

ISSN 0206-5657

ВІСНИК ЛЬВІВСЬКОГО УНІВЕРСИТЕТУ

СЕРІЯ БІОЛОГІЧНА

Випуск 94

2025

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

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

Issue 94	Випуск 94
-----------------	------------------

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
--	---

2025

ЗАСНОВНИК: ЛЬВІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ІВАНА ФРАНКА

Друкується за ухвалою Вченої ради
Львівського національного університету
імені Івана Франка
Протокол № 85/6 від 25 червня 2025 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 Master
Journal List (список ISI)

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

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

Редакційна колегія:

д-р біол. наук, проф. *В. Федоренко* – головний редактор; д-р біол. наук, проф. *В. Манько* – заступник
головного редактора; *Н. Цимбалюк* – секретар; д-р біол. наук *А. Бабський*; канд. біол. наук, доц.
З. Мамчур; д-р біол. наук, проф. *Н. Сибірна*; д-р біол. наук, проф. *Д. Санагурський*; канд. біол.
наук, проф. *С. Гнатуш*; д-р біол. наук, проф. *Л. Тасенкевич*; д-р біол. наук, проф. *О. Терек*; д-р
біол. наук, проф. *Й. Царик*; д-р біол. наук, проф. *Ю. Чорнобай* (Державний природознавчий музей
НАН України); д-р біол. наук, проф. *Г. Антоняк*; д-р біол. наук *Б. Остап*, 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, Hrushevskyi 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) 239-43-25
zag_lan@lnu.edu.ua
Свідцтво 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.

Дата виходу в світ 25.06.2025

© Львівський національний університет
імені Івана Франка, 2025

**МЕТАБОЛІТИ СЕРОТОНІНУ І КАТЕХОЛАМІНІВ
ЯК ПУХЛИННІ БІОМАРКЕРИ: СУЧАСНІ ДОСЯГНЕННЯ В
ІНСТРУМЕНТАЛЬНИХ МЕТОДАХ АНАЛІЗУ**

О. Демків^{1*}, Н. Стасюк¹, Ю. Наум¹, Г. Клепач², З. Масляк³, М. Гончар^{1,2}

¹Інститут біології клітини НАН України

вул. Драгоманова, 14/16, Львів 79005, Україна

²Дрогобицький державний педагогічний університет імені Івана Франка

вул. І. Франка, 24, Дрогобич 82100, Україна

³ДУ «Інститут патології крові та трансфузійної медицини НАМН України»

вул. Генерала Чупринки, 45, Львів 79000, Україна

e-mail: demkiv@yahoo.com, olgademkiv81@gmail.com

Онкологічні захворювання залишаються однією з основних причин смертності у світі, а їхня рання діагностика є основним фактором успішного лікування. Останніми роками зростає інтерес до неінвазивного визначення пухлинних біомаркерів у біологічних рідинах. Ці біомаркери різноманітні за структурою – від низькомолекулярних сполук (катехоламіни, їхні метаболіти) до макромолекул (білки, мРНК, мікроРНК, антигени). Серед метаболічних біомаркерів важливе значення мають катехоламіни (дофамін, адреналін, норадреналін) та їхні метаболіти: ванілілмгдалева кислота (ВМК), гомованілінова кислота (ГВК) і 5-гідроксиіндолоцтова кислота (5-НІАА) – метаболіт серотоніну. Визначення рівня екскреції цих кислот використовують для ранньої діагностики захворювань центральної нервової системи та нейрогенних пухлин, зокрема, нейроblastом, феохромоцитом, парагангліом. Визначення вмісту 5-НІАА в добовій сечі застосовують для діагностики карциноїдних пухлин.

У цьому огляді представлено порівняльний аналіз методів детекції пухлинних біомаркерів у біологічних рідинах. Для аналізу ВМК, ГВК і 5-НІАА використовують різні інструментальні підходи, зокрема, спектрофотометрію, флуориметрію, ВЕРХ та електрохімічні методи. Хоча ВЕРХ забезпечує високу чутливість і селективність, але попередня підготовка зразка призводить до підвищення вартості, складності й тривалості аналізу, роблячи його менш вигідним для клінічної практики. Натомість, електрохімічні методи, зокрема, з використанням сенсорів на основі молекулярно-імпринтованих полімерів (МІП) і наноматеріалів, є альтернативою, що не потребує складної підготовки зразка і дає змогу забезпечити точне та швидке вимірювання. Особливу увагу приділено сенсорам, здатним до вибіркового виявлення біомаркерів. Розвиток і вдосконалення методів кількісного аналізу біомаркерів-метаболітів відкривають нові можливості для підвищення ефективності неінвазивної діагностики раку, індивідуалізації підходів до лікування та моніторингу пацієнтів.

Ключові слова: біомаркери-метаболіти, біогенні аміни, 5-гідроксиіндолоцтова кислота, ванілілмгдалева кислота, гомованілінова кислота, діагностика раку

Онкологічні захворювання посідають одне із провідних місць серед причин смертності у світі. За прогнозами Всесвітньої організації охорони здоров'я (ВООЗ), до 2040 р. очікується понад 28 мільйонів нових випадків раку щорічно. Рання діагностика є ключовим фактором підвищення ефективності лікування та покращення прогнозу для пацієнтів. Останнім часом зростає інтерес до кількісного визначення пухлинних біомаркерів у біологічних рідинах –

сечі, плазмі та сироватці крові – як до неінвазивного способу діагностики. Генетичні, епігенетичні, ліпідомні та протеомні маркери є важливими інструментами раннього скринінгу раку [6, 39]. Пухлинні біомаркери дуже різноманітні за структурою. Це білки (наприклад, альфа-фетопротейн, карциноембріональний антиген (CEA), хоріонічний гонадотропін (hCG)), нуклеїнові кислоти (мутантна ДНК, мРНК, мікроРНК), ліпіди та низькомолекулярні сполуки, зокрема, метаболіти [10, 24, 36]. Є різні методи виявлення мутантних генів (qPCR, секвенування РНК і ДНК), специфічних протеїнів (мас-спектрометрія, ELISA та Вестерн-блот), ліпідів і метаболітів ВЕРХ, електрохімія, флуоресцентна спектроскопія та інші [21, 30-34, 37]. Найчастіше для клінічної діагностики використовують імунотести, спектроскопію, ПЛР, ВЕРХ тощо. Вважають, що визначення кількох біомаркерів (генетичних, протеїнових, мРНК і профілів ДНК чи метаболітів) різними методами допоможе покращити діагностику й індивідуальні схеми лікування.

Метаболоміка відкриває нові можливості для неінвазивної діагностики раку, аналізуючи метаболіти, що змінюються під час трансформації нормальних клітин у злоякісні [25, 36]. Серед метаболічних біомаркерів важливе місце займають катехоламіни, зокрема, дофамін, норадреналін і адреналін та їхні метаболіти: ванілілмигдалева (ВМК) та гомованілінова кислоти (ГВК) [10]. ВМК і ГВК є біомаркерами діагностики онкологічних захворювань – феохромоцитом та нейробластоми [10, 36], а 5-гідроксиіндолацетову кислоту (5-НІАА) (метаболіт серотоніну) використовують для виявлення карциноїдних пухлин. Підвищені рівні цих метаболітів у сечі можуть свідчити про наявність пухлини або інших патологій.

У цьому огляді розглянуто проблеми використання метаболітів катехоламінів і серотоніну (ГВК, ВМК, 5-НІАА) як біомаркерів раку. Для їхнього аналізу використано різні інструментальні підходи, зокрема, спектрофотометрію, флуоресценцію, ELISA, ВЕРХ і електрохімічний аналіз. ВЕРХ має високу чутливість і селективність, але потребує попередньої підготовки зразків. Така підготовка покращує чутливість, але збільшує вартість, складність і тривалість аналізу. Особливу увагу в недавніх дослідженнях приділено електрохімічним сенсорним методам, які не потребують складної пробопідготовки і складного устаткування, забезпечують швидкі й точні результати, що дуже важливо для ранньої детекції та моніторингу онкологічних захворювань. Основне завдання огляду — висвітлити основні методи аналізу біомаркерів-метаболітів пухлин (ГВК, ВМК і 5-НІАА) і оцінити їхню ефективність для неінвазивної діагностики нейрогенних пухлин, а також розглянути потенціал цих біомаркерів у скринінгу ранньої діагностики й у виборі стратегії лікування злоякісних новоутворень, у контролі відповіді на лікування, оцінці прогресування захворювання або у виявленні рецидивів раку.

Метаболіти як біомаркери раку

Злоякісну трансформацію клітин супроводжують перепрограмування метаболічних шляхів і зміна рівнів метаболітів. Дослідження цих змін і аналіз циркулюючих метаболітів у біологічних рідинах (таких як сеча, слина, кров, піт) відкривають нові можливості у розробці неінвазивних методів ранньої діагностики та моніторингу раку [23].

Окрім метаболічних біомаркерів, важливу роль у діагностиці відіграють генетичні, епігенетичні та протеомні маркери. Деякі з них вже успішно застосовують для скринінгу різних типів раку [6]. Наприклад, альфа-фетопротейн використовують для скринінгу гепатоцелюлярної карциноми, карциноембріональний антиген, полісахаридні антигени, простатоспецифічний антиген і лактатдегідрогеназу – для інших видів раку [6]. HER2 є маркером раку молочної залози та шлунка, EGFR – раку легенів і колоректального, KRAS – колоректального раку та раку підшлункової залози, BRAF – меланоми [24]. На сьогодні дедалі більшу увагу приділяють пошуку нових біомаркерів, таких як мікроРНК та інші РНК, протеїни,

циркулюючі нуклеосоми, циркулююча ДНК пухлини (ctDNA) та циркулюючі пухлинні клітини (СТС) [6]. Розробка неінвазивних методів раннього виявлення раку залишається одним із ключових завдань сучасної онкології. Зокрема, циркулюючі метаболіти мають багатообіцяючі перспективи як неінвазивні біомаркери у діагностиці й терапії раку [40]. Є багато доказів, що зміни метаболітів відіграють ключову роль у пухлиногенезі та метастазуванні й можуть бути використані як біомаркери для діагностики і терапії раку. Наприклад, ефект Варбурга (підвищений гліколіз), підвищений рівень лактату і транспортерів глюкози (GLUT1) є ознаками метаболічних змін для багатьох видів раку [24]. Раковим клітинам властивий змінений ліпідний метаболізм (підвищення рівня холестерину й експресії FASN) і амінокислотний обмін (підвищене поглинання глутаміну, порушення метаболізму серину та гліцину), що спостерігають, зокрема, у хворих із раком молочної залози та колоректальним раком [23, 40]. Останніми роками велику увагу приділяють дослідженню катехоламінів і їхніх метаболітів як потенційних біомаркерів нейроендокринних пухлин, що має важливе значення для клінічної діагностики [6, 40].

