

ISSN 0206-5657

ВІСНИК ЛЬВІВСЬКОГО УНІВЕРСИТЕТУ

СЕРІЯ БІОЛОГІЧНА

Випуск 93

2024

VISNYK OF THE LVIV UNIVERSITY	ВІСНИК ЛЬВІВСЬКОГО УНІВЕРСИТЕТУ
--	--

Series Biology	Серія біологічна
-----------------------	-------------------------

Issue 93	Випуск 93
-----------------	------------------

Scientific journal	Збірник наукових праць
--------------------	------------------------

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

<i>Published since 1962</i>	<i>Видається з 1962 року</i>
-----------------------------	------------------------------

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

2024

ЗАСНОВНИК: ЛЬВІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ІВАНА ФРАНКА

Друкується за ухвалою Вченої ради
Львівського національного університету
імені Івана Франка
Протокол № 75/12 від 17 грудня 2024 р.

Реєстрація суб'єкта у сфері друкованих медіа:
Рішення Національної ради України з питань
телебачення і радіомовлення № 1877 від
30.05.2024 р. Ідентифікатор медіа R 30-04890.
Видання включене до Thomson Scientific Mas-
ter 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, Hrushevskiy 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.2024.93>

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
тел.: (032) 2394325
zag_lan@lnu.edu.ua
Свідectvo 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. 10,5
Наклад 100 прим. Зам.

© Львівський національний університет
імені Івана Франка, 2024

**ПОПУЛЯЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ НАСЕЛЕННЯ
ЗАПОРІЗЬКОЇ ОБЛАСТІ ЗА ДАНИМИ ПРИЗВИЩ**

В. Шуба^{1,2}, Л. Атраментова¹

*¹Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна
пл. Свободи, 4, Харків 61022, Україна*

*²Харківський науково-дослідний експертно-криміналістичний центр
вул. Ковтуна, 34, Харків 61191, Україна
e-mail: shubavladislav@gmail.com*

Генетична структура популяції визначає її адаптивність, що відображується на рівні здоров'я, а також на культурному й інтелектуальному потенціалі населення. Мета даного дослідження – визначити показники, які характеризують генетичну структуру популяцій Запорізької області. Протягом багатовікової історії Запорізький край був перехрестям культур, що зробило цю область однією з найбільш строкатих як етнічно, так і генетично. Для поглиблення уявлень про стан українського генофонду за допомогою прізвищ ми отримали загальнозначущі показники, що характеризують популяції Запорізької області різного ієрархічного рівня. Для цього використали метод опису генетичної структури популяції за допомогою прізвищ, згідно з пропозицією I. Bartai. У дослідженні використано список прізвищ жителів Запорізької області станом на 2001–2005 роки. Проаналізовано двадцять окремих районних популяцій, популяцію міста Запоріжжя та загальну обласну популяцію. Отримані результати свідчать про значний діапазон варіацій показників структурної організації районних популяцій. Основний показник – індекс ізонімії (I) – коливається в межах від 3,6 до 19,0 ($\times 10^{-4}$). Коефіцієнт інбридингу (F_{st}) має значення від 8,9 до 47,6 ($\times 10^{-5}$), показник міграції (v) варіює в межах 213,0–1168,6 (10^{-4}), показник різноманіття (a) коливається від 5,5 до 28,8 ($\times 10^2$), а показник ентропії (H) становить від 10,1 до 12,9. Надлишковість прізвищ (R) також має значні коливання – від 17,2 до 27,4. У деяких населених пунктах зафіксовано скупчення носіїв одного прізвища, що може бути пояснене ефектом засновника. Показники ізонімії, інбридингу та міграції у районних популяціях значно перевищують аналогічні показники обласної популяції, що свідчить про особливості генетичної структури на місцевому рівні. Найнижчі рівні ізонімії спостерігаємо в районах із високою туристичною і транзитною активністю, що може свідчити про вплив зовнішніх факторів на генетичну різноманітність. Ці дані надають цінну інформацію для подальших досліджень у галузі популяційної генетики та можуть бути використані для розробки стратегій збереження генетичного і культурного різноманіття в країні.

Ключові слова: генетична структура українських популяцій, прізвища

Запорізька область, розташована на півдні України, займає площу 27 183 км². Ця територія здавна приваблювала різні племена і народи. Тут проживали скіфи, сармати, готи, хозари, печеніги, половці, татари. У XV–XVIII ст. ці землі стали центром формування Запорозької Січі – унікального козацького державного утворення із власними традиціями та культурою. У XVIII ст. після приєднання до Російської імперії сюди переселялися українці, росіяни, греки, болгар, німці, євреї та інші народи. Кожна етнічна група привносила свої звичаї, мову, релігію, а також гени. Особливо інтенсивні міграційні процеси на території

Запорізької області мали місце у 30-ті роки XX ст., коли внаслідок індустріалізації, яка супроводжувалася переміщенням робочої сили з різних регіонів багатонаціонального СРСР, відбувалась інтенсивна урбанізація населених пунктів. Друга світова війна та повоєнні роки також вплинули на етнічний склад Запоріжжя через евакуацію, депортацію та переселення народів [1]. Таким чином, протягом багатовікової історії Запорізький край був перехрестям культур, що зробило цю область однією з найбільш строкатих як етнічно, так і генетично.

Системні генетико-демографічні дослідження в Україні, що тривали з кінця XX ст. [10–14, 19, 20], були ускладнені війною, яку в 2014 р. розпочала Росія. Воєнні дії унеможливили збирання зразків ДНК в антропологічних експедиціях і спонукали до пошуку інших можливостей для вивчення українських популяцій. Було вирішено використати заміники генів, роль яких виконують прізвища, що вже більш ніж 50 років застосовуються в генетичних дослідженнях народів світу й отримали назву квазігенетичні маркери [16–18, 21]. Використання прізвищ як заміників генів має надійне підґрунтя. Цими роботами було доведено зв'язок прізвищ з біологічними маркерами, такими як групи крові та гаплогрупи Y хромосоми, що дає змогу використовувати їх для опису структури популяцій і процесів, які в них відбуваються. Під генетичною структурою популяції розуміють характеристики її гетерогенності й систему схрещувань (шлюбів у людини). Гетерогенність у випадку прізвищ – це їхнє різноманіття. Оскільки в європейській традиції успадкування прізвищ відбувається за патрілінійним типом, то адекватною є модель зчепленого з Y хромосомою віртуального поліалельного локусу з кількістю алелів, що дорівнює числу прізвищ.

Головне питання, що виникає під час використання прізвищ як заміників генів, стосується того, наскільки вони відображують біологічні характеристики своїх носіїв. Молекулярно-генетичними дослідженнями доведено зв'язок прізвищ з гаплогрупами Y хромосоми [22]. Дослідження, проведені в Україні, виявили зв'язок між матрицями розподілу українських прізвищ з розподілом груп крові систем ABO і резус ($r = 0,60$), а також з гаплогрупами Y хромосоми ($r = 0,59$) [7].

Філологи вказують на особливо велику різноманітність українських прізвищ, порівняно з прізвищами інших народів [9]. За кількістю прізвищ населення України на початку XXI ст. займало друге місце у світі після США [4]. Це свідчить про високу спроможність українських прізвищ маркувати генетичні лінії.

Для поглиблення уявлень про стан українського генофонду за допомогою прізвищ отримано загальноозначущі показники, що характеризують популяції Запорізької області різного ієрархічного рівня.

Матеріали та методи

У дослідженні використано список прізвищ жителів Запорізької області станом на 2001–2005 роки, отриманий кафедрою генетики і цитології біологічного факультету Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна за Договором про наукове співробітництво.

Для аналізу генетичної структури популяції за даними прізвищ використовували метод, розроблений I. Barta et al. [15]. Показник ізонімії визначали як: $I_r = \sum q^2$, де q – частота прізвища. Випадкова компонента інбридингу F_{ST} визначалась як $F_{ST} = \sum q^2/4$. Показник різноманітності розраховано за формулою $\alpha = Nv/(1-v)$, індекс міграції – за формулою $v = (1 - I_r)/(I_r(N-1))$, де N – кількість носіїв прізвищ. Показник розподілу прізвищ H розраховано за формулами $H = -\sum q \log_2 q$ і $H_0 = \log_2 N$, де q – частоти прізвищ; N – кількість осіб. Показник надмірності розподілу прізвищ R розраховано за формулою $R = 100(1 - H/H_0)$. Розрахунки виконано в програмі MS Excel.

Результати і їхнє обговорення

Структура популяцій

Генетична структура популяції визначає її адаптивність, що відображується на рівні здоров'я, культурному й інтелектуальному потенціалі населення. У класичному варіанті генетична гетерогенність являє собою кількість алелів з їхніми частотами, а тип схрещування описують термінами панміксія та інбридинг/аутбридинг. Якщо роль маркерів як інструменту популяційно-генетичних досліджень виконують прізвища, то інформацію про структуру популяції отримують, враховуючи асоціацію прізвищ з біологічними маркерами, серед яких найчастіше використовують білковий і різні варіанти ДНК-поліморфізму.

Людським популяціям властива складна структура. Популяційно-генетичні показники мають найбільше інформаційне навантаження і найточніше прогностичне значення в елементарних популяціях, якими в Україні є група селищ, об'єднаних у сільраду [2].

Різноманіття

Багата історія Запорізької області відображена в різноманітті прізвищ, кількість яких у досліджуваний період налічувала 144 325. Показник різноманіття для загальної популяції має максимальне значення і становить $a = 39,5 \times 10^2$. У популяції обласного центру – міста Запоріжжя – показник різноманіття дорівнює $37,8 \times 10^2$. Таким чином, у популяції обласного центру, який займає 1,23 % території області, скупчене 95,7 % прізвищового різноманіття області.

У районних популяціях число прізвищ менше і варіює в широких межах: від 2333 у Великобережівському районі до 22 954 у Бердянському, тобто з різницею на рівні порядку. Екстремальні значення показника a припадають на ті ж самі райони та становлять відповідно $5,5 \times 10^2$ і $28,8 \times 10^2$ (табл. 1). Між чисельністю населення та кількістю прізвищ є зв'язок, що описується коефіцієнтом кореляції $r = 0,95$.

Таблиця 1

Генетичні характеристики популяцій Запорізької області

Популяції	N	S	$I \times 10^{-4}$	$F_{st} \times 10^{-5}$	$v \times 10^{-4}$	$a \times 10^2$	H	R
Запорізька область	1748150	144325	2,53	6,34	22,56	39,53	14,39	30,62
м. Запоріжжя	879395	89101	2,65	6,64	42,83	37,83	14,11	28,54
Райони								
Бердянський	130845	22954	3,55	8,87	215,45	28,81	12,79	23,69
Василівський	69076	13529	6,79	16,98	212,99	15,03	12,18	24,21
Великобережівський	9824	2333	19,02	47,56	534,15	5,54	10,10	23,83
Веселівський	23319	5944	5,81	14,52	737,93	18,58	11,64	19,75
Вільнянський	43298	10399	4,84	12,10	477,12	21,69	12,24	20,54
Гуляйпільський	36210	5777	12,71	31,79	216,93	8,03	10,99	27,43
Запорізький	46799	11477	5,35	13,38	399,18	19,46	12,28	20,84
Кам'янсько-Дніпровський	86577	19148	3,81	9,53	302,88	27,04	12,87	21,54
Куйбишевський	28738	5047	9,39	23,47	370,35	11,05	11,08	25,22
Мелітопольський	45430	11140	4,20	10,50	523,64	25,10	12,41	19,82
Михайлівський	30303	6874	6,83	17,07	483,01	15,38	11,61	21,99
Новомиколаївський	20327	4906	7,63	19,08	644,20	14,00	11,30	21,02
Оріхівський	53257	9324	6,75	16,87	278,14	15,24	11,79	24,90
Пологівський	45758	7363	9,91	24,76	220,41	10,31	11,28	27,15
Приазовський	34393	6664	6,52	16,29	445,83	16,05	11,58	23,17
Приморський	38647	7580	6,79	16,98	380,81	15,30	11,68	23,35
Розівський	11976	3847	7,14	17,85	1168,63	15,85	11,21	17,23
Токмацький	58637	11471	6,22	15,56	273,80	16,51	12,08	23,74
Чернігівський	23224	4501	12,47	31,18	344,81	8,29	10,82	25,41
Якимівський	32117	8413	4,62	11,55	673,93	23,21	12,10	19,16

Примітки: N – кількість носіїв прізвищ, S – кількість прізвищ, I – показник ізонімії, F_{st} – випадкова компонента інбридингу, v – індекс міграції, a – показник різноманітності прізвищ, H – показник ентропії розподілу прізвищ, R – показник надмірності розподілу прізвищ

Ізонімія

Індекс ізонімії є базовим показником. Його інформаційно-біологічний сенс полягає у ймовірності двох осіб бути носіями одного прізвища. Для загальної популяції Запорізької області він має найменше значення: $I = 2,53 \times 10^{-4}$. У міській популяції Запоріжжя його значення трохи більше — $2,65 \times 10^{-4}$. У районних популяціях цей показник коливається від $3,6 \times 10^{-4}$ у Бердянському районі до $19,0 \times 10^{-4}$ у Великобере́зівському.

Індекс ізонімії має практичне значення, оскільки він вказує на важливий прогностичний показник – коефіцієнт інбридингу, який використовують під час складання медико-генетичних прогнозів щодо спадкових захворювань, у системі генетичного контролю яких наявні рецесивні гени.

Структура шлюбів

Тип шлюбу враховує ступінь спорідненості подружжя, що тим чи іншим чином впливає на адаптивність нащадків. Під час оцінки генетичних ризиків зазвичай враховують імовірність кровної спорідненості чоловіка та жінки. Під час оцінки прізвищ постає питання, ким є носії однакових прізвищ – родичами чи однофамільцями. В. Sykes et al. довели, що носії однакових прізвищ, які генеалогічно є родичами, мають ту ж саму Y гаплогрупу [22]. Особливо тісний зв'язок між гаплогрупою притаманний рідкісним прізвищам. Зважаючи на поліфілетичне походження прізвищ, зроблено висновок, що шлюби між носіями однакових прізвищ у середньому є більш інбредними, ніж шлюби між носіями різних прізвищ.

Статистично випадкову схожість прізвищ у подружньої пари розглядаємо як випадковий інбридинг. Його значення в обласній популяції становить $F_{st} = 6,34 \times 10^{-5}$, у міській – трохи вище. У контексті сказаного уваги потребують Великобере́зівський, Гуляйпільський і Чернігівський райони з найбільшими значеннями коефіцієнта інбридингу. Хоча розраховане значення показників інбридингу в обласній і міській популяціях мале, слід звернути увагу на те, що обласна популяція розподілена на локальності районного типу, які, у свою чергу, складаються з елементарних популяцій. Тому низьке значення коефіцієнта інбридингу в міській запорізькій популяції слід сприймати без зайвого оптимізму. Популяції мегаполісів не є територіально розподіленими, але населення великих міст розподіляється за соціальними ознаками: професією, рівнем освіти, конфесією, етнічною приналежністю. Такий розподіл також може призводити до ефектів інбридингу [11–14]. Структура популяції відображається також на показнику надмірності розподілу прізвищ R , який визначає ступінь відхилення розподілу в частотах прізвищ від рівної пропорції та обчислюється за допомогою показника ентропії розподілу прізвищ H .

Генетико-демографічні процеси

Генетичні процеси змінюють структуру популяції, що позначається на частотах алелів, системі схрещувань, унаслідок чого популяція переходить на інший рівень адаптації.

Ефект засновника

Розподіл індексу ізонімії в межах області (рис. 1) свідчить про відсутність чіткого географічного спрямування, яке спостерігали на рівні обласних популяцій: з південного сходу до північного заходу [6]. Мозаїчний розподіл популяційних показників у межах області можна пояснити ефектом засновника, який спостерігали також в інших областях [3, 5, 8].



Рис. 1. Розподіл показників ізонімії в районних популяціях Запорізької області (світлі зони відповідають низьким значенням показника, темні – високим, *** – Запоріжжя)

Аналіз популяції Великоберезівського району з особливо високим значенням показника ізонімії виявив значну кількість осіб з однаковими прізвищами Бойко та Супрун. Прізвище Бойко мали 1,56 % (143 з 9145) жителів села Велика Білозерка, а прізвище Супрун – 1,07 % (98 з 9145) жителів цього села. Водночас частота цих прізвищ у Запорізькій області становить відповідно 0,23 % і 0,053 %, а загалом в Україні – 0,025 % і 0,003 %.

Міграція

Найпотужнішим процесом у сучасних людських популяціях є міграція. Показник міграції v вказує на ступінь змін у популяційній структурі під впливом потоку мігрантів. В обласній популяції $v = 22,6 \times 10^{-4}$, у місті Запоріжжі – $42,8 \times 10^{-4}$. У районних популяціях показник v значно вищий, він коливається від $213,0 \times 10^{-4}$ у Василівському районі до $1168,6 \times 10^{-4}$ у Рівнянському. Це свідчить про значно меншу стійкість нечисленних популяцій щодо збереження їхньої структури під напливом мігрантів.

Будь-які соціальні та господарчі перетворення в суспільстві призводять до демографічних зсувів, впливаючи на популяційну структуру й обумовлюючи її адаптивність. У 2014 р. на сході України посилювалися міграційні процеси, а з 24 лютого 2022 р. міграція набула катастрофічного масштабу. Відцентрова міграція – еміграція – призводить до депопуляції, а якщо потік мігрантів етнічно чи соціально диференційований, то наслідки нагадують природний добір. У генетиці одиницею часу є покоління, яке у людей становить приблизно 22 роки. Порівняння нових даних, які будуть отримані за

першої ж можливості, з результатами цього дослідження дадуть змогу оцінити масштаби генетичних змін, що відбуваються зараз. Це допоможе оцінити адаптивність населення та намітити заходи для зменшення негативних впливів на генофонд.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Бойко О. Д. Історія України. К.: Академвидав, 2018. 720 с.
2. Вількер А. Л. Генетико-демографічні процеси в популяціях малих міст та сіл східної України: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.15 – генетика. Харків, 2001. 23 с.
3. Горпинченко М. Ю., Атраментова Л. О. Популяційно-генетичний аналіз населення Закарпатської області за даними прізвищ // Фактори експериментальної еволюції організмів. 2019. Т. 25. С. 44–48.
4. Горпинченко М. Ю., Атраментова Л. О. Популяційно-генетичні характеристики населення України, отримані з використанням прізвищ // Вісн. Київ. ун-ту. Сер. біол. 2015. Т. 1. С. 68–72.
5. Горпинченко М. Ю., Атраментова Л. О. Показник «індекс місця» для локальних популяцій районного рівня (на прикладі Одеської області) // Фактори експериментальної еволюції організмів. 2016. Т. 18. С. 227–230.
6. Горпинченко М. Ю. Можливість використання українських прізвищ в якості квазігенетичних маркерів в популяційно-генетичному аналізі населення України: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.15 – генетика. Харків, 2020. 28 с.
7. Горпинченко М. Ю., Буркова В. В., Утєвська О. М. та ін. Українські прізвища як квазігенетичні маркери. Асоціація з групами крові та гаплогрупами Y-хромосоми // Вісн. Харків. ун-ту. Сер. біол. 2015. Т. 25. С. 101–109.
8. Горпинченко М. Ю., Утєвська О. М., Атраментова Л. О. Значення показника індекс місця прізвища при вивченні українських популяцій // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2015. Т. 70. С. 74–81.
9. Редько Ю. К. Сучасні українські прізвища. К.: Наукова думка, 1966, 214 с.
10. Atramentova L., Filiptsova O., Mukhin V. et al. Genetic demography of Ukrainian urban populations in the 1990s: ethnic geographic characteristics of migration in the Donetsk population // Genetika. 2002. Vol. 38. P. 1189–1195.
11. Atramentova L., Filiptsova O., Mukhin V. Genetic demographic processes in Ukrainian urban populations in the 1990s: the marriage structure of the Donetsk population // Genetika. 2000. Vol. 36. N 1. P. 81–87.
12. Atramentova L., Filiptsova O., Osipenko S. Genetic demography of Ukrainian urban populations in the 1990s: Ethnicity and birthplaces of migrants to the Poltava population // Genetika. 2002. Vol. 38. P. 1082–1087.
13. Atramentova L., Meshcheryakova I. Genetic demographic parameters of the marriage structure of the Yevpatoria population // Genetika. 2007. Vol. 43. P. 315–322.
14. Atramentova L., Filiptsova O. The genetic demography of Ukrainian urban populations in the 1990s: the marriage structure of the Kharkov population // Genetika. 1998. Vol. 34. N 8. P. 941–946.
15. Barrai I., Formica G., Scapoli C. et al. Microevolution in Ferrara: Isonymy 1890–1990 // Ann. Hum. Biol. 1992. Vol. 19. N 4. P. 371–385.
16. Barrai I., Rodriguez-Larralde A., Manni F. et al. Isolation by language and isolation by distance in Belgium // Ann. Hum. Biol. 2004. Vol. 68. N 1. P. 1–16.
17. Carrieri A., Sans M., Dipierri J. E. et al. The structure and migration patterns of the population of Uruguay through isonymy // J. Biosoc. Sci. 2020. Vol. 52. N 2. P. 300–314.
18. Dipierri J., Rodríguez-Larralde A., Barrai I. et al. Random inbreeding, isonymy, and population isolates in Argentina // J. Community Genet. 2014. P. 241–248.

19. Jeong C., Krause J., Lukianova E. et al. The genetic history of admixture across inner Eurasia // *Nat. Ecol. Evol.* 2019. Vol. 3.6 P. 966–976.
20. Pagani L., Lawson D. J., Jagoda E. et al. Genomic analyses inform on migration events during the peopling of Eurasia // *Nature*. 2016. Vol. 538.7624. P. 238–242.
21. Scapoli C., Mamolini E., Carrieri A. et al. Surnames in Western Europe: A comparison of the subcontinental populations through isonymy // *Theor. Popul. Biol.* 2007. Vol. 71. N 1 P. 37–48.
22. Sykes B., Irven I. Surnames and the Y chromosome // *Am. J. Hum. Genet.* 2000. Vol. 66. N 4. P. 1417–1419.

Стаття надійшла до редакції 05.06.24

доопрацьована 10.07.24

прийнята до друку 05.09.24

POPULATION GENETIC ANALYSIS OF THE POPULATION OF ZAPORIZHZHIA REGION BASED ON SURNAME DATA

V. Shuba^{1,2}, L. Atramentova¹

¹*V. N. Karazin Kharkiv National University*

4, Svobody Sq., Kharkiv 61022, Ukraine

²*Kharkiv Scientific Research Forensic Centre of MIA*

34, Kovtun St., Kharkiv 61191, Ukraine

e-mail: shubavladislav@gmail.com

The genetic structure of a population determines its adaptability, which is reflected in the population's health, cultural, and intellectual potential. This study aimed to determine the indicators that characterize the genetic structure of populations in the Zaporizhzhia oblast. Throughout its centuries, the Zaporizhzhia oblast has been a crossroads of cultures, making it one of the most ethnically and genetically diverse areas. Surname-based indicators were obtained to characterise populations of the Zaporizhzhia oblast at various hierarchical levels to deepen the understanding of the state of the Ukrainian gene pool. The method used was the description of the genetic structure of the population through surnames, as proposed by I. Barraï. The study used a list of surnames of residents of the Zaporizhzhia oblast from 2001 to 2005. Twenty separate district populations, the city of Zaporizhzhia, and the overall regional population were analysed. The results indicate a significant range of variation in the structural organization of district populations. The main indicator, the isonymy index (I), ranges from 3.6 to 19.0 ($\times 10^{-4}$). The inbreeding coefficient (F_{ST}) varies from 8.9 to 47.6 ($\times 10^{-5}$), the migration rate (v) ranges from 213.0 to 1168.6 (10^{-4}), the diversity index (a) ranges from 5.5 to 28.8 ($\times 10^2$), and the entropy index (H) is between 10.1 and 12.9. The surname redundancy (R) also fluctuates significantly from 17.2 to 27.4. In some settlements, individuals with the same surname are clustered, which the founder effect can explain. The indicators of isonymy, inbreeding, and migration in district populations significantly exceed those of the regional population, indicating the specific genetic structure at the local level. The lowest levels of isonymy are observed in districts with high tourist and transit activity, which may indicate the influence of external factors on genetic diversity. This data provides valuable insights for further studies in population genetics and can be used to develop strategies for preserving genetic and cultural diversity in the country.

Keywords: genetic structure of Ukrainian populations, surnames

ОНТОГЕНЕЗ ТА ІНДИВІДУАЛЬНО-ГРУПОВІ ПАРАМЕТРИ *CIRSIMUM ERISITHALES* (JACQ.) SCOP. (ASTERACEAE) В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

В. Кобів

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

У статті містяться дані про онтогенез та індивідуально-групові параметри малопоширеного монтанного виду *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop. в Українських Карпатах. Досліджено ізольовані популяції *C. erisithales* у широкому висотному діапазоні: 1040–1730 м н.р.м. В онтогенезі цього виду виділено й описано 4 періоди та 8 вікових станів. Повний онтогенез *C. erisithales* є тривалим. У несприятливих умовах спостерігається скорочення онтогенезу внаслідок зменшення тривалості або випадіння окремих його періодів. Нами встановлено, що самопідтримання популяцій здійснюється насіннєвим шляхом. Видові властиві високі значення потенційної насіннєвої продуктивності і схожості насіння. Найсприятливішими для приживлення і успішного розвитку проростків *C. erisithales* є мало- та незадерновані локуси. Це один з небагатьох видів, який може рости на сланцевих осипах. Індивідуально-групові параметри *C. erisithales* неістотно залежать від висоти над рівнем моря. Видові загалом властива невисока щільність, яка є найвищою у високогірній популяції на г. Говерла. Висота генеративного пагона, ширина і довжина листка є значно більшими у популяції в урочищі Бабина Яма, розташований найнижче. Натомість, кількість листків і кошиків є подібною в усіх досліджених популяціях. Найбільш мінливою є висота генеративного пагона. Частка генеративної групи коливається у межах 20–45 %. Виявлено, що значний антропогенний вплив (зокрема, механічне порушення трав'яного покриву) призводить до скорочення площі популяцій, а також до істотного зниження індивідуально-групових параметрів цього виду, а саме: висоти пагона і ширини листка – у 2, довжини листка – майже у 3, кількості листків – у понад 3, відсотка обнасінення – майже у 4, реальної насіннєвої продуктивності – у 5, кількості кошиків – майже у 6, урожаю насіння – у 26 разів. Факторами, які негативно впливають на самопідтримання *C. erisithales*, є трелювання деревини, прокладання доріг, рекреація, надмірне задернування, великі зсуви ґрунту і каміння, поїдання тваринами суцвіть і ін.

Ключові слова: *Cirsium erisithales*, онтогенез, індивідуальні та групові параметри, межа ареалу, Українські Карпати

Важливою видовою особливістю рослин є перебіг повного онтогенезу, від чого залежить насамперед вікова, просторова структура, а також самопідтримання та тривалість існування популяцій [13, 14, 19, 21, 22, 24].

Cirsium erisithales (Jacq.) Scop. – монтанний вид, малопоширений в Українських Карпатах, оскільки росте на збагаченому кальцієм субстраті, заходить до висоти 1750 м н.р.м., а також спорадично трапляється на суміжних рівнинних територіях. В Україні приурочений до східної межі ареалу [23].

Осередки поширення *C. erisithales* розташовані у гірських регіонах Середньої і Південної Європи, натомість на рівнинних територіях він представлений малими ізольованими популяціями [23, 25, 26]. Найвище трапляється на висоті 2000 м н.р.м. в Альпах і Піренеях [23].

Cirsium erisithales належить до видів, що перебувають під загрозою зникнення на території Івано-Франківської області [7].

Онтогенез *C. erisithales* до цього часу не був вивчений, а також не проводилися популяційні дослідження цього виду. На фоні зростаючого антропогенного впливу велике значення має дослідження видів рослин на межі їхніх ареалів, де вони можуть бути більш вразливими.

Матеріали та методи

Дослідження проводилися в Українських Карпатах у межах висот 1040–1730 м н.р.м. Розташування вивчених ізольованих популяцій *C. erisithales*: сх. схил г. Говерла, 1730 м н.р.м., 48°9'32" N, 24°30'34" E; сх. схил г. Брескул, 1650 м н.р.м., 48°9'22" N, 24°31'30" E; урочище Бабина Яма, 1040 м н.р.м., 48°11'41" N, 24°33'34" E.

Для отримання кількісних біометричних характеристик проаналізовано не менше 25 рослин у кожній популяції [18].

Групові параметри, а саме: вікову та просторову структуру, щільність, самопідтримання популяцій вивчено за усталеними методиками [3, 8, 9, 11, 13-17, 20, 27].

Онтогенез досліджено шляхом довготривалих спостережень за ходом розвитку 50-ти фіксованих особин. За допомогою порівняльно-морфологічного аналізу було встановлено онтогенетичні зміни у ході розвитку підземних і надземних органів *C. erisithales*. Виділено такі вікові стани особин: «se» – насіння; «р» – проростки; «j» – ювенільний; «im» – іматурний; «v» – віргінільний; «g» – генеративний; «ss» – субсенільний; «s» – сенільний.

Реальну насінневу продуктивність (РНП) визначали прямим підрахунком насінин, а потенційну (ПНП) – як сумарну кількість насінин і тих насінних зачатків, що не утворили насіння. Процентне відношення РНП до ПНП приймали за відсоток обнасення (ВО) [1].

Пророщування насіння проведено у чашках Петрі протягом 60 днів за кімнатної температури (19–20° C) й освітлення (брали по 100 насінин на чашку у триразовій повторності).

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 ізольовані популяції *C. erisithales* в широкому висотному діапазоні, зокрема, на верхній межі поширення виду в Українських Карпатах.

Cirsium erisithales – багаторічна, стрижнекоренева, трав’яна рослина, що трапляється переважно на добре освітлених місцях, але витримує й помірне затінення, кальцефіл [10], ентомофіл, анемохор.

Встановлено, що онтогенез *C. erisithales* складається з таких періодів та вікових станів:

I. Латентний період

Насіння (se) міститься у сім’янці (рис. 1). Дозрілий плід сіруватого кольору, 5–7 мм завдовжки, має чубок.

II. Прегенеративний період

Проростання насіння починається з розвитку зародкового корінця, який розриває перикарпій і заглиблюється в землю. Далі відбувається ріст брунечки. У лабораторних умовах насіння *C. erisithales* має високу схожість (у середньому – 76 %). Перші проростки з’являються через 6 днів після посіву, а завершується проростання приблизно через 36 днів [4].

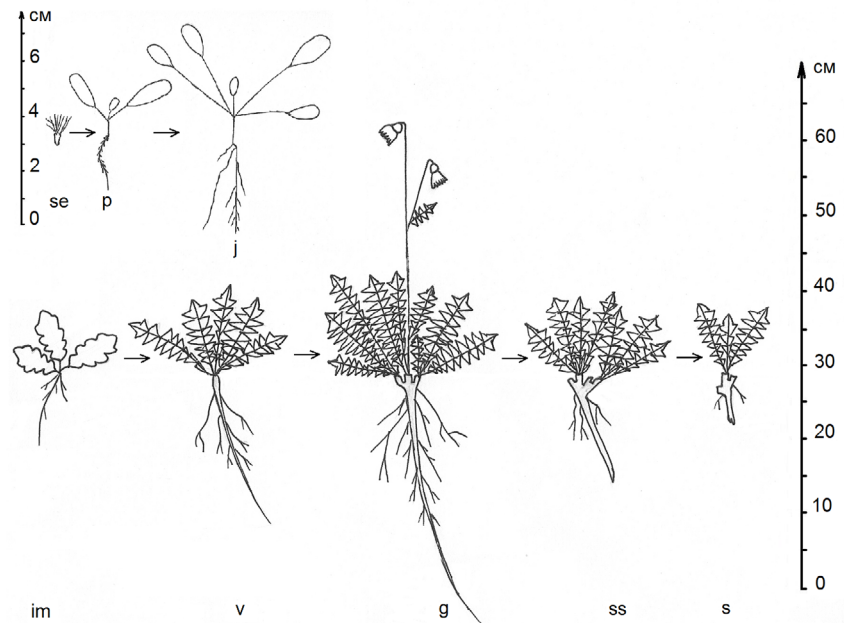


Рис. 1. Онтогенез *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop. (рис. В. Кобів). Вікові стани: se – насіння, p – проросток, j – ювенільний, im – іматурний, v – віргінільний, g – генеративний, ss – субсенільний, s – сенільний

Проростки (p) *C. erisithales* мають гладенькі, лопатоподібні сім'ядольні листки розміром 0,4–0,6×1,7–2,6 см і гіпокотиль довжиною 5–7 мм. Наявний первинний корінь білого кольору, 3–4 см завдовжки, із багатьма маленькими бічними коренями. Через 15–20 днів після початку проростання з'являються перші справжні листки. Вони лопатоподібні, цілокраї, опушені. Край листка війчастий.

В **ювенільному (j)** віковому стані сім'ядолі відмирають, а пагін містить 4–6 розеткових листків з довжиною листової пластинки 1–2 см і шириною – 0,5–1 см. Довжина черешка – 1,5–3 см. Висота стебла – 0,8–1,2 см. Головний корінь розгалужений, 3,5–6 см завдовжки, має бічні корені довжиною 0,1–2,7 см. Тривалість цього вікового стану не перевищує одного вегетаційного сезону.

В **іматурних (im)** рослин розетка складається з 3–8 листків. Вони мають перистолопатову або перистороздільну форму. Листкова пластинка досягає 6–10×3–5,5 см. Довжина черешка – 1–3 см. Листок вкритий простими шилоподібними негалузистими, здебільшого прямими волосками (≈1 мм завдовжки), які є довшими на краях листової пластинки і черешках. Корінь стрижневий, може досягати понад 10 см завдовжки і 1,5–4 мм в діаметрі. Бічні корені численні, розгалужені, довжиною 1–4 см. Починає формуватися каудекс. Тривалість цього вікового стану – 1–2 роки.

Віргінільні (v) особини значно збільшуються у розмірах. Кількість розеткових листків – 3–8 шт., їхня довжина сягає 10–30, а ширина – 3–14 см. Листки опушені, набувають перисторозсіченої форми, як у дорослих особин. Довжина головного кореня сягає понад 15 см, а його діаметр – 4–7 мм. Він містить багато бічних коренів 2–16 см завдовжки. Каудекс збільшується до 1–3 см у діаметрі і до 0,8–2,3 см завдовжки. Особина може містити 1–5 листових розеток. Віковий стан триває 2–3 роки.

III. Генеративний період

На *генеративному* (g) етапі онтогенезу в особини *C. erisithales* формуються квітконосні пагони висотою 20–130 см. Кошики 1,5–2,8 см завдовжки, їхня кількість на пагоні коливається у межах 1–11 шт. Пагін опушений (довжина шилоподібних волосків на краях листка може досягати 3–6 мм), містить 4–10 розеткових і 2–6 сидячих стеблових листків. Вони перисторозсічені, розміри: 11–50×4–21 і 4×1,2 см, відповідно. Стебло розгалужене, клейке вгорі. Корінь стрижневий, може досягати понад 60 см завдовжки і 4–15 мм у діаметрі, містить розгалужені бічні корені. Він глибоко заходить у ґрунт, тому визначення його повної довжини утруднене. Каудекс ще більше розгалужений, діаметром 1–6 і довжиною 1–3 см. Кількість пагонів у генеративній особини варіює у межах 1–10 шт. Дорослі особини представлені кількома розетковими вегетативними і 1–6 генеративними пагонами.

У результаті досліджень встановлено, що самопідтримання популяцій *C. erisithales* відбувається за рахунок генеративного розмноження. Потенційна насіннева продуктивність є високою і становить 65–260 шт./суцв., натомість реальна насіннева продуктивність є меншою – 5–85 нас./суцв. Середній відсоток обнасінення в *C. erisithales* дорівнює 40 %.

Ефективність насіннєвого розмноження залежить від наявності сприятливих ділянок для приживлення підросту [6, 12], антропогенного впливу, схожості насіння, алелопатичних ефектів [2] та ін.

Найсприятливішими для приживлення і успішного розвитку проростків цього виду є мало- та незадерновані локуси. Кількість підросту тут досягає 5 шт./0,25 м². Здебіль-

шого виникнення таких ділянок спричинене ерозією ґрунту. Таким чином, цей природний фактор сприяє насіннєвому самопідтриманню популяцій *C. erisithales*. Це один із небагатьох видів, який може рости на сланцевих осипах (рис. 2).

Генеративний віковий стан може тривати 1–6 років.

IV. Постгенеративний період

Субсенільні (ss) рослини *C. erisithales* мають 1–9 розеткових пагонів 15–36 см заввишки. Середня кількість листків у розетці – 4–7 шт. Листок – 5–14 см завширшки. Каудекс корінь поступово руйнуються зсередини, більша частина бічних коренів відмирає. Тривалість цього вікового стану – 1–2 роки.

У *сенільному* (s) віковому стані рослини здебільшого мають поодинокі розеткові пагони до 15 см заввишки з 3–5 невеликими листками. Каудекс продовжує відмирати. Корінь напівредукований. Процеси відмирання є незворотними і виразно переважають



Рис. 2. *Cirsium erisithales* на осипах на г. Говерла (фото В. Кобів)

над процесами новоутворення. Цей віковий стан є нетривалим і завершується відмиранням особин.

Також досліджено індивідуально-групові показники цього виду на різних гіпсометричних рівнях. У таблиці подано параметри популяцій *C. erisithales* у заповідних умовах.

Індивідуально-групові параметри *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop.
на різних гіпсометричних рівнях в Українських Карпатах

Розташування оселищ, висота н.р.м., м	Щільність, ос./м ²	Частка генеративної групи, %	Висота генеративного пагона, см	К-ть листків, шт./паг.	К-ть кошиків, шт./паг.	Ширина низового листка, см	Довжина низового листка, см
г. Говерла, 1730	3,3±0,2	20,6	80,0±5,0	12,3±0,9	10,1±0,7	15,3±1,1	35,2±2,6
г. Брескул, 1650	2,2±0,2	33,3	100,4±6,2	11,3±0,7	10,5±0,6	17,2±1,3	42,8±3,0
ур. Бабина Яма, 1040	1,5±0,1	44,7	114,7±7,1	10,2±0,8	11,0±0,8	20,8±1,7	50,0±4,1

Як видно з таблиці, *C. erisithales* має загалом невисоку щільність. Найвищою вона є у високогірній популяції на г. Говерла. Морфометричні параметри, а саме: висота генеративного пагона, ширина і довжина листка значно більші в популяції у Бабиній Ямі, розташованій найнижче. Натомість, кількість листків і кошиків є подібною в усіх досліджених популяціях. Частка генеративної групи коливається у межах 20–45 %. Найбільш мінливою є висота генеративного пагона.

Встановлено, що значний антропогенний вплив, зокрема, трелювання деревини (рис. 3), призводить до скорочення площі популяцій, а також істотного зниження індивідуально-групових параметрів *C. erisithales*, а саме: висоти пагона і ширини листка – у 2, довжини листка – майже у 3, кількості листків – у понад 3, відсотка обнасення – майже у 4, реальної насінневої продуктивності – у 5, кількості кошиків – майже у 6, урожаю насіння – у 26 разів [5].



Рис. 3. Наслідки впливу трелювання деревини на оселище *Cirsium erisithales* (фото В. Кобів)

Можна зробити висновок, що висота над рівнем моря неістотно впливає на зміну індивідуально-групових параметрів *C. erisithales*.

Cirsium erisithales вразливий до сильного антропогенного впливу, внаслідок якого значно зменшується площа популяцій, а також значення індивідуально-групових параметрів. Факторами, які негативно впливають на самопідтримання *C. erisithales*, є трелювання деревини, прокладання доріг, рекреація, надмірне задернування, значні зсуви ґрунту і каміння, поїдання суцвіть тваринами та ін.

В онтогенезі *C. erisithales* виділено 4 періоди та 8 вікових станів. Повний онтогенез *C. erisithales* є тривалим. Встановлено, що самопідтримання популяцій здійснюється насіннєвим шляхом. Тривалість онтогенезу *C. erisithales* у сприятливих умовах становить приблизно 10–15 років. У несприятливих умовах спостерігається скорочення онтогенезу внаслідок зменшення тривалості або випадіння окремих його періодів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Вайнагий І. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
2. Гродзінський А. М. Знову про фітоценотичну роль фізіологічно активних виділень рослин // Укр. ботан. журн. 1983. Т. 40. № 4. С. 1–11.
3. Дідух Я. П. Популяційна екологія. К.: Фітосоціоцентр, 1998. 192 с.
4. Кобів В. М. Проростання та схожість насіння деяких видів рослин Українських Карпат // Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень: Матеріали II Міжнар. наук.-практ. конф. Чернівці, 2015. С. 32–34.
5. Кобів В. М. Індивідуально-групові параметри *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop. у Чорногорі // Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень: Матеріали III Міжнар. наук.-практ. конф. Чернівці, 2016. С. 201–203.
6. Кобів Ю. Й. Роль придатних мікрооселищ у самовідновленні популяцій рідкісних видів рослин Українських Карпат // Укр. ботан. журн. 2012. Т. 69. № 2. С. 178–189.
7. Про затвердження списку рідкісних і таких, що перебувають під загрозою зникнення, видів рослин на території Івано-Франківської області: <https://orada.if.ua/decision/150-6-2021/>
8. Царик Й. В., Малиновський К. А. Ценопопуляційний аналіз автотрофного блоку біогеоценозу *Duschekietum senecioso-pulmonariosum* // Укр. ботан. журн. 1987. Т. 44. № 1. С. 28–32.
9. Chanell R. The conservation value of peripheral populations: the supporting science // Proceeding of the species at risk. Victoria, 2004. P. 1–17.
10. Ellenberg H., Weber H. E., Düll R. et al. Zeigwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // Scripta Geobotanica. Bd. 18. Göttingen: E. Goltze KG, 1992. S. 1–258.
11. 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.
12. Eriksson O., Ehrlén J. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations // Oecologia. 1992. Vol. 91. N 3. P. 360–364.
13. Falińska K. Ekologia roślin. Warszawa: Wyd-wo Naukowe PWN, 1996. 453 p.
14. Falińska K. Plant population biology and vegetation processes. Kraków: W. Szafer Inst. of Botany, 1998. 368 p.
15. Freckleton R. P., Watkinson A. R. Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations // Journal of Ecology. 2002. Vol. 90, № 3. P. 419–434.

16. *Given D. R.* Principles and practice of plant conservation. London, Glasgow and Weinheim: Chapman & Hall. 1994.
17. *Gómez-Fernández A., Milla, R.* How seeds and growth dynamics influence plant size and yield: Integrating trait relationships into ontogeny // *Journal of Ecology*. 2022. Vol. 110. № 11. P. 2684–2700.
18. *Greig-Smith P.* Quantitative plant ecology. Berkeley, Los Angeles: University of California Press, 1992.
19. *Guo Q., Taper M., Schoenberger M., Brandle J.* Spatial-temporal population dynamics across species range: from centre to margin // *Oikos*. 2005. Vol. 108. P. 47–57.
20. *Harper J. L.* Population biology of plants. New York; London; San Francisco: Academic Press, 1977. 892 p.
21. *Körner C.* Alpine plant life – functional plant ecology of high mountain ecosystems. Heidelberg: Springer, 2003. 344 p.
22. *Kyyak, V. H., Bilonoha, V. M., Dmytrakh, R. I., Gynda, L. V.* 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. № 2. P. 169–180.
23. *Meusel H., Jäger E. J.* Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora. B. III. Jena; Stuttgart; New York: G. Fischer Verlag, 1992. 650 s.
24. *Neal D.* Introduction to population biology. Ed. 2. Cambridge University Press, 2018. 412 p.
25. *Wagenitz G.* *Cirsium* Mill. em. Scop. In: *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Ed. 2. Vol. 6/4. Berlin et Hamburg: Paul Parey Verlag, 1987. P. 866–916.
26. *Zajac A., Zajac M.* Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce. Kraków: Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, 2001.
27. *Zarzycki K., Trzcińska-Tacik H., Różański 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 16.10.24

доопрацьована 09.12.24

прийнята до друку 11.12.24

ONTOGENY AND INDIVIDUAL AND GROUP PARAMETERS OF *CIRSIMUM ERISITHALES* (JACQ.) SCOP. (ASTERACEAE) IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

V. Kobiv

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

The article deals with ontogeny and individual and group parameters of an infrequent mountain species *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop. in the Ukrainian Carpathians. Isolated populations of *C. erisithales* in a wide high altitudinal range of 1040–1730 m a.s.l. were studied. Four periods and 8 age stages are defined in the ontogeny of this species. Characteristics of different age states are established. The total life span of *C. erisithales* is long. Unfavourable conditions cause shortening of ontogeny due to reduction or skipping of some periods. Population recruitment is performed by seed reproduction. The species has high parameters of seed reproduction, particularly germination rate and potential seed

productivity. Thin-tussock or barren loci are most favourable for the establishment and successful development of seedlings. It is one of the few species, which can inhabit the schist screes. Individual and group parameters of *C. erisithales* do not significantly depend on the altitude above sea level. It was established that *C. erisithales* mostly has a low density. It is the highest in the high-mountain population on Mt. Hoverla. The height of generative shoot, width and length of leaf are significantly higher in the population in the place of Babyna Yama. Number of leaves and inflorescences are similar in all of the studied populations. The height of generative shoot is most variable. Percentage of generative group varies within 20–45 %. It was determined that considerable anthropogenic impact (particularly mechanical disturbance of herbaceous vegetation) results in the shrinkage of the area of populations and significant decrease in individual and group parameters, namely height of shoot and width of leaf – by 2, length of leaf – almost by 3, number of leaves – by over 3, real to potential seed productivity ratio – almost by 4, real seed productivity – by 5, number of capitula – almost by 6, harvest of seeds – by 26 times. Factors, which adversely effect the replenishment of *C. erisithales* are: timber skidding, road laying, recreation, excessive sodding, large land- and rockslides, inflorescence consumption by animals etc.

Keywords: *Cirsium erisithales*, ontogeny, individual and group parameters, edge of the range, Ukrainian Carpathians

**ОСОБЛИВОСТІ ЗМІН ВМІСТУ АМОНІЙНОЇ ТА НІТРАТНОЇ ФОРМ
НІТРОГЕНУ В ДЕРНИНКАХ МОХІВ І У ҐРУНТІ ПІД НИМИ ЗАЛЕЖНО
ВІД ЕКОЛОГІЧНИХ УМОВ ЇХНІХ МІСЦЕВИРОСТАНЬ
У ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ**

Л. Карпінєць*, О. Лобачевська

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

Мохоподібні є вагомим джерелом Нітрогену в екосистемі. Швидко поглинаючи поживні речовини з атмосфери і ґрунту, вони акумулюють їх у відмерлій частині мохової дернинки та повільно виділяють унаслідок її мінералізації. Регулюючи температуру та вологість як у дернинці, так і у ґрунті, мохи забезпечують стабільне та сприятливе середовище існування для мікроорганізмів, зокрема, ціанобактерій, сприяючи фіксації N_2 в лісових екосистемах з обмеженим вмістом Нітрогену. Тому важливо визначити, як мікросередовище залежно від екологічних умов може змінити колообіг поживних речовин у мохових дернинках. Мета роботи – визначити зміни вмісту мінеральних форм Нітрогену (амонійної та нітратної) у пагонах мохів різних життєвих форм і під моховим покривом для з'ясування впливу умов середовища лісових екосистем на хімічні реакції, пов'язані з фіксацією й обміном біофільного елемента, а також із процесами мінералізації. Об'єктами досліджень були епігейні мохи з життєвою формою пухкої дернинки – *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. і пухкого плетива – *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Schimp. Зразки мохів відбирали з дослідних ділянок заповідних і антропогенно порушених територій, які відрізнялися за водно-температурним режимом та інтенсивністю освітлення. Для визначення вмісту катіонів амонію в гаметофіті мохів і в поверхневому шарі ґрунту використовували реактив Неслера, кількість нітрат-аніонів визначали за В. І. Барановим зі співавт. Встановлено, що вміст амонійного нітрогену та нітрат-аніонів у гаметофіті мохів залежав від стабільності умов середовища, передусім від водного режиму, та від структурної організації дернинки. У пагонах із кращим водозабезпеченням ендогідричного моху *A. undulatum* зі старовікових бучин вміст амонійного нітрогену в 6,7 і 5,6 раза був більшим, порівняно з територією вирубки та рекреації. Процеси деструкції нітрогеновмісних органічних сполук (амоніфікація) та реакції окиснення відновленого амонію до нітратів (нітрифікація) активніше відбувалися на заповідних територіях за стабільніших умов едафотопу, ніж в екстремальних умовах антропогенно трансформованих екосистем.

Ключові слова: мохи, лісові екосистеми, нітрати, амоній, мікрокліматичні умови

Нітроген – один із ключових біогенних елементів, який бере активну участь у метаболізмі рослин, а його доступність є важливою для оцінки первинної продуктивності рослин в екосистемах. Цей елемент-органоген є головною складовою білків, амінокислот, нуклеїнових кислот, ферментів, міститься у складі порфіринів як основа хлорофілу й у складі цитохромів тощо. Відомо, що в атмосфері нітроген перебуває в хімічно інертному стані, оскільки його атоми в молекулі N_2 зв'язані досить міцним ковалентним неполярним зв'язком. Більшість рослинних організмів не може використати нітроген для синтезу важливих органічних сполук.

Одним із доступних способів засвоєння молекулярного нітрогену в рослинах є його біологічна фіксація за участю мікроорганізмів. Мохоподібні, які упродовж тривалого еволюційного періоду розвинули з нітрогенфіксуєчими ціанобактеріями тісні симбіотичні зв'язки [31], забезпечують потенційно важливе джерело надходження біогенного елемента в екосистеми та визначають родючість їхніх ґрунтів [18, 21, 28, 30]. Швидкість фіксації елемента й відновлення його до катіонів NH_4^+ , які включаються в біосинтез органічних сполук у мохах, значною мірою залежить від вологості, температурного режиму повітря й від інтенсивності сонячної радіації [19, 27, 29, 35, 36].

Мохам властиво залучати у метаболізм асимільований Нітроген, хоча певна його частка може вимиватись із їхніх живих тканин, зокрема, під час зневоднення-відновлення оводненості (десикації-регідратації) дернинки після сухих і вологих періодів [13]. Водночас бріофіти можуть секвеструвати елемент, утримуючи його у відмерлій нерозкладеній частині дернинки, а потім знов у формі неорганічних сполук (NH_4^+ , NO_3^-) використовувати завдяки ефективній внутрішній рециркуляції, що є ключовим механізмом збереження та впливу на динаміку обміну біогенного елемента в екологічних системах [16, 22].

Мохоподібні можуть отримувати мінералізовані сполуки Нітрогену – катіони амонію або нітрат-аніони з ґрунту внаслідок видоспецифічних механізмів поглинання [17]. Визначено, що мохи *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. та *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwagr., які формують значну біомасу в тундрових біомах, здатні адсорбувати NH_4^+ та NO_3^- із ґрунту завглибшки 3–8 см [24].

Вплив бріофітів на чисельність і різноманітність угруповань ґрунтової мікробіоти [20, 23] завдяки зміні широкого спектру фізико-хімічних властивостей ґрунту [32, 33] та його водно-термічного режиму [17] сприяє процесам мінералізації, зокрема, нітрогеновмісних органічних сполук до неорганічних форм – NH_4^+ та NO_3^- , які є доступними для поглинання рослинними організмами.

Мета роботи – визначити зміни вмісту мінеральних форм Нітрогену (амонійної та нітратної) у пагонах мохів різних життєвих форм і під моховим покривом для з'ясування впливу умов середовища лісових екосистем на хімічні реакції, пов'язані з фіксацією й обміном біофільного елемента, а також із процесами мінералізації.

Матеріали та методи

Об'єктами досліджень були епігейні види мохоподібних із дослідних ділянок, які відрізнялися за водно-температурним режимом та інтенсивністю освітлення.

Ділянки містилися на території Природного заповідника «Розточчя»: зона повного заповідання старовікових букових лісів Верещицького природоохоронного науково-дослідного відділення, зона стаціонарної рекреації «Верещиця» Яворівського Національного природного парку та зона вирубки 40-річного віку Страдцівського навчально-виробничого лісокомбінату.

Для старовікових букових лісів характерним є значне затінення внаслідок добре розвинутого різновікового підросту *Fagus sylvatica* L. та *Pinus sylvestris* L., що зумовило формування незначного трав'яного і мохового покриву. У зоні рекреаційного навантаження підлісок зберігся лише на невеликих ділянках унаслідок значної кількості порушених ділянок через витоптування й облаштування відпочинкових зон. На території вирубки буково-дубового лісу та соснових насаджень встановлено зниження проективного покриття деревостану, а також значну площу ділянок з порушеним рослинним і ґрунтовим покривом. Наземний моховий покрив у досліджуваних лісових екосистемах виявлено тільки у місцях майже без покриття лісовою підстилкою [6].

