–3 ГДК у *P. corneus* s. l. виникає 5-фазний патологічний процес – отруєння. Перша з його фаз – латентна. Вона була безсимптомною і найтривалішою за її перебігом. Найперші симптоми, що засвідчили піднесення рівня стабільності гомеостазу внутрішнього середовища м'якунів – їхньої гемолімфи, з'явилися у них тоді, коли концентрація Cu (II) в

оточуючому середовищі сягала рівня 2 ГДК, а фізіологічний стан їхніх особин відповідав рівню, притаманному фазі стимуляції. Саме на ній відбулося піднесення рівнів дихальної, кормової, рухової активності м'якунів. Наступну фазу процесу отруєння їх – депресивну – виявлено у тварин, що перебували в середовищі, вміст іонів купруму в котрому становив 3 ГДК, а значення показників фізіологічної активності м'якунів різко знизились ($p \leq 0,001$). Найвагомішими такі зрушення були у аловиду «східного»: кількість вдихів, об'єм і тривалість їх зросли у нього в 1,7 разу, тоді як у аловиду «західного» значення цих показників становили відповідно 1,1, 1,4 і 1,6 разу відповідно ($p \leq 0,05$). Завершальними етапами процесу отруєння стали сублетальна і летальна його фази. Протягом першої з них ішло поступально зростаюче послаблення рівня функціонування організму *P. corneus* s. l. Остання ж із фаз отруєння через розвиток у піддослідних м'якунів задухи, зумовленої швидко прогресуючою у них асфіксією, завершилась 100%-ною летальністю особин.

Таблиця 2

Вплив різних концентрацій Cu (II) на швидкі поведінкові та фізіологічні реакції аловидів *P. corneus* s. l.

Концентрація токсиканта Cu (II)	n	Реакція уникнення, %	Муцифікація, %	Смертність протягом 7 діб, %
		M±m	M±m	M±m
Аловид «західний»				
0 ГДК	25	0	0	0
0,5 ГДК	25	4,06±0,08	8,13±1,01	0
ГДК	25	15,35±2,09**	31,15±6,23**	0,67±0,03
2 ГДК	25	27,43±2,81**	76,72±8,39**	3,97±0,19*
3 ГДК	25	0,39±0,05**	100,00**	8,39±0,24*
Аловид «східний»				
0 ГДК	25	0	0	0
0,5 ГДК	25	6,54±1,01	19,91±2,23	0
ГДК	25	17,21±1,62**	42,03±15,04**	1,34±0,13
2 ГДК	25	32,43±4,15**	82,12±12,13**	9,11±0,05**
3 ГДК	25	0,52±0,43**	100,00**	18,44±1,06**

Примітка: n – кількість досліджених особин; ГДК – гранично допустима концентрація йонів у воді; M±m – значення індексу і стандартна похибка до нього; * – статистично значуща різниця ($p \leq 0,05$); ** – висока статистично значуща різниця ($p \leq 0,001$)

Відзначимо, що з трьох досліджуваних показників легеневого дихання витушок найвідчутніші зміни торкнулися об'єму вдиху, показники якого на момент завершення експозиції їх за ГДК Cu (II) у середовищі зросли у аловидів «західного» і «східного» в 1,1 і 1,2 рази відповідно.

З'ясуванням особливостей дії найвпливовіших щодо дихальної функції витушок чинників, притаманних звичайним для цих м'якунів місцеперебуванням, стверджено, що у обох досліджуваних аловидів *P. corneus* s. l. показники легеневого і поверхневого дифузного дихання, а також пов'язані з ними поведінкові та фізіологічні реакції, що визначають інтенсивність метаболізму особин, отже, і рівень їхньої життєздатності, перебувають у прямій корелятивній залежності.

Порівнянням «західного» і «східного» аловидів з'ясовано, що за усіма даними, отриманими як щодо легеневого, так і щодо поверхневого дифузного дихання, аловид «західний» перевершує аловид «східний», що підтверджується більшою його витривалістю за дії на нього такого високотоксичного чинника як Cu (II). За легеневої респірації у нього статистично вірогідно зростає кількість «вдихів», що здійснюються ним щодобово, а також тривалість і об'єм кожного з них ($p \leq 0,05$ – $0,001$), а за поверхневого дифузного дихання – тривалість життєздатності особин ($p \leq 0,05$ – $0,001$). Дані, представлені у табл. 1 і

2, свідчать про нижчі чутливість і витривалість «східного» аловиду за впливу на нього різними концентраціями йонів купруму в межах діапазону концентрацій Cu (II) у складі 0,5 ГДК–3 ГДК. Це підтверджується вищими значеннями, що оцінюють факти прояву піддослідними особинами їхніх захисних реакцій – поведінкових (уникнення затруєного середовища) ($p \leq 0,001$) і фізіологічних (муцифікація покривного епітелію) ($p \leq 0,001$). Отже, всі отримані цифрові дані щодо аловиду «східного» виявилися нижчими порівняно з такими, встановленими щодо аловиду «західного». Це дає підстави судити про нього як про більш чутливий і менш витривалий об'єкт із двох тих аловидів, яким присвячене це наше дослідження.

Проте і «західний», і «східний» аловиди можуть бути застосовані як індикаторні об'єкти для встановлення як факту, так і попередньої оцінки рівня забруднення водного середовища йонами Cu (II).

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Алексеев В. А. Основные принципы сравнительно-токсикологического эксперимента // Гидробиол. журнал. 1981. Т. 17. № 3. С. 92–100.
2. Бабич Ю. В. Вплив Zn^{2+} водного середовища на добову циклічність дихання аловидів *Planorbarius corneus* s. l. (Mollusca, Gastropoda, Planorbidae) // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. біол. 2022. Т. 82. № 3. С. 28–36.
3. Бабич Ю. В. Екотоксикологічні показники аловидів *Planorbarius corneus* s. lato за дії йонів купруму водного середовища // Водні і наземні екосистеми та збереження їх біорізноманіття. Житомир: Поліський національний університет, 2021. С. 8–10.
4. Бабич Ю., Пінкіна Т. Вплив йонів важких металів на екотоксикологічні показники витушки рогової (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Bulinidae) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2021. Вип. 81. С. 76–83. <https://doi.org/10.30970/vlubs.2021.84.07>
5. Бабич Ю., Стадниченко А., Уваєва О. Вплив йонів Cr (III) на показники дихання аловидів *Planorbarius corneus* s. l. (Mollusca, Gastropoda, Planorbidae) гідромережі України // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2022. Вип. 86. С. 47–57. <https://doi.org/10.30970/vlubs.2022.86.04>
6. Боровиков В. П. Популярное введение в современный анализ данных в системе STATISTICA. М.: Горячая линия – Телеком, 2013. 291 с.
7. Гарбар Д. А. Діагностичне значення конхіологічних ознак молюсків роду *Planorbarius* (Bulinidae, Gastropoda, Pulmonata) // Вісн. ЖДПУ. 2003. № 11. С. 238–240.
8. Гарбар А. В., Гарбар Д. А. Геноеографический подход к систематике моллюсков на примере аллоидового комплекса *Planorbarius corneus* s. l. // Еколого-функціональні та фауністичні дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2006. С. 57–59.
9. Головка М. П., Головка Т. М., Геліх А. О. Дослідження акумуляції важких металів у м'якому тілі прісноводних молюсків роду *Anodonta* // Наук. праці НУХТ, 2018. Т. 24. № 5. С. 32–37. <https://doi.org/10.24263/2225-2924-2018-24-5-6>.
10. Дудник С. В., Євтушенко М. Ю. Водна токсикологія: основні теоретичні положення та їхнє практичне застосування: навч. посіб. К.: Вид-во Укр. фітосоціол. центру, 2013. 297 с.
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. Є. Фізіолого-біохімічні механізми адаптації прісноводних молюсків 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. 1999. Т. 35. № 1. С. 22–42.
14. 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.
15. Пінкіна Т. В., Пінкін А. А. Оцінка впливу іонів важких металів на харчову поведінку молюсків (Gastropoda) // Біологія та екологія. 2019. Т. 5. № 2. С. 83–90.
16. Романенко В. Д. Основы гидроэкологии. К.: Обереги, 2001. 728 с.
17. Стадниченко А. П. Добова циклічність легеневого дихання прісноводних молюсків // Гидробиол. журнал. 2013. Т. 49. № 3. С. 44–50.
18. Стадниченко А. П., Уваєва О. І., Вискушенко А. П. Спряжений вплив цинку і гелмінтної інвазії на трофологічні показники *Lymnaea palustris* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae) // Природничий альманах. Сер. біол. науки. 2020. № 28. С. 85–94. <https://doi.org/10.32999/ksu2524-0838/2020-28-8>
19. Стадниченко А. П., Сластенко 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.
20. Babych Y., Romaniuk R., Stadnychenko A., Uvayeva O. Effect of zinc ions on the lung and cutaneous diffusive respiration of the great ramshorn *Planorbarius corneus* allospecies (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata: Planorbidae) of the Ukrainian river network // Folia Malacol. 2022. Vol. 30. № 3. С. 135–142. <https://doi.org/10.12657/folmal.030.020>
21. Conti M., Cecchetti G. A biomonitoring study: trace metals in algae and molluscs from Tyrrhenian coastal areas // Environmental Research. 2003. Vol. 93. P. 99–112.
22. De Lisi A., Prato E., Biandolino F. et al. Hepatopancreas mitochondria of *Mytilus galloprovincialis*: effect of zinc ions on mitochondrial bioenergetics and metabolism // Turk. J. Biol. 2013. Vol. 37. № 5. P. 565–572. <https://doi.org/10.3906/biy-1301-52>
23. Frias-Espericueta M. G., Voltolina D., Osuna-Lopez, J. I. Acute toxicity of copper, zinc, iron and manganese and of the mixtures copper-zinc and iron-manganese to whiteleg shrimp *Litopenaeus vannamei* postlarvae // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 2003. Vol. 71. P. 68–74 <https://doi.org/10.1007/s00128-003-0132-z>
24. Harbar O., Harbar D., Stadnychenko A., Babych Yu. Ecotoxicological responses of two *Planorbarius corneus* s. lato (Mollusca, Gastropoda) allospecies to exposure of heavy metals // Int. J. Aquat. Biol. 2021. Vol. 9. N 6. P. 423–431. <https://doi.org/10.22034/ijab.v9i6.1356>
25. Jorge R., Lemos D., Moreira G. Effect of zinc and benzene on respiration and excretion of mussel larvae (*Perna perna*) (Linnaeus, 1758) (Mollusca; Bivalvia) // Braz. J. Biol. 2007. Vol. 67. № 1. P. 111–115. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842007000100015>
26. Khayatzadeh J., Abbasi E. 2010. The effects of heavy metals on aquatic animals // Proceeding of 1st International Applied Geological Congress, Department of Geology, Islamic Azad University. Applied Informatics. Mashad Branch (Iran). P. 688–694.
27. 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.
28. 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.
29. Rostern N. T. The Effects of Some Metals in Acidified Waters on Aquatic Organisms. Oceanogr. Fish. Open Access J. 2017. Vol. 4. N 4. P. 1–7. <https://doi.org/10.19080/OFOAJ.2017.04.555645>
30. Uvayeva O. I., Stadnychenko A. P., Babych Yu. V. et al. Influence of some heavy metals to the pulmonary and direct diffusive respiration of the great ramshorn *Planorbarius corneus*

- allospecies (Mollusca: Gastropoda: Planorbidae) from the Ukrainian river system // *Ecologica Montenegrina*. 2022. N 52. P. 57–67. <https://doi.org/10.37828/em.2022.52.9>
31. Wong C. K, Pak A. P. Acute and subchronic toxicity of the heavy metals copper, chromium, nickel and zinc, individually and in mixture, to the freshwater copepod *Mesocyclops pehpeiensis* // *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 2004. Vol. 73. P. 190–196. <https://doi.org/10.1007/s00128-004-0412-2>

Стаття надійшла до редакції 05.10.22

доопрацьована 08.12.22

прийнята до друку 22.12.22

EFFECT OF CU (II) IONS ON LUNG AND DIRECT DIFFUSE RESPIRATION OF THE ALLOSPECIES OF *PLANORBARIUS CORNEUS* S. L. (MOLLUSCA, GASTROPODA, PULMONATA) OF THE HYDROLOGICAL NETWORK OF UKRAINE

Yu. Babych¹, G. Kyrychuk¹, R. Romaniuk¹, A. Stadnychenko¹, O. Uvayeva^{2*}

¹*Zhytomyr Ivan Franko State University
40, Velyka Berdychivska St., Zhytomyr 10008, Ukraine*

²*Zhytomyr Polytechnic State University
103, Chudnovska St., Zhytomyr 10005, Ukraine*

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

One of the urgent problems of modern hydroecology is an increasing pollution of Earth hydrosphere by heavy metal ions. The necessity of this problem's solution within Ukrainian river network is caused by the recent intensification of polluting of its surface waters by these pollutants. That is why the identification the species-indicators for level of pollution by Cu (II) ions in nature water bodies among the most widespread and numerous Ukrainian mollusks is an expedient task. We aimed at question: whether or not the great ramshorn, the only representative of genus *Planorbarius* Dumeril, 1806 in Northern hemisphere, can be assigned to such a category?

For this purpose, we established of the influence of Cu (II) ions within the concentrations of 0.5 MPC to 3 MPC were studied on the indicators of lung and direct surface diffusive respirations of the “western” and “eastern” genetic vicaristic allospecies of great ramshorn *Planorbarius corneus* s. l. in the hydrological river network of Ukraine. These molluscs, like all Pulmonata, have a bimodal respiration pattern. They use their true lungs for atmospheric oxygen breathing and the diffusive (surface) respiration is used for soluble in the water oxygen consumption. The aim of present study was to clarify the features and difference levels of lung and surface diffusive respiration of “western” and “eastern” allospecies under the impact of Cu (II) ions in water environment (MPC: 0,5, 1, 2, 3). It was established that the endurance coefficient for concentrations Cu (II) in water environment appeared lower in “eastern” allospecies to those in “western” allospecies. Under the same concentrations of toxicants used the lethality of “eastern” allospecies was higher than that of “western” allospecies in all cases. The index of lung and direct diffusive respiration in the allospecies of great ramshorn *P. corneus* s. l. under the impact of the Cu (II) ions concentration in water environment demonstrated that “eastern” allospecies tends to regress under the increased environmental pollution more comparing to “western” allospecies ($p \leq 0,05-0,001$).

Keywords: allospecies of *P. corneus* s. l., Cu (II) ions, lung and surface diffusive respiration

ЕКОЛОГО-ФАУНІСТИЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЛУЧНО-СТЕПОВИХ ТАКСОЦЕНІВ КОЛЕМБОЛ СХІДНОГО ПОДІЛЛЯ

О. Гусак¹, І. Капрусь^{*2,3}

¹Львівський національний університет природокористування
вул. Володимира Великого, 1, Львівська обл., Дубляни 80381, Україна

²Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

³Державний природознавчий музей НАН України
вул. Театральна, 18, Львів 79008, Україна

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

Проведено порівняння таксономічної та екологічної структури лучно-степових таксоценів колембол Східного Поділля. На дослідженій території виявлено 77 видів колембол, які належать до 41 роду і 14 родин. На рівні точкового альфа-різноманіття виявлено від 6 до 18 видів колембол, а ценотичного альфа-різноманіття – 40–42 види, що вказує на велику сміність ґрунтового середовища для колембол у цьому типі біоценозів Поділля. Досліджені лучно-степові таксоцени колембол характеризуються середніми показниками щільності населення – від 5,8 до 9,1 тис. ос./м².

З'ясовано, що структура домінування, спектри життєвих форм і біотопних груп досліджених таксоценів мають власну специфіку, обумовлену локальними едафічними умовами. Аналіз екологічної структури показав, що за видовим багатством у лучно-степових таксоценах колембол переважають комплекси ксерорезистентних (47,6–60 % від загального видового багатства) і мезофільних форм (17,5–35,7 %). Досліджені таксоцени мають по шість біотопних груп видів. Переважає біотопна група видів відкритого ландшафту (лучно-степових, лучних і степових), частка якої у складі досліджених таксоценів сягає 52,4–62,5 % видового різноманіття. За показником відносної чисельності на лучно-степові види припадає 44,4–64,8 %.

Особливістю досліджених трав'яних таксоценів є наявність у їхньому складі від 7,1 до 15 % атмосферних видів колембол, які населяють макрофіти й поверхню рихлих підстилок і здійснюють регулярні добові міграції у травостій, на дерева та чагарники, а також близько 5 % кортицикольних видів колембол, які екологічно пов'язані з лишайниками, мохами, корою дерев і кам'яними субстратами. Встановлено, що в усіх трьох лучно-степових фітоценозах Східного Поділля формується спеціалізований тип таксоцену колембол, де понад 40 % чисельності належить лучно-степовим видам, які екологічно пристосовані до ксерофітних трав'яних угруповань.