Метаболіти катехоламінів: гомованілінова і ванілілмигдальна кислоти

Катехоламіни — це біогенні аміни, які утворюються з тирозину через багатоступінчастий ензиматичний шлях (рис. 1). До них належать адреналін, норадреналін і дофамін. Ці катехоламіни синтезуються в мозковому шарі надниркових залоз, однак норадреналін також іще виробляється в постгангліонарних симпатичних волокнах, а дофамін — у надниркових залозах і периферичних симпатичних гангліях [3]. Нейроендокринні хромафінні клітини цих тканин здійснюють біосинтез катехоламінів, а їхнє виведення відбувається нирками та меншою мірою печінкою у формі їхніх метаболітів, зокрема, ГВК і ВМК. Синтез катехоламінів починається з L-тироzinу, який перетворюється на L-ДОФА, що, своєю чергою, декарбоксилюється до дофаміну. Останній може бути гідроксильований до норадреналіну і пізніше метильований до адреналіну. Катехоламіни інактивуються шляхом метилювання, утворюючи метанефрини, які можуть далі метаболізуватися до ВМК і ГВК [33, 34].



Рис. 1. Основні продукти метаболічного шляху катехоламінів

Визначення концентрацій ГВК та ВМК у сечі є важливим діагностичним методом для оцінки метаболізму катехоламінів [33, 34, 37] і ранньої діагностики захворювань центральної нервової системи та нейрогенних пухлин: нейробластоми, феохромоцитом, парагангліоми та інших пухлин нервового гребеня. Нейробластома є найпоширенішою нейроендокринною пухлиною дитячого віку (1 випадок на 100 000 осіб), що становить близько 7,8 % випадків дитячого раку в США та 6–10 % у Великобританії [10]. У 90 % дітей із нейробластою

спостерігають підвищені рівні ГВК і ВМК у сечі, що робить ці метаболіти високоспецифічними діагностичними маркерами [3, 21].

Своєчасна діагностика катехоламін-продукуючих пухлин відіграє важливу роль у запобіганні прогресуванню злоякісних новоутворень і зниженні рівня смертності на метастатичних стадіях хвороби. Крім того, низькі рівні ГВК у спинномозковій рідині можуть вказувати на депресію або хворобу Паркінсона, тоді як підвищені рівні ГВК у плазмі крові фіксують у пацієнтів із шизофренією. Це свідчить про важливість розробки високочутливих методів для визначення рівня ГВК у біологічних рідинах. Нормальні концентрації ГВК і ВМК у сечі становлять від 8,2 до 41,0 мкМ та від 11,6 до 28,7 мкМ, відповідно [33, 34].

В онкології аналіз катехоламінів і їхніх метаболітів є важливим інструментом для діагностики й моніторингу стану пацієнтів із нейроендокринними пухлинами. Надмірна продукція катехоламінів і їхніх метаболітів (ВМК, ГВК, метанефрини та ін.) є надійними біомаркерами нейробластоми й інших пухлин нервового гребеня. Близько 80 % пацієнтів із нейробластою мають підвищені рівні ВМК, ГВК і дофаміну в сечі, що використовують для встановлення клінічного діагнозу.

В Японії, Канаді, Австрії та Німеччині з 1980-х років проводять масовий скринінг безсимптомних немовлят у віці 3 тижні, 6 місяців і 1 рік [10]. Японія почала скринінг 6-місячних дітей на нейробластоми за допомогою аналізу рівнів ГВК та ВМК у 1984 р. [10]. Це свідчить про те, наскільки важливо розробляти методи визначення цих біомаркерів у біологічних рідинах, а також вивчати їхній взаємозв'язок з іншими біохімічними показниками.

Метаболіт серотоніну – 5-гідроксиіндолоцтова кислота

Серотонін (5-НТ) є моноаміновим нейромедіатором, який бере участь у регуляції настрою, сну, апетиту й інших фізіологічних процесів. Він синтезується з L-триптофану через 5-гідрокситриптофан до 5-НТ, який далі метаболізується до 5-НІАА за участі моноаміноксидази й альдегіддегідрогенази (рис. 2) [12]. 5-НТ, як і його основний метаболіт 5-НІАА, є важливими біомаркерами нейроендокринних пухлин, зокрема, карциноїдного синдрому, який характеризується такими симптомами як біль у животі, діарея, втрата маси тіла та почервоніння шкіри [18].



Рис. 2. Схема метаболізму триптофану до 5-НІАА

Карциноїдні пухлини можуть споживати до 60 % доступного триптофану, сприяючи надмірній продукції серотоніну, що зумовлює характерні клінічні прояви. Діагностика таких станів часто базується на визначенні рівня 5-НІАА у сечі [12]. Рівень 5-НІАА допомагає контролювати перебіг хвороби: низький рівень можна спостерігати під час лікування, тоді як високий – під час прогресування хвороби [18]. Значення, що перевищують 25 мг на

добу, є переконливим підтвердженням карциноми. Проте слід зазначити, що низькі рівні 5-НІАА у спинномозковій рідині асоціюються з агресивною поведінкою та ймовірним суїцидом [18]. Проводячи аналіз, важливо враховувати вплив лікарських засобів і продуктів харчування (зокрема, баклажанів, авокадо, бананів, ананасів, слив і горіхів), які можуть змінювати рівень серотоніну та, відповідно, впливати на достовірність результатів [39].

Інструментальні хроматографічні методи аналізу пухлинних біомаркерів

Методи аналізу катехоламінів і їхніх метаболітів розвивалися від колориметричних [1] і флуориметричних [17] до сучасних високоточних методів, таких як газова хромато-мас-спектрометрія (ГХ-МС) [15], високоефективна рідинна хроматографія (ВЕРХ) [31], імуоензиматичний аналіз (ІФА) [26] та капілярний електрофорез (КЕ) [7]. КЕ забезпечує високу роздільну здатність і швидкість аналізу, але для метаболітів, таких як 5-НІАА, ГВК, ВМК (рис. 3), котрі мають подібну структуру, заряд і розмір, необхідна попередня обробка зразків [30]. Хоча світлодіодне та флуоресцентне детектування можуть покращити чутливість виявлення аналітів, їхнє широке використання обмежується високою вартістю обладнання.

ВЕРХ у поєднанні з іншими типами детекторів (УФ, ФЦ, електрохімічними) є одним із найпоширеніших методів аналізу кінцевих метаболітів [5, 28]. Флуоресцентне детектування забезпечує високу чутливість, хоча потребує спеціальних реагентів [42, 43]. Рідинна хроматографія – тандемна мас-спектрометрія (РХ-МС) є перспективним методом для аналізу біологічних зразків, забезпечуючи високу специфічність і швидкість [42, 43]. Метод ВЕРХ-ЕХ (з електрохімічним детектором) є ефективною альтернативою РХ-МС завдяки простішій підготовці зразків і нижчій вартості. Його застосовують для аналізу ГВК, ВМК і 5-НІАА в різних біологічних рідинах. Амперометричні сенсори демонструють високу чутливість і широкий лінійний діапазон, тоді як кулонометричні сенсори менш чутливі до зміни потоку і температури [24, 28]. Вольтамперометрія дає змогу проводити аналіз без попередньої модифікації електродів. Окиснення ВМК і ГВК на склокарбоновому електроді формує характерні піки, що допомагає розрізняти їх [32, 33]. Окиснення 5-НІАА має інший механізм, зазвичай пов'язаний з утворення хінонімінової структури. Більшість методів включає етап попередньої екстракції зразків для підвищення чутливості й селективності. ВЕРХ-ЕХ залишається перспективним інструментом для клінічної діагностики, хоча потребує подальшого вдосконалення для аналізу низьких концентрацій метаболітів у біологічних зразках.

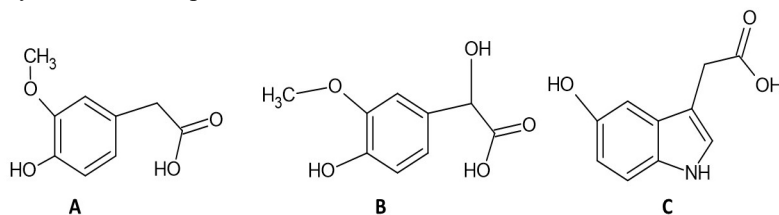


Рис 3. Структура пухлинних біомаркерів-метаболітів: ГВК (А), ВМК (В) та 5-НІАА (С) [38]

Електрохімічні сенсорні методи

Електрохімічні сенсорні методи відіграють ключову роль в аналізі пухлинних біомаркерів, забезпечуючи швидке, чутливе визначення під час використання невеликої кількості зразка без складної пробопідготовки. Основними підходами є вольтамперометрія (зокрема, циклічна вольтамперометрія (ЦВ) та диференційна пульс-вольтамперометрія (DPV)), потенціометрія й електрохімічна імпедансна спектроскопія. Ці методи ефективно застосовують для визначення метаболітів катехоламінів, таких як ГВК, ВМК і 5-НІАА (див.таблицю).

Електрохімічні сенсори для аналізу ВМК, ГМК і 5-НІАА

Аналіт	Полімерний шар/ електрод	Лінійний діапазон, мкМ	Нижня межа визначення, мкМ	Буфер	Потенціал, В	Метод	Посилання
ВМК	Основа Трегера/Гр	10–100	-	0,1 М	+0,54	DPV	13
ГВК		40–100		ФБ, pH 7,0	+0,28/		
ВМК	Нафіон/ СКЕ	8–100	2,4	0,1 М	+0,495	DPV	
ГВК				ФБ, pH 3,0	+0,540		
ВМК	Полі(нейтральний червоний)/СКЕ	4–10	1,1	0,1 М	+0,495	DPV	36
ГВК				ФБ, pH 3,0	+0,540		
ВМК	BDD електрод	2–100	0,4	0,1 М	+1,005	DPV	
ГВК				ФБ, pH 3,0	+0,835		
ВМК	Поліаміно-саліцилова кислота/PGE	0,5–15,4	0,28	0,1 М	-	DPV	34
ГВК		3–61,4		ФБ, pH 8			
ВМК	Похідна сечовини/ГЕ	9,96–158	1,99	0,1 М	+0,680	DPV	3
ГВК		9,96–624		ФБ, pH 6,0	+0,532		
ВМК	СКЕ	10–100	0,9	0,1 М	+0,5	DPV	4
ГВК		10–100		ФБ, pH 3,	+0,542		
5-НІАА		1,58–58,6	0,9		+0,7	SWV	
ВМК					+0,640		
ГВК	Друкований електрод	0,2–100	0,8	0,04 М БРБ, pH 3,0	+0,380	DPV	4, 12, 5
5-НІАА					+0,270		
ВМК	MWCNTs-PtNPs/СКЕ	0,5–80	0,173	0,1 М	+0,290	DPV	8
ГВК		0,2–80		ФБ, pH 7,0	+0,100		
ГВК	Origami 3D-ePAD/ GQDs@dual-MIP	0,001–25	0,047	0,04 М	+0,450	SWV	
5-НІАА				БРБ, pH 2,0	+0,450		
ВМК	Композитний електрод з карбонової плівки	1–100	0,60		+0,840	DPV	27
ГВК		0,8–100		БРБ, pH 2,0	+0,720		
5-НІАА	Лейцин-золь-гель	0,4–100	0,1	0,1 М	+0,450	ЦВ та DPV	20
ГВК				ФБ, pH 2,0			
ВМК	Оксид графену та полі(L-треонін)/SPCE	0,05–10	0,157	0,1 М ФБ, pH 7,0	+0,360	SWV	4
ГВК				0,1 М	+0,604		
ГВК	Полі(аліза-риновий червоний)/СКЕ	0,075–0,160	0,006	ФБ, pH 3,0	+0,446	DPV	2
ГВК				0,1 М			
ГВК	Cu/СКЕ	-	0,01	ФБ, pH 7,2	+0,590	SWV	19
ГВК				0,1М ЛК/ 0,2HCl			
ГВК	MIP/СКЕ	7,0 10 ⁻³	-	0,1 pH 1,1	+0,810	DPV	27
ГВК				БРБ, pH 2,0			
ГВК	Електрод з карбонової пасти/(CPE)	-	0,4	БРБ, pH 2,0	+0,720	DPV	14
ГВК							
5-НІАА	ОСКЕ	-	0,92	0,2 М АБ, pH 2,0		SWV	5
5-НІАА							
5-НІАА	Fe ₃ O ₄ @MIP/SPE	1–50	1,4	-	+0,25	DPV	9
5-НІАА		5 10 ⁻⁵ - 50		-	+0,500		
5-НІАА	AuHCl/SPC	0,5–200	0,022	-	+0,420	SWV	23
5-НІАА							
5-НІАА	p(P3CA)/Pt/f-CNF/ СКЕ	0,01–100	0,001	-	+500	SSWV	9
5-НІАА							
5-НІАА	p-BG/GNRs /PG	0,05–200	0,003	-	+296	SWV	
5-НІАА							
5-НІАА	PtMn NF/ГЕ	0,3–15	0,16	0,05 М	-200	Амп.	11
5-НІАА				АБ, pH 4,0			