Відбір рослинного матеріалу та ґрунту здійснювали у сонячний день (липень 2023 р.) після дощового періоду, що зафіксовано показниками інтенсивності сонячної радіації, водно-температурного режиму повітря, дернинок і ґрунту під ними. Окрім того, дія екологічних чинників змінювалася залежно від умов місцевиростань мохів на різних ділянках заповідних і порушених лісових екосистем (див. таблицю). Погодні умови та мікросередовище місцевиростань мохоподібних були визначальними факторами, які вплинули на результати лабораторних досліджень.

На території досліджених лісових екосистем було визначено по три локалітети розміром 1 м² проективного покриття епігейних видів мохів на дослідній ділянці 10 м². Відзначені місцевиростання несуттєво відрізнялися між собою за мікрокліматичними умовами (див. таблицю). Методом конверта у межах кожного локалітету дослідної ділянки відбирали по 5 індивідуальних проб мохових дернинок (розмір загальної проби до 10 см²) та ризоїдального ґрунту під ними завглибшки до 3 см (до 100 г). Зразки ґрунту під моховим покривом перемішували та відбирали середню пробу, яку використовували для подальшого аналізу.

Для проведення у лабораторних умовах біохімічних досліджень відбирали мохи різних життєвих форм: пухкої дернинки – *Atrichum undulatum* (Hedw.) P.Beauv. і пухкого плетива – *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Schimp. Біоморфна структура пухкого плетива у бокоплідного моху *B. rutabulum* характеризується системою рихлих сплетінь і рясно розгалужених бокових пагонів, які розміщені приблизно в одній горизонтальній площині з головними пагонами та мають незначну кількість ризоїдів. В *A. undulatum* із життєвою формою пухкої дернинки пагони вертикальні, невисокі, здебільшого нерозгалужені та покриті ризоїдною повстю [9].

Для аналізу вмісту катіонів амонію в гаметофіті мохів і в поверхневому шарі ґрунту використовували реактив Неслера [1, 2, 7]. Попередньо ґрунт екстрагували 1 н розчином KCl, пагони – дистильованою водою. До екстрактів із отриманих зразків додавали сегнетову сіль для зв'язування Ca²⁺ та Mg²⁺, які спричиняють опалесценцію розчину, що заважає фотометрії. Оптичну густину в отриманих розчинах із реактивом вимірювали за довжини хвилі 415 нм.

Кількість нітрат-аніонів у пагонах мохоподібних і у ґрунті під моховим покривом визначали за В. І. Барановим зі співавт. [1, 2]. Нітрати екстрагували зі свіжого рослинного матеріалу та ґрунту 1 % оцтовою кислотою. В отриманих екстрактах NO₃⁻ відновлювали Цинком та вимірювали оптичну густину розчинів спектрофотометрично з α -нафтиламіном і сульфаніловою кислотою за довжини хвилі 540 нм.

Вміст вологи у мохових дернинках та у верхньому шарі ґрунту на досліджуваних ділянках заповідних і антропогенно порушених лісових екосистем визначали методом зважування й обчисленням її у відсотках від маси абсолютно сухої речовини [8]. Температуру повітря, ґрунту й у гаметофіті моху вимірювали ртутними термометрами, інтенсивність освітлення на дослідних ділянках – люксметром Ю-116.

Статистичне опрацювання отриманих результатів здійснювали за допомогою програм Microsoft Excel та стандартного пакета статистичних програм «Statistica». Під час проведення кореляційного аналізу результатів, який показує наявність статистичного зв'язку між досліджуваними величинами, використовували значення параметрів повторюваностей варіантів. Оцінку достовірності різниці між варіантами, яку вважали статистично значущою за $p < 0,01$, проводили за t-критерієм Стюдента. Досліди проводили у трикратній повторності.

Результати і їхнє обговорення

Фіксація газоподібної форми N_2 у мохах відбувається завдяки асоціації з нітроген-фіксуєчими ціанобактеріями у спеціалізованих клітинах – гетероцистах. Ключову роль у цьому процесі відіграє фермент – нітрогеназа, яка є каталізатором АТФ-залежного відновлення молекулярного нітрогену до амонію. Оскільки процес потребує багато енергії та чутливий до Оксигену, біологічна фіксація N_2 регулюється на рівні транскрипції складними регуляторними системами, які реагують на низку екологічних факторів навколишнього середовища [12, 25].

Аміак (амоній) – первинний продукт фіксації нітрогену мікроорганізмами, який є «альфою та омегою метаболізму Нітрогену», тобто саме з аміаку починається обмін біогенного елемента у рослинах, ним і закінчується [4]. Амонійний нітроген у рослинних організмах може мати й іншу природу: утворюватися внаслідок окиснення гліцину у процесі фотодихання (гліколатний цикл фотосинтезу), у результаті відновлення нітратів чи вторинного розпаду білків у відмерлих частинах рослин [3, 4]. У рослинах вільний аміак міститься у незначній кількості. Оскільки високі концентрації катіонів NH_3^+ (більш ніж 20 мг/100 г сирової маси) [2] отруйні для клітин, ця мінеральна форма Нітрогену досить швидко залучається у біосинтез органічних нітрогеновмісних сполук. За наявності достатнього вмісту вуглеводів у клітинах NH_3^+ вступає у реакцію прямого амінування з утворенням амінокислот, які безпосередньо використовуються у конструктивному метаболізмі, спрямованому на синтез біополімерів [5].

За результатами проведеного аналізу встановлено, що на антропогенно порушених територіях, зокрема, в зонах рекреації та вирубки, вміст катіонів амонію в мохах був нижчим, порівняно з заповідними ділянками: в *A. undulatum* у 5,6 і 6,8 раза та в *B. rutabulum* у 1,6 і 2,7 раза відповідно (рис. 1). Це може свідчити про вплив екстремальних абіотичних чинників місцевиростань мохів на функціональну здатність мікроорганізмів, насамперед ціанобактерій, які, як відомо, співіснують з мохами на зеленій і бурій частинах дернинки [18], та окисно-відновні процеси перенесення електронів у метаболізмі Нітрогену (див. таблицю). Водночас в *A. undulatum* із досліджуваних територій кількість мінеральної форми Нітрогену в пагонах загалом була більшою, ніж у *B. rutabulum*, що може вказувати на активнішу фіксацію молекулярного нітрогену, на швидкість ферментативних реакцій, а також на інтенсивніше поглинання аміаку із ґрунту завдяки морфологічній організації дернинки. Ендогідричний мох *A. undulatum* краще зберігав вологу в екстремальних умовах території вирубки (відносний вміст води (в. в. в.) у дернинці $39,2 \pm 4,5$ %, тоді як у *B. rutabulum* – $30,7 \pm 3,3$ %) завдяки підземним ризомам, які утворюються з нижньої бурої частини плагіотропного пагона у моховій підстилці, та розвинутій ризоїдній повсті, яка посилює капілярну дію і сприяє швидшому транспорту води та поживних речовин по центральному провідному пучку стебла.

Слід відзначити, що в умовах впливу негативних мікрокліматичних чинників у зоні вирубки на кількість NH_4^+ у мохах, ймовірно, впливала і швидкість окиснення гліцину під час активізації ланцюгових реакцій фотоіндукованого дихання. Припускають, що в умовах стресу (посуха, висока температура) гліколатний цикл забезпечує регуляцію співвідношення АТФ до НАДФ- H_2 , які утворюються у світловій фазі фотосинтезу, та усуває надлишкову енергію, що зменшує таким чином ушкодження клітин [26].

На досліджуваних ділянках старовікового букового лісу в умовах незначної інтенсивності освітлення встановлено позитивну кореляцію між високим вмістом води у дернинках і кількістю мінеральної форми Нітрогену в пагонах мохів (див. таблицю, рис. 1).

Вочевидь, стабільність високих показників вологи у мохоподібних, а також температурного режиму повітря над дернинками та всередині них мала визначальний вплив як на активність нітрогенфіксуєючих мікроорганізмів, так і на ферментативні реакції відновлення молекулярного нітрогену до NH_4^+ . Варто відзначити, що нітрогеназа, яка каталізує реакцію відновлення фіксованого елемента, досягає своєї максимальної ефективності за температури повітря близько 25 °C [37]. В умовах високої вологи та невисоких температур у мохових дернинках, ймовірно, інтенсивніше відбувались і процеси вторинного розпаду білків у їхніх старіючих частинах, що могло зумовити збільшення кількості катіонів амонію у зелених пагонах (рис. 1).

Мікрокліматичні умови місцевиростань мохів

Atrichum undulatum і *Brachythecium rutabulum* на досліджуваних ділянках
заповідних (старовікові букові ліси) і антропогенно змінених
(зони рекреації та вирубки) лісових екосистем Українського Розточчя

Назва виду моху	Температура, °C			Інтенсивність освітлення, тис. лк	Відносний вміст вологи, %	
	повітря над дерниною	у дернині	грунту під дерниною		у дернині	грунту під мохом
Територія старовікових букових лісів (49°58'30.53" Пн. ш.; 23°38'8.99" Сх. д.)						
<i>Atrichum undulatum</i>	24,0-25,0	21,0-23,0	19,5-20,5	35-40	93,7±3,5	75,3±3,2
<i>Brachythecium rutabulum</i>	23,0-25,5	22,5-24,0	20,0-21,5	40-45	71,3±6,4	70,2±5,2
Зона стаціонарної рекреації (49°59'8.46" Пн. ш.; 23°38'33.82" Сх. д.)						
<i>Atrichum undulatum</i>	29,0-30,5	20,5-22,0	22,0-23,0	80-90	45,2±10,0	53,9±6,5
<i>Brachythecium rutabulum</i>	27,0-29,5	21,0-23,0	22,9-24,0	70-85	32,2±7,7	22,2±1,8
Територія вирубки та соснових насаджень (49°56'33.55" Пн. ш.; 23°38'13.20" Сх. д.)						
<i>Atrichum undulatum</i>	35,5-38,0	28,0-32,0	24,0-25,0	110-120	39,2±4,5	35,2±5,6
<i>Brachythecium rutabulum</i>	34,0-36,5	29,5-33,5	25,0-26,5	100-110	30,7±3,3	21,0±1,5

Примітка: у таблиці подано діапазони вимірюваних значень температури та інсоляції; похибка вимірювань не перевищувала 15 %

Установлено, що на території старовікових букових лісів вміст нітрат-аніонів перевищував їхній вміст у мохах із території рекреації та вирубки: в *A. undulatum* у 7,2 і 9,0 разів та у *B. rutabulum* у 2,4 і 3,0 рази відповідно, ймовірно, завдяки стабільнішим умовам середовища, насамперед водного режиму ґрунту, що сприяло вищій здатності дернинки до поглинання мінеральних форм Нітрогену (рис. 1). Окрім того, відомо, що незначна інсоляція середовища може знижувати рівень активності ключових ферментних систем (нітрат-редуктази), які катализують реакції відновлення NO_3^- , внаслідок чого вміст нітрат-аніонів у клітинах рослин може підвищуватись [10].

На досліджуваних територіях лісових екосистем загальна тенденція вищого вмісту катіонів амонію в пухких дернинках *A. undulatum*, порівняно з *B. rutabulum* з біоморфою пухкого плетива, зберігалась і для нітрат-аніонів.

Слід зазначити, що нітрати лише у рослинах перетворюються на аміак. Іони NO_3^- , перш ніж вступити у хімічну взаємодію з вуглеводами або продуктами їхнього перетворення для асиміляції в органічні сполуки Нітрогену, відновлюються до проміжної форми – нітриту, а відтак – до аміаку. У процесі редукції нітратів у рослинах донорами електронів є НАДФ- H_2 і ферредоксин, які забезпечуються світловими реакціями фотосинтезу та внутрішньоклітинним диханням [5, 16].

Мінералізація Нітрогену – біологічний процес, що супроводиться деполімеризацією органічних нітрогеновмісних сполук до неорганічних форм (NH_4^+ , NO_3^-) та залежить від

біотичних і абіотичних чинників ґрунту. Амоніфікація – перша стадія мінералізації білків, нуклеїнових кислот тощо до аміаку (або NH_4^+) та є принципово вагомим процесом у циклі перетворення Нітрогену. Відновлена форма NH_4^+ піддається нітрифікації, яку супроводжує її окиснення нітрифікуючими грамнегативними бактеріями до нітритів і нітратів.

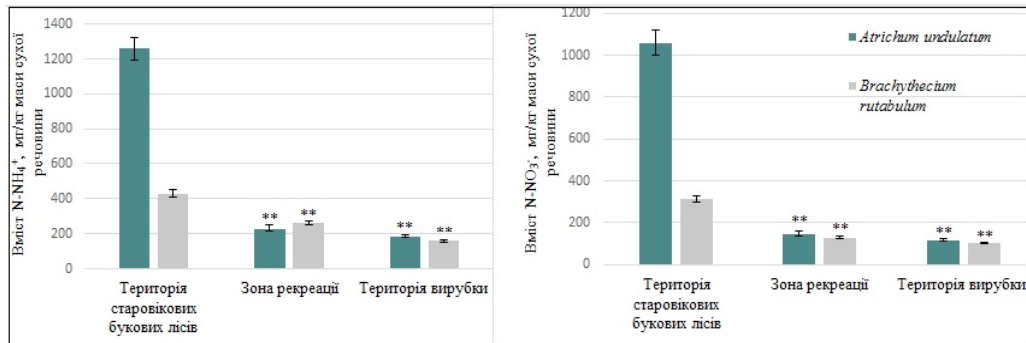


Рис. 1. Вміст амонійної та нітратної форм нітрогену в мохах залежно від екологічних умов місцевиростань у заповідних і порушених лісових екосистемах.

Примітка: різниця між зразками одного виду, порівняно з показниками в умовах старовікових букових лісів, статистично достовірна ** за $p < 0,01$

Результати досліджень з експериментальним видаленням мохового покриву в субтропічних екосистемах і деградованих карстових ландшафтах свідчать, що відсутність дернинок спричинила зниження окремих функцій ґрунту, зокрема, забезпечення елементами-органогенами: загальним Нітрогеном і його мінеральними формами, органічним Карбоном тощо, а також зумовлювала зменшення ефективності функціонування рослинно-мікробного симбіозу в 0–5 см поверхневому шарі, що призвело до змін структури бактеріальних спільнот, їхньої різноманітності, чисельності, загальної біомаси і ферментативної активності [11, 38]. Виявлено, що на ранніх стадіях відновлення рослинності після лісових пожеж наявність мохів, які поступово формували наземний покрив, впливала як на родючість ґрунту, так і на мікробіологічну активність, що відображалося на вищих показниках вмісту, зокрема, Нітрогену, органічного Карбону, а також мікробної біомаси та базального дихання ґрунту [14].

За результатами досліджень встановлено, що на дослідних ділянках старовікових букових лісів відсоток вологи під моховим покривом був вищим, порівняно з вологозабезпеченістю на ділянках у зоні рекреації та вирубки: для *A. undulatum* у 1,4 і 2,1 раза і для *B. rutabulum* – у 3,2 і 3,3 раза, відповідно (див.таблицю). Проте кількість катіонів NH_4^+ у ґрунті під мохами була більшою у *B. rutabulum*, ніж в *A. undulatum* та порівняно з їхньою кількістю під дернинками з порушених територій, що вказує на активні процеси деструкції органічних сполук Нітрогену з кінцевим продуктом амоніфікації – амонієм у стабільніших умовах водного режиму місцевиростань мохів (рис. 2). Мабуть, за більш аеробних умов під пухкими дернинками *A. undulatum* з підземними ризомами значно активніше відбуваються і процеси окиснення аміаку до нітрат-іонів, ніж під пухким плетивом *B. rutabulum*.

Варто відзначити, що важливу роль у деструктивних процесах органічних сполук відіграють, зокрема, ґрунтові мікроорганізми-редуценти, на чисельність і функціональну здатність яких впливає моховий покрив завдяки буферизації вологості й температури ґрунту, зменшенню добових температурних змін, вимиванню лабільних (вуглецевих) сполук із мохів після циклів десикації-регідратації, які слугують джерелом енергії для ґрунтової мі-

кробіоти [34]. Окрім того, бактерії, зокрема, гетеротрофи-амоніфікатори, які беруть участь у процесах дисиміляції нітрогеновмісних органічних сполук, як джерело енергії можуть застосовувати амінокислоти, що слугують донорами електронів. Позаклітинні ферменти, які продукують амоніфікатори, каталізують протеоліз білків, пептидів і дезамінування мономерів.

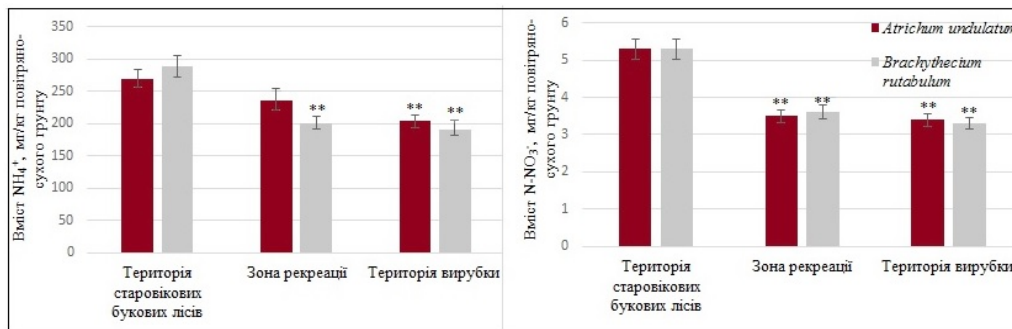


Рис. 2. Вміст амонійної та нітратної форм нітрогену під моховим покривом залежно від екологічних умов місцевиростань у заповідних і порушених лісових екосистемах.

Примітка: різниця між зразками одного виду, порівняно з показниками в умовах старовікових букових лісів, статистично достовірна ** за $p < 0,01$

Встановлено, що під моховим покривом на всіх ділянках порушених і заповідних екосистем загалом вміст нітрат-іонів був низьким, особливо у ґрунті під бріофітами з території вирубки, що зумовлено несприятливими мікрокліматичними умовами, зокрема, водним режимом. Водночас на ділянках старовікових букових лісів кількість нітратів під мохами була найвищою, що свідчить про активніші процеси нітрифікації у поверхневому шарі ґрунту насамперед за стабільних умов зволоження, які супроводжуються окисненням відновленої форми амонію до нітратів (рис. 2).

Варто зазначити, що на кількість іонів NO_3^- у ґрунті впливають і процеси денітрифікації, які відбуваються внаслідок функціонування анаеробних мікроорганізмів, здатних відновлювати нітрати, зокрема, до молекулярного N_2 . Якщо денітрифікація інтенсивно відбувається у слабо аерованих ґрунтах, то, ймовірно, цей процес не мав суттєвого впливу на вміст нітрат-аніонів під дернинками, оскільки моховий покрив збільшує пористість субстрату і покращує газообмін ґрунтового повітря з атмосферним, що послаблює ефект анаеробіозу [20, 33].

Загалом незначний вміст N-NO_3^- під дернинками, вочевидь, пов'язаний із кількістю опадів у період досліджень, що спричинило швидке вилугування ґрунтовими водами високомобільних і динамічних нітратів у глибші його шари, передусім у *A. undulatum*. Водночас амоній, який добре адсорбується негативно зарядженими частинками, є менш рухливим [15], тому вимивався менше (рис. 2).

Вплив лісової підстилки на вміст мінеральних форм нітрогену під моховим покривом вважаємо мінімальним, оскільки мохи поселяються на ділянках, на яких її практично немає.

Таким чином, стабільність мікрокліматичних умов водно-температурного режиму й інтенсивність освітлення на території старовікових букових лісів позитивно впливали на функціональну здатність нітрогенфіксуючих мікроорганізмів і окисно-відновні процеси перенесення електронів у метаболізмі Нітрогену, про що свідчать вищі показники вмісту NH_4^+ у пагонах мохів. Завдяки морфологічній організації дернинки моху *A. undulatum*, по-

рівняно із *B. rutabulum*, краще зберігали вологу як у пагонах, так і в ризоїдальному шарі ґрунту, що зумовило активнішу фіксацію Нітрогену, його обмін та поглинання неорганічної форми елемента. Встановлені найвищі показники вмісту амонію в пагонах мохів на ділянках старовікового букового лісу корелювали із показниками вологості дернинки, що може свідчити і про інтенсивніші процеси вторинного розпаду білків у їхніх відмерлих частинах.

Стабільніші умови середовища, насамперед водний режим ґрунту, на заповідній території сприяли вищій поглинальній здатності моховими дернинками і нітрат-аніонів. Незначна інтенсивність сонячної радіації опосередковано через ферментні системи впливала на редукцію нітратів у мохах, що зумовило збільшення їхньої кількості у зелених пагонах.

Вологозабезпеченість мохових дернинки на дослідних ділянках у зоні рекреації та вирубки була нижчою, ніж на території старовікових лісів, що, своєю чергою, вплинуло на кількість мінеральних форм Нітрогену під моховим покривом. Часте пересихання дернинки за несприятливих умов високої інтенсивності освітлення спричиняє значні втрати нагромаджених сполук Нітрогену і їхнє повільне відновлення у вологі періоди.

У стабільніших умовах водного режиму місцевиростань мохів на заповідній території мінералізація органічних сполук Нітрогену відбувалася активніше, про що свідчать вищі показники вмісту катіонів амонію та нітрат-аніонів під бріюфітами. Загалом за більш аеробних умов під пухкими дернинками *A. undulatum* з підземними ризомами значно інтенсивніше відбувалися процеси окиснення та відновлення мінеральних форм Нітрогену, ніж під пухким плетивом *B. rutabulum*.

Отже, кількість амонійного нітрогену та нітрат-аніонів у гаметофіті мохів насамперед залежала від стабільності умов середовища, головно водного режиму ґрунту, і структурної організації дернинки, що сприяло вищій здатності до поглинання мінеральних форм Нітрогену. У пагонах ендогідричного моху *A. undulatum* з життєвою формою пухкої дернинки здебільшого інтенсивніше відбувалася фіксація елемента, перебіг метаболічних процесів і поглинання його неорганічних форм із ґрунту. Низькі показники вмісту мінеральних форм Нітрогену в пагонах мохів на території вирубки можуть свідчити про значну залежність окисно-відновних процесів метаболізму елемента від екстремальних умов їхніх місцевиростань.

За стабільніших умов едафотопу в старовіковому буковому лісі екологічна роль впливу мохів на поверхневий шар ґрунту проявлялася найбільше, про що свідчать активніші процеси деструкції нітрогеномісних органічних сполук (амоніфікація) та реакції окиснення відновленого амонію до нітратів (нітрифікація).

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Баранов В. І., Гумецький Р. Я. Мінеральне живлення рослин. Лабораторний практикум (з програмою та питаннями для комп'ютерного опитування студентів). Львів: ЛНУ ім. Івана Франка, 2003. 57 с.
2. Баранов В. І., Величко О. І., Карпінець Л. І. Великий практикум з фізіології та біохімії рослин. Розділ 1. Обмін Нітрогену в рослинах. Львів: ЛНУ ім. Івана Франка, 2020. 72 с.
3. Величко О. І. Роль обміну нітрогену в адаптації рослин конюшини лучної до умов нафтозабрудненого ґрунту // Біол. Студії. 2020. Том 14. № 1. С. 105–118.
4. Кобилецька М. С., Терек О. І. Біохімія рослин: навч. посіб. Львів: ЛНУ ім. Івана Франка, 2017. 269 с.
5. Коць С. Я., Михалків Л. М. Нітратредуктаза та її роль у бобово-ризобіальному симбіозі // Физиология растений и генетика. 2019. Т. 51. № 5. С. 371–387.

6. Лобачевська О. В., Рабик І. В., Карпінець Л. І. Епігейні мохоподібні лісових екосистем, особливості їх водообміну та продуктивності залежно від екологічних умов місцевості // Чорномор. ботан. журн. 2023. Т. 19. № 2. С. 187–199.
7. Ніколайчук В. І., Білик П. П. Лабораторно-практичні роботи з ґрунтознавства: навч. посіб. Ужгород: ВАТ «Патент», 1997. 112 с.
8. Польчина С. М. Методичні рекомендації до лабораторних і практичних робіт з ґрунтознавства. Чернівці: ЧДУ, 1991. 60 с.
9. Рабик І. В., Данилюк І. С. Життєві форми мохоподібних (Bryophyta) українського Розточчя // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. біол. 2005. № 1–4 (25). С. 6–11.
10. Arora V., Ghosh M. K., Singh P., Gangopadhyay G. Light regulation of nitrate reductase gene expression and enzyme activity in the leaves of mulberry // Indian J. Biochem. Biophys. 2018. Vol. 55. N 1. P. 62–66.
11. Cheng C., Gao M., Zhang Yu. et al. Effects of disturbance to moss biocrusts on soil nutrients, enzyme activities, and microbial communities in degraded karst landscapes in southwest China // Soil Biol. & Biochem. 2021. Vol. 152. doi: 10.1016/j.soilbio.2020.108065.
12. Dixon R., Kahn D. Genetic regulation of biological nitrogen fixation // Nat. Rev. Microbiol. 2004. Vol. 2. N 8. P. 621–631.
13. During H. J., Van Tooren B. F. Bryophyte interactions with other plants // Botan. J. Linn. Soc. 1990. Vol. 104. P. 79–98.
14. Garcia-Carmona M., Arcenegui V., Garcia-Orenes F., Mataix-Solera J. The role of mosses in soil stability, fertility and microbiology six years after a post-fire salvage logging management // J. Environ. Manage. 2020. Vol. 262. doi: 10.1016/j.jenvman.2020.110287.
15. Geisseler D., Horwath W. R., Joergensen R. G., Ludwig B. Pathways of nitrogen utilization by soil microorganisms // Soil Biol. & Biochem. 2010. Vol. 42. N 12. P. 2058–2067.
16. Glime J. M. Nutrient Relations: Requirements and Sources. Chapt. 8-1. Bryophyte Ecology. 2017. Vol. 1. 8-1-1 Physiological Ecology. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists.
17. Glime J. M. Bryophyte ecology. Physiological ecology. 2019. Vol. 1. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Website: <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1>.
18. Glime J. M. Roles of Bryophytes in Forest Sustainability – Positive or Negative? // Sustainability. 2024. Vol. 16. N 6. <https://doi.org/10.3390/su16062359>.
19. Gundale M. J., Nilsson M.-C., Bansal S., Jäderlund A. The interactive effects of temperature and light on biological nitrogen fixation in boreal forests // New Phytol. 2012. Vol. 194. P. 453–463.
20. Kyyak N. Y., Lobachevska O. V., Rabyk I. V., Kyyak V. H. Role of the bryophytes in substrate revitalization on a posttechnogenic salinized territory // Biosyst. Divers. 2020. Vol. 28. N 4. P. 419–425.
21. Lindo Z., Nilsson M. C., Gundale M. J. Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change // Global Change Biol. 2013. Vol. 19. N 7. P. 2022–2035.
22. Liu X., Wang Z., Li X. et al. High nitrogen resorption efficiency of forest mosses // Annals of Botany. 2020. Vol. 125. N 4. P. 557–563.
23. Maier S., Tamm A., Wu D. et al. Photoautotrophic organisms control microbial abundance, diversity, and physiology in different types of biological soil crusts // The ISME J. 2018. Vol. 12. N 4. P. 1032–1046.

24. McKane R., Johnson L., Shaver G. et al. Differentiation in uptake of ^{15}N by depth, season, and chemical form in an Arctic tussock tundra plant community // 78th Ann. ESA Meeting, 1993. Bull. Ecol. Soc. Amer. Program and Abstracts, Suppl. Vol. 74. N 2. P. 354.
25. Meeks J. C., Elhai J., Thiel T. et al. An overview of the genome of *Nostoc punctiforme*, a multicellular, symbiotic cyanobacterium // Photosynth. Res. 2001. Vol. 70. P. 85–106.
26. Noctor G., Veljovic-Jovanovic S., Driscoll S., Novitskaya L., C. H Foyer. Drought and oxidative load in the leaves of C_3 plants: a predominant role for photorespiration? // Ann Bot. 2002. 89. N 7. P. 841–850.
27. Permin A., Horwath A. B., Metcalfe D. B. et al. High nitrogen-fixing rates associated with ground-covering mosses in a tropical mountain cloud forest will decrease drastically in a future climate // Functional Ecol. 2022. Vol. 36. N 7. P. 1772–1781.
28. Rousk K., Jones D. L., DeLuca T. H. Moss-cyanobacteria associations as biogenic sources of nitrogen in boreal forest ecosystems // Front. Microbiol. 2013. Vol. 4. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00150>.
29. Rousk K., Sorensen P. L., Michelsen A. What drives biological nitrogen fixation in higharctic tundra: Moisture or temperature? // J. Ecosphere. 2018. Vol. 9. N 2. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2117>.
30. Rousk K., Pedersen P., Prieme A., Michelsen A. Extreme freeze-thaw cycles do not affect moss-associated nitrogen fixation across a temperature gradient, but affect nutrient loss from mosses // Acta Oecologica. 2021. Vol. 113. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103796>.
31. Rousk K. Biotic and abiotic controls of nitrogen fixation in cyanobacteria–moss associations // New Phytol. 2022. Vol. 235. N 4. P. 1330–1335.
32. Siwach A., Kaushal S., Baishya R. Effect of Mosses on physical and chemical properties of soil in temperate forests of Garhwal Himalayas // J. of Tropical Ecol. 2021. Vol. 37. N 3. P. 126–135.
33. Siwach A., Kaushal S., Sarma K., Baishya R. Interplay of moss cover and seasonal variation regulate soil physicochemical properties and net nitrogen mineralization rates in Central Himalayas, India // J. Environ. Managem. 2023. Vol. 345. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.118839>.
34. Slate M. L., Sullivan B. W., Callaway R. M. Desiccation and rehydration of mosses greatly increase resource fluxes that alter soil carbon and nitrogen cycling // J. Ecol. 2019. Vol. 107. N 4. P. 1767–1778.
35. Tobias M., Niinemets Ü. Acclimation of photosynthetic characteristics of the moss *Pleurozium schreberi* to among-habitat and within-canopy light gradients // Plant Biol. 2010. Vol. 12. N 5. P. 743–754.
36. Turetsky M. R. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling // The Bryol. 2003. Vol. 106. P. 395–410.
37. Vitousek P. M., Cassman K., Cleveland C. et al. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation // Biogeochem. 2002. Vol. 57–58. P. 1–45.
38. Xiao L., Zhang W., Hu P. et al. Effect of moss removal on soil multifunctionality during vegetation restoration in subtropical ecosystems // Applied Soil Ecol. 2024. Vol. 194. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2023.105170>.

Стаття надійшла до редакції 14.06.24

доопрацьована 14.10.24

прийнята до друку 22.11.24

**PECULIARITY OF THE CHANGES OF NITROGEN AMMONIUM AND
NITRATE FORMS CONTENT IN MOSS TURFS AND IN THE SOIL UNDER
THEM DEPENDING ON THE LOCAL GROWTH ENVIRONMENTAL
CONDITIONS IN THE FOREST ECOSYSTEMS**

L. Karpinets, O. Lobachevska

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

Bryophytes are a significant source of the Nitrogen in ecosystem, quickly absorbing nutrients from the atmosphere and soil, they accumulate them in the dead part of the moss turf and slowly release them as a result of its mineralization. Regulating temperature and moisture in both turf and soil, mosses provide stable and favorable habitat for microorganisms, particularly cyanobacterias, contributing to the fixation of N_2 in nitrogen-limited forest ecosystems. Therefore, it is important to determine how the microenvironment, depending on ecological conditions, can change the cycle of nutrients in moss turfs. The purpose of the work was to determine of the nitrogen (ammonium and nitrate) mineral forms changes content in moss shoots of various life forms and under moss cover in order to find out the influence of the forest ecosystems environmental conditions on chemical reactions associated with fixation and exchange of the biophilic element as well as processes mineralization. The research objects were epigeic mosses with life form of loose turf – *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. and loose weft – *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Schimp. Moss samples were taken from experimental sites reserved and anthropogenically disturbed territories, which differed in water and temperature regime and light intensity. The Nessler's reagent was applied to determine of the ammonium cations content in the mosses gametophyte and in the soil surface layer, amount of the nitrate-anions was determined according to V. I. Baranov and co-authors. It was established that the content of nitrogen ammonium and nitrate-anions in the mosses gametophyte depended on the stability of environmental conditions primarily water regime and the structural organization of turfs. In shoots with better water supply of the endohydric moss *A. undulatum* from old-growth beeches, the nitrogen ammonium content was 6,7 and 5,6 times higher, compared to the territory of the felling and recreation. The destruction processes of nitrogen-containing organic compounds (ammonification) and oxidation reactions of the reduced ammonium to nitrates (nitrification) took place more actively on reserved areas under more stable conditions of the edaphotope than in extreme conditions of anthropogenically transformed ecosystems.

Keywords: mosses, forest ecosystems, nitrates, ammonium, microclimatic conditions

ОГЛЯД ПОШИРЕННЯ ІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ РОСЛИН НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Ю. Данко, А. Войтків, М. Кобилецька

Львівський національний університет імені Івана Франка

вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

e-mail: yura_danko@ukr.net

nastia4015@gmail.com

myroslava.kobyletska@lnu.edu.ua

Неконтрольоване поширення інвазійних рослин несе загрозу біорізноманіттю, витісняючи аборигенну флору та руйнуючи усталені екотопи. Основними факторами, які сприяють поширенню інвазійних рослин, є людська діяльність, відсутність природних ворогів і конкурентів, а також можливість долати лімітуючі фактори. Було проаналізовано й узагальнено інформацію, пов'язану з поширенням інвазійних видів на території Українських Карпат, межу яких проводять на північному сході по лінії, яка з'єднує міста Судова Вишня, Комарне, Миколаїв, Жидачів, Івано-Франківськ, Коломия та Чернівці, а на заході – по державному кордону. Будучи унікальним екорегіоном, Карпати виконують такі екологічні функції як регулювання водного балансу, захист від ерозії та збереження ґрунтових ресурсів. Окрім того, Карпатський регіон є важливим туристичним і культурним центром, а поширення інвазійних рослин у регіоні негативно впливає на привабливість цих територій для туристів, а також на традиційні види господарської діяльності – лісівництво та сільське господарство. У процесі аналізу виділено основні напрями досліджень, пов'язаних із проблематикою поширення адвентивної флори в Карпатському регіоні, а саме: створення списків інвазійних рослин для певних регіонів, дослідження походження та способів поширення інвазійних видів, розроблення методів боротьби або превентивних дій, щоб запобігти поширенню та мати змогу прогнозувати майбутню експансію адвентивних видів. Домінантними родинами за кількістю інвазійних видів в Українських Карпатах є Айстрові (*Asteraceae*), кількість видів яких становить від 18 до 30 %, Капустяні (*Brassicaceae*) – 8–12 % та Злакові (*Poaceae*) – 8–10 %. За часом занесення співвідношення археофітів і кенофітів становить близько 1:2,5 у всіх областях, окрім проаналізованих регіонів Івано-Франківської області, де співвідношення було або обернене, або 1:1. Переважаючими локалітетами походження є середземноморське, північноамериканське та ірано-туранське.

Ключові слова: інвазійні види, Українські Карпати, алелопатія, біорізноманіття, інвазійна флора

Однією з найбільших загроз для рослинного біорізноманіття є поширення інвазійних видів. Наслідки цього поширення вже вийшли за межі сільськогосподарських проблем і стали проблемами довкілля. До інвазійних видів рослин, згідно зі схемою бар'єрів за D. Richardson et al. (2000), залучають види, які натуралізувались і утворюють у великій кількості репродуктивні особини, часто на значній відстані від батьківських, і потенційно можуть поширюватися на великі відстані, долаючи обмежувальні бар'єри [9]. Екологічна ціна інвазій чужорідних організмів — непоправна шкода, завдана природним видам, оселищам та екосистемам. Окрім екологічних, значним чинником впливу є і економічні збитки, серед яких ті, які завдані сільському господарству, витрата коштів і ресурсів на

відновлення аборигенних популяцій, на боротьбу з адвентивними рослинами та ін. У світовому масштабі вони налічують мільярди доларів щороку [41].

Україна гостро зіткнулася з проблемою інвазійних рослин в останні кілька десятиків років. Природні умови, особливості історичного, соціологічного розвитку та географічного розташування сприяли активному поширенню чужорідних рослин на її теренах. Зростання інвазійного потенціалу видів разом зі зростаючою трансформацією рослинного покриву та зі зміною клімату призводить до перерозподілу видового складу, підвищення інвазійної складової рослинних угруповань, появи нових екологічних ніш і новостворених рослинних угруповань [59].

Особливу увагу в розрізі проблематики інвазійних видів України привертає до себе Карпатський регіон, який чи не найбільше підлягав поширенню інвазій ще з давніх часів. Карпати займають площу понад 200 000 км² у Центральній і Східній частині Європи й розділені між сімома країнами: Чехією, Словаччиною, Польщею, Україною, Румунією, Австрією та Сербією. Карпатські гори є важливим осередком широкого біорізноманіття фауни та флори, саме тому Всесвітній фонд дикої природи (WWF) класифікував Карпати як «один із 200 екорегіонів у всьому світі, які вирізняються своїм біорізноманіттям». Проте в останні десятиліття навантаження на Карпатський регіон значно зростає через активну антропогенну діяльність, зміни клімату і процеси глобалізації, які сприяють ще сильнішому поширенню інвазійних рослин на території Карпатського масиву. Дослідження інвазійних рослин, а саме їхнього алелопатичного впливу, процесів конкуренції та моделювання й прогнозування майбутнього поширення може допомогти в майбутньому зупинити експансію неаборигенних видів [54]. Для цього потрібно підходити системно до вивчення питання та намагатися досліджувати цей регіон не лиш у межах однієї країни, а й у транскордонній площині, досліджуючи це питання комплексно.

Наше дослідження спрямоване на вивчення розповсюдження інвазійних рослин в Українських Карпатах. Межу Українських Карпат на північному сході проводять по лінії, яка з'єднує міста Судова Вишня, Комарне, Миколаїв, Жидачів, Івано-Франківськ, Коломия та Чернівці. Вона розділяє окраїнні частини лісостепу Східноєвропейської рівнини та передгірні луково-широколистяні рівнини Прикарпаття. Південна та західна межі пролягають по державному кордону [2]. Для аналізу використовували інформацію, присвячену поширенню інвазійної флори на території Карпат, яка була у відкритому доступі. Предмет досліджень – стан флори Українських Карпат у площині поширення неаборигенних видів. Об'єктом дослідження є експансія інвазійних видів рослин у Карпатському регіоні. Мета роботи – проаналізувати дослідження, пов'язані з адвентивною рослинністю Українських Карпат, і сформулювати узагальнену інформацію про поширення інвазій у цьому регіоні, зрозуміти напрями досліджень наукової спільноти в розрізі цього питання та сформулювати висновки про стан вивченості адвентивних рослин, їхнього поширення та чинників, які на них впливають, наявності рішень і методів боротьби з ними.

Проблематика поширення адвентивних видів на території Карпатського регіону є досить значущою та притягує увагу дослідників. Проаналізувавши літературу, пов'язану з цією тематикою, можна зробити висновок про домінування кількох напрямів у її дослідженні. Науковці намагаються створювати списки інвазійних рослин для певних регіонів, досліджувати походження та способи поширення неаборигенних видів, розробляти методи боротьби або превентивних дій для запобігання поширенню та прогнозування майбутньої експансії неаборигенних видів [3, 4, 9, 10, 21, 26, 28, 32, 38, 41, 45, 51, 55, 59].

Чинники, які впливають на поширення інвазійних видів

Одним із найголовніших чинників поширення адвентивної флори є людина. Антропогенний вплив призводить до стрімкого поширення інвазій. Географічні бар'єри (океани, моря, гори), які колись були лімітуючими, почали нівелюватися з пришвидшенням науково-технічного прогресу та глобалізаційних процесів. Хоч інтродукційні перетворення розпочалися давно, та одним зі значних поштовхів стало саме транспортування вантажів в епоху колоніалізму після 1500 р., який можна вважати першим етапом посиленого проникнення чужорідних видів на різні території. Друга велика зміна у світі ринку і сільського господарства відбулася в епоху промислової революції у XIX ст., коли людина свідомо чи несвідомо привносила види в нові райони [50].

Спрямована інтродукція видів на нові території зазвичай має на меті позитивні зрушення, проте є багато випадків, коли чи то через хибні прогнозування, недосконалість тогочасних дослідів і даних, чи навіть через недбалість нововнесені рослини спричиняли жахливу деградацію біорізноманіття тих екотопів, у яких поширилися. Яскравим прикладом такої негативної інтродукції є борщівник Сосновського (*Heracleum Sosnowskyi* Manden.). Це багаторічна рослина, яка належить до родини зонтичних (*Apiaceae*) і походить з Кавказу. Інтродукція борщівника на територію України відбувалася в 40–50-х роках XX ст. з метою використання його як силосної культури для забезпечення фуражу худобі. Але згодом виявилось, що молоко, отримане після годівлі корів борщівником, має низьку якість, а споживання рослин спричиняло у худоби злоякісні пухлини. Виходячи з названих невтішних результатів, від такої годівлі відмовились, а осередки інтродукції не були піддані очищенню. Така безвідповідальність призвела до подальшого проникнення й експансії борщівника на нові території. Рослина активно поширюється і з кожним роком займає нові екотопи. Основними районами поширення цього чужорідного виду є прибережні зони річок. Зокрема, на Закарпатті основними районами поширення є річки Латориця, Тиса, Уж та їхні притоки [3, 33]. Поширення борщівника у Львівській області припадає переважно на гірські райони (Турківський, Сколівський, Старосамбірський, Дрогобицький, Радехівський) і оцінюється в 1056 га (станом на 2014 рік) [17]. Значну експансію *Heracleum Sosnowskyi* спостерігають також в Івано-Франківській і Чернівецькій областях [27, 33].

Не всі представники адвентивної флори, завезені людиною, високоінвазійні, більшість із них є здичавілими інтродуцентами. Прикладами таких рослин є калачики мавританські (*Malva mauritana* L.), мальва мускатна (*Malva moschata* L.), рожа садова (*Alcea rosea* L.), люцерна посівна (*Medicago sativa* L.). Ці рослини було колись завезено до України як декоративні чи сільськогосподарські, але з часом їхнє поширення вийшло з-під контролю [13].

Людська діяльність і розширення урбаністичних процесів, безперечно, веде до трансформації навколишнього середовища і до деградації біорізноманіття. Антропогенна трансформація флори сприяє синантропізації рослинного покриву, велику кількість якої становить саме антропогенна складова. Це призводить до зменшення площ аборигенної, не синантропної рослинності. Навіть на територіях, що охороняються, частка синантропної флори може сягати 41 %. Характерними представниками інвазійної-синантропної флори є амброзія полинолиста (*Ambrosia artemisiifolia* L.), полин однорічний (*Artemisia annua* L.), хрениця густоцвіта (*Lepidium densiflorum* Schrad.), клен ясенolistий (*Acer negundo* L.), стенактис (*Stenactis annua* L.), золотушник канадський (*Solidago canadensis* L.) та ін. [16]. Часто інвазійні види виступають у ролі піонерів поширення на антропогенно змінених

території, входячи до складу рудеральної чи синантропної флори. Так, під час аналізу урбофлори в м. Новий Розділ виявлено 116 синантропних видів, 54 з яких є адвентивними [25, 47]. Швидкому поширенню інвазій у складі піонерної рослинності значною мірою сприяє активне використання транспортних шляхів. Так, в аналізі залізничних районів двох міст – Люблін, південно-східна Польща, та Львів, західна Україна, – які сполучені між собою залізничними й іншими видами транспортних шляхів, загалом зареєстровано 70 інвазійних видів. Представлений видовий склад інвазій двох міст на 81,4 % був однаковий, що свідчить про значну кореляцію між видовим складом двох міст і їхнім тісним транспортним сполученням. Розбіжність становила – 8,5 % у Любліні та 10 % у Львові [46]. Твердження про значний вплив транспортних шляхів на поширення неаборигенної рослинності підтверджують досліді й учених зі США. Вчені показали, що кількість адвентивної рослинності, знайденої безпосередньо біля залізничних шляхів, була майже удвічі більша, ніж на відстані в 1–3 км від дорожньої артерії [56]. Про вплив транспортних шляхів на поширення адвентивної рослинності також вказують і дослідження, проведені в Китаї [58].

Дослідження інвазійних видів відіграє значну роль у розумінні складу ценозів, тенденції їхньої зміни та динамік сукцесій. Вивчення поширення адвентивних рослин саме як піонерів рудеральної та синантропної рослинності є актуальним у розрізі російсько-української війни та мілітарної трансформації значних територій нашої держави, відновлення природного рослинного покриву, яке на етапах заростання відбуватиметься за участю піонерної рослинності [47].

Ще одним вагомим чинником, який впливає на поширення адвентивної флори, є зміна клімату. Кліматичний фактор є одним із вирішальних у формуванні кількісного і якісного складу рослинного біорізноманіття. Оскільки клімат в Україні стає посушливішим, а зміни пір року – дедалі різкішими, то відбувається додаткове навантаження на аборигенну рослинність і, навпаки, формування сприятливих умов для подальшого поширення інвазій. Згідно з дослідженнями середньорічних показників температурного режиму, в період 1991–2010 рр. середньорічна температура зросла на 0,8 °C щодо значень, які фіксувалися за період 1961–1990 рр. Зростання літніх екстремальних температур негативно впливає на поширення окремих видів аборигенної флори, а для деяких видів несе загрозу повного зникнення. Багато рослин (дуб звичайний, ялина європейська, бук лісовий та ін.) за останні роки значно скоротили свій ареал, адже для їхнього існування залишилося мало придатних територій, в основному всі вони зосереджені в карпатському регіоні. Підвищення середньорічної температури сприяє “міграції” адвентивних рослин зі Середньої Азії та Середземномор’я, а також їхній швидкій адаптації [8, 11, 20, 23].

Не менш важливе значення для поширення адвентивної флори мають особливості екотопів майбутньої інвазії: рельєф, характер аборигенної флори, алелопатична взаємодія між рослинами та наявність природних ворогів. Так, вже згадуваний борщівник Сосновського, який з’явився на території України з Кавказу, поширюється переважно в гірських районах. Клен американський (*Acer negundo* L.) витісняє місцеві ясени та в’язи, адже є більш конкурентоспроможним [13]. У нещодавніх дослідженнях, спрямованих на прогнозування, за допомогою комп’ютерних моделей майбутнього поширення інвазій на території Німеччини було показано, що одним із визначальних факторів проникнення й освоєння адвентивної рослинності є кліматичні умови, а саме їхня зміна. Науковці стверджують, що кліматичні фактори, тип ґрунту і транспортна інфраструктура мають велике значення для поширення інвазійних рослин і відіграють навіть більшу роль у поширенні видів, ніж міжвидова конкуренція, яка є актуальною тільки для певних видів [52].

Усі ці чинники мають велике значення у поширенні адвентивних рослин на значні відстані. Хоча, безперечно, природні процеси не є статичними, а зміна клімату, різного роду міграційні процеси та коливання чисельності видів відбувалися завжди, але розвиток людського суспільства та глобалізація настільки пришвидшили ці перебудови, що людство несподівано для себе зіткнулося з багатьма загрозами, серед яких загроза біорізноманіттю є однією з найнебезпечніших.

Типи просторового поширення адвентивної рослинності

Однією з особливостей інвазійних видів рослин є стрімке поширення та захоплення нових ареалів зростання. Серед просторових моделей поширення інвазійних рослин можна виділити три основних типи: стрічковий, суцільний, змішаний. Стрічковий тип поширення пов'язаний із наявною мережею річок і є характерним для більшості мезофітів і гідрохорів. Такий тип характерний для *Acer negundo* L., *Impatiens glandulifera* Royle, насіння цих видів для свого росту потребує трохи порушеного ґрунтового покриву, який з'являється у післяповенецький період [4]. Суцільний тип характерний для рослин, пристосованих до широкого спектру поширення (гідро-, баро-, антропо-, анемохорія тощо). До цього типу просторового розподілу належать *Robinia pseudoacacia* L., *Solidago canadensis* L., *Ambrosia artemisiifolia* L. Змішаний тип просторового поширення характерний для *Helianthus tuberosus* L., *Reynoutria aggr.* (*R. japonica* Houtt., *R. bohemica* Chrtek & Chrtkova) та *Fraxinus pennsylvanica* L. Для цього типу характерний просторовий розподіл уздовж річково-долинних коридорів, на узбіччях доріг, будівельних майданчиках, смітниках, а також на вторинних луках і в лісах. Одним із характерних представників, який поширюється саме змішаним типом, є вже згадуваний високоінвазійний вид борщівник Сосновського (*Heracleum sosnowskyi* Manden). Значне поширення цього виду відбувається уздовж берегів річок, також уздовж автомобільних доріг і в інших зонах антропогенного впливу [4, 33].

Алелопатичний вплив інвазійних рослин

Успішність інвазійного процесу в ценозах пов'язана з біохімічною взаємодією між рослинами в угрупованнях. Вивчення цих процесів є одним із ключових для розуміння поширення адвентивної флори та в розробці ефективних методів для контролю їхнього розповсюдження. Саме алелопатичні взаємодії мають велике екологічне значення для формування видового складу ценозів [22].

Термін «алелопатія» походить від грецьких слів *allelo-* та *-pathy* (що означає «взаємна шкода», або «страждання») і трактується як взаємний вплив рослин унаслідок виділення фізіологічно активних речовин, як взаємодія рослинних екзометаболітів або як патологічний взаємовплив. Рослинний організм виробляє біологічно активні речовини, які виконують функцію екологічних хеморегуляторів і належать до важливих чинників середовища, котрі визначають структуру, динаміку і продуктивність рослинних угруповань. Переважною частиною біологічно активних речовин, які виконують алелопатичну функцію, є вторинні метаболіти рослини. Сюди належать такі групи речовин як феноли, алкалоїди, терпеноїди, глюкозинолати, ізотіоціанати, бензоксазиноїди та інші продукти життєдіяльності [40, 43, 44]. На сьогодні відомо понад 10 тис. хімічних речовин, які синтезуються рослинами, основна маса яких належить до вторинних метаболітів. До речовин, що проявляють алелопатичну активність, належать різні групи хімічних сполук – від простих газів до високомолекулярних танінів [14].

Алелопатичний вплив однієї рослини на іншу відбувається різними шляхами (активно, пасивно), і навіть після смерті донора триває його вплив на навколишнє середовище. Прижиттєві виділення поділяються на активні й пасивні, останні утворюються,

наприклад, внаслідок вимивання речовин із листя опадами. Леткі виділення рослин можна поділити на три типи: фітогенні (активні), частково-пасивні виділення неушкоджених органів рослин; фітонциди – виділення пошкоджених тканин, що виникають унаслідок порушення цілісності клітин і автолізу; міазмени – виділення з відмерлих, гниючих тканин. Водорозчинні виділення також поділяють на три типи: активні, або екsudати, пасивні, або дифузати, і посмертні, або сапроліни [7].

Дослідження багатьох учених підтверджують тезу про прямий вплив алелопатичних процесів на формування ценозів. Вивчення водорозчинних виділень показало їхню безпосередню дію на навколишні рослини. Витяжки з багатьох високоінвазійних рослин, залежно від концентрації, виявляли значний вплив на ріст і розвиток тестових рослин. Варто відзначити, що ця дія не завжди мала згубний характер, вона могла стимулювати ріст як цілої рослини, так і її певного органа [6, 15, 22].

Вивчення алелопатичних процесів є важливою складовою цілісного розуміння функціонування ценозів і раціональної взаємодії людини з ними. Такі сфери як сільське господарство, медицина, екологічні й економічні зв'язки напряду залежать від стану навколишнього середовища та рослинного біорізноманіття. Дослідження цих явищ є важливим для аналізу хімічних і біологічних процесів взаємодії між рослинами, що сприяють розподілу та чисельності видів у рослинних угрупованнях та мають важливе значення для розуміння поширення інвазійних рослин на нові території.

Поширення інвазійної флори на території Українських Карпат

Як зазначалося вище, досліджуванам ареалом поширення адвентивної рослинності було обрано регіон Українських Карпат. Для більшої наочності й розуміння районної поширеності інвазій аналіз і подальше представлення результатів проводили з географічною прив'язкою до областей. Слід зазначити, що, незважаючи на районування згідно з областями, аналіз поширення інвазій пов'язаний лише з тією місцевістю, яка входить до визначеної території Українських Карпат, тобто з північного сходу вона обмежується по лінії, яка з'єднує міста Судова Вишня, Комарне, Миколаїв, Жидачів, Івано-Франківськ, Коломия та Чернівці, а південна та західна межі пролягають по державному кордону України [2].

Поширення інвазійних видів у Карпатському регіоні Закарпатської області

Сучасна Закарпатська область лежить на південному заході України та межує з Румунією, Словаччиною, Угорщиною і Польщею. Її площа становить 2 % території держави і розташована за головними карпатськими хребтами, що зумовлює її географічну віддаленість. Закарпатська область перебуває в межах двох великих фізико-географічних одиниць – Карпатської гірської (4/5 території) та Закарпатської низовинної. Якщо природні умови останньої (рельєф, клімат, ґрунтово-рослинний покрив тощо) майже скрізь сприятливі для господарського освоєння людиною, то в Карпатах найкращі умови для цього мають міжгірні улоговини, долини рік, пологі схили і частково низькогір'я. Сукупність унікальних історичних, географічних, природних особливостей Закарпаття сформувала унікальне біорізноманіття, яке суттєво відрізняється від інших регіонів України [5, 34].