Ключові слова: Collembola, таксономічний склад, екологічна структура, синекологія, фауна, лучно-степові таксоцени, Поділля

Остепнені луки та лучні степи Поділля є унікальними «острівними біогеоценозами», які збереглися на невеликих за розміром ділянках пагорбів південної експозиції та представляють одночасно два зональних ландшафти: лісостеповий і степовий. Вони є важливими осередками для збереження багатьох видів рослин і тварин українського степу й лісостепу, незважаючи на високий рівень антропогенної трансформації. Саме тому ці угруповання мають важливе наукове значення як еталони живої природи для відтворення природних екосистем Поділля у майбутньому. В умовах інтенсивної антропогенної фрагментації середовища Подільської височини їхнє вивчення і збереження набуває

пріоритетного значення [5, 13]. За сучасною схемою фізико-географічного районування Подільська височина розташована в межах широколистяно-лісової та лісостепової природних зон [7]. Однак лише лісостепова її частина залишається маловивченою і тому пріоритетною для еколого-фауністичних досліджень, зокрема, для досліджень педобіонтів.

Важливим компонентом ґрунтової біоти є представники класу колембол (Collembola), яких часто використовують для зооіндикації стану ґрунтових біосистем [3]. Історія досліджень фауни Collembola Поділля розпочинається ще зі середини XIX ст. Однак лиш у середині XX ст. вивчення колембол були активізовані польським зоологом Я. Стахом, який наводить загалом 48 видів для Західного Поділля. Серед них частина видів описані як нові для науки [цит. за 2]. Перша спроба узагальнити результати багаторічних досліджень фауни колембол Волино-Поділля належить І. Капрусю [2], який для цієї території наводить сумарно 197 видів і описує їхній біотопний розподіл. На сьогодні за даними І. Капруса і Т. Махлинець [5] для лісостепової частини Подільської височини всього відомо 135 видів колембол, і деякі з них були описані останнім часом як нові для науки. Однак, за приблизними оцінками, цю територію може населяти не менш ніж 300 видів колембол.

У Східному Поділлі нами недавно проведено дослідження фауни й екології лише лісових таксоценів колембол (перший етап досліджень) [4]. Саме тому актуальним завданням ґрунтово-зоологічних досліджень залишається вивчення цієї групи тварин у лучно-степових біоценозах Східного Поділля. Метою роботи на другому етапі наших досліджень було описати фауну й особливості екологічної структури таксоценів колембол у ксерофітних трав'яних угрупованнях дослідженого регіону, а також провести порівняльний аналіз отриманих даних із природними таксоценоми колембол широколистяно-лісової частини Подільської височини.

Матеріал і методи

Проведена робота ґрунтується на матеріалі Collembola, який зібраний у травні 2021 і жовтні 2022 років на трьох ділянках ксерофітних трав'яних угруповань Східного Поділля (Одеська та Вінницька області) стандартними методами ґрунтово-зоологічних досліджень [8]. Зокрема, ґрунтові проби відібрано на таких ділянках лучно-степових угруповань: А – остепнена лука союзу *Festucion valesiacaе* поблизу с. Михайлівка Вінницького р-ну Вінницької обл., Б – лучний степ союзу *Festucion valesiacaе* с. Топали Подільського р-ну Одеської обл., В – лучний степ союзу *Festucion valesiacaе*, с. Крикливець Крижопільського р-ну Вінницької обл.

У кожному фітоценозі відібрано по 20 ґрунтових проб (дернина з ґрунтом) об'ємом 800 см³ (10x10 см до глибини 8 см) кожна. Виділення матеріалу відбувалося на термофотоеклекторах Тульгрена. Колемболи визначено за допомогою сучасної мікроскопічної техніки і найновіших ідентифікаційних ключів. Усього зібрано 60 проб ґрунтового субстрату. У результаті проведеної роботи ідентифіковано більш ніж 3,5 тис. особин колембол.

Систему таксонів класу колембол прийнято за інформацією на спеціальному вебсайті [12]. Спектри життєвих форм оцінювали за класифікацією С. Стебаєвої [9]. Біотопні (екологічні) групи колембол виділяли згідно з підходом І. Капруса [3, 4].

Структуру домінування таксоценів колембол визначали за пропозиціями Г. Штокера і А. Бергмана [16]: еудомінанти (31,7–100 % від загальної чисельності таксоцену), домінанти (10,1–31,6 %), субдомінанти (3,2–10,0 %), рецеденти (1,1–3,1 %), субрецеденти (0–1,0 %).

Категорії інвентаризаційного різноманіття прийнято за Р. Віттекером [17] з інтерпретацією І. Капруса [3]. Зокрема, точкове альфа-різноманіття (α_a) оцінювали як середнє видове різноманіття на одну ґрунтову пробу об'ємом 800 см³; ценотичне альфа-різноманіття (α_b) – як видове різноманіття у серії з 20 ґрунтових проб зазначеного розміру, відібраних у певному типі біоценозів (ценотична фауна) [3]. Специалізованість таксоценів колембол було оцінено за критеріями Н. Кузнецової [6]. Параметри різноманіття і статистичне опрацювання матеріалу здійснювали за допомогою програми Past, доступної через мережу інтернет [14]. Для аналізу структури населення колембол використовували стандартизовані синекологічні показники та методи кількісного аналізу [15].

Результати і їхнє обговорення

Видове різноманіття, щільність населення і представленість родин. У результаті проведених досліджень виявлено 77 видів колембол, які належать до 41 роду і 14 родин (табл. 1). Уперше для лісостепової частини Подільської височини було встановлено 11 нових видів, і разом із літературними даними [4, 5] сумарна кількість таксонів колембол для цієї території збільшилася до 157 видів. Деякі з виявлених видів траплялися лише в одному із трьох досліджених трав'яних біоценозів. Зокрема, тільки у фітоценозі А виявлено 10 видів колембол, у Б – 17 і у В – 10 (табл. 1). Причиною цього, найімовірніше, може бути кількість відібраних ґрунтових проб. Як відомо з літератури [2], якщо збільшується кількість ґрунтових проб, видове багатство досліджених таксоценів колембол зростає, досягаючи максимуму на рівні 80–100 проб у конкретному екоотопі. Крім цього, зростає і кількість видів колембол, спільних для різних фітоценозів. Однак специфіку локальних едафічних умов також варто брати до уваги.

В одній ґрунтовій пробі (точкове альфа-різноманіття) в середньому зафіксовано від 6 до 18 видів колембол (у середньому 9,7), а досліджені ценотичні фауни (ценотичне альфа-різноманіття) охоплюють 40–42 види (табл. 2). Встановлені рівні точкового та ценотичного різноманіття колембол у лучно-степових біоценозах дослідженого регіону вказують на велику ємність ґрунтового середовища для цих педобіонтів у цьому типі біоценозів Поділля. Подібні значення точкового та ценотичного різноманіття відмічено нами раніше для лісових біоценозів Східного Поділля [4]. Тобто, як свідчать літературні дані [1, 4, 5], в досліджених лучно-степових фітоценозах зафіксовано майже 28 % зональної лісостепової фауни колембол України та 49 % цієї фауни лісостепу Подільської височини.

З літератури відомо [7], що середня щільність населення колембол лучно-степових біоценозів залежить від сезонної динаміки ключових абіотичних факторів, насамперед від вологості. У спекотний літній період із дефіцитом опадів колемболи перебувають на стадії яйця або мігрують у глибші шари ґрунту. Тому чисельність їх у поверхневому шарі ґрунту в цей період різко зменшується і лише після рясних опадів може відновитися до своєї норми. Згідно з літературними даними [1, 2, 5, 10], найбільшу чисельність таксоценів колембол на території українського лісостепу встановлено в лісових біоценозах із достатніми запасами відмерлої органічної речовини (листяних, заплавлених, окремих варіантах урбанізованих лісів), а найменшу – у відкритих (на полях, міських газонах, у сухих варіантах природних лук та ін.). Саме тому максимума чисельності цієї групи ґрунтових тварин фіксували у різні періоди року, найчастіше у весняні чи осінні місяці. Досліджені лучно-степові таксоцени колембол характеризуються середніми показниками щільності населення, від 5,8 до 9,1 тис. ос./м², що приблизно відповідає рівням чисельності, встановленим у лісових біоценозах [4].

У досліджених варіантах лучно-степових таксоценів колембол Східного Поділля за видовим багатством і відносною чисельністю найчастіше переважає родина Entomobryidae (10–17 видів і 9,5–56,4 % від загального числа особин окремого таксоцену) (табл. 1).

Таблиця 1

Таксономічний склад, відносна чисельність (% від загальної чисельності таксоцену)
та екологічна характеристика таксоценів колембол лучно-степових
угруповань Східного Поділля

Родина, рід, вид	Лучно-степові угруповання			Екологічна характеристика
	А	Б	В	
1	2	3	4	5
HYPOGASTRURIDAE Börner, 1906				
<i>*Hypogastrura crassaegranulata</i> (Stach, 1949)		2,1		Клчс(вп)
<i>Hypogastrura vernalis</i> (Carl, 1901)			1,4	Клчс(вп)
<i>Ceratophysella succinea</i> Gisin, 1949	0,1	5,2		Клчс(вп)
<i>Ceratophysella engadinensis</i> Gisin, 1949				Млс(вп)
<i>Ceratophysella granulata</i> Stach, 1949				Млс(вп)
<i>Ceratophysella silvatica</i> Rusek, 1964				Млс(вп)
<i>Shoettella ununguiculata</i> (Tullberg, 1869)			0,5	Клс(к)
<i>Xenylla maritima</i> Tullberg, 1869		0,7		Клс(к)
<i>Xenylla brevisimilis</i> Stach, 1949			0,2	Клс(к)
<i>*Xenylla mediterranea</i> Gama, 1964	0,3			Кс(к)
<i>*Xenylla andrzej</i> Busmachiu & Weiner, 2008		3,5		Клчс(к)
<i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901		4,9		Млс(гг)
NEANURIDAE Börner, 1901				
<i>Pseudachorutes pratensis</i> Rusek, 1973	1,2	0,3		Млчс(вп)
<i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958		1		Млл(нп)
<i>Micranurida pygmaea</i> Börner, 1901		0,7	0,7	Клчс(пг)
<i>Endonura lusatica</i> (Dunger, 1966)		0,7		Млс(пг)
ONYCHIURIDAE Börner, 1909				
<i>Micraptorura uralica</i> (Khanislamova, 1986)		0,3		Клчс(вг)
<i>Protaphorura armata</i> (Tullberg, 1869)	0,4			Клс(вг)
<i>Protaphorura subarmata</i> (Gisin, 1957)		1,7	1,8	Клс(вг)
<i>Protaphorura gisini</i> Haybach, 1960	2		1,2	Клчс(вг)
<i>Protaphorura campata</i> (Gisin, 1952)		4,5		Млчс(вг)
<i>Protaphorura sakatoi</i> (Yosii, 1966)		4,3	18,5	Клчс(вг)
<i>*Supraptorura furcifera</i> Börner, 1901		2,1		Млс(вг)
<i>Deuteraptorura silvaria</i> (Gisin, 1952)			1,1	Млчс(вг)
TULLBERGIIIDAE Bagnall, 1935				
<i>Doutnacia xerophila</i> Rusek, 1974		12	1,6	Клчс(гг)
<i>Mesaphorura critica</i> Ellis, 1976	7,1	1,7	3,5	Клчс(гг)
<i>Mesaphorura florum</i> Simon et al., 1994		1	0,2	Млс(гг)
<i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek, 1982	0,5	4,2		?К–Млс(гг)
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	0,3	7,6	0,3	?К–Млл(гг)
<i>Metaphorura affinis</i> (Börner, 1902)	0,4		4	Млчс(гг)
ISOTOMIDAE Schäffer, 1896				
<i>Pseudanurophorus octoculatus</i> Martynova, 1971		2,1		Клчс(нп)
<i>Folsomides parvulus</i> Stach, 1922			0,6	Клчс(пг)
<i>Folsomides marchicus</i> (Frenzel, 1941)	0,4			Клчс(нп)
<i>*Folsomides angularis</i> (Axelson, 1905)	0,8			Клчс(нп)
<i>*Folsomides portucalensis</i> Gama, 1961		0,7		Кс(нп)
<i>Isotomodes productus</i> (Axelson, 1906)			0,3	Клчс(гг)
<i>Folsomia fimetaria</i> (Linnaeus, 1758)		0,7		Млс(вг)
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)		1,4		Млс(пг)
<i>Folsomia manolachei</i> Bagnal, 1939	0,4	1,7	0,1	Ес(пг)
<i>Isotoma anglicana</i> Lubbock, (1873)	1,3	1,4	7,6	Клчс(вп)
<i>*Isotoma viridis</i> Bourlet, 1895		5,2		Млч(вп)
<i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg, 1871)		0,3		Млс(вп)
<i>Appendisotoma bisetosa</i> Martynova, 1970		0,7		Клчс(вп)
<i>Hemisotoma thermophila</i> (Axelson, 1900)	1,3		0,4	Клчс(нп)
<i>Hemisotoma orientalis</i> Stach, 1947			1,8	Клчс(вп)

Закінчення табл. 1

1	2	3	4	5
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)	0,3	4,9	0,1	Млл(вг)
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	15	4,2	11,5	Ее(нп)
TOMOCERIDAE Schäffer, 1896				
<i>Tomocerus vulgaris</i> (Tullberg, 1871)	0,3		0,4	Млл(нп)
ENTOMOBRYIDAE Schött, 1891				
<i>Orchesella orientalis</i> Stach, 1960	0,5		0,6	Клчс(а)
* <i>Orchesella taurica</i> Stach, 1960		1,4		Кс(а)
<i>Orchesella multifasciata</i> Scherbakow, 1898	0,5	1	3,5	Клчс(а)
<i>Heteromurus major</i> (Moniez, 1889)	8,4	1	3,7	Клчс(вп)
<i>Entomobrya multifasciata</i> (Tullberg, 1871)	1,9	1,7	0,1	Клчс(вп)
<i>Entomobrya handschini</i> Stach, 1922	0,5		3,2	Кс(вп)
<i>Willowsia nigromaculata</i> (Lubbock, 1873)	0,4			Клс(к)
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	1,7	1,4	0,4	Млч(вп)
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)	2,3	1,4	1,1	Ее(вп)
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)	4,8			Клчс(вп)
<i>Lepidocyrtus curvicollis</i> (Bourlet, 1839)	0,3			Клчс(а)
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i> Usel, 1890	1,3	0,3		Клчс(а)
<i>Pseudosinella alba</i> (Packard, 1873)	7,2	0,3		Клчс(пг)
<i>Pseudosinella horaki</i> Rusek, 1986	1,3	1	0,1	Млс(нп)
<i>Pseudosinella moldavica</i> Gama, Busmachi, 2002	3,5		0,7	К-Млл(пг)
* <i>Pseudosinella simpatica</i> Gama&Busmachi, 2002	1,3			Клчс(пг)
* <i>Pseudosinella imparipunctata</i> Gisin, 1953	0,5			Клчс(пг)
<i>Pseudosinella octopunctata</i> Börner, 1901	20		1,4	Клчс(нп)
PARONELLIDAE Börner, 1913				
<i>Cyphoderus albinus</i> Nicolet, 1842	0,9		0,1	К-Млл(сн)
NEELIDAE Folsom, 1896				
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	0,3	3,5	2,4	Млс(гг)
SMINTHURIDIDAE Börner, 1906				
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	5,2	3,8	21,9	Ее(вп)
KATIANNIDAE Börner, 1913				
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)		1,4	0,3	Ее(вп)
<i>Sminthurinus elegans</i> (Fitch, 1863)	0,8		0,4	К-Млл(вп)
SMINTHURIDAE Lubbock, 1862				
<i>Sminthurus maculatus</i> Tömösvary, 1883			0,3	Клчс(а)
<i>Sminthurus viridis</i> (Linnaeus, 1758)			0,2	?Г-Млч(а)
DICYRTOMIDAE Börner, 1906				
<i>Dicyrtoma fusca</i> (Lubbock, 1873)			0,4	Г-Млл(а)
BOURLETIELLIDAE Börner, 1912				
* <i>Bourletiella arvalis</i> (Fitch, 1863)	0,3			Клчс(а)
1	2	3	4	5
<i>Deuterosminthurus pallipes</i> (Bourlet, 1842)	3,5		1,4	Клчс(а)
Всього 77 видів, 41 рід і 14 родин				

Примітка: Лучно-степові біоценози А, Б, В: їхнє місцезнаходження вказано у розділі «Матеріал і методи». Екологічні групи видів: **видові комплекси** (комплекс видів гігропреферендуму) ксерорезистентних (К), ксеро-мезофільних (К-М), мезофільних (М), гігро-мезофільних (Г-М), еврибіонтних (Е); **видові групи** (біотопні групи) лісових (лс), лучних (лч), лучно-степових (лчс), лісо-лучних (лл), степових (с), евритопних (е); **видові підгрупи (біоморфи)** атмобіонтної (а), кортицикольної (к), синекорморфної (сн), верхньопідстилкової (вп), нижньопідстилкової (нп), підстилково-грунтової (пг), верхньогрунтової (вг), глибокогрунтової (гг) біоморф. ? – вид, залучений умовно до екологічної групи. * – вид, який уперше наведено для Східного Поділля

Друге місце після ентомобріїд за цими показниками посідає родина Isotomidae (7–11; 19,5–23,3 %). Наступними родинami в цьому ряду зменшення представленості видів і особин є Tullbergiidae (4–5; 8,3–26,5 %), Onychiuridae (2–5; 2,4–22,6 %) і Nurogastruridae (2–5; 0,4–16,4 %). Решта родин представлені меншою кількістю видів, але в окремих лучно-степових біоценозах їхня відносна чисельність може лишатися великою. Так, хоч родина

Sminthurididae представлена лише одним видом, але із відносною чисельністю особин 3,8–21,9%. Згідно з літературними даними [5, 10, 11], в меридіональному напрямку європейської лісостепової зони із заходу на схід встановлено зменшення у складі регіональних фаун колембол часток родин гіпогаструрид і ентомобріїд і збільшення оніхіурид. Як свідчать дослідження деяких авторів [1, 4, 5], представленість родин колембол у складі лісових і лучно-степових фаун Поділля також відрізняється. Зокрема, в лісах більша представленість родин Neanuridae, Odontellidae і Tomoceridae, а в лучно-степових – родин із ряду Symphypleopa. Цікаво, що родини першої групи є еволюційно архаїчнішими, ніж родини другої групи, і екологічно більше пов'язані з вологою ліською підстилкою, а представники другої групи мають спеціальні адаптації для життя у трав'яному ярусі цих відкритих екосистем [3].