Примітки: ГЕ – графітовий електрод; СКЕ – склокарбоновий електрод; БРБ – буфер Бріттона–Робінсона; ФБ – фосфатний буфер; АБ – ацетатний буфер; ЛК – лимонна кислота; ХА –

хроноамперометрія; полі-аміносаліцилова кислота/PGE – модифікований полі-4-аміносаліциловою кислотою графіт олівцевий електрод; OSCE – окиснений склокарбоновий електрод; SPEs – друкований електрод; SPCE – друкований карбоновий електрод; ITO – оксид індій-олово електрод; NGITO – модифікований НЧ золота електрод з оксиду індію та олова; MIP – молекулярно-імпринтований полімер, MIPP – молекулярно-імпринтований поліпірол; BDDE – алмазний електрод, легований бором; SWV – квадратно-хвильова вольтамперометрія; p(P3CA)/Pt/f-CNF – полі(пірол-3 карбонова кислота на платинізованих карбонових нановолокнах, Fe_3O_4 @MIP – полімер із молекулярним відбитком на основі магнітних НЧ; Origami 3D-ePAD/GQDs@dual-MIP – тривимірний електрохімічний аналітичний Оригамі на основі паперу, модифікований графеновими квантовими точками, покритими полімером з молекулярним відбитком, p-BG/GNRs – графенові нанострічки/полі/бромкрезоловий зелений; ЦВ – циклічна вольтаперограма; SSWV – стріпінг-вольтаметрія, DPV – диференційна імпульсна вольтамперометрія; OSWV – прямокутна вольтамперометрія Остерюнга; Амр. – амперометрія

Модифікація електродів плівками міді [19], методом електрополімеризації Alizarin Red S [2] або суміші 3-аміно-5-меркапто-1,2,4-тріазолу з карбоновими нанотрубками дає змогу значно підвищити селективність і чутливість визначення ГВК. Інші підходи, такі як електрополімеризація за наявності mIBG, α -циклодекстрину, L-лейцину чи 4-аміносаліцилової кислоти (ASA), покращують розділення аналітів і знижують межі визначення [4, 20, 34, 35]. Дослідження також показали, що альтернативні полімерні плівки на основі похідних кумарину, біс(дикарболіду) кобальту, сечовини [13], а також оксиду графену з полі-L-треоніном [4], демонструють широкий лінійний діапазон і низькі межі виявлення треоніну. Електрод, модифікований полі(*n*-амінобензойної кислоти) (P-pABA), ефективно використовують для одночасного визначення 5-НІАА, 5-НТ і ГВК [29]. Для електрода, модифікованого золь-гелем на основі L-лейцину, показано, що електрохімічне окиснення ГВК відбувається у два етапи: перший відповідає окисненню, а другий – утворенню хінону [20]. Перший цикл ЦВ демонструє три піки: відновлення ($E_{a2}=160$ мВ), окиснення ($E_{c2}=390$ мВ) і другий пік окиснення ($E_{l1}=733$ мВ). Це свідчить, що молекула ГВК має два електрохімічно активні центри: один зазнає необоротного окиснення (733 мВ/SCE), тоді як інший – квазіоборотного окиснення/відновлення. Під час окиснення ГВК можливе утворення олігомерів (димери, тримери і тетрамери) внаслідок димеризації радикалів. Спочатку утворюється катіон-радикал, який на другій стадії вступає в реакцію з іншим радикалом або з неактивною молекулою.

Окиснення ВМК також має два піки окиснення. Після окиснення ($-2e^-$, $-H^+$) спостерігають таутомеризацію з утворенням карбокатиона, який легко декарбоксилюється з утворенням ваніліну. Останній, своєю чергою, окиснюється ($-2e^-$, $-H^+$) з утворенням похідних *o*-хінону. Електрохімічна поведінка ГВК і ВМК суттєво залежить від рН розчину й типу модифікованого електрода: склокарбоновий (СКЕ), алмазний електрод, легований бором (BBD); композитні карбонові плівки; карбонова паста, друковані електроди [5, 14, 27]. Окиснення 5-НІАА на СКЕ супроводжується утворенням катіон-радикала, що може декарбоксилюватися або формувати димер. За потенціалу понад 0,7 В формується 4,5-дигідроксиіндол-3-оцтова кислота. Висока чутливість OSCE до 5-НІАА зумовлена взаємодією функціональних груп з оксигеновмісними групами поверхні електрода.

Намагаючись віднайти принципово нові сенсорні матеріали, дослідники досягли значного прогресу в розробці полімерів з молекулярним імпринтом (MIP), які стали основою створення «розумних» сенсорів для детекції біомаркерів раку. Такі сенсори є надійними і потужними сучасними аналітичними інструментами, що мають переваги у селективності та стабільності [27, 36], порівняно з ензимами, нанозимами [9], антитілами і природними рецепторами. Метод молекулярного імпринтингу передбачає формування полімерної матриці за наявності цільового аналіту, який виконує роль шаблону. Функціональні

мономери полімеризуються за допомогою крос-лінкера, утворюючи стабільні біоміметичні матриці. Після видалення шаблонної молекули у полімері залишаються специфічні порожнини, здатні селективно зв'язуватися з цільовими аналітами (маркерами), що забезпечує високу специфічність аналізу (рис. 4). Електрополімеризація МІР на електродах є важливим досягненням, оскільки вона істотно знижує вартість, підвищує ефективність і прискорює аналіз завдяки мінімізації у підготовці зразків і реагентів [9, 14, 27, 36] (рис. 4).

МІР-сенсори, завдяки високій специфічності й чутливості, мають великі перспективи у клінічній діагностиці. Останні дослідження підтверджують їхнє успішне використання для окремого або одночасного аналізу кількох біомаркерів [27, 36]. Так, К. Сомнет зі співавторами розробив багатошаблонні полімери [36], які допомагають сенсорам виявляти ВМК та 5-НІАА одночасно в одному зразку [36]. Використання різних наноматеріалів, зокрема, графенових квантових точок [36] або нанокompозитів, збільшує площу поверхні, електропровідність, що значно підвищує чутливість сенсорів.

Електрохімічні сенсори на основі МІР дають високі показники чутливості й селективності та відкривають широкі можливості для діагностики захворювань. Зокрема, нові сенсори з подвійним імпринтингом на наносферах кремнезему з наночастинками Аргентуму ($\text{SiO}_2@\text{AgNPs}$) [29] чи НЧ Ауруму з графеновими квантовими точками (GQDs-AuNPs) [36] дають змогу аналізувати 3-нітротирозин (3-NT) і 8-гідроксидезоксигуанозин (8-OHdG) [9], а також 3-NT і 4-нітрохінолін-N-оксид (4-NQO) [9, 36]. Сенсор GQDs@dual-MIP/SPGE із подвійним відбитком для одночасного аналізу 5-НІАА та ВМК у зразках сечі та плазми був створений за використання 3-(3-амінопропіл)триетоксисилану (APTES) як функціонального мономеру у співполімеризації з тетраетилортосиликатом (TEOC) та інтеграції в Origami у формі тривимірного дизайну 3D-ePAD [36]. Квантові точки GQD слугували ефективним ядром для оболонки 5-НІАА та ВМК, бо він має велику площу поверхні й електропровідність, що забезпечує високошвидкісний транспорт електронів завдяки квантовому обмеженню і кращій взаємодії за допомогою π - π кон'югації та поверхневих груп на його поверхні, а також сприяє збільшенню кількості сайтів імпринтингу.

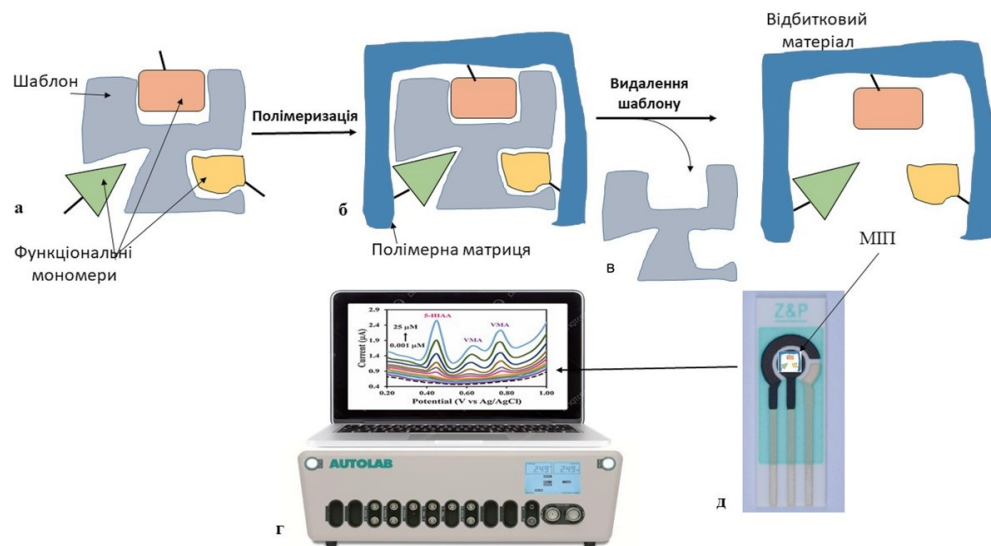


Рис. 4. Схема створення та застосування МІР-сенсора: а – приготування МІР суміші; б – формування МІР шару; в – видалення шаблонної молекули з МІР; г – виявлення цільових молекул; д – МІР-сенсор

МІР-сенсори перспективні для клінічної діагностики завдяки високій специфічності й чутливості. Їх успішно застосовують для одночасного аналізу кількох біомаркерів, зокрема, ВМК та 5-НІАА, в одному зразку [27, 36]. Використання наноматеріалів (графенових квантових точок (GQDs) [36] чи нанокомпозитів) або подвійного імпринтингу на основі наносфер кремнезему з НЧ Аргентуму ($\text{SiO}_2\text{@AgNPs}$) чи НЧ Ауруму з GQDs (GQDs-AuNPs) [11, 29, 36] підвищує чутливість і дає змогу аналізувати кілька біомаркерів одночасно. Наприклад, $\text{GQDs@dual-MIP/SPGE}$ ефективно використовують для одночасного аналізу 5-НІАА і ВМК у зразках сечі та плазми [9, 27], забезпечуючи високу чутливість завдяки великій площі поверхні й електропровідності GQDs.