Порівнюючи ступінь видового різноманіття адвентивних рослин між Закарпатською обл. та іншими територіями деяких європейських держав, можна зробити висновок, що Закарпаття входить до числа регіонів із найбільшою кількістю інвазійних рослин. Загальна кількість адвентивних видів рослин, виявлених на території Закарпаття, становить 296 видів, а включаючи групу неспонтанних видів, чисельність адвентивної флори сягає 508 видів. Найчисленнішими родинami (за кількістю видів) є Айстрові (*Asteraceae*) 51 вид

(18,0 % від загальної кількості), Капустяні (*Brassicaceae*) – 34 (12,0 %) та Злакові (*Poaceae*) – 29 (10,2 %). Найчисленнішими родами є *Vicia* (8 таксонів), *Euphorbia* (7) та *Bromus* (6). Ареалами, звідки походить найбільша кількість інвазійних видів, є північно- та південно-американські, що налічують 46 (15,5 %) видів. Найпроблемнішими видами для довкілля на Закарпатті є *Acer negundo* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A.Gray, *Helianthus tuberosus* L., *Fraxinus pennsylvanica* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Impatiens glandulifera* Royle., *Reynoutria japonica* Houtt., *Reynoutria bohemica* Chrték & Chrtková, *Robinia pseudoacacia* L., *Solidago canadensis* L., та *Solidago gigantea* Aiton [4, 26].

Розподіл інвазивних видів за часом занесення є нерівномірним. Основна переважаюча група – це кенофіти, тобто види, занесені після 1500 р. Співвідношення груп археофітів до кенофітів становить близько 1 : 2,6. Більшість інвазійних видів рослин потрапили на територію Закарпаття з кінця XIX ст. до середини 50-х років XX ст. Інвазійні види на територію Карпат, у тому числі на Закарпаття, людина завозила часто не опосередковано, а з певною метою. Види переважно інтродукували, щоб використовувати як декоративні в садовому та лісовому господарстві, для задоволення потреб у лікарській і технічній сировині тощо. З часом минув етап акліматизації, і більшість видів із тих чи інших причин змогла натуралізуватися за межами місць культивування з подальшим створенням рослинних угруповань [4].

Занепад агропромислового сектору в ранні часи становлення України, важкий перехід від планової до ринкової економіки, несприятливі зміни клімату, низький рівень управління, різного роду антропогенні чинники та відсутність довгострокової стратегії боротьби з інвазійними видами призвели до того, що територія Закарпаття підлягає стрімкому поширенню діаспор інвазійних рослин. Багато цих видів є саме високоінвазійними та поведуться дуже агресивно, витісняючи аборигенні рослини і займаючи дедалі новіші оселища, що може призвести до значних неприємних екологічних та економічних наслідків [4, 26].

Людська діяльність спричинює поширення інвазій і на заповідні території. У дослідженнях синантропної флори Ужанського НПП виявлено 118 видів адвентивної флори. Найчисленнішими родинами як для синантропної, так і для адвентивної рослинності є *Asteraceae*, *Brassicaceae* та *Fabaceae*, що відповідає загальному розподілу по території Закарпаття. Переважають однорічники та малорічники – 77 видів, багаторічних лише 41 вид. Первинне походження переважно середземноморське та північно-, південно-американське [12].

У межах річки Латориця було досліджено видове багатство, флористичний склад і різноманіття екосистем субальпійського та лісових поясів. Адвентивні види виявлено в багатьох досліджуваних поясах, серед яких є деградовані буково-темнохвойні ліси після суцільної рубки, вторинні пасовищні луки, що сформувалися на місці букових лісів, вторинні сіножатні луки, що сформувалися на місці букових лісів, напівприродні буково-темнохвойні ліси, що перебувають у стадії відновлення після рубок, а найбільша кількість – у рудеральних угрупованнях. Згідно з цими даними, вчені зробили висновки, що деградація і фрагментація екосистем суттєво сприяє поширенню адвентивних видів у природні ценози, в той час як рідкісні види зникають. На поширення адвентивних видів значною мірою впливає людська діяльність, наявність транспортних шляхів і особливості ценозу. Зокрема, було помічено, що на проникнення інвазій впливає зімкнутість крон дерев. Адвентивні види не виявлено в природних і модифікованих лісах, де зімкнутість крон становить 0,6–0,9, оскільки під покривом лісу формуються особливі екологічні

умови. Також не зафіксовано проникнення чужинців у високі гірські пояси, де панують специфічні екологічні умови, що слугують лімітуючим бар'єром [18].

Ще одним цікавим дослідженням вітчизняних вчених є намагання передбачити майбутнє поширення інвазій. Було змодельовано ймовірне поширення 11 адвентивних рослин у майбутньому на території Закарпаття. Прогнози щодо придатності середовища існування та характеру поширення спроєктували для двох сценаріїв майбутніх змін, що відображають зростання темпів потепління клімату й антропогенних збурень у 2050 та 2100 роках. Досліджуваними видами обрали *Acer negundo* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A.Gray., *Helianthus tuberosus* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Impatiens glandulifera* Royle., *Reynoutria* spp. (*R. japonica* Houtt., *R. bohemica* Chrtk & Chrtkova) та *Robinia pseudoacacia* L., *Solidago* spp. (*S. Canadensis* L., *S. Gigantea* Aiton). Ці види обрали завдяки їхньому широкому розповсюдженню та наявності популяцій на природоохоронних територіях Закарпаття. Відповідно до отриманих результатів моделювання вчені показали значне розширення ареалів інвазійних рослин як у 2050, так і у 2100 рр. з імовірним значним поширенням у природоохоронних зонах Українських Карпат. Такі тенденції мають усі підстави зберігатись, адже превентивна боротьба майже не ведеться. Учені висунули твердження, що поточне планування збереження Українських Карпат має бути докорінно змінено, враховуючи наявність загрози інвазійних видів і намагання розробити довгострокову та всеосяжну стратегію боротьби з адвентивними рослинами [54].

Поширення інвазійних видів у Карпатському регіоні Чернівецької області

Розташована на південному заході країни Чернівецька область займає 8,1 тис. км², що становить 1,3 % площі України. Територію Чернівецької області умовно поділяють на три природно-ландшафтні зони. Північно-східна частина (Прут-Дністровське межиріччя) є хвилястою рівниною, а решта території розташована в зоні Передкарпаття й Українських Карпат [1]. Як і територія сучасного Закарпаття, територія Української Буковини підлягала трансформаційним змінам, пов'язаним з історичними особливостями регіону, прикордонним розташуванням, з розгалуженою мережею залізничних і автомобільних шляхів. Перші дослідження інвазійних рослин на цій території присвячені рослинному покриву Буковини, які проводив Ф. Гербіх (1836, 1853, 1859, 1862, 1864) [36].

Відповідно до даних, оприлюднених 2018 р., адвентивна флора Буковинського Передкарпаття становить 301 вид, які належать до 198 родів, 62 родин і 2 відділів. Найчисленніше в інвазійній флорі представлені родини Айстрові (*Asteraceae*), Злакові (*Poaceae*) та Капустяні (*Brassicaceae*). З часом занесення флора регіону більше представлена кенофітами – 202 (67,1 %) види. Археофітів налічують удвічі менше – 99 видів, що становить 32,9 %. Походження чужорідної флори є переважно середземноморське (76 або 25,5 %), північноамериканське (53 або 17,8 %) та середземноморсько-ірано-туранське (30 або 10,1 %). У спектрі екобіоморфологічних типів домінують терофіти – 183 (60,8 %) види, гемікриптофіти – 67 (22,3 %), значно меншу частку становлять фанерофіти – 17 (5,7 %), що загалом характерно для всіх адвентивних фракцій флори. Основними високоінвазійними видами-трансформерами є *Acer negundo* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Impatiens parviflora* DC., *Phalacrologium annuum* (L.) Pers., *Rudbeckia laciniata* L. і *Solidago canadensis* L., які мають суттєвий вплив на стан рослинного покриву та призводять до значного пригнічення аборигенної флори з імовірністю повного зникнення [36].

Адвентизації рослинного покриву Буковинських Карпат піддалися і заповідні території. Це підтверджують дослідження вчених в НПП "Вижницький". Під час вивчення

синантропної фракції флори НПП «Вижницький», яке здійснювали В. В. Протопопова, М. В. Шевера, І. І. Чорней у 2005 р., виявлено 189 видів із 38 родин, з яких 113 видів належать до апофітної фракції та 76 видів – до адвентивної фракції. У 2015 р. Н. М. Сичак повідомив про знахідку 88 нових видів судинних рослин для території НПП «Вижницький», серед яких 24 види є інвазійними. У 2017 р. в публікації Л. В. Зав'ялової наведено 11 видів інвазійних рослин, які загрожують природному біорізноманіттю парку: *Ambrosia artemisiifolia* L., *Bidens frondosa* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A.Gray, *Cornus canadensis* (L.) Cronq., *Galinsoga urticifolia* (Kunth) Benth., *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal, *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Impatiens parviflora* DC., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Sisyrinchium septentrionale* Bicknell, *Solidago canadensis* L. [9, 36].

У статті за 2021 р., де висвітлено фітоценотичні особливості видів з високою інвазійною здатністю (*Lupinus polyphyllus* Lindl. та *Quercus rubra* L. на території НПП «Вижницький»), зроблено висновок, що *Lupinus polyphyllus* Lindl. домінує в лучних угрупованнях, а *Quercus rubra* L., який був цілеспрямовано інтродукований, наразі формує флористично збіднілі культурні фітоценози й активно відновлюється як у власних, так і в суміжних природних лісових угрупованнях. Ці адвентивні рослини є високоактивними, виявляють тенденцію до спонтанного поширення, здатні змінювати склад і структуру фітоценозів, тому першочергове завдання співробітників парку – це контроль за поширенням цих видів, моніторинг на фітоценотичному та популяційному рівнях, розробка і впровадження заходів із припинення їхньої інвазії [35].

Поширення інвазійних видів у Карпатському регіоні Львівщини

Сучасна Львівська область розташована в західній частині України та належить до історичного регіону Галичина. Площа області 21,831 тис. км², що становить 3,6 % території України. Область займає південно-західну окраїну Східноєвропейської рівнини і західну частину північного макросхилу Українських Карпат. Флористична розмаїтість Львівщини пояснюється географічними особливостями та проляганням транспортних шляхів. У регіоні виділяють п'ять природних районів: гірські Карпати на півдні, до них прилягає Передкарпатська височина, Подільська височина (плато) – в центральній частині, Мале Полісся і Волинська височина – на півночі [19, 30].

У дослідженні науковців із Дрогобицького державного педагогічного університету імені Івана Франка проаналізовано адвентивну флору саме Дрогобицького району. Вони виявили 28 видів інвазійних рослин, які об'єднані у 12 родин, 26 родів, 2 класи та належать до одного відділу *Magnoliophyta*. Переважна більшість рослин за часом занесення – кенофіти (67,9 %): *Galinsoga parviflora* Cav., *Heracleum sibiricum* L., *Acer negundo* L., *Solidago canadensis* L., *Impatiens parviflora* L., *Reynoutria japonica* Houtt тощо. Археофіти становлять лише 32,1 %: *Chamomilla recutita* L., *Capsella bursa-pastoris* L., *Lamium album* L., *Artemisia absinthium* L., *Senecio vulgaris* L. тощо. Аналізуючи адвентивну флору в родинному спектрі, дослідники виділили 4 родини, які є найбагатшими на види і становлять близько 70 %. Домінуючими родинами є *Asteraceae* – 8 видів, *Brassicaceae* – 5, *Poaceae* – 4 та *Lamiaceae* – 3 види. У спектрі життєвих форм переважають терофіти – 53,6 % (за Раункієром) і трави – 85,7 % (за Серебряковим) [24].

У ході інших досліджень поширення інвазійних рослин у східній частині Дрогобицького району виявили 38 неаборигенних видів, які належать до 21 родини та 35 родів. Домінантною родиною є *Asteraceae*, що налічує найбільшу кількість видів – 11 (29,3 % від загальної кількості видів). Родини *Poaceae* і *Fabaceae* налічують по 3 види (7,9 %); родини *Apiaceae*, *Convolvulus* і *Balsaminaceae* – по 2 види (5,3 %); решта 15 родин

представлені одним видом, що становить 2,6 %. За часом занесення переважають кенофіти, а за походженням – північноамериканські [21].

Місто Львів не належить до Передкарпатського регіону, проте дослідження його адвентивної флори є важливим щодо поширення інвазійних видів на гірські райони, адже Львів є важливим транспортним вузлом, розташованим перед Карпатами. Тому вважаємо за доцільне представити результати аналізу адвентивної рослинності міста для кращого розуміння шляхів поширення інвазій. Дослідники з Львівського національного університету імені Івана Франка дослідили синантропну флору м. Львова та, зокрема, її адвентивну складову. Інвазійна фракція синантропної флори в місті Лева представлена 329 видами, що належать до 207 родів, 72 родин і становлять 49,6 % синантропної флори. Це підтверджує зв'язок людської діяльності з поширенням інвазійних видів. Найпоширенішими родинами є *Asteraceae* (16,1 %), *Brassicaceae* (9,7 %), *Rosaceae* (8,2 %), *Poaceae* (7,9 %), а також *Fabaceae* (4,9 %), *Chenopodiaceae* (4 %) і *Lamiaceae* (3,3 %). Дослідники показали, що однією з локацій, яка має найбільше видове різноманіття адвентивних рослин, є залізниця. Тут трапляються такі види як *Ambrosia artemisiifolia* L., *Artemisia absinthium*, *Artemisia verlotiorum* Lamotte., *Bunias orientalis* L., *Cuscuta europaea* L., *Conyza canadensis*, *Geranium sibiricum*, *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Iva xantiifolia* Nutt., *Solidago canadensis* L. *Reynoutria japonica*, що свідчить про залізничний транспорт як один із основних чинників занесення та поширення адвентивних видів рослин [39].

Поширення інвазійних видів у Карпатському регіоні Івано-Франківщини

Територія сучасної Івано-Франківської області є одним із найбільш давньозаселених регіонів України. Вона лежить на стику двох великих природно-географічних підрозділів: Східноєвропейської рівнини та Карпат. Завдяки такому географічному розміщенню область має різноманітний рельєф, де виділяються кілька фізико-географічних частин, відмінних між собою за геологічною будовою, різницею висот над рівнем моря та, відповідно, за рослинним покривом і тваринним світом [32].

Франківська область не стала винятком в експансії на її територію інвазій. Зокрема, за останні роки ці тенденції тільки зросли, а також з'явилися нові види, зокрема, амброзія полинолиста (*Ambrosia artemisiifolia* L.). Найпоширенішими інвазіями в області на сьогодні є вже згадувана амброзія полинолиста (*Ambrosia artemisiifolia* L.), повитиця польова (*Cuscuta campestris* Junk.) і борщівник Сосновського (*Heracleum sosnovskyi* Manden) [29].

За результатами досліджень на території НПП "Гуцульщина" та на його суміжних територіях виявлено 97 адвентивних видів рослин, які належать до 78 родів, 39 родин із 6 класів і 5 відділів. За часом занесення рослинність розподілена майже порівну – 50 видів (51,5 %) – археофіти, 47 видів (48,5 %) – кенофіти. Найбільша кількість інвазійних рослин походить зі середземноморської та ірано-туранської флористичних областей – 44 види (45,3 %). Північноамериканське походження мають 17 видів (17,5 %), із різних частин Азії походять 12 видів (або 12,4 %), з Європи – 8 видів (або 8,2 %) [37].

В інших дослідженнях стану флори на території НПП "Гуцульщина" показано, що серед чужорідних 23 види належать до високопоширених в Україні й розглядаються як види-трансформери: *Acer negundo* L., *Heracleum montegazzianum* Sommier et Levier., *Impatiens parviflora* DC., *Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort., *Reynoutria japonica* Houtt. та ін. [54].

М. Я. Рудейчук-Кобзева у своїх дослідженнях рослинності полігону захоронення токсичних відходів гексахлорбензолу поблизу м. Калуша серед синантропної флори виявляє 22 адвентивних види, що належать до 9 родин і 22 родів. За часом занесення можемо бачити відмінну ситуацію, ніж зазвичай: тут переважають археофіти – 17 видів (77,27 %),

а на частку кенофітів припадає 5 видів (22,73 %) переважно ірано-туранського походження [31].

Контроль і запобігання поширенню інвазійних видів

Найекономніший і найбезпечніший спосіб боротьби з інвазійними видами – це превентивні дії, спрямовані на профілактику та контроль їхнього поширення. Раннє виявлення та швидке реагування є ефективнішими, ніж спроби контролювати вже поширену інвазію. Запобігати поширенню інвазійних видів є важливим завданням з екологічної, економічної та соціальної політики. Важливість цього завдання визначається низкою ключових чинників: збереження біорізноманіття, захист екосистем і екологічної стійкості, уникнення економічних втрат у сільському господарстві, захист водних ресурсів та здоров'я людей.

Однією з найважливіших складових у контролі за адвентивними рослинами є грамотне управління та координованість стратегій у боротьбі з інвазіями. Часто дії людини у відповідь на вплив біологічних вторгнень є запізненими та слабкими, тому суттєво не пом'якшують завдану біорізноманіттю шкоду. Щоби змінити цю тенденцію, необхідні скоординовані рішення на різних рівнях (регіональному, глобальному) за участю влади, наукової спільноти, населення і за тісної співпраці між державами. Централізовані дії та інвестиції мають координуватися національними центрами, щоб економічна ефективність і стійкість зусиль контролю були максимальними. Найефективнішими є якомога раніше виявлення та пошуки і прийняття рішень до того часу, як експансія стане майже необоротною [45]. Грамотний моніторинг і превентивні дії можуть уберегти Україну від нових інвазій [10]. Саме тому важливим є контроль не тільки над ненавмисними інвазіями, а й над інтродукціями рослин. Впровадження сучасних систем контролю за ввезенням рослинного матеріалу через кордони, моніторинг екосистем і проведення освітніх та інформаційних робіт із населенням, інтеграція заходів контролю на всіх рівнях, залученість влади на місцях, транскордонні зусилля, забезпечення пріоритетності й використання ресурсів оптимальним шляхом може зменшити ризики інвазій ще на початковому етапі [49].

Окрім контролю за поширенням нових інвазій, необхідно також звертати увагу на адвенти, які вже встигли акліматизуватися та “вкорінитися” в нові біотопи, адже багато з них є високоагресивними видами, що можуть трансформувати навколишнє середовище. Наявні методи боротьби з інвазійними видами рослин можна розподілити на механічні, хімічні та біологічні.

Механічний метод передбачає пряме фізичне втручання з метою видалення цих видів з екосистеми. Видалення рослини може відбуватися по-різному, залежно від її життєвої форми, пристосувань і анатомічних особливостей, від цілковитого видалення з кореневою системою, або ж видалення надземної частини для запобігання утворенню насіння. Основними механічними способами є систематичне косіння надземної частини рослини, яке зменшує її фотосинтетичну активність і унеможливує утворення насіння; викорчовування рослин разом із кореневою системою, що є ефективним способом боротьби з багаторічними інвазійними видами, які можуть регенерувати з кореневих залишків; мульчування — накладання шару мульчі (органічного або синтетичного матеріалу) на поверхню ґрунту навколо інвазійних рослин для створення несприятливих умов для їхнього росту і розмноження, блокуючи світло та знижуючи доступність поживних речовин; випалювання — контрольоване спалювання інвазійної рослинності; а також оранка або дискування. Перевагами механічних методів є відсутність хімічного

забруднення, швидкий ефект і можливість застосування у великих масштабах або у важкодоступних місцях. Серед недоліків — необхідність багаторазового видалення для забезпечення довгострокового ефекту, висока трудомісткість і вартість за виконання на великих площах, а також значний ризик пошкодження ґрунтово-рослинного шару [38, 57].

Хімічний метод передбачає використання хімікатів, зокрема, гербіцидів, для контролю чисельності інвазійних рослин. Серед переваг цього методу — висока ефективність, що дає змогу швидко й ефективно знищувати великі площі інвазійних рослин (це особливо важливо для сільськогосподарських угідь або природоохоронних зон), а також здатність видаляти багаторічні рослини з потужною кореневою системою, яку важко знищити механічними методами. Ще однією перевагою є гнучкість у застосуванні, що дає можливість вибирати оптимальну стратегію залежно від виду рослин і від умов середовища. Проте, попри свою ефективність, цей метод має значні недоліки: хімічне забруднення середовища та негативний вплив на іншу рослинність [38, 57].

Біологічний метод — це застосування природних механізмів у боротьбі з адвентивними видами. Головним принципом є використання механізмів конкуренції між організмами, що дає змогу відновити екологічний баланс. Найхарактернішим способом такого контролю популяцій є використання природних ворогів і конкурентоспроможних видів рослин. Використання паразитичних видів грибів, бактерій, рослин, комах та інших організмів, здатних жити на адвентивних рослинах, є дієвим механізмом у боротьбі з інвазіями, а також таким, який не забруднює навколишнє середовище. Недоліками цього методу є тривалість процесу та ризики, що нововведені біологічні агенти можуть стати шкідливими для інших видів і призвести до ще більшого дисбалансу екосистеми. Іншим підходом до використання біологічних речовин може бути підвищення системної стресостійкості адвентивних рослин із застосуванням фітогормонів та еліситорів [38, 42, 53, 57].

Висновки

Згідно з проаналізованими дослідженнями, пов'язаними з адвентивною рослинністю Українських Карпат, можна зробити висновок, що поширення інвазійних видів несе загрозу безпосередньо Карпатському регіону та біорізноманіттю всієї України, витісняючи аборигенну рослинність і трансформуючи усталені екотопи. Одним із основних чинників активного поширення адвентивних рослин є людська діяльність, а саме пришвидшені темпи глобалізації й урбанізації, зокрема, розбудова транспортних шляхів. Домінантними родинами за кількістю інвазійних видів, поширених на території Українських Карпат, є Айстрові (*Asteraceae*), кількість видів яких становить 18–30 %, Капустяні (*Brassicaceae*) — 8–12 % та Злакові (*Poaceae*) — 8–10 %. За часом занесення співвідношення археофітів і кенофітів становить близько 1:2,5 у всіх областях, окрім проаналізованих регіонів Івано-Франківської області, де співвідношення було або обернене, або 1:1. Переважне походження видів — середземноморське, північноамериканське й ірано-туранське. Домінуючими напрямками досліджень адвентивної рослинності Карпат є створення списків інвазійних рослин для певних регіонів, виявлення походження та способів поширення інвазійних видів, розроблення методів боротьби або превентивних дій для запобігання поширенню та прогнозування майбутньої експансії адвентивних видів. Відмічається неналежна увага до планування збереження біорізноманіття Українських Карпат. Регулювання інвазійної рослинності в Україні має вийти на новий якісний рівень із залученням влади, громадськості на різних рівнях і транскордонної взаємодії між державами. Слід розробити довгострокову та всеосяжну стратегію боротьби з адвентивними рослинами і

намагатися здійснювати превентивні дії, спрямовані на недопущення поширення інвазій на нові території. Дослідження алелопатичної взаємодії в ценозах процесів конкуренції та моделювання й прогнозування майбутнього поширення може допомогти в перспективі зупинити експансію неаборигенних видів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Беспалько Р. І., Хрищук С. Ю. Сучасний стан використання земель сільськогосподарського призначення Чернівецької області // Геодезія, картографія і аерофотознімання. 2013. Вип. 77. С. 88–93.
2. Воронай Л. І., Куниця М. О. Українські Карпати. К.: Радянська школа, 1988. 168 с.
3. Вихор Б. І., Проць Б. Г. Борщівник Сосновського (*Heracleum Sosnowskyi* Manden.) на Закарпатті: екологія, поширення та вплив на довкілля // Біологічні Студії / *Studia Biologica*. 2012. Т. 6. № 3. С. 185–196.
4. Вихор Б. І., Проць Б. Г. Інвазійні види рослин Закарпаття: екологічна характеристика та динамічні тенденції поширення // Біологічні Студії / *Studia Biologica*. 2014. Т. 8. № 1. С. 171–186.
5. Гамор Ф. Д. Класифікація видів та угруповань сегетальної рослинності Закарпаття // Укр. ботан. журн. 1987. Вип. 5. С. 36–43.
6. Господаренко Г. М., Лисянський О. Л. Алелопатичний вплив сидеральних культур на пшеницю озиму // Вісн. ЖНАЕУ. Рослинництво, селекція та кормовиробництво. 2015. Вип. 2 (50). Т. 1. С. 190–198.
7. Гнатюк Н. О. Механізми прояву алелопатичної взаємодії рослин // Таврійськ. наук. вісн. 2023. Вип. 131. С. 345–351.
8. Дідух Я. П., Чорней І. І., Буджак В. В. та ін. Кліматогенні зміни рослинного світу Українських Карпат: монографія. Чернівці: Друк Арт, 2016. 280 с.
9. Зав'ялова Л. В. Види інвазійних рослин, небезпечні для природного фіторізноманіття об'єктів природно-заповідного фонду України // Наук. вісн. Чернівецьк. ун-ту. Біологія (Біологічні системи). 2017. Вип. 1. С. 88–107.
10. Зав'ялова Л. Огляд методів дослідження адвентивних рослин // GEO&BIO. 2019. Т. 18. С. 64–76.
11. Зміна клімату: наслідки та заходи адаптації: аналіт. доповідь / [С.П. Іванюта, О. О. Коломієць, О. А. Малиновська, Л. М. Якушенко]; за ред. С. П. Іванюти. К.: НІСД, 2020. 110 с.
12. Кваковська І. В. Аналіз синантропної флори Ужанського Національного природного парку // Наук. зап. Держ. природозн. музею. 2008. Вип. 24. С. 109–114.
13. Кисильов Ю. О., Суханов І. П., Парахненко В. Г. та ін. Адвентивна флора України: географічні особливості поширення // Наук. вісн. НЛТУ України. 2020. Т. 30. № 1. С. 9–13.
14. Кобилецька М. С., Пацула О. І., Романюк Н. Д. та ін. Фізіологія та біохімія рослин: підручник / за ред. проф., д-ра біол. наук О. І. Терек. Львів: ЛНУ ім. Івана Франка, 2023. Т.1. 378 с.
15. Коваль С. П., Єщенко В. О. Алелопатична дія водних витяжок з надземних рослинних решток різних попередників на схожість, початковий ріст і висоту рослин льону олійного // Зб. наук. пр. Уманськ. ДАУ. Ч. 1. Агрономія. 2011. Вип. 69. С. 101–106.
16. Ковтун І. В. Антропогенна трансформація природних ценофлор Кам'янецького Придністров'я (Хмельницька обл.) // Промышленная ботаника. 2003. Вип. 3. С. 14–20.

17. Койнова І. Б., Штойко Р. І. Геоекологічні загрози поширення борщівника Сосновського на території Турківського району Львівської області // Людина та довкілля. Проблеми неоекології. 2015. Вип. 1–2. С. 115–122.
18. Козак О. М. Зміна флористичних характеристик гірських екосистем басейну р. Латориця (Закарпаття) за умов їх деградації // Наук. зап. 2013. Т. 142. С. 66–74.
19. Малиновський К. Флористичне різноманіття Львівщини // Пр. НТШ. Екол. зб. 2001. Т. 7. С. 135–143.
20. Мельниченко О. Л. Аналіз наслідків змін клімату та їхнього впливу на флору України на прикладі Миколаївської області // Наук. вісн. НЛТУ України. 2009. Вип. 19. № 14. С. 300–305.
21. Монастирська С. С., Біла М. І., Задільська І. Б., Гункевич С. І. Поширеність інвазійних видів у Дрогобицькому районі та їх вплив на біорізноманіття // Acta Carpathica. 2022. № 2. С. 38–46.
22. Москалик Г. Г., Легета У. В. Алелопатичні властивості деяких інвазійних видів рослин-трансформерів // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. біол. 2019. № 1 (75). С. 73–79.
23. Оцінка вразливості до зміни клімату: Україна: Кліматичний форум східного партнерства (КФСП) та Робоча група громадських організацій зі зміни клімату (РГ НУО ЗК); кер. О. Шевченко. 2014. 62 с.
24. Павлишак Я. Я., Даньків В. Я. Аналіз адвентивної фракції флори Дрогобицького району // Екол. науки. 2022. № 4 (43). С. 154–157.
25. Павлишак Я. Я., Кречківська Г. В. Синантропні рослини в урбанofлорі міста Новий Розділ Львівської області // Екол. науки. 2021. № 6 (39). С. 199–203.
26. Проць Б. Г., Вихор Б. І. Високоінвазійні види рослин Закарпаття: поширення та вплив на фіторізноманіття // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. 2014. Вип. 36. С. 40–44.
27. Прогноз фітосанітарного стану агроценозів Івано-Франківської області та рекомендації щодо захисту рослин у 2022 році: Державна служба України з питань безпечності харчових продуктів і захисту споживачів. Головне управління Держпродспоживслужби в Івано-Франківській області. 2022. 101 с.
28. Протопова В. В., Шевера М. В., Чорней І. І. та ін. Види-трансформери у флорі Буковинського Передкарпаття // Укр. ботан. журн. 2010. Т. 67. № 6. С. 852–864.
29. Регіональна доповідь про стан навколишнього природного середовища в Івано-Франківській області в 2021 році: Івано-Франківська обласна державна адміністрація – Івано-Франківська обласна військова адміністрація. Управління екології та природних ресурсів. 2022. 155 с.
30. Регіональна доповідь про стан навколишнього природного середовища у Львівській області в 2021 році: Львівська обласна державна адміністрація. Департамент екології та природних ресурсів. 2022. 296 с.
31. Рудейчук-Кобзєва М. Я. Синантропна фракція флори полігону захоронення токсичних відходів гексахлорбензолу поблизу м. Калусь Івано-Франківської області // Екол. науки. 2019. № 4 (27). С. 233–237.
32. Сичак Н. М. Нові локалітети деяких адвентивних видів рослин у Івано-Франківській області // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. 2012. Т. 3 (10). № 1. С. 111–122.
33. Соломійчук М. П., Кордулян Р. О., Гунчак В. М., Борзих О. І. Особливості статусу борщівника Сосновського в Україні та системний підхід у боротьбі та ліквідації небезпечного виду бур'яну // Передгірне та гірське землеробство і тваринництво. 2020. Вип. 67. Т. 2. С. 198–214.

34. Соціально-економічний аналіз розвитку Закарпатської області: Матеріали Регіональної стратегії розвитку Закарпатської області на період 2021–2027 років. Ужгород, 2019. 120 с.
35. Токарюк А. І., Чорней І. І., Буджак В. В. Види інвазійних рослин у Національному природному парку «Вижницький»: *Lupinus polyphyllus* Lindl. і *Quercus rubra* L. // Біол. системи. 2021. Т. 13. Вип. 2. С. 192–204.
36. Токарюк А. І., Чорней І. І., Буджак В. В. та ін. Інвазійні рослини в Буковинському Передкарпатті: монографія. Чернівці: Друк Арт, 2018. 176 с.
37. Томич М. В. Флора Національного природного парку “Гуцульщина” та суміжних територій: її аналіз, шляхи збереження та охорона: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.05. К., 2020. 20 с.
38. Черниш В. І. Методи боротьби з інвазивними видами рослин // Nature management, resource saving and ecology. 2023. № 154. Р. 421–422.
39. Чуба М., Мамчур М. Апофіти і адвентивні види у флорі м. Львова // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2018. Вип. 77. С. 109–118.
40. Шевчук О. М., Агурова І. В. Алелопатична активність та ґрунтова післядія *Silybum marianum* (L.) Gaertn. // Промышл. ботаника. 2011. Вип. 11. С. 70–75.
41. Шевера М. В., Протопова В. В., Томенчук Д. Є. та ін. Перший в Україні офіційний регіональний список інвазійних видів рослин Закарпаття // Вісн. НАН України. 2017. № 10. С. 53–61.
42. Шемедюк Н. П., Ромашко І. С., Буцяк В. І. та ін. Індукування системної стійкості рослин та перспективи використання *Streptomyces* як агентів біоконтролю інфекційних захворювань // Chemistry, Technology and Application of Substances. 2022. Vol. 5. No. 1. Р. 104–116.
43. Abdulfatah H. F., Naji E. F. The Role of Allelopathy for some Plants: A Review // Iraqi Journal of Desert Studies. 2023. Vol. 13 (2). Р. 61–71.
44. Bachheti A., Sharma A., Bachheti R. K. et. al. Plant Allelochemicals and Their Various Applications // Co-Evolution of Secondary Metabolites. 2020. Р. 441–465.
45. Darrigran G., Damborenea C. Strategies and Measures to Prevent Spread of Invasive Species // Springer Internat. Publ. Switzerland. 2015. Р. 357–371.
46. Denisow B., Wrzesien M., Mamchur Z., Chuba M. Invasive flora within urban railway areas: a case study from Lublin (Poland) and Lviv (Ukraine) // Polish Botanical Society. 2017. Vol. 70. Р. 1–14.
47. Dubyna D. V., Dziuba T. P., Iemelianova S. M. Alien Species in the Pioneer and Ruderal Vegetation of Ukraine // Diversity. 2022. Vol. 14. N 1085. Р. 1–31.
48. Kobyletska M., Kavulych Y., Romanyuk N. et. al. Exogenous Salicylic Acid Modifies Cell Wall Lignification, Total Phenolic Content, PAL-Activity in Wheat (*Triticum aestivum* L.) and Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) Plants under Cadmium Chloride Impact // Biointerface Res. Appl. Chem. 2023. Vol. 13. Р. 1–13.
49. Shuvar I., Korpita H., Dudar I., Lipińska H. Competitive ability of invasive weed species and their influence on phytocenose biodiversity // Bulletin of Lviv National Environmental University. Series Agronomy. 2020. Vol. 26. Р. 63–66.
50. Skocajic D., Nešić M. Invasive Species: Routes of Introduction, Establishment, and Expansion // Life on Land. 2020. Р. 1–12.
51. Simposon M., Prots B. Predicting the distribution of invasive plants in the Ukrainian Carpathians under climatic change and intensification of anthropogenic disturbances: implications for biodiversity conservation // Environ. Conserv. 2013. Р. 1–17.

52. Sittaro F., Hutengs C., Vohland M. Which factors determine the invasion of plant species? Machine learning based habitat modelling integrating environmental factors and climate scenarios // *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* 2023. Vol. 116. P. 1–12.
53. Skocajic D., Nešić M. Invasive Species: Routes of Introduction, Establishment, and Expansion // *Life on Land*. 2020. P. 1–12.
54. Solomakha V., Solomakha T., Iakushenko D. Synanthropic flora and vegetation of the National Nature Park „Hutsulshchyna” (Ukrainian Carpathians) // *Thaiszia J. Bot.* 2012. Vol. 22 (2). P. 199–204.
55. Tokaryuk A., Chorney I., Korzhan K. et al. The participation of invasive plants in the synanthropic plant communities in the Bukovinian Cis-Carpathian (Ukraine) // *Thaiszia J. Bot.* Vol. 22. N 2. P. 243–254.
56. Ward S.F., Taylor B.S., Hamil K. et al. Effects of terrestrial transport corridors and associated landscape context on invasion by forest plants // *Biol. Invasions*. 2020. Vol. 22. P. 3051–3066.
57. Weidlich E. W. A., Florido F. G., Sorrini T. B. et al. Controlling invasive plant species in ecological restoration: A global review // *J. Appl. Ecol.* 2020. Vol. 57. P. 1806–1817.
58. Yang Q., Jin B., Zhao X. et al. Composition, Distribution, and Factors Affecting Invasive Plants in Grasslands of Guizhou Province of Southwest China // *Diversity*. 2022. Vol. 14. P. 1–16.
59. Zavialova L. V., Protopopova V. V., Kucher O. O. et al. Plant invasions in Ukraine // *Environ. Socio-econom. Stud.* 2021. Vol. 9. N 4. P. 1–13.

Стаття надійшла до редакції 16.08.24

доопрацьована 23.09.24

прийнята до друку 21.10.24

SPREAD OF INVASIVE PLANT SPECIES IN THE TERRITORY OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

Yu. Danko, A. Voitkiv, M. Kobyletska

*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: yura_danko@ukr.net
nastia4015@gmail.com
myroslava.kobyletska@lnu.edu.ua*

The uncontrolled spread of invasive plants poses a threat to biodiversity by displacing native flora and disrupting established ecotopes. The primary factors contributing to their spread include human activity, the absence of natural enemies and competitors, and the ability to overcome limiting factors. We have analyzed and summarized information related to the spread of invasive plant species in the territory of the Ukrainian Carpathians, the border of which is formed in the northeast along a line connecting the cities of Sudova Vysnya, Komarne, Mykolaiv, Zhydachiv, Ivano-Frankivsk, Kolomyia, and Chernivtsi, and extends to the west along the state border. As a unique ecoregion, the Carpathians perform ecological functions such as regulating water balance, preventing erosion, and preserving soil resources. Additionally, the Carpathian region is an important tourist and cultural center, and the spread of invasive plants negatively affects the attractiveness of these areas for tourists, as well as traditional forms of economic activity such as forestry and agriculture. The analysis highlighted key research directions related to the issue of invasive flora spread

in the Carpathian region, namely: creating lists of invasive plants for specific regions, researching the origin and modes of spread of invasive species, developing methods for control or preventive actions to prevent further spread, and forecasting the future expansion of adventive species. The most dominant families in terms of the number of invasive species in the Ukrainian Carpathians are Asteraceae, the number of species of which is from 18 % to 30 %, Brassicaceae – 8–12 %, and Poaceae – 8–10 %. According to the time of introduction, the ratio of archaeophytes and chenophytes is about 1:2.5 in all regions, except for the analyzed regions of the Ivano-Frankivsk region, where the ratio was either reversed or 1:1. The predominant localities of origin are Mediterranean, North American and Irano-Turanian.

Keywords: invasive species, Ukrainian Carpathians, allelopathy, biodiversity, invasive flora

ЦЕНОТИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ В МЕЖАХ ГЕТЕРОТРОФНИХ КОНСОРЦІЙ НА ПРИКЛАДІ ДЕЯКИХ КЛЮЧОВИХ ВИДІВ ТВАРИН

Б. Андрієшин¹, Н. Баландюх¹, О. Гнатина¹, І. Дикий¹, І. Загородний¹,
О. Іванець¹, І. Колтун¹, В. Леснік¹, М. Марців¹, К. Назарук¹, О. Решетило^{1,2},
І. Сकिрипан¹, І. Хамар¹, І. Царик^{1,2}, Й. Царик¹, І. Шидловський¹

¹ Львівський національний університет імені Івана Франка

вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

² Інститут екології Карпат НАН України

вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна

e-mail: zoo.dep.biology@lnu.edu.ua

У представленій роботі розглянуто з позиції парадигми гетеротрофно-детермінантної консорції роль ключових видів тварин у лісових, водно-наземних і водних екосистемах як концентраторів видового різноманіття особин (консортів) різних таксономічних груп. В основному аналіз консортивних зв'язків базувався на вивченні трофіки особин ключових видів, менше уваги приділено іншим формам зв'язків (топічним, фабричним і форичним). Як ключові види ми розглядали представників ссавців, птахів, амфібій, комах, молюсків і зоопланктону. Особливу увагу приділили трофічним взаємодіям роду *Asplanchna*, котрі великою мірою визначають трофодинаміку досліджуваних гідроєкосистем, а також топічним зв'язкам ключових таксонів зоопланктерів літоралі з відповідними рослинами. На прикладі ставковика великого проаналізовано усі типи консортивних зв'язків у різноманітних оселищах цього виду. Встановлено також, що понад 30 видів оліголектичних бджолиних пов'язані трофічними зв'язками з понад 14 таксонами кормових рослин. Живлення двох наймасовіших видів земноводних у лісових оселищах досліджуваного регіону (ропуха сіра і жаба трав'яна) свідчать про їхні зв'язки щонайменше з 13 таксонами безхребетних, причому їхні трофічні преференції є значною мірою видоспецифічними. Аналіз пелеток сови вухатої та сича хатнього вказує на приналежність жертв до 19 і 28 таксонів хребетних тварин, основне місце серед яких займають представники родин Muridae і Arvicolidae, відповідно. Наше дослідження вказує також на тісні трофічні зв'язки 10 видів хижих ссавців, серед яких представники Mustelidae та Canidae, з 65 видами тварин і рослин. Окремо проаналізовано й відзначено сезонність живлення і політрофічність ведмеда бурого, частка рослинних кормів у поживі якого значно переважає тваринний компонент протягом року. Таким чином, отримані дані дають підстави стверджувати, що ключові види тварин перебувають у консортивних, насамперед трофічних зв'язках з багатьма десятками інших видів гетеротрофних і автотрофних організмів. Зникнення ключових видів може призвести до істотних змін у структурі екосистем. Зроблено висновок, що консортивний підхід під час вивчення ключових видів дає змогу глибше вникнути в проблему функціонування компонентів екосистем і їхньої трансформації у мінливих умовах середовища.

Ключові слова: консорція, ключові види, екосистеми, тварини, трофічні зв'язки

Концепція консорції бере свій початок з 50-х років XX ст. завдяки працям Беклемішева [3] та Раменського [20]. Ці вчені розглядали консорцію як систему організмів різних систематичних груп, пов'язаних із ядром – організмом гетеротрофного [3] або автотрофного виду [20]. У 60–70-х рр. XX ст. ці два підходи були об'єднані в єдину концепцію консорції. Так, консорції, ядром яких є гетеротрофний організм, отримали назву гетеротрофно-детермінованих, а консорції, в яких ядром є автотрофний організм, –

автотрофно-детермінованих. Подальший розвиток вчення консорцій пов'язаний з багатьма вченими, зокрема, з Мазінгом [19]. Загалом, історію вчення про консорцію достатньо повно описано у працях Царика [28], Голубця [4] та багатьох інших.

Зв'язок організмів різних систематичних груп із ядром у межах консорції – елементарної екосистеми – відбувається за допомогою трофічних, топічних, фабричних і форичних зв'язків, а також медіопатичних взаємодій. Ми у своїй роботі, в основному, звертаємо увагу саме на трофічні зв'язки, але не нехтуємо й іншими.

Метою нашої роботи є показати, як ядра (детермінанти) консорцій виконують функцію концентраторів різноманіття на рівні особин різних систематичних груп, перш за все тварин, і підтвердити припущення, що ефективна охорона біорізноманіття може бути досягнута у разі збереження консорцій як елементарних екосистем [4], детермінантами яких є ключові види як представники своїх популяцій.

Матеріали та методи

Ця робота є продовженням нашої попередньої тематичної статті «Ключові види тварин в екосистемах заходу України» [1], у якій докладно описані регіон дослідження (екосистеми заходу України) та методи збору матеріалу, у зв'язку з чим відсилаємо читача до методичної частини згаданої публікації, не наводячи тут відповідних численних літературних посилань.

Результати і їхнє обговорення

Серед комах на роль ключових видів, як відомо, претендують бджолині, що є найважливішими консортами-запилювачами рослин у світі [30, 31, 36–38, 41]. Серед бджолиних найпродуктивнішими запилювачами є самки більшості видів і робочі особини еусоціальних видів. Вони збирають на своєму тілі пилок (для вигодовування личинок) і перелітають з квітки на квітку. Запилення здійснюється завдяки пилку, який випадково падає на квітку з тіла комах. Самці бджолиних у більшості видів відіграють трохи меншу роль у запиленні рослин, оскільки вони цілеспрямовано не збирають пилок на своє тіло, а просто перелітають з квітки на квітку, де й живляться. Запилення квіток відбувається за рахунок випадково прилиплого до тіла самця пилку. Види-клептопаразити (самці та самки) є найменш продуктивними запилювачами рослин, адже найчастіше їхнє тіло менш опушене і пилок на ньому майже не затримується [37].

Згідно з термінологією Робертсона, бджолиних поділяють на дві групи: полілектичні (які збирають пилок із квіток рослин різних таксонів) і оліголектичні (які збирають пилок із квіток обмеженої групи рослин, наприклад, однієї родини чи роду) [39, 40]. Інколи виділяють також монолектичні (які надають перевагу пилку з квіток одного виду рослин). Трофічні зв'язки цих комах із рослинами на території України та суміжних країн вивчено недостатньо повно, як, зрештою, і надзвичайно складну консортивну організацію комах-запилювачів загалом.

На території Українського Розточчя, Малого Полісся та міста Львова в угрупованнях диких бджолиних очікувано переважають комахи-полілекти. Найбільший вплив на розмноження квіткових рослин, власне, мають бджоли-полілекти, адже вони є невибагливими до вибору рослини для фуражування і відвідують велику їхню кількість. Особливе місце серед полілектів займають еусоціальні види (бджола медоносна, джмелі та деякі інші види бджолиних), адже вони живуть великими сім'ями. Проте оліголектичні бджолині, у свою чергу, сприяють збереженню різноманіття рослинних угруповань, адже є специфічними запилювачами деяких груп рослин (табл. 1).

Не менш складні консортивні зв'язки виявлено і для ключових видів водних екосистем, зокрема, для прісноводних молюсків. Досліджено консортивні зв'язки *Лут-*

naea stagnalis (L., 1758) озер різної трофності Шацького національного природного парку (оз. Світязь, Пісочне, Люцимер, Кримне, Острів'янське і Соминець). Здебільшого молюски трофічно пов'язані з багатьма видами рослин. Найчастіше вони трапляються на занурених у воду стовбурах дерев або на стеблах водяних рослин, адже на них осідають органічні речовини й мікроорганізми. Ставковики споживають цей шар органічних залишків, бактерій, найпростіших, синьозелених водоростей і ряски. Ми спостерігали, як за допомогою радули ставковики зішкрябують водорості з нижньої поверхні листя латаття білого (*Nymphaea alba* L.) та інших водяних рослин. Також вони можуть житися яйцями і личинками інших водяних тварин, нападати на поранену рибу, пуголовків або тритонів. Водоплавні та й інші птахи захоплюють ставковиків і поїдають їх, розбиваючи черепашку об камінь або пошкоджують черепашку дзьобом, захопивши молюска пальцями однієї ноги. Деякі птахи живляться ними разом із черепашкою. Ставковика споживають різні види прісноводних риб, земноводних і водяних ссавців [2, 5].

Таблиця 1

Трофічні зв'язки бджолиних-оліголектів, котрі трапляються на території Українського Розточчя, Малого Полісся та м. Львова

Таксон кормової рослини	Вид бджоли
Рід <i>Bryonia</i>	<i>Andrena florea</i> Fabricius, 1793
Рід <i>Knautia</i>	<i>Andrena hattorfiana</i> (Fabricius, 1775)
Родина Asteraceae	<i>Andrena humilis</i> Imhoff, 1832; <i>Panurgus calcaratus</i> (Scopoli, 1763); <i>Colletes daviesanus</i> Smith, 1846; <i>C. similis</i> Schenck, 1853; <i>Heriades truncorum</i> (L., 1758); <i>Osmia leaiana</i> (Kirby, 1802); <i>O. spinulosa</i> (Kirby, 1802); <i>Dasypoda hirtipes</i> (Fabricius, 1793)
Родина Fabaceae	<i>Andrena lathyri</i> Alfken, 1899; <i>Eucera longicornis</i> (L., 1758); <i>E. nigrescens</i> Pérez, 1879; <i>Anthidium oblongatum</i> (Illiger, 1806); <i>Megachile circumcincta</i> (Kirby, 1802); <i>M. ericetorum</i> Lepeletier, 1841; <i>Melitta leporina</i> (Panzer, 1799)
Рід <i>Campanula</i>	<i>Andrena paucisquama</i> Noskiewicz, 1924; <i>Chelostoma campanularum</i> (Kirby, 1802); <i>Hoplitis praestans</i> (Morawitz, 1893)
Родина Apiaceae	<i>Andrena proxima</i> (Kirby, 1802)
Родина Salicaceae	<i>Andrena vaga</i> Panzer, 1799
Рід <i>Veronica</i>	<i>Andrena viridescens</i> Viereck, 1916
Родина Lamiaceae	<i>Anthophora furcata</i> (Panzer, 1798); <i>Lasioglossum punctatissimum</i> (Schenck, 1853); <i>Rophites quinquespinosus</i> Spinola 1808
Родина Malvaceae	<i>Tetralonia malvae</i> (Rossi, 1790)
Родина Convolvulaceae	<i>Systropha curvicornis</i> (Scopoli, 1770)
Родина Ranunculaceae	<i>Chelostoma florissomne</i> (L., 1758)
Рід <i>Lysimachia</i>	<i>Macropis europaea</i> Warncke, 1973; <i>M. fulvipes</i> (Fabricius, 1804)
Рід <i>Odontites</i>	<i>Melitta tricineta</i> Kirby, 1802

Особини *L. stagnalis* пов'язані також топічними зв'язками з різними макрофітами, які використовують і для прикріплення яйцевих капсул, і як оселище. Найчастіше ставковиків спостерігали між листками очерету звичайного *Phragmites communis* (Cav.) Trin. ex Steud. і рогозу широколистої *Typha latifolia* L. Кладки яєць є також і на черепашках живих чи мертвих ставковиків. Їх використовують різноманітні безхребетні тварини як субстрат, на якому відкладають яйця. Інколи ставковиків можна спостерігати у гніздах водоплавних птахів, оскільки вологе й затінене середовище гнізда приваблює їх [13]. Представники родини *Lymnaeidae* є проміжними живителями деяких видів плоских червів – у них виявлено фуркоцеркарії (личинки шистосом (*Schistosomatidae*)).

Яйця і самих молюсків можуть переносити з одного місця на інше різноманітні тварини, що сприяє розселенню молюсків. Ставковики, у свою чергу, на черепашках транспортують яйця, личинки і деяких представників безхребетних тварин, таких як гідри, молюски, личинки хірономід, волохокрильців та інших [9]. Щодо фабричних зв'язків, то таких даних обмаль, однак відомо, що личинки хірономід і волохокрильців використовують черепашки молюсків для будівництва своєї хатки [6].

Проживання зоопланктерів у тому чи іншому біотопі детермінується певними пристосуваннями кожного виду до умов середовища, що визначають його плавальні характеристики та спеціалізацію трофічного апарату відповідно до раціону.

У водоймах Українського Розточчя та прилеглих теренів нами виявлено 42 види гіллястовусих раків, що належать до 7 родин і 19 родів [14, 16, 32–34]. Зокрема, досліджували фауністичну структуру і трофічні характеристики представників роду *Asplanchna* (Rotifera: Monogononta) Українського Розточчя та рівнинних гідроекосистем заходу України [15, 17]. Особливу увагу приділили трофічним взаємодіям у системі *Asplanchna-Filinia*. Представники роду *Asplanchna* відіграють суттєву роль у трофодинаміці водойм. Вони є всьєдними формами і зумовлюють значною мірою процеси трансформації енергії та речовини у гідроекосистемах, формування їхньої біологічної продукції. *Asplanchna* є також факультативним хижаком, а *Filinia* є одним із компонентів раціону *Asplanchna*.

Значну увагу було приділено літоральній зоні водойм, яка відзначається невеликими глибинами. Цей біотоп характеризується активною взаємодією гідросфери, атмосфери й літосфери та детермінований такими параметрами як берегова лінія, інтенсивність заростання, гідрологічний режим тощо. Визначено роль *Filinia* і *Asplanchna* у структурі домінування зоопланктоценозів. Так, частка біомаси *Filinia* від загальної біомаси в угрупованні змінюється в межах від 0,19 % до 0,38 %. Частота трапляння варіює від 3,1 % до 24 %. Індекс домінування коливається від 4,3 до 7,2. Ці ж показники для *Asplanchna* є вищими, порівняно з *Filinia*. Частка біомаси *Asplanchna* від загальної біомаси в угрупованні змінюється в межах 0,57 % – 5,3 %. Частота трапляння 17,5 % – 47 %, індекс домінування 4,7 % – 31,5 %. Таким чином, частка *Filinia* в раціоні *Asplanchna* змінюється в межах від 1,2 % до 8,4 %. Найнижчі показники представленості *Filinia* в раціоні *Asplanchna* характерні для *A. henrietta*, а найвищі – для *A. sieboldi*. *A. priodonta* в цьому аспекті характеризується трохи нижчим від максимального показником – 7,4 %. Для інших видів роду *Asplanchna* цей показник займає проміжні характеристики і змінюється в межах від 3,1 % до 4,5 %.