Структура домінування і якісний склад домінантів. Встановлено, що до складу масових колембол (еудомінантів, домінантів, субдомінантів) досліджених лучно-степових таксоценів Східного Поділля належить 24 види (табл. 1), що на 7 видів більше, ніж виявлено в лісах даного регіону [4]. Разом із літературними даними щодо таксоценів колембол остепнених лук Західного Поділля [3, 5], то таких видів сумарно виявлено 29. Тобто лише 5 домінантних видів колембол, виявлених на остепнених луках Західного Поділля, не належали до складу таксоценів Східного Поділля. Це може свідчити про подібність екологічних умов у даному типі екосистем усієї Подільської височини.

У конкретних лучно-степових таксоценах колембол встановлено від 9 до 13 домінантів разом зі субдомінантами, на частку яких припадає 63,6–77,4 % чисельності досліджених таксоценів (табл. 1). Еудомінантних видів з представленістю понад 31,7 % від загальної чисельності таксоцену не виявлено.

У всіх трьох варіантах остепнених лук одночасно домінували такі два види як *S. pumilis* і *P. notabilis*, у двох варіантах – три види: *P. sakatoi*, *M. critica* і *H. major*. Решта 19 видів є специфічними видами домінантів для окремих із досліджених типів трав'яних угруповань (табл. 1). Це може свідчити про локальну специфіку едафічних умов конкретних лучних біоценозів, до яких чутливі колемболи (це насамперед вологість і температура). Варто підкреслити, що серед домінуючих видів за гідротермічними перевагами є найбільше ксерорезистентних видів відкритого ландшафту (*C. succinea*, *P. sakatoi*, *D. xerophila*, *H. orientalis*, *O. multifasciata* та ін., всього 10 видів) і значно менше представників інших груп: еврибіонтів, політопних лісових, лучних і лучно-степових колембол (табл. 1).

Із літератури відомо, що як для окремих географічних районів Поділля, так і, зокрема, для трав'яних біоценозів одного типу, часто характерні свої специфічні види колембол, що пов'язано не тільки з конкретними екологічними чинниками, але й зі стохастичними причинами, які не завжди можна встановити у процесі досліджень [1, 4, 5].

Індекси різноманіття таксоценів. Досліджені таксоцени колембол дуже подібні за синекологічною структурою. Зокрема, у табл. 2 наведено значення непараметричних індексів різноманіття, які дають можливість поглибити уявлення про структуру населення колембол досліджених таксоценів. Аналіз даних показує, що загальне видове багатство (S) лучно-степових таксоценів колембол дуже подібне. Значення індексів, які поєднують S і кількість особин у кожному таксоцені (I_{Me}, I_{Ma}, I_{Fα}), також є подібними. Однак, як свідчать дані з табл. 1, розподіл чисельності між окремими видами колембол трохи відрізняється. Зокрема, в таксоцені Б є 16 дуже рідкісних видів із відносною чисельністю менше 1 %, а в таксоценах А і В їх є відповідно 21 і 22. Так само різною є кількість масових видів з відносною чисельністю, більшою ніж 3,2 % (А – 9, Б – 13, В – 9). Ці структурні відмінності відображаються у більших значеннях індексів D і H' у таксоцені Б, а також

у показниках вирівняності чисельності видів J і e^H/S . Індекс Бергера–Паркера вказує на більшу концентрацію домінування наймасовішим видом колембол у таксоценах А і В, порівняно з таксоценом Б. Отже, традиційні індекси біорізноманіття добре описують незначні відмінності досліджених таксоценів колембол. Як було зазначено вище, мала відмінність лучно-степових таксоценів колембол дослідженого регіону, ймовірно, пов'язана з подібністю едафічних умов цих ксерофітних трав'яних угруповань.

Таблиця 2

Параметри різноманіття досліджених лучно-степових таксоценів колембол

Показники	Досліджені таксоцени		
	А	Б	В
Щільність, тис. екз./м ²	7,5	5,8	9,1
Точкове альфа-різноманіття	12	7	10
Ценотичне альфа-різноманіття (S)	40	42	41
Індекс Сімпсона (1-D)	0,9	0,9	0,9
Індекс Шеннона (H')	2,9	3,4	2,7
Вирівняність за H' (J)	0,8	0,9	0,7
Вирівняність (e^H/S)	0,4	0,7	0,4
Індекс Бергера–Паркера (d)	0,2	0,12	0,22
Індекс Менхініка (Ime)	4	4,2	4,1
Індекс Маргалєфа (Ima)	8,5	8,9	8,7
Індекс Фішера-альфа (I α)	24,8	27,3	25,9

Примітка: Назви синтаксонів А, Б, В вказано у розділі «Матеріал і методи»

Співвідношення екологічних груп. Класифікацію польових гігропреферентумів колембол у межах лісового поясу Східної Європи запропонувала Н. Кузнецова [6]. Вона виокремила чотири групи видів за їхнім відношенням до вологості середовища: гігрофільні, мезофільні, ксерорезистентні та група без вираженого гігропреферентуму. Ці групи вона додатково поділила на п'ять підгруп, зокрема, мезо-гігрофільних, гігро-мезофільних, власне мезофільних і ін. І. Капрусь [3, 4] запропонував виділені нею групи і підгрупи гігропреферентуму вважати категоріями вищого порядку рівня комплексів біотопних груп. У межах кожного комплексу він запропонував виділяти власне біотопні групи видів (евритопних, лісових, лучних, лісо-лучних, степових, лучно-степових і ін.), а також підгрупи видів, які відповідають основним життєвим формам колембол (атмобіонтної, кортицикольної, верхньопідстилкової, нижньопідстилкової, верхньогрунтової, глибокогрунтової та ін.). Аналіз біотопного розподілу колембол на території західного сектору лісостепу України, проведений І. Капрусем і Т. Махлинець [5], дав цим авторам змогу виділити всього три біотопних комплекси видів (ксерорезистентний, ксеро-мезофільний і мезофільний), чотири біотопні групи видів (лісових, лучних, лучно-степових, лісо-лучних) і вісім підгруп видів (атмобіонтна, кортицикольна, синекоморфна, верхньопідстилкова, нижньопідстилкова, підстилково-грунтова, верхньогрунтова, глибокогрунтова).

На основі проведеного аналізу встановлено (табл. 3), що за видовим багатством у лучно-степових таксоценах колембол переважають комплекси ксерорезистентних (47,6–60 % від загального видового багатства) і мезофільних форм (17,5–35,7 %), що загалом характерно й для таксоценів колембол Подільської височини [4, 5]. Решта 16,7–26,9 % видів належать до комплексів еврибіонтного, ксеро-мезофільного або гігро-мезофільного. Тобто особливістю досліджених таксоценів колембол є значне переважання резистентних до сухості середовища видів.

Таблиця 3

Відносне видове багатство (%) екологічних груп у лучно-степових таксоценах колембол

Екологічна група, біоморфа	Ксерофітні трав'яні угруповання		
	А	Б	В
	Група гігропреферендуму		
Е	10	11,9	12,2
К	60	47,6	53,7
К-М	12,5	4,8	9,8
М	17,5	35,7	19,5
Г-М	–	–	4,9
	Біотопна група		
е	10	11,9	12,2
лчс	55	42,9	48,8
с	5	4,8	2,4
лч	2,5	4,7	4,9
лл	15	7,1	17,7
лс	12,5	28,6	14,6
	Біоморфа		
а	15	7,1	14,6
к	5	4,7	4,9
вп	27,5	31	26,8
нп	17,5	11,9	12,2
пг	12,5	11,9	9,7
вг	7,5	16,7	12,2
гг	12,5	16,7	17,1
сн	2,5	–	2,4

Примітка: Назви синтаксонів А, Б, В вказано у розділі «Матеріал і методи». Повні назви екологічних груп колембол описано в табл. 1. Сірим кольором виділено домінуючі екологічні групи

Лучно-степові таксоцени колембол Східного Поділля мають по шість біотопних груп видів (табл. 3). Їхнє співвідношення у конкретних трав'яних едафотобах має власну специфіку, обумовлену, насамперед, представленістю т. зв. диференціюючих (спеціалізованих для існування у певному типі едафотопу, наприклад, для ксерофітних трав'яних угруповань – лучно-степових видів) та близьких до них за екопреференціями видів (для лучного степу – лучних і степових). Зокрема, в досліджених лучно-степових таксоценах колембол сумарно виявлено 52,4–62,5 % лучно-степових, лучних і степових видів. Серед них частка лучно-степових видів становить 42,9–55 %. За показником відносної чисельності ці біотопні групи видів у лучно-степових едафотобах представлені дуже подібно (сумарно всього 51,8–67,3 %). За показником відносної чисельності лучно-степовим видам належить 44,4–64,8 %.

На основі аналізу отриманих даних про відносну чисельність біотопних груп колембол встановлено, що в усіх трьох лучно-степових фітоценозах Східного Поділля формується спеціалізований таксоцен колембол за класифікацією Н. Кузнецової [6], де понад 40 % чисельності мають лучно-степові види, які екологічно пов'язані з ксерофітними трав'яними угрупованнями. Разом із лучними та степовими колемболами вони утворюють групу спеціалізованих видів до даного типу біоценозів. Відносна чисельність представників даної групи колембол становить у середньому для всіх трьох досліджених таксоценів 58,4 % усіх виявлених особин.

Співвідношення життєвих форм. Аналіз біоморфологічної структури (структури життєвих форм) таксоценів колембол за показниками відносного видового багатства і чисельності показав, що в досліджених трав'яних угрупованнях вона має свої особливості (табл. 1, 3). Зокрема, якщо за відносним видовим багатством у всіх типах досліджених таксоценів колембол переважають представники групи верхньопідстилкової біоморфи,

то за відносною чисельністю ця група утримує домінуючі позиції лише в таксоцені В, поступаючись нижньопідстилковій групі в таксоцені А та верхньогрунтовій – у таксоцені Б.

У більшості лучно-степових едафотопів друге й третє місця за відносним видовим багатством посідають групи глибокогрунтових і нижньопідстилкових колембол. Як видно з табл. 3, в окремих варіантах досліджених біоценозів помітно зростає відносне видове багатство представників інших життєвих форм, зокрема, атмобіонтів (А і В), підстилково-грунтових (А) і верхньогрунтових (Б). Подібна структура спектрів життєвих форм колембол встановлена також в інших лучно-степових і лісових угрупованнях Придніпровської височини [10]. Зокрема, в типчаковому степу та грабово-дубовому лісі найрізноманітнішими за відносним видовим багатством були верхньопідстилкові та нижньогрунтові колемболи.

Варто підкреслити, що в досліджених трав'яних угрупованнях виявлено від 7,1 до 15 % атмобіонтних видів колембол, які населяють макрофіти та поверхню рихлих підстилок і здійснюють регулярні добові міграції у травостій, на дерева і кущі, а також близько 5 % кортицикольних видів колембол, які екологічно пов'язані з лишайниками, мохами, корою дерев і кам'яними субстратами (табл. 3). Представники цих двох біоморф резистентні до сухого середовища, тому можуть знайти відповідні екологічні ніші у ксерофітних трав'яних угрупованнях дослідженого регіону.

На основі проведених досліджень можна зробити висновок, що характерною особливістю лучно-степових таксоценів колембол Подільської височини, зокрема, східної її частини, є їхня подібність за таксономічною й екологічною структурою. Незначні відмінності досліджених таксоценів пов'язані насамперед із видовим складом, щільністю, структурою домінування, а також представленістю екологічних груп і життєвих форм колембол.

Встановлено 77 видів колембол, які належать до 41 роду і 14 родин. Це становить 28 % зональної лісостепової фауни колембол України та 49 % лісостепової фауни Подільської височини. На рівні точкового альфа-різноманіття (грунтова проба) виявлено від 6 до 18 видів колембол (у середньому 9,7), а центичного альфа-різноманіття (центичні фауни) – 40–42 види, що вказує на велику ємність ґрунтового середовища для колембол у цьому типі біоценозів Поділля. Досліджені лучно-степові таксоцени колембол характеризуються середніми показниками щільності населення – від 5,8 до 9,1 тис. ос./м².

Встановлено, що до складу домінантів досліджених таксоценів Східного Поділля входило 24 види колембол. У конкретних їхніх варіантах виявлено від 9 до 13 домінантів разом із субдомінантами, на частку яких припадає 63,6–77,4% чисельності досліджених таксоценів.

Аналіз екологічної структури показав, що за видовим багатством у лучно-степових таксоценах колембол переважають комплекси ксерорезистентних (47,6–60 % від загального видового багатства) і мезофільних форм (17,5–35,7 %). Досліджені таксоцени мають у своєму складі по шість біотопних груп видів. Переважає біотопна група видів відкритого ландшафту (лучно-степових, лучних і степових), частка якої у складі досліджених таксоценів становить 52,4–62,5 % видового різноманіття. За показником відносної чисельності лучно-степовим видам належить 44,4–64,8 %.

Аналіз біоморфологічної структури таксоценів колембол за показниками відносного видового багатства і чисельності показав, що в досліджених трав'яних угрупованнях вона має свої особливості. Зокрема, якщо за відносним видовим багатством у всіх типах досліджених таксоценів колембол переважають представники групи верхньопідстилкової біоморфи, то за відносною чисельністю ця група утримує домінуючі позиції лише в

таксоцені В, поступаючись нижньопідстилковій групі в таксоцені А та верхньогрунтовій у таксоцені Б. Особливістю досліджених таксоценів є наявність у їхньому складі від 7,1 до 15 % атмосферних видів колембол, які населяють макрофіти й поверхню рихлих підстилок і здійснюють регулярні добові міграції у травостій, на дерева та кущі, а також близько 5 % кортицикольних видів колембол, які екологічно пов'язані з лишайниками, мохами, корою дерев і кам'яними субстратами.

Встановлено, що в усіх трьох лучно-степових фітоценозах Східного Поділля формується спеціалізований тип таксоцену колембол, де понад 40 % чисельності мають лучно-степові види, які екологічно пов'язані з ксерофітними трав'яними угрупованнями.