Таким чином, використання МІР у поєднанні з нанотехнологіями суттєво покращує характеристики сенсорів для кількісного визначення біомаркерів раку, що відкриває широкі перспективи їхнього використання у діагностиці захворювань і моніторингу ефективності лікування.

Онкологічні захворювання суттєво змінюють внутрішньоклітинний метаболізм, сприяючи росту злоякісних клітин. Метаболоміка дає змогу визначити ключові метаболіти, які можуть слугувати неінвазивними біомаркерами для діагностики онкології. Метаболіти біогенних амінів, такі як ВМК, ГВК і 5-НІАА, є ключовими біомаркерами для діагностики та моніторингу нейроендокринних пухлин, таких як феохромоцитома, нейробластома і карциноїдні пухлини.

У статті розглянуто важливість кількісного визначення цих метаболітів у біологічних рідинах для ранньої діагностики та моніторингу онкологічних захворювань. Крім метаболічних біомаркерів, важливу роль відіграють також генетичні, епігенетичні, протеомні маркери, а деякі з них вже успішно застосовують для раннього скринінгу раку. Своєчасна діагностика катехоламін-продукуючих пухлин має важливе значення у запобіганні розвитку злоякісних новоутворень і зниженню смертності на метастатичних стадіях хвороби.

У статті висвітлено різні аналітичні методи визначення біомаркерів, зокрема, спектрофотометрію, флуоресценцію, мас-спектрофотометрію, електрофорез, інструментальні хроматографічні методи й електрохімічні підходи. ВЕРХ забезпечує високу чутливість і селективність, але потребує складної підготовки зразка, що збільшує вартість і тривалість аналізу. Натомість, електрохімічні методи забезпечують швидкий і точний аналіз без складної підготовки зразка, що робить їх придатними для використання у клінічній діагностиці.

Ключовою перевагою електрохімічних сенсорів є можливість швидкого і високочутливого виявлення біомаркерів завдяки модифікації поверхні електродів наноматеріалами або молекулярно-імпринтованими полімерами. Останні забезпечують високу селективність, що робить їх перспективними для клінічного застосування в ранній діагностиці, оцінці ефективності терапії та моніторингу перебігу захворювання. Розвиток і вдосконалення методів кількісного визначення пухлинних біомаркерів, зокрема, завдяки використанню інноваційних неінвазивних підходів, є важливим кроком на шляху до більш ефективної та своєчасної діагностики онкологічних захворювань, що може значно покращити результати лікування і прогноз для пацієнтів.

Розкриття інтересів

Автори заявляють, що конфлікту інтересів немає.

Подяки

Ця робота підтримана: ІІЕ Scholar Rescue Fund, НФД України (№ 2021.01/0010), Simons Foundation (No. 1030281), IMPRESS-U (УНТЦ 7113).

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Allenbrand R., Garg U. Quantitation of homovanillic acid (HVA) and vanillylmandelic acid (VMA) in urine using gas chromatography-mass spectrometry (GC/MS) // Clin. Appl. Mass. Spectrom. 2010. P. 261–269.
2. Antherjanam S., Saraswathyamma B., Kumar S. M. S. Simultaneous electrochemical determination of the tumor biomarkers homovanillic acid and vanillylmandelic acid using a modified pencil graphite electrode // Microchem. J. 2023. Vol. 190. P. 108659. <https://doi.org/10.1016/j.microc.2023.108659>.
3. Balakrishna P., George S., Hatoum H., Mukherjee S. Serotonin Pathway in Cancer // Int. J. Mol. Sci. 2021. Vol. 22 (3). P. 1268. doi.org/10.3390/ijms22031268
4. Baluchová S., Barek J., Tomé L. I. et al. Vanillylmandelic and homovanillic acid: Electroanalysis at non-modified and polymer-modified carbon-based electrodes // J. Electroanal. Chem. 2018. Vol. 821. P. 22–32. <https://doi.org/10.1016/j.jelechem.2018.03.011>
5. Clark Z. D., Cutler J. M., Pavlov I. Y. et al. Simple dilute-and-shoot method for urinary vanillylmandelic acid and homovanillic acid by liquid chromatography tandem mass spectrometry // Clin. Chim. Acta. 2017. Vol. 468. P. 201–208. <https://doi.org/10.1016/j.cca.2017.03.004>
6. Das S., Dey M. K., Devireddy R., Gartia M. R. Biomarkers in Cancer Detection, Diagnosis, and Prognosis // Sensors. 2024. Vol. 24 (1). P. 37. doi.org/10.3390/s24010037
7. De Benedetto G. E., Fico D., Pennetto A. et al. A rapid and simple method for the determination of 3,4-dihydroxyphenylacetic acid, norepinephrine, dopamine, and serotonin in mouse brain homogenate by HPLC with fluorimetric detection // J. Pharm. Biomed. Anal. 2014. Vol. 98. P. 266–270. <https://doi.org/10.1016/j.jpba.2014.05.039>
8. Dejmkova H., Adamkova H., Barek J., Zima J. Voltammetric and amperometric determination of selected catecholamine metabolites using glassy carbon paste electrode // Mon. Chem. 2017. Vol. 148. P. 511–515. doi.org/10.1007/s00706-016-1902-8
9. Demkiv O., Nogala W., Stasyuk N. et al. Laccase mimetics as sensing elements for amperometric assay of 5-hydroxyindoleacetic acid in urine // Bioelectrochemistry. 2024. Vol. 108839. doi.org/10.1016/j.bioelechem.2024.108839
10. Eisenhofer G., Peitzsch M., Bechmann N., Huebner A. Biochemical Diagnosis of Catecholamine-Producing Tumors of Childhood: Neuroblastoma, Pheochromocytoma and Paraganglioma // Front. Endocrinol. 2022. Vol. 13. P. 901760. <https://doi.org/10.3389/fendo.2022.901760>
11. Elugoke S. E., Adekunle A. S., Fayemi O. E. et al. Molecularly imprinted polymers (MIPs) based electrochemical sensors for the determination of catecholamine neurotransmitters—Review // Electrochem. Sci. Adv. 2021. Vol. 1 (2). doi.org/10.1002/elsa.202000026
12. Ewang-Emukowhate M., Nair D., Caplin M. The role of 5-hydroxyindoleacetic acid in neuroendocrine tumors: the journey so far // Int. J. Endocrine Oncol. 2019. Vol. 6. <https://doi.org/10.2217/ije-2019-0001>
13. Fu B., Chen H., Yan Z. et al. A simple ultrasensitive electrochemical sensor for simultaneous determination of homovanillic acid and vanillylmandelic acid in human urine based on MWCNTs-Pt nanoparticles as peroxidase mimics // J. Electroanal. Chem. 2020. Vol. 866. P. 114165. <https://doi.org/10.1016/j.jelechem.2020.114165>
14. Gupta P., Goyal R. N., Shim Y. B. Simultaneous analysis of dopamine and 5-hydroxyindoleacetic acid at nanogold modified screen printed carbon electrodes // Sens. Actuators B Chem. 2015. Vol. 213. P. 72–81. <https://doi.org/10.1016/j.snb.2015.02.066>
15. Hassanpour-Sabet R., Seyfinejad B., Khostowshahi E.M. et al. UiO-66-based metal-organic framework for dispersive solid-phase extraction of vanillylmandelic acid from urine before

- analysis by capillary electrophoresis¹ // RSC Adv. 2022. Vol. 12 (44). P. 28728–28737. doi.org/10.1039/D2RA02916B
16. Hafezi-Mehrjardi A., Ghaemi N., Karimi M. A. et al. Poly-(alizarin red S)-modified glassy carbon electrode for simultaneous electrochemical determination of levodopa, homovanillic acid and ascorbic acid // *Electroanalysis*. 2014. Vol. 26. P. 2491–2500. doi.org/10.1002/elan.201400302
17. Issaq H. J., Delviks K., Janini G. M., Muschik G. M. Capillary zone electrophoretic separation of homovanillic and vanillylmandelic acids // *J. Liq. Chromatogr. Relat. Technol.* 1992. Vol. 15 (18). P. 3193–3201. doi.org/10.1016/s0003-2670(02)00241-6
18. Balakrishna P., George S., Hatoum H., Mukherjee S. Serotonin Pathway in Cancer // *Int. J. Mol. Sci.* 2021. Vol. 22 (3). P. 1268. doi:10.3390/ijms22031268
19. Khamlichi R. E., Bouchta D., Anouar E. H. et al. A novel l-leucine modified sol-gel-carbon electrode for simultaneous electrochemical detection of homovanillic acid, dopamine and uric acid in neuroblastoma diagnosis // *Mater. Sci. Eng. C*. 2017. Vol. 71. P. 870–878. doi.org/10.1016/j.msec.2016.10.076
20. Kodakat K., Kumar K. G. Fabrication and comprehensive comparison of the performance of chemically modified GCE and SPCE for the simultaneous determination of uric acid and vanillylmandelic acid // *Microchem. J.* 2024. Vol. 197. P. 109767. https://doi.org/10.1016/j.microc.2023.109767
21. Komarnicki P., Musialkiewicz J., Stańska A. et al. Circulating Neuroendocrine Tumor Biomarkers: Past, Present and Future // *J. Clin. Med.* 2022. Vol. 11. P. 5542. doi.org/10.3390/jcm11195542
22. Kovac A., Somikova Z., Zilka N., Novak M. Liquid chromatography-tandem mass spectrometry method for determination of panel of neurotransmitters in cerebrospinal fluid from the rat model for tauopathy // *Talanta*. 2014. Vol. 119. P. 284–290. doi.org/10.1016/j.talanta.2013.10.027
23. Liu S., Chen Y., Wan P. et al. Determination of 5-hydroxyindole acetic acid by electrochemical methods with an oxidized glassy carbon electrode // *Electrochim. Acta*. 2016. Vol. 216. P. 528–534. doi.org/10.1016/j.electacta.2016.09.001
24. Makrlíková A., Ktena E., Economou A. et al. Voltammetric determination of tumor biomarkers for neuroblastoma (homovanillic acid, vanillylmandelic acid, and 5-hydroxyindole-3-acetic acid) at screen-printed carbon electrodes // *Electroanalysis*. 2017. Vol. 29. P. 146–153.
25. März J., Kurlbaum M., Roche-Lancaster O. et al. Plasma Metabolome Profiling for the Diagnosis of Catecholamine Producing Tumors // *Front Endocrinol.* 2021. Vol. 12. P. 722656. https://doi.org/10.3389/fendo.2021.722656
26. Matser Y. A. H., Verly I. R. N., van der Ham M. et al. Optimising urinary catecholamine metabolite diagnostics for neuroblastoma // *Pediatr Blood Cancer*. 2024. Vol. 71 (11). https://doi.org/10.1002/pbc.30289
27. Moncer F., Adhoum N., Catak D., Monser L. Electrochemical sensor based on MIP for highly sensitive detection of 5-hydroxyindole-3-acetic acid carcinoid cancer biomarker in human biological fluids // *Anal. Chim. Acta*. 2021. Vol. 1181. P. 338925. https://doi.org/10.1016/j.aca.2021.338925
28. Němečková-Makrlíková A., Navrátil T., Barek J. et al. Determination of tumor biomarkers homovanillic and vanillylmandelic acid using flow injection analysis with amperometric detection at a boron doped diamond electrode // *Anal. Chim. Acta*. 2019. Vol. 1087. P. 44–50. https://doi.org/10.1016/j.aca.2019.08.062