Встановлено, що збереження різноманіття організації зоопланктону як ключової групи організмів водних екосистем залежить від характеристик водного середовища. Власне у ньому криється ключ до його збереження. У зв'язку з цим досліджували зоопланктонні угруповання літоральних оселищ гідроекосистем з відповідними рослинами, які вказують на топичні преференції ключових видів зоопланктерів, а саме: *Carex acuta* L. (осока гостра), *Typha latifolia* L. (рогоз широколистий), *Phragmites communis* L. (очерет звичайний), *Spirogyra* sp. (спірогіра). У результаті аналізу виявлено, що за чисельністю у всіх досліджуваних типах літоралі переважають Cladocera (від 59 % у випадку *Spirogyra* до 93 % за присутності *T. latifolia*); за наявності *C. acuta* і *P. communis* частка Cladocera становить 70 %. Водночас у пелагічній зоні Cladocera становлять лише 34 % за чисельністю [35]. Чисельність Copepoda і Rotatoria є більш змінним, аніж Cladocera: коливається від 5 % (*T. latifolia*) до 44 % (пелагічна зона) для Copepoda та від 2 % (*T. latifolia*) до 23 % (*Spirogyra* sp.) для Rotatoria.

Показники біомаси Cladocera є найвищими: від 80 % у пелагічній зоні до 97 % у літоралі з *C. acuta* і *T. latifolia*. Частка ж біомаси Copepoda та Rotatoria є дуже низькою: 0,1–1 % та 2–18,3 %, відповідно.

У різних типах природних оселищ у консорції *Rana temporaria* L., 1758 за трофічними зв'язками переважають представники Myriapoda, Acari, Diplopoda, Dermaptera та Coleoptera, що загально сягає 40 % від загальної кількості спожитих безхребетних об'єктів. Детермінант консорції та ключовий вид *Bufo bufo* (L., 1758) у природних типах оселищ, за нашими даними, надає перевагу представникам родини Carabidae (25 %), а також представникам типів Annelida (родина Lumbricidae) та Mollusca (ряд Pulmonata) – понад 30 % від загальної кількості спожитих об'єктів (табл. 2).

Таблиця 2

Видові та розмірні преференції живлення *Rana temporaria* (n=7) і *Bufo bufo* (n=8)
у природних оселищах у межах Європейського вододілу
Українського Розточчя (червень–липень 2021 р.)

Таксони	<i>Rana temporaria</i>				<i>Bufo bufo</i>			
	Яворівський НПП (лісова галявина)		Завадівський заказник (ліс)		Яворівський НПП (лісова галявина)		ПЗ Розточчя (ліс)	
	довжина об'єкта живл., мм	к-сть екз., п	довжина об'єкта живл., мм	к-сть екз., п	довжина об'єкта живл., мм	к-сть екз., п	довжина об'єкта живл., мм	к-сть екз., п
Annelida								
Oligochaeta								
Lumbricidae	15,0±0,5	2	-	-	13,0±0,6	6	-	-
Mollusca								
Gastropoda								
Pulmonata	-	-	5,0±0,1	2	-	-	8,0±1,4	8
Arthropoda								
Arachnida								
Acari	3,0±0,2	5	4,0±0,2	3	2,0±0,2	2	4,0±0,7	2
Aranei	4,0±0,1	4	5,0	1	4,0	1	4,0±0,7	2
Myriapoda								
Diplopoda	-	-	10,0±0,2	7	-	-	15,0	1
Chilipoda	-	-	6,0	1	-	-	-	-
Insecta								
Dermaptera	9,0±0,2	5	-	-	9,0±0,2	3	11,0±1,4	2
Hemiptera	-	-	-	-	3,0	1	-	-
Coleoptera								
Carabidae	-	-	6,0±0,3	4	7,0±0,8	8	8,0±1,3	11
Hymenoptera	4,0±0,1	2						
Formicidae	4,0±0,1	2	4,0±0,1	3	3,0±0,4	7	4,0±0,4	5
Animalia (не визнач.)								
Росл. рештки	6,0±0,3	5	5,0±0,7	6	3,0±0,7	2	3,0±0,9	3
			6,0±0,2	7	5,0±0,8	8	4,0±0,5	10
Сер. розмір поживи								
Всього	6,4±2,3		5,7±2,2		5,4±3,6		6,8±2,9	
		25		34		38		44

Пізнавально цікаві дані отримано стосовно трофічних зв'язків у консорціях хижих птахів, зокрема, представників ряду Согоподібні, котрих ми теж розглядаємо як ключові види.

Матеріали для дослідження зібрано на території Природного заповідника (ПЗ) «Медобори» у вересні 2010 р. та в південній частині Львова на території іподрому в

зимово-весняний період 2015 р. Усього проаналізовано 362 та 514 пелеток, серед жертв сови вухатої *Asio otus* (L., 1758) ідентифіковано 952 і 1253 об'єкти, які належать 16 і 12 видам жертв, відповідно [11, 12].

Аналіз зібраного матеріалу вказує на те, що раціон сови вухатої у природних екосистемах є значно варіабельнішим, ніж в урбоценозах. Зокрема, на території ПЗ «Медобори» до складу кормових об'єктів належить 11 видів Мишоподібних (Muriformes), 4 Мідицеподібних (Soriciformes) і 1 Лишкоподібних (Vespertilioniformes), у той час як в межах Львова – 10 видів Мишоподібних і лише по одному представнику Мідицеподібних та Лишкоподібних (табл. 3).

Таблиця 3

Порівняльна таблиця кормових об'єктів сови вухатої у природних і урбанізованих ценозах

№ п/п	Львів, іподром	ПЗ «Медобори»
1.	Полівка звичайна (<i>Microtus arvalis</i> (Pallas, 1778))	+
2.	Полівка темна (<i>Microtus agrestis</i> (L., 1761))	+
3.	–	Шапарка сибірська (<i>Alexandromys oeconomus</i> (Pallas, 1776))
4.	–	Нориця руда (<i>Myodes glareolus</i> (Schreber, 1780))
5.	Мишак жовтогрудий (<i>Sylvaemus tauricus</i> (Pallas, 1811))	+
6.	Мишак європейський (<i>Sylvaemus sylvaticus</i> (L., 1758))	+
7.	Мишак уральський (<i>Sylvaemus uralensis</i> (Pallas, 1811))	+
8.	Миша хатня (<i>Mus musculus</i> L., 1758)	+
9.	Житник пасистий (<i>Apodemus agrarius</i> (Pallas, 1771))	+
10.	Пацюк мандрівний (<i>Rattus norvegicus</i> (Berkenhout, 1769))	+
11.	Мишка лучна (<i>Micromys minutus</i> (Pallas, 1771))	+
12.	Мідиця звичайна (<i>Sorex araneus</i> L., 1758)	+
13.	–	Мідиця мала (<i>Sorex minutus</i> L., 1766)
14.	–	Білозубка мала (<i>Crocidura suaveolens</i> (Pallas, 1811))
15.	–	Кріт звичайний (<i>Talpa europea</i> L., 1758)
16.	Вечірниця руда (<i>Nyctalus noctula</i> (Schreber, 1774))	–
17.	–	Пергач пізній (<i>Eptesicus serotinus</i> (Schreber, 1774))
18.	Невизначені рештки птахів	+
19.	–	Ящірка прудка (<i>Lacerta agilis</i> (L., 1758))

Виявлено вибірковість сови вухатої щодо полівки звичайної, частка жертв якої коливається від 76,9 % на території міста до 61,3 % у заповіднику. Значна різноманітність Мишоподібних зумовлена відкритими біотопами з мозаїчністю рослинних угруповань, що створює сприятливі умови як для проживання особин різних видів гризунів, так і для вдалого полювання сов. Більший відсоток полівки звичайної у живленні сови вухатої в місті пов'язаний з меншим вибором жертв, порівняно з територією природного заповідника, де фауна гризунів і мідицеподібних значно багатша. Окрім цього, у раціоні сови вухатої виявлено рештки птахів, які становлять від 0,5 % в ПЗ “Медобори” та від 1,4 % в місті. Проте вважаємо випадковим споживання совою ящірки прудкої.

Подальші результати дослідження трофічних зв'язків подаємо на прикладі сови вухатої та боривітра звичайного у Львові. Нами встановлено, що для обох видів основним

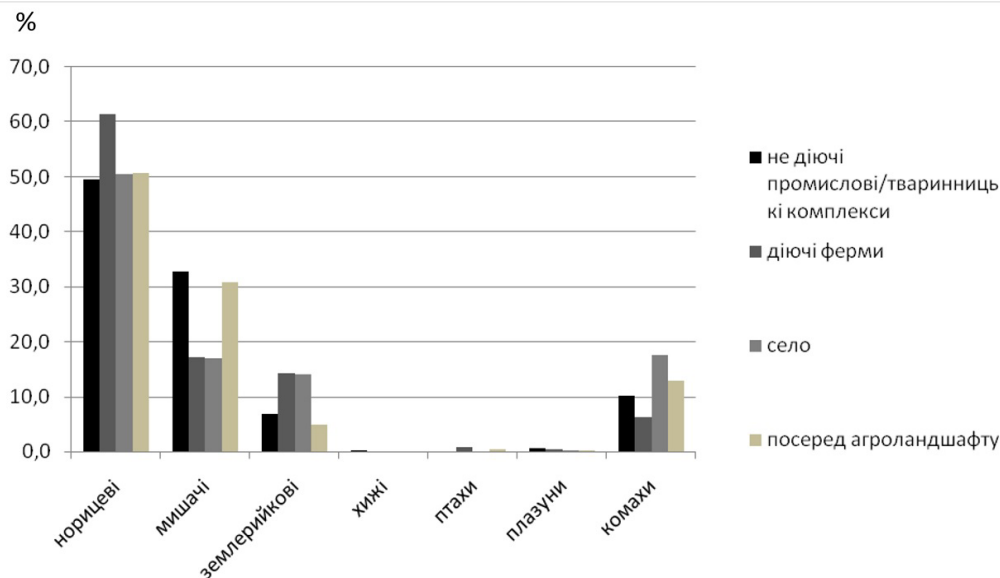
харчовим об'єктом є полівка звичайна. Відсутність переваг у живленні перед іншими видами дрібних гризунів свідчить про наявність спільного механізму вибору здобичі в обох видів. Припускаємо, що розмір *M. arvalis* перебуває в оптимальному діапазоні розміру жертви і що здобич належить до найчисленніших представників гризунів досліджуваної території. Окрім цього, вважаємо, що принцип вибору здобичі у досліджуваних видів птахів пов'язаний із кількома характеристиками цього гризуна. Це, зокрема, добова та сезонна активності, мобільність, просторовий розподіл і, найважливіше, – колоніальний спосіб життя. Саме такі особливості полівки звичайної можуть спонукати більшість хижих птахів спеціалізуватися на полюванні саме на цей вид гризунів [43].

Дослідження трофіки сови вухатої у м. Кам'янець-Подільський також показали, що основним об'єктом її раціону є найдоступніші та наймасовіші об'єкти, серед яких домінує полівка звичайна. Пластичність раціону переважно проявляється в сезонному переході на наймасовіші об'єкти живлення. У зимовому раціоні збільшується частка родини мишині (Muridae), тоді як загалом практично в усіх випадках переважає частка родини полівкові (Arvicolidae), а саме роду *Microtus*. У гніздовий період зростає частка безхребетних (комахи) за рахунок здобування хруща травневого західного (*Melolontha melolontha* (L., 1758)), в роки та час його масового льоту. Така пластичність призводить до збільшення в раціоні ролі другорядних об'єктів живлення, які на певний момент є досить масовими і численними. На відміну від основних і другорядних об'єктів живлення, у раціоні сов можуть траплятися й неспецифічні (нехарактерні) об'єкти живлення, чисельність яких в оселищі сови вухатої є низькою. Такі об'єкти вважаються додатковими або випадковими в її раціоні [10].

Дослідження трофічних зв'язків сича хатнього *Athene noctua* (Scopoli, 1769), проведені нами на території рівнинного Закарпаття, вказують на їхню досить високу різноманітність. У живленні відмічено тварин із 28 таксонів, провідне місце серед яких займають хребетні (понад 99 % загальної біомаси). Незважаючи на таке різноманіття жертв, хижак надавав перевагу мишовидним гризунам родини Arvicolidae (див. рисунок). Тісні трофічні зв'язки з представниками цієї родини підтверджено в місцях проживання сича з різним рівнем трансформації середовища (43,6 – 61,4 % від усіх виявлених). Серед норицевих у живленні відзначено представників трьох видів: полівка звичайна (*Microtus arvalis*), полівка темна (*M. agrestis*) і нориця руда (*Myodes glareolus*), проте найтісніші трофічні зв'язки *A. noctua* відзначені з полівкою звичайною. Відсоток її трапляння в живленні сови досить високий і становить 52,1 % від загальної кількості впольованої здобичі. Досить тісні трофічні зв'язки виявлено також із представниками родини мишачих Muridae. Серед представників цієї родини виявлено шість видів: житник пасистий *Apodemus agrarius*, мишаки жовтогрудий *Sylvaemus tauricus* і європейський *S. sylvaticus*, мишка лучна *Micromys minutus*, миша хатня *Mus musculus* та пацюк мандрівний *Rattus norvegicus*. При цьому сич частіше полював на представників родів *Apodemus*, *Sylvaemus* і мишку лучну. Землерийкові Soricidae становлять трохи більше десятої частини від усіх впольованих жертв сича хатнього. Серед них п'ять видів: мідія звичайна *Sorex araneus* і мала *S. minutus*, білозубки білочерева *Crocidura leucodon* (Hermann, 1780) та мала *C. suaveolens* і рясоніжка мала *Neomys anomalus* Cabrera, 1907. Частіше були впольовані білозубка мала та мідія звичайна. Серед інших хребетних тварин дуже рідко (менше 0,5 % кожен) траплялися хижі ссавці родини Mustelidae, птахи ряду Passeriformes, плазуни родини Lacertidae. Безхребетними тваринами, зокрема, комахами, в невеликих кількостях (0,3 % за біомасою, проте 12,3 % за кількістю) сич хатній живився частіше влітку [44].

Пізнавально важливі дані отримано щодо трофічних зв'язків у консорціях деяких хижих ссавців, котрі ми розглядаємо як ключові види. Так, було зібрано 157 зразків

їхнього живлення (71 шлунок і 86 зразків екскрементів). Зокрема, досліджено 77 зразків живлення представників родини Mustelidae (*Martes foina* Erxleben, 1777, *Martes martes* L., 1758, *Mustella erminea* L., 1758, *Mustella nivalis* L., 1766, *Mustela putorius* L., 1758, *Meles meles* L., 1758, *Lutra lutra* L., 1758) та 80 зразків живлення представників родини Canidae (*Vulpes vulpes* L., 1758, *Canis lupus* L., 1758, *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834).



Відсоток трапляння таксонів жертв у спектрі живлення сича хатнього *Athene noctua* на території рівнинного Закарпаття

У результаті досліджень з'ясовано, що хижі ссавці на території Західної України пов'язані трофічними зв'язками з 65 об'єктами (27 рослинного та 38 тваринного походження), а також захоплюють неїстівні об'єкти (поліетилен, фольга, каміння). Серед рослинних об'єктів найчастіше трапляються стебла та листки трав, насіння рослин, рідше соковиті плоди яблуні, груші, чорниці, ожини, сливи, черешні, винограду. Ще рідше в раціоні тварин виявляли дрібні гілки дерев, мох, насіння зернових (кукурудза, пшениця, овес), бобові, а також сухі рослини, їхні коріння, плоди шипшини й терену.

Щодо об'єктів тваринного походження, то хижі на території західних областей України споживають як безхребетних, так і хребетних, хоч останні в їхньому раціоні трапляються набагато частіше. Серед безхребетних найчастіше це комахи ряду Coleoptera (родини Carabidae, Scarabaeidae, Coccinellidae), рідше Hymenoptera та Orthoptera (*Grylotalpa grylotalpa* L., 1758), окрім цього, в раціоні часто трапляються личинки комах. Укraj рідко хижі споживали моллюсків і червів.

Хребетні у складі консорцій хижих представлені п'ятьма класами: Променепері риби, Амфібії, Рептилії, Птахи та Ссавці. Риби й амфібії виявлено лише у зразках живлення видри. Рептилії траплялися в раціоні лисиці, вовка, горностає і тхора лісового (це ящірки родини Lacertidae та змії родини Colubridae). Птахи найчастіше зареєстровані у зразках живлення лисиці та куниці лісової – це представники ряду Galliformes (найчастіше траплялися залишки курки свійської та куріпки сірої), рідше представники рядів Passeriformes (Corvidae, Sturnidae), Piciformes, Columbiformes, Anseriformes. Ссавці є одними з найважливіших компонентів консорцій хижих. Це переважно мишоподібні

гризуни з родини Arvicolidae: найчастіше у зразках живлення трапляється *Microtus arvalis*. Рідше хижаки полюють на вивірку звичайну (*Sciurus vulgaris* L., 1758), хом'яка звичайного (*Cricetus cricetus* L., 1758), ліскульку руду (*Muscardinus avellanarius* L., 1758), мишу хатню, мишака європейського та пацюка мандрівного. Також у раціоні хижих виявлено свійських тварин (кіт свійський *Felis silvestris catus* L., 1758, коза свійська *Capra hircus* L., 1758, кріль домашній *Oryctolagus cuniculus domesticus* L., 1758). У зразках живлення представників родини Canidae виявлено рештки свині дикої (*Sus scrofa* L., 1758) та сарни європейської (*Capreolus capreolus* L., 1758).

Неїстівні об'єкти були наявні в незначній кількості у зразках живлення лисиці, куниці лісової та горностая.

Дослідження трофічних зв'язків куниці лісової свідчать, що в її раціоні також переважають тваринні корми, які становлять понад 80 %. Однак серед тваринних кормів за видовим різноманіттям домінують комахи. Зокрема, трапляються представники родини Carabidae, такі як *Harpalus affinis* Schrank, 1781, *Harpalus rufipes* Degeer, 1774, *Anisodactylus binotatus* Fabricius, 1787, *Amara* sp., а також представники родин Elateridae, Curculionidae, Chrysomelidae – листоїд пижмовий (*Galeruca tanaceti* L., 1758), і Coccinellidae – сонечко семикрапкове (*Coccinella septempunctata* L., 1758). Поряд із тим, у живленні куниці лісової трапляються представники рядів напівтвердокрилих Hemiptera (Cicadellidae) та перетинчастокрилих Hymenoptera – мурашка жовта земляна (*Lasius flavus* Fabricius, 1782), а також черви-олігохети (Lumbricidae). Припускаємо, що мурашки потрапили до травного тракту куниці разом із фрагментами плодів груші. З хребетних тварин у раціоні особин цього виду реєстрували таких представників як вивірка лісова, нориця руда, мишаки, а також птахи Passeriformes і яйця курки домашньої (*Gallus gallus domesticus* L., 1758). Серед рослинних кормів у раціоні куниці переважають стебла злаків (Poaceae) [7].

Для ведмеда бурого характерна політрофність. Саме ця кормодобувна стратегія і визначає спосіб його життя і територіальне розміщення особин. Згідно з літературними джерелами, в Українських Карпатах ведмідь бурий тісно пов'язаний трофічно із рослинністю протягом усього року. Зокрема, за даними Татаринова [24], в раціоні ведмеда на заході України (Львівська, Волинська і Закарпатська області) переважають рослинні корми – 70 %, а тваринні – сягають 30 %. Найдетальніші дослідження провів Слободян [21–23]: на основі аналізу двох шлунків, 85 екскрементів і 62 місць годівлі ведмеда дослідник підтвердив, що основу раціону тварини становлять рослинні корми – 61,8 %, а тваринні сягають лише 28,2 %. В Українських Карпатах ведмідь надає перевагу плодам (30,5 %), трав'яним рослинам (13,9 %) і горіхам (10,9 %), із тваринної їжі ссавці протягом року становлять 17,0 %, комахи – 10,8 %. Результати наших досліджень підтверджують тезу про переважання рослинних кормів у раціоні ведмеда (понад 80 %). Загалом проаналізовано 107 випадків живлення, із них безпосередньо знайдено та досліджено 16 екскрементів ведмеда й 71 місце годівлі тварин [8, 27]. Серед проаналізованих решток в екскрементах і поїдях (ботанічний аналіз зразків провели доценти О. Дика та В. Гончаренко) найчастіше реєстрували різні види рослин. Серед рослинних кормів в екскрементах ведмеда бурого домінують плоди ожини й малини (*Rubus*), яблуні (*Malus*) та груші (*Pyrus*), стебла і листя злаків. Також зафіксовано поїдання твариною кукурудзи (*Zea mays*). У меншій кількості у зразках трапляються залишки кропиви (*Urtica*), хвої, пагонів хвоща (*Equisetum*) та конюшини повзучої (*Trifolium repens* L.), мохів. Рідше реєстрували листки верби козячої (*Salix caprea* L.), глухої кропиви (*Lamium*) та плоди зонтичних (Apiaceae).

Живлення ведмеда має сезонний характер. Пізно восени, ранньої весни та під час порівняно теплих зим, коли тварина не залягає в зимовий сон, у її раціоні переважають

тваринні корми або корми антропогенного походження, які найлегше знайти в цю пору. Зокрема, тоді цей звір здатен полювати на диких свиней (переважно молодь), сарн або оленів. Відомі окремі випадки живлення ведмеда зубрами [26]. Основною здобиччю, на яку полює ведмідь у зимово-весняний період, є дика свиня. На думку Ткачука [25], в окремі зими в межах Буковинських Карпат ведмідь активно полює на диких свиней і здатен винищити практично весь молодняк. Нерідко жертвами тварини стають і сікачі великих розмірів. Звір може також полювати в осінній період на поранених браконьєрами оленів. Такий випадок зареєстровано в Івано-Франківській області у 2014 р. Окремі дослідники зазначають, що загалом вплив ведмеда на оленеподібних незначний і становить у весняний період 0,5–3,5 %, в осінній – 0,2–2,7 % від загальної кількості випадків загибелі їх від хижаків [18].

Зі зникненням снігового покриву та з появою травостою звір переходить на рослинні корми. Зазвичай зі середини квітня тварини тримаються південних схилів, де швидше зникає сніг. Вони досить активні та долають у пошуках корму чималі відстані. Так, ми двічі спостерігали весняні переходи ведмеда в пошуках корму на схилах г. Петрос наприкінці квітня 2003 р. В основному тварини шукають ділянки з минулорічною рослинністю й залишки осіннього врожаю букових горіхів і плодів інших рослин у підстилці. Самки з ведмежатами починають «пастися» на галявинах з пагонами зеленої трави, як тільки вона з'являється.

Із травня в раціоні ведмеда переважають рослинні корми, хоч і в літній період неодноразово реєстрували напади ведмеда на свійських тварин: корів, овець, іноді собак. Більшість із них припадає на Івано-Франківську область. Іноді ведмідь живиться трупами вже мертвих свійських тварин. Такий випадок зареєстрований у 2005 р. на Закарпатті поблизу г. Близниця (хребет Свидовець) на полонині Гропа, де хижак поїдав падлину коня, що зірвався в урвище. Улітку 2021 р. на території Ясінянського лісгоспу на дорозі під г. Петрос ведмідь здобув корову.

У першій половині літа самки з молоддю, крім рослинних кормів, інтенсивно споживають личинки комах, яких шукають у спорохнявілих пенях, можуть розкопувати мурашники. Однак в цей період ведмедів особливо приваблюють пересувні пасіки і стаціонарні вулики, що їх часто розміщують місцеві господарі на лісових галявинах і при дорогах. Незважаючи на різноманітні саморобні системи захисту і попередження, тварини постійно здійснюють спроби поласувати медом. Багато таких спроб за останні п'ять років нами зареєстровано у Стрийському районі Львівської області. Із 2010 р. в літній період щороку стабільно реєструють напади на одну-три пасіки лише в околицях с. Коростів Сколівської територіальної громади.

У другій половині літа, коли з'являються ягоди, ведмідь тримається біля ягідників. У цей період він починає інтенсивно поїдати чорницю і малину, яка найшвидше дозріває на південних максимально інсольованих схилах гір. Саме тоді найчастіше ці корми легко ідентифікують в екскрементах звіра. Іноді тварин реєструють на посівах вівса. З кінця серпня по жовтень ведмідь має великий вибір кормових об'єктів й інтенсивно живиться, набираючи масу. У цей період у його раціоні переважають ожина, чорниця і брусниця (*Vaccinium*), яблука та груші. Восени в роки врожаїв яблук і груш тварини переміщуються ближче до населених пунктів і їхніх околиць, де є покинуті сади. При цьому звір вилазить на дерево і, перегризаючи найбільш рясні гілки, об'їдає їх уже на землі. Живлення ведмеда на плодівих деревах зареєстровано в закинутих садах у Львівській області поблизу турбази Тисовець і с. Крушельниця (Стрийський район) та с. Майдан (Дрогобицький район) та ін.

У роки врожаїв букового горіха або жолудів тварини масово жирують на цьому різновиді кормів. Це дає змогу швидко набрати масу і слугує гарантією переходу тварини до зимового сну в разі холодної та сніжної зими. Якщо врожай букових горіхів невисокий, то ведмідь долучає до свого раціону личинки короїдів, яких здобуває зі спорохнявілих пеньків, та земляних ос, гнізда яких розкопує в землі.

Серед ссавців у трофічних зв'язках консорції ведмеда траплялися також такі види, як зубр (*Bison bonasus* L., 1758), корова (*Bos taurus* L., 1758), вівця (*Ovis aries* L., 1758), кінь (*Equus ferus caballus* L., 1758), пес свійський (*Canis lupus familiaris* L., 1758). На них хижак може полювати, а також споживати як падлину. Чималу частку в раціоні особин виду становлять комахи, зокрема, личинки перетинчастокрилих і твердокрилих, які сукупно становлять до 50 % від частки тваринних кормів у живленні ведмеда. Також реєстрували поодинокі випадки трапляння грибів, птахів, рептилій і сміття у його екскрементах і поїдах.

Із проаналізованих 107 випадків трофічних зв'язків ведмедів з різними видами кормів до антропогенних залучено 43. Однак зазначимо, що така висока частка антропогенних кормів потребує пояснення. Вона є наслідком того, що дані про живлення ведмеда такого типу кормами простіше і частіше реєструються, ніж пошук залишків природних кормів, спожитих ведмедем посеред лісових масивів. Дані про антропогенні корми є важливою інформацією для оцінювання рівня синантропізації цього виду.

Як серед антропогенних, так і серед природних консортів ведмеда домінують рослинні об'єкти – 21 зі 43 в антропогенних та 55 зі 64 у природних, відповідно. Отже, детермінант консорції – ведмідь бурий на території Українських Карпат – є типовим еврифагом, який тісно пов'язаний із рослинними і тваринними компонентами екосистем та впливає на їхню життєдіяльність і відновлення. Щодня тварина проходить десятки кілометрів, щоби знайти достатню кількість поживи, і таким чином на поверхні тіла та з екскрементами поширює значну кількість насіння, тобто форетично забезпечує відтворення багатьох видів автотрофів. Встановлено, що внаслідок форезії ведмідь бурий сприяє лісовідтворенню й особливо розростанню площ ягідників у Карпатах (малини, чорниці та брусниці).

Ключовим видом наземно-водних екосистем ми виділили видру річкову (*Lutra lutra*). Дослідженнями її трофічних зв'язків встановлено, що 56 % кормового раціону становлять хребетні тварини, 18 % – безхребетні та 26 % – рослини (табл. 4). Серед хребетних найчастіше реєстрували: коропові (*Cyprinidae*) – 22 %, щуку звичайну (*Esox lucius*) – 19 % та окуневі (*Percidae*) – 12 %. Відносно часто трапляється окунь звичайний (*Perca fluviatilis*) і карась (*Carassius* sp.) – по 7 %, ротань-головешка (*Perccottus glenii*) – 5 %. Також у Рівненській області нами виявлено отоліти окуня сонячного (*Lepomis gibbosus*) – 7 %, факт наявності яких з-поміж решток поживи видри річкової на досліджуваній території підтвердили фахівці з Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. В'юн звичайний (*Misgurnus fossilis*) і короп звичайний (*Cyprinus carpio*) трапляються рідше – 2,5 %. Також серед поживи видри зареєстровано представників чаплевих (*Ardeidae*), ропухи звичайної (*Bufo bufo*), бурих жаб (*Rana* sp.), жаби їстівної (*Pelophylax esculentus*) та ракоподібних (*Crustacea*) – по 1,7 %.

Серед безхребетних у раціоні видри переважають молюски роду *Bithynia* (48 %) та дрібні жуки родини *Carabidae* (36 %). Також виявлено лялечки лускокрилих. Значну частину рослинних кормів становлять трав'яні рослини – 36 %, серед них злакові (*Poaceae*) – 25 %, сухі плоди – 28 %, осокові (*Cyperaceae*) – 2,75 % та маслинкові (*Elaeagnaceae*) – 2,75 %. Інколи трапляється ряска.

Таблиця 4

Сезонні особливості трофічних зв'язків видри (*Lutra lutra*)
на території Львівської та Рівненської областей

Зима		
Група кормів	Кількість об'єктів	Частота трапляння
Риби	23	54,8 %
Рослини	19	45,2 %
Весна		
Група кормів	Кількість об'єктів	Частота трапляння
Риби	19	32,7 %
Молюски	12	20,7 %
Рослини	12	20,7 %
Жуки	11	19 %
Земноводні	3	5,2 %
Птахи	1	1,7 %
Осінь		
Група кормів	Кількість об'єктів	Частота трапляння
Риби	30	69,8 %
Рослини	11	25,6 %
Ракоподібні	1	2,3 %
Лялечки	1	2,3 %

Таким чином, наші дані беззаперечно підтверджують, що видра річкова є типовим іхтіофагом. А факт споживання рослинної їжі видрою є суперечливим серед дослідників. Так, Юргенсон пише [29], що видра здатна споживати молоді пагони рослин і кору дерев, тоді як в іншій публікації на цю тему інформації про споживання такого типу кормів немає [7]. Отже, цей харчовий ресурс є радше додатковим, ніж основним, і споживається за браку основного корму – хребетних тварин.

У трофічних зв'язках видри простежуємо деякі сезонні особливості. У зимовий період основу її раціону становлять риби (54,8 %) та рослини (45,2 %) (табл. 4). Навесні риби трапляються рідше (32,7 %), натомість частіше молюски (20,7 %), комахи (19 %), а також рослини (20,7 %). Досліджено, що основу дієти видри річкової в осінній період становлять риби – 69,8 %; рідше – рослини (25,6 %) та ракоподібні (2,3 %). Наші результати стосовно цього частково збігаються з даними інших дослідників [42]. Відмінним є факт наявності в раціоні видри молюсків і комах. Наявність у кормі земноводних у весняний період можна пояснити їхньою появою та доступністю цього типу поживи.

Отже, з'ясовано, що раціон видри є найрізноманітнішим у весняний період, про що свідчить коефіцієнт Шеннона – 2,52. Трохи меншою різноманітністю характеризується раціон в осінню пору (2,35), а найменшою – у зимову (2,14). Такий розподіл даних можна пояснити більшою доступністю кормових ресурсів різних категорій у весняний період та нестачею їх узимку. Отже, зниження різноманіття кормової бази видри річкової протягом сезону є закономірним і відповідає зміні активності більшості тварин.

Підсумовуючи, робимо висновок, що видра річкова як детермінант гетеротрофної консорції є типовим іхтіофагом, який в основному живиться рибою та проявляє відносну трофічну пластичність за нестачі кормів, – цей хижак може житися земноводними, молюсками та птахами за потреби. Поряд із тим, видра, незважаючи на приналежність до хижих ссавців, споживає також і рослинні корми.

Отримані дані щодо трофічних зв'язків детермінантів консорцій ключових гетеротрофних видів із консортами вказують на широкий спектр консументів, які забезпечують функціонування якраз цих гетеротрофних систем. Поряд із тим, у нас недостатньо даних щодо інших типів консортивних зв'язків: топічних, фабричних і форичних.

Проведений аналіз консортивної організації гетеротрофно-детермінованих консорцій ключових видів у лісових, водно-наземних, водних екосистемах показав, що власне вони є осередками різноманіття живого. Руйнування консорції ключових видів може призвести до каскаду смертей консортів і до зміни абіотичного середовища. Із представлених вище конкретних даних випливає, що збереження ключових видів – це фактично збереження всього пулу біорізноманіття в екосистемах, та й, зрештою, самих екосистем. Це вказує на те, що способи збереження екосистем мають базуватися на даних щодо ролі в них ключових видів. Ми переконані в тому, що поглиблене вивчення ролі ключових видів нині є вкрай необхідним як у контексті сталого розвитку, так і в контексті збереження біотичного різноманіття загалом.

Ми свідомі того, що представлений нами матеріал фрагментарний і неповний. Це можна пояснити тим, що дослідження ключових видів проводиться в польових умовах, які здійснювати на сьогодні надзвичайно складно, а також тим, що ми охопили дослідженнями велику кількість ключових видів, встановити консорційну структуру яких нам до кінця не вдалося. На особливу увагу в подальших дослідженнях гетеротрофно-детермінованих консорцій заслуговують представники Formicidae, які надзвичайно різноманітні за своїми трофічними, топічними, форичними та фабричними зв'язками і тісно пов'язані як з автотрофними, так і з гетеротрофними організмами. Ми переконані в необхідності подальшого дослідження ролі ключових видів як осередків різноманіття організмів, так і біорізноманіття взагалі. Представлені нами дані в цій роботі є новими, і їх можна використати як під час читання курсів з біології, екології, зоології, так і з практичною метою у природоохоронній практиці, зокрема, з метою обґрунтування методів збереження біорізноманіття і сталого розвитку екосистем.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Андрійшин Б., Баландюх Н., Гнатина О. та ін. Ключові види тварин в екосистемах заходу України // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2022. Вип. 87. С. 112–129. <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2022.87.10>
2. Баишта А.-Т. В., Бігун В. К., Білецька М. Г. Шацьке поозер'я. Тваринний світ. Луцьк: Вежа-Друк, 2016. (електрон. опт. диск (CD-ROM). Об'єм даних 486 Мб).
3. Беклемишев В. Н. О классификации биоценотических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56 (5). С. 3–30.
4. Голубець М. А. Екосистемологія. Львів: Поллі, 2000. 345 с.
5. Горбань І. М., Горбань Л. І., Головачов О. В. та ін. Шацьке поозер'я: характеристика абіотичних і біотичних компонентів екосистем. Львів: Євросвіт, 2008. 216 с.
6. Горбань І. М., Царик Й. В. Гетеротрофні індикатори стану природних екосистем // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2012. Вип. 58. С. 209–220.
7. Дикий І. В., Марців М. В., Шельвінський В. І., Затушевський А. Т. Особливості живлення деяких видів родини Mustelidae на території Львівської області // Вісн. Харк. нац. ун-ту ім. Каразіна. Сер. біол. 2017. Вип. 29. С. 135–141. DOI: 10.26565/2075-5457-2017-29-17
8. Дикий І., Шквиря М., Хоєцький П. та ін. Ведмідь бурий (*Ursus arctos*): проблеми збереження та дослідження популяції в Україні. К.: ТОВ «СІК ГРУП Україна», 2015. 135 с.
9. Домбровський К. О. Значення дрейсени у формуванні індивідуальних консорцій // Вісн. Запор. нац. ун-ту. Біол. науки. 2009. № 2. С. 30–38.
10. Дребет М. В. Зимовий аспект живлення сови вухатої (*Asio otus* L.) в Кам'янці-

- Подільському та роль рукокрилих ссавців у її раціоні // Бранта. Зб. наук. пр. Азово-Чорномор. орніт. станція. 2013. Вип. 16. Екологія. С. 79–87.
11. Загородний І. В., Комарницький І. В., Дикий І. В. Живлення сови вухатої (*Asio otus* L.) у Львові // Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку: мат-ли наук. конф. (10–13 вересня 2015 р.). Львів: СПОЛОМ, 2015. С. 30–31.
 12. Загородний І. В., Штик О. В. Живлення сови вухатої (*Asio otus* L.) на території природного заповідника «Медобори» // Біологія: від молекули до біосфери: мат-ли Х Міжнар. конф. молодих учених (2–4 грудня 2015 р.). Харків: ФОП Шаповалова Т. М., 2015. С. 177–178.
 13. Закала О. С. Консортивні зв'язки чагарникової очеретянки (*Acrocephalus palustris*) в умовах Західної України // Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах: III Міжнар. наук. конф. ZOOCENOZIS-2005 (4–6 жовтня 2005 р.). Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ, 2005. С. 419–420.
 14. Іванець О. Р. Еколого-морфологічна характеристика роду *Daphnia* O.F. Müller, 1785 (Crustacea, Cladocera) Українського Розточчя // Stud. Biol. 2014. 8 (2). С. 169–186. <http://dx.doi.org/10.30970/sbi.0802.341>
 15. Іванець О. Р. Таксономічна структура та динаміка популяцій роду *Asplanchna* (Rotifera: Monogononta) Українського Розточчя // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2018. Вип. 79. С. 114–121. <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2018.79.12>
 16. Іванець О. Р. Фауна гіллястовусих раків (Crustacea, Cladocera) Українського Розточчя // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2013. Вип. 63. С. 110–117.
 17. Іванець О. Р. *Filinia* в спектрі раціону *Asplanchna* (Rotifera: Monogononta) рівнинних гідроєкосистем заходу України // Екол. науки. 2019. № 2 (25). С. 147–151. <https://doi.org/10.32846/2306-9716-2019-2-25-23>
 18. Луцзяк М. М. Біоценотична роль та мисливськогосподарське значення великих хижаків Українських Карпат: автореф. дис. ... канд. с.-г. наук: 06.03.03. Львів, 2013. 20 с.
 19. Мазинг В. В. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 27 (2). С. 117–126.
 20. Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журн. 1952. Т. 37 (2). С. 181–201.
 21. Слободян А. А. К вопросу о питании карпатского бурого медведя // Вестн. зоол. 1975. № 5. С. 11–16.
 22. Слободян А. А. Украина // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана. М.: Наука, 1993. С. 67–91.
 23. Слободян О. О. Бурый ведмідь Українських Карпат. Короткий нарис історії вивчення бурого ведмедя в Українських Карпатах. Івано-Франківськ: ДКД, 2008. 160 с.
 24. Татаринов К. А. Звірі західних областей України: матеріали до вивчення фауни Української РСР. К.: Вид-во АН УРСР, 1956. 188 с.
 25. Ткачук Ю. Біотопний розподіл дикого кабана на Буковині в осінньо-зимовий період та структура його угруповання // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2002. Вип. 30. С. 93–98.
 26. Ткачук Ю. Б. Деякі матеріали до екології ведмедя на Буковині // Вестн. зоол. 2000. Т. 34. № 1–2. С. 74.
 27. Хосецький П. Заходи щодо збереження та відтворення популяції ведмедя бурого (*Ursus arctos*) в Українських Карпатах // Великі ссавці Карпат: мат-ли міжнар. екол. конф. (8 вересня 2000 р.). Івано-Франківськ: Сіверсія, 2000. С. 52–53.
 28. Царик Й. Консорція і збереження біологічного розмаїття // Праці НТШ. 2001. VII:

- Екол. зб. Екологічні проблеми природокористування та біорозмаїття Львівщини. С. 169–174.
29. Юргенсон П. Б. Выдра. М., 1932. 23 с.
30. Engel M. S. Family-group names for bees (Hymenoptera: Apoidea) // *Am. Mus. Nov.* 2005. No. 3476. P. 1–33.
31. Engel M. S. Systematic melittology: where to from here? // *Syst. Entomol.* 2011. Vol. 36 (1). P. 2–15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2010.00544.x>
32. Ivanets O. R. Faunistic overview and structural organisation of taxonomic groups of zooplankton of the Glynna Navaria reservoir (Eastern Galicia) // *Modern aspects of natural science research in the context of sustainable development of society*. Riga: Baltija Publishing, 2023. P. 56–73. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-395-8-3>.
33. Ivanets O. R., Chernobay D. The genus *Diaphanosoma* Fisher, 1850 (Ctenopoda: Sididae) from basin of Vereschyc'a // *Proc. of XII International Scientific Conference for Students and PhD Students «YOUTH AND PROGRESS OF BIOLOGY»* (April 19–21, 2016). Lviv: Spolom, 2016. P. 216–217.
34. Ivanets O. R., Koval Y. The genus *Sida* Straus, 1820 (Cladocera: Ctenopoda) in the conditions of Ukrainian Roztocze // *Proc. of XII International Scientific Conference for Students and PhD Students «YOUTH AND PROGRESS OF BIOLOGY»* (April 19–21, 2016). Lviv: Spolom, 2016. P. 217–218.
35. Ivanets O. R. Zooplankton of the water vegetation in the ponds of west forest-steppe of Ukraine // *Visn. of Lviv Univ. Biol. series.* 2011. Vol. 56. P. 148–156.
36. Kearns C. A., Inouye W., Waser N. M. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1998. 29. P. 83–112.
37. Michener C. D. *The Bees of the World*. 2nd Ed. Baltimore: J. Hopkins Univ. Press., 2007. 992 p.
38. Michener C. D. *The social behavior of the bees: a comparative study*. Cambridge: Harvard University Press, 1974. 404 p.
39. Robertson C. *Flowers and insects. List of visitors of 453 flowers*. Carlinville, 1928. 221 p.
40. Robertson C. Heterotropic bees. *Ecology* // *Ecology*. 1925. Vol. 6. No. 4. P. 412–436.
41. Santos E., Daners G, Morelli E., Galván G. Diversity of Bee Assemblage (Family Apidae) in Natural and Agriculturally Intensified Ecosystems in Uruguay // *Envir. Entom.* 2020. Vol. 49 (5). P. 1232–1241. DOI: 10.1093/ee/nvaa078
42. Sidorovich V. E. Seasonal variation in the feeding habits of riparian mustelids in river valleys of NE Belarus // *Acta Theriologica*. 2000. Vol. 45 (2). P. 233–242.
43. Zahorodnyi I., Dubovyk O., Komarnytskyi I., Dykyy I. Diet of Long-eared Owl and Common Kestrel in an urban landscape (Ukraine) // *Ornis Hungarica*. 2021. Vol. 29 (1). P. 108–119. DOI:10.2478/orhu-2021-0008
44. Zahorodnyi I., Romaniuk L., Hnatyna O. et al. Diet of the Little Owl *Athene noctua* (Scopoli, 1769) on the territory of Berehovo district (Transcarpathian region) // *Biol. Stud.* 2021. Vol. 15 (4). P. 71–86. <http://dx.doi.org/10.30970/sbi.1504.670>

Стаття надійшла до редакції 16.08.24

прийнята до друку 01.10.24

**COENOTIC RELATIONS WITHIN HETEROTROPHIC CONSORTIONS
ON THE EXAMPLE OF SOME ANIMAL KEY SPECIES**

**B. Andriishyn¹, N. Balandiukh¹, O. Hnatyna¹, I. Dykyy¹, I. Zahorodnyi¹, O. Ivanets¹,
I. Koltun¹, V. Liesnik¹, M. Martysiv¹, K. Nazaruk¹, O. Reshetylo^{1,2}, I. Skyrpan¹,
I. Khamar¹, I. Tsaryk^{1,2}, Y. Tsaryk¹, I. Shydlovskyy¹**

¹ *Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine*

² *Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine,
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: zoo.dep.biology@lnu.edu.ua*

The role of animal key species in forest, wetland and fresh-water ecosystems as the concentrators of species diversity of the individuals of different taxa (consorts) is described in the article from the heterotrophic determined paradigm point of view. The analysis of consortive relations was based on the research of key species' representatives trophics mainly, less attention was paid to other relation types (topic, fabric and foric). Mammals, birds, amphibians, insects, mollusks and the representatives of zooplankton were the study objects of our key species research. In particular, our attention was paid to *Asplanchna* trophic relations, which largely determine the trophic dynamics of the investigated hydroecosystems, as well as topic relations of the littoral key zooplankton taxa with plants were in our research focus. All the types of consortive relations in various species' habitats were analyzed on the example of *Lymnaea stagnalis*. It was determined that over 30 species of oligolectic bees are connected with over 14 feeding plant taxa by trophic relations. Feeding of two the most numerous Amphibia species in the forest habitats of the research territory (*Bufo bufo* and *Rana temporaria*) witness the relations with at least 13 taxa of Invertebrates, moreover their trophic preferences are largely species-specific. The pellet analyses of *Asio otus* and *Athene noctua* show the victim identity to 19 and 28 Vertebrate taxa with the dominance of Muridae and Arvicolidae, respectively. Our research describes the tight trophic relations of 10 Carnivora species (Mustelidae and Canidae) with 65 plant and animal species. Besides, the analysis of brown bear trophics shows its seasonal character and euryphagy, with much higher part of plant components in the diet contra animal ones along the year. Thus, the obtained data show that the key species are connected with dozens of other heterotrophic and autotrophic species by consortive, first of all trophic, relations. The disappearance of key species can lead to the significant changes in the ecosystem structure. There is drawn a conclusion that the consortive approach to the key species research gives us an opportunity to dive deeply into the problem of ecosystem components functioning and their changes in uncertain environmental conditions.

Keywords: consortium, key species, ecosystems, animals, trophic relations

ОЦІНКА ЯКОСТІ АТМОСФЕРНОГО ПОВІТРЯ ЖИТОМИРА ЗА ПОКАЗНИКАМИ УШКОДЖЕНОСТІ ПИЛКУ *SPIRAEA* × *VANHOUTTEI*

Р. Матяшук*, І. Ткаченко

Державна установа «Інститут еволюційної екології НАН України»
вул. Акад. Лебедева, 37, Київ 03143, Україна
e-mail: raisakiev2015@gmail.com

Здійснено оцінку стану пилку *Spiraea x vanhouttei* в зелених насадженнях Житомира за різного впливу чинників урботехногенного походження, зокрема, якості атмосферного повітря. Для біоіндикаційних досліджень обрано вид багаторічних рослин чагарникового ярусу. Генеративна частина цих рослин за висотою розташування зазнає тривалого впливу основних складових аерогенного забруднення, як і дихальна система людей. Оцінка стану атмосферного повітря в приземному шарі є важливою під час визначення потенційних наслідків для екосистеми й оцінки ризику для здоров'я населення. Забруднення атмосферного повітря поллютантами від промислових підприємств і автотранспорту – це одна з основних екологічних проблем Житомира й області, хоча, за даними Центральної геофізичної обсерваторії ім. Б. Срезневського (ЦГО), Житомир належить до міст із низьким рівнем забруднення атмосферного повітря. Він займає 23 позицію серед інших міст України. У статті наведено характеристику основних складових забруднення повітря та джерел їхнього надходження.

Для моніторингу стану гаметофіту *S. x vanhouttei* обрано 6 локацій у різних за антропогенним навантаженням і забезпеченістю зеленими насадженнями районах міста. Досліджено чутливість пилку за якісними (фертильність) і кількісними показниками. На більшості досліджених територій рослини зберегли високий репродуктивний потенціал. Істотну втрату (у 2,1–2,25 раза) фертильності пилку відмічали тільки у рослин на території з підвищеним впливом викидів від пересувних джерел.

Про депресивний вплив екзогенних чинників краще свідчить мінливість морфометричних характеристик пилку. Зокрема, відмічено продукування більшої частки морфологічно різноякісних пилових зерен і зменшення його середніх розмірів. Це зумовлено переважно впливом викидів автотранспорту, оскільки на досліджуваній території розташовані найбільші транспортні вузли міста – залізничний вокзал і центральна автостанція. Тим самим підтверджуються висновки ЦГО про домінуючий вплив пересувних джерел у загальному обсязі поллютантів урбоєкосистеми Житомира. Прояви чутливості пилку *S. vanhouttei* до комплексу екзогенних чинників середовища вирощування підтверджують перспективність його використання як середньостійкого виду для біоіндикаційної оцінки стану довкілля.

Ключові слова: *Spiraea x vanhouttei*, пилок, чутливість, забруднення атмосфери, моніторинг

Екологічний моніторинг стану довкілля спрямований, насамперед, на забезпечення захисту людей і охорону біоти від негативного впливу екотоксикантів. За багатьма внутрішніми та зовнішніми статистичними спостереженнями, Україна на сьогодні є однією з найнебезпечніших в екологічному аспекті країн [11, 14, 19, 21, 25]. Дуже важливо також враховувати жакливі екологічні наслідки воєнної агресії російської федерації. Через руйнівний вплив військових дій в атмосферу потрапляють десятки тисяч тонн шкідливих

речовин, вивільняються продукти хімічних реакцій, спричинених вибухами, детонацією ракет і снарядів. Упродовж тривалого періоду від масових обстрілів руйнуються або пошкоджуються об'єкти критичної інфраструктури, нафтобази, складські комплекси, промислові підприємства, які використовують у своїй діяльності різні хімічні речовини [17].

За таких обставин здійснювати моніторингові дослідження стану довкілля можливо лише із застосуванням методично й економічно доступних підходів. На сьогодні державна система моніторингу довкілля перебуває у стані, який потребує суттєвого технічного, технологічного переоснащення, зміни принципів організації та забезпечення системних міжвідомчих комунікацій [4]. Розширення дослідної бази за рахунок ефективного використання потенціалу, зокрема, біоіндикаційних досліджень може сприяти практиці експрес-оцінки ймовірних ризиків для урбоєкосистеми [6, 8, 9, 15, 22]. Біоіндикаційна оцінка стану довкілля за комплексом показників є важливим доповненням під час аналізу наявних екологічних ризиків для екосистем і здоров'я людини [23, 26, 27]. Напрацювання результатів оцінки в різних за комплексом чинників містах і регіонах України сприяє вдосконаленню самої системи екомоніторингу. Зокрема, використання методичних рекомендацій «Обстеження та районування території за ступенем впливу антропогенних чинників на стан об'єктів довкілля з використанням цитогенетичних методів» (Наказ МОЗ України № 116 від 13.03.2007 р.) у низці наших робіт підтверджує перспективність використання пилку різних за стійкістю до аерогенного забруднення видів рослин для цих цілей [10]. Отримані результати дають можливість робити науково обґрунтовані висновки щодо стану довкілля та давати рекомендації для зонування територій за екологічними ризиками для населення [7, 9, 28]. Дослідження стану пилку *Spiraea x vanhouttei* (Briot) Zabel. в зелених насадженнях Житомира здійснено з метою визначити чутливість цього виду до умов вирощування в різних урбоєкосистемах України.

Матеріали та методи

Для досліджень обираємо рослини чагарникового ярусу, оскільки їхня генеративна частина зазнає довготривалої дії основних складових аерогенного забруднення в зоні максимального впливу на дихальну систему людей [7]. Рослинний матеріал відбирали у фазу квітання *Spiraea x vanhouttei* (травень 2024 р.) на 6 локаціях паркових, лісопаркових екосистем і вуличних ландшафтів м. Житомира (рис. 1).

Стан генеративної сфери визначали за фертильністю зрілих пилкових зерен (%) з використанням йодного методу [2] та за морфометричними показниками сухого пилку (розмір зерен за довжиною полярної осі P та екваторіального діаметра E , мкм). У кожному варіанті досліджено не менше 300 пилкових зерен. Також визначали рівень морфологічної різноманітності пилку (гіпотрофовані пилкові зерна в 1,5–2 рази менші та гіпертрофовані – у 1,3–1,5 рази крупніші) для доповнення висновку про ступінь екологічної напруженості території [20]. Розраховували індекс форми ІФ як середнє значення співвідношення довжини та ширини екваторіальних проекцій пилкових зерен. Наближення значення індексу до 1,0 свідчить про зменшення видовженості форми пилкового зерна [1]. Типова форма зерен сухого пилку представників роду *Spiraea* L. – сфероїдна [29]. За співвідношенням P/E пилкові зерна належать до класу *prolate* (витягнута) [24]. Препарати досліджували за допомогою мікроскопа Nikon Eclipse E100 з фотоапаратом Canon 1300D BODY і програмного забезпечення. Вимірювання здійснювали у програмі AxioVision Rel. 4.8. Статистичну обробку даних проводили за загальноприйнятими методами дисперсного аналізу згідно з рекомендаціями [2, 3] за допомогою програми MS Excel 97-2003.

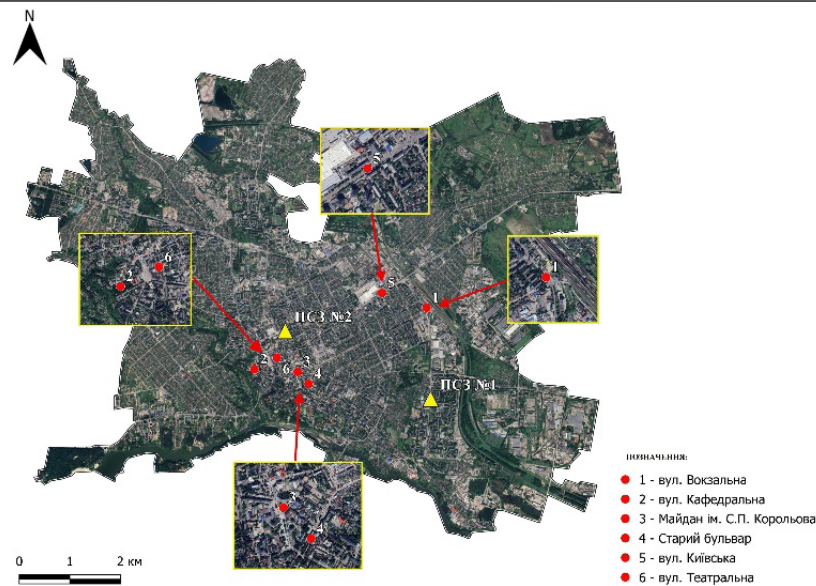


Рис. 1. Розташування дослідних ділянок (позначка ●) і стаціонарних постів спостережень (ПС3) Центральної геофізичної обсерваторії ім. Б. Срезневського (позначка ▲) у Житомирі

Для оцінки метеорологічних умов середовища вирощування рослин і аналізу стану забруднення атмосферного повітря використано відомості Центральної геофізичної обсерваторії ім. Б. Срезневського (далі – ЦГО) та інформація Державної служби статистики України (зокрема, Головного управління статистики у Житомирській області).