Подяка. Автори висловлюють вдячність завідувачеві відділу Інституту екології Карпат НАН України, к. б. н., с. н. с. О. Кагалу за допомогу у визначенні досліджених ксерофітних трав'яних угруповань Східного Поділля.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Капрусь І. Я.* Ногохвістки (Collembola) лісових і лучно-степових екосистем Медоборів. Охорона біорізноманіття: теоретичні та прикладні аспекти: зб. наук.-техн. праць. Львів: УкрДЛТУ, 2000. № 10. З. С. 283–292.
2. *Капрусь І. Я.* Ногохвістки (Collembola) Вольно-Подолья / Экология и фауна беспозвоночных западного Вольно-Подолья. К.: Наукова думка, 2003. С. 100–172.
3. *Капрусь І. Я.* Хорология різноманіття колембол (філогенетичний, типологічний і фауністичний аспекти): автореф. дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.08. К., 2013. 41 с.
4. *Капрусь І. Я., Гусак О. В.* Особливості таксономічної та екологічної структури лісових таксоценів колембол Східного Поділля // Наук. зап. Держ. природознавч. музею. Львів, 2021. Вип. 37. С. 75–86.
5. *Капрусь І. Я., Махлинець Т. М.* Особливості фауни й населення колембол правобережного сектору лісостепової зони України // Наук. зап. Держ. природознавч. музею. Львів, 2015. Вип. 31. С. 59–72.
6. *Кузнецова Н. А.* Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: ГНО Прометей, 2005. 244 с.
7. *Маринич О. М., Шищенко П. Г.* Фізична географія України: підручник. К.: Знання, КОО, 2006. 511 с.
8. *Методы почвенно-зоологических исследований / под ред. М.С. Гилярова.* М.: Наука, 1975. 280 с.
9. *Стебаева С. К.* Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоолог. журнал. 1970. Т. 44. № 10. С. 1437–1454.
10. *Таращук М. В.* Биотопические фаунокомплексы ногохвосток (Collembola, Entognatha) основных лесостепных ландшафтов. К., 1994. 54 с. Деп. в ВИНТИ 27.07.94, № 1972-В94.
11. *Швеенкова Ю. Б.* Фауна и население коллембол (Hexapoda, Collembola) в зональных биотопах лесостепи Среднего Поволжья // Зоолог. журнал. 2010. Т. 89. № 4. С. 442–458.
12. *Bellinger P. F., Christiansen K. A., Janssens F.* 1996-2013. Checklist of the Collembola of the World [Electronic resource]. <http://www.collembola.org>
13. *Fahrig L.* Effect of habitat fragmentation on biodiversity // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2003. Vol. 34. P. 487–515.
14. *Hammer I., Harper D. A. T., Ryan P. D.* PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis [Electronic resource]. Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. N 1. 9 p. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
15. *Magurran A. E.* Measuring Biological diversity. Blackwell Publishing company, 2004. 256 p.

16. *Stöcker G., Bergmann A.* Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. 1. Modellbildung, Modellrealisierung, Dominanzklassen // Arch. Naturschutz u. Landschaftsforschung. 1977. Vol. 17. N 1. P. 1–26.
17. *Whittaker R. H.* Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. N 21. P. 213–251.

Стаття надійшла до редакції 24.10.22

доопрацьована 28.11.22

прийнята до друку 22.12.22

ECOLOGICAL AND FAUNISTIC CHARACTERISTICS OF MEADOW-STEPPE TAXOCENES OF COLLEMBOLA OF THE EASTERN PODILLYA

O. Husak¹, I. Kaprus^{2,3}

¹*Lviv National University of Nature Management*

1, Volodymyr Velykyi St., Dublany, Lviv District 80381, Ukraine

²*Ivan Franko National University of Lviv*

4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine

³*State Museum of Natural History, NAS of Ukraine*

18, Teatralna St., Lviv 79008, Ukraine

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

A comparative analysis of the taxonomic and ecological structure of meadow-steppe collembolan taxocenoses of Eastern Podillya was carried out. 77 species of Collembola belonging to 41 genera and 14 families were found on the studied territory. From 6 to 18 species of collembola were found at the level of point alpha diversity, and 40–42 species of coenotic alpha diversity, which indicates a large capacity of the soil environment for Collembola in this type of biocenoses of Podillya. The investigated meadow-steppe Collembola taxocenoses are characterized by average population density indicators, from 5.8 to 9.1 thousand spec./m².

It was found that the structure of dominance, spectra of life forms and biotope groups of the studied taxocenoses have their own specificity, due to local edaphic conditions, as well as the degree of anthropogenic transformation. The analysis of the ecological structure showed that, in terms of species richness, complexes of xeroresistant (47.6–60 % of the total species richness) and mesophilic forms (17.5–35.7 %) prevail in meadow-steppe taxocenoses of collembola. The studied taxocenoses include six biotope groups of species. The biotope group of open landscape species (meadow-steppe, meadow and steppe) prevails, the share of which in the composition of the studied taxocenoses is 52.4–62.5 % of the species diversity. According to the indicator of relative abundance, 44.4–64.8% belong to meadow-steppe species.

A feature of the investigated taxocenoses is the presence in their composition of 7.1 to 15 % of atmobiotic collembolan species that inhabit macrophytes and the surface of loose leaf litter and carry out regular daily migrations in the grass, trees and shrubs, as well as about 5 % of corticolous collembolan species, which are ecologically related to lichens, mosses, tree bark and stone substrates. It was established that in all three meadow-steppe phytocenoses of Eastern Podillya, a specialized type of collembolan taxocene is formed, where more than 40 % of the population has meadow-steppe species that are ecologically related to xerophytic grass groups.

Keywords: Collembola, taxonomic composition, ecological structure, synecology, fauna, meadow-steppe taxocenoses, Podillya

**ЗМІНА БІОТИЧНИХ ВЛАСТИВОСТЕЙ ҐРУНТІВ УНАСЛІДОК
СИЛЬВАТИЗАЦІЇ КОЛИШНІХ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ УГІДЬ
(СКОЛІВСЬКІ БЕСКИДИ, УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ)**

О. Леневиц^{1,2}, І. Рибалка³

¹Національний природний парк “Сколівські Бескиди”

вул. Князя Святослава, 3, Сколе 82600, Україна

²Інститут екології Карпат НАН України

вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна

³Харківський національний університет

міського господарства імені О. М. Бекетова

вул. Маршала Бажанова, 17, Харків 61002, Україна

e-mail: OksanaLenevych@gmail.com

У статті розглянуто постагрогенний вплив на біотичні властивості ґрунтів. Для кращого вивчення процесів спонтанної сильватизації в гірському регіоні Сколівських Бескид (ур. Погарці, с. Козьова, Стрийський р-н) обрано 4 ключові ділянки: ліс → пасовище → сіножать → рілля. За результатами проведених досліджень встановлено, що наявність лісової підстилки позитивно впливає на показники мікробіологічної активності. Її активність збігається з межами гумусового Н горизонту. З глибиною мікробіологічна активність зменшується в кілька разів, що обумовлено зміною фізичних, водно-фізичних і фізико-хімічних властивостей ґрунтів. На пасовищах, які зазнали найменшого агрогенного навантаження, зафіксовано зростання та зменшення біотичних властивостей ґрунтів. Передусім це зумовлено зміною середовища. Відсутність лісової підстилки як основного джерела поживних речовин призводить до зниження мікробної біомаси на 30%. Проте зміна рН середовища від сильнокислого до середньокислого збільшує активність каталази у 1,5 рази. Активність цього ферменту на колишніх пасовищах була найвищою та оцінена як «середня». Також зафіксовано збільшення активності уреаз. Однак найвищі її показники виявлено у верхніх горизонтах колишніх і сучасних орних земель. Зростання ферменту уреаз обумовлено наявністю органічних добрив рослинного і тваринного походження. Незважаючи на те, що реакція ґрунтового розчину у верхніх горизонтах розорюваних ґрунтів слабокисла, активність ферменту каталази зменшується у 2–2,5 рази. Зменшення активності каталази зумовлено погіршенням водно-повітряних властивостей ґрунтів через їхнє ущільнення. Зафіксовано також зменшення в кілька разів продукування С-СО₂. Оптимальними показниками характеризується ділянка сіножаті. Попри те, що вона в минулому зазнала значного агрогенного навантаження (рілля → пасовище → сіножать), показники біотичної активності були задовільними. Схожі показники можна виокремити і для ділянки, яку в минулому використовували як пасовище. Це свідчить про те, що природні екосистеми є самовідновними та регульованими. За результатами проведених досліджень біотичних властивостей ґрунтів на колишніх орних землях запропоновано використовувати такі індикатори стану ґрунтового середовища як активність ферменту уреаз, мікробної біомаси та дихання ґрунту. Активність ферменту каталази є додатковим показником для оцінювання стану деградації постагрогенних земель.

Ключові слова: сильватизація, біотична активність ґрунтів, ґрунтовий профіль, орні землі, пасовище, Сколівські Бескиди

Гірські регіони України тривалий час зазнають значного антропогенного впливу, зокрема, зміни цільового призначення земель [6, 21]. Значному та докорінному впливу ліси гірських територій піддавалися в минулому столітті. Попри те, що особливістю гірського регіону є значна розчленованість рельєфу, це не стало перешкодою для збільшення площ сільськогосподарського призначення за рахунок лісових земель. Збільшення площі земель сільськогосподарського призначення зумовило зменшення лісистості майже наполовину. Суттєво змінився породний склад лісів, зокрема, площа ялицево-смереково-букових у поєднанні з ялицево-буково-смерековими зменшилася з 58 221 до 1 391 га, або з 39,6 до 1,0 %; чисто букових і грабово-букових з 22 617 до 7 363 га, або 15,4 до 5,0 %, натомість площа чисто смерекових збільшилась і становила 30 610 га (20,8 %). Більше 25 % (37 388 га) лісових земель трансформувались у сільськогосподарські угіддя [2]. Такий спосіб землекористування значною мірою був спричинений земельними реформами, а саме колективізацією.

«Розкорчовування суцільних масивів ялицево-букових і буково-ялицевих лісів та перетворення їх у лучні і рільні землі спричинило стихійну та безсистемну трансформацію наземного покриву, що призвело до інтенсивної водної ерозії ґрунтів та, як наслідок, трансформацію колишніх лісових земель в один із найбільш zdegradovanih, низькопродуктивних та убогих в економічному відношенні регіонів Карпат» [1].

Останніми роками (починаючи з 1990-х років [22]) на місці лісових угідь, на яких тривалий час практикували підсічно-вогневу та толоко-царинну системи землеробства [7] з метою збільшення земель сільськогосподарського призначення, спостерігається заліснення території [14, 15, 22, 26]. Зняття агрогенного навантаження призводить до зміни фізичних [3, 11], водно-фізичних [3, 23, 27], фізико-хімічних [9, 19] та біотичних [18] властивостей ґрунтів. Аналіз літературних джерел засвідчує, що відновлення колишніх орних земель відбувається неоднаково [1, 17]. На перший погляд, заростання колишніх орних земель відбувається досить швидко й інтенсивно, проте сам процес відновлення є тривалим, що засвідчує добре відома в лісівництві схема зміни порід: спочатку суцільні зарості утворює сіра вільха (верба, осика, береза), і лише пізніше під її зрідженням наметом проявляється бук, ялиця, смерека, явір та ін. [1]. Часовий проміжок відновлення природних екосистем значною мірою залежить від масштабів антропогенного впливу, а саме від деградації ґрунтового покриву. У літературі знаходимо не так багато прикладів, зокрема, за показниками мікробіологічної активності, як відбуваються зміни у ґрунтовому покриві [4, 5, 16]. З огляду на вищесказане, виникла потреба обстежити і вивчити колишні сільськогосподарські землі з метою кращого розуміння процесів спонтанної сільватизації.

Матеріали та методи

Наші дослідження було проведено в липні 2021–2022 рр. в урочищі Погарці населеного пункту с. Козьови (Козівська ТГ, Стрийський р-н, Львівська обл.). Для кращого пізнання процесів спонтанної сільватизації нами було закладено 4 ключові ділянки: ліс → пасовище → сіножать → рілля (рис. 1–2).

Дослідна ділянка № 1 «Смерековий ліс». Рослинний покрив формує ялина (*Picea abies* (L.)) віком понад 100 років, зімкнутість 0,3, d 50 см. Підріст представлений лісотворною породою віком 6–10 років. Підлісок формує ліщина звичайна (*Corylus avellana* (L.)) (розміщення нерівномірне). Чагарничкове вкриття трапляється фрагментарно (до 20 %). Трав'яний покрив представлений ожиною (*Rubus*). Під час обстеження ділянки виявлено повалені дерева з різними стадіями розкладу (I–IV стадія). Характер рельєфу слабохвилястий, Пд експозиція, крутизна схилу до 5°. Висота близько 700 м н. р. м. Ґрунт

бурий гірсько-лісовий. Антропогенного впливу немає. Ґрунтовий розріз представлено на рис. 3.



Рис. 1. Територія дослідження спонтанної сільватизації в урочищі Погарці с. Козьова Стрийського р-ну (2021–2022 рр.)

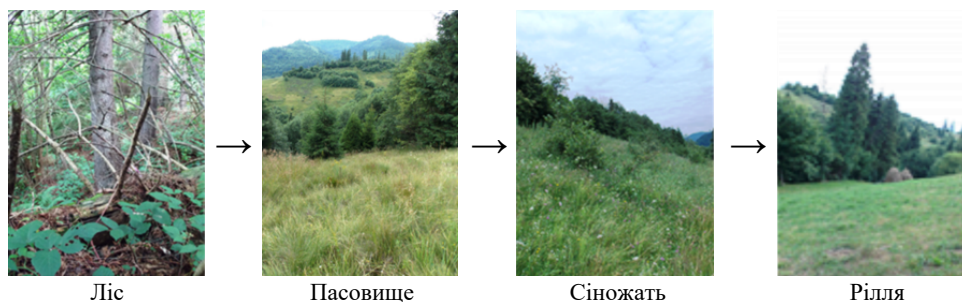


Рис. 2. Вибрані для дослідження ділянки

Дослідна ділянка № 2 «Пасовище». У межах дослідної ділянки ростуть деревостани ялини різного віку (5–40 років). Рослинний покрив формують однорічні та багаторічні рослини. Фіксуються ділянки з моховим вкриттям. Характер рельєфу горбистий (середня частина схилу), Пд експозиція, крутизна схилу до 30–45 °. Висота над рівнем моря 690. Ґрунт за основними характеристиками відповідає бурому гірсько-лісовому. Антропогенний вплив: у минулому (до 2005 р.) дослідну ділянку використовували як пасовище. Ґрунтовий розріз представлено на рис. 4.

Дослідна ділянка № 3 «Сіножать». Представлена рідколіссям і чагарниками, що сформувалися переважно у процесі заростання сіножатей-пасовищ сірою вільхою (*Alnus incana* (L.) Moench.), шипшиною собачою (*Rosa canina* L.), березою (*Betula*) віком близько 10 років. Трав'яний покрив розвинутий добре. Представлений однорічними та багаторічними рослинами: конюшина (*Trifolium*), ромашка (*Matricaria* L.) та ін. Характер рельєфу горбистий (нижня частина схилу), Пд експозиція, крутизна схилу до 15 °. Висота

680 м н. р. м. Ґрунт за основними характеристиками відповідає дерново-буроземному типу. Антропогенний вплив: у минулому розорювали та використовували як колгоспне поле. В основному засівали зерновими культурами, однорічними і багаторічними травами, льоном, саджали картоплю і кормові коренеплоди. Згодом використовували під пасовище. На теперішній час ділянку частково використовують. Ґрунтовий розріз представлено на рис. 5.



Рис. 3. Розріз № 1 «Ліс»

Лісова підстилка сформована переважно хвою смереки, а шишки та гілки становлять незначну частину від запасу підстилки. Під час обстеження добре діагностуються три підгоризнти L, F та H. Підгоризонт L представлений свіжим або слабозкладеним опадом, підгоризонт F ферментативний, у ньому переважають рослинні залишки, в яких збереглася вихідна форма, та H – шар гуміфікації темно-бурого забарвлення, в якому не збереглася вихідна форма рослин. Ґрунт темно-бурий, свіжий, дрібногоріхуватий – зернистий, важкосуглинковий, нещільний, наявні дрібні та великі корені дерев і рослин (d 1 – 3 см), каміння. Перехід до наступного горизонту виділяється за забарвленням і щільністю.

H_0 0–6 см Світло-бурий зі сіруватим відтінком, свіжий, структура зернисто-грудкувата, легкосуглинковий, слабоуцільнений, наявні дрібні та великі корені дерев і рослин, кількість яких по профілю поступово зменшується. Виявлено затіки гумусу. Перехід поступовий за щільністю і забарвленням.

H 6–20 Світло-бурий, свіжий, структура горіхувата, легкосуглинковий, щільний, наявні сизі й іржаві плями, фіксуються плитоподібні уламки пісковика, перехід поступовий.