29. Nontawong N., Ngaosri P., Chunta S. et al. Smart sensor for assessment of oxidative/nitrative stress biomarkers using a dual-imprinted electrochemical paper-based analytical device // *Anal. Chim. Acta*. 2022. Vol. 1191. P. 339363. <https://doi.org/10.1016/j.ca.2021.339363>
30. Pantiya P., Guiard B. P., Gotti G. Sensitive and fast detection of monoamines and their metabolites by high-performance liquid chromatography coupled with an electrochemical detector (HPLC-ECD) under isocratic conditions: Application to intracerebral microdialysis in mice treated with fluoxetine and atomoxetine // *Chromatographia*. 2024. Vol. 87 (3). P. 175–185. doi.org/10.1007/s10337-023-04309-5
31. Premnath M. S., Zubair M. Laboratory Evaluation of Tumor Biomarkers // *StatPearls. Treasure Island*. 2024. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK583032>
32. Saracino M. A., Gerra G., Somaini L. et al. Chromatographic analysis of serotonin, 5-hydroxyindolacetic acid and homovanillic acid in dried blood spots and platelet poor and rich plasma samples // *J. Chromatogr A*. 2010. Vol. 1217 (29). P. 4808–4814. <https://doi.org/10.1016/j.chroma.2010.05.031>
33. Saracino M. A., Santarcangelo L., Raggi M. A., Mercolini L. Microextraction by packed sorbent (MEPS) to analyze catecholamines in innovative biological samples // *J. Pharm. Biomed. Anal.* 2015. Vol. 104. P. 122–129. doi.org/10.1016/j.jpba.2014.11.003
34. Shishkanova T. V., Broncová G., Fitl P. et al. Voltammetric detection of catecholamine metabolites using Tröger's base modified electrode // *Electroanalysis*. 2018. Vol. 30 (4). P. 734–739. doi.org/10.1002/elan.201700635
35. Shishkanova T. V., Králík F., Synytsya A. Voltammetric detection of vanillylmandelic acid and homovanillic acid using urea-derivative-modified graphite electrode // *Sensors*. 2023. Vol. 23 (7). P. 3727. <https://doi.org/10.3390/s23073727>
36. Somnet K., Chimjarn S., Wanram S. et al. Smart dual imprinted Origami 3D-ePAD for selective and simultaneous analysis of vanillylmandelic acid and 5-hydroxyindole-3-acetic acid carcinoïd cancer biomarkers using graphene quantum dots coated with dual molecularly imprinted polymers // *Talanta*. 2024. Vol. 269. P. 125512. <https://doi.org/10.1016/j.talanta.2023.125512>
37. Suri G. S., Kaur G., Carbone G. M., Shinde D. Metabolomics in oncology // *Cancer Rep*. 2023. Vol. 6 (3). doi.org/10.1002/cnr2.1795
38. Taran F., Frobert Y., Créminon C. et al. Competitive enzyme immunoassay with monoclonal antibody for homovanillic acid measurement in human urine samples // *Clin Chem*. 1997. Vol. 43 (2). P. 363–368. doi.org/10.1016/S0009-8981(97)00092-2
39. Uchikura K. Fluorometric determination of urinary Vanilmandelic acid and Homovanillic acid by high performance liquid chromatography after electrochemical oxidation // *Anal. Sci*. 1990. Vol. 6 (3). P. 351–354. doi.org/10.2116/analsci.6.351
40. Wang W., Rong Z., Wang G. et al. Cancer metabolites: promising biomarkers for cancer liquid biopsy // *Biomark Res*. 2023. Vol. 11. P. 66. <https://doi.org/10.1186/s40364-023-00507-3>
41. Zhao H. X., Mu H., Bai Y. H. et al. A rapid method for the determination of dopamine in porcine muscle by pre-column derivatization and HPLC with fluorescence detection // *J. Pharm. Anal.* 2011. Vol. 1 (3). P. 208–212. doi:10.1016/j.jpha.2011.04.003.

Стаття надійшла до редакції 05.03.25

доопрацьована 08.05.25

прийнята до друку 17.05.25

**SEROTONIN AND CATECHOLAMINE METABOLITES
AS TUMOR BIOMARKERS:
CURRENT ADVANCES IN INSTRUMENTAL ANALYSIS METHODS**

O. Demkiv^{1*}, N. Stasyuk¹, Y. Naum¹, M. Klepach², Z. Maslyak³, M. Gonchar^{1,2}

*¹Institute of Cell Biology, NAS of Ukraine
14/16, Drahomanov St., Lviv 79005, Ukraine*

*²Drohobych Ivan Franko State Pedagogical University
24, I. Franko St., Drohobych 82100, Ukraine*

*³SI „Institute of Blood Pathology and Transfusion Medicine, NAMS of Ukraine“
45, Heneral Chuprynka St., Lviv 79000, Ukraine*

**Corresponding author: olgademkiv81@gmail.com*

Oncological diseases remain a leading cause of death worldwide. Early cancer diagnosis is crucial for improving patient treatment outcomes. Recently, there has been significant interest in non-invasive detection of tumor biomarkers in biological fluids. These biomarkers range from simple molecules like catecholamines to complex compounds such as proteins, hormones, enzymes, antigens, mRNA, microRNA, and DNA profiles. Catecholamines and their metabolites, particularly vanillylmandelic acid (VMA) and homovanillic acid (HVA), as well as serotonin's metabolite, 5-hydroxyindoleacetic acid (5-HIAA), are key metabolic biomarkers. Determination of the level of these acids in biological fluids is used for early diagnosis of diseases of the neurogenic tumors, in particular, neuroblastoma, pheochromocytoma, paraganglioma. Determination of 5-HIAA content in daily urine is used in the diagnosis of carcinoid tumors.

This review compares methods for detecting tumor biomarkers in human biological fluids. Various instrumental approaches, including spectrophotometry, fluorescence, HPLC, and electrochemical methods of analysis are used for analysis of VMA, HVA, and 5-HIAA. HPLC provides a high sensitivity, though it requires sample preparation, which may significantly increase the cost, complexity, and time of analysis. Electrochemical methods, in particular, sensors based on molecularly imprinted polymers (MIP), are an alternative that does not require complex sample preparation and allows a high accuracy and fast measurement. The inclusion of nanomaterials or MIP in to the recognition layer the sensors increases the sensitivity and selectivity of electrodes, making them promising. The development and improvement of methods for the quantitative analysis of biomarkers open up new opportunities for non-invasive cancer diagnostics, individualizing treatment approaches and monitoring of patients.

Keywords: biomarkers, biogenic amines, 5-hydroxyindoleacetic acid, vanillylmandelic acid, homovanillic acid, cancer diagnostics

ПРИГНІЧЕННЯ ДІАБЕТ-ІНДУКОВАНОГО ОКСИДАТИВНО-НІТРАТИВНОГО СТРЕСУ В НИРКАХ ЩУРІВ ЗА ДОПОМОГОЮ БЕЗАЛКАЛОЇДНОЇ ФРАКЦІЇ ЕКСТРАКТУ КОЗЛЯТНИКА ЛІКАРСЬКОГО

Г. Гачкова, Н. Сибірна

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

Оксидативно-нітративний стрес, індукований гіперглікемією, відіграє ключову роль у розвитку ускладнень цукрового діабету (ЦД), зокрема, нефропатії. З огляду на це, актуальними є дослідження антиоксидантної активності різних сполук, включаючи природні антиоксиданти рослинного походження, для зниження ризику розвитку діабетичних ускладнень. Поєднання антиоксидантів і традиційних антидіабетичних препаратів забезпечуватиме ефективніший контроль глікемії. Крім цього, препарати природного походження виявляють менше побічних ефектів.

Це дослідження спрямоване на вивчення коригуючого впливу безалкалоїдної фракції екстракту козлятника лікарського (БФЕКЛ) на маркерні показники оксидативно-нітративного стресу за умов експериментального цукрового діабету (ЕЦД) у нирках щурів. У роботі використано козлятник лікарський (*Galega officinalis* L.). Цю рослину здавна застосовують у народній медицині для лікування легких форм ЦД, але вміст токсичних алкалоїдів обмежує її використання у терапевтичних кількостях. Із надземної частини козлятника лікарського було отримано нетоксичну безалкалоїдну фракцію, збагачену компонентами з потенційною гіпоглікемічною й антиоксидантною дією.

Встановлено підвищення вмісту стабільних метаболітів NO – нітрит- і нітрат-аніонів й активності індукуючої NO-синтази (iNOS) у нирках щурів, що на тлі зростання вмісту ТБК-позитивних продуктів свідчить про розвиток оксидативно-нітративного стресу за умов ЕЦД. Відмічено зменшення вмісту нітрит- і нітрат-аніонів, активності NO-синтази, вмісту ТБК-позитивних продуктів у тварин, хворих на ЦД, яким упродовж 14 діб вводили БФЕКЛ. Отримані результати підтверджують антиоксидантні властивості БФЕКЛ за умов цукрового діабету. Основними діючими компонентами екстракту козлятника лікарського, які зумовлюють антиоксидантні властивості, є: фітол, флавоноїди та фенольні кислоти. Поєднання гіпоглікемічної й антиоксидантної дії БФЕКЛ не лише забезпечуватиме компенсацію гіперглікемії, але й дасть можливість знизити ризик розвитку нейро-, нефро- та ретинопатій, зумовлених оксидативно-нітративним стресом.