Територія досліджень

Житомирщина розташована у двох природно-кліматичних зонах – Лісостепу (19 %) та Поліссі (81 %). Ці території суттєво відрізняються за геологічною будовою, ландшафтною структурою, ґрунтами, лісистістю і видовим складом рослинного світу. Клімат області помірно континентальний. За даними 2022 р. середня річна температура була на рівні 8,6–9,1 °C і перевищила кліматичну норму на 0,5–0,7 °C, а загальна кількість опадів становила 629–771 мм (108–115 % норми) [18]. Адміністративним, економічним і культурним центром області є Житомир із населенням 260,1 тис. осіб (станом на 01.02.2022 р). (<https://www.zt.ukrstat.gov.ua>). Територія в адміністративних межах міста становить 6083 га, із них забудовані землі займають 66,4 %, сільськогосподарські – 24,9 %, відкриті землі без рослинного покриву або з незначним рослинним покривом – 3,7 %, ліси й інші лісовкриті площі – 2,4 % (144,6 га), внутрішні води – 2,6 %. Ландшафтно-рекреаційної та озеленої території (станом на 01.01.2014 р.) тут налічують 479,6 га, земель природоохоронного призначення – 71,6 га. У системі озеленення міста наявні усі три групи озелених територій, які визначають за функціональною ознакою: загального користування, обмеженого користування та спеціального призначення. Група насаджень загального користування становить 335,0 га, фактична забезпеченість – 77,3 %. До 2035 р. заплановане збільшення площі об'єктів даної групи насаджень до 16,0 м²/особу, як передбачено нормативами, з подальшим збільшенням до 17,7 м²/особу.

Провідною галуззю економіки міста є промисловість (харчова, легка та перероблення сільськогосподарської продукції). До Житомира пролягають п'ять автомобільних доріг

державного значення. Загальна протяжність магістральної мережі міста – 140,7 км (із них магістральних вулиць загальноміського значення – 72,3 км, районного значення – 68,4 км). Загальний рівень автомобілізації – 311,5 автомобіля на 1000 мешканців (зокрема, рівень автомобілізації легковими автомобілями – 276,2 автомобіля на 1000 мешканців) [16]. Власне забруднення атмосферного повітря викидами від автотранспорту і промислових підприємств (теплове й енергетичне устаткування, добувна та обробна галузь господарства) є однією з основних екологічних проблем області [5]. Понад 85 % від загального обсягу викидів у атмосферне повітря міста надходить від автотранспорту і підприємств: ТОВ «ОБО», філія «Житомирський завод ізоляційних матеріалів «IZOVAT», ПрАТ «Біо Мед Скло», КП «Житомиртеплокомуненерго», ТОС «Житомирський картонний комбінат» (рис. 2) [12, 13].

За індексом забруднення атмосфери ІЗА, який враховує ступінь забруднення атмосферного повітря за п'ятьма пріоритетними забруднювальними домішками, у 2023 р. Житомир займав 23 місце серед міст України. За цим показником упродовж 2019–2023 рр. у місті зафіксовано низький рівень забруднення атмосферного повітря (3,81–4,2 умовних одиниць) (рис. 3).

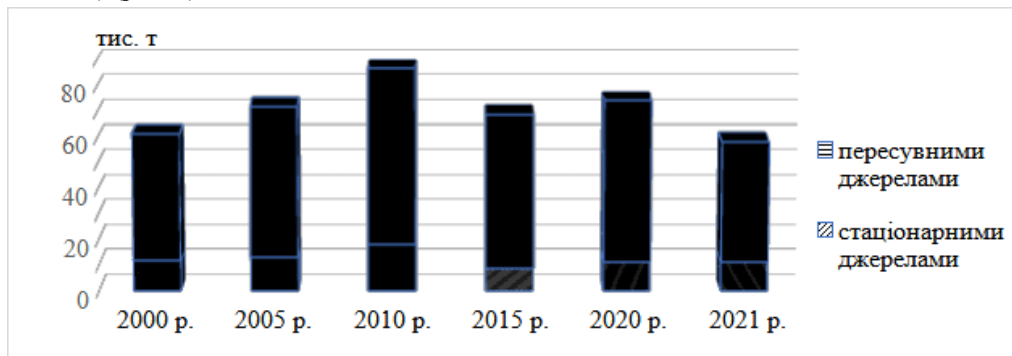


Рис. 2. Кількість викидів забруднювальних речовин і парникових газів, тис. т (дані ЦГО)

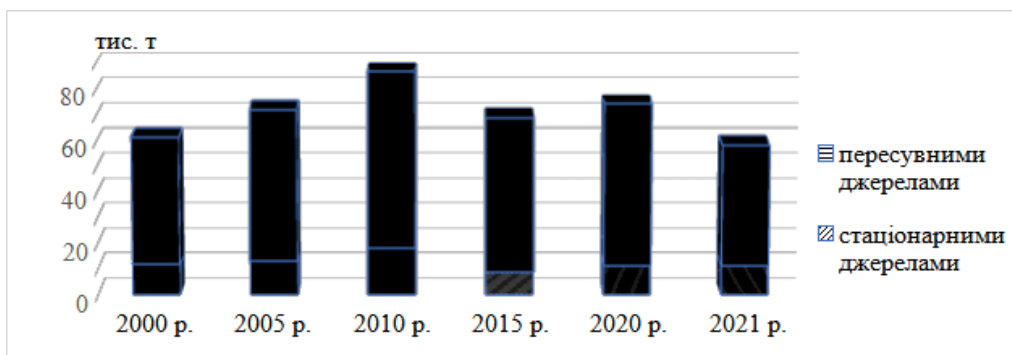


Рис. 3. Індекс забруднення атмосфери м. Житомира (дані ЦГО)

У першому півріччі 2024 р. відмічено підвищений рівень забруднення атмосферного повітря в Україні (ІЗА = 6,4 ум. од.) (<http://cgo-sreznevskyi.kyiv.ua/uk/diialnist/khimichne-zabrudnennia>). Переважаючими політантами тестової урбоєкосистеми є оксид вуглецю (II) (CO), діоксид азоту (NO₂), діоксид сірки (SO₂), леткі органічні сполуки, пил (рис. 4). Їхня частка перевищує 90 % від загальної кількості викидів в атмосферне повітря міста [12].

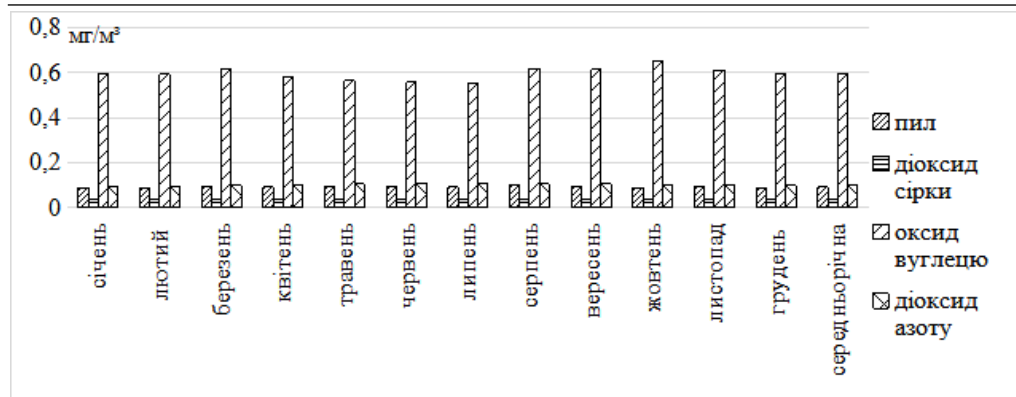


Рис. 4. Характеристика забруднення атмосфери міста у 2023 р. за середньою концентрацією домішок, $\text{мг}/\text{м}^3$ (дані ЦГО <http://cgo-sreznevskiy.kyiv.ua>)

Результати і їхнє обговорення

Обрані нами території міста трохи відрізняються за рівнем забруднення атмосфери, і відмінність впливу чинників урботехногенного походження позначається на стані пилку досліджених рослин. Дані стаціонарного посту спостережень № 1 (вул. Вітрука, 31) трохи перевищують показники вмісту забруднювальних речовин по ПСЗ № 2 (вул. Грушевського, 14/20) і середні по місту. Також ділянки відрізняються за рівнем антропогенного навантаження (зокрема, щільністю забудови, інтенсивністю транспортного сполучення), а також станом зеленої інфраструктури як основного фактора зменшення руйнівного впливу урбосередовища на живі організми. Максимальною різницею за ІЗА між даними ПСЗ є у березні–квітні, тобто в період активного розвитку генеративних органів *S. vanhouttei*. Як імовірна реакція на це – у рослин на ділянці 1 (вул. Вокзальна) виявилися винятково низькі показники фертильності пилку (41 % та 59 %, відповідно, у закритому бутоні та в період масового квітування) (рис. 5).

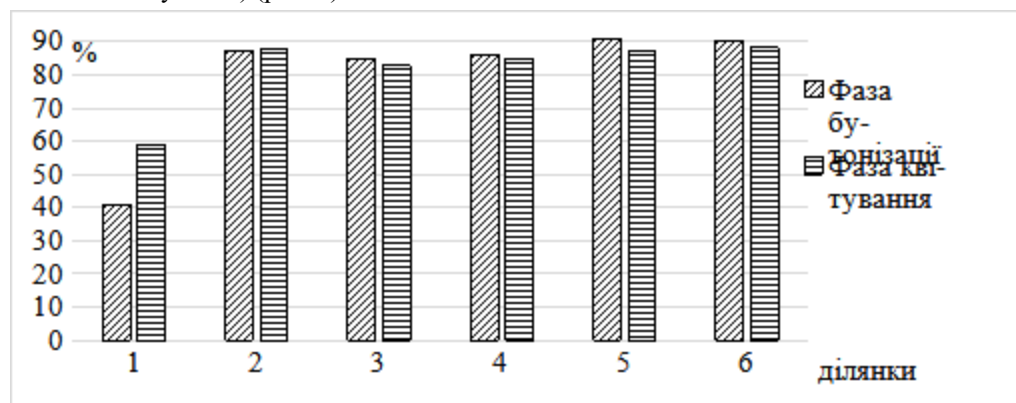


Рис. 5. Фертильність (%) пилку *S. vanhouttei* на дослідних ділянках Житомира (карту розташування ділянок див. на рис. 1)

Саме ця територія (за даними ПСЗ № 1) серед обраних нами зазнає посиленого впливу викидів забруднювальних речовин і парникових газів, який зумовлюють пересувні та стаціонарні джерела від розташованих поблизу транспортних вузлів (залізничний вокзал

і центральна автостанція). Також причиною підвищеного вмісту поллютантів у приземному шарі повітря на цій території є менша, порівняно з іншими районами міста, частка зелених насаджень (див. рис 1).

Загалом, результати дослідження фертильності пилку на моніторингових ділянках Житомира підтвердили відмічений нами високий репродуктивний потенціал *S. vanhouttei* [7]. Також підтверджено, що вищі життєві показники пилок цього виду має у фазу завершення бутонізації (до 85–91 %) з тенденцією певної втрати фертильності з початком квітання рослин на всіх ділянках. Водночас уже за якістю сформованого пилку рослин-біоіндикаторів можна дати оцінку ступеня екогенетичної трансформації дослідженої території [8].

Вплив чинників урботехногенного походження на довкілля спричиняє зміни не лише життєздатності пилку рослини цього виду, але й депресивні морфологічні зміни, які можуть слугувати індикаторними ознаками під час біомоніторингових досліджень (рис. 6).

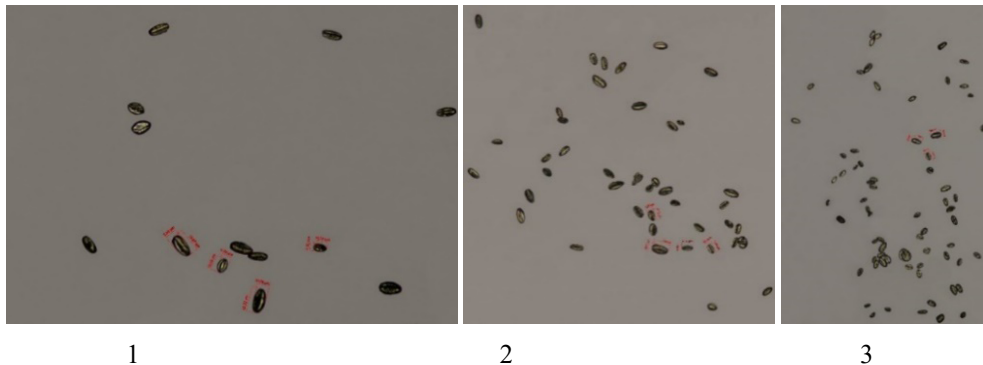


Рис. 6. Загальний вигляд і параметри зерен свіжозібраного пилку *S. vanhouttei* у фазу бутонізації (1) та квітання рослин (2, 3) на дослідних ділянках Житомира

Зокрема, за вирощування рослин в умовах більшого антропогенного навантаження (ділянка 1) в популяції свіжозібраного пилку відмічено вищу мінливість зерен за морфометричними показниками (див. таблицю). Вже у фазу бутонізації рослин сформовані пилкові зерна мають менші розміри, порівняно зі середніми параметрами пилку на інших дослідних ділянках. Зростаючий інгібуючий вплив комплексу позаоптимальних чинників на ділянці 3 (майдан ім. С. П. Корольова) також зумовлює пролонговане зменшення середніх розмірів зерен у фазу масового квітання рослин. Додатковим інформативним показником цього впливу є зміна індексу форми пилкових зерен.

Параметри пилкових зерен *S. vanhouttei* на дослідних ділянках Житомира, мкм

Ділянка	Фаза бутонізації			Фаза квітання		
	Р	Е	ІФ	Р	Е	ІФ
1. вул. Вокзальна	8,45±1,45	16,09±2,28	0,522	8,35±1,10	15,79±2,14	0,528
2. вул. Кафедральна	9,07±1,20	18,02±2,17	0,503	9,34±1,05	18,09±2,16	0,516
3. Майдан ім. С. П. Корольова	9,46±1,09	18,04±1,91	0,527	9,27±0,96	17,74±1,91	0,525
4. Старий бульвар	8,97±1,18	17,83±2,56	0,506	9,58±1,18	18,62±2,37	0,516
5. вул. Київська	9,28±1,04	18,29±2,21	0,509	9,40±1,01	18,38±2,04	0,511
6. вул. Театральна	9,58±0,97	18,65±1,73	0,513	9,39±1,06	18,14±2,27	0,519

Примітки: Р – довжина полярної осі, Е – довжина екваторіального діаметра, ІФ – індекс форми

На інших дослідних ділянках істотних морфометричних змін у стані пилку в різні фази генеративного розвитку не відмічено, якість сформованого пилку була досить високою.

Фенотипічні прояви чутливості пилку *S. vanhouttei* до комплексу екзогенних чинників середовища вирощування реалізувались у формуванні дегенерованих (дрібних) і гіпертрофованих (аномально крупних) зерен (див. рис. 6). Більше морфологічно аномального пилку відмічено на ділянках 1, 2, 4. Здебільшого переважала частка гіпотрофованих зерен за довжиною полярної осі (рис. 7).

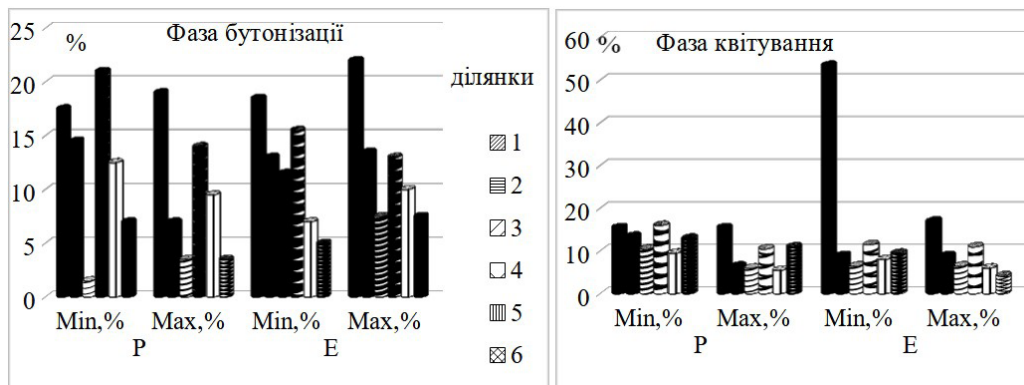


Рис. 7. Продуктування аномальних зерен *S. vanhouttei* за довжиною полярної осі P та екваторіального діаметра E сухого пилку (нумерацію ділянок див. на рис. 1 і в таблиці)

При цьому вже у фазу завершення бутонізації рослин в популяції пилку виявлено значну кількість (до 22 %) аномальних зерен. На прикладі рослин ділянки 1 можна простежити найчіткіший негативний вплив позаоптимальних чинників на гаметогенез *S. vanhouttei* за продуктуванням понад 53 % морфологічно різноякісних зерен у фазу квітучання рослин. Найменшу мінливість морфометричних показників пилку (менше 10 % за кожним параметром) відмічено на ділянках 3, 5 та 6, що узгоджується і з результатами оцінки його фертильності, підтверджуючи менш активний вплив поллютантів та інших факторів повітряного середовища на генеративні органи рослин.

Хоча вид *S. vanhouttei* не внесено до переліку рекомендованих фітоіндикаторів під час визначення загальної токсичності повітряного басейну за тестом «Стерильність пилку» [10], реакція рослин на стан навколишнього середовища (як за кількісними, так і за якісними показниками пилку) свідчить про потенційну перспективність використання цього виду як середньостійкого фітоіндикатора забруднення навколишнього повітря.

Висновки. Результати оцінки стану пилку *S. vanhouttei* підтверджують відомості про низький рівень забруднення атмосферного повітря у Житомирі. Показники фертильності пилку на більшості досліджених ділянок відповідають високому репродуктивному потенціалу рослин цього виду. Найбільше порушення гаметогенезу *S. vanhouttei* встановлено на території з підвищеним впливом викидів від пересувних джерел (вул. Вокзальна). Зокрема, фертильність пилку рослин була у 2,1–2,25 раза нижчою, ніж на інших моніторингових ділянках міста. Ці дані узгоджуються з висновком ЦГО щодо домінуючого впливу викидів від автотранспорту у загальному обсязі поллютантів урбоєкосистеми Житомира.

На територіях із підвищеним впливом чинників урботехногенного походження істотніше проявляються депресивні морфологічні зміни пилку *S. vanhouttei*. Відмічено зменшення середніх розмірів пилкових зерен у рослин в період масового квітучання. Продуктування морфологічно різноякісних пилкових зерен проявилось у збільшенні частки гіпотрофованих за довжиною полярної осі зерен. Підвищений об'єм аномального

за розмірами та формою пилку наявний у закритому бутоні ще до масового квітання рослин. Це підтверджує довготривалий інгібуючий вплив комплексу позаоптимальних чинників на мікроспорогенез *S. vanhouttei*. Встановлені прояви чутливості пилку *S. vanhouttei* до комплексу екзогенних чинників середовища вирощування підтверджують перспективність його використання як середньостійкого виду для біоіндикаційної оцінки стану довкілля.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Гнатюк А. М., Гурненко І. В. Морфологічні особливості пилкових зерен видів родини Colchicaceae DC. флори України // Інтродукція рослин. 2013. № 2. С. 57–62. http://nbuv.gov.ua/UJRN/IR_2013_2_11
2. Дегтярьова Н. І. Лабораторний і польовий практикум з генетики: навч. посіб. для студ. природнич. ф-тів пед. ін-тів. К.: Вища школа, 1973. 272 с.
3. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд., доп. и перераб. М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
4. Екологічний паспорт міста Києва, 2023. 159 с. <https://ecodep.kyivcity.gov.ua/files/2023/10/11/ekopasport.pdf>
5. Звіт про стратегічну екологічну оцінку проєкту плану заходів на 2024-2027 роки з реалізації стратегії розвитку Житомирської області на період до 2027 року <https://oda.zht.gov.ua/wp-content/uploads/2023/05/Zvit-pro-SEO-z-urahuvannyam-konsultatsij.pdf>
6. Матяшук Р. К., Ткаченко І. В. Пилок рослин чагарникового ярусу міського зеленого простору як індикатор стану атмосферного повітря мегаполісу (на прикладі представників роду Форзиція) // Вісн. Харків. ун-ту. Сер. екол. 2021. № 25. С. 135–156. <https://doi.org/10.26565/1992-4259-2021-25-12>
7. Матяшук Р. К., Ткаченко І. В. Чутливість пилку спіреї Вангутта до стану атмосферного повітря мегаполісу // Natural Resources of Border Areas under a Changing Climate. The 5th International Scientific Conference: the program, abstracts (Ukraine, Chernihiv, September 21–24, 2021). Chernihiv: Publishing House “Desna Polygraph”. 2021. Р. 58.
8. Миленка М. М. Життєздатність пилку деревних рослин як критерій якості навколишнього середовища // Екологія та ноосферологія. 2009. Т. 20. № 1–2. С. 181–187.
9. Мірошник Н. В., Ліханов А. Ф., Матяшук Р. К. та ін. Біоіндикаційна оцінка стану паркових екосистем міста Києва. К.: Академперіодика, 2023. 200 с. <https://doi.org/10.15407/akademperiodyka.488.200>
10. Наказ МОЗ України № 116 від 13.03.2007 р. “Про затвердження методичних рекомендацій «Обстеження та районування території за ступенем впливу антропогенних чинників на стан об’єктів довкілля з використанням цитогенетичних методів»” // Офіційний вісник України. 2007. № 4. С. 186–209. <https://zakon.rada.gov.ua/rada/show/v0116282-07#Text>
11. Огляд стану забруднення навколишнього природного середовища на території України за даними спостережень гідрометеорологічних організацій у 2020 р. URL: http://cgo-sreznevskyi.kyiv.ua/index.php?fn=u_zabrud&f=ukraine.
12. Огляд стану забруднення навколишнього природного середовища на території України за даними мережі моніторингу гідрометеорологічних організацій за I півріччя 2024 року. <http://cgo-sreznevskyi.kyiv.ua/uk/diialnist/khimichne-zabrudnennia>
13. Огляд стану забруднення навколишнього природного середовища на території України за даними мережі моніторингу гідрометеорологічних організацій у 2023 році. К., 2024. 41 с. [oglyad-stanu-zabrudnennya I-2024.pdf](http://oglyad-stanu-zabrudnennya-I-2024.pdf)

14. *Погребенник В., Шибанова А.* Дослідження стану забруднення атмосферного повітря. Дискурс. Науковий та педагогічний супровід сталого розвитку: колективна монографія. Суми, 2019. С. 56–70. https://www.researchgate.net/publication/340417971_
15. *Прутула Н.* Доцільність використання соняшнику (*Helianthus annuus* L.) як фітоіндикатора антропогенного навантаження середовища // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2021. № 84. С. 68–75. <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2021.84.06>
16. Проект «Внесення змін до генерального плану міста Житомира» (на розрахунковий етап до 1.01.2035 р.) <https://zt-rada.gov.ua/files/upload/sitefiles/doc1548080024.pdf>.
17. Регіональна доповідь про стан навколишнього природного середовища міста Києва у 2022 році. 2023. 125 с. // <https://ecodep.kyivcity.gov.ua/files/2023/10/11/dopovid.pdf>
18. Регіональна доповідь про стан навколишнього природного середовища Житомирської області у 2022 році. <https://mepr.gov.ua/diyalnist/napryamky/ekologichnyj-monitoryng/regionalni-dopovidi-pro-stan-navkolyshnogo-seredovyssha-v-ukrayini/>
19. *Черба О. В., Квасов В. А.* Комплексна оцінка антропогенного впливу на природне середовище України. *Науково-освітній вимір природничих наук*: монографія. Рига: Baltija Publishing, 2023. С. 256–273. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-289-0-12>
20. *Швець Л. С.* Біоіндикація інтенсивності забруднення довкілля за показниками фертильності пилових зерен різних рослин // *Досягнення біології та медицини*. 2011. № 1 (17). С. 41–44. <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/47479>
21. Щорічник стану забруднення атмосферного повітря на території України за даними спостережень гідрометеорологічних організацій за 2021 рік. ЦГО ім. Бориса Срезневського. К., 2022. 254 с.
22. *Balogun A.-L., Tella A., Baloo L., Adebisi N.* A review of the inter-correlation of climate change, air pollution and urban sustainability using novel machine learning algorithms and spatial information science // *Urban Climate*. Vol. 40. December 2021, 100989. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.uclim.2021.100989>
23. *Brumberg H. L., Karr C. J.* AAP COUNCIL ON ENVIRONMENTAL HEALTH. Ambient Air Pollution: Health Hazards to Children // *Pediatrics*. 2021. Jun. No 147 (6). e 2021051484. doi: 10.1542/peds.2021-051484.
24. *Erdtman G.* Pollen Morphology and Plant Taxonomy-Angiosperms // *Almqvist and Wiksell*. Stockholm. 1952. 539 p.
25. Health risk of fir pollution in Europe – HRAPIE: technical report. WHO Regional Office for Europe. Copenhagen, 2022. <https://www.eea.europa.eu/publications/air-quality-in-europe-2022/health-impacts-of-air-pollution>
26. *Kandel A., Pokhrel K.* Study of Urban Sprawl and Its Impact on Vegetation, Land Surface Temperature and Air Pollution Using Remote Sensing and GIS in Kathmandu Valley from 2015 to 2020 // *J. Geoscience and Environment Protection*. 2024. Vol. 12. N 3. P. 28–53. <https://doi.org/10.4236/gep.2024.123003>
27. *Mahmood S., Ali A. & Jumaah H. J.* Geo-visualizing the hotspots of smog-induced health effects in district Gujranwala, Pakistan: a community perspective // *Environmental Monitoring and Assessment*. 2024. Vol. 196. N 457. <https://doi.org/10.1007/s10661-024-12619-w>
28. *Matyashuk R. K., Tkachenko I. V.* Changeability of quantitative and quality signs of pollen of *Robinia pseudoacacia* L. is in the conditions of megalopolis // *Ecology and Noospherology*. 2023. Vol. 34. N 2. P. 70–80. doi:10.15421/032311
29. PalDat – Palynological Database an online publication on recent pollen. <https://www.paldat.org/search/genus/Spiraea>

ASSESSMENT OF THE QUALITY OF THE ATMOSPHERIC AIR IN ZHYTOMYR BY INDICATORS OF DAMAGE TO THE POLLEN OF THE BIO-INDICATOR PLANT

R. Matiashuk, I. Tkachenko

*Institute for Evolutionary Ecology, NAS of Ukraine
37, Lebedev St., Kyiv 03143, Ukraine
e-mail: raisakiev2015@gmail.com*

An assessment of the state of *Spiraea x vanhouttei* pollen in the green areas of Zhytomyr under the influence of various factors of urbotechnogenic origin was carried out. A species of perennial plants of the shrub layer was selected for bioindicative studies. The generative part of these plant species is exposed to the main components of air pollution for a long time, as is the human respiratory system. Assessment of the state of atmospheric air in the surface layer is important for determining potential consequences for the ecosystem and assessing the risk to public health.

Atmospheric air pollution by emissions of pollutants from industrial enterprises and motor vehicles is one of the main environmental problems of Zhytomyr and the region. Although in general, according to the data of the CGO named after B. Sreznovskyi, Zhytomyr belongs to the cities with a low level of atmospheric air pollution. It occupies the 23rd position among other cities of Ukraine. The article describes the characteristics of the main components of air pollution and their sources. To monitor the state of the gametophyte *S. x vanhouttei*, 6 locations were selected in different districts of the city, which differ in terms of anthropogenic load and the presence of green spaces. The sensitivity of pollen was studied by qualitative (fertility) and quantitative indicators. In most of the studied territories, plants have retained a high reproductive potential. A significant loss (by 2.1–2.25 times) of pollen fertility was noted only in plants in the territory with increased influence of emissions from mobile sources.

The depressive effect of exogenous factors is more evidenced by the variability of morphometric characteristics. In particular, the production of morphologically diverse pollen grains and the reduction of their average size. In particular, the production of a larger share of morphologically diverse pollen grains and a decrease in their average size was noted. This is also due mainly to the impact of emissions from motor vehicles, as this is the area where the city's largest transport hubs are located – the railway station and the central bus station.

Thus, the conclusions of the Central Geophysical Observatory named after B. Sreznovsky regarding the dominant influence of mobile sources in the total amount of pollutants in the urban ecosystem of Zhytomyr. The established manifestations of the sensitivity of *S. vanhouttei* pollen to a complex of exogenous factors of the growing environment confirm the prospects of its use as a medium-resistant species for bioindicative assessment of the state of the environment.

Keywords: *Spiraea x vanhouttei*, pollen, sensitivity, atmospheric pollution, monitoring

**MUD DAUBER WASPS (APOIDEA: CRABRONIDAE AND SPHECIDAE) OF THE
NATURE RESERVE “RIVNENSKYI” AND THEIR BIOTOPES BELONGING**

S. Pytel-Huta¹, M. Franchuk²

¹*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine*

²*Nature Reserve “Rivnenskyi”
Rozvylka Site, Chudel, Rivne Region 34503, Ukraine
e-mail: pytelsofia98@gmail.com*

The article presents a list of species of wasps of the Nature Reserve “Rivnenskyi”, collected on the territory of all four massifs: “Biloozerskyi”, “Somyne”, “Syra Pogonya” and “Perebrody”; six departments: Biloozerske, Karasynske, Bilske, Hrabunske, Starosil'ske and Pivnichne. Wasps of the families Crabronidae and Sphecidae were caught in the growing seasons 2021–2024 with the help of an entomological net and Merike traps and trap-nests.

We analysed 486 specimens of wasps belonging to the families Crabronidae and Sphecidae. These were 81 species from 27 genera: *Bembecinus* (2), *Bembix* (1), *Cerceris* (7), *Crabro* (2), *Dryudella* (1), *Crossocerus* (3), *Diodontus* (2), *Ectemnius* (9), *Gorytes* (4), *Harpactus* (1), *Lestica* (2), *Lindenius* (1), *Mimumesa* (1), *Miscophus* (2), *Nysson* (6), *Oxybelus* (6), *Palarus* (1), *Passaloecus* (4), *Pemphredon* (4), *Philanthus* (1), *Psenulus* (2), *Tachysphex* (7), *Trypoxylon* (4), *Ammophila* (4), *Podalonia* (1), *Sceliphron* (2), *Sphex* (1 species). Of the 81 species which were caught, 78 were recorded for the first time in the reserve.

One of the identified species, *Sphex funerarius* Gussakovskij, 1934, is listed in the Red Data Book of Ukraine as “Not assessed”.

Furthermore, *Dryudella lineata* Mocsáry, 1879 and *Passaloecus borealis* Dahlbom, 1844 were recorded for the first time in Ukraine.

Nests of the wasp *Sceliphron curvatum* (F.Smith, 1870), an invasive species in Ukraine, were also found. No adults were found.

35 species of wasps were caught directly on angiosperms from ten families: Apiaceae (6 species), Lamiaceae (1), Asteraceae (5), Brassicaceae (1), Rosaceae (2), Ericaceae (1), Campanulaceae (1), Rhamnaceae (1), Caprifoliaceae (1) and Hypericaceae (1). The largest number of wasp species, those were 13, were captured on *Thymus serpyllum* L., 1753.

All the collected material is stored in the Entomological Collection of the Zoological Museum of Ivan Franko National University of Lviv.

Keywords: Apoidea: Crabronidae and Sphecidae, biodiversity, checklist, pollination, biotope belonging

Wasps of the families Crabronidae and Sphecidae (Apoidea: Spheciformes) are some of the most numerous groups of insects (Crabronidae – 9180 species, Sphecidae – 808 species) [25].

Adult wasps feed on plant nectar and carry a small amount of pollen with them, making them potential pollinators of many angiosperms. Their larvae are parasitoids. In order to feed their offspring, females hunt other arthropods, thereby regulating their numbers [6–8, 17, 22]. Despite the great diversity of species and their biological characteristics, wasps remain a poorly studied group of insects.

The first researches on the territory of Western Ukraine were carried out about 150 years ago. In 1864, Maksymilian Nowicki published a list of insect species, including Hymenoptera,

collected on the territory of Galicia at that time [15]. In 1868 Antoni Wierzejski published his work – «Przyczynek do fauny owadów błonkoskrzydłych (Hymenoptera)», and also an appendix to it which was published in 1874 [28, 29]. An important contribution to the study of the entomofauna of Poland and Galicia was made by Jan Noskevich. In his works, he presented a detailed list of Hymenoptera insects on the territory of Galicia, especially in Ukrainian Roztochchia and around Lviv [13, 15].

Nowadays, researches on Crabronidae and Sphecidae wasps in Ukraine were fragmentary, in particular, in the regions of Volyn (Shatsk National Natural Park), Kyiv, Lviv, Mykolaiv, Odessa, Poltava, Kharkiv, Kherson, Khmelnytskyi, Cherkasy (Kaniv Nature Reserve) [5–8, 10, 12, 17, 18–22, 27] etc.

Also, in 1996, a detailed list of wasp species of the families Crabronidae and Sphecidae for the Male Polissia was presented, which included 192 species [27]. However, such studies have not yet been carried out in other regions, including the Nature Reserve “Rivnenskyi”.

The Nature Reserve “Rivnenskyi” is located in the north of the Rivne region and consists of four remote massifs: “Biloozerskyi”, “Somyne”, “Syra Pohonya” and “Perebrodivskyi”, covering an area of 42288.7 hectares. The massifs in turn consist of six departments: Biloozerske, Karasynske, Bilske, Hrabunske, Starosilske and Pivnichne. The territory of the reserve is represented by forests (21292.2 ha) and non-forest areas (20996.5 ha), which are mainly swamps (20287.8 ha) [2].

For the first time it is represented in this article the checklist of the mud dauber wasps Crabronidae and Sphecidae (Apoidea: Spheciformes) occurring within in the Nature Reserve “Rivnenskyi”, based on our own collections as a result of the dissertation study.

Materials and Methods

The collection of wasps of the families under study was carried out during the growing seasons of 2021–2024 on the territory of the Nature Reserve “Rivnenskyi”, namely, in six departments: Biloozerske, Bilske, Hrabunske, Karasynske, Pivnichne and Starosilske (Fig. 1).

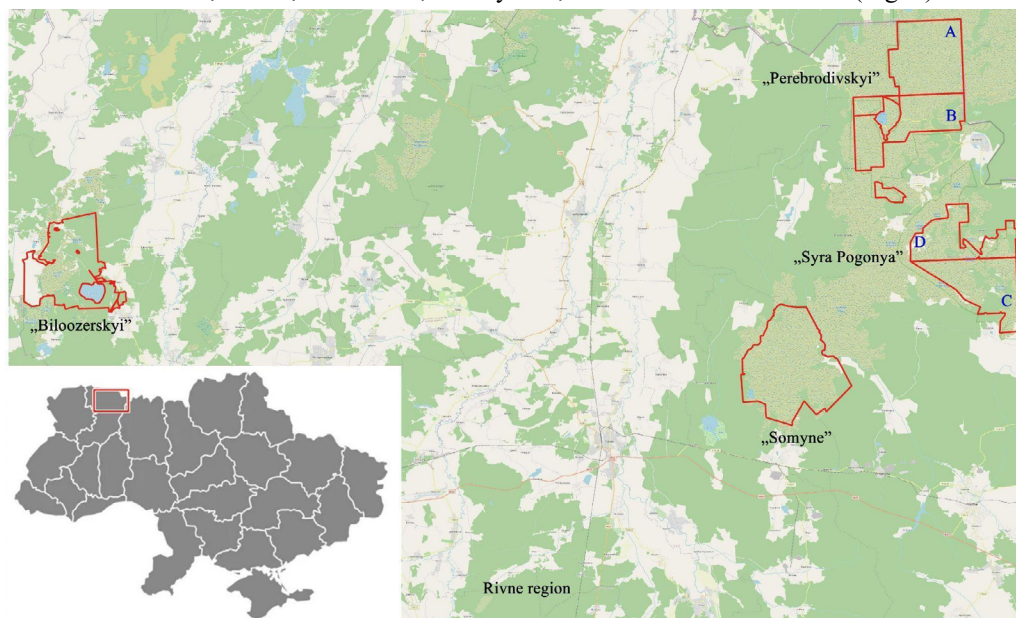


Fig. 1. Map Nature Reserve “Rivnenskyi”: massif “Perebrodivskyi”: A – Pivnichne; B – Starosilske; massif “Syra Pohonya”: D – Hrabunske; C – Bilske departments; massif “Biloozerskyi”: Biloozerske; massif “Somyne”: Karasynske

The insects were caught with the help of an entomological net, Merike traps and traps-nests (Fig. 2A). The traps were yellow plastic plates, 210 mm diameter and 29 mm high. Traps were placed every 50 m in a certain biotope (Fig. 2B, C).

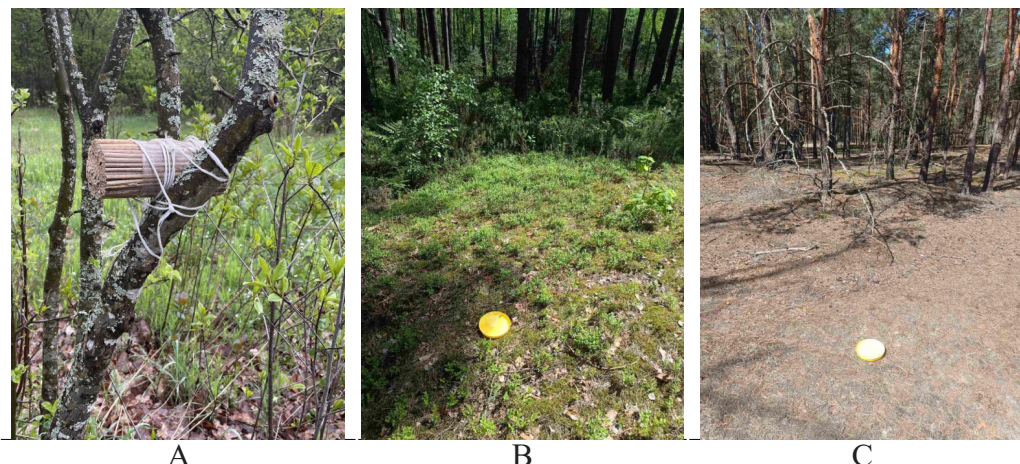


Fig. 2. Merike traps and trap-nests in different biotopes of the Nature Reserve “Rivnenskyi”: A – Nests-trap; B – Д2.2.3 (Wet Scots pine forests); C – Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests)

The transect consisted of 5 traps. Biotope types were identified with the help of the National catalogue of biotopes of Ukraine [11]. The traps were left in place for 24 hours. The caught insects were then transferred to 96 % ethanol.

The number of specimens taken on the territory of the reserve is in accordance with the limits laid down (№101/2021; №378/2023; №523/2024).

Also, after processing the collection of R. Zhuravchak, three representatives of the studied families caught in the territory of the reserve were found, but without species identification.

Wasps were identified with specialized keys and descriptions [1, 3, 4, 24] with the help of Konus Crystal 7x-45x binoculars (Konus, Italy). The nomenclature and taxonomy of the mud dauber wasps of the families Crabronidae and Sphecidae are based on the electronic catalogue of Sphecidae [25].

Since 2020, the number of expeditions was limited due to the quarantine of Covid-19 and since 2022, due to the state of martial law on the territory of Ukraine.

All collected wasps (Crabronidae and Sphecidae) are stored in the entomological collection of the Zoological Museum of Ivan Franko Lviv National University (ZMD). Much of the specimens are stored in ethanol.

Results and Discussion

During the research, 486 specimens of 81 species of wasps belonging to 27 genera of the Crabronidae and Sphecidae families were studied on the territory of the Nature Reserve “Rivnenskyi”. Of all the species caught, 78 were recorded for the first time in the reserve. Below is a list of the species recorded in the reserve.

*kvartal – Kv., viddil – v.

Family Crabronidae

Subfamily Astatinae

1. *Dryudella lineata* Mocsáry, 1879

Material: ♀, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 25.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (Sand dune)) [11] – EUNIS: (G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Czech Republic, Hungary, Kazakhstan, Romania, russia, Serbia, Slovakia, Switzerland [25].

Subfamily Bembicinae: Bembicini

2. *Bembecinus hungaricus* (Frivaldszky, 1876)

Material: 2♀, ♂, 18.07.2023 Pivnichne; ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 60, v. 7.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (Sand dune)) [11] – EUNIS: (G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; C1.2.4 (Trampled habitats); Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests).

Global distribution: Austria, belarus, Bulgaria, China, Croatia, Czech Republic, France, Germany, Greece, Hungary, Iran, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Turkey, Ukraine [25].

3. *Bembecinus tridens* Fabricius, 1781

Material: 5♀, 18.07.2023, 2♂, 18.07.2023 Pivnichne; ♀, 25.06.2024, 3♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 18; 3♀, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 25; ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 60, v. 7; ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 26, v. 22; ♂, 16.07.2024 Starosilske, kv. 26, v. 22; 2♂, 10.07.2024 Pivnichne, kv. 35, v. 13; ♂ Hrabunske, kv. 23, v. 16; 5♀, 4♂, 16.07.2024 Bilske, kv. 16, v. 3.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (Sand dune)) [11] – EUINIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests); C1.2.4 (Trampled habitats) [11].

Global distribution: Albania, Algeria, Austria, belarus, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Djibouti, France, Georgia, Germany, Greece, Hungary, Iran, Israel, Italy, Kazakhstan, Libya, Morocco, Oman, Palestine, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Somalia, Spain, Sudan, Switzerland, Tajikistan, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].

4. *Bembix rostrata* (Linnaeus, 1758)

Material: ♀, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 25; ♂, 16.07.2024 Starosilske, kv. 33, v. 19.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (Sand dune)) [11] – EUINIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Afghanistan, Albania, Austria, Belgium, belarus, Bulgaria, China, Czech Republic, Denmark, France, Germany, Gibraltar, Great Britain, Hungary, Italy, Latvia, Lithuania, Mongolia, Morocco, Netherlands, Poland, Portugal, russia, Spain, Sweden, Switzerland, Tajikistan, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine [25].

5. *Gorytes laticinctus* (Lepeletier, 1832)

Material: ♀, 01.08.2022 Karasynske; ♀, 19.07.2023 Karasynske.

Global distribution: Austria, Belgium, belarus, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Georgia, Germany, Great Britain, Hungary, Italy, Latvia, Luxembourg, Netherlands, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].

6. *Gorytes planifrons* (Wesmael, 1852)

Material: ♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 53.

Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUINIS: C3.1 Species-rich helophyte beds [16];

Global distribution: Austria, Belgium, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, France, Germany, Hungary, Italy, Poland, Romania, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Ukraine [25].

7. *Gorytes quinquecinctus* (Fabricius, 1793)**Material:** 2 ♂, 02.08.2022 Biloozerske; ♂, 24.06.2024 Biloozerske, kv. 18.**Biotope:** Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUINIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUINIS: C3.1 Species-rich helophyte beds [16].**Global distribution:** Albania, Algeria, Austria, Azerbaijan, Belgium, belarus, Bulgaria, China, Croatia, Czech Republic, Finland, France, Germany, Greece, Hungary, Iran, Istria Peninsula, Italy, Kazakhstan, Latvia, Luxembourg, Netherlands, Poland, Portugal, Romania, russia, Spain, Sweden, Switzerland, Tunisia, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].**8. *Gorytes sulcifrons* (A.Costa, 1867)****Material:** ♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 53.**Biotope:** Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUINIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].**Global distribution:** Algeria, Austria, Azerbaijan, Belgium, Czech Republic, France, Germany, Greece, Hungary, Iran, Italy, Kazakhstan, Morocco, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Spain, Switzerland, Tajikistan, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].**9. *Harpactes pulchellus* A. Costa, 1859 (synonymy *Harpactus morawitzi* Radoszkowski, 1884);****Material:** ♀, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 16.**Biotope:** Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUINIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista* [16].**Global distribution:** Austria, belarus, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, France, Greece, Hungary, Iran, Italy, Kazakhstan, Poland, Portugal, russia, Slovakia, Spain, Switzerland, Turkey, Turkmenistan, Ukraine [25].

Subfamily Bembicinae: Nyssonini

10. *Nysson dimidiatus* Jurine, 1807**Material:** ♂, 31.05.2024 Starosilske, kv. 31, v. 12.**Biotope:** Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests) [11].**Global distribution:** Austria, Belgium, belarus, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Italy, Kazakhstan, Latvia, Luxembourg, Mongolia, Netherlands, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine [25].**11. *Nysson interruptus* (Fabricius, 1798)****Material:** ♀, 19.07.2023 Karasynske.**Biotope:** Д1.7.1 (Eutrophic swamps with layer of black alder or birch) [11].**Global distribution:** Albania, Austria, Azerbaijan, Belgium, belarus, Cyprus, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Israel, Italy, Kazakhstan, Latvia, Netherlands, Poland, Portugal, russia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine [25].**12. *Nysson maculosus* (Fabricius, 1787)****Material:** ♂, 23.06.2021 Biloozerske, kv. 53; ♀, 24.06.2024 Biloozerske; ♂, 19.07.2023 Karasynske.**Biotope:** B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUINIS: C3.1 (Species-rich helophyte beds) [16]; Д1.7.1 (Eutrophic swamps with layer of black alder or birch) [11].**Global distribution:** Albania, Algeria, Austria, Belgium, Bulgaria, China, Croatia, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Germany, Greece, Hungary, Italy, Kazakhstan,

Korea, Latvia, Luxembourg, Netherlands, Poland, Romania, Russia, Slovakia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].

13. *Nysson niger* Chevrier, 1868

Material: 2 ♀, 13.07.2021 Karasynske; ♀, 18.07.2023 Pivnichne; ♀, Hrabunske, kv. 23, v. 16.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: (G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests) [16]; Д1.7.1 (Eutrophic swamps with layer of black alder or birch); C1.2.4 (Trampled habitats) [11] – EUNIS: E1.E (Trampled xeric grasslands with annuals) [16].

Global distribution: Austria, Belgium, Belarus, Bulgaria, China, Croatia, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Germany, Greece, Hungary, Italy, Kazakhstan, Latvia, Lithuania, Netherlands, Poland, Poland, Romania, Russia, Slovakia, Slovenia, Sweden, Switzerland, Ukraine [25].

14. *Nysson spinosus* (J.Forster, 1771)

Material: 6 ♀, 24.06.2021 Biloozerske; 2 ♂, 22.05.2024 Biloozerske; 4 ♀, 22.05.2024 Biloozerske, kv. 43, v. 27.

Biotope: Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests) [11].

Global distribution: Austria, Belgium, Belarus, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Italy, Japan, Kazakhstan, Latvia, Liechtenstein, Luxembourg, Netherlands, Norway, Poland, Romania, Russia, Slovakia, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine [25].

15. *Nysson trimaculatus* (Rossi, 1790)

Material: 2 ♀, 19.07.2023 Karasynske; ♀, 05.08.2023 Karasynske.

Biotope: Д1.7.1 (Eutrophic swamps with layer of black alder or birch) [11]; Д2.2.3 (Wet Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.E (Nemoral bog conifer woodland) [16].

Global distribution: Austria, Belgium, Belarus, Bulgaria, China, Czech Republic, Denmark, France, Georgia, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Italy, Japan, Kazakhstan, Luxembourg, Netherlands, Norway, Poland, Portugal, Romania, Russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine [25].

Subfamily Crabroninae: Crabronini

16. *Crabro cribrarius* (Linnaeus, 1758)

Material: ♂, 02.08.2022 Biloozerske.

Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUNIS: C3.1 (Species-rich helophyte beds) [16].

Global distribution: Austria, Belgium, Belarus, Bulgaria, China, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Germany, Great Britain, Hungary, Iran, Italy, Kazakhstan, Korea, Latvia, Lithuania, Luxembourg, Netherlands, Norway, Poland, Portugal, Romania, Russia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine [25].

17. *Crabro scutellatus* (von Scheven, 1781)

Material: ♂, 23.06.2022 Bilske, kv. 40; ♀, 24.06.2021 Biloozerske; 7 ♀, 18.07.2023 Pivnichne.

Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUNIS: C3.1 (Species-rich helophyte beds) [16]; C1.2.4 (Trampled habitats) [11] – EUNIS: E1.E (Trampled xeric grasslands with annuals) [16].

Global distribution: Austria, Belgium, Belarus, Bulgaria, China, Czech Republic, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Hungary, Italy, Kazakhstan, Latvia, Lithuania, Luxembourg, Mongolia, Netherlands, Norway, Poland, Romania, Russia, Slovakia, Sweden,

Switzerland, Ukraine [25].

18. *Crossocerus cetratus* (Shuckard, 1837)

Material: ♀, 05.08.2023 Karasynske, kv. 63.

Biotope: Д2.2.3 (Wet Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.E Nemoral bog conifer woodland [16].

Global distribution: Austria, Belgium, belarus, Bulgaria, China, Croatia, Czech Republic, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Ireland, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Netherlands, Norway, Poland, russia, Slovakia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine [25].

19. *Crossocerus exiguus* (Vander Linden, 1829)

Material: ♀, 31.05.2024 Starosilske, kv. 31, v. 12; ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 14, v. 5; 4 ♀, 17.07.2024 Hrabun, kv. 25.

Biotope: Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests) [11]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (Sandy dune) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Austria, Belgium, belarus, Bulgaria, China, Czech Republic, Finland, France, Germany, Great Britain, Hungary, Iran, Ireland, Italy, Korea, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Mongolia, Netherlands, Poland, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine [25].

20. *Crossocerus subulatus* Dahlbom, 1845

Material: ♀, 24.06.2021 Biloozerske.

Global distribution: belarus, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Islands, Kazakhstan, Lithuania, North Zealand, Norway, Poland, Romania, russia, Sweden, Ukraine [25].

21. *Ectemnius continuus* (Fabricius, 1804)

Material: ♂, 12.08.2021 Karasynske; ♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 53.

Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUNIS: C3.1 (Species-rich helophyte beds) [16]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Algeria, Austria, Azerbaijan, Belgium, Canada, China, Croatia, Cuba, Cyprus, Czech Republic, Denmark, Egypt, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Guatemala, Iran, Israel, Italy, Japan, Jordan, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Liechtenstein, Luxembourg, Malta, Mongolia, Morocco, Netherlands, North Africa, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Spain, Sweden, Switzerland, Syria, Tajikistan, Tunisia, Turkey, USA, Ukraine, Uzbekistan [25].

22. *Ectemnius cephalotes* (Olivier, 1792)

Material: ♀, 31.07.2023 Karasynske.

Biotope: Д2.2.3 (Wet Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.E Nemoral bog conifer woodland [16].

Global distribution: Andorra, Algeria, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, Canada, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Georgia, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland, Italy, Kazakhstan, Latvia, Lithuania, Luxembourg, Morocco, Netherlands, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Scotland, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Syria, Turkey, Ukraine, Wales [25].

23. *Ectemnius guttatus* (Vander Linden, 1829)

Material: ♀, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 53.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental

lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Algeria, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Greece, Hungary, Italy, Kazakhstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Netherlands, Norway, Poland, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Ukraine [25].

24. *Ectemnius fossorius* (Linnaeus, 1758)

Material: ♀, ♂, 24.06.2021 Biloozerske; ♀, 29.08.2022 Karasynske; 3 ♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 53.

Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUINIS: C3.1 (Species-rich helophyte beds) [16]; Д2.2.3 (Wet Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.E Nemoral bog conifer woodland [16]; Д1.7.1 (Eutrophic swamps with layer of black alder or birch) [11].

Global distribution: Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Hungary, India, Islands, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Lithuania, Luxembourg, Mongolia, Netherlands, Norway, Poland, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].

25. *Ectemnius lapidarius* (Panzer, 1803)

Material: 6 ♂, 23.06.2021 Biloozerske, kv. 53; ♀, 11.08.2021 Hrabunske; 2 ♀, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 53.

Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUINIS: C3.1 (Species-rich helophyte beds) [16]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Andorra, Albania, Algeria, Austria, Azores, belarus, Belgium, Bulgaria, Canada, China, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland, Isle, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Lithuania, Luxembourg, Mongolia, Netherlands, North America, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Scotland, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, USA, Ukraine, Wales [25].

26. *Ectemnius lituratus* (Panzer, 1805)

Material: 4 ♂, 23.06.2021 Biloozerske, kv. 53; ♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 53.

Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUINIS: C3.1 (Species-rich helophyte beds) [16].