H_r 20–30 Світло-бурий дрібнозем, свіжий, легкосуглинковий, сильно щільний, фіксуються плитоподібні уламки пісковика.

R_h 30–65 Дернина темно-бурого забарвлення, щільно переплетена корінням багаторічних і однорічних рослин.

p 65–85 Темно-сірий із помітно вираженим бурим відтінком, піщанисто-легкосуглинковий, структура горіхувато-призматична, слабоуцільнений, ґрунт свіжий, перехід поступовий за забарвленням і щільністю.



Рис. 4. Розріз № 2 «Пасовище»

H_0 0–4 см Темно-сірий із помітно вираженим бурим відтінком, піщанисто-легкосуглинковий, структура горіхувато-призматична, слабоуцільнений, ґрунт свіжий, перехід поступовий за забарвленням і щільністю.

H 4–9 Сірий з помітно вираженим буруватим відтінком, піщанисто-легкосуглинковий, горіхувато-призматична, слабоуцільнений, наявні дрібні та великі корені рослин, кількість яких по профілю поступово зменшується, наявні камені (d 3–5 см), ґрунт свіжий, перехід за щільністю, забарвленням та великими каменями.

H_r 9–17 Жовтувато-бурий зі сіруватим відтінком, призматично-горіхувата, легкосуглинковий, уцільнений, наявні камені (d 5–9 см) та великі уламки пісковиків, ґрунт свіжий, перехід за щільністю і забарвленням.

R_h 17–37 Жовто-бурий зі сіруватим відтінком, структура горіхувата, легкосуглинковий, щільний, наявні камені (d 5–9 см) та великі уламки пісковиків, ґрунт свіжий.

p 37–47



Рис. 5. Розріз № 3 «Сіножать»

H ₀ 0–5 см	Дернина сірого забарвлення, щільно переплетена корінням багаторічних і однорічних рослин.
H ₁ 5–15	Темно-сірого забарвлення, структура горіхувато-грудкувата, ґрунт легкосуглинковий, слабо ущільнений, наявні іржаві плями, свіжий, перехід за щільністю і забарвленням.
H ₂ 15–24	Сірого забарвлення, легкосуглинковий, горіхувато-грудкувата, ґрунт свіжий, перехід за забарвленням і щільністю.
H (ор) 24–28	Темно-сірого забарвлення, легкосуглинковий, горіхувато-призматична, свіжий ґрунт, перехід за забарвленням і щільністю.
ph 28–60	Сірувато-палевого забарвлення, легкосуглинковий, горіхувато-призматична, свіжий ґрунт, перехід поступовий за забарвленням і щільністю.
P 60–93	Ґрунт палевого забарвлення, легкосуглинковий, структура горіхувата, свіжий.

Дослідна ділянка № 4 «Рілля». Рослинний покрив розвинутий слабо. Характер рельєфу горбистий (нижня частина схилу), Пд експозиція, крутизна схилу до 15 °. Висота 650 м н. р. м. Ґрунт за основними характеристиками відповідає дерново-буроземному типу. Антропогенний вплив: з 2016 р. розорювали під посіви зернових, зерново-бобових і технічних культур. Останніх два роки не розорювали. Ґрунтовий розріз представлено на рис. 6.



Рис. 6. Розріз № 4 «Рілля»

H ор. 0–20 см	Гумусово-аккумулятивний орний горизонт, світло-жовтий зі сірим відтінком, середньосуглинковий, грудкувато-зерниста структура, сухий, наявні дрібні корінці рослин, червоточини, перехід поступовий за забарвленням і щільністю.
H (ор) 20–37	Слабогумусова ґрунтоутвірна порода, світло-жовтого забарвлення, ґрунт легкосуглинковий, горіхувато-призматична, багато уламків слабкозвітрілого алевроліту.

Мікробіологічну активність проводили за такими показниками: активність ферменту каталази визначали газометрично з 3 % розчином перекису водню в см³ O₂ на 1 г ґрунту за 1 хв; активність уреазі – колориметрично з 3 % розчином сечовини і кількісним визначенням аміаку з реактивом Неслера в мг NH₃ на 1 г ґрунту за 24 год; чисельність і біомасу мікроорганізмів та інтенсивність продукування C–CO₂ визначали за загальноприйнятими методиками. Дослідження на вибраних ділянках проводили у 3–5-кратній повторності.

Результати і їхнє обговорення

Проведені дослідження в умовно-корінних і післялісових екосистемах (пасовище, сіножать, рілля) виявили, що найвищі показники функціонування ґрунтового

мікробоценозу представлені в межах лісових біогеоценозів. Високі показники біомаси мікроорганізмів у бурих гірсько-лісових ґрунтах виявлено у Н та Н_p горизонтах (1525,33 та 1384,37 мкг/г відповідно) (див. таблицю). У горизонтах, що залягають нижче, цей показник знизився майже наполовину, що обумовлено зменшенням поживних речовин у ґрунті [18, 28]. Показники продукування вуглекислого газу також є найбільшими у верхньому горизонті бурих гірсько-лісових ґрунтів. Проте вже на глибині 20–30 см (горизонт Н_p) вони зменшилися більш ніж наполовину. Надалі вниз по профілю показники поступово знижуються [28]. Відносно невисокі показники активності уреаз та каталази виявлено в ялиновому лісі. Тут активність ферменту уреаз становила 7,22 мг NH₄/г, а активність каталази 2,30 см³ O₂/г за хв, що також поступово зменшувалася до материнської породи.

За результатами виконаних досліджень встановлено, що в літній період року ферментативна активність бурого гірсько-лісового ґрунту за шкалою оцінки біогеоценозів Українських Карпат оцінена як «середня». У науковій літературі є дані, що ферментативна активність уреаз та каталази у смереково-ялицево-букових лісах є приблизно на 30–40 % більшою, ніж у смерекових [4]. Такі показники обумовлені меншою кислотністю ґрунтового профілю [5] та пришвидшеними процесами мінералізації органічної речовини через кількісний і видовий склад організмів деструкторів [8].

Незважаючи на те, що у ґрунтовому профілі під пасовищем чітко виділяються горизонти (Н, Н_p, Ph, P), потужність Н горизонту є удвічі меншою, ніж під лісовими біогеоценозами. Зменшення потужності горизонту Н зумовлене відсутністю щорічного надходження до ґрунту і поповнення його запасами поживних речовин через опад і відпад відмерлої фітомаси [1]. Про це також свідчить зменшення показників чисельності й біомаси мікроорганізмів (приблизно на 40 %) і ґрунтове «дихання» (38 %) порівняно з лісовими ділянками. У нижніх горизонтах показники мікробіологічної активності були схожими на показники, що зафіксовані в Р горизонті під лісом. Зменшення кислотності ґрунту у бік до нейтральної сприяє збільшенню активності каталази приблизно у 1,5 рази. Приблизно настільки ж фіксується збільшення активності уреаз. Однак найвищі її показники виявлено у верхніх горизонтах колишніх і сучасних орних земель [16, 24]. Тут активність ферменту уреаз збільшилася майже на 60 % порівняно з лісовою ділянкою. Зростання ферменту уреаз обумовлено наявністю однорічних і багаторічних рослин [4], зокрема, конюшини.

Не виключено, що збільшення показників уреаз обумовлено внесенням органічних добрив [4, 5, 16, 20] рослинного і тваринного походження (надходження до ґрунту органічної речовини у вигляді екскрементів) [4, 8]. Особливо це добре відображено на ділянці сіножаті, що в минулому зазнала значного агрогенного навантаження: рілля → пасовище → сіножать. Найвищі його показники виявлено у горизонті Н_p, який у минулому, після вирощування зернових культур, льону, картоплі, кормових коренеплодів, однорічних і багаторічних трав на сіно, інтенсивно використовували як пасовище. Високі показники активності ферменту уреаз фіксують навіть на глибині 28–60 см. Виявлено також збільшення біомаси мікроорганізмів. Зокрема, у верхньому гумусовому горизонті її показники становили: для горизонту Н₁ – 650,13 мкг/г, а для горизонту Н₂ вони трохи зменшились (на 14 %), а в горизонті Н (ор) знову збільшились до 831,68 мкг/г. Однак слід зазначити, що хоч показники чисельності й біомаси мікроорганізмів на ділянці «Сіножать» фіксували досить високими, проте вони все ж були у 2,3 рази меншими, ніж під лісом. Схожі результати досліджень виявлено і за показниками продукування вуглекислого газу. Попри те, що реакція ґрунтового розчину у верхніх розорюваних горизонтах (у минулому) ґрунтів є слабокисла, активність ферменту каталази зменшується. Ще більше її

зниження зафіксовано на ріллі. Тут активність каталази зменшилась у 2,7 разу порівняно з пасовищем. На нашу думку, зниження ферменту каталази обумовлено переуцільненням верхніх горизонтів під ріллею, оскільки під час оранки відбувається перекидання нижніх горизонтів доверху і навпаки, активізацією ерозійних процесів [12] тощо. Продукування вуглекислого газу на орних землях було незначним і становило $0,05 \text{ мг} \cdot 100\text{г} \cdot \text{год}^{-1}$. Показники чисельності й біомаси мікроорганізмів на цій ділянці також були найменшими з-поміж усіх 4 дослідних ділянок. Схожі результати досліджень знаходимо у праці О. Г. Марискевич та І. М. Шпаківської, де автори зазначають [4, 5], що погіршення водно-повітряних властивостей (передусім аерації ґрунту) і макро- та мікроагрегатного стану (через руйнування структури водостійких агрегатів) ґрунтів унаслідок щорічного переорювання призводить до зменшення показників активності як окисно-відновних (каталази та дегідрогенази), так і гідролітичних ферментів (уреази та протеази) [4, 5].

Показники мікробіологічної активності колишніх сільськогосподарських земель (урочище Погарці, с. Козьова, Стрийський р-н) (2021–2022 рр.), $n=3-5$

№ п/п	Генетичні горизонти мкг/г		Біомаса мікроорганізмів	Продукування вуглекислого газу	Уреаза	Каталаза
			C-CO ₂ , мг 100 г/год	мг NH ₄ /г	см ³ O ₂ /г за хв	
Ліс						
1	Н (6–20)	М min-max	1525,33 1386,67-1681,33	0,53 0,49-0,57	7,22 6,55-7,43	2,30 2,1-2,4
2	Нр (20–30)	М min-max	1384,37 1158,27-1586,67	0,25 0,21-0,29	5,12 4,61-6,28	0,97 0,9-1,2
3	Ph (30–65)	М min-max	707,20 400,0-992,00	0,15 0,11-0,19	4,26 3,43-4,88	0,85 0,8-0,9
4	P (65–85)	М min-max	327,91 142,80-476,0	0,07 0,04-0,08	3,46 2,77-4,04	0,8 0,7-0,8
Пасовище						
5	Н (4–9)	М min-max	880,0 544,0-1056,0	0,33 0,27-0,39	11,05 8,66-15,17	3,53 2,8-3,8
6	Нр (9–17)	М min-max	507,73 269,73-745,73	0,28 0,24-0,32	7,14 5,67-7,73	1,45 1,4-1,5
7	Ph (17–37)	М min-max	414,31 220,27-613,60	0,26 0,24-0,28	8,02 7,66-8,52	1,1 0,8-1,2
8	P (37–55)	М min-max	303,87 282,67-325,07	0,11 0,09-0,14	5,66 5,40-6,46	1,03 0,8-1,2
Сіножать						
9	H ₁ (3–12)	М min-max	650,13 409,87-848,0	0,29 0,27-0,36	17,17 17,00-17,26	3,05 2,80-3,30
10	H ₂ (12–21)	М min-max	562,22 230,0-797,33	0,27 0,22-0,29	20,24 19,84-20,56	2,00 1,8-2,2
11	H (op) (21–25)	М min-max	831,68 406,80-1145,07	0,22 0,17-0,23	14,05 13,30-14,45	1,23 1,0-1,4
12	ph (25–60)	М min-max	392,85 201,07-850,67	0,22 0,19-0,22	14,18 13,49-14,61	1,10 0,9-1,3
13	P (60–93)	М min-max	378,67 272,0-448,0	0,16 0,13-0,18	5,78 5,29-6,10	1,08 0,9-1,2
Рілля						
14	Н op (0–20)	М min-max	593,33 432,73-753,93	0,05 0,04-0,07	17,64 15,71-20,61	1,33 1,3-1,5
15	Н (op) (20–37)	М min-max	368,67 224,67-512,67	0,03 0,02-0,04	12,92 12,81-12,98	0,90 0,8-0,9

За результатами проведених досліджень і огляду наукової літератури встановлено певні зміни на модельних ділянках. За показниками мікробіологічної активності в межах пасовища на теперішній час не виявлено значних змін, однак ми припускаємо, що ця ділянка в минулому могла зазнавати значного навантаження через тривале випасання її коровами. Загальновідомо [16, 25], що інтенсивне випасання впродовж тривалого часу на одній і тій самій території супроводжується деградацією ґрунтового покриву, зокрема, його верхніх горизонтів, зниженням господарської цінності лук, аж до перетворення їх на категорію пустищ. Проте, як засвідчують лабораторні дослідження, зняття агрогенного навантаження (починаючи з 2005 р.) дало змогу відновитись верхньому горизонту. У межах пасовища зафіксовано зростання ферментативної активності й незначне зменшення чисельності й біомаси мікроорганізмів порівняно з лісовими біогеоценозами, що обумовлено зміною загальних властивостей ґрунтів. Заліснення ділянки відбувається через головні лісотвірні породи даного регіону (смереку), що свідчить про те, що ця дослідна ділянка не зазнала значного агрогенного впливу в минулому.

Польові дослідження виявили, що розорювання (перекидання нижніх горизонтів доверху і навпаки) виступає дуже сильним антропогенним фактором, який призводить до практично повного знищення природної рослинності на окультуреній ділянці та до кардинальної зміни основних властивостей ґрунтового покриву, особливо його верхніх горизонтів. Усе це призводить до глибокої трансформації екосистем, проте не є перешкодою для відновлення їх після зменшення чи відсутності агрогенного навантаження. Так, зокрема, в межах ґрунтового профілю під сіножаттю можна простежити динаміку зміни біотичної активності ґрунтів під впливом різних типів землекористування: оранка → пасовище → сіножать. За лабораторними дослідженнями встановлено, що ферментативна активність уреазі є досить високою навіть на глибині 28–60 см. Збільшення цих показників на дослідній ділянці обумовлено зростанням однорічних і багаторічних рослин, зокрема, конюшини. Відновлення цієї ділянки відбуваються за трохи складнішою і тривалішою в часовому проміжку схемою. Спочатку відновлення лісової рослинності відбувається через чагарникову рослинність, зокрема, березу, сіру вільху, і вже трохи пізніше – через головні лісотвірні породи. Це свідчить про те, що природні екосистеми є самовідновними та регульованими [1].

Тривале розорювання ділянки під вирощування технічних і зернових культур характеризується низькою мікробіологічною активністю ґрунту, що обумовлено значно гіршими водно-повітряними властивостями й енергетичними параметрами ґрунту [4, 10, 12]. У межах цієї ділянки задовільними є лише показники ферменту уреазі – її відносно висока активність можлива тільки за умови систематичного внесення у ґрунт органічних добрив рослинного і тваринного походження. У разі зняття на тривалий час агрогенного навантаження (обробітку поля – оранки чи викошування, внесення добрив тощо) рілля поступово заростатиме [13]. Період відновлення значною мірою залежатиме від деградації ґрунтового покриву. Чим сильніше зміниться середовище, тим тривалішим буде процес відновлення.

***Подяки.** Своїм приємним обов'язком вважаємо висловити щирі подяки в аналізі отриманих результатів докторові географічних наук, професору Зіновію Павловичу Паньківу Львівського національного університету імені Івана Франка та директорові Інституту екології Карпат НАН України, доктору біологічних наук, старшому науковому співробітникові Данилику Івану Миколайовичу за надану можливість провести лабораторні дослідження, а також старшому викладачеві Харківського національного*

університету міського господарства імені О. М. Бекетова Вергелесу Юрієві Ігоровичу за переклад тексту.