Ключові слова: цукровий діабет, козлятник лікарський (*Galega officinalis*), оксидативно-нітративний стрес, антиоксидантний ефект

Згідно з даними Атласу діабету Міжнародної федерації діабету за 2021 рік, близько 537 млн дорослого населення віком 20–79 років у світі хворіють на цукровий діабет (ЦД). Очікується, що до 2030 р. ця кількість зросте до 643 млн, а до 2045 р. – до 783 млн [10]. Таким чином, ЦД є однією з найважливіших проблем громадського здоров'я у світі. Три-вала гіперглікемія призводить до розвитку мікроангіопатій (ретинопатії та нефропатії) та

макроангіопатій (серцево-судинні захворювання), що є основними причинами смертності серед хворих на ЦД. Діабетична нефропатія, або діабетична хвороба нирок (ДХН) розвивається приблизно у 40 % пацієнтів, хворих на ЦД 2-го типу і у 30 % пацієнтів із ЦД 1-го типу. При цьому слід зазначити, що 10 % летальних наслідків ЦД 2-го типу пов'язують із нирковою недостатністю [11].

Гіперглікемія призводить до надмірного утворення активних форм кисню (АФО) та підвищення рівня цитокінів і хемокінів, зокрема, IL-6, MCP-1 (Monocyte chemoattractant protein 1), TGF- β (Transforming growth factor beta) та VEGF (Vascular endothelial growth factor), і як наслідок – до запалення, фіброзу та підвищеної проникності судин. Медіатори запалення сприяють мезангіальній проліферації, ураженню подоцитів, ниркових каналців та інфільтрації лейкоцитами, що спричиняє ушкодження нирок [6, 14]. Сучасні підходи до лікування ДХН головним чином спрямовані на зниження рівня глюкози у крові й артеріального тиску. Водночас численні клінічні й експериментальні дослідження *in vivo* та *in vitro* вказують на те, що рослинні лікарські засоби і їхні біоактивні інгредієнти мають здатність сповільнювати прогресування ДХН завдяки їхнім гіпоглікемічним, антиоксидантним, протизапальним і цитопротекторним властивостям. Лікарські рослини містять широкий спектр біологічно активних речовин, завдяки чому вони виявляють поліфункціональну дію.

Попередні дослідження показують, що антиоксидантна терапія захищає бета-клітини від апоптозу, викликаного оксидативним стресом, і зберігає функцію бета-клітин, а антиоксиданти зменшують ускладнення, пов'язані з діабетом [8].

Козлятник лікарський (*Galega officinalis* L.) здавна використовували у лікуванні легких форм ЦД. Проте наявність токсичних алкалоїдів у складі цієї рослини обмежувало її використання в терапевтичних кількостях. Застосовуючи метод фракціонування екстракту *G. officinalis* з метою видалення токсичних алкалоїдів [3], отримали безалкалоїдну фракцію, збагачену компонентами, що виявляють гіпоглікемічну й антиоксидантну дію і не є токсичними.

Метою роботи було дослідити вплив безалкалоїдної фракції екстракту козлятника лікарського (БФЕКЛ) на маркерні показники оксидативно-нітративного стресу в нирках щурів за умов експериментального цукрового діабету (ЕЦД).

Матеріали та методи

Дослідження проводили на щурах лінії Wistar, яких утримували у стандартних умовах віварію, дотримуючись загальноестичних принципів проведення експериментів на тваринах відповідно до “Загальних принципів роботи на тваринах”, затверджених I Національним конгресом з біоетики (Київ, Україна, 2001) і погоджених з положеннями “Європейської конвенції із захисту хребетних тварин, які використовуються в експериментальних та інших наукових цілях” (Страсбург, Франція, 1985).

ЕЦД індукували внутрішньоочеревинним введенням стрептозотину (Sigma, США) з розрахунку 5,5 мг (у 10 мМ цитратному буфері, pH 5,5) на 100 г маси тіла тварини. Розвиток ЕЦД контролювали за вмістом глюкози у крові, яку визначали глюкозооксидазним методом з використанням набору реактивів “Філісіт-Діагностика”, Україна. Через два тижні після індукції ЕЦД тваринам *per os* вводили БФЕКЛ у дозі 0,6 г на 1 кг маси тіла тварини впродовж 14 діб.

Тварин було поділено на 4 групи: перша – контроль; друга – контрольні тварини, яким упродовж 14 днів *per os* вводили БФЕКЛ; третя – тварини з ЕЦД; четверта – тварини з ЕЦД, яким вводили досліджуваний екстракт за вищезазначеною схемою.

У роботі застосовували козлятник лікарський, який було інтродуковано у Дослідній станції лікарських рослин Інституту агроєкології і природокористування Національної академії аграрних наук України. З надземної частини козлятника лікарського отримували безалкалоїдний екстракт за розробленою нами і запатентованою схемою [3]. Для підвищення седиментаційної стійкості БФЕКЛ застосовували рамноліпідний біокомплекс *Pseudomonas sp.* PS-17 із колекції мікроорганізмів Відділення фізико-хімії ГК ІнФОВ ім. Л. М. Литвиненка НАН України, описано у патенті [4].

Вміст ТБК-позитивних продуктів визначали згідно з методикою, описаною [2]. Сумарну активність NO-синтази (КФ 1.14.13.39) й активність індукційної NO-синтази визначали спектрофотометрично [2, 5].

Статистичний аналіз результатів проводили за допомогою Microsoft Excel. Обчислення основних статистичних показників проводили за безпосередніми кількісними даними, отриманими в результаті досліджень (середнє арифметичне значення та стандартне відхилення). Для оцінки достовірності відмінностей між альтернативними наборами даних застосовували однофакторний дисперсійний аналіз (ANOVA).

Результати і їхнє обговорення

Зважаючи на важливу роль оксидативно-нітративного стресу у виникненні та прогресуванні ускладнень ЦД, дослідили потенціал біологічно активних сполук БФЕКЛ пригнічувати накопичення кінцевих продуктів перекисного окиснення ліпідів (ПОЛ) – ТБК-активних продуктів.

Розвиток ЕЦД супроводжувався підвищенням вмісту ТБК-позитивних продуктів у нирках щурів (на 50 %), порівняно з контрольною групою (рис. 1). На фоні гіперглікемії активується низка альтернативних метаболічних шляхів перетворення глюкози, внаслідок чого відбувається надмірне утворення АФО. Унаслідок високої реакційної здатності АФО взаємодіють із різними компонентами клітини, насамперед із фосфоліпідами мембран, та індуюють їхнє окиснення [1].

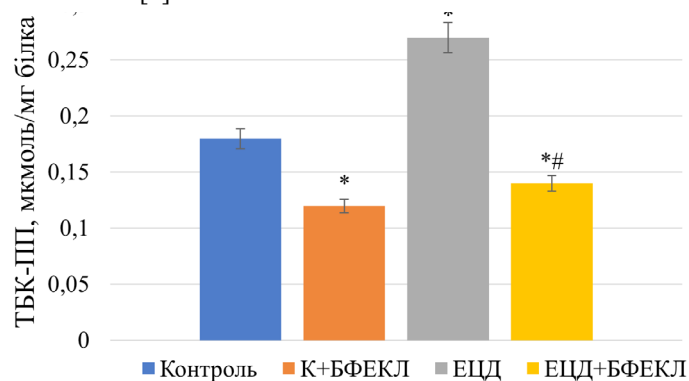


Рис. 1. Вміст ТБК-позитивних продуктів у нирках щурів у нормі, за умов ЕЦД і за введення БФЕКЛ.

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

Під час введення БФЕКЛ вміст продуктів ПОЛ знижувався у гомогенатах нирки здорових (на 33,3 %) і хворих на діабет (на 48,1 %) тварин, що підтверджує антиоксидантний потенціал біологічно активних речовин досліджуваного екстракту.

У патогенезі діабетичної нефропатії важливу роль відіграє нітроген (II) оксид (NO) – потужний ендogenousний вазодилататор, який регулює системний артеріальний тиск і функцію нирок [6]. Негативний вплив NO головним чином пов'язаний з утворенням

потужного прооксиданта – пероксинітриту (ONOO^-), який є продуктом взаємодії NO та супероксид-аніон радикала. Зростання вмісту ONOO^- спричиняє розвиток оксидативно-нітративного стресу та виникнення хронічних діабетичних ускладнень [15].

Нами було проведено визначення вмісту стабільних метаболітів NO – нітрит (NO_2^-) та нітрат-аніонів (NO_3^-) (рис. 2–3) і активності NO-синтази (рис. 4–5). Аналіз отриманих результатів показав підвищення вмісту нітрит-аніонів у гомогенатах нирок тварин з ЕЦД на 51 %, порівняно з контролем. Введення БФЕКЛ зумовило вірогідне зниження вмісту NO_2^- у хворих на діабет тварин на 65,5 %, проте ми не виявили статистично вірогідних змін цього показника у здорових тварин, яким вводили екстракт (рис. 2).

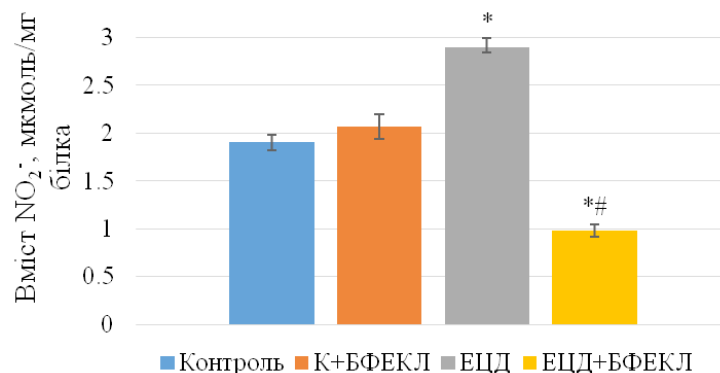


Рис. 2. Вміст нітрит-аніонів у гомогенатах нирки щурів у нормі, за умов ЕЦД і за введення БФЕКЛ.

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

У результаті проведених досліджень показано, що у тварин з ЕЦД на фоні підвищення вмісту нітрит-аніонів у гомогенатах нирок також зростає вміст нітрат-аніонів на 24,2 %, порівняно з контролем (рис. 2–3). Підвищення вмісту нітрит- і нітрат-аніонів у нирках, яке опосередковано свідчить про посилене утворення оксиду нітрогену (NO) в нирці, порушує функціональний стан цього органа і спричиняє патофізіологічні та морфологічні зміни за діабетичної нефропатії [9]. Після введення БФЕКЛ здоровим тваринам вміст NO_3^- істотно не змінювався, проте зниження цього показника відмічено у тварин з ЕЦД, яким вводили досліджуваний екстракт (на 41,5 % щодо діабету) (рис. 3).