Global distribution: Andorra, Albania, Algeria, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, Bohemia, Croatia, Czech Republic, Denmark, France, Georgia, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Italy, Kazakhstan, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Netherlands, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Turkey, Ukraine [25].

27. *Ectemnius rubicola* (Dufour & Perris, 1840)

Material: ♂, 23.06.2021 Biloozerske, kv. 53.

Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUINIS: C3.1 (Species-rich helophyte beds) [16]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland, Islands, Italy, Japan, Kazakhstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Netherlands, Poland, Romania, russia, Serbia, Slovakia, Slovenia, Sicily, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine, Wales [25].

- 28. *Ectemnius rugifer*** (Dahlbom, 1845)
Material: ♀, 12.08.2021 Karasynske.
Global distribution: Austria, Azerbaijan, belarus, Bulgaria, Czech Republic, France, Germany, Greece, Hungary, Iran, Islands, Italy, Latvia, Poland, Portugal, Rhodes, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Turkey, Ukraine [25].
- 29. *Ectemnius spinipes*** (A.Morawitz, 1866)
Material: ♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 53.
Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUINIS: C3.1 (Species-rich helophyte beds) [16].
Global distribution: Austria, Azerbaijan, belarus, China, Czech Republic, Finland, France, Hungary, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Lithuania, Poland, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Ukraine [25].
- 30. *Lestica alata*** (Panzer, 1797)
Material: ♂, 25.06.2021 Biloozerske; 8 ♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 53.
Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUINIS: C3.1 (Species-rich helophyte beds) [16]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].
Global distribution: Algeria, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Germany, Hungary, Islands, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Lithuania, Manchuria, Mongolia, Netherlands, Norway, Poland, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].
- 31. *Lestica clypeata*** (Schreber, 1759)
Material: 2 ♂, 23.06.2021 Biloozerske, kv. 53; 6 ♀, 5 ♂, 02.08.2022 Biloozerske; 2 ♀, 2 ♂, 29.08.2022 Karasynske; ♂, 23.06.2022 Bilske, kv. 40; 2 ♀, ♂, 24.06.2024 Biloozerske, kv. 18; 5 ♀, 6 ♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 53; 2 ♂, 16.07.2024 Starosilske, kv. 14, v. 5.
Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUINIS: C3.1 (Species-rich helophyte beds) [16]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUNIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista* [16].
Global distribution: Andorra, Albania, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Denmark, Egypt, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Hvar, India, Iraq, Iran, Ireland, Israel, Islands, Italy, Kazakhstan, Kyrgyzstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Malta, Morocco, Netherlands, North Africa, Norway, Palestine, Poland, Portugal, Romania, russia, Serbia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Syria, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].
- 32. *Lindenius albilabris*** (Fabricius, 1793)
Material: ♀, 25.06.2024 Biloozerske; 2 ♀, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 25; ♂ Hrabunske, kv. 23, v. 16.
Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].
Global distribution: Andorra, Albania, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland, Islands, Italy, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Moldova, Mongolia, Netherlands, Norway, Palestine,

Poland, Portugal, Romania, russia, Serbia, Scotland, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine, Uzbekistan, Wales [25].

Subfamily Crabroninae: Oxybelini

33. *Oxybelus argentatus* Curtis, 1833

Material: ♀, 02.08.2022 Biloozerske, kv. 53.

Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUNIS: C3.1 (Species-rich helophyte beds) [16].

Global distribution: Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, Denmark, Finland, France, Germany, Great Britain, Hungary, Ireland, Islands, Italy, Latvia, Lithuania, Luxembourg, Netherlands, Norway, Poland, russia, Slovakia, Spain, Sweden, Switzerland, Ukraine, Wales [25].

34. *Oxybelus haemorrhoidalis* Olivier, 1812

Material: ♂, 16.07.2024 Starosilske, kv. 26, v. 22.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Afghanistan, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Egypt, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Israel, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Libya, Lithuania, Moldova, Mongolia, Morocco, Netherlands, Poland, Portugal, Romania, russia, Serbia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Syria, Transcaucasia, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

35. *Oxybelus latro* Olivier, 1812

Material: ♂, 16.07.2024 Starosilske, kv. 33, v. 19; 2 ♂, 16.07.2024 Starosilske, kv. 26; 2 ♂, 16.07.2024 Starosilske, kv. 26, v. 22; ♂, 16.07.2024 Starosilske, kv. 14, v. 5.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Afghanistan, Albania, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Croatia, Cyprus, Czech Republic, France, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Islands, Italy, Kazakhstan, Kyrgyzstan, Lithuania, Mongolia, Morocco, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Spain, Switzerland, Tajikistan, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

36. *Oxybelus mandibularis* Dahlbom, 1845

Material: ♂, ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 26, v. 22; ♀, 16.07.2024 Bilske, kv. 16, v. 3.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, Bosnia and Herzegovina, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Germany, Great Britain, Hungary, Ireland, Islands, Isle, Italy, Kazakhstan, Latvia, Lithuania, Mongolia, Morocco, Netherlands, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Scotland, Slovakia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan, Wales [25].

37. *Oxybelus mucronatus* (Fabricius, 1793)

Material: ♂, 24.06.2021 Biloozerske; 2 ♂, 19.07.2023 Karasynske, kv. 62; ♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 18; ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 14, v. 5; 2 ♀, 16.07.2024 Starosilske.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; Д1.7.1 (Eutrophic swamps with layer of black alder or birch) [11].

Global distribution: Afghanistan, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iraq, Iran, Israel, Islands, Italy, Jordan, Kazakhstan, Kyrgyzstan, Latvia, Lithuania, Luxembourg, Moldova, Morocco, Netherlands, Poland, Portugal, Romania, russia, Serbia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Syria, Tajikistan, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

38. *Oxybelus variegatus* Wesmael, 1852

Material: ♂, 10.07.2024 Pivnichne, kv. 35, v. 13.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Afghanistan, Austria, Azerbaijan, belarus, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Italy, Kazakhstan, Kyrgyzstan, Lithuania, Moldova, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Syria, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

Subfamily Crabroninae: Larrini

39. *Tachysphex fulvitaris* (A.Costa, 1867)

Material: ♂, 19.07.2023 Karasynske.

Biotope: Д1.7.1 (Eutrophic swamps with layer of black alder or birch) [11].

Global distribution: Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, Denmark, France, Germany, Greece, Hungary, Iran, Israel, Islands, Italy, Jordan, Kazakhstan, Luxembourg, Morocco, Netherlands, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Spain, Sweden, Switzerland, Syria, Tajikistan, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

40. *Tachysphex helveticus* Kohl, 1885

Material: ♂, 11.06.2024 Pivnichne, kv. 61, v. 24.1.

Biotope: Д3 (Areas with recently removed tree layer) [11] – EUNIS: G5.8 Recently felled areas [16].

Global distribution: Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Greece, Hungary, Iran, Italy, Kazakhstan, Latvia, Lithuania, Netherlands, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].

41. *Tachysphex incertus* (Radoszkowski, 1877)

Material: 4 ♂, 15.06.2024 Starosilske, kv. 22, v. 26.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Afghanistan, Algeria, Azerbaijan, Bulgaria, Bosnia and Herzegovina, China, Croatia, Cyprus, Egypt, France, Greece, Hungary, Iran, Israel, Italy, Jordan, Kazakhstan, Libya, Morocco, Oman, Palestine, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Spain, Tajikistan, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan, Yemen [25].

42. *Tachysphex obscuripennis* (Schenck, 1857)

Material: ♀, 11.08.2021 Hrabunske; ♂, 01.08.2022 Karasynske; 2 ♂, 19.07.2023 Karasynske; ♀, 18.07.2023 Pivnichne; 3 ♀, 9 ♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 18; 2 ♂, 15.06.2024 Starosilske, kv. 22, v. 16; 4 ♂, 10.07.2024 Biloozerske, kv. 34, v. 16; 2 ♀, ♂, 16.07.2024 Bilske, kv. 16, v. 3; ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 14, v. 5; ♂, 26.07.2024 Pivnichne, kv. 46, v. 5; 2 ♀, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 25; ♀, ♂, 17.07.2024 Hrabunske kv. 16; 2 ♂, Hrabunske, kv. 23, v. 16.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine

forests) [11]; Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUNIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista* [16]; Д1.7.1 (Eutrophic swamps with layer of black alder or birch) [11]; C1.2.4 (Trampled habitats) [11] – EUNIS: E1.E Trampled xeric grasslands with annuals [16].

Global distribution: Andorra, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Ireland, Italy, Latvia, Lithuania, Luxembourg, Morocco, Netherlands, Norway, Poland, Portugal, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine [25].

43. *Tachysphex nitidior* de Beaumont, 1940

Material: ♂, 10.07.2024 Biloozerske, kv. 34, v. 16.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Azerbaijan, Bulgaria, Croatia, Egypt, France, Germany, Greece, Iran, Israel, Islands, Italy, Kazakhstan, Libya, Mongolia, Morocco, Portugal, russia, Saudi Arabia, Spain, Switzerland, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, United Arab Emirates, Uzbekistan [25].

44. *Tachysphex panzeri* (Vander Linden, 1829)

Material: ♂, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 25.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Albania, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Botswana, Canary Islands, China, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Djibouti, Ethiopia, Egypt, Eritrea, France, Germany, Greece, Hungary, India, Iran., Israel, Italy, Jordan, Kazakhstan, Latvia, Libya, Lithuania, Malta, Mongolia, Morocco, Netherlands, Oman, Poland, Portugal, Romania, russia, Saudi Arabia, Slovakia, Spain, Switzerland, Tajikistan, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, United Arab Emirates, Uzbekistan, Yemen [25].

45. *Tachysphex pompiliformis* (Panzer, 1805)

Material: ♀, 19.07.2023 Karasynske.

Biotope: C1.2.4 (Trampled habitats) [11] – EUNIS: E1.E Trampled xeric grasslands with annuals [16].

Global distribution: Andorra, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Cape Verde Islands, Canada, China, Croatia, Czech Republic, Denmark, Egypt, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, India, Iran, Ireland, Isle, Italy, Kazakhstan, Korea, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Mongolia, Morocco, Netherlands, North America, North Korea, Norway, Pakistan, Poland, Portugal, Romania, russia, Scotland, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Tajikistan, Turkey, Turkmenistan, USA, Ukraine, Uzbekistan, Wales [25].

Subfamily Crabroninae: Miscophini

46. *Miscophus ater* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845

Material: ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 26, v. 22; ♀, 16.07.2024 Bilske, kv. 16, v. 3; 3 ♀, 3 ♂, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 16; ♀, Hrabunske, kv. 23, v. 16; ♀, 17.08.2024 Biloozerske, kv. 27, v. 2.14.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUNIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista* [16].

Global distribution: Algeria, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland,

Italy, Kazakhstan, Latvia, Lithuania, Luxembourg, Netherlands, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Spain, Sweden, Switzerland, Ukraine [25].

47. *Miscophus bicolor* Jurine, 1807

Material: ♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 18.

Global distribution: Andorra, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Croatia, Corsica, Cyprus, Czech Republic, Egypt, Finland, France, Georgia, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland, Italy, Kazakhstan, Korea, Latvia, Lithuania, Luxembourg, Malta, Mongolia, Netherlands, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Syria, Turkey, Ukraine [25].

Subfamily Crabroninae: Palarini

48. *Palarus variegatus* (Fabricius, 1781)

Material: ♂, 10.07.2024 Pivnichne, kv. 35, v. 13.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Afghanistan, Algeria, Austria, Azerbaijan, Bulgaria, China, Czech Republic, France, Germany, Greece, Hungary, India, Iran, Italy, Kazakhstan, Macedonia, Mongolia, Pakistan, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Tajikistan, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

Subfamily Crabroninae: Trypoxylini

49. *Trypoxylon attenuatum* Smith, 1851

Material: ♂, 22.05.2024 Pivnichne, kv. 25, v. 2.2.

Biotope: Д3 (Areas with recently removed tree layer) [11] – EUNIS: G5.8 Recently felled areas [16].

Global distribution: Afghanistan, Andorra, Albania, Algeria, Austria, Azores, belarus, Belgium, Bulgaria, Canada, Canary Islands, China, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Denmark, Egypt, Estonia, Finland, France, Georgia, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, India, Iran, Ireland, Israel, Italy, Japan, Kazakhstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Malta, Morocco, Netherlands, North America, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Spain, Sweden, Switzerland, Tunisia, Turkey, Ukraine, Ukraine, Uzbekistan [25].

50. *Trypoxylon clavicerum* Lepeletier & Serville, 1828

Material: ♀, 2024 Hrabunske, kv. 33, v. 16.

Biotope: Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests) [11].

Global distribution: Andorra, Albania, Algeria, Austria, Azerbaijan, Azores, belarus, Belgium, Bulgaria, Canada, Canary Islands, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Georgia, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland, Israel, Italy, Japan, Kazakhstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Morocco, Netherlands, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine [25].

51. *Trypoxylon figulus* (Linnaeus, 1758)

Material: ♂, 31.07.2023 Karasynske; ♂, Starosilske, kv. 33, v. 9; ♀, 22.05.2024 Biloozerske, kv. 43, v. 27; ♂, 17.07.2024 Bilske, kv. 16, v. 3; ♀, 20.08.2024 Bilske, kv. 34, v. 29; ♀, Biloozerske.

Biotope: Д 2.2.3 (Wet Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.E Nemoral bog conifer woodland [16]; Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests) [11]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUNIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista*

[16].

Global distribution: Andorra, Albania, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Canada, China, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland, Italy, Japan, Kazakhstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Mongolia, Morocco, Netherlands, North America, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Tajikistan, Tunisia, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].

52. *Trypoxylon fronticorne* Gussakovskij, 1936

Material: ♀, ♂, 19.07.2023 Karasynske; 2 ♂, 31.07.2023 Karasynske; ♀, 2 ♂, Starosilske, kv. 33, v. 9; 3 ♀, 21-22.05.2024 Bilske, kv. 43, v. 47; 4 ♂, 21-22.05.2024 Bilske, kv. 43, v. 47; ♂, 16-17.05.2024 Bilske, kv. 45, v. 2; ♂, Starosilske, kv. 7, v. 3; 5 ♂, 13.05.2024 Karasynske, kv. 63, v. 23; ♀, 22.05.2024 Biloozerske, kv. 43, v. 27; ♀, ♂, 11.06.2024 Pivnichne, kv. 61, v. 24.1; ♀, 16.07.2024, Bilske, kv. 16, v. 3; ♀, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 25; 2 ♀, 4 ♂, Pivnichne, kv. 61, v. 23; 2 ♀, Hrabunske, kv. 33, v. 16; ♀, 21.07.2024 Bilske, kv. 28, v. 6; 2 ♀, 20.08.2024 Bilske, kv. 34, v. 29.

Biotope: Д 2.2.3 (Wet Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.E Nemoral bog conifer woodland [16]; Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests) [11]; Д2.5.2 (Bogs with a layer of pine) [11]; Д1.7.2 (Bogs with layer of birch) [11]; Д3 (Areas with recently removed tree layer) [11] – EUNIS: G5.8 Recently felled areas [16]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; Б2.1.1 (Sedge calcareous fens without sphagnum mosses) [11] – EUNIS: D4.1 Rich fens, including eutrophic tall-herb fens and calcareous flushes and soaks [16]; Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUNIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista* [16]; Д1.7.1 (Eutrophic swamps with layer of black alder or birch) [11].

Global distribution: Austria, belarus, Bulgaria, Bohemia, China, Czech Republic, France, Georgia, Germany, Hungary, India, Italy, Japan, Kazakhstan, Lithuania, Poland, russia, Slovakia, Switzerland, Turkey, Ukraine [25].

Subfamily Pemphredoninae: Pemphredonini

53. *Diodontus insidiosus* Spooner, 1938

Material: 2 ♂, 16.07.2024 Starosilske, kv. 26, v. 22; ♂, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 16.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUNIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista* [16].

Global distribution: Austria, Belgium, Bulgaria, Bohemia, China, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland, Italy, Kazakhstan, Luxembourg, Netherlands, Poland, Portugal, russia, Slovakia, Spain, Switzerland, Tunisia, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].

54. *Diodontus minutus* (Fabricius, 1793)

Material: 2 ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 14, v. 5; ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 26, v. 22; 3 ♀, 16.07.2024 Bilske, kv. 16, v. 3; ♀, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 16.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUNIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista* [16].

Global distribution: Afghanistan, Albania, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Canada, China, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iraq, Iran, Ireland, Israel, Isle, Italy, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Kuwait, Latvia, Liechtenstein, Malta, Moldova, Mongolia, Netherlands,

North America, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sudan, Sweden, Switzerland, Syria, Tajikistan, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan, Wales [25].

55. *Passaloecus borealis* Dahlbom, 1844

Material: 2 ♂, 22.05.2024 Biloozerske, kv. 43, v. 27; 4 ♂, 16.07.2024 Bilske, kv. 16, v. 3.

Biotope: Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests) [11]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, Bohemia, Canada, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Italy, Kazakhstan, Liechtenstein, Luxembourg, Netherlands, North America, Norway, Poland, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey [25].

56. *Passaloecus gracilis* (Curtis, 1834)

Material: 4 ♂, 13.05.2024 Karasynske, kv. 63, v. 23; ♀, 22.05.2024 Biloozerske, kv. 43, v. 27.

Biotope: Д1.7.2 (Bogs with layer of birch) [11]; Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests) [11].

Global distribution: Andorra, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Canada, Canary Islands, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Georgia, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland, Isle, Italy, Kazakhstan, Latvia, Lithuania, Luxembourg, Morocco, Netherlands, North America, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Spain, Switzerland, Tunisia, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].

57. *Passaloecus corniger* Shuckard, 1837

Material: ♂, 10.07.2024 Biloozerske, kv. 34, v. 16.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Andorra, Algeria, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland, Italy, Japan, Kazakhstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Morocco, Netherlands, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine, Wales [25].

58. *Passaloecus singularis* Dahlbom, 1844

Material: ♂, 22.05.2024 Biloozerske, kv. 43, v. 27; 2 ♀, 11.06.2024 Pivnichne, kv. 61, v. 24,1; ♀, 20.08.2024 Bilske, kv. 34, v. 29.

Biotope: Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests) [11]; Д3 (Areas with recently removed tree layer) [11] – EUNIS: G5.8 Recently felled areas [16]; Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUNIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista* [16].

Global distribution: Andorra, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Canada, China, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Ireland, Italy, Japan, Kazakhstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Netherlands, North America, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Scotland, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine, Wales [25].

59. *Pemphredon inornata* Say, 1824

Material: 3 ♀, ♂, 19.07.2023 Karasynske; 5 ♀, 13.05.2024 Karasynske, kv. 63, v. 23; ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 26, v. 22; ♀, 11.06.2024 Pivnichne, kv. 61, v. 24.1.

Biotope: Д1.7.2 (Bogs with layer of birch) [11]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests)

[11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; Д3 (Areas with recently removed tree layer) [11] – EUNIS: G5.8 Recently felled areas [16]; Д1.7.1 (Eutrophic swamps with layer of black alder or birch) [11].

Global distribution: Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Georgia, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland, Islands, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Netherlands, North America, Norway, Poland, russia, Scotland, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, USA, Ukraine, Uzbekistan, Wales [25].

60. *Pemphredon lethifer* (Shuckard, 1837)

Material: 4 ♂, 01.08.2022 Karasynske, kv. 62; 2 ♂, 19.07.2023 Karasynske; 4 ♂, Starosilske, kv. 33, v. 9; 3 ♂, ♀, 24.05.2024 Bilske, kv. 27, v. 3; 39 ♂, 3 ♀ 13.05.2024 Karasynske, kv. 63, v. 23; 2 ♂, 22.05.2024 Biloozerske, kv. 43, v. 27; ♂, 23.05.2024 Pivnichne, kv. 61, v. 23.

Biotope: Д2.2.3 (Wet Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.E Nemoral bog conifer woodland [16]; Д2.5.2 (Bogs with a layer of pine) [11]; Д1.7.2 (Bogs with layer of birch) [11]; Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests) [11]; Б2.1.1 (Sedge calcareous fens without sphagnum mosses) [11] – EUNIS: D4.1 Rich fens, including eutrophic tall-herb fens and calcareous flushes and soaks [16]; Д1.7.1 (Eutrophic swamps with layer of black alder or birch) [11].

Global distribution: Afghanistan, Andorra, Algeria, Austria, Azerbaijan, Azores, belarus, Belgium, Bulgaria, Canada, China, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iraq, Iran, Ireland, Israel, Isle, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Malta, Mongolia, Morocco, Netherlands, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Scotland, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Tajikistan, Tunisia, Turkey, USA, Ukraine, Uzbekistan, Wales [25].

61. *Pemphredon lugubris* (Fabricius, 1793)

Material: ♀, 25.06.2024 Biloozerske.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Andorra, Albania, Algeria, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, Canada, China, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Georgia, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Ireland, Isle, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Lithuania, Luxembourg, Netherlands, North America, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Scotland, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine, Uzbekistan, Wales [25].

62. *Pemphredon rugifer* (Dahlbom, 1844)

Material: 2 ♀, 13.05.2024 Karasynske, kv. 63, v. 23.

Biotope: Д1.7.2 (Bogs with layer of birch) [11].

Global distribution: Andorra, Algeria, Austria, Azerbaijan, Azores, belarus, Belgium, Bulgaria, Canada, China, Croatia, Czech Republic, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Ireland, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Moldova, Morocco, Netherlands, Korea, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Scotland, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Tajikistan, Tunisia, Turkey, USA, Ukraine, Uzbekistan [25].

Subfamily Pemphredoninae: Psenini

63. *Mimumesa unicolor* (Vander Linden, 1829)

Material: ♀, 01.08.2022 Karasynske; 2 ♂, Starosilske, kv. 33, v. 9.

Biotope: Д 2.2.3 (Wet Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.E Nemoral bog conifer woodland [16].

Global distribution: Afghanistan, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Czech Republic, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iraq, Iran, Ireland, Israel, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Malta, Moldova, Netherlands, Pakistan, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Tajikistan, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

64. *Psenulus concolor* (Dahlbom, 1843)

Material: 3 ♂, Biloozerske.

Global distribution: Andorra, Albania, Algeria, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, Czech Republic, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Ireland, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Netherlands, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Wales [25].

65. *Psenulus fuscipennis* (Dahlbom, 1843)

Material: ♀, 30.04.2024, ♂, 20.01.2024, Biloozerske.

Global distribution: Andorra, Algeria, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Georgia, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, India, Italy, Japan, Kazakhstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Netherlands, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine [25].

Subfamily Philanthinae: Philanthini

66. *Philanthus triangulum* (Fabricius, 1775)

Material: ♀, ♂, 18.07.2023 Pivnichne; ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 60, v. 7.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; C1.2.4 (Trampled habitats) [11] – EUNIS: E1.E Trampled xeric grasslands with annuals [16].

Global distribution: Afghanistan, Albania, Algeria, Arabian Peninsula, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Benin, Cameroon, Canary Islands, Central African Republic, China, Croatia, Congo, Cyprus, Czech Republic, Denmark, Ethiopia, Egypt, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Guinea, Holland, Hungary, India, Iraq, Iran, Ireland, Israel, Island, Isle, Italy, Jordan, Kazakhstan, Kenya, Kyrgyzstan, Kuwait, Latvia, Libya, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Madagascar, Malagasy, Malawi, Mali, Malta, Montenegro, Morocco, Mozambique, Namibia, Netherlands, Norway, Oman, Pakistan, Poland, Portugal, Romania, russia, Saudi Arabia, Senegal, South Africa, South Korea, Slovakia, Slovenia, Spain, Somalia, Sudan, Sweden, Switzerland, Syria, Tanzania, Tajikistan, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, United Arab Emirates, Ukraine, Uzbekistan, Zambia, Zaire, Zimbabwe, Yemen, Wales [25].

Subfamily Philanthinae: Cercerini

67. *Cerceris albofasciata* (Thunberg, 1815)

Material: 6 ♂, 25.06.2024 Biloozerske; 5 ♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 18.

Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUNIS: C3.1 Species-rich helophyte beds [16]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Austria, belarus, China, Croatia, Czech Republic, France, Germany, Great Britain, Hungary, Iran, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Mongolia, Poland, Romania, russia, Serbia, Slovakia, Slovenia, Spain, Taiwan, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].

68. *Cerceris arenaria* (Linnaeus, 1758)

Material: ♀, 14.07.2021 Pivnichne; ♂, 25.06.2021 Biloozerske; ♂, 11.08.2021 Hrabunske; ♂, 23.06.2022 Bilske, kv. 24; 3 ♂, 23.06.2022 Bilske, kv. 34; ♂, 23.06.2022 Bilske, kv. 33; ♂, 23.06.2022 Bilske, kv. 40; ♀, ♂, 02.08.2022 Biloozerske; ♂, 19.07.2023 Karasynske; ♂, 26.06.2024 Biloozerske, kv. 18; 2 ♀, 25.06.2024 Biloozerske; ♂, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 25.

Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUNIS: C3.1 Species-rich helophyte beds [16]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUNIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista* [16].

Global distribution: Andorra, Albania, Algeria, Armenia, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Bosnia, China, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland, Israel, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Macedonia, Malta, Mongolia, Montenegro, Netherlands, North America, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Serbia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Tajikistan, Transcaucasia, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan, Wales [25].

69. *Cerceris flavilabris* (Fabricius, 1793)

Material: ♂, 25.06.2024 Biloozerske, kv. 18.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Algeria, Armenia, Austria, Bulgaria, China, Croatia, Cyprus, Czech Republic, France, Germany, Greece, Hungary, Iran, Israel, Island, Italy, Kazakhstan, Kyrgyzstan, Lithuania, Malta, Morocco, North Africa, Poland, Portugal, Rhodes, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Syria, Tajikistan, Transcaucasia, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

70. *Cerceris interrupta* (Panzer, 1799)

Material: ♀, ♂, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 25.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Andorra, Albania, Algeria, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Croatia, Czech Republic, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Italy, Kazakhstan, Kyrgyzstan, Lithuania, Luxembourg, Netherlands, North Africa, Poland, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Tajikistan, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].

71. *Cerceris media* Klug, 1835

Material: ♂, 23.06.2022 Bilske, kv. 34.

Global distribution: Albania, Algeria, Azerbaijan, Bulgaria, France, Greece, Hungary, Iran, Israel, Italy, Kazakhstan, Kyrgyzstan, Macedonia, Malta, Portugal, Romania, russia, Serbia, Spain, Syria, Tajikistan, Transcaucasia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

72. *Cerceris rybyensis* (Linnaeus, 1771)

Material: ♂, 25.06.2021 Biloozerske; ♂, 11.08.2021 Hrabunske; ♀, 2 ♂, 25.06.2024 Biloozerske; 2 ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 60, v. 7; 2 ♂, 16.07.2024 Starosilske.

Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUNIS: C3.1 Species-rich helophyte beds [16]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUNIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista* [16].

Global distribution: Andorra, Albania, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, Denmark, Egypt, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, India, Iran, Ireland, Island, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Mongolia, Montenegro, Morocco, Netherlands, North Africa, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sudan, Sweden, Switzerland, Syria, Tajikistan, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

73. *Cerceris ruficornis* (Fabricius, 1793)

Material: ♀, 11.08.2021 Hrabunske.

Biotope: Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUNIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista* [16].

Global distribution: Albania, Algeria, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Croatia, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Italy, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Lithuania, Mongolia, Montenegro, Netherlands, North Africa, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Sicily, Spain, Sweden, Switzerland, Tajikistan, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].

Family Sphecidae

Subfamily Ammophilinae

74. *Ammophila campestris* Latreille, 1809

Material: ♀, 02.08.2022 Biloozerske; ♂, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 16; ♀, 17.07.2024 Hrabunske, kv. 25.

Biotope: Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUNIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista* [16]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Algeria, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Croatia, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Georgia, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, India, Italy, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Macedonia, Mongolia, Morocco, Netherlands, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Serbia, Slovakia, Slovenia, Sicily, Spain, Sweden, Switzerland, Tajikistan, Transcaucasia, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

75. *Ammophila hungarica* Mocsáry, 1883

Material: ♀, 02.08.2022 Biloozerske; ♀, 23.06.2022 Bilske, kv. 40.

Global distribution: Afghanistan, Algeria, Armenia, Austria, Azerbaijan, Belgium, Bulgaria, Croatia, Cyprus, Czech Republic, France, Greece, Hungary, Iraq, Iran, Italy, Jordan, Kazakhstan, Kyrgyzstan, Morocco, Portugal, Romania, russia, Slovenia, Spain, Switzerland, Syria, Tajikistan, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

76. *Ammophila pubescens* Curtis, 1836

Material: ♀, ♂, 01.08.2022 Karasynske, kv. 63; ♀, 19.07.2023 Karasynske; ♀, 25.06.2024 Biloozerske; ♂, 16.07.2024 Starosilske, kv. 33, v. 19; ♂, 16.07.2024 Starosilske, kv. 26.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, Canada, China, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, India, Iran, Ireland, Island, Italy, Kazakhstan, Latvia, Lithuania, Luxembourg, Mongolia, Netherlands, North America, Norway, Poland, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, USA, Ukraine, Wales [25].

77. *Ammophila sabulosa* (Linnaeus, 1758)

Material: ♂, 24.06.2021 Biloozerske; ♂, 12.08.2021 Karasynske; ♀, ♂, 01.08.2022 Karasynske; ♂, 29.08.2022 Karasynske; ♂, 23.06.2022 Bilske, kv. 34; 2 ♀, 7 ♂, 18.07.2023 Pivnichne; 2 ♀, ♂, 19.07.2023 Karasynske; 2 ♀, 25.06.2024 Biloozerske; 2 ♀, 31.05.2024 Starosilske, kv. 31, v. 12; 3 ♀, 2 ♂, 17.07.2024 Hrabunske kv. 25; 4 ♀, 2 ♂, 16.07.2024 Starosilske, kv. 26, v. 22; 2 ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 33, v. 19; ♂, 16.07.2024 Bilske, kv. 16, v. 3; ♀, 21.07.2024 Bilske, kv. 28, v. 6; ♀, 27.08.2024 Starosilske, kv. 33, v. 15.

Biotope: B4.1.2 (Riverine grass-forb thickets along watercourses) [11] – EUNIS: C3.1 Species-rich helophyte beds [16]; Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16]; Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests) [11]; Д3 (Areas with recently removed tree layer) [11] – EUNIS: G5.8 Recently felled areas [16]; Ч10.1 (Common heather heaths) [11] – EUNIS: F4.262 Dry sandy heaths with *Calluna* and *Genista* [16]; C1.2.4 (Trampled habitats) [11] – EUNIS: E1.E Trampled xeric grasslands with annuals [16].

Global distribution: Andorra, Albania, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, Canary Islands, China, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, India, Iran, Ireland, Island, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Macedonia, Moldova, Mongolia, Montenegro, Netherlands, Nepal, North Africa, North America, Norway, Poland, Portugal, Romania, russia, Serbia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Syria, Tajikistan, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

78. *Podalonia affinis* (W.Kirby, 1798)

Material: ♀, Hrabunske, kv. 23, v. 1.

Biotope: Д2.2.2 (Acidophilous mesic and moist Scots pine forests) [11].

Global distribution: Algeria, Arabian Peninsula, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, Czech Republic, Denmark, Egypt, Estonia, Finland, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Iran, Ireland, Israel, Isle, Italy, Japan, Jordan, Kashmir, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Latvia, Libya, Lithuania, Luxembourg, Macedonia, Mongolia, Morocco, Netherlands, North Africa, Poland, Portugal, Romania, russia, Saudi Arabia, Slovakia, Spain, Sweden, Switzerland, Tajikistan, Turkey, Ukraine, Uzbekistan, Yemen, Wales [25].

Subfamily Sceliphrinae

79. *Sceliphron destillatorium* (Illiger, 1807)

Material: ♀, 01.08.2022 Karasynske, kv. 75.

Global distribution: Afghanistan, Albania, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Bulgaria, China, Croatia, Czech Republic, France, Georgia, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, India, Iran, Israel, Istria Peninsula, Italy, Jordan, Kazakhstan, Kyrgyzstan, Lithuania, Macedonia, Malta, Montenegro, Morocco, Poland, Portugal, Romania, russia, Serbia, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Syria, Tajikistan, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

80. *Sceliphron curvatum* (F.Smith, 1870) – invasive species [26].

Material: nests -10-20.05.2021 Hrabunske.

Global distribution: Afghanistan, Argentina, Austria, belarus, Belgium, Bulgaria, Bohemia, Chile, Croatia, Czech Republic, France, Georgia, Germany, Greece, Hungary, India, Iraq, Italy, Kazakhstan, Kyrgyzstan, Lithuania, Luxembourg, Montenegro, Netherlands, Nepal, Pakistan, Poland, Portugal, russia, Serbia, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Tajikistan, Turkey, Ukraine, Uzbekistan [25].

Subfamily Sphecinae

81. *Sphex funerarius* Gussakovskij, 1934

The species is listed in the Red Book of Ukraine. Conservation status: “Unassessed” [30].

Material: ♀, 16.07.2024 Starosilske, kv. 33, v. 19; ♂, 16.07.2024 Starosilske, kv. 26.

Biotope: Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests (sandy dune)) [11] – EUNIS: G3.42112 Subcontinental lichen Scots pine forests [16].

Global distribution: Afghanistan, Albania, Algeria, Austria, Azerbaijan, belarus, Belgium, Bulgaria, China, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Denmark, Egypt, France, Germany, Greece, Hungary, Iraq, Iran, Israel, Istria Peninsula, Italy, Japan, Kazakhstan, Korea, Kyrgyzstan, Libya, Lithuania, Luxembourg, Macedonia, Malta, Mongolia, Morocco, Netherlands, North Africa, Palestine, Poland, Portugal, Romania, russia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Syria, Taiwan, Tajikistan, Tunisia, Turkey, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan [25].

Sceliphron curvatum (F. Smith, 1870) is the only species of wasp for which only its nests have been recorded on the territory of the department of Hrabun. No adult individuals were found [22].

The Margalef indices were calculated in order to assess the species diversity in the territory of each biotope. The index Margalef represents the species diversity in a given area. The more diverse the area, the higher the index value.

Table 1

Margalef index value for all biotopes

Biotope	Species	Number specimens	Index Margalefa
C1.2.4	8	23	2.23
Д1.7.1	11	20	3.34
B2.1.1	2	7	0.51
Д3	6	9	2.27
Ч10.1	14	22	4.2
Д2.2.1	44	175	8.32
B4.1.2	18	59	4.17
Д1.7.2	5	58	0.98
Д2.2.2	15	33	4
Д2.5.2	2	5	0.62
Д2.2.3	8	19	2.37

The highest index value is observed for biotope Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) – 8.32. This biotope is characterised by a pine forest with sandy soil. On the other hand, the lowest indicator for B2.1.1 (Sedge calcareous fens without sphagnum mosses) is 0.51, which is represented by bogs formed both in river floodplains and in watersheds [11].

In order to determine the similarity of species diversity in the biotopes of the Nature Reserve “Rivnensky”, the Czekanowski-Sorensen similarity coefficient was calculated.

The highest commonality is observed between biotopes Д1.7.2 (Bogs with layer of birch) and B2.1.1 (Sedge calcareous fens without sphagnum mosses) (the coefficient is 0.57) and between Д2.5.2 (Bogs with a layer of pine) and Д1.7.2 (Bogs with layer of birch) (the coefficient is 0.57). It should be noted that these biotopes are characterised by low species diversity (Table 1), but most of the species caught are similar for these biotopes. In general, the values of the coefficients are low due to the small number of similar species for the biotopes.

A total of 35 species of wasps were caught directly on angiosperms from 10 families, namely: Apiaceae, Lamiaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Rosaceae, Ericaceae, Campanulaceae, Rhamnaceae, Caprifoliaceae та Hypericaceae (Table 3).

Table 2

Similarity of species diversity of the study biotopes
(value of the Czekanowski-Sorensen coefficient)

Biotope	C1.2.4	D1.7.1	B2.1.1	D3	Ч10.1	D2.2.1	B4.1.2	D1.7.2	D2.2.2	D2.5.2	D2.2.3
C1.2.4		0.21	0	0.14	0.18	0.19	0.15	0	0.35	0	0
D1.7.1	0.21		0.31	0.24	0.16	0.15	0.07	0.38	0.23	0.31	0.42
B2.1.1	0	0.31		0.25	0.13	0.04	0	0.57	0.24	1	0.4
D3	0.14	0.24	0.25		0.3	0.12	0.08	0.36	0.29	0.25	0.14
Ч10.1	0.18	0.16	0.13	0.3		0.38	0.25	0.11	0.34	0.13	0.18
D2.2.1	0.19	0.15	0.04	0.12	0.38		0.23	0.08	0.27	0.04	0.08
B4.1.2	0.15	0.07	0	0.08	0.25	0.23		0	0.06	0	0.08
D1.7.2	0	0.38	0.57	0.36	0.11	0.08	0		0.3	0.57	0.31
D2.2.2	0.35	0.23	0.24	0.29	0.34	0.27	0.06	0.3		0.24	0.35
D2.5.2	0	0.31	1	0.25	0.13	0.04	0	0.57	0.24		0.4
D2.2.3	0	0.42	0.4	0.14	0.18	0.08	0.08	0.31	0.35	0.4	

Table 3

Wasps (Crabronidae and Sphecidae) of the Nature Reserve “Rivnenskyi” and some of their ethological peculiarities

[illegible]

[illegible]

[illegible]

Crabronidae	Trypoxylon	<i>Trypoxylon attenuatum</i> Smith, 1851	1													*
		<i>Trypoxylon clavicerum</i> Lepeletier & Serville, 1828	1													*
		<i>Trypoxylon figulus</i> (Linnaeus, 1758)	6													*
		<i>Trypoxylon fronticorne</i> , Gussakovskij, 1936	38													*
Sphecidae	Ammophila	<i>Ammophila campestris</i> Latreille, 1809	3		*	*									*	
		<i>Ammophila hungarica</i> Mocsáry, 1883	2				*		*					*		
		<i>Ammophila pubescens</i> Curtis, 1836	6		*									*		
		<i>Ammophila sabulosa</i> (Linnaeus, 1758)	37	*	*	*	*							*		
	Podalonia	<i>Podalonia affinis</i> (W.Kirby, 1798)	1											*		
	Sceliphron	<i>Sceliphron destillatorium</i> (Illiger, 1807)	1													*
		<i>Sceliphron curvatum</i> (F.Smith, 1870)	nests													*
	Sphecx	<i>Sphecx funerarius</i> Gussakovskij, 1934	3		*									*		

Notes: I – Apiaceae; II – Lamiaceae; III – Asteraceae; IV – Brassicaceae; V – Rosaceae; VI – Ericaceae; VII – Campanulaceae; VIII – Rhamnaceae; IX – Caprifoliaceae; X – Hypericaceae; un. – nests underground; ab. – nests above ground

The largest number of wasp species, namely 19, were caught on a plant of the family Apiaceae. A significant part of wasp species, namely 13, fed on plants of the family Lamiaceae.

Of all the species recorded, 35 form burrows, mainly in loose, sandy soils. The rest of the species nest by creating tunnels in dead wood or in hollow plant stalks, or by building jugs out of soil [23, 24]. Six species, in particular members of the genus *Nysson*, are kleptoparasites. On the other hand, there are no data on the nesting site for 13 species of wasp.

Conclusions

The modern species list of wasps of the Crabronidae and Sphecidae families in the territory of the Rivne Nature Reserve includes 81 species of 27 genera. 78 species of wasps were recorded for the first time on the territory of the reserve and two species of wasps, namely *D. lineata* and *P. borealis* – were recorded for the first time on the territory of Ukraine.

The highest Margalef index (species diversity) value is observed for biotope Д2.2.1 (Lichen Scots pine forests) – 8.32.

As a result of the comparison of the species diversity of different biotopes (Chekanovsky-Sorensen coefficient), the greatest similarity was found between biotopes Д1.7.2 (Bogs with layer of birch) and Б2.1.1 (Sedge calcareous fens without sphagnum mosses) (the coefficient is 0.57) and between Д2.5.2 (Bogs with a layer of pine) and Д1.7.2 (Bogs with layer of birch) (the coefficient is 0.57).

Of all the species caught, 35 were caught directly on angiosperms belonging to 10 families: Apiaceae, Lamiaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Rosaceae, Ericaceae, Campanulaceae, Rhamnaceae, Caprifoliaceae та Hypericaceae. The largest number of wasp species (19 species) were caught on plants of the family Apiaceae.

Acknowledgements

The authors are grateful to the administration of the reserve, to the reserve departments (Biloozerske: V. Loychyk, Yu. Bulan, A. Dayneka; Bilske: M. Ashomko, I. Targonskyi; Hrabun-ske: I. Marynych, V. Ryabuschyts; Karasynske: A. Kovalets, S. Shchevych, V. Nizyurko, P. Mar-tynyuk; Pivnichne: A. Chmunevich, V. Popko; Starosilske: O. Zahozhiy, O. Malyshevskyi) and I. Skyrpan for help in collecting material on the reserve.

REFERENCES

1. *Bitsch J., Dollfus H., Bouček et al.* Hyménoptères Sphecidae D'Europe occidentale // Paris: Fauna de France 86. 2007. Vol. 3.
2. Chronicle of the nature of the Nature Reserve "Rivnenskyi" // Chudel. 2020. Vol. 20. P. 394–396 [In Ukrainian].
3. *Dollfuss H.* Bestimmungsschlüssel der Grabwespen Nord- und Zentraleuropas (Hymenop-tera, Sphecidae) mit speziellen Angaben zur Grabwespenfauna Österreichs // Stapfia. 1991. Vol. 24. 247 p.
4. *Dollfuss H.* Revision of the wasps genus *Ammophila* Kirby, 1798 (Hymenoptera: Apoidea: Sphecidae) of the Palearctic region and India // Linzer Biologische Beiträge. 2013a. Vol. 45 (1). P. 383–564.
5. *Gorobchishin V. A.* Royuschie osyi (Hymenoptera, Sphecidae) Kanevskogo zapovednika i prilegayushchih territoriy [Digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) of Kanev Reserve and bordering territories] // Izvestiya Kharkovskogo Entomologicheskogo Obshestva. 1995. Vol. 3 (1-2), P. 17–19. [In Russian]
6. *Gorobchishin V. A., Protsenko Yu. V.* Ryini osy (Hymenoptera, Sphecidae) Ivano-Rybalchan-skoi dilnytsi Chornomorskoho zapovidnyka ta yikh deiaki ekolohichni osoblyvosti [Digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) Ivano-Rybalchan district of the Black Sea Reserve and some of their ecological features] // Visnyk Kyivskoho Natsionalnoho Universytetu imeni Tarasa Shevchenka: Problemy Rehuliatsii Fiziolohichnykh Funktsii. 2004. Vol. 9. P. 39–40. [In Ukrainian]
7. *Gorobchishin V. A.* Ryyuchi osy (Hymenoptera, Sphecidae) pidrolyn Larrinae, Crabroninae, Mellininae, Nyssoninae ta Philanthinae lisostepu Ukrayiny (fauna ta ekolohichni osobly-vosti). [Digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae: Larrinae, Crabroninae, Mellininae, Nys-soninae and Philanthinae) of forest-steppes of Ukraine (fauna and ecology information)] // Proceedings of Zool. of the Kyiv National Museum Univ. named after T. Shevchenko. 2006. Vol. 4. P. 105–154. [In Ukrainian]
8. *Gorobchishin V. A.* Ryyuchi osy (Hymenoptera, Sphecidae) pidrolyn Sphecinae, Astatinae, Pemphredoninae lisostepu Ukrayiny (fauna ta ekolohichni osoblyvosti). [Digger wasps (Hy-menoptera: Sphecidae: Sphecinae, Astatinae, Pemphredoninae) of forest-steppes of Ukraine (fauna and ecology information)] // Proceedings of Zool. of the Kyiv National Museum Univ. named after T. Shevchenko. 2005. Vol. 3. P. 46–63. [In Ukrainian]
9. *Kulish V., Yuskovets M., Franchuk M.* Poperedniy perelik biotopiv Rivnenskoho pryrodnoho zapovidnyka. [Preliminary list of biotopes of the Nature Reserve "Rivnenskyi"] // Materi-als of the All-Ukrainian scientific conference (Lviv, September 8–11, 2022). Lviv, 2022. P. 82–85.
10. *Kumpanenko O. S., Honchar H. Yu., Gorobchishyn V. A., Protsenko Yu. V.* Preliminary list of some Aculeata (Hymenoptera: Chrysidoidea, Pompiloidea, Vespoidea, Apoidea) of the Shatsk National Natural Park (Volyn Region, Ukraine) // The Kharkiv Entomological Society Gazette. 2021. Vol. 29 (1). P. 8–19. doi:10.36016/khesg-2021-29-1-2

11. Kuzenko A. A., Didukh Y. A. P., Onyshchenko V. A., Sheffer Y. A. Natsionalnyy katalog biotopiv Ukrainy [National catalog of biotopes of Ukraine]. Kyiv, 2018. Retrieved from: https://menr.gov.ua/files/images/news_2019/23042019/Catalog_final_LR.pdf
12. Nepein A. Yu., Dyumin A. S. Ryiuchi osy (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) Natsionalnoho pryrodnoho parku "Biloberezhzhia Svyatoslava" [Digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) of the National Nature Park "Biloberezhja Svyatoslava"] // Naukovi Pratsi [Chornomorskoho Derzhavnoho Universytetu imeni Petra Mohyly Kompleksu Kyievo-Mohylianska Akademiia]. 2014. Seriya: Ekolohiia. Vol. 232 (220). P. 20–28. [In Ukrainian]
13. Noskiewicz J. Żądłowki nowe dla fauny Galicji (Hym. Aculeata) // Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej, 1918. Vol. 52. P. 134–140.
14. Noskiewicz J. Pszczołowate (Apidae) okolic Lwowa // Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej. 1922. Vol. 55 (6). P. 157–179.
15. Nowicki M. Przyczynek do owadniczej fauny Galicyi. Kraków, 1864. 69 p.
16. Onyshchenko V.A. Natsionalnyy katalog biotopiv Ukrainy. [Habitats of Ukraine according to the EUNIS classification] / V. A. Onyshchenko. Kyiv: Phytosociocentre, 2016. 56 p. [In Ukrainian]
17. Protsenko Yu. V. Royushie osy (Hymenoptera, Sphecidae) ostrova Malyj Tataru i ih troficheskie svyazi s cvetkovymi rasteniyami [Digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae) Small Tataru Islands and their trophic relationships with flowering plants] // Zapovidna Sprava v Ukraini. 2003. Vol. 9 (1). P. 67–70. Retrieved from https://www.researchgate.net/publication/312578817_Rousie_osy_Hymenoptera_Sphecidae_ostrova_Malyj_Tataru_i_ih_troficeskie_vazi_s_cvetkovymi_rasteniyami [In Russian]
18. Protsenko Yu. V., Drozdovska A. V. Preliminary checklist of Sphecidae, Crabronidae, Chrysidsdae (Hymenoptera) in "Bugsky Guard" National Park // Nature reserves in Ukraine. 2011. Vol. 17 (1–2). P. 89–93. [In Russian]
19. Protsenko Yu. V., Gorobchishin V. A. Royushchiye osy roda Ectemnius podroda Tyreocerus (Hymenoptera: Crabronidae) fauny Ukrainy. [Digger wasps of the genus Ectemnius subgenus Tyreocerus (Hymenoptera: Crabronidae) in the fauna of Ukraine] // The Kharkov Entomological Society Gazette. 2013. Vol. XXI. Iss. 1. P. 33–36. [In Russian]
20. Protsenko Yu. V., Gorobchishin V. A. Royushie osy (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae), zanesennye v Krasnuyu knigu Ukrainy [Digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) from Red Book of Ukraine] // The Kharkov Entomological Society Gazette. 2015. Vol. 23 (2). P. 20–28. [In Russian]
21. Pytel-Huta S., Skyrpan I., Tsaryk Y. et al. Representatives of the superfamilies Vespoidea, Apoidea (Spheciformes) and Chrysidoidea in the Zoological Museum of Ivan Franko National University of Lviv // Studia Biologica. 2022. Vol. 16 (2). P. 51–58. doi:10.30970/sbi.1602.683
22. Pytel-Huta S. Wasps (Crabronidae, Sphecidae, Scoliidae, and Pompilidae) of Rivne Nature Reserve and their trophic relationships with angiosperms // Studia Biologica. 2023. Vol. 17 (3). P. 85–98. doi:10.30970/sbi.1703.724
23. Pytel-Huta S., Semashchuk R., Zatushevsky A., Tsaryk J. Morphometric and soil texture analysis of soil material from wasp nests *Sceliphron destillatorium* (Illiger, 1807) (Apoidea: Sphecidae) // Studia Biologica. 2024. Vol. 18 (2). P. 219–232. DOI: 10.30970/sbi.1802.772
24. Pulawski W. J. Europejskie gatunki rodzaju Astarta Latr. (Hym., Sphecid.) // Polskie pismo entomologiczne. Bulletin Entomologique de la Pologne. 1955. T. XXV. Nr 3.

25. Pulawski W. J. Catalog of Sphecidae sensu lato. 2024. California Academy of Sciences, Golden Gate Park, San Francisco, California, USA. Retrieved from: <https://www.calacademy.org/scientists/projects/catalog-of-sphecidae> (accessed 1st October 2024)
26. Tymkiv I., Nazaruk K., Shydlovskyy I., Tsaryk Y. Ekspansia pelopeia vyhnutoho *Sceliphron curvatum* (F. Smith, 1870) u tseentralnii ta skhidnii Yevropi [Expansion of mud dauber wasp *Sceliphron curvatum* (F. Smith, 1870) in Central and Northern Europe] // Visnyk of Lviv University. Biological Series. 2015. Vol. 70. P. 181–187. [In Ukrainian]
27. Voblenko A. S., Gorobchishin V. A., Nesterov M. A. Digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) of Ukrainian Polesye. Sphecos 30. 1996. P. 14–15.
28. Wierzejski A. Przyczynek do fauny owadów błonkoskrzydłych (Hymenoptera) // Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej c. k. Towarzystwa Naukowego Krakowskiego, 2. 1868. P. 108–120. [In Polish]
29. Wierzejski A. Dodatek do fauny błonówek (Hymenoptera) // Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej Akademii Umiejętności w Krakowie, 8. 1874. P. 253–273. [In Poland]
30. Red Data Book of Ukraine. Animals, ed. by I. A. Akimov. Kyiv: Global Consalting, 2009. 600 p. [In Ukrainian]

Стаття надійшла до редакції 17.10.24

доопрацьована 26.11.24

прийнята до друку 27.11.24

РИЙНІ ОСИ (AROIDEA: CRABRONIDAE TA SPHECIDAE) РІВНЕНЬСЬКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА ТА ЇХНІЙ БІОТОПНИЙ РОЗПОДІЛ

С. Питель-Гута¹, М. Франчук²

¹Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

²Рівненський природний заповідник
Сарни, Рівненська обл. 34503, Україна
e-mail: pytelsofia98@gmail.com

Представлено перелік рийних ос Рівненського природного заповідника, зібраних на території усіх чотирьох масивів: “Білоозерський”, “Сомине”, “Сира Погоня” та “Переброди”; шести природоохоронних науково-дослідних відділень (ПНДВ): Білоозерське, Карасинське, Більське, Грабунське, Старосільське та Північне. Ос родин Crabronidae та Sphecidae ловили упродовж вегетаційних періодів 2021–2024 рр. за допомогою ентомологічного сачка, пасток Меріке та гнізд-пасток з очерету. Проаналізовано 486 екземплярів ос родин Crabronidae та Sphecidae з 81 виду, що належать до 27 родів: *Bembecinus* (2), *Bembix* (1), *Cerceris* (7), *Crabro* (2), *Dryudella* (1), *Crossocerus* (3), *Diodontus* (2), *Ectemnius* (9), *Gorytes* (4), *Harpactus* (1), *Lestica* (2), *Lindenius* (1), *Mimumesa* (1), *Miscophus* (2), *Nysson* (6), *Oxybelus* (6), *Palarus* (1), *Passaloecus* (4), *Pemphredon* (4), *Philanthus* (1), *Psenulus* (2), *Tachysphex* (7), *Trypoxylon* (4), *Ammophila* (4), *Podalonia* (1), *Sceliphron* (2), *Sphex* (1 вид). Із 81 зловлених видів 78 уперше зареєстрували для території заповідника.

Серед виявлених видів один – сфекс рудуватий (*Sphex funerarius* Gussakovskij, 1934) – занесено до Червоної книги України під статусом “Неоцінений”. Види *Dryudella lineata* Mocsáry, 1879 та *Passaloecus borealis* Dahlbom, 1844 вперше зареєстровано на території України. Також знайдено гнізда інвазивного виду ос для

України – пелопея вигнутого (*Sceliphron curvatum* (F.Smith, 1870)). Імаго виявлено не було. 35 видів ос зловили безпосередньо на покритонасінних рослинах із десяти родин: Аріасеae (6 видів), Lamiaceae (1), Asteraceae (5), Brassicaceae (1), Rosaceae (2), Ericaceae (1), Campanulaceae (1), Rhamnaceae (1), Caprifoliaceae (1) та Hypericaceae (1). Найбільше видів ос, а саме 13, зловили на чебреці повзучому (*Thymus serpyllum* L., 1753).