Висновки

1. За результатами проведених досліджень з'ясовано, що внаслідок зняття агрогенного навантаження в урочищі Погарці, с. Козьова Стрийського р-ну (Сколівські Бескиди) відбувається інтенсивне заліснення колишніх орних земель і пасовищ. Ділянка, яку в минулому використовували як пасовище, поступово відновлюється через головні лісотвірні породи даного регіону – смереку, котра свідчить про те, що ця дослідна ділянка не зазнала значного агрогенного впливу в минулому. Польові та лабораторні дослідження виявили, що розорювання виступає дуже сильним антропогенним фактором, який призводить до практично повного знищення природної рослинності на окультуреній (обробленій) ділянці та до кардинальної зміни властивостей ґрунтового покриву, особливо його верхніх горизонтів. Усе це призводить до глибокої трансформації екосистем, проте не є перешкодою для відновлення після зменшення (відсутності) агрогенного навантаження. На ділянці, що в минулому зазнавала значного агрогенного навантаження оранка → пасовище → сіножать, процеси відновлення лісової рослинності відбуваються спочатку через чагарникову рослинність, сформовану переважно сірою вільхою, трохи рідше осикою та березою, і вже аж потім через головні лісотвірні породи. Це свідчить про те, що природні екосистеми є самовідновними та регульованими. У разі зняття на тривалий час агрогенного навантаження (обробітку поля – оранки чи викошування, внесення добрив тощо) рілля поступово заростатиме чагарниковою рослинністю.
2. Найбільш помітні зміни за показниками мікробіологічної активності ґрунтів виявлено у верхньому горизонті, що обумовлено значною кількістю органічної речовини. З глибиною ґрунтового профілю ці показники зменшуються.
3. Індикаторами стану колишніх орних земель за біотичними властивостями ґрунтів можна виділити: активність ферменту уреазы, біомасу мікроорганізмів, ґрунтове «дихання». Активність ферменту каталази є додатковим показником для оцінки стану деградації постагрогенних земель.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

4. Антропогенні зміни біогеоценологічного покриву в Карпатському регіоні. К.: Наук. думка, 1994. 166 с.
5. Голубець М. А., Гнатів П. С., Крок Б. О. Зміни просторової будови рослинного покриву // Концептуальні засади сталого розвитку гірського регіону. Львів: Поллі, 2007. С. 85.
6. Леневиц О. І. Зміна фізичних та водно-фізичних властивостей ґрунтів внаслідок сільватизації колишніх орних земель (Сколівські Бескиди, Українські Карпати) // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: матеріали IV (XV) Міжнар. наук. конф. молодих учених (Львів, 28 жовтня 2021 р.). Львів, 2021. С. 78–81.
7. Марискевич О. Г., Шпаківська І. М., Пука Є. О. Особливості динаміки фізико-хімічних і біотичних параметрів ґрунтів // Концептуальні засади сталого розвитку гірського регіону. Львів: Поллі, 2007. С. 106–115.
8. П'ятниця М. Л. Ферментативна активність ґрунтів лісових і післялісових екосистем Сколівських Бескидів (Українські Карпати) // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. 2014. Т. 5 (12), № 1. С. 221–228.

9. *Паньків З.* Еволюція землекористування в Україні: монографія. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2012. 188 с.
10. *Примак І. Д., Примак О. І.* Історія розвитку і становлення примітивних систем землеробства в Україні // *Наук. вісн. Ужгород. ун-ту.* 2008. Сер. біол. Вип. 24. С. 221–226.
11. *Чорнобай Ю. М.* Трансформація рослинного фітодетриту в природних екосистемах // Львів: Вид-во ДПМ НАН України, 2000. 352 с.
12. *Шпаківська І. М., Сторожук І. М.* Зміна властивостей ґрунтів у процесі спонтанної сільватизації колишніх орних земель на території Верхньодністровських Бескидів (Українські Карпати) // *Вісн. Львів. ун-ту.* 2017. Сер. геогр. Вип. 51. С. 382–389.
13. *Fu Q., Liu C., Ding N. et al.* Soil microbial communities and enzyme activities in a reclaimed coastal soil chronosequence under rice–barley cropping // *J. Soil Sediments.* 2012. Vol. 12. P. 1134–1144.
14. *Glab T.* Effect of soil compaction and N fertilization on soil pore characteristics and physical quality of sandy loam soil under red clover/grass sward // *Soil Till. Res.* 2014. Vol. 144. P. 8–19.
15. *Hou S., Xin M., Wang L. et al.* The effects of erosion on the microbial populations and enzyme activity in black soil of northeastern China // *Acta Ecol. Sin.* 2014. Vol. 34 (6). P. 295–301.
16. *Jiang J.-P., Xiong Y.-C., Jiang H.-M. et al.* Soil Microbial Activity During Secondary Vegetation Succession in Semiarid Abandoned Lands of Loess Plateau // *Pedosphere.* 2009. Vol. 19 (6). P. 735–747.
17. *Kobler A., Cunder T., Pirnat J.* Modelling spontaneous afforestation in Postojna area, Slovenia // *J. Nat. Conserv.* 2005. 13 (2). P. 127–135.
18. *Kobler A., Kusar G., Hocevar M.* Detection and prediction of spontaneous afforestation using multispectral satellite data and GIS methods // *Zbornik gozdarstva in lesarstva (Slovenia).* 2004. P. 277–308.
19. *Maryshevych O., Shpakivska I.* Wpływ użytkowania pasterskiego na właściwości gleb w Beskidach Skolskich (Українська część Karpat Wschodnich) // *Roczniki Bieszczadzkie* (19). 2011. S. 349–357.
20. *Nóbrega R. L. B., Guzha A. C., Torres G. N. et al.* Effects of conversion of native cerrado vegetation to pasture on soil hydro-physical properties, evapotranspiration on and streamflow on the Amazonian agricultural frontier // *PLoS ONE.* 2017. 12 (6). Електронний ресурс. Режим доступу: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0179414>
21. *Nunan N., Wu K., Young I. M. et al.* In Situ Spatial Patterns of Soil Bacterial Populations, Mapped at Multiple Scales, in an Arable Soil // *Microbiol. Ecol.* 2002. Vol. 44. P. 295–305.
22. *Ozalp M., Erdogan Yuksel E., Yuksek T.* Soil property change after conversion from forest to pasture in mount Sacinka, Artvin, Turkey // *Land Degrad. Dev.* 2016. Vol. 27 (4). P. 1007–1017.
23. *Rieznik S., Havva D., Butenko A. et al.* Biological activity of chernozems typical of different farming practices // *J. Agric. Sci.* 2021. Vol. 32 (2). Електронний ресурс. Режим доступу: <https://dspace.emu.ee/handle/10492/7166>
24. *Rudel K., Perez-Lugo M.* When fields revert to forest: Development and spontaneous reforestation in post-war Puerto Rico // *Prof. Geogr.* 2000. Vol. 52. N. 3. P. 386–397.
25. *Ruskule A., Nikodemus O., Kasparinskis R.* Perception of spontaneous afforestation of abandoned farmland by locals and experts in Latvia. Електронний ресурс. Режим доступу: <https://iale2013.eu>
26. *Saha R., Tomar J. M. S.* Evaluation and selection of multipurpose tree for improving soil hydro-physical behaviour under hilly eco-system of north east India // *Agrof. Syst.* 2007. (69) P. 239–247.

27. Saviozzi A., Levi-Minzi R., Cardelli R. et al. A comparison of soil quality in adjacent cultivated, forest and native grassland soils // *Plant Soil*. 2001. Vol. 233. P. 251–259.
28. Su Y-Z., Zhao H.-L., Zhang T. H. et al. Soil properties following cultivation and non-grazing of a semi-arid sandy grassland in northern China // *Soil Tillage Res.* 2004. Vol. 75 (1). P. 27–36.
29. Torchelsen F., Cadenazzi M., Overbeck G. Do subtropical grasslands recover spontaneously after afforestation? // *J. Plant Ecol.* 2019. Vol. 12 (2). P. 228–234.
30. Yáñez-Díaz M., Cantú-Silva I., González-Rodríguez H. et al. Effects of land use change and seasonal variation in the hydrophysical properties in Vertisols in northeastern Mexico // *Soil Use Manag.* 2022. Vol. 38 (4). Електронний ресурс. Режим доступу: <https://bsssjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/sum.12500>
31. Zhangliu D., Yiding W., Jian H. et al. Consecutive Biochar Application Alters Soil Enzyme Activities in the Winter Wheat–Growing Season // *Soil Sci.* 2014. Vol. 179 (2). P. 75–83.

Стаття надійшла до редакції 30.10.22

доопрацьована 15.11.22

прийнята до друку 17.11.22

CHANGES IN BIOTIC PROPERTIES OF SOILS DUE TO REFORESTATION OF THE FORMER AGRICULTURAL LANDS (SKOLIVSKI BESKYDY, THE UKRAINIAN CARPATHIANS)

O. Lenevych^{1,2}, I. Rybalka³

¹*National Nature Park “Skolivski Beskydy”*

3, Knyaz Svyatoslav St., Skole 82600, Ukraine

²*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine*

4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine.

³*O. M. Beketov National Univeristy of Urban Economy in Kharkiv*

17, Marshal Bazhanov St., Kharkiv 61002, Ukraine

e-mail: OksanaLenevych@gmail.com

The article deals with an impact of the former agriculture land abandonment on biotic properties of soils. In order to better comprehend the processes of spontaneous reforestation (sylvatisation) in a mountain region (the Poharts boundary, Koziouva village, Stryi district, Lviv region) the (Skolivski Beskydy physiographic region, the Ukrainian Carpathians) four study plots were selected representing the successional sequence: forest → pasture → hay meadow → arable lands. The study revealed that indicators of microbiological activity is positively affected by the forest floor presence. A zone of the highest soil biotic activity coincides with the limits of the humus horizon H. Getting deeper into soil profile microbiological activity falls manifold due to changes in physical, hydrophysical and physical-chemical soil properties. In the pasture lands that were least affected by the past agricultural activities, we found both increase and decrease in soil biotic properties. This is foremost caused by the environmental changes. Absence of the forest floor, as a major nutrient source, leads to the 30% decrease in the biomass microorganisms while soil pH shift from a largely to moderately acidic reaction causes 1,5-times higher catalase activity. The latter was the highest in the former pasture lands among all study plots and was assessed as “moderate”. Increase in the urease activity was documented, as well. However its highest values were measured in upper soil horizons of both past and present arable lands. Such

an increase of the urease activity is caused by application of organic fertilizers. Despite slightly acidic reaction of the soil water extract from upper horizons of ploughed-up soils the catalase activity here decreases up to 2–2.5 times. This is caused by deterioration of hydric and aeration properties of soils due to their compaction. We noted manifold decrease in the C-CO₂ production, as well. The most optimal soil parameters were characteristic for the hay meadow plot despite being significantly affected by anthropogenic activities while the succession of ‘arable lands → pasture → hay meadow’ took a path. Similar moderate soil biotic activity was distinguished for the former pasture land plots. This indicates on the self-restoration and self-regulation capacities of natural ecosystems in the region. We concluded that major indicators of soil biotic activity in the past arable lands are the urease activity, microbial biomass, and soil respiration. The catalase activity makes an additional value for soil degradation assessment of the post-agricultural land uses.

Keywords: reforestation, soil biotic activity, soil profile, arable lands, pastures, Sko-livski Beskydy

**ECOTOXICOLOGICAL RESPONSES OF *PLANORBARIUS CORNEUS* S. LATO
ALLOSPECIES (MOLLUSCA, GASTROPODA) FROM UKRAINIAN
RIVER NETWORK TO EXPOSURE OF PESTICIDES**

Yu. Ikonnikova

*Zhytomyr Ivan Franko State University
40, Velyka Berdychivska St., Zhytomyr 10008, Ukraine
e-mail: b_yulia@i.ua*

We studied by the laboratory tests the impact of the most widespread pesticides (insecticide “Actor”, fungicide “Scooter”, herbicide “Titus-C”) in different concentrations (0,001–1000 mg/L) and in water on the main ecotoxicological indexes of genetic vicaristic “western” and “eastern” allospecies of great ramshorn *Planorbarius corneus* s. lato. It was established, the ranges of toxic action of these pollutants (mg/L) are the following: insecticide – < 0.01–1, fungicide – < 0.1–80, herbicide – < 40–1000 for “western” allospecies, and < 0.001–1, < 0.01–10, < 10–1000, respectively, for “eastern” allospecies. By the toxic scale for ramshorns, the studied toxicants belong to low-toxic (herbicide “Titus C”), strongly toxic (fungicide “Scooter”) and highly toxic (insecticide “Actor”), and present the following order: insecticide > fungicide > herbicide. Via monitoring the behavioral features and physiological state of studied molluscs, we established the threshold, sub-lethal, chronic-lethal and acute-lethal concentrations for each of examined pollutants (mg/L). The length of latent period within the intoxication process development differed among allospecies. Under the concentrations 0,001–10 mg/L, this index was higher in “western” than in “eastern” allospecies ($p \leq 0.05$). Adaptation coefficients to three examined pesticides categories in studied molluscs were the highest under insecticide action and the lowest under herbicide action, and were registered earlier in “eastern” allospecies. Along with increasing of toxicants concentrations, the durability coefficients raised in both allospecies, but they appeared higher in “eastern” allospecies than in “western” one ($p \leq 0.05$). The lethal time decreased from lower to higher concentrations of toxicant used, but under the same concentrations it was shorter by 1–2 hours in “eastern” allospecies ($p \leq 0.05$). The absolute values of toxicity indexes were 1.6–10-fold lower for “eastern” than for “western” allospecies ($p \leq 0.05$).

Under the impact of certain concentrations of used toxicants, both allospecies developed irreversible pathological process of intoxication consisting of 5 phases: latent, stimulatory, depressive, sublethal and lethal. Under the impact of equal concentrations in all the experiments, the mortality of “eastern” allospecies was higher than that of “western” one. By a set of signs it was established, that “eastern” allospecies is much more sensitive and less adapted for pesticides impact in water environment than “western” allospecies is, thus it tends to regress under the conditions of enhanced environment pollution by studied toxicants. It can be a consequence of more arid climate in this allospecies’ range on the Left-Bank of Ukraine.

Keywords: “western” and “eastern” allospecies *Planorbarius* (superspecies) *corneus* s. lato, pesticides, ecotoxicological indexes

Pesticides belong to the most widespread among artificially synthesized stable organic pollutants in the waters of Ukrainian river network [20, 28]. They are used in forestry and agriculture, particularly in stockbreeding for pathogens, parasites, pests and undesirable animals/plants defense. The main pollution sources in water ecosystems are melt, rain and ground water flow

from the areas treated by pesticides, and wind blowing during treating of different objects placed close to water bodies. Pesticides are also often applied directly into the water in the fisheries for getting rid of certain hydrobionts. These toxins having gotten into the water bodies are included in local trophic chains and cycles, being accumulated in bottom sediments, macrophytes, fishes, zoo- and phytoplankton [1, 3, 7, 36, 37]. During transfer pesticides from the water to the next trophic chain links, their content increases in dozens and hundreds times [11, 18, 30].

Into the freshwater ecosystems pesticides having gotten interact with their biotic and abiotic components. Abiotic factors may degrade or adsorb these compounds on the sediments or organic substances, while interaction with bionts includes toxins' consumption and accumulation in the organisms, which affects their populations [23, 31]. Animal hydrobionts are affected by these toxicants, and their survival depends on toxins' bioavailability (the ability of toxicants to be consumed), bioconcentration (the level of toxicants accumulation in tissues and organs), biomagnification (accumulation in the trophic chains), and stability in the given environment [26]. The toxic impact of these pollutants has many directions. They cause the changes to water physical-chemical properties, they decrease the amount of phyto- and zooplankton, that negatively influences the fishes forage basis, causing direct damage to ichthyofauna [9, 11, 12, 15, 22, 24, 26, 32, 33].

Pesticides are usually classified according to their target use. Among them, the prominent place belongs to insecticides (for insect defense), fungicides (against fungal pathogens) and herbicides (against weeds). If comparing mentioned categories, insecticides are considered as the most toxic, causing decrease in growth and hard metabolic and reproductive impairments to water insects [4, 35]. Fungicides can accumulate in water environment and concentrate in the objects of molluscs' trophic chains, causing intoxication and death to them. Herbicides having gotten into water ecosystems not only damage algae and hydrophytes, but also discolor the water, making it disgust by taste and odor, degrading its quality [17].

Under the improper use, this possess a considerable danger for long-term survival of ecosystems due to deterioration of ecological interactions between water organisms, causing biodiversity impoverishment [29]. The impact of these pesticides on hydrobionts and water ecosystems has many undesirable side effects, significantly deteriorating the ecological balance in water bodies. To establish their toxicity level for hydrobionts, the biotesting is used, based on quantitative estimations of vital indexes of water animals [10]. As test objects, those animals are usually used, which are highly sensitive to particular compounds impact, and are able to accumulate them along with to adapt to given conditions by their regular physico-biochemical processes in their organisms. Concerning the *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758) sensu lato genetic allospecies, massively inhabiting the Ukrainian river network, the features of response to pesticides often used here were not yet established.