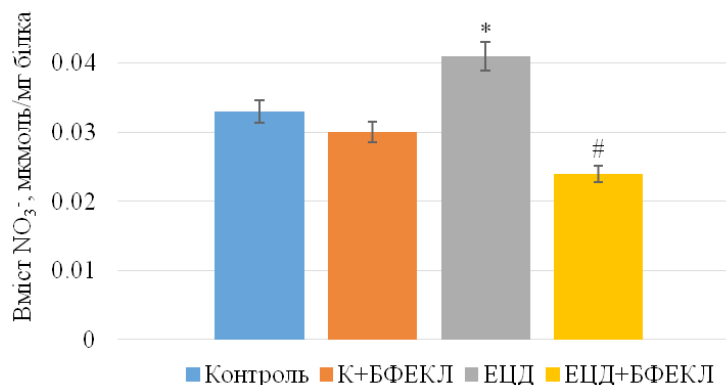


Рис. 3. Вміст нітрат-аніонів у гомогенатах нирки щурів у нормі, за умов ЕЦД та за введення БФЕКЛ.

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

В організмі людини і тварин NO синтезується з L-аргініну [12]. Цю реакцію каталізує фермент NO-синтаза (NOS). NO утворюється у багатьох тканинах за участю чотирьох різних ізоформ NOS: нейрональної NOS-1 (nNOS), індукцйбельної NOS-2 (iNOS), ендотеліальної NOS-3 (eNOS) і мітохондріальної NOS (mtNOS) [19]. Ізоформи nNOS і eNOS залежать від Ca^{2+} /кальмодулін, тоді як кальцій-незалежна iNOS регулюється різними цитокінами. У нирках високі рівні nNOS виявлено у структурі, яку називають щільна пляма (macula densa): eNOS міститься в клубочкових аферентних і еферентних артеріолах, а iNOS локалізується у мезенгіальних клітинах.

У результаті проведеного експерименту ми встановили підвищення активності сумарної NOS у нирках (на 34,4 %, порівняно з контролем), що узгоджується зі змінами вмісту стабільних метаболітів NO (рис. 2–4). Двотижневе введення БФЕКЛ зумовило вірогідне зниження активності досліджуваного ензиму у хворих на діабет тварин на 17,9 % щодо діабету (рис. 4). Цікаво, що у здорових тварин, яким вводили цей екстракт, відмічено незначне підвищення активності NO-синтази, що пояснює тенденцію до підвищення вмісту нітрит-аніонів у здорових тварин, яким вводили екстракт козлятника лікарського.

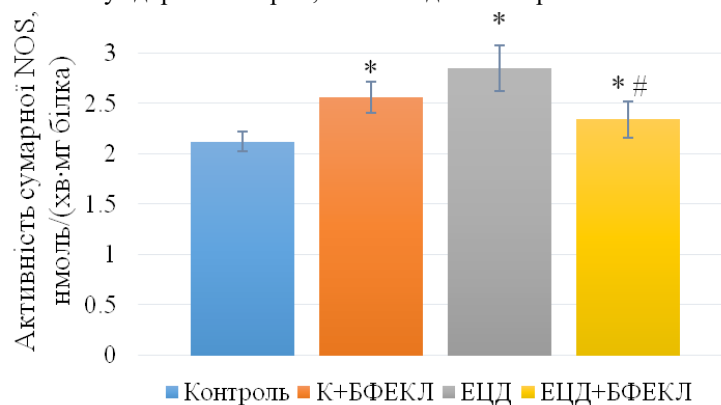


Рис. 4. Активність сумарної NO-синтази у нирках щурів у нормі, за умов ЕЦД та за введення БФЕКЛ. * – різниця вірогідна порівняно з контролем, $P < 0,05$; # – різниця вірогідна порівняно з ЕЦД, $P < 0,05$

Підвищення сумарної активності NO-синтази за умов ЕЦД встановлено на тлі зростання активності iNOS удвічі щодо контролю (рис. 5).

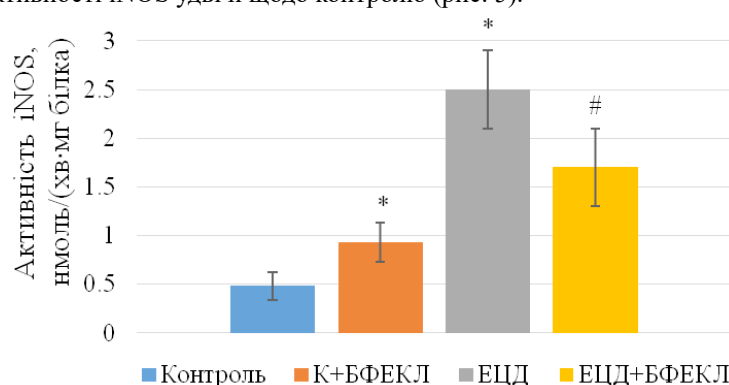


Рис. 5. Активність індукцйбельної NO-синтази в гомогенатах нирки щурів у нормі, за умов ЕЦД та за введення БФЕКЛ. * – різниця вірогідна порівняно з контролем, $P < 0,05$; # – різниця вірогідна порівняно з ЕЦД, $P < 0,05$

Активність cNOS при цьому знижувалася (рис. 6). За введення БФЕКЛ хворим на ЦД тваринам активність iNOS знижувалася на 32 % щодо діабету (рис. 5–6). Ми не виявили статистично вірогідних змін активності cNOS за умов введення екстракту козлятника лікарського здоровим і хворим на ЦД тваринам (рис. 6).

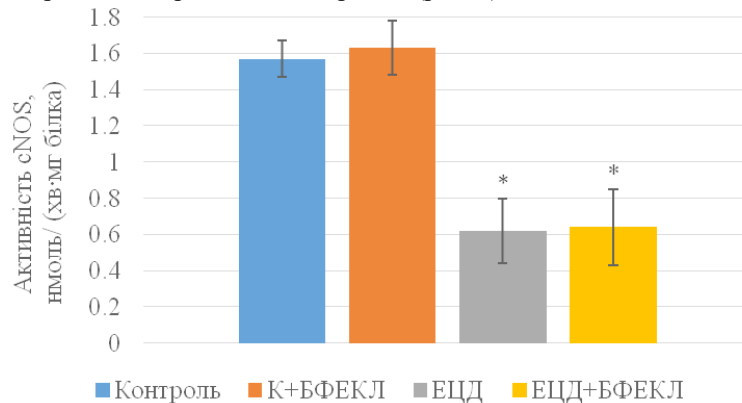


Рис. 6. Активність конститутивної NO-синтази в гомогенатах нирки щурів у нормі, за умов ЕЦД та за введення БФЕКЛ. * – різниця вірогідна порівняно з контролем, $P < 0,05$

Отже, за умов ЕЦД встановлено збільшення вмісту маркерних показників оксидативно-нітративного стресу – ТБК-позитивних продуктів, нітрит- і нітрат-аніонів та сумарної активності NO-синтази у нирках щурів. Збільшення вмісту стабільних метаболітів NO у нирках пов'язано зі збільшенням активності iNOS. Отримані результати узгоджуються з літературними даними, згідно з якими гіперглікемія посилює експресію iNOS, але не eNOS в інших тканинах [20]. Також на молекулярному рівні доведено роль активації c-Jun N-термінальної кінази (JNK1/2) в експресії гена iNOS, що індукується гіперглікемією [20]. JNK належить до родини стрес-активованих MAP-кіназ, які контролюють ріст, диференціювання, апоптоз клітин, розвиток запалення й інші внутрішньоклітинні процеси. JNK теж активують внутрішньоклітинний синтез NO, який є медіатором запалення, модифікує білки, пошкоджує нуклеїнові кислоти і бере участь у розвитку атеросклерозу [13].

Введення БФЕКЛ тваринам з ЕЦД зумовлювало зменшення вмісту нітрит- і нітрат-аніонів, активності індукбельної NO-синтази, а також вмісту ТБК-позитивних продуктів. Отримані результати підтверджують здатність біологічно активних речовин, наявних у складі безалкалоїдного екстракту *G. officinalis* пригнічувати прояви оксидативно-нітративного стресу в нирках за досліджуваної патології. У попередніх наших дослідженнях методом хроматомаспектрометрії визначено компонентний склад безалкалоїдного екстракту козлятника лікарського та виявлено у його складі сполуки з антиоксидантними властивостями, а саме фітол, флавоноїди, фенольні кислоти, вітамін Е [1, 10, 16]. Антиоксиданти слугують пасткою електронів і вільних радикалів, таким чином пригнічуючи окиснювальні процеси у клітині. Крім того, показано, що застосування антиоксидантів зумовлює інгібування JNK1/2 та пригнічує експресію гена iNOS, індуковану гіперглікемією [17, 20].

Отримані результати демонструють коригуючий вплив безалкалоїдного екстракту козлятника лікарського на прояви оксидативно-нітративного стресу в нирках щурів за умов ЕЦД. Встановлений антиоксидантний ефект досліджуваного екстракту вказує на те, що козлятник лікарський може слугувати джерелом біологічно активних речовин природного