Увесь зібраний матеріал зберігається в ентомологічній колекції Зоологічного музею Львівського національного університету імені Івана Франка (ZMD).

Ключові слова: Apoidea: Crabronidae та Sphecidae, біорізноманіття, перелік видів, запилення, біотопний розподіл

**СКРИНІНГ ШТАМІВ БАКТЕРІЙ РОДІВ *BACILLUS* І *PSEUDOMONAS*,
АКТИВНИХ ПРОТИ ФІТОПАТОГЕНІВ РОДУ *FUSARIUM***

І. Страшнова, Г. Ямборко*

*Одеський національний університет імені І. І. Мечникова
вул. Дворянська, 2, Одеса 65082, Україна
e-mail: jamborkoann@ukr.net*

Одним із найперспективніших напрямів у боротьбі зі збудниками захворювань рослин є використання біопрепаратів на основі бактерій родів *Bacillus* і *Pseudomonas*. Відомо досить багато препаратів на основі цих мікроорганізмів, проте в деяких випадках їхнє застосування характеризується недостатньою активністю проти збудників хвороб, а також скороченням чисельності сапрофітної ґрунтової мікробіоти, що негативно впливає на фітосанітарний стан ґрунту і знижує врожайність. Мета роботи - дослідити антагоністичну активність окремих представників родів *Bacillus* і *Pseudomonas* із різних біотопів стосовно фітопатогенних фузарій, виділених з ураженої озимої пшениці, вирощеної в Одеській області. Найбільшу кількість штамів бацил і псевдомонад було виділено із ризосферної зони рослин. Скринінг антагоністично активних бактерій показав, що ця властивість притаманна 92,4 % штамів *Bacillus* spp. та 73,5 % – *Pseudomonas* spp. *Bacillus* spp. R14, R31 і S19 пригнічували ріст усіх виділених фузарій (зони відсутності росту перевищували 20 мм). *Pseudomonas* spp. WR5 і WR7 також проявили антимікотичний ефект, але розміри зон відсутності їхнього росту були менше 20 мм. Попереднє культивування антагоністично активних бактерій родів *Bacillus* і *Pseudomonas* на органічних поживних середовищах сприяло кращому прояву антимікотичної активності метанолових екстрактів вторинних метаболітів досліджених штамів.

Визначення мінімальних інгібуючих концентрацій (МІК) екстрагованих метаболітів щодо виділених штамів фузарій показало, що значення були варіабельними і коливалися в діапазоні від 1 мг/мл до 4 мг/мл залежно від конкретного штаму антагоніста і патогена. Для визначення спектру і профілю вторинних метаболітів антагоністично активних штамів *Bacillus* spp. R14, S19 і *Pseudomonas* sp. WR5 необхідне проведення більш повномасштабних досліджень, включаючи мас-спектрометрію з високою роздільною здатністю, а також проведення повного секвенування й анотації геномів цих штамів для їхньої точної видової ідентифікації та виявлення кластерів вторинних метаболітів.

Ключові слова: фітопатогенні фузарії, бактерії-антагоністи *Bacillus* spp. та *Pseudomonas* spp., біологічний захист зернових культур

В умовах сьогодення пшениця озима визначає продовольчу безпеку нашої країни та є домінуючою зерновою культурою аграрного виробництва, саме тому підвищення ефективності зернового комплексу – це одна із глобальних директив розвитку аграрного сектору України [4, 5]. Урожайність і якість насіння пшениці залежать від багатьох чинників, серед яких суттєва роль належить хворобам зерна, що обмежують потенційну продуктивність сортів озимої пшениці [2, 6]. Особливої шкоди завдає фузаріоз. Зараження зерна пшениці мікопатогенами роду *Fusarium* призводить до зниження урожайності, зменшує проростання і схожість насіння, погіршує його хлібопекарську якість [9]. Через

поширення фузаріозу зернових культур у всьому світі й через небезпеку, яку він несе, гостро постає питання боротьби зі збудниками хвороби. Підхід у боротьбі зі збудниками фузаріозу має бути комплексним, починаючи від захисту насінини у ґрунті до кількох обробок у період вегетації. Привабливим і перспективним як з погляду вартості, так і з погляду екологічної безпеки, є розробка та впровадження біологічних засобів боротьби з фузаріями [9]. Одними із можливих кандидатів у боротьбі та профілактиці мікопатогенів роду *Fusarium* є представники родів *Bacillus* і *Pseudomonas*, арсенал вторинних метаболітів яких досить великий і різноманітний [3, 15].

Мета даної роботи - провести виділення і скринінг штамів бактерій родів *Bacillus* і *Pseudomonas*, активних проти мікопатогенів роду *Fusarium*, котрі виявлено у насіннєвому матеріалі озимої пшениці. У задачі дослідження входило: виділити із природних джерел штами бактерій родів *Bacillus* і *Pseudomonas*, потенційних антагоністів фузарій, встановити частоту виділення їх і дослідити біологічні властивості; визначити антагоністичну активність виділених штамів бацил і псевдомонад щодо мікопатогенів роду *Fusarium*, провести скринінг найактивніших штамів-антагоністів; дослідити активність вторинних екзометаболітів відібраних штамів *Bacillus* spp. і *Pseudomonas* spp. та визначити їхні мінімальні інгібуючі концентрації щодо виділених штамів фузарій.

Матеріали та методи

Для виділення антагоністично активних мікроорганізмів використовували зразки ґрунтів, відібраних на полях Одеської області, ризосфери, коріння, насіння інфікованих і здорових рослин, листя і рослинних залишків озимої пшениці, уражених фузаріозом. Для виділення антагоністів із проб ґрунтів і ризосферної зони пшениці готували суспензії методом послідовних 10-кратних розведень, після чого по 100 мкл у розведенні 10^{-7} висівали на поверхню картопляно-декстрозного (глюкозного) агару (КГА) (Potato Dextrose Agar, Hi-Media Laboratories Private Limited, India), середовища Кінг В (Dansk Standard, Merck KGaA, Darmstadt, Germany) та поживного агару (ПА) (GranuCult® Nutrient Agar, Merck KGaA, Darmstadt, Germany) в чашках Петрі. Для виділення бактерій із коріння, насіння, листя й рослинних залишків відібрані зразки 30 с обробляли 70° розчином етилового спирту з подальшим промиванням стерильною водою, після чого зразки розтирали у стерильній ступці та готували 10-кратні розведення. По 100 мкл суспензій у розведенні 10^{-5} сіяли на поверхню середовища Кінг В і поживного агару в чашках Петрі. Культивували за температури 28 °С протягом 4 діб. Після цього проводили виділення чистих культур шляхом відсіву окремих колоній методом виснажливого штриху, застосовуючи такі самі середовища, як для виділення. Чисті культури використовували для подальших досліджень і зберігали за 4 °С. Біохімічні властивості ізольованих штамів вивчали за допомогою тестів API bioMérieux (BioMérieux, Marcy l'Étoile, France), відповідно до інструкції виробника [APIWEB™]. Біохімічні властивості бактерій роду *Bacillus* досліджено за допомогою тест-системи API 50 CHB, *Pseudomonas* – за допомогою API 20 NE. Інтерпретацію результатів проводили візуально та розшифровували за допомогою бази даних APIWEB [APIWEB™].

Виділення фузарій і проведення родової та видової ідентифікації ізольованих штамів здійснювали традиційними методами [14]. За дослідженими морфологічними (в першу чергу, типів і форм спор, конідій і гіф), культуральними, тінкторіальними, фізіологічними і біохімічними властивостями робили припущення про залучення мікроміцетів до певної систематичної групи. Біохімічні властивості вивчали за допомогою тестів API bioMérieux (BioMérieux, Marcy l'Étoile, France), відповідно до інструкції виробника [APIWEB™]. Інтерпретацію результатів проводили візуально та розшифровували за допомогою бази

даних APIWEB [APIWEB™]. У скринінгу на антимікотичну активність виділених штамів бактерій застосовували метод блоків [12], як індикаторні фітопатогенні мікроорганізми були використані 3 штами грибів роду *Fusarium*: *F. proliferatum* Se4, *F. oxysporum* Se11 і *F. graminearum* Se1, виділених із ураженої пшениці. Контролями слугували чашки, засіяні відповідними штамами фузарій без накладання блоків.

Для отримання неочищених екстрактів вторинних метаболітів штами *Bacillus* spp. і *Pseudomonas* spp. культивували на ПА та середовищі Кінг В, відповідно, протягом 7 днів. Щоби з'ясувати вплив складу середовища на активність екстрактів експеримент проведено у двох варіантах: 1) біомасу культур, що вирости на поживних середовищах, переносили у колби зі 100 мл рідких органічних середовищ: поживний бульйон (ПБ) (GranuCult® Nutrient Broth, Merck KGaA, Darmstadt, Germany) – для вирощування бацил, Кінг В – для псевдомонад; 2) маніпуляції були такі самі, як у першому варіанті, але замість органічних середовищ використовували мінеральні – для бацил Гаузе 1 [1], для псевдомонад – Тар [17]. Колби інкубували за 28 °C на ротарному шейкері, постійно перемішуючи за 150 об/хв протягом 72 год. Бульйонну культуру штамів фільтрували через стерильний фільтрувальний папір, а потім супернатант центрифугували за 6000 об/хв протягом 20 хв і стерилізували через фільтри Millipore 0,45 мкм для видалення бактеріальних клітин.

Безклітинні супернатанти підкислювали до pH 2 концентрованою HCl для осадження вторинних метаболітів, витримували протягом 16 год за 4 °C і центрифугували за 10 000 об/хв протягом 20 хв. Осад вилучали і тричі екстрагували 10 мл 100 % метанолу (MeOH) [19]. Метанолові неочищені екстракти упарювали на ротарному випарнику, повторно розчиняли в 1 мл чистого MeOH, фільтрували через фільтр 0,2 мкм і зберігали за -80 °C для подальших досліджень. Антагоністичну активність екстрактів щодо фузарій вивчали методом лунок [19]. Для цього отримані екстракти розморожували, розводили чистим метанолом до концентрації 8 мг/мл і вносили по 50 мкл в лунки картопляно-декстрозного (глюкозного) агару, засіяного штамами фузарій, у контрольну лунку вносили таку ж кількість стерильного метанолу. Оцінку результатів проводили через 10 діб після інкубації за 28 °C, вимірюючи розміри зон відсутності росту фузарій.

Для визначення мінімальних інгібуючих концентрацій (МІК) щодо виділених штамів *Fusarium* spp. застосовували клітинні метанолові екстракти бацил і псевдомонад у концентраціях 8, 4, 2, 1 мг/мл.

Для аналізу отриманих результатів проведено описову статистику, яку здійснювали за допомогою програми Microsoft Office Excel-2016.

Результати і їхнє обговорення

Проблема боротьби зі збудниками фузаріозу є досить актуальною [7, 16]. Одним із перспективних і відносно безпечних напрямів у вирішенні цієї проблеми є створення біологічних препаратів на основі біологічно активних штамів мікроорганізмів. За даними літератури, найперспективнішими в боротьбі з фітопатогенними мікоміцетами є представники родів *Bacillus* і *Pseudomonas*, які продукують різноманітні антимікробні речовини [13, 15, 18]. Тому першим етапом роботи було виділення штамів бацил і псевдомонад із різних природних джерел (зразків ґрунтів, ризосфери, коріння, насіння та рослинних залишків озимої пшениці). У результаті проведеної роботи виділено і доведено до мікробіологічної чистоти 113 штамів бактерій, у яких вивчали основні біологічні властивості, необхідні для проведення родової ідентифікації.

Більшість виділених культур були грампозитивними паличками, що мали заокруглені кінці, через 24–48 год культивування в аеробних умовах на КГА і ПА у мікроскопічних препаратах спостерігали палички, що утворюють ендоспори й окремі

ендоспори (рис. 1а). Під час мікроскопії прижиттєвих препаратів встановлено, що палички у більшості випадків були рухливими. На КГА ізоляти утворювали щільні колонії округлої форми, слизові, блискучі, білого або кремового кольору з випуклим профілем розміром до 10 мм. На ПА колонії були середнього розміру (від 1 мм до 10 мм) та великі (більше 10 мм), щільні, блискучі або матові, слизові, профіль – випуклий, напіввипуклий або плоский. Через 48 год культивування змінювалася поверхня колоній, вони ставали зморшкуватими або складчастими (здебільшого на КГА) (рис. 1б).

Клітини інших культур бактерій були представлені грамнегативними паличками, у мікроскопічних препаратах вони розміщувались поодинокі або парами, спор не утворювали (рис. 2а). У нефіксованих препаратах спостерігали рух клітин. Росли на всіх трьох поживних середовищах (ПА, КГА і Кінг В) в аеробних умовах. Колонії, що росли на ПА, мали розміри до 6 мм, були округлої або неправильної форми. Профіль колоній опуклий, поверхня гладка, блискуча, структура однорідна, консистенція слизова.

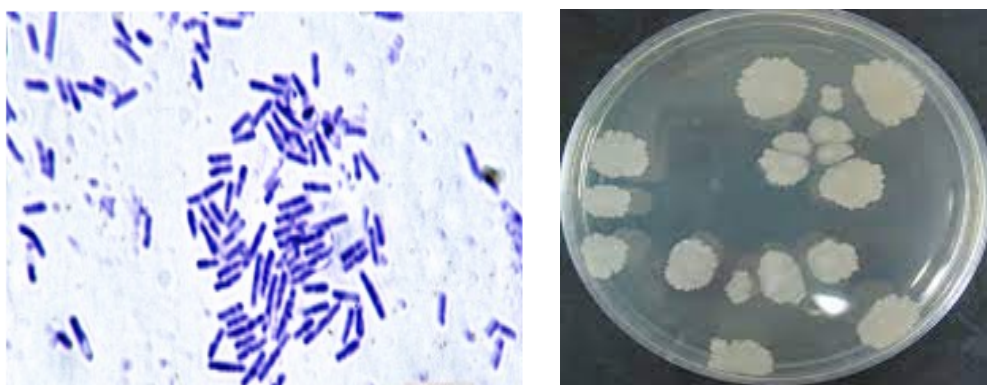


Рис. 1. Морфологія клітин (а) і колоній на КА (б) виділеного штаму *Bacillus* sp. S19

На середовищі Кінг В бактерії утворювали блискучі колонії з жовто-зеленим флюоресцентним пігментом, що дифундує в середовище, забарвлюючи його і колонії (рис. 2б). Бактерії мали каталазну й оксидазну активність. Штами бактерій з такими властивостями залучили до роду *Pseudomonas*.

У результаті проведеної роботи виділено, доведено до мікробіологічної чистоти й ідентифіковано 79 штамів бактерій роду *Bacillus* і 34 штами бактерій роду *Pseudomonas*.

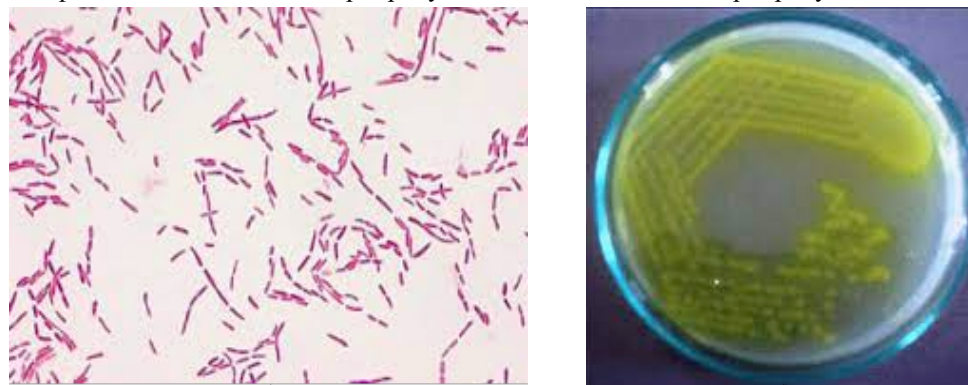


Рис. 2. Морфологія клітин (а) і колоній на Кінг В (б) виділеного штаму *Pseudomonas* sp. L7

Найбільшу кількість штамів виділено із ризосферної зони рослин – 45 штамів (36 і 9 штамів бактерій родів *Bacillus* і *Pseudomonas*, відповідно) (рис. 3). На наш погляд, це пов'язано з наявністю в даному джерелі великої кількості поживних речовин у доступній для бактерій формі. Із зразків ґрунту виділено меншу кількість штамів (25 і 11 штамів бактерій родів *Bacillus* і *Pseudomonas*, відповідно).

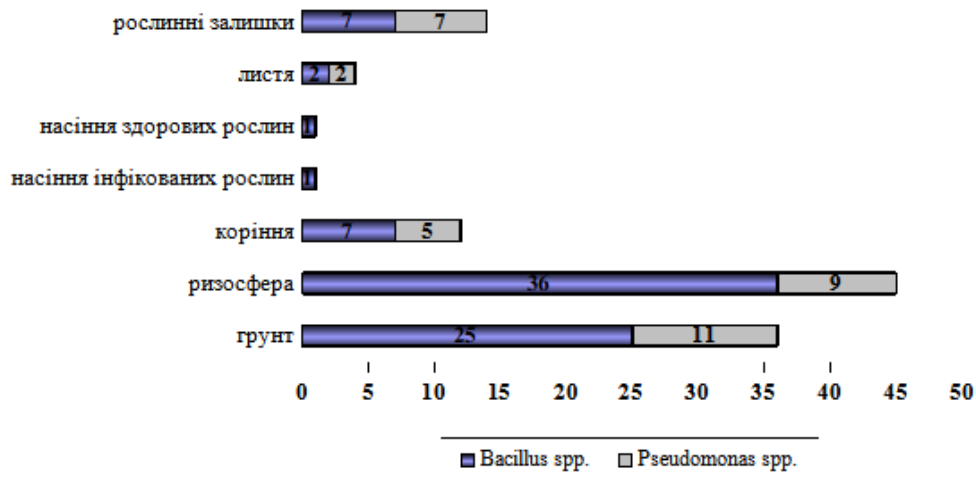


Рис. 3. Кількість штамів бактерій, виділених із різних природних джерел

Перспективність використання штамів родів *Bacillus* і *Pseudomonas* у захисті рослин оцінюють, перш за все, за їхньою антагоністичною активністю щодо фітопатогенів [8, 11]. Під час проведення первинного скринінгу всі виділені штами бацил і псевдомонад було протестовано на здатність проявляти антагоністичну активність проти виділених штамів грибів роду *Fusarium*. Переважна більшість виділених штамів родів *Bacillus* і *Pseudomonas* проявили антагонізм хоча б до одного штаму фузарій. Із бацил антагоністичну активність мали 73 із 79 виділених штамів, що становило 92,4 % штамів, із псевдомонад така властивість була притаманна 73,5 % штамів.

Під час оцінки й аналізу отриманих результатів підтверджено певні закономірності, до яких привертають увагу багато дослідників у відповідних публікаціях [8, 18]. По-перше, антагоністична активність залежить від джерела виділення мікроорганізмів-антагоністів і властива не тільки конкретним видам, але й конкретним штамам цих видів (зокрема, ступінь її прояву). По-друге, чутливість збудників також залежить від штаму, що спричинив захворювання. По-третє, прояв активності залежить від умов навколишнього середовища. Окрім цього, як у штамів мікроорганізмів-антагоністів може слабшати дана ознака, так і штами збудників можуть формувати механізми стійкості до антибіотичних речовин продуцентів.

У результаті вторинного скринінгу відібрано 11 штамів бацил і 12 штамів псевдомонад, які проявили антагоністичну активність до штамів мікоміцетів, узятих в експеримент. У табл. 1 і 2 наведено результати визначення розмірів зон відсутності росту індикаторних штамів *Fusarium* spp. за дії вторинних метаболітів ізольованих штамів *Bacillus* spp. і *Pseudomonas* spp.

Серед відібраних бацил найбільше було штамів, виділених із ризосфери (R14, R27, R31, R33, R35) і ґрунту (S4, S17, S19), і саме вони проявили найкращу антагоністичну

активність щодо всіх виділених штамів фузарій. Для подальшої роботи відібрали штами *Bacillus* spp. R14, R31 і S19, ізольовані, відповідно, із ризосфери і ґрунту, за дії метаболітів яких зони відсутності росту всіх фузарій перевищували 20 мм, що свідчить про їхній значний антагоністичний потенціал.

Таблиця 1

Антагоністична активність досліджених штамів *Bacillus* spp.
щодо фітопатогенних фузарій

Виділені штами	Зони відсутності росту <i>Fusarium</i> spp., мм										
	R14	R27	R31	R33	R35	S4	S17	S19	Ro2	Ro3	Re1
<i>F. graminearum</i>	20,63±	19,81±	20,44±	19,41±	19,32±	18,84±	19,13±	20,42±	15,31±	15,21±	14,11±
Se4	0,03	0,02	0,02	0,01	0,03	0,02	0,03	0,03	0,03	0,02	0,02
<i>F. oxysporum</i>	20,22±	19,21±	20,43±	19,42±	20,22±	18,53±	19,45±	20,56±	16,11±	15,33±	16,0±
Se11	0,03	0,03	0,02	0,03	0,01	0,02	0,02	0,03	0,03	0,02	0,03
<i>F. proliferatum</i>	20,43±	19,12±	20,45±	19,57±	18,67±	19,77±	19,23±	20,45±	16,24±	15,09±	15,23±
Se1	0,03	0,02	0,03	0,03	0,02	0,03	0,01	0,02	0,03	0,02	0,03

Примітка: $p \leq 0,05$, $n=3$

Натомість за дії навіть найактивніших антагоністів серед псевдомонад розміри зон відсутності росту фузарій були менші, ніж за дії антагоністично найактивніших штамів бацил. Відібрані штами *Pseudomonas* spp., які пригнічували ріст усіх фузарій, були виділені із ризосфери, ґрунту і коріння. Серед досліджених 12 штамів найвищою антагоністичною активністю характеризувалися штами *Pseudomonas* spp. WR5 і WR7, виділені з ґрунту. За дії вторинних метаболітів цих штамів розміри зон відсутності росту всіх фузарій перевищувала 16 мм.

Таблиця 2

Антагоністична активність досліджених штамів *Pseudomonas* spp.
щодо фітопатогенних фузарій

Виділені штами	Зони відсутності росту <i>Fusarium</i> spp., мм											
	WR2	WR3	WR5	WR7	WR8	WR9	WS2	WS4	WS11	WRo1	WRo4	WRo5
<i>F. graminearum</i>	15,14±	14,98±	16,48±	16,76±	15,12±	14,28±	15,02±	14,78±	13,98±	14,27±	11,27±	11,84±
Se4	0,01	0,01	0,01	0,03	0,02	0,01	0,01	0,02	0,02	0,03	0,02	0,02
<i>F. oxysporum</i>	16,12±	13,15±	16,51±	16,82±	15,44±	14,89±	16,21±	14,64±	14,55±	14,45±	12,24±	12,12±
Se11	0,01	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,03	0,02	0,02	0,02
<i>F. proliferatum</i>	15,78±	14,34±	16,40±	16,54±	15,65±	13,76±	15,34±	15,10±	14,87±	14,84±	11,67±	12,43±
Se1	0,02	0,01	0,02	0,02	0,01	0,03	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,01

Примітка: $p \leq 0,05$, $n=3$

Як видно з отриманих даних, розміри зон відсутності росту *Fusarium* spp. були досить варіабельними і коливалися від 14,11±0,02 мм до 20,63±0,03 мм за дії екзометаболітів *Bacillus* spp. та від 11,27±0,02 мм до 16,82±0,02 мм за впливу екзометаболітів *Pseudomonas* spp.

Отже, у результаті послідовного скринінгу для подальших досліджень було відібрано 3 штами бактерій роду *Bacillus* spp. R14, R31 і S19 і 2 штами бактерій роду *Pseudomonas* spp. WR5 і WR7.

Наступним етапом було отримання неочищених екстрактів вторинних метаболітів відібраних штамів і дослідження їхньої активності щодо виділених фузарій. З урахуванням того, що одним із чинників, які впливають на інтенсивність антагоністичної активності, є склад середовища культивування, то для отримання екстрактів штами-антагоністи культивували на двох типах середовищ: органічних (поживному бульйоні – для вирощування бацил і Кінг В – для псевдомонад) і мінеральних (Гаузе 1 і Тар – для бацил і

псевдомонад, відповідно).

Для вивчення біологічної активності отриманих екстрактів їх розводили чистим метанолом до концентрації 8 мг/мл і вносили по 50 мкл в лунки середовища КГА, попереднього засіяного штамами трьох видів *Fusarium* spp.: *F. graminearum* Se4, *F. oxysporum* Se11, *F. proliferatum* Se1. Отримані результати, наведені у табл. 3, підтверджують дані Mona et al. [2016], Bidima et al. [2022], що синтез вторинних метаболітів (як за кількісними показниками, так і за різноманітністю їхнього складу) залежить від компонентного складу поживного середовища, на якому вирощують продуценти [11, 17]. В усіх випадках досліджені штами *Bacillus* spp. і *Pseudomonas* spp. проявили кращу антимікотичну активність під час культивування їх на органічних середовищах. Тобто композиційний склад використаних органічних середовищ сприяє накопиченню екзометаболітів штамами-продуцентами.

Таблиця 3

Антимікотична активність метанолових екстрактів екзометаболітів (8 мг/мл) штамів *Bacillus* spp. і *Pseudomonas* spp., вирощених на середовищах різного складу

Виділені штами	Зони відсутності росту <i>Fusarium</i> spp. (мм) за впливу метанолових екстрактів екзо- метаболітів бактерій-антагоністів									
	<i>Bacillus</i> sp. R14		<i>Bacillus</i> sp. R31		<i>Bacillus</i> sp. S19		<i>Pseudomonas</i> sp. WR5		<i>Pseudomonas</i> sp. WR7	
	ПБ	Гаузе I	ПБ	Гаузе I	ПБ	Гаузе I	Кінг В	Тар	Кінг В	Тар
<i>F. graminearum</i> Se4	17,46± 0,02	8,02± 0,03	15,28± 0,02	7,80± 0,02	18,45± 0,02	11,28± 0,02	15,78± 0,02	8,02± 0,01	15,83± 0,02	8,23± 0,02
<i>F. oxysporum</i> Se11	17,46± 0,02	10,11± 0,02	16,34± 0,02	8,42± 0,01	18,68± 0,02	10,44± 0,02	15,78± 0,02	7,54± 0,03	14,62± 0,02	7,81± 0,03
<i>F. proliferatum</i> Se1	18,23± 0,03	10,22± 0,03	18,41± 0,02	7,39± 0,02	18,54± 0,01	11,67± 0,02	15,95± 0,01	8,26± 0,02	15,38± 0,02	7,75± 0,02

Примітка: $p \leq 0,05$, $n=3$

Незважаючи на те, що розміри зон відсутності росту фузарій за дії екстрактів екзометаболітів бактерій-антагоністів були трохи меншими, ніж за дії біомаси продуцентів (табл. 1, 2), та все ж вони були досить значними (від 15,28±0,02 мм до 18,68±0,02 мм за дії екзометаболітів бацил і від 14,62±0,02 мм до 15,95±0,01мм за дії екзометаболітів псевдомонад). Натомість антагоністична активність досліджених штамів *Bacillus* spp. і *Pseudomonas* spp. суттєво зменшилася (приблизно у 1,5–2 рази залежно від штаму) за вирощування їх на відповідних мінеральних середовищах.

З урахуванням отриманих даних для наступного етапу роботи було відібрано два штами бацил (*Bacillus* spp. R14, S19) і один штам псевдомонад (*Pseudomonas* sp. WR5), для метанолових екзометаболітів яких визначили мінімальні інгібуючі концентрації (МІК), тобто такі найменші концентрації екстрактів, за дії яких не спостерігали видимого росту взятих у дослід штамів мікроорганізмів-фітопатогенів. Штами-продуценти (*Bacillus* spp. R14, S19 і *Pseudomonas* sp. WR5) вирощували, відповідно, на рідких середовищах МПБ і Кінг В, отримували метанолові екстракти екзометаболітів, після чого їх розводили до концентрацій 8 мг/мл, 4 мг/мл, 2 мг/мл і 1 мг/мл і використовували у досліді. Отримані результати наведено на рис. 4.

Метанолові екстракти штамів *Bacillus* spp. R14, S19 і *Pseudomonas* sp. WR5 пригнічували ріст усіх індикаторних штамів фітопатогенів. При цьому МІК екстрактів *Bacillus* sp. R14 становив 2 мг/мл для штамів *F. graminearum* Se4 і *F. oxysporum* Se11 і 1 мг/мл – для штаму *F. proliferatum* Se1 (рис. 4а).

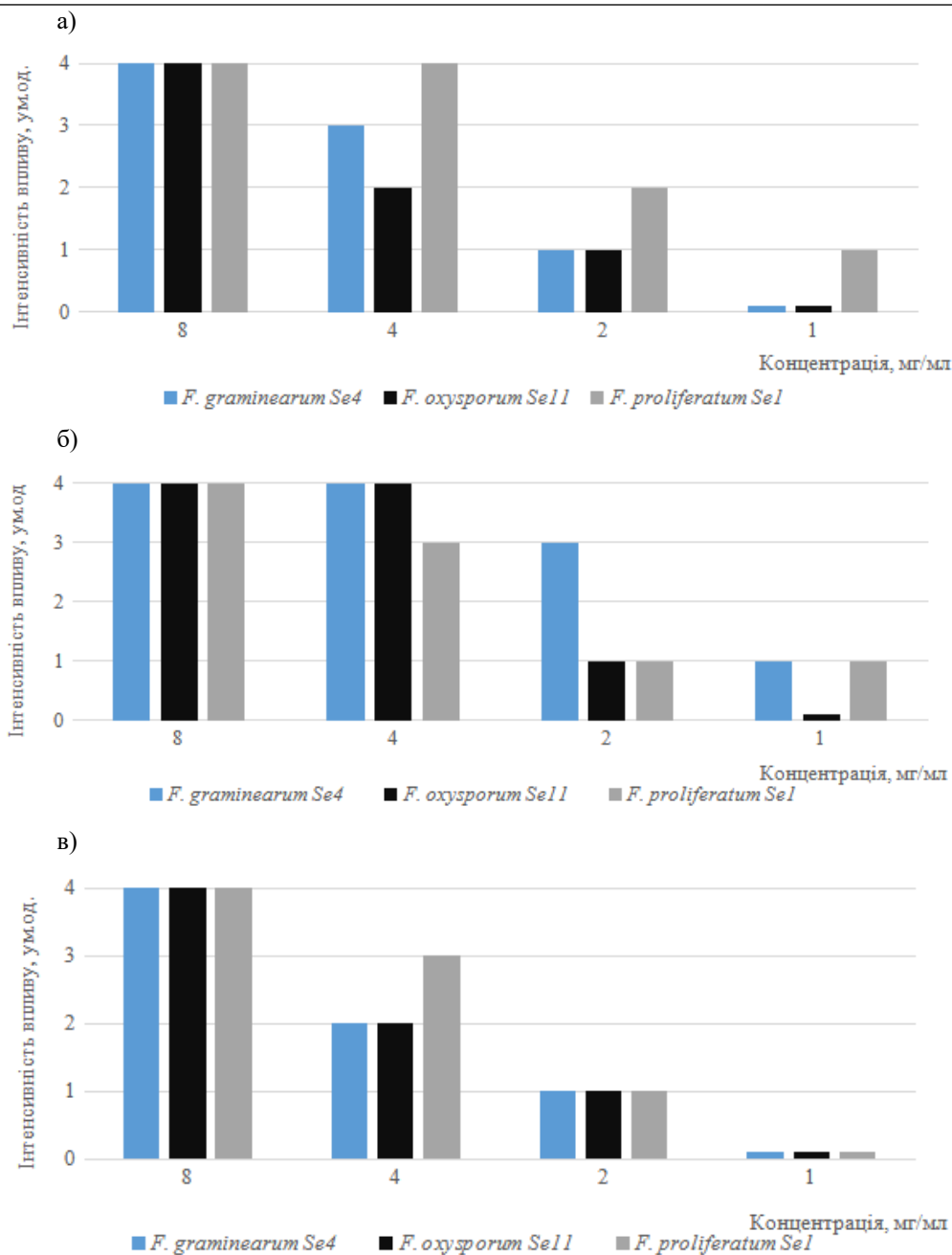


Рис. 4. Інтенсивність впливу на ріст фітопатогенів (в умовних одиницях) різних концентрацій метанолових екстрактів штамів-антагоністів: а – *Bacillus* sp. R14, б – *Bacillus* sp. S19, в – *Pseudomonas* sp. WR5.

Примітка: 4 ум. од. – розмір зони відсутності росту більше 15 мм; 3 ум. од. – розмір зони відсутності росту від 10 мм до 14 мм; 2 ум. од. – розмір зони відсутності росту від 5 мм до 9 мм; 1 ум. од. – розмір зони відсутності росту менше 4 мм; 0 ум. од. – зони відсутності росту 0 – 0,1 мм

МІК екстрактів *Bacillus* sp. S19 становили 2 мг/мл для штамів *F. oxysporum* Se11 і *F. proliferatum* Se1, 1 мг/мл – для штаму *F. graminearum* Se4 (рис. 4б). Щодо неочищених екстрактів *Pseudomonas* sp. WR5, то МІК, визначені для них, становили 2 мг/мл для всіх штамів мікопатогенів (рис. 4в).

Аналізуючи отримані результати і порівнюючи їх з даними літератури [10, 15], можна констатувати наявність у неочищених пулах екстрактів *Bacillus* spp. і *Pseudomonas* spp. метаболітів з антимікотичною активністю. Ймовірно, що серед вторинних екзометаболітів досліджених штамів бацил є полікетиди і сидерофори, і саме їм притаманна антифунгальна активність. Щодо представників роду *Pseudomonas*, то спектр екзометаболітів, які вони синтезують, досить великий і різноманітний (сидерофори, антибіотики, феназини та їхні аналоги, пігменти, органічні кислоти, ефіри та ін.) [8, 15]. Тому для визначення спектру і профілів мікробних метаболітів з антибіотичною активністю необхідні повномасштабні дослідження, включаючи мас-спектрометрію з високою роздільною здатністю, а також проведення повного секвенування й анотації геномів *Bacillus* spp. R14, S19 і *Pseudomonas* sp. WR5, що дасть змогу виявити генні кластери вторинних метаболітів і провести точну видову ідентифікацію штамів-антагоністів з перспективою застосування їх у подальшому як основи нових мікробних препаратів для захисту озимої пшениці від збудників фузаріозу.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Білявська Л. О. Актинобактерії роду *Streptomyces* і їхні метаболіти у біорегуляції рослин: дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.07. К., 2018. 485 с.
2. Карпенко К. О., Рожкова Т. О., Власенко В. А. Чорний зародок та фузаріоз насіння пшениці озимої (аналітичний огляд) // Миронівський вісник. 2015. № 1. С. 170–180. http://nbuv.gov.ua/UJRN/myrbull_2015_1_18
3. Крутякова В. І., Гулич О. І., Пилипенко Л. А. Біологічний метод захисту сільськогосподарських культур: перспективи для України // Вісн. аграрної науки. 2018. №11 (788). С. 159–168. <https://doi.org/10.31073/agrovisnyk201811-20>
4. Моргун В. В., Дубровна О. В., Моргун Б. В. Сучасні біотехнології отримання стійких до стресів рослин пшениці // Фізіологія рослин і генетика. 2016. Т. 48. № 3. С. 196–214. http://nbuv.gov.ua/UJRN/FBKR_2016_48_3_4
5. Писаренко П. В., Матюха В. Л., Писаренко П. П. та ін. Ефективність бакових сумішей пестицидів проти шкідників та хвороб у технології вирощування пшениці озимої в північному степу України // Вісн. Полтав. держ. аграр. академії. 2021. № 1. С. 80–89. <https://doi.org/10.31210/visnyk2021.01.09>
6. Сківка Л. М., Грицев О. А., Зозуля О. Л. Моніторинг видового складу грибів роду *Fusarium* у насіннєвому матеріалі озимої пшениці на території України // Мікробіологія і біотехнологія. 2018. № 2. С. 81–89. [http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2018.2\(42\).134443](http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2018.2(42).134443)
7. Фуртат І. М., Остапюк Н. А., Антонюк М. З. Біологічні особливості та екологія представників роду *Fusarium*, збудників захворювань злаків // Наук. зап. НаУКМА. Природ. науки. 2017. Т. 197. С. 2–18. http://nbuv.gov.ua/UJRN/NaUKMApr_2017_197_3
8. Adeniji A., Babalola O. Evaluation of *Pseudomonas fulva* PS9.1 and *Bacillus velezensis* NWUMFkBS10.5 as Candidate Plant Growth Promoters during Maize-Fusarium Interaction // Plants. 2022. Vol. 11 (3). P 324. <https://doi.org/10.3390/plants11030324>
9. Alisaac E., Mahlein A. Fusarium Head Blight on Wheat: Biology, Modern Detection and Diagnosis and Integrated Disease Management // Toxins. 2023. Vol. 15 (3). P. 192. <https://doi.org/10.3390/toxins15030192>

10. Ayaz M., Cai-Hong L., Qurban A., Wei Z. et al. Bacterial and Fungal Biocontrol Agents for Plant Disease Protection: Journey from Lab to Field, Current Status, Challenges, and Global Perspectives // *Molecules*. 2023. Vol. 28 (18). P. 6735. <https://doi.org/10.3390/molecules28186735>
11. Bidima M., Chtaina N., Ezzahiri B. Antifungal activity of bioactive compounds produced by the endophyte *Bacillus velezensis* NC318 against the soil borne pathogen *Sclerotium rolfsii* Sacc. // *J. Plant Prot. Res.* 2022. Vol. 62 (4). P. 326–333. <https://doi.org/10.24425/jppr.2022.142139>
12. Caulier S., Gillis A., Colau G. Versatile antagonistic activities of soil-borne *Bacillus* spp. and *Pseudomonas* spp. against *Phytophthora infestans* and other potato pathogens // *Front. Microbiol.* 2018. Vol. 9. P. 143. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00143>
13. Fernandes M., Ribeiro T., Rouws J. Biotechnological potential of bacteria from genera *Bacillus*, *Paraburkholderia* and *Pseudomonas* to control seed fungal pathogens // *Braz. J. Microbiol.* 2021. Vol. 52 (2). P. 705–714. <https://doi.org/10.1007/s42770-021-00448-9>
14. Leslie J. F., Summerell B. A. The *Fusarium* Laboratory Manual. First edit. Iowa, USA: Blackwell Publishing, 2006. 388 p. <https://doi.org/10.1002/9780470278376>
15. Mehmood N., Saeed M., Zafarullah S. Multifaceted Impacts of Plant-Beneficial *Pseudomonas* spp. In Managing Various Plant Diseases and Crop Yield Improvement // *ACS Omega*. 2023. Vol. 8. P. 22296–22315. <https://doi.org/10.1021/acsomega.3c00870>
16. Mielniczuk E., Skwarylo-Bednarz B. *Fusarium* Head Blight, Mycotoxins and Strategies for Their Reduction // *Agronomy*. 2020. Vol. 10 (4). P. 509. <https://doi.org/10.3390/agronomy10040509>
17. Mona S., Tharisini P., Kondragunta K. Production and biological activity of fluorescent secondary metabolite from selected *Pseudomonas* spp. // *Indian J. Appl. Microbiol.* 2016. Vol. 19 (2). P. 1–10. <https://doi.org/10.1039/b817075b>
18. Ntushelo K., Ledwaba L., Rauwane M. The Mode of Action of *Bacillus* Species against *Fusarium graminearum*, Tools for Investigation, and Future Prospects // *Toxins (Basel)*. 2019. Vol. 11 (10). P. 606. <https://doi.org/10.3390/toxins11100606>
19. Sarwar A., Brader G., Corretto E. Qualitative analysis of biosurfactants from *Bacillus* species exhibiting antifungal activity // *PLoS One*. 2018. Vol. 13 (6). P. 0198107. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198107>
20. Zouari I., Jlaiel L., Tounsi S. Biocontrol activity of the endophytic *Bacillus amyloliquefaciens* strain CEIZ-11 against *Pythium aphanidermatum* and purification of its bioactive compounds // *Biol. Control*. 2016. Vol. 100. P. 54–62. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.05.012>

Стаття надійшла до редакції 18.06.24

доопрацьована 03.09.24

прийнята до друку 09.09.24

**SCREENING OF BACTERIA STRAINS OF THE GENERA *BACILLUS*
AND *PSEUDOMONAS*, ACTIVE AGAINST PHYTOPATHOGENS
OF THE GENUS *FUSARIUM***

I. Strashnova, G. Yamborko

*I. I. Mechnikov National University of Odessa
2, Dvoryanska St., Odesa 65082, Ukraine
e-mail: jamborkoann@ukr.net*

The using of biological preparations based on bacteria of the genera *Bacillus* and *Pseudomonas* is one of the most promising directions in the fight against pathogens of plant diseases. Quite a lot of preparations based on these microorganisms are known, but in some cases their application is characterized by insufficient activity against pathogens, as well as a reduction of the number of saprophytic soil microbiota, which negatively affects the phytosanitary state of the soil and reduces plants' productivity. The aim of the work was to study the antagonistic activity of individual representatives of the genera *Bacillus* and *Pseudomonas* from different biotopes against phytopathogenic *Fusarium* isolates from affected winter wheat grown in the Odesa region. The largest number of *Bacillus* and *Pseudomonas* strains was isolated from the rhizosphere zone of plants.

Screening of antagonistically active bacteria showed that this property was inherent in 92.4 % of *Bacillus* strains and 73.5 % – *Pseudomonas* strains. *Bacillus* spp. R14, R31 and S19 inhibited the growth of all selected fusaria (growth inhibition zones exceeded 20 mm). *Pseudomonas* spp. WR5 and WR7 also showed an antimycotic effect, but the sizes of the growth inhibition zones were less than 20 mm. Pre-cultivation of antagonistically active bacteria of the genera *Bacillus* and *Pseudomonas* on organic nutrient media contributed to a better manifestation of antimycotic activity of methanolic extracts of secondary metabolites of the studied strains. The determination of the minimum inhibitory concentrations (MIC) of the extracted metabolites against the selected *Fusarium* strains showed that the values were variable, ranging from 1 mg/ml to 4 mg/ml depending on the specific strain-antagonist and the pathogen. To determine the spectrum and profile of secondary metabolites of antagonistically active *Bacillus* spp. R14, S19 and *Pseudomonas* sp. WR5 strains requires more extensive studies, including high-resolution mass spectrometry, as well as full sequencing and annotation of the genomes of these bacterial strains for their exact identification and detection of secondary metabolite clusters.

Keywords: phytopathogens of the genus *Fusarium*, antagonistic bacteria *Bacillus* spp. and *Pseudomonas* spp., biological protection of grain crops

СТІЙКІСТЬ МОХІВ ІЗ ФОНОВИХ І АНТРОПОГЕННО ТРАНСФОРМОВАНИХ ТЕРИТОРІЙ ДО ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ

Н. Кіт, О. Щербаченко

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна
e-mail: kit_n@i.ua

Досліджено толерантність до водного дефіциту протонеми вегетативних і генеративних клонів мохів *Bryum argenteum* Hedw., *Funaria hygrometrica* Hedw. та *Barbula unguiculata* Hedw. з фонових (м. Львів, лісопарк “Погулянка”) і антропогенно порушених територій Язівського родовища сірки (Львівська обл., Яворівський р-н) і породного відвалу видобутку вугілля Червоноградського гірничопромислового району (ЧГПК). Лабораторну культуру вирощували на агаризованому середовищі Кнопа, створюючи водний дефіцит додаванням 1–5 % поліетиленгліколю (ПЕГ). Встановлено, що вегетативні клони досліджуваних мохів із різних місцевиростань фонових і антропогенно трансформованих територій є толерантніші до нестачі вологи, ніж генеративні. Найстійкішими були дернинки *Bryum argenteum* з вершини південного схилу відвалу видобутку сірки, які на середовищі з 2 % ПЕГ мали найбільший діаметр і найбільшу кількість гаметофорів на дернинку порівняно зі зразками з вологіших місцевиростань північного схилу відвалу. Вегетативні клони з різних місцевиростань з фонових і антропогенно порушених територій проявляли різну чутливість до водного дефіциту. Рослинам із відвалів була властива вища швидкість росту регенерантів, і вони утворювали більше гаметофорів на середовищі з ПЕГ, ніж зразки зі Львова. Встановлено, що толерантність вегетативних і генеративних клонів мохів *B. argenteum*, *F. hygrometrica* та *B. unguiculata* до дефіциту вологи залежить від віку рослин, концентрації ПЕГ і тривалості його дії, а також життєвої стратегії виду. Показано, що мохи завдяки успішному вегетативному розмноженню з коротким циклом розвитку, яке у стресових умовах (зокрема, нестачі вологи) може частково замінити генеративне розмноження, краще адаптуються в умовах водного дефіциту на посттехногенних територіях Язівського родовища сірки та породного відвалу видобутку вугілля ЧГПК.

Ключові слова: мохи, вегетативні та генеративні клони, водний дефіцит, вегетативне розмноження

Мохоподібні, особливостями водного режиму яких є пойкилогідричність і високий вміст поверхневої води, на відміну від гомойогідричних рослин, відзначаються високою цитоплазматичною стійкістю як до тривалого водного стресу, так і до висушування [12]. Завдяки простоті будови мохи виробили ефективну систему регуляції вмісту води: унікальну поглинальну та водоутримувальну здатність і здатність до швидкої регідратації. Відсутність продохів і лігнінової кутикули у бріофітів забезпечує вільний обмін крізь клітинні стінки водою, речовинами та газами [14].

Мохи поглинають воду всією поверхнею пагонів і через відсутність коренів легко віддають її під час висушування. Завдяки високій поглинальній здатності мохоподібні запасують у десятки і сотні разів більше води, ніж їхня власна вага. Вони витривалі й не гинуть навіть в умовах водного дефіциту, зберігаючи здатність до регідратації та

нормального функціонування після припинення дії стресу [10]. Життєва форма і габітус мохів тісно пов'язані з їхнім водним режимом [11]. Передумовою розвитку мохів є забезпечення водою, а оскільки її джерела – опади, туман і роса – нерегулярні, то мохи мають різноманітні механізми толерантності до дефіциту вологи. Мохоподібні реагують на мінімальні зміни екологічних факторів і є чутливими індикаторами стану природного й антропогенно зміненого середовища [2, 13].

Мета роботи – дослідити вплив водного дефіциту на розвиток протонемі вегетативних і регенеративних клонів мохів із різними життєвими стратегіями з фонових і антропогенно порушених територій.

Матеріали та методи

Об'єктами досліджень були мохи *Bryum argenteum* Hedw., *Funaria hygrometrica* Hedw. та *Barbula unguiculata* Hedw., зібрані у м. Львові (лісопарк «Погулянка»), а також мохи з різних місцевиростань на дегазованих територіях Язівського родовища сірки (Львівська обл., Яворівський р-н) і породного відвалу видобутку вугілля Червоноградського гірничо-промислового району (ЧГПК) (рис. 1).



А

Б

В

Рис. 1. Дернини досліджуваних мохів: А – *Funaria hygrometrica*; Б – *Bryum argenteum*; В – *Barbula unguiculata*

Для посіву спор коробочки стерилізували 0,1 % розчином сулеми, виводкові бруньки та фрагменти пагонів – 5 хв у 20 % розчині гіпохлориду натрію. Культури вирощували в контрольованих умовах освітлення (2,0–2,2 тис. лк), температури (22–23 °С), вологості (90–95 %) і за 16-годинного світлового режиму. Водний дефіцит у середовищі створювали додаванням у поживне агаризоване середовище Кноп П поліетиленгліколю в концентрації 1–5 %. Проростання спор і регенерацію виводкових бруньок і фрагментів пагонів аналізували під мікроскопом Stemi 2000-C (Karl Zeiss). На 7-й день підраховували відсоток пророслих спор і бруньок, а через 2 тижні – діаметр дернинок і кількість гаметофорів на дернинку.

Усі досліди проводили у трикратній повторності. Отримані результати опрацьовували методами статистичного аналізу.

Результати і їхнє обговорення

Важливою особливістю, що зумовлює високу інтенсивність вегетативного поновлення мохів, є здатність усіх органів цих рослин і навіть окремих клітин гаметофіту чи спорофіту до регенерації. Регенераційна здатність мохів як один із способів вегетативного розмноження займає важливе місце в репродуктивній стратегії мохів і адаптації бріюфітів до екстремальних та нестійких умов середовища [3, 4]. У мохоподібних вегетативне розмноження трапляється у різноманітних формах, які розподіляють на три основні типи: вегетативні органи, фрагментація та спеціалізовані безстатеві репродуктивні пропагули [8, 9].

Мохи утворюють нові рослини трьома способами: проростанням спор, проростанням виводкових тілець і регенерацією частин батьківських рослин. Експериментально досліджено толерантність вегетативних і генеративних клонів мохів із різними життєвими стратегіями *B. argenteum* і *F. hygrometrica* з фонових і антропогенно трансформованих територій ЧГПК до дефіциту вологи.

Результати аналізу впливу водного дефіциту на проростання спор мохів, регенераційну здатність виводкових бруньок *B. argenteum* і фрагментів пагонів *F. hygrometrica*, зібраних із різних місцевиростань на дегазованих територіях видобутку вугілля, у м. Львові та його околицях засвідчили, що з підвищенням концентрації ПЕГ у середовищі пригнічувалася регенераційна здатність мохів, знижувався відсоток проростання спор, сповільнювалася диференціація протонеми і швидкість розвитку гаметофорів, зменшувалися розміри клітин, кількість і розміри листків. Очевидно, у клітинах мохів під впливом підвищених концентрацій ПЕГ відбувалися значні зміни водного балансу, що призвело до появи ознак ксероморфності. Змінювалася також форма протонемної дернини, оскільки бруньки гаметофорів закладалися на протонемі рідко.

Так, за вмісту 1–3 % ПЕГ у середовищах відзначено високий рівень проростання спор і виводкових бруньок у *B. argenteum* з усіх досліджуваних місцевиростань, тоді як під впливом 4 % ПЕГ кількість пророслих спор моху зі Львова знижувалася в 2,1 раза, виводкових бруньок – в 1,4 раза, а кількість пророслих спор з техногенно порушених місцевиростань – в 1,7 і 1,2 раза, порівняно з контролем (табл. 1).

Таблиця 1

Регенеративна здатність спор і виводкових бруньок *Bryum argenteum* із різних місцевиростань залежно від концентрації ПЕГ у середовищі

Концентрація ПЕГ у середовищі, %	Зразки моху з м. Львова (лісопарк «Погулянка»)		Зразки моху з відвалу шахти «Надія» ЧГПР	
	Кількість пророслих спор, %	Кількість виводкових бруньок, що прорегенерували, %	Кількість пророслих спор, %	Кількість виводкових бруньок, що прорегенерували, %
0 (Контроль)	95,7 ± 1,2	95,0 ± 0,4	90,6 ± 1,9	92,0 ± 1,1
1 % ПЕГ	93,4 ± 0,2	95,1 ± 1,1	84,4 ± 1,9*	89,5 ± 2,1
2 % ПЕГ	87,8 ± 2,1*	90,3 ± 1,8	80,9 ± 2,2*	81,3 ± 1,6*
3 % ПЕГ	80,0 ± 2,0*	86,1 ± 1,6*	72,6 ± 1,1*	79,6 ± 0,4*
4 % ПЕГ	45,7 ± 0,1*	67,9 ± 3,1*	53,39 ± 1,1*	76,7 ± 0,2*
5 % ПЕГ	20,1 ± 0,1*	25,1 ± 0,1*	30,3 ± 1,7*	33,1 ± 0,2*

Примітка: різниця статистично достовірна щодо контролю, $p \leq 0,05$

Концентрація 5 % ПЕГ у поживному середовищі виявилася сублетальною для моху, кількість пророслих спор і виводкових бруньок у моху зі Львова знижувалася до 20–25 %, а з території видобутку вугілля – до 30–33 %. Окрім того, вирощування регенерантів *B. argenteum* з території Червоноградського вугільного комплексу на нижчих концентраціях ПЕГ (1–2 %) підвищувало їхню стійкість до наступного впливу вищих концентрацій ПЕГ (3–4 %) з подальшим розвитком протонеми, формуванням бруньок і пагонів. Однак зі збільшенням тривалості вирощування на таких середовищах відбувалося побуріння і сповільнення росту рослин.

Установлено, що спори *F. hygrometrica* в умовах водного дефіциту проростали і розвивались із запізненням і морфологічними змінами клітин та протонемної дернинки. Так, нижчі концентрації ПЕГ (1–2 %) незначно впливали на проростання спор і регенерацію фрагментів пагонів моху з фонових і антропогенно трансформованих територій (табл. 2).