The aim of present study was: to establish the features of impact of three the most widespread pesticides group in Ukraine (insecticides, fungicides, herbicides) in different concentrations on some of the most important ecotoxicological traits of "western" and "eastern" *P. corneus* s. lato allospecies; basing on the obtained results, to estimate the suitability of used molluscs to be the bioindicators in monitoring of state of water ecosystems polluted with pesticides.

Material and Methods

There were studied 1320 exemplars of *P. corneus* s. lato in total, collected in July-August 2021, among which 650 exemplars of "western" allospecies (diameter of shell 25.56 ± 0.24 mm) from Hnyla river (Dniester river basin) in Horodnytsia village vicinity ($49^{\circ}24'37.9''N$ $26^{\circ}01'01.9''E$), and 670 exemplars of "eastern" allospecies (diameter of shell 24.61 ± 0.18 mm) from Psel river (left Dnipro river tributary) in Sumy ($50^{\circ}52'10.9''N$ $34^{\circ}49'05.4''E$) (see Figure).

Molluscs were collected by hands on the depths from 0.25 to 1.2 m, using the common hydrobiological methods for collecting of such water objects [34]. Allospecies were identified by their conchiological traits [13, 14].

Molluscs acclimatization to the aquarium environment was conducted following Khlebovich [19]. Its durations was 14 days with conditions: 10 L volume, 4 ind/L density, 21–22 °C temperature, 7.6–7.9 pH, 7.9–8.3 O₂ mg/L DO, with daily environment renewing. The animals were fed with water flora, taken from the sites of their collection (*Cladophora sp.*, *Myriophyllum spicatum*).

The main ecotoxicological assays were based on the Alekseev protocol [2] in the following conditions: 100 L aquarium volume, 20–23 °C temperature, 7.6–8.2 pH, 7.8–8.5 O₂ mg/L DO. Toxicants used: insecticide “Actor” (Family Garden LLC, Ukraine), fungicide “Scooter” (Family Garden LLC, Ukraine), herbicide “Titus-c” (DUNLOP Ltd, Ukraine), – in concentrations of 0,001–1000 mg/L. The solutions were prepared with aged (2 days) Zhytomyr tap water. Exposition: 48 hours, with daily renewing of toxic environments by freshly prepared. The results of monitoring were registered each 10 and 30 min, and 1, 2, 4, 6, 24, 48 hours.

The indexes of toxicants’ impact on experimental molluscs were obtained via monitoring of individuals’ behavior and their overall state. The attention was paid to the motion activity, feeding activity intensity, the level of deterioration of epithelial body covers, and the level of mucus secretion. The endurance coefficient was calculated by [39] of $EC = E_k / E_n$, where the E_k – time of death of all experimental animals; E_n – time of death of the first experimental animal. Adaptation coefficient was calculated by the formula [25] of $AC = E_e / E_c$, where the E_e – the mean time of all experimental animals’ death, E_c – the mean time of all control group animals’ death.

The results of experiments were analyzed using standard methods of basic variation statistics in software Statistica 6.0 [8].



Map showing the type localities of allospecies *P. corneus* s. lato: black triangle – «western» (Hnyla river, Horodnytsia village, Ternopil region); black diamond – «eastern» (Psel river, Sumy, Sumy region)

Results and Discussion

Pesticides are gotten into the molluscs' organisms mainly via direct percutaneous way: osmotically via body covers [35], and in much less amount from their food [31]. The ability of these toxicants to damage the water organisms depends greatly on their chemical nature, harmfulness level, which is also determined by exposure duration, dose size, and these compounds' stability in the environment [17]. Short-term impact of these pollutants on the water biota may be insignificant, while the prolonged effect may cause more sensible, even irrecoverable damage [6]. Pesticides may cause as direct, as indirect effects to the hydrobionts including molluscs. The direct effects are usually caused by the impact on the course of physiological functions, and the indirect are happened at the level of ecological interactions between species [31]. It is known [26], certain animal species can concentrate some pesticides in their tissues and organs in amounts of dozens times higher than their content in the water. In molluscs, the toxicants used by us concentrated in hepatopancreas due to the ability of these compounds to be accumulated exactly there. Further, they move in the mollusc body by its liquid internal medium (hemolymph), being distributed among different organs and tissues.

Results in the Table 1 show that threshold concentrations of used toxins, and the values of their main toxicological indexes (LC_0 , LC_{50} , LC_{100}) were considerably lower for "eastern" allospecies than for "western" one ($p \leq 0.05$). It was established, the studied allospecies differ from each other by the lethality under the impact of all used pesticides (Table 2). So, under the 0.01 mg/L of insecticide, the 20 % of "eastern" allospecies individuals died by the end of experiment, while the 100 % of "western" allospecies individuals survived under the same conditions.

Table 1

The main toxicological characteristics of *P. corneus* s. lato allospecies under the exposure of pesticides (48 hours)

Indicator, mg/L	«Western» allospecies			«Eastern» allospecies		
	Insecticide	Fungicide	Herbicide	Insecticide	Fungicide	Herbicide
Threshold concentration	0.001	0.01	0.1	0.0001	0.001	0.01
LC_0	0.01	0.1	40	0.001	0.01	10
LC_{50}^0 *	0.5	10	400	0.1	1	250
LC_{100}^0	1	80	1000	1	10	1000

Note: * – set graphically

Table 2

Mortality (%) of *P. corneus* s. lato allospecies under the exposure of three pesticides (48 hours)

Concentration, mg/L	«Western» allospecies			«Eastern» allospecies		
	Insecticide	Fungicide	Herbicide	Insecticide	Fungicide	Herbicide
0,0001	0	0	0	0	0	0
0,001	0	0	0	0	0	0
0,01	0	0	0	20	0	0
0,1	30	0	0	50	20	0
1,0	100	10	0	100	60	0
10	100	50	0	100	100	0
100	100	100	20	100	100	40
1000	100	100	100	100	100	100

For both *P. corneus* s. lato allospecies, we established the limits of concentrations of used toxicants from the subthreshold to maximally lethal, i.e. their toxical impact zone (Table 3). It is important for prognoses of the intoxication course speed in studied molluscs, and for establishing the level of possible reverse in them [11]. By the level of toxicity to both allospecies, the studied

toxicants form the following order: insecticide > fungicide > herbicide; moreover, the absolute values of toxicity indexes were 1.6–10-fold lower for “eastern” than for “western” allospecies.

Table 3

Rating of pesticides concentrations (mg/L) according to the effect on *P. corneus* s. lato allospecies

Pesticide	Subthreshold	Sublethal	Chronic lethal	Acutely lethal
«Western» allospecies				
Insecticide	0.0001 and lower	0.1–0.01	1–0,5	5–2
Fungicide	0.001 and lower	1–0.1	30–5	80–40
Herbicide	0.01 and lower	10–1	80–30	150–100
«Eastern» allospecies				
Insecticide	0.00001 and lower	0.001–0.0001	0.1–0.01	1–0.5
Fungicide	0.0001 and lower	0.01–0.001	1–0.1	10–2
Herbicide	0.001 and lower	1–0.1	50–10	100–60

The latent period duration decreased in both allospecies with the increase of toxicants' doses. The first signs of intoxication from the onset of experiment (motion activity weakening, defensive mucus layer secretion on the cover epithelium) in experimental individuals under the impact of fungicide in concentration of 0.001 mg/L emerged in 26.2 h in “western” allospecies, and in 23.1 h in “eastern” one (Table 4). This indicates the higher sensitivity of “eastern” allospecies to used toxin ($p \leq 0.05$). With increasing of the pesticides concentrations, the signs of intoxication emerged in “eastern” allospecies much earlier than in “western”. So, in both allospecies, they emerged the most quickly in the insecticide solutions, and the most slowly in herbicide solutions.

Table 4

Latent period (hours) of *P. corneus* s. lato allospecies under the exposure of pesticides

Concentration, mg/L	«Western» allospecies			«Eastern» allospecies		
	Insecticide	Fungicide	Herbicide	Insecticide	Fungicide	Herbicide
	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m
0,001	25.40±1.05	26.20±0.85	–	22.30±0.99*	23.10±1.06*	–
0,01	23.10±0.97	25,50±1.04	26.50±1.21	20.20±0.12*	22.40±1.11*	22.10±1.09*
0,1	15.10±1.04	16.20±1.11	18.50±1.07	12.40±0.88*	13.30±1.02*	15.20±1.18*
1,0	3.50±1.07	4.10±1.05	6.30±1.34	3.20±1.04	3.50±0.98	5.10±1.20
10	1.15±0.98	1.50±0.88	2.10±0.79	1.10±1.11	1.30±0.95	3.00±1.16
100	0.20±1.12	0.25±1.01	0.35±0.98	0.20±0.85	0.20±1.05	0.35±1.08
1000	–	–	0.30±0.75	–	–	0.25±1.13

Note: * – statistically significant differences ($p \leq 0.05$) between *P. corneus* s. lato allospecies

The adaptation coefficient shows the level of adaptation of studied allospecies to impact of used pesticides. The values of this index for both allospecies appeared the highest under the insecticide impact, and the lowest under the herbicide impact, and were recorded earlier in “eastern” allospecies (Table 5). So, the “western” allospecies developed adaptation to insecticide in 40 min later than “eastern” allospecies.

Table 5

Adaptation coefficient (hours) of *P. corneus* s. lato allospecies under the exposure of pesticides

Pesticide, mg/L	«Western» allospecies	«Eastern» allospecies
Insecticide	3.50	3.10
Fungicide	2.10	1.35
Herbicide	1.20	1.10

It was established, that the value of endurance coefficient depends directly on the amplitude both physiological status indexes and toxic resistance in studied individuals. Its values for

ramshorns under the impact of pesticides were the less, the less concentration of used toxicant was (Table 6). Under the low concentrations, it often was impossible to determine its value due to mortality lower than 100 % by the end of experiment. It appeared, that “western” allospecies is better adapted to the impact of all used toxicants comparing to the “eastern” allospecies ($p \leq 0.05$).

Table 6

Endurance coefficient (hours) of *P. corneus* s. lato allospecies
under the exposure (48 hours) of pesticides

Concentration, mg/L	«Western» allospecies			«Eastern» allospecies		
	Insecticide	Fungicide	Herbicide	Insecticide	Fungicide	Herbicide
	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m
0,1	1.34±1.04	–	–	2.02±1.06*	–	–
1	1.87±1.12	2.36±1.25	–	2.75±0.98*	2.77±1.16	–
10	2.06±1.24	2.87±1.08	–	2.81±1.07*	3.65±1.11*	–
100	2.84±1.13	3.44±1.03	–	3.68±1.21*	4.41±1.01*	–
1000	–	–	4.31±1.20	–	–	4.88±1.11

Note: * – statistically significant differences ($p \leq 0.05$) between *P. corneus* s. lato allospecies

It was established, that under impact of different concentrations of used pesticides molluscs developed the phased pathological process of intoxication. Under the threshold concentrations, these animals did not demonstrate the changes in ethology and physiology. By the end of experiment, they retained the same state as control group had. Such a response to the toxicant impact is usually considered [38] as a sign of the first and the longest intoxication phase – latent.

Under the sublethal toxicant concentrations, the experimental animals showed viability during the entire study with the first signs of ethological and physiological impairments, consisting of motion activity increasing aimed to avoiding the toxic environment. This is the result of presence of nervous connection between osphradia and columellar muscle and leg muscles complex [27]. Along with this, experimental molluscs experienced the stimulation of their feeding and reproductive activity. All the mentioned defensive reactions are the symptoms of the following intoxication phase – stimulation. It was established, that the “eastern” allospecies demonstrated such a change 1–2 h earlier and under the lower pollutants concentrations than “western” allospecies, with shows its higher sensitivity and lower toxic resistance. Besides, these individuals increasingly secreted the mucus at their epithelium, which decreased the speed and volume of toxicants’ percutaneous getting into their organisms. This is one of defensive physiological reactions. However, over time the defensive mucus layer got thinner due to partial coagulation and exfoliated to the water by pieces, different by size and shape. By the end of insecticide impact experiment, the mucus covered the body surface in only 51 % individuals of “western” allospecies and 65 % of “eastern”; under the herbicide impact these indexes were 42 % and 54 %, respectively.

Under the chronically-lethal concentrations of fungicide, the mortality of “western” allospecies was 38 %, and for the “eastern” it was 46 %. The rest of experimental molluscs were oppressed. The similar situation was observed under the insecticide and herbicide impacts. One of the defensive physiological reactions in experimental animals was their bodies’ swelling due to deterioration of their water balance. This was the way of toxic impact soothing via “soluting” the toxicants affecting them [5, 27].

Under the acute lethal concentrations, the ramshorns immediately tried to leave the toxic environment, emerging to the water surface tension film or creeping out by aquarium walls and placing themselves right over it. The significant portion of molluscs remained at the bottom immovable. Along with it, the reaction of prolapse was recorded in 40 % of “western” and 51 %

of “eastern” allospecies individuals. The rapid body volume increase (1.5–2 times) and decrease of columellar muscle resilience did not allow these animals to pull their bodies into the shells, thus their heads and foots hanged out of shells’ aperture. According to some authors [16, 21], it was apparently the result of kidneys functioning impairment, which was caused by decrease of osmotic concentration of these animals’ excreta. This leads to cellular membranes (pleonasm) destruction, which causes the destruction and death of kidney cells. Such destructions are typical for depressive and sublethal phases of intoxication process. These phases were registered earlier and were more expressed than in “eastern” allospecies than in “western”. By the end of experiment (48 h), the mortality of experimental animals reached 100 %, that corresponds with the end of lethal phase of pathological process. The lethal time was established for each allospecies. Worth noting, along with increasing of concentrations of used toxicants, the lethal time and mean lethal time decreased in allospecies proportionally (Tables 7 and 8). It occurred the most quickly under the insecticide impact, and the latest under that of herbicide. The reversible of intoxication by these pollutants was quite minor in both allospecies. However, the “eastern” allospecies appeared to be much more sensitive to the toxicants impact: its lethal time and mean lethal time were registered 1–2 hour earlier than in “western” allospecies under the increasing concentrations. Under the same concentrations, the mortality of “eastern” allospecies was higher ($p \leq 0.05$). We assume it can be the consequence of their inhabiting the different nature zones: they are much tougher in “eastern” allospecies’ range due to higher climate drought (the middle regions of Left-Bank Ukraine and extreme South of its Steppe zone).

Table 7

Time-to-death (hours) of *P. corneus* s. lato allospecies under the exposure of pesticides

Concentration, mg/L	«Western» allospecies			«Eastern» allospecies		
	Insecticide	Fungicide	Herbicide	Insecticide	Fungicide	Herbicide
	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m
0,01	38.3±1.08	39.2±0.96	–	35.2±1.18*	36.4±1.14*	–
0,1	26.5±1.12	31.4±1.05	–	23.3±1.09*	27.3±1.17*	–
1,0	18.4±1.14	19.6±1.08	–	15.1±0.99*	16.2±1.11*	–
10	8.2±1.25	11.5±1.12	30.4±1.24	7.3±1.04	8.1±1.21*	27.3±1.02*
100	0.3±0.98	0.5±1.04	19.3±1.21	0.2±1.13	0.4±1.06	15.5±0.97*
1000	–	–	2.5±1.12	–	–	1.4±1.07*

Note: * – statistically significant differences ($p \leq 0.05$) between *P. corneus* s. lato allospecies

Table 8

Mean time-to-death (hours) of *P. corneus* s. lato allospecies under the exposure of pesticides

Concentration, mg/L	«Western» allospecies			«Eastern» allospecies		
	Insecticide	Fungicide	Herbicide	Insecticide	Fungicide	Herbicide
	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m
0,1	43.0±1.27	44.0±1.21	–	40.0±1.22*	41.1±1.18*	–
1,0	23.0±1.34	27.1±1.14	–	20.1±1.28*	24.2±1.23*	–
10	14.3±1.18	18.0±1.12	–	11.3±1.21*	15.0±1.16*	–
100	4.5±1.09	5.2±1.31	48.0±1.25	3.1±1.13*	4.0±1.28	44.0±1.25*

Note: * – statistically significant differences ($p \leq 0.05$) between *P. corneus* s. lato allospecies

Thus, the limits of toxic impact zone of insecticide “Actor”, fungicide “Scooter” and herbicide “Titus-c” differ by concentration ranges concerning their impact on *P. corneus* s. lato allospecies: the “eastern” allospecies was damaged under the lower concentrations and earlier in time comparing to “western” allospecies, that shows its lower toxic resistance. Its higher sensitivity and lower endurance is demonstrated by the ecotoxicological indexes: latent period duration, lethal time and mean lethal time values, coefficients of adaptation and endurance. The last two showed that the first signs of irreversible intoxication emerged earlier in “eastern” allospecies

than in “western”, which indicated the higher viability of the last. With the increasing of toxic agents concentrations from threshold to acute lethal, the latent period occurrence fastened for both allospecies, and the lethal time shortened.

The obtained ecotoxicological indexes undoubtedly show the different level of sensitivity of *P. corneus* s. lato allospecies to the different pesticide groups, that were applied to them. This allows recommending both “eastern” and “western” allospecies for their applying as indicator objects in the monitoring of pollution state of water Ukraine ecosystems by used pollutants.

REFERENCES

1. Afanasyev S. A., Grodzinsky M. D. Methodology for assessing environmental risks arising from the impact of pollution sources on water bodies. Kyiv: IB, 2004. 62 p.
2. Alekseev V. A. Fundamental principles of comparative toxicological experiments // Hydrobiol. J. 1981. Vol. 17. N 3. P. 92–100.
3. Alencar B. T. B., Ribeiro V. H. V., Cabral C. M. et al. Use of macrophytes to reduce the contamination of water resources by pesticides // Ecol. Indic. 2020. Vol. 109. P. 105785. doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105785.
4. Ayad M. A., Fdil M. A., Mouabad A. Effects of cypermethrin (pyrethroid insecticide) on the valve activity behavior, byssal thread formation, and survival in air of the marine mussel *Mytilus galloprovincialis* // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2011. Vol. 60. P. 462–470.
5. Babych Yu., Pinkina T. Influence of heavy metal ions on ecotoxicological indicators of *Planorbarius corneus* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Bulinidae) // Visn. Lviv Univ. Ser. Biol. 2021. Vol. 84. P. 76–83. doi.org/10.30970/vlubs.2021.84.07.
6. Barone S., Das K. P., Lassiter T. L., White L. D. Vulnerable process of nervous system development. A review of markers and methods // NeuroToxicology. 2000. Vol. 21. P. 15–36.
7. Batyan A. N., Frumin, G. T., Bazylev V. N. Fundamentals of General and Environmental Toxicology. St. Petersburg: Spets-Lit, 2009. 352 p.
8. Borovikov V. P. A popular introduction to modern data analysis in the STATISTICA system. M.: Hotline–Telecom, 2013. 291 p.
9. DeLorenzo M. E., Scott G. I., Ross P. E. Toxicity of pesticides to aquatic microorganisms: a review // Environ. Toxicol. Chem. 2001. Vol. 20. P. 84–98.
10. Didukh Ya. P. Basics of bioindication. Kyiv: Naukova Dumka, 2012. 360 p.
11. Dudnyk S. V., Yevtushenko M. Yu. Aquatic toxicology: basic theoretical principles and their practical application. Kyiv: Publishing House of the Ukrainian Phytosociological Center, 2013. 297 p.
12. Ewere E. E., Reichelt-Brushet A., Benkendorff K. Impacts of Neonicotinoids on Molluscs: What We Know and What We Need to Know // Toxics. 2021. Vol. 9. N 2. P. 1–29. doi.org/10.3390/toxics9020021
13. Garbar D. A. Conchiological features of *Planorbarius corneus* s. lato (Gastropoda, Pulmonata) of Ukraine fauna // Scien. Bull. of Uzhhorod Univ. 2009. Vol. 26. P. 56–61.
14. Garbar A. V., Garbar D. A. Genogeographical approach to the taxonomy of molluscs on the example of the allospecies complex of *Planorbarius corneus* s. l. // Ecological-physiological and faunal aspects of malacological research the role of molluscs in bioindication of the state of the environment. 2006. N 2. P. 57–59.
15. Giriy V. A., Kolisnyk I. A., Kosovets O. O., Kuznetsova T. O. A dynamics over of quality of surface-water of Ukraine at the beginning of XXI century // Hydrology, hydrochemistry and hydroecology. 2011. Vol. 4. N 25. P. 129–136.

16. Harbar O., Harbar D., Stadnychenko A., Babych Yu. Ecotoxicological responses of two *Planorbium corneum* s. lato (Mollusca, Gastropoda) allospecies to exposure of heavy metals // Int. J. Aquat. Biol. 2021. Vol. 9. P. 423–431. doi.org/10.22034/ijab.v9i6.1356
17. Helfrich L. A. Pesticides and Aquatic Animals: A Guide to Reducing Impacts on Aquatic Systems. Virginia: Virginia Department of Game and Inland Fisheries, Blacksburg, 2009. 24 p.
18. Jabali Y., Millet M., El-Hoz M. Spatio-temporal distribution and ecological risk assessment of pesticides in the water resources of Abou Ali River, Northern Lebanon // Environ. Sci. Pollut. Res. 2020. Vol. 27. P. 17997–18012. doi.org/10.1007/s11356-020-08089-5.
19. Khlebovich V. V. Acclimation of animals. Leningrad: Nauka, 1981. 136 p.
20. Kolesnyk N. L. Toxic effect of pesticides on the biota of fresh water bodies of Ukraine // Fisheries science of Ukraine. 2015. N. 4. P. 31–53.
21. Kolupaev B. I. Normal and pathological changes in aquatic organisms // Biological Sciences. 1989. Vol. 4. P. 51–55.
22. Lakhani L. How to reduce impact of pesticides in aquatic environment // Social Issues and Environmental Problems. 2015. Vol. 3. N 9. P. 29–38. doi.org/10.29121/granthaalayah.v3.i9SE.2015.3199
23. Larson S. J. Pesticides in surface waters: Distribution, trends, and governing factors. Boca Raton: CRC Press, 2019. 392 p.
24. Lew S., Lew M., Biedunkiewicz A., Szarek J. Impact of Pesticide Contamination on Aquatic Microorganism Populations in the Littoral Zone // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2013. Vol. 64. P. 399–409. doi.org/10.1007/s00244-012-9852-6
25. Malacea I. Untersuchungen über die Gewöhnung der Fische on hohe Konzentrationen toxischer Substanzen // Arch. Hydrobiol. 1968. Vol. 65. N 1. P. 74–95.
26. Maurya P. K., Malik D. S., Sharma A. Impacts of pesticide application on aquatic environments and fish diversity. Haridwar: Agro Environ Media, 2019. P. 111–128. doi.org/10.26832/AESA-2019-CAE-0162-09
27. Pinkina T. V. Ecotoxicological characteristics of *Lymnaea stagnalis* under the impact of heavy metals in the water environment // Pryrodnychi Almanakh. 2010. Vol. 14. P. 138–151.
28. Pisarenko V. M., Pisarenko P. V., Pisarenko V. V. Agroecology. Poltava, 2008. 256 p.
29. Resolution of the Cabinet of Ministers of Ukraine. Rules for the protection of surface waters from pollution by return waters. Kyiv: The Cabinet of Ministers, 2013. 14 p.
30. Romanenko V. D. Basics of hydroecology. Kyiv: Oberehy, 2001. 728 p.
31. Schäfer R. B., Paul J., Van den Brink P. J., Liess M. Impacts of pesticides on freshwater ecosystems // Ecological Impacts of Toxic Chemicals. 2011. P. 111–137.
32. Severo E. S., Marins A. T., Cerezer C. et al. Ecological risk of pesticide contamination in a Brazilian river located near a rural area: A study of biomarkers using zebrafish embryos // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2020. Vol. 190. P. 110071. doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.110071.
33. Shefali L., Kumar R., Sankhla M. S. et al. Impact of pesticide toxicity in aquatic environment // Biointerface Res. Appl. Chem. 2021. Vol. 11. N 3. P. 10131–10140. doi.org/10.33263/BRIAC113.1013110140
34. Stadnychenko A. P. Lymnaeidae and Acroloxidae of Ukraine: Methods of collection and study, biology, ecology, useful and harmful meaning. Zhytomyr: Ruta, 2006. 168 p.
35. Stara A., Pagano M., Capillo G. et al. Assessing the effects of neonicotinoid insecticide on the bivalve mollusc *Mytilus galloprovincialis* // Sci. Total Environ. 2020. Vol. 700. P. 134914.
36. Sytnyk Yu. M., Kolesnik N. L., Bersan T. O. Organochlorine pesticides in fish of the mouth of the Dniester river and the Dniester estuary (review) // Fisheries science of Ukraine. 2012. N 3. P. 8–13.

37. Vandergragt M. L., Warne M. S. J., Borschmann G., Johns C. V. Pervasive Pesticide Contamination of Wetlands in the Great Barrier Reef Catchment Area // Integr. Environ. Assess. Manag. 2020. Vol. 16. P. 968–982. doi.org/10.1002/ieam.4298.
38. Veselov E. A. Problems of aquatic toxicology. Petrozavodsk: PSU, 1984. 103 p.
39. Vyskushenko D. A. Response of the lake pond snail (*Lymnaea stagnalis* L.) to the effects of copper sulfate and zinc chloride // Hydrobiol. J. 2002. Vol. 38. N 4. P. 86–92.

Стаття надійшла до редакції 16.11.22

доопрацьована 19.12.22

прийнята до друку 23.12.22

**ЕКОТОКСИКОЛОГІЧНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ АЛОВИДІВ
PLANORBARIUS CORNEUS S. LATO (MOLLUSCA, GASTROPODA)
РІЧКОВОЇ МЕРЕЖІ УКРАЇНИ ЗА ВПЛИВУ ПЕСТИЦИДІВ**

Ю. Іконнікова

*Житомирський державний університет імені Івана Франка
вул. Велика Бердичівська, 40, Житомир 10008, Україна
e-mail: b_yulia@i.ua*

Досліджено вплив низки концентрацій (0,001–1000 мг/л) найуживаніших пестицидів в Україні – інсектициду «Актор», фунгіциду «Скутер», гербіциду «Тітус-с» водного середовища на значення основних екотоксикологічних показників генетичних аловидів-вікаріантів витушки рогової *Planorbarius corneus* s. lato – «західного» і «східного». Встановлено, що межі зон токсичної дії цих політантів (мг/л) для аловиду «західного» становлять щодо інсектициду – < 0,01–1, фунгіциду – < 0,1–80, гербіциду – < 40–1000, а для аловиду «східного» – < 0,001–1, < 0,01–10, < 10–1000 відповідно. За шкалою токсичності речовин для аловидів витушок досліджені нами токсиканти належать до категорій слабкотоксичних (гербіцид «Тітус-с»), сильнотоксичних (фунгіцид «Скутер») і високотоксичних (інсектицид «Актор») речовин і утворюють такий ряд: інсектицид > фунгіцид > гербіцид. Шляхом спостереження за особливостями поведінки і фізіологічного стану піддослідних м'якунів встановлено значення підпорогових, сублетальних, хронічнолетальних, гостролетальних концентрацій по кожному із використаних політантів (мг/л). Тривалість латентного періоду за розвитку процесу отруєння у порівнюваних аловидів була неоднаковою. У діапазоні концентрацій від 0,001 до 10 мг/л значення цього показника у аловиду «західного» були вищими, ніж у аловиду «східного» ($p \leq 0,05$). Значення коефіцієнтів пристосування досліджуваних м'якунів до впливу використаних нами трьох категорій пестицидів є найвищими за дії на них інсектициду, а найнижчими – за дії гербіциду і відмічалися у аловиду «східного» раніше за часом. З піднесенням рівня концентрації токсикантів у обох аловидів *P. corneus* s. lato спостерігали зростання значень показників коефіцієнта витривалості, проте у аловиду «східного» вони виявилися вищими, ніж у аловиду «західного» ($p \leq 0,05$). Летальний час у піддослідних тварин зменшувався від меншої до більшої концентрації ужитих токсикантів, проте за однакових їхніх концентрацій значення цього показника у аловиду «східного» реєстрували на 1–2 год раніше, ніж у аловиду «західного» ($p \leq 0,05$). Таку ж закономірність спостерігали і щодо середнього летального часу у досліджуваних аловидів. Наголосимо, що абсолютні кількісні значення згаданих вище показників щодо аловиду «східного» були в 1,6–10 разів меншими, ніж у аловиду «західного».

За впливу застосованих концентрацій використаних токсикантів у аловидів *P. corneus* s. lato розвивався незворотний патологічний процес (отруєння), представлений п'ятьма фазами: латентною, стимуляції, депресивною, сублетальною і летальною. За дії однакових концентрацій усіх використаних у досліджах отрутохімікатів смертність у аловиду «східного» була вищою, ніж у аловиду «західного». За сукупністю отриманих результатів встановлено, що аловид «східний» виявився значно чутливішим і менш пристосованим до дії ужитих щодо нього пестицидів водного середовища, ніж аловид «західний», через що він інтенсивніше регресує в умовах посиленого забруднення навколишнього середовища цими токсикантами. Це є наслідком наявності у межах ареалу аловиду «східного» набагато посушливіших умов, а саме такими вони і є на півдні Лівобережної України порівняно з умовами, в яких перебуває аловид «західний».

Ключові слова: «західний» і «східний» аловиди *Planorbarius* (superspecies) *corneus* s. lato, пестициди, екотоксикологічні показники

ЗМІСТ

ОГЛЯДИ

*Р. Тимочко-Волошин, В. Гаццишин, Н. Параняк, В. Борецький,
С. Решетило, Ю. Борецький*

Міокіни – один із ключових елементів взаємодії між скелетними м'язами та іншими системами організму людини, необхідних для адаптації до фізичних навантажень 3

БІОТЕХНОЛОГІЯ

С. Тістечок, В. Федоренко, О. Громико

Штам актиноміцетів *Streptomyces* sp. Je 1-93, продуцент антифунгальних антибіотиків 17

БОТАНІКА

В. Кобів

Динаміка рівнинних популяцій *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. у різних умовах росту26

М. Сойма

Матеріали до флори м. Ужгорода за результатами аналізу гербарію кафедри ботаніки Ужгородського національного університету 32

Р. Дмитрах

Rhodiola rosea L. в Українських Карпатах: структурна організація популяцій, основні тенденції змін і здатність до відновлення 39

ГЕНЕТИКА

М. Бальвінська, С. Гаврилов, В. Файт

Поліморфізм мікросателітних локусів хромосоми 5Н ячменю (*Hordeum vulgare* L.) і асоціації алелів з морозостійкістю 50

ЕКОЛОГІЯ

Ю. Бабич, Г. Киричук, Р. Романюк, А. Стадниченко, О. Увасва

Вплив іонів Cu (II) на легеневе й поверхнєве дихання аловидів *Planorbarius corneus* s. l. (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) гідромережі України 61

О. Гусак, І. Капрусь

Еколого-фауністична характеристика лучно-степових таксоценів колембол Східного Поділля69

О. Лєневич, І. Рибалка

Зміна біотичних властивостей ґрунтів унаслідок сільватизації колишніх сільськогосподарських угідь (Сколівські Бескиди, Українські Карпати) 80

Yu. Ikonnikova

Ecotoxicological responses of *Planorbarius corneus* s. lato allospecies (Mollusca, Gastropoda) from Ukrainian river network to exposure of pesticides 92

CONTENTS

REVIEWS

R. Tymochko-Voloshyn, V. Hashchyshyn, N. Paraniak, V. Boretsky,

S. Reshetylo, Y. Boretsky

Myokines are one of the key elements of interaction between skeletal muscles and other systems of human body necessary for adaptation to physical loads3

BIOTECHNOLOGY

S. Tistechok, V. Fedorenko, O. Gromyko

An actinomycete strain of *Streptomyces* sp. Je 1-93: a producer of antifungal antibiotics 17

BOTANICS

V. Kobiv

Dynamics of lowland populations of *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. in different growth conditions 26

M. Soyma

Materials for the flora of Uzhgorod city based on herbarium analysis Uzhhorod National University32

R. Dmytrakh

Rhodiola rosea L. in the Ukrainian Carpathians: structural organization of populations, main trends of changes and ability to recover 39

GENETICS

M. Balvinska, S. Gavrylov, V. Fayt

Microsatellite loci polymorphism of barley (*Hordeum vulgare* L.) chromosome 5H and association of allele with frost resistance 50

ECOLOGY

Yu. Babych, G. Kyrychuk, R. Romaniuk, A. Stadnychenko, O. Uvayeva

Effect of Cu (II) ions on lung and direct diffuse respiration of the allospecies of *Planorbarius corneus* s. l. (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) of the hydrological network of Ukraine 61

O. Husak, I. Kaprus

Ecological and faunistic characteristics of meadow-steppe taxocenes of collembola of the Eastern Podillya69

O. Lenevych, I. Rybalka

Changes in biotic properties of soils due to reforestation of the former agricultural lands (Skolivski Beskydy, the Ukrainian Carpathians) 80

Yu. Ikonnikova

Ecotoxicological responses of *Planorbarius corneus* s. lato allospecies (Mollusca, Gastropoda) from Ukrainian river network to exposure of pesticides 92