Толерантність гаметофорів моху *F. hygrometrica*, яким у природі не властиві виводкові органи, за умов помірного водного дефіциту реалізувалася завдяки щільному

закладанню бруньок гаметофорів на протонемі. Під впливом вищих концентрацій ПЕГ (4 %) проростання спор моху знижувалося до 20–30 %. При цьому апікальні клітини були часто плазмолізовані, гаметофори утворювались із запізненням і були дрібні, зона росту в апексі переважно відмирала. Діаметр дернинок був у 2,3 раза менший, ніж у контролі. Зі зростанням водного дефіциту спостерігали зниження регенераційної здатності фрагментів пагонів *F. hygrometrica*. Найтоксичнішою виявилася концентрація ПЕГ 5 %, яка спричиняла загибель регенерантів на стадії протонемі. Пересаджування регенерантів моху зі середовищ із нижчим вмістом ПЕГ на середовища з вищими концентраціями не сприяло підвищенню стійкості моху в умовах водного стресу.

Таблиця 2

Регенеративна здатність спор і листків *Funaria hygrometrica*
з різних місцевиростань залежно від концентрації ПЕГ у середовищі

Концентрація ПЕГ у середовищі, %	Зразки моху з м. Львова (лісопарк «Погоулянка»)		Зразки моху з відвалу шахти «Надія» ЧПГР	
	Кількість пророслих спор, %	Кількість листків, що прорегенерували, %	Кількість пророслих спор, %	Кількість листків, що прорегенерували, %
0 (Контроль)	97,7 ± 1,1	87,4 ± 1,2	95,6 ± 2,4	80,0 ± 1,4
1 % ПЕГ	91,6 ± 1,2	80,3 ± 2,2*	91,7 ± 1,1	71,5 ± 2,1*
2 % ПЕГ	61,2 ± 2,4*	69,7 ± 1,1*	60,7 ± 1,2*	55,7 ± 1,1*
3 % ПЕГ	40,7 ± 1,4*	22,6 ± 1,3*	47,7 ± 1,1*	13,5 ± 1,3*
4 % ПЕГ	20,2 ± 2,2*	9,1 ± 1,2*	25,2 ± 0,7*	6,4 ± 1,1*
5 % ПЕГ	10,3 ± 1,1*	4,3 ± 1,1*	11,3 ± 2,1*	0

Примітка: різниця статистично достовірна щодо контролю, $p \leq 0,05$

Толерантність *B. argenteum* до дії водного дефіциту була вищою, ніж *F. hygrometrica*, що, очевидно, зумовлено їхніми різними життєвими стратегіями. Так, *F. hygrometrica* належить до життєвої стратегії видів-біженців, які швидко заселяють субстрат розсіяними дернинками, живуть недовго і продукують багато спор у перший рік, тоді як *B. argenteum* – вид-колоніст, або поселенець, який заселяє техногенні субстрати суцільною протоневою, займає місцевиростання надовго і спороносить на 2–3-й рік [7]. *F. hygrometrica*, яка росте переважно у вологих і затінених місцевиростаннях, є чутливішою до зневоднення, тоді як *B. argenteum* – мох відкритих сухих оселищ, здатний виживати і відновлюватися після тривалого пересихання.

Отже, толерантність вегетативних і генеративних клонів мохів *B. argenteum* і *F. hygrometrica* до дефіциту вологи залежить від віку рослин, концентрації ПЕГ та тривалості його дії, а також від життєвої стратегії виду та його місцевиростання на фонових і антропогенно трансформованих територіях.

Досліджено толерантність до водного дефіциту вегетативних і генеративних клонів *Bryum argenteum* і *Barbula unguiculata*, зібраних у м. Львові та на відвалі № 1 Язівського сірчаного родовища. За життєвою стратегією обидва мохи – поселенці з широкою екологічною амплітудою до різноманітних кліматичних і едафічних умов, толерантні до висушування, заселяють субстрати, непридатні для життя інших рослин, *B. unguiculata* рясно спороносить і розмножується вегетативно, але має низьку конкурентну здатність [5, 6].

Встановлено, що залежно від експозиції й положення на відвалі навіть на низьких (1 і 2 %) концентраціях ПЕГ дернинки вегетативних клонів *B. argenteum* відрізнялися за розмірами та кількістю пагонів. Вегетативні клони *B. argenteum* з вершини південного схилу відвалу з екстремальними умовами для росту рослин (температура повітря 30–32 °С, вологість повітря 20–22 %, інтенсивність світла 90–100 тис. лк) були стійкішими до водного дефіциту, ніж клони з вологіших місцевиростань північного схилу. Так, діаметр дернинок

B. argenteum, отриманих регенерацією виводкових бруньок з вершини південного схилу відвалу, був більшим на середовищі з 2 % ПЕГ в 1,3 раза, порівняно з дернинками з північного схилу. Характерно, що дернинки *B. argenteum* на всіх досліджуваних концентраціях ПЕГ вже на 2–3-й день утворювали гаметофори, причому зі сухіших місцевиростань південного схилу їхня кількість була більшою на середовищі з 2 % ПЕГ в 1,4 раза. Дернинки з м. Львова були чутливішими до дефіциту вологи, і їхній діаметр на середовищі з ПЕГ був меншим в 1,3 раза, а кількість гаметофорів на дернику – в 1,5 раза меншою, ніж кількість гаметофорів на дернику з відвалу (табл. 3).

Таблиця 3

Регенеративна здатність *B. argenteum* із різних місцевиростань відвалу
видобутку сірки на середовищі з ПЕГ

Концентрація ПЕГ у середовищі, %	Зразки моху з м. Львова (лісопарк «Погулянка»)		Зразки моху з відвалу видобутку сірки			
			Південний схил		Північний схил	
	Діаметр дернин, мм	Кількість гаметофорів на дернину	Діаметр дернин, мм	Кількість гаметофорів на дернину	Діаметр дернин, мм	Кількість гаметофорів на дернину
Контроль	11,2 ± 1,2	24,6 ± 2,5	12,1 ± 1,2	29,7 ± 3,1	11,8 ± 1,3	28,3 ± 2,9
1 % ПЕГ	9,3 ± 1,0	18,3 ± 1,9*	10,4 ± 1,2*	23,3 ± 2,5	9,8 ± 1,0*	22,4 ± 2,3
2 % ПЕГ	6,2 ± 0,7*	15,6 ± 1,6*	9,2 ± 0,9*	19,7 ± 1,8*	7,2 ± 0,8*	14,1 ± 1,5*
3 % ПЕГ	5,6 ± 0,6*	13,5 ± 1,4*	7,7 ± 0,8*	14,1 ± 1,5*	6,8 ± 0,7*	14,0 ± 1,5*
4 % ПЕГ	4,6 ± 0,5*	10,9 ± 1,2*	6,1 ± 0,7*	12,2 ± 1,3*	5,7 ± 0,6*	11,3 ± 1,2*
5 % ПЕГ	1,3 ± 0,2*	6,6 ± 0,7*	3,2 ± 0,4*	9,6 ± 0,7*	2,8 ± 0,3*	7,9 ± 0,8*

Примітка: різниця статистично достовірна щодо контролю, $p \leq 0,05$

Вегетативні клони *B. unguiculata* з різних місцевиростань на відвалі і з м. Львова виявляли різну чутливість до водного дефіциту. Рослини з відвалу мали вищу швидкість росту регенерантів і утворювали більше гаметофорів на середовищі з ПЕГ, ніж зразки зі Львова. Найстійкішими були дернинки з вершини південного схилу відвалу, які на середовищі з 2 % ПЕГ мали найбільший діаметр і найбільшу кількість гаметофорів на дернику, порівняно зі зразками з вологіших місцевиростань північного схилу (табл. 4).

Таблиця 4

Регенеративна здатність листків *B. unguiculata* з різних місцевиростань
відвалу видобутку сірки на середовищі з ПЕГ

Концентрація ПЕГ у середовищі, %	Зразки моху з м. Львова (лісопарк «Погулянка»)		Зразки моху з відвалу видобутку сірки			
			Південний схил		Північний схил	
	Діаметр дернин, мм	Кількість гаметофорів на дернину	Діаметр дернин, мм	Кількість гаметофорів на дернину	Діаметр дернин, мм	Кількість гаметофорів на дернину
Контроль	13,2 ± 1,4	18,6 ± 1,7	15,8 ± 1,6	20,5 ± 2,1	14,1 ± 1,5	18,9 ± 1,9
1 % ПЕГ	12,6 ± 1,3	19,5 ± 2,0	13,1 ± 1,4*	19,6 ± 1,9	12,7 ± 1,3*	18,4 ± 1,8
2 % ПЕГ	11,7 ± 1,2*	13,4 ± 1,4*	12,0 ± 1,3*	15,1 ± 1,6*	11,8 ± 1,2*	14,9 ± 1,5*
3 % ПЕГ	11,1 ± 1,0*	12,2 ± 1,3*	11,5 ± 1,3*	13,1 ± 1,4*	11,0 ± 1,1*	12,9 ± 1,3*
4 % ПЕГ	8,7 ± 0,8*	8,8 ± 0,9*	8,9 ± 0,9*	9,4 ± 0,9*	8,7 ± 0,9*	8,6 ± 0,9*
5 % ПЕГ	5,7 ± 0,5*	4,3 ± 0,5*	6,4 ± 0,6*	3,5 ± 0,4*	6,0 ± 0,5*	2,2 ± 0,3*

Примітка: різниця статистично достовірна щодо контролю, $p \leq 0,05$

Генеративні клони, отримані зі спор *B. argenteum*, були чутливішими до водного дефіциту, ніж вегетативні. Навіть на низьких концентраціях ПЕГ ріст і розвиток протонеми сповільнювався. Спори *B. argenteum* на середовищі з ПЕГ проростали пізніше (на 5–7-й день), ніж регенерували виводкові бруньки, і спорові дернинки були чутливішими до нестачі вологи, ніж регенеративні. Якщо на середовищі з 1 % ПЕГ проросли 87 % спор, то

на середовищі з 4 % ПЕГ проростання спор зменшувалося до 42 %.

Так, діаметр дернинок *B. argenteum* на середовищі з 1 % ПЕГ був в 1,8 раза меншим, порівняно з контролем, а на середовищі з 4 % ПЕГ ріст дернинок гальмувався, діаметр був у 3,1 раза меншим, порівняно з контролем (табл. 5). Під впливом ПЕГ сповільнювалися ріст і диференціація протонеми, зате посилювалися потовщення стінок клітин та їхня пігментація.

Таблиця 5

Проростання спор *B. argenteum* із різних місцевиростань відвалу
видобутку сірки залежно від концентрації ПЕГ у середовищі

Концентрація ПЕГ у середовищі, %	Зразки моху з м. Львова (лісопарк «Погулянка»)		Зразки моху з відвалу видобутку сірки			
			Південний схил		Північний схил	
	Кількість пророслих спор, %	Діаметр дернин, мкм	Кількість пророслих спор, %	Діаметр дернин, мкм	Кількість пророслих спор, %	Діаметр дернин, мкм
Контроль	95,6 ± 7,4	255,7 ± 21,6	89,3 ± 6,8	275,3 ± 26,9	86,3 ± 5,6	263,4 ± 21,6
1 % ПЕГ	90,5 ± 7,2	114,5 ± 12,1*	87,7 ± 5,6	152,6 ± 13,1*	73,7 ± 5,1*	143,4 ± 12,1*
2 % ПЕГ	67,6 ± 7,8*	88,7 ± 1,1*	61,5 ± 5,2*	130,5 ± 12,6*	59,5 ± 6,1*	110,5 ± 11,6*
3 % ПЕГ	46,4 ± 0,6*	69,6 ± 1,3*	51,5 ± 4,1*	98,1 ± 9,5*	50,6 ± 6,9*	94,6 ± 10,5*
4 % ПЕГ	38,3 ± 3,9*	54,8 ± 5,8*	42,2 ± 2,7*	89,4 ± 7,6*	46,3 ± 3,9*	83,6 ± 6,9*
5 % ПЕГ	12,5 ± 1,4*	25,3 ± 2,1*	18,3 ± 2,1*	41,5 ± 4,2*	16,5 ± 1,7*	38,8 ± 3,7*

Примітка: різниця статистично достовірна щодо контролю, $p \leq 0,05$

Генеративні клони, отримані зі спор *B. unguiculata* з різних місцевиростань відвалу видобутку сірки та м. Львова, були чутливіші до водного дефіциту, ніж вегетативні. На контрольному середовищі Кнопа і на середовищі з додаванням 1 % ПЕГ виявлено 70–90 % проростання спор, однак ріст і розвиток протонеми навіть на низькій концентрації ПЕГ сповільнювався. На середовищі з різними концентраціями ПЕГ спори *B. unguiculata* проростали пізніше (на 4–6-й день), ніж регенерували листочки, і спорові дернинки були чутливіші до нестачі вологи, ніж вегетативні. Якщо на середовищі з 1 % ПЕГ проросли 75 % спор *B. unguiculata* з південного схилу відвалу видобутку сірки, то на середовищі з 3 % ПЕГ проростання спор зменшилося до 42 %. Так, діаметр дернинок *B. unguiculata* на середовищі з 1 % ПЕГ був в 1,4 раза меншим, порівняно з контролем, а на середовищі з 3 % ПЕГ ріст дернинок сповільнювався, діаметр був у 2,8 раза меншим, порівняно з контролем (табл. 6). Протонемні дернинки на середовищі з ПЕГ розвивалися повільніше й утворювали гаметофори пізніше, ніж у контролі.

Таблиця 6

Проростання спор *B. unguiculata* з різних місцевиростань відвалу
видобутку сірки залежно від концентрації ПЕГ у середовищі

Концентрація ПЕГ у середовищі, %	Зразки моху з м. Львова (лісопарк «Погулянка»)		Зразки моху з відвалу видобутку сірки			
			Південний схил		Північний схил	
	Кількість пророслих спор, %	Діаметр дернин, мкм	Кількість пророслих спор, %	Діаметр дернин, мкм	Кількість пророслих спор, %	Діаметр дернин, мкм
Контроль	89,6 ± 9,7	315,7 ± 34,5	82,2 ± 8,9	369,3 ± 37,8	79,8 ± 7,6	335,4 ± 37,7
1 % ПЕГ	85,5 ± 7,2	208,5 ± 21,6*	75,7 ± 7,6*	261,6 ± 24,7*	71,7 ± 6,4*	215,4 ± 22,6*
2 % ПЕГ	57,6 ± 6,8*	156,7 ± 14,1*	61,5 ± 5,2*	150,5 ± 13,6*	61,5 ± 6,1*	140,5 ± 13,6*
3 % ПЕГ	31,2 ± 3,8*	98,8 ± 9,7*	42,3 ± 5,4*	128,4 ± 13,7*	39,6 ± 4,1*	112,6 ± 11,5*
4 % ПЕГ	23,3 ± 3,9*	44,5 ± 5,3*	33,2 ± 2,7*	92,4 ± 7,6*	31,3 ± 3,9*	83,6 ± 6,9*
5 % ПЕГ	9,5 ± 1,2*	4,3 ± 1,1*	14,3 ± 1,9*	32,5 ± 4,2*	12,5 ± 1,7*	14,8 ± 2,1*

Примітка: різниця статистично достовірна щодо контролю, $p \leq 0,05$

На основі отриманих результатів можна стверджувати, що вегетативні клони мохів *B. argenteum* і *B. unguiculata* є толерантнішими до водного дефіциту, ніж генеративні, і їхня висока регенеративна здатність сприяє пришвидшеному розмноженню виду та заселенню субстратів техногенно порушених територій.

Про важливу роль вегетативного розмноження у життєвій стратегії виду й адаптації бріофітів до екстремальних і нестійких умов середовища вже згадувалося раніше [1, 3, 4]. Завдяки вегетативному розмноженню, яке має, порівняно зі статевим, скорочений цикл розвитку, мохи краще адаптуються на посттехногенних територіях.

Висновки

Підвищення стійкості моху до впливу ПЕГ відбувається шляхом активування ростових процесів. Зміни темпів диференціації гаметофіту є чутливим біомаркером стійкості вегетативних і генеративних клонів *B. argenteum*, *F. hygrometrica* та *B. unguiculata* до водного дефіциту. Встановлено, що зразки мохів із забруднених екоотопів стійкіші до подальшого впливу водного дефіциту, ніж зразки із фонових територій, що свідчить про значний адаптивний потенціал мохів в умовах техногенно зміненого природного середовища.

Отже, толерантність вегетативних і генеративних клонів мохів *B. argenteum* і *F. hygrometrica* до дефіциту вологи залежить від стадії розвитку рослин моху, концентрації ПЕГ і тривалості його дії, а також від життєвої стратегії виду та його місцевиростання на фонових і антропогенно трансформованих територіях.

Мохи-поселенці завдяки успішному вегетативному розмноженню з коротким циклом розвитку краще адаптуються в умовах водного дефіциту на посттехногенних територіях. Таким чином, вегетативне розмноження є важливим для мохів, оскільки сприяє їхньому швидшому поширенню на посттехногенних територіях сірчаного родовища, де в стресових умовах, зокрема, за нестачі вологи, відсутність розмноження спорами може компенсуватися утворенням спеціалізованих виводкових органів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Кияк Н. Я. Особливості адаптації моху *Bryum argenteum* Hedw. до нафтового забруднення // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2013. Вип. 63. С. 148–157.
2. Кияк Н. Я., Байк О. Л., Кім Н. А. Морфо-фізіологічна адаптація бріофітів до екологічних факторів на дегазованих територіях видобутку сірки // Science Rise: Biological Science. 2017. Вип. 5. № 8. С. 33–38. <https://doi.org/10.15587/2519-8025.2017.113540>
3. Лобачевська О. В. Мохоподібні як модель дослідження екофізіологічної адаптації до умов природного середовища // Чорномор. ботан. журн. 2014. Т. 10. № 1. С. 48–60. http://nbuv.gov.ua/UJRN/Chbj_2014_10_1_8.
4. Лобачевська О. В., Рабик І. В. Особливості вегетативного розмноження мохоподібних на відвалах сірчаного видобутку // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2012. Вип. 60. С. 145–155.
5. Рабик І. В., Данилюк І. С., Щербаченко О. І. Структура і динаміка бріофітних угруповань на дегазованих землях Львівщини (на прикладі відвалу гірничо-хімічного підприємства “Сірка”) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2010. Вип. 53. С. 58–66.
6. Хоркавців Я. Д., Лобачевська О. В. Особливості генеративного розмноження домінантного виду *Barbula unguiculata* Hedw. на відвалах сірчаного видобутку // Наук. зап. Терноп. держ. пед ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. біол. 2011. Т. 2. № 47. С. 150–155.
7. During H. J. Ecological classifications of bryophytes and lichens. Bryophytes and Lichens in a Changing Environment / Eds J. W. Bates, A. M. Farmer. Oxford, Clarendon Press: 1992.

- P. 1–31.
8. *During H. J.* Diaspore banks // *Bryologist*. 2001. Vol. 104. P. 92–97.
 9. *Glime J. M.* Bryophyte Ecology. Vol. 2: Bryological Interaction. Chapter 5–2: Tardigrade reproduction and food. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists: 2013. P. 281–304. <http://www.bryoecol.mtu.edu/> date of application: 02.06.2021
 10. *Glime J. M.* Physiological Ecology. In: *Bryophyte Ecology*. Vol. 1. E-book Sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Glime, J. M., (Ed.). Michigan Technological University, Houghton MI USA. 2017. Available online: <http://www.bryoecol.mtu.edu/>
 11. *Proctor M. C. F.* Physiological ecology. In: *Bryophyte Biology* / Eds B. Goffinet, A. J. Shaw, Cambridge: Cambridge Univer. Press, 2009. P. 237–268.
 12. *Proctor M. C. F., Tuba Z.* Poikilohydry and homoiohydric: antithesis or spectrum of possibilities // *New Phytologist*. 2002. Vol. 156. P. 327–349. doi:10.1046/j.1469-8137.2002.00526.x
 13. *Rabyk I. V., Lobachevska O. V., Kyyak N. Y., Shcherbachenko O. I.* Bryophytes on the devastated territories of sulphur deposits and their role in restoration of dump substrate // *Biosystems Diversity*. 2018. T. 26. N 4. P. 339–353. doi:10.15421/011850
 14. *Turetsky M. R.* New Frontiers in Bryology and Lichenology. The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling // *Bryologists*. 2003. Vol. 106. N 3. P. 395–409.

Стаття надійшла до редакції 19.08.24

доопрацьована 29.11.24

прийнята до друку 02.12.24

RESISTANCE OF MOSSES FROM BACKGROUND AND ANTHROPOGENICALLY TRANSFORMED TERRITORIES TO WATER DEFICIT

N. Kit, O. Shcherbachenko

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: kit_n@i.ua*

The tolerance to water deficit protonema of vegetative and generative clones of mosses *Bryum argenteum* Hedw., *Funaria hygrometrica* Hedw. and *Barbula unguiculata* Hedw. from the background (Lviv city “Pohulyanka” forest park) and anthropogenically disturbed areas of the Yaziv sulfur deposit (Lviv region, Yavoriv district) and the waste dump of the Chervonograd mining and industrial district (ChGPK). The laboratory culture was grown on Knopp’s agar medium, creating a water deficit by adding 1–5 % polyethylene glycol (PEG) to the medium. It was established that the vegetative clones of the investigated mosses from different local vegetation in the background and anthropogenically transformed territories are more tolerant to lack of moisture than the generative ones. The most resistant were *Bryum argenteum* sods from the top of the southern slope of the sulfur mining dump, which on the medium with 2 % polyethylene glycol (PEG) had the largest diameter and the largest number of gametophores per sod compared to the samples from the wetter localities of the northern slope of the dump. Vegetative clones from different local vegetation from background and anthropogenically disturbed areas showed different sensitivity to water deficit. The plants from the dumps were characterized by a higher growth rate of regenerants

and formed more gametophores on the medium with PEG than the samples from Lviv. It was established that the tolerance of vegetative and generative clones of mosses *B. argenteum*, *F. hygrometrica* and *B. unguiculata* to moisture deficit depends on the age of the plants, the concentration of PEG and the duration of its action, as well as the life strategy of the species. It is shown that mosses, due to successful vegetative reproduction with a short development cycle, which can partially replace generative reproduction in stressful conditions, in particular lack of moisture, better adapt to conditions of water deficit in post-technological territories of the Yaziv sulfur deposit and rock dump of coal mining of ChHPK.

Keywords: mosses, vegetative and generative clones, water deficit, vegetative propagation

ВПЛИВ ТРИПТОФАНУ НА ГІСТОМОРФОМЕТРИЧНІ ЗМІНИ БУРОЇ ЖИРОВОЇ ТКАНИНИ ЩУРІВ

Р. Янко

*Інститут фізіології імені О. О. Богомольця НАН України
вул. Богомольця, 4, Київ 01024, Україна
e-mail: biolag@ukr.net*

Літературні дані про вплив триптофану на буру жирову тканину (БЖТ) неоднозначні. Переважно досліджували його роль на БЖТ за наявної патології в організмі, насамперед – за ожиріння. Проте ефект використання триптофану на функціонування здорової БЖТ є мало дослідженим. **Мета** цієї роботи – вивчити вплив L-триптофану на гістоморфометричні показники БЖТ здорових щурів. Дослідження проводили на самцях щурів лінії Wistar, вік яких на початку експерименту становив 3 міс. Щурів розподілили на дві групи по 12 тварин у кожній: I група – контроль, II група – дослідні тварини, які щодня перорально отримували L-триптофан у дозі 80 мг/кг маси тіла. Роботу зі щурами проводили відповідно до принципів Гельсінської декларації. З міжлопаткових тіл БЖТ виготовляли гістологічні препарати за стандартною методикою. З мікропрепаратів БЖТ робили фотознімки за допомогою цифрової камери. Гістоморфометрію здійснювали на цифрових зображеннях за допомогою комп'ютерної програми «Image J». Під час гістоморфометричного аналізу БЖТ щурів, які отримували L-триптофан, виявлено зростання кількості адипоцитів з однією великою ліпідною краплею (у 12 разів) та меншу кількість власне бурих адипоцитів (у 1,5 рази). Зростали розміри адипоцитів за рахунок збільшення площі ліпідних крапель (на 174 %), розташованих у цитоплазмі. Зниження площі ядра, ядерно-цитоплазматичного співвідношення, кількості ядерців вказує на пригнічення синтетичної активності адипоцитів. Також у БЖТ цих щурів виявили зростання відносної площі сполучної тканини (на 13 %) та зменшення площі судин (на 27 %), що свідчить про гіршу перфузію, пригнічення транспорту кисню до паренхіматозних елементів, погіршення умов для перебігу процесів метаболізму. Отже, 28-добовий вплив L-триптофану має морфологічні ознаки зниження функціональної активності БЖТ у здорових щурів і призводить до процесу її «відбілювання» – переродження у білу жирову тканину. Тому, незважаючи на досліджений позитивний ефект триптофану на більшість органів, його слід вживати обережно, щоб не зашкодити функціонуванню БЖТ.

Ключові слова: триптофан, бурий жир, морфометрія

Триптофан є незамінною амінокислотою, яка надходить до організму виключно з харчовими продуктами. Він відіграє вирішальну роль у біосинтезі білків і є попередником для синтезу багатьох важливих біоактивних сполук. Триптофан впливає на різні патофізіологічні процеси, включаючи функцію нейронів, метаболізм, запальні й імунні реакції, окиснювальний стрес і гомеостаз кишківника [18]. Триптофан використовують у лікуванні депресії та розладів сну, головним чином завдяки його зв'язку зі синтезом серотоніну і мелатоніну. Недостатнє надходження триптофану з їжею може призводити до розладів аутистичного спектру, ожиріння, анорексії та нервової булімії [4, 9, 19].

Бура жирова тканина (БЖТ) спеціалізується на витрачанні енергії за допомогою тер-

могенезу [12]. Окрім цього, є багато доказів того, що БЖТ має ендокринну функцію [10]. Дослідження на гризунах вказують на життєво важливу роль БЖТ у гомеостазі глюкози та ліпідів, що робить її важливою терапевтичною мішенню для лікування метаболічних розладів, пов'язаних із такими захворюваннями, як ожиріння та діабет 2 типу [14].

Проте, незважаючи на добре вивчену роль триптофану в організмі й на те, як він впливає на стан БЖТ, енергетичний потенціал бурих адипоцитів досліджено мало. Переважно вивчали ефект триптофану на БЖТ за тієї чи іншої патології в організмі, насамперед – за ожиріння. А отримані дані часто мають неоднозначний характер., що може бути пов'язано з використанням в експериментах різного дозування L-триптофану, тривалості проведення досліджень тощо. На сьогодні залишається відкритим питання, наскільки доцільне використання триптофану для підвищення функціонування БЖТ у відносно здоровому організмі. Адже ефект від впливу триптофану на БЖТ у здоровому організмі чи, навпаки, в організмі з наявною патологією може бути різним. І вживання надлишку продуктів, які містять цю незамінну амінокислоту, може навіть зашкодити здоров'ю. Все це потребує більш детального вивчення ролі та механізмів впливу триптофану на БЖТ.

Мета роботи – дослідити гістоморфометричні зміни паренхіми БЖТ у відносно здорових щурів після введення L-триптофану та визначити доцільність його застосування для підвищення функціонування бурого жиру за потреби.

Матеріали та методи

Дослідження проведено на 24 щурах-самцях лінії Wistar 3-місячного віку. Тварини обох груп перебували в уніфікованих умовах, на стандартному раціоні харчування. Щурів розподілили на дві групи по 12 тварин у кожній: I група – контроль, II група – дослідні тварини, які щодня перорально, з додаванням до стандартного корму, отримували L-триптофан (Ajinomoto Eurolysine S.A.S, Франція) у дозі 80 мг/кг маси тіла тварин. Ця доза триптофану підібрана на основі літературних даних і є середньою серед доз, застосовуваних іншими дослідниками для вивчення його ефекту на різні органи. Добова норма вживання триптофану в складі стандартного комбікорму (Резон-1 «Рецепт К 120-1», Україна) для щура становила 56 мг/кг. Доступ до води був вільним. Тривалість експерименту – 28 днів. Щурів виводили з експерименту шляхом декапітації під ізофлурановою анестезією відповідно до Європейської конвенції про захист хребетних тварин, що використовуються в експериментальних та інших наукових цілях (Страсбург, 1986).

Для гістоморфометричних досліджень випадково відбирали зразки тканини з міжлопаткових тіл БЖТ, з яких виготовляли гістологічні препарати за стандартною методикою [11]. Фіксували зразки тканини в рідині Буена, зневоднювали у спиртах зростаючої концентрації та проводили заливання в парафін. Парафінові зрізи завтовшки 6 мкм виготовляли на санному мікротомі (MC-2, Reichert, Австрія). Забарвлення отриманих зрізів здійснювали гематоксиліном Бемера та еозином і за методом Ван-Гізона. Мікрофотографії проводили за допомогою світлооптичного мікроскопа «Nikon Eclipse E100» (Японія) з цифровою камерою («Levenhuk», США). Морфометричний аналіз фотографій серійних зрізів здійснювали за допомогою програми «ImageJ 1.34» [13].

На гістологічних зрізах БЖТ визначали відносну площу паренхіми, стромы та судин. Розраховували стромально-паренхіматозний індекс (відношення відносної площі сполучної тканини до площі паренхіми) і трофічний індекс (відношення відносної площі судин до площі паренхіми та стромы) [1]. Вимірювали середній діаметр і площу поперечного перерізу адипоцитів, їхніх ядер та цитоплазми. Підраховували кількість і визначали щільність розміщення адипоцитів на 1000 мкм². Рахували кількість ядерців на 100 ядер адипоцитів. Підраховували кількість і визначали площу ліпідних крапель в адипоцитах. За кількістю ліпідних крапель проводили розподіл адипоцитів у БЖТ на три

типи: A1 – містять 1 велику ліпідну краплю (білий адипоцит); A2 – містять 1 велику ліпідну краплю та кілька малих (бежевий адипоцит); A3 – містять багато дрібних крапель (бурий адипоцит). Підраховували 100 адипоцитів на різних зрізах. Кількість адипоцитів кожного типу виражали у відсотках від загальної кількості порахованих клітин. Для полегшення підрахунку клітин ділянку досліджуваного зрізу розділяли на сектори. 10 полів зору БЖТ кожного щура аналізували за допомогою сліпого кількісного аналізу.

Отримані дані опрацьовували методами варіаційної статистики за допомогою програмного забезпечення «Statistica 6.0». Нормальність розподілу цифрових масивів перевіряли, застосовуючи критерій Пірсона. Усі результати досліджень підпорядковувалися закону нормального розподілу. Достовірність відмінностей між контрольною та дослідною групами оцінювали за t-критерієм Стюдента. Відмінності вважали достовірними за значенням $P < 0,05$.

Результати і їхнє обговорення

Маса тіла як контрольних, так і дослідних щурів за час експерименту мала незначну тенденцію до зростання. У щурів, які отримували L-триптофан, маса міжлопаткової БЖТ була вірогідно більшою від контролю на 19 %.

Виявлено, що міжлопаткова БЖТ щурів складається зі спеціалізованих адипоцитів, які відрізняються від клітин білої жирової тканини. Адипоцити містять середніх розмірів ядро з кількома ядерцями, зазвичай розміщене по центру. Ядро оточене багатьма ліпідними краплями, добре відмежованими одна від одної. Завдяки цьому клітини мають багатокамерний вигляд. Такі клітини власне і є функціонально-активними бурими адипоцитами (тип A3). У щурів, які отримували L-триптофан, спостерігали наявність адипоцитів з однією великою ліпідною краплею і зміщенням до мембрани ядром. Такий тип клітин ми позначили як адипоцит 1 типу (A1). За структурою та функціонуванням такі клітини набувають властивостей білих адипоцитів. У контрольних тварин білі адипоцити були поодинокими. Також трапляються адипоцити з однією великою ліпідною краплею, яка оточена кількома малими (адипоцити 2 типу, A2) (рис. 1). Такі клітини називають бежевими, і вони є перехідним типом між білими та бурими адипоцитами [7].

Під час гістоморфометричного аналізу БЖТ щурів, які отримували L-триптофан, виявлено вірогідне зростання кількості білих адипоцитів у 12 разів. У цих щурів спостерігали меншу кількість власне бурих адипоцитів (A3) у 1,5 рази та більшу кількість бежевих клітин (A2) у 1,7 рази, порівняно з контролем (рис. 2).

Площа адипоцитів і площа їхньої цитоплазми у дослідних тварин були вірогідно більшими на 36 % і 40 % відповідно. При цьому площа ядра, навпаки, була меншою на 12 % ($P < 0,05$), що призвело до зниження ядерно-цитоплазматичного співвідношення на 37 % ($P < 0,05$) порівняно з контролем. Зростання розмірів адипоцитів пов'язане зі збільшенням площі розташованих у них ліпідних крапель на 174 % ($P < 0,05$). Кількість ліпідних крапель у клітинах була меншою на 54 % ($P < 0,05$), порівняно з контролем. Кількість адипоцитів і щільність їхнього розміщення на одиницю площі мали тенденцію до зниження. Кількість ядерців у ядрах адипоцитів щурів II групи також мала тенденцію до зменшення, що вказує на пригнічення синтетичної активності [2]. Також у БЖТ щурів, які отримували L-триптофан, виявили зростання відносної площі сполучної тканини на 13 % ($P < 0,05$) та зменшення площі судин на 27 % ($P < 0,05$). Трофічний індекс був вірогідно меншим на 28 %, порівняно з контролем (див. таблицю). Зміни цих показників свідчать про меншу функціональну активність адипоцитів, гіршу перфузію, пригнічення транспорту кисню до паренхіматозних елементів, погіршення умов для перебігу процесів метаболізму. Тобто отримані морфометричні дані вказують, що введення L-триптофану знижує функціональну активність БЖТ і призводить до переродження її в білу жирову тканину.

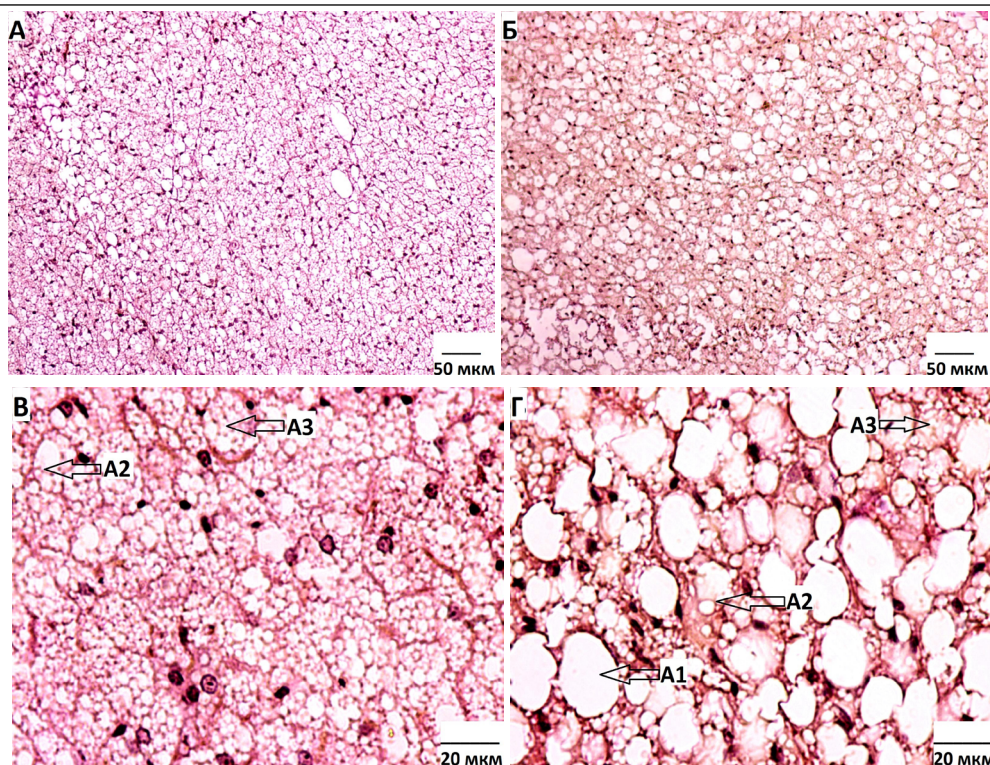


Рис. 1. Мікрофотографія бруїї жирової тканини контрольного щура (А – х200, В – х800) та щура, який отримував L-триптофан (Б – х200, Г – х800); забарвлення за Ван-Гізоном: А1 – адипоцит з 1 великою ліпідною краплею (білий адипоцит); А2 – адипоцит з однією великою та кількома дрібними краплями (бежевий адипоцит); А3 – адипоцит із великою кількістю дрібних ліпідних крапель (бурий адипоцит)

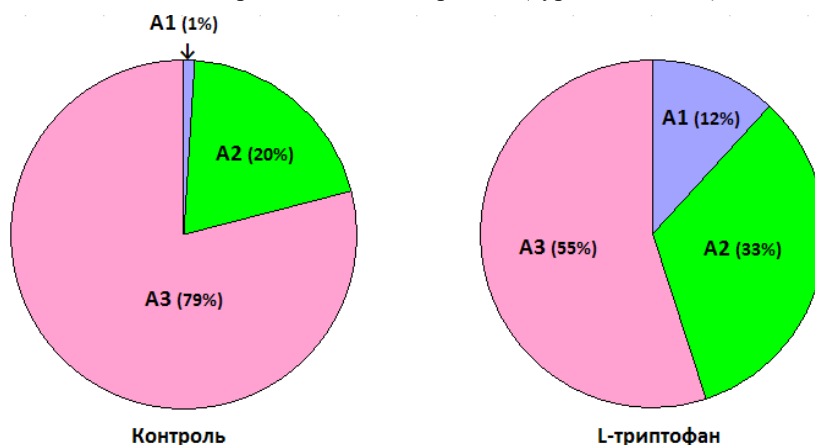


Рис. 2. Кількість адипоцитів різних типів у бруїї жировій тканині щурів: А1 – містять 1 велику ліпідну краплю (білі адипоцити), А2 – містять 1 велику ліпідну краплю і кілька малих (бежеві адипоцити), А3 – містять багато дрібних крапель (бурі адипоцити). Кількість клітин кожного типу представлено у відсотках від загальної кількості порохваних адипоцитів

Гістоморфометричні показники бурої жирової тканини ($M \pm m$; $n=12$)

Показники	Контроль	L-триптофан
Діаметр адипоцита, мкм	18,6 $\pm$ 0,7	20,1 $\pm$ 0,7
Площа, мкм ² :		
адипоцита	300,2 $\pm$ 18,0	409,4 $\pm$ 19,8*
ядра	23,1 $\pm$ 0,4	20,4 $\pm$ 0,5*
цитоплазми	277,1 $\pm$ 15,6	389,0 $\pm$ 17,1*
Ядерно-цитоплазматичне співвідношення	0,083 $\pm$ 0,008	0,052 $\pm$ 0,001*
Щільність розміщення адипоцитів, шт./1000 мкм ²	2,57 $\pm$ 0,11	2,30 $\pm$ 0,15
Кількість ядерців у ядрі, шт.	1,60 $\pm$ 0,07	1,46 $\pm$ 0,04
Кількість ліпідних крапель в адипоциті, шт.	17,8 $\pm$ 0,6	8,2 $\pm$ 0,6*
Площа ліпідних крапель, мкм ²	11,5 $\pm$ 0,7	31,5 $\pm$ 1,2*
Відносна площа, %:		
паренхіми	92,1 $\pm$ 1,1	92,4 $\pm$ 1,3
сполучної тканини	4,6 $\pm$ 0,1	5,2 $\pm$ 0,2*
судин	3,3 $\pm$ 0,1	2,4 $\pm$ 0,1*
Стромально-паренхіматозний індекс	0,086 $\pm$ 0,008	0,082 $\pm$ 0,006
Трофічний індекс	0,036 $\pm$ 0,005	0,026 $\pm$ 0,003*

Примітка: * $P < 0,05$ – вірогідність порівняно з контролем

Інші автори переважно досліджували вплив триптофану та його похідних (серотоніну і мелатоніну) на БЖТ під час ожиріння. Адже відомо, що підвищення активності БЖТ може мати велике значення у витраті калорій і сприяти контролю вісцерального ожиріння [6]. Досліджено, що центральний і периферичний пули серотоніну діють протилежно. Так, серотонін центральної дії, синтезований у мозку, активує БЖТ і зменшує споживання їжі, тоді як периферичний серотонін, що надходить головним чином із кишківника, стимулює розвиток ожиріння [5]. Виявлено, що мелатонін у більшості досліджень пригнічує розвиток ожиріння за висококалорійного раціону, посилюючи активність БЖТ і витрати енергії [3, 16].

Механізм, через який триптофан впливає на БЖТ, досліджено не повністю. Його ефект на дану тканину може безпосередньо проявлятися через його похідні, насамперед через мелатонін. Мелатонін впливає на БЖТ чотирма ймовірними шляхами:

1) мелатонін стимулює рецептор MT1, розташований на нейронах гіпоталамуса і діє на SCN для збільшення обміну норадреналіну, експресії генів UCP1, PPAR γ , PGC1 у БЖТ та сприяє її функціонуванню [15];

2) мелатонін впливає безпосередньо на БЖТ, а саме через зниження внутрішньоклітинного цАМФ, посилюючи експресію UCP1 через активацію рецепторів MT1 і MT2 в БЖТ [17];

3) мелатонін покращує функціонування БЖТ на мітохондріальному рівні [8];

4) мелатонін взаємодіє з глюкокортикоїдом, пролактином, інсуліном, глюкагоном, лептином і щитоподібною залозою, що також має важливе значення для функціонування БЖТ [15].

Отже, згідно з нашими даними, є підстави зробити висновок, що 28-добовий вплив L-триптофану (в дозі 80 мг/кг) має морфологічні ознаки зниження функціональної активності БЖТ у здорових щурів і призводить до процесу її «відбілювання» – переродження у білу жирову тканину за рахунок інтенсифікації розвитку білих адипоцитів. Тому, незважаючи на досліджений позитивний ефект триптофану на більшість органів, його слід вживати обережно, щоб не зашкодити функціонуванню БЖТ. Дослідження ефекту триптофану за наявної патології в організмі, насамперед за ожиріння, та вивчення механізмів його впливу на БЖТ перебуватиме в центрі уваги наших майбутніх досліджень.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Cinti S., Zingaretti M. C., Cencello R. et al. Morphologic techniques for the study of brown adipose tissue and white adipose tissue // *Methods Mol. Biol.* 2001. Vol. 155. P. 21–51. DOI: 10.1385/1-59259-231-7:021.
2. Dubois M. L., Boisvert F. M. The nucleolus: structure and function // *The Functional Nucleus*. 2016. Vol. 23. P. 29–49. DOI: 10.1007/978-3-319-38882-3_2.
3. Halpern B., Mancini M. C., Bueno C. et al. Melatonin increases brown adipose tissue volume and activity in patients with melatonin deficiency: A proof-of-concept study // *Diabetes*. 2019. Vol. 68. N 5. P. 947–952. DOI: 10.2337/db18-0956.
4. Kałużna-Czaplińska J., Gątarek P., Chirumbolo S. et al. How important is tryptophan in human health? // *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.* 2019. Vol. 59. N 1. P. 72–88. DOI: 10.1080/10408398.2017.1357534.
5. Kesić M., Baković P., Farkaš V. et al. Constitutive serotonin tone as a modulator of brown adipose tissue thermogenesis: A rat study // *Life*. 2023. Vol. 13. N 7. P. 1436. DOI: 10.3390/life13071436.
6. Kulterer O. C., Herz C. T., Prager M. et al. Brown adipose tissue prevalence is lower in obesity but its metabolic activity is intact // *Front. Endocrinol. (Lausanne)*. 2022. Vol. 31. N 13. P. 858417. DOI: 10.3389/fendo.2022.858417.
7. Lizcano F. The beige adipocyte as a therapy for metabolic diseases // *Int. J. Mol. Sci.* 2019. Vol. 20. N 20. P. 5058. DOI: 10.3390/ijms20205058.
8. Navarro-Alarcón M., Ruiz-Ojeda F., Blanca-Herrera R. et al. Melatonin and metabolic regulation: A review. *Food Funct.* 2014. Vol. 5. N 11. P. 2806–2832. DOI: 10.1039/c4fo00317a.
9. Platten M., Nollen E. A., Röhrig U. F. et al. Tryptophan metabolism as a common therapeutic target in cancer, neurodegeneration and beyond // *Nat. Rev. Drug Discov.* 2019. Vol. 18. N 5. P. 379–401. DOI: 10.1038/s41573-019-0016-5.
10. Reddy N. L., Tan B. K., Barber T. M. et al. Brown adipose tissue: endocrine determinants of function and therapeutic manipulation as a novel treatment strategy for obesity // *BMC Obes.* 2014. N 1. P. 13. DOI: 10.1186/s40608-014-0013-5.
11. Rehfeld A., Nylander M., Karnov K. Histological Methods. In: *Compendium of Histology*. Springer, Cham. 2017. DOI: 10.1007/978-3-319-41873-5_2.
12. Saito M., Okamatsu-Ogura Y. Thermogenic brown fat in humans: implications in energy homeostasis, obesity and metabolic disorders // *World J. Mens Health.* 2023. Vol. 41. N 3. P. 489–507. DOI: 10.5534/wjmh.220224.
13. Schneider C. A., Rasband W. S., Eliceiri K. W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis // *Nat. Methods*. 2012. Vol. 9. N 7. P. 671–675. DOI: 10.1038/nmeth.2089.
14. Shinde A. B., Song A., Wang Q. A. Brown adipose tissue heterogeneity, energy metabolism, and beyond // *Front. Endocrinol.* 2021. N 12. P. 651763. DOI: 10.3389/fendo.2021.651763.
15. Tan D. X., Manchester L. C., Fuentes-Broto L. et al. Significance and application of melatonin in the regulation of brown adipose tissue metabolism: Relation to human obesity // *Obes. Rev.* 2011. Vol. 12. N 3. P. 167–188. DOI: 10.1111/j.1467-789X.2010.00756.x.
16. Xu L., Li D., Li H. et al. Suppression of obesity by melatonin through increasing energy expenditure and accelerating lipolysis in mice fed a high-fat diet // *Nutr. Diabetes*. 2022. Vol. 12. N 1. P. 42. DOI: 10.1038/s41387-022-00222-2.
17. Xu Z., You W., Liu J. et al. Elucidating the regulatory role of melatonin in brown, white, and beige adipocytes // *Adv. Nutr.* 2020. Vol. 11. N 2. P. 447–460. DOI: 10.1093/advances/nmz070.

18. *Xue C., Li G., Zheng Q.* et al. Tryptophan metabolism in health and disease // *Cell Metab.* 2023. Vol. 35. N 8. P. 1304–1326. DOI: 10.1016/j.cmet.2023.06.004.
19. *Yanko R., Levashov M., Chaka O.G.* et al. Tryptophan prevents the development of non-alcoholic fatty liver disease // *Diabetes Metab. Syndr. Obes.* 2023. Vol. 16. P. 4195–4204. DOI: 10.2147/DMSO.S444278.

Стаття надійшла до редакції 16.05.24

доопрацьована 02.10.24

прийнята до друку 03.10.24

INFLUENCE OF TRYPTOPHAN ON HISTOMORPHOMETRIC CHANGES OF THE BROWN ADIPOSE TISSUE IN RATS

R. Yanko

*Bogomoletz Institute of Physiology, NAS of Ukraine
4, Bogomoletz St., Kyiv 01024, Ukraine
e-mail: biolag@ukr.net*

Literature data on the effects of tryptophan on brown adipose tissue (BAT) are ambiguous. Its role in BAT with existing pathology in the body, primarily obesity, was mainly studied. However, the effect of the use of tryptophan on the functioning of a healthy BAT is little studied. The aim of this work was to study the effect of L-tryptophan on the histomorphometric parameters of the BAT in healthy rats. The study was conducted on male Wistar rats, whose age at the beginning of the experiment was 3 months. Rats were divided into 2 groups (12 animals in each): I group – control, II group – experimental animals, which received daily oral L-tryptophan at a dose of 80 mg/kg body weight. Work with rats was carried out in accordance with the principles of the Declaration of Helsinki. Histological preparations were made from the interscapular bodies of the BAT according to the standard method. Micropreparations of the BAT were photographed using a digital camera. Morphometry of the BAT was carried out on digital images using the computer program “Image J”. Histomorphometric analysis of the BAT of rats treated with L-tryptophan revealed an increase in the number of adipocytes with one large lipid droplet (12 times more) and a smaller number of brown adipocytes (1.5 times less). The size of adipocytes increased due to an increase in the area of lipid droplets (by 174 %) located in the cytoplasm. A decrease in the area of the nucleus, the nuclear-cytoplasmic ratio, and the number of nucleolus indicates inhibition of the synthetic activity of adipocytes. An increase in the relative area of connective tissue (by 13 %) and a decrease in the area of blood vessels (by 27 %) were also found in the BAT of these rats, which indicates worse perfusion, inhibition of oxygen transport to parenchymal elements, deterioration of conditions for metabolic processes. Therefore, a 28-day exposure to L-tryptophan has morphological signs of a decrease in the functional activity of BAT in healthy rats and leads to the process of its «whitening» – transformation into white adipose tissue. Therefore, despite the researched positive effect of tryptophan on many organs, it should be taken carefully so as not to harm the functioning of the BAT.

Keywords: tryptophan, brown fat, morphometry

ЗМІСТ

ГЕНЕТИКА

В. Шуба, Л. Атраментова

Популяційно-генетичний аналіз населення Запорізької області за даними прізвищ 3

ЕКОЛОГІЯ

В. Кобів

Онтогенез та індивідуально-групові параметри *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop. (Asteraceae) в Українських Карпатах 10

Л. Карпінець, О. Лобачевська

Особливості змін вмісту амонійної та нітратної форм нітрогену в дернинках мохів і у ґрунті під ними залежно від екологічних умов їхніх місцевиростань у лісових екосистемах 18

Ю. Данко, А. Войтків, М. Кобилецька

Огляд поширення інвазійних видів рослин на території Українських Карпат 29

Б. Андрійшин, Н. Баландюх, О. Гнатишин, І. Дикий, І. Загородний, О. Іванець, І. Колтун, В. Леснік, М. Марців, К. Назарук, О. Решетило, І. Скурпан, І. Хамар, І. Царик, Й. Царик, І. Шидловський

Ценотичні зв'язки в межах гетеротрофних консорцій на прикладі деяких ключових видів тварин 46

Р. Матяшук, І. Ткаченко

Оцінка якості атмосферного повітря Житомира за показниками ушкодження піллу *Spiraea x vanhouttei* 62

ЗООЛОГІЯ

S. Pytel-Huta, M. Franchyk

Mud dauber wasps (Apoidea: Crabronidae and Sphecidae) of the Nature Reserve "Rivnenskyi" and their biotopes belonging 72

МІКРОБІОЛОГІЯ

І. Страшнова, Г. Ямборко

Скринінг штамів бактерій родів *Bacillus* і *Pseudomonas*, активних проти фітопатогенів роду *Fusarium* 101

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

Н. Kim, О. Щербаченко

Стійкість мохів із фонових і антропогенно трансформованих територій до водного дефіциту 112

ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ І ТВАРИН

Р. Янко

Вплив триптофану на гістоморфометричні зміни бурої жирової тканини щурів 121

CONTENTS

GENETICS

V. Shuba, L. Atramentova

Population genetic analysis of the population of Zaporizhzhia region based on surname data	3
---	---

ECOLOGY

V. Kobiv

Ontogeny and individual and group parameters of <i>Cirsium erisithales</i> (Jacq.) Scop. (Asteraceae) in the Ukrainian Carpathians	10
---	----

L. Karpinets, O. Lobachevska

Peculiarity of the changes of nitrogen ammonium and nitrate forms content in moss turfs and in the soil under them depending on the local growth environmental conditions in the forest ecosystems	18
--	----

Yu. Danko, A. Voitkiv, M. Kobyletska

Spread of invasive plant species in the territory of the Ukrainian Carpathians	29
--	----

B. Andriishyn, N. Balandiukh, O. Hnatyna, I. Dykyy, I. Zahorodnyi, O. Ivanets,

I. Koltun, V. Liesnik, M. Martsiv, K. Nazaruk, O. Reshetylo, I. Skyrpan,

I. Khamar, I. Tsaryk, Y. Tsaryk, I. Shydlovskyy

Coenotic relations within heterotrophic consortions on the example of some animal key species	46
--	----

R. Matiashuk, I. Tkachenko

Assessment of the quality of the atmospheric air in Zhytomyr by indicators of damage to the pollen of the bio-indicator plant	62
--	----

ZOOLOGY

S. Pytel-Huta, M. Franchuk

Mud dauber wasps (Apoidea: Crabronidae and Sphecidae) of the Nature Reserve “Rivnenskyi” and their biotopes belonging	72
--	----

MICROBIOLOGY

I. Strashnova, G. Yamborko

Screening of bacteria strains of the genera <i>Bacillus</i> and <i>Pseudomonas</i> , active against phytopathogens of the genus <i>Fusarium</i>	101
--	-----

PLANT PHYSIOLOGY

N. Kit, O. Shcherbachenko

Resistance of mosses from background and anthropogenically transformed territories to water deficit	112
--	-----

HUMAN AND ANIMAL PHYSIOLOGY

R. Yanko

Influence of tryptophan on histomorphometric changes of the brown adipose tissue in rats ..	121
---	-----