походження, які ефективно запобігатимуть не лише гіперглікемії, а й розвитку оксидативно-нітративного стресу. Проведені дослідження вказують на перспективність застосування БФЕКЛ як основи для створення антидіабетичних препаратів і функціональних харчових продуктів для комплексної терапії та запобігання ускладненням цукрового діабету.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Лупак М. І., Хохла М. Р., Гачкова Г. Я. та ін. Безалкалоїдна фракція екстракту козлятника лікарського (*Galega officinalis* L.) попереджає оксидативний стрес в умовах експериментального цукрового діабету // Укр. біохім. журнал. 2015. 87. № 4. С. 78–86.
2. Сибірна Н. О., Маєвська О. М., Барська М. Л. Дослідження окремих біохімічних показників за умов оксидативного стресу: навч. посіб. Львів: Вид. центр ЛНУ ім. І. Франка, 2006. 60 с.
3. Патент на корисну модель 96839 Україна. Спосіб одержання безалкалоїдного екстракту з козлятника лікарського з антидіабетичною дією. Заявник і власник Львівський національний університет імені Івана Франка. – № u20140797890347; заявл. 15.07.2015; опубл. 25.02.2015, Бюл. № 4.
4. Патент на корисну модель UA 101202 U. Спосіб отримання фітопрепарату на основі безалкалоїдної фракції екстракту козлятника лікарського (*Galega officinalis* L.); заявл. 06.04.2015; опубл. 25.08.2015, Бюл. № 16. 18 с.
5. Dawson J., & Knowles R. G. Microtiter-Plate Assay of Nitric Oxide Synthase Activity. Molecular Biotechnology. 1999. 12 (3). P. 275–280. <https://doi.org/10.1385/MB:12:3:275>.
6. Efiog E. E., Bazireh H., Fuchs et al. Crosstalk of Hyperglycaemia and Cellular Mechanisms in the Pathogenesis of Diabetic Kidney Disease // Int. J. Mol. Sci. 25 (20). 10882. <https://doi.org/10.3390/ijms252010882>.
7. Federation ID. IDF Diabetes Atlas. 2021.
8. Kanwugu O. N., Glukhareva T. V., Danilova I. G. et al. Natural antioxidants in diabetes treatment and management: prospects of astaxanthin // Crit. Rev. Food Sci. Nutr. 2022. 62 (18). P. 5005–5028. doi: 10.1080/10408398.2021.1881434.
9. Khamaisi M., Keynan S., Bursztyn M. et al. Role of renal nitric oxide synthase in diabetic kidney disease during the chronic phase of diabetes // Nephron Physiol. 2006. 102 (3–4). P. 72–80. doi: 10.1159/000089946.
10. Kruk J., Aboul-Enein B. H., Duchnik E. et al. Antioxidative properties of phenolic compounds and their effect on oxidative stress induced by severe physical exercise // J. Physiol. Sci. 2022. 72. P. 19. <https://doi.org/10.1186/s12576-022-00845-1>.
11. Ma X., Ma J., Leng T. et al. Advances in oxidative stress in pathogenesis of diabetic kidney disease and efficacy of TCM intervention // Ren. Fail. 2023. 45 (1). – 2146512. doi: 10.1080/0886022X.2022.2146512.
12. Mogher Kh., Shoshana K., Michael B. Role of renal nitric oxide synthase in diabetic kidney disease during the chronic phase of diabetes // Nephron. Physiol. 2006. 102 (3–4). P. 72–80. doi: 10.1159/000089946.
13. Pal M., Febbraio M. A., Lancaster G. I. The roles of c-Jun NH2-terminal kinases (JNKs) in obesity and insulin resistance // J. Physiol. 2016. 594 (2). P. 267–279. doi: 10.1113/JP271457.
14. Rispoli R. M., Popolo A., De Fabrizio et al. Targeting Inflammatory Imbalance in Chronic Kidney Disease: Focus on Anti-Inflammatory and Resolution Mediators // Int. J. Mol. Sci. 2025. 26 (7). P. 3072. doi: 10.3390/ijms26073072.
15. Sokolovska J., Dekante A., Baumann L. et al. Nitric oxide metabolism is impaired by type 1 diabetes and diabetic nephropathy // Biomedical Reports. 2020. 12. P. 251–258. <https://doi.org/10.3892/br.2020.1288>.

16. Santos C. C., Salvadori M. S., Mota V. G. et al. Antinociceptive and Antioxidant Activities of Phytol In Vivo and In Vitro Models // *Neurosci. J.* 2013. 949452. doi: 10.1155/2013/949452.
17. Soskić S. S., Dobutović B. D., Sudar E. M. et al. Regulation of Inducible Nitric Oxide Synthase (iNOS) and its Potential Role in Insulin Resistance Diabetes and Heart Failure // *Open Cardiovasc Med. J.* 2011. 5. P. 153–63. doi: 10.2174/1874192401105010153.
18. Sun Y., Jin D., Zhang Z. et al. Effects of antioxidants on diabetic kidney diseases: mechanistic interpretations and clinical assessment // *Chin. Med.* 2023. 18. 3. P. 2–21. doi.org/10.1186/s13020-022-00700-w.
19. Syed M. A., Navatha Sh. Sh., Anik Karan S. M. et al. Nitric Oxide: Physiological Functions, Delivery, and Biomedical Applications // *Advanced Science.* 2023. 10. P. 30. doi: 10.1002/advs.202303259.
20. Yang P., Cao Y., Li H. Hyperglycemia induces inducible nitric oxide synthase gene expression and consequent nitrosative stress via c-Jun N-terminal kinase activation // *Am. J. Obstet Gynecol.* 2010. 203 (2). P. 185. doi: 10.1016/j.ajog.2010.05.003
21. Zahra M., Abrahamse H., George B. P. Flavonoids: Antioxidant Powerhouses and Their Role in Nanomedicine // *Antioxidants.* 2024. 13 (8). P. 922. doi.org/10.3390/antiox13080922.

Стаття надійшла до редакції 07.05.25

доопрацьована 19.05.25

прийнята до друку 20.05.25

INHIBITION OF DIABETES-INDUCED OXIDATIVE-NITRATIVE STRESS IN RAT KIDNEYS BY THE ALKALOID-FREE FRACTION OF *GALEGA OFFICINALIS* EXTRACT

H. Hachkova, N. Sybirna

*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: halyna.hachkova@lnu.edu.ua*

Oxidative-nitrative stress induced by hyperglycaemia plays a key role in the development of complications of diabetes mellitus (DM), in particular, nephropathy. Thus, it is important to study the antioxidant activity of various compounds, including natural antioxidants of plant origin, to reduce the risk of diabetic complications. The combination of antioxidants and traditional antidiabetic drugs will provide more effective glycaemic control, and naturally occurring drugs have fewer side effects.

The present study aims to investigate the corrective effect of alkaloid-free fraction (AFF) from *Galega officinalis* extract on the markers of oxidative and nitrative stress in the experimental diabetes mellitus (EDM) in the rat kidney. In this study, we used medicinal plant (*Galega officinalis* L.). This plant has long been used in folk medicine to treat mild forms of diabetes, but the content of toxic alkaloids limits the possibility of its use in therapeutic amounts. AFF enriched with components with potential hypoglycemic and antioxidant activity, and demonstrating no toxicity, was obtained from the aerial parts of *Galega officinalis*.

An increase in the levels of stable NO metabolites – nitrite and nitrate anions and the activity of inducible NO-synthase (iNOS) was observed in the kidneys of rats, which, along with elevated levels of TBARS (thiobarbituric acid reactive substances), indicates the development of oxidative-nitrative stress under experimental diabetes mellitus (EDM) conditions. A reduction in nitrite and nitrate anion content, NOS activity, and TBARS levels was

noted in diabetic animals treated with the AFF from *Galega officinalis* extract for 14 days. The obtained results confirm the antioxidant properties of AFF from *G. officinalis* extract under diabetic conditions. The main active components of *G. officinalis* extract responsible for its antioxidant activity are phytol, flavonoids, and phenolic acids. The combination of hypoglycemic and antioxidant effects of AFF from *G. officinalis* extract may not only contribute to the compensation of hyperglycemia but also reduce the risk of developing diabetes-associated complications such as neuropathy, nephropathy, and retinopathy caused by oxidative-nitrative stress.

Keywords: diabetes mellitus, *Galega officinalis*, oxidative and nitrative stress, antioxidant effect

ЗАПЛАВНА ЛІСОВА ТА ЧАГАРНИКОВА РОСЛИННІСТЬ ДОЛИНИ Р. ДНІСТЕР

Л. Борсукевич^{1,2}, А. Прокопів¹

¹Ботанічний сад Львівського національного університету
імені Івана Франка

вул. Черемшину, 44, Львів 79014, Україна

²Інститут екології Карпат НАН України

вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна

e-mail: lborsukiewicz@gmail.com, liubov.borsukevych@lnu.edu.ua, andriy.
prokopiv@lnu.edu.ua

Стаття присвячена дослідженню заплавної деревної та чагарникової рослинності долини р. Дністер на території України. Річка Дністер – друга за розмірами річка в Україні, у межах якої довжина Дністра становить 705 км. Аналіз здійснено на основі власних геоботанічних описів, зібраних під час польових досліджень 2018–2022 рр. Загалом виконано 95 геоботанічних описів, більшість із яких зосереджені в західних регіонах України, невелика частина – на території Одеської області в нижній частині Дністра. У результаті проведеного аналізу ми виділили 2 класи, 5 союзів, 7 асоціацій і 1 угруповання заплавної деревної та чагарникової рослинності в долині р. Дністер. У роботі наведено характеристики синтаксонів і екологічні характеристики їхніх місцезростань. На основі здійсненого ДСА-ординаційного аналізу виявлено основні екологічні фактори, які визначають диференціацію та мінливість рослинності. Встановлено, що основні екологічні фактори, які впливають на екологічну і територіальну диференціацію дослідженого типу рослинності, – це вологість ґрунту, забезпеченість його поживними речовинами, а також освітленість місцезростань. Наше дослідження також дало нам змогу схарактеризувати географічний розподіл рослинних асоціацій, визначити їхні діагностичні, константні та домінантні види. Встановлено, що найбільш рідкісними серед дослідженого типу рослинності є ліси класу *Alno glutinosae-Populetea albae*, зокрема, асоціації *Ficario vernaе-Ulmetum campestris*, які відомі лише з одного локалітету. У складі цих лісів налічується значна кількість ефемероїдів і рідкісних видів рослин, тому в місцях їхнього виявлення необхідно створювати заповідні об'єкти. Найтипівішими для долини р. Дністер є угруповання зі *Salix x rubens*. Простежується географічна диференціація угруповань. Зокрема, ценози асоціації *Salicetum triandrae* та *Salicetum purpureae* залучені до західних регіонів України, а *Salicetum albae* – до причорноморської частини Дністра.

Ключові слова: долина р. Дністер, заплава, рослинність, класифікація, ординація

Дністер – друга за протяжністю річка України. Її загальна довжина становить 1352 км (на території України – 705 км). Зокрема, ділянка річки завдовжки 225 км – це державний кордон між Україною та Молдовою, а частина річки завдовжки 475 км повністю пролягає по території Молдови.

Басейн Дністра за умовами живлення, орографічними та кліматичними особливостями поділяється на три частини: верхню – гірську, або Карпатську; середню, або Подільську;

© Борсукевич Л., Прокопів А., 2025

нижню, або Причорноморську. Витоки Дністра містяться в Карпатах, біля с. Вовче Турківського району Львівської області на висоті 700 м н. р. м. У верхній карпатській частині (до м. Старий Самбір Львівської області) Дністер є гірською річкою з вузькою V-подібною долиною і шириною русла 10–15 м. Нижче с. Нижнів Тлумацького району Івано-Франківської області Дністер набуває характеру рівнинної річки. У середній Подільській частині долина розширюється до 5–9 км, ширина русла – до 30–100 м, а нижче м. Могилів-Подільський Вінницької області долина річки звужується й поглиблюється, подекуди набуваючи каньйоноподібної форми завширшки 0,4–1,5 км. Русло тут дуже звивисте, у місцях виходу кристалічних порід є пороги. У нижній течії Дністер перетинає Причорноморську низовину. Долина розширюється, досягаючи поблизу гирла 16–22 км, ширина русла 100–200 м. Впадає р. Дністер у Дністровський лиман, з'єднаний з Чорним морем [4].

Вузька долина річки у верхній, гірській частині Дністра, каньйоноподібна її форма у середній ділянці й антропогенна трансформація території на пологих берегах річки зумовила те, що загалом у долині Дністра є небагато лісів. Ці порівняно малі ділянки розташовані, як правило, безпосередньо на берегах річки або ж на стрімких схилах каньйону. Однак вони виконують значну водорегулюючу й охоронну функцію, особливо в рівнинних областях, де відсоток лісової рослинності, як правило, низький. Тому дослідження їхнього флористичного та ценотичного багатства є особливо актуальними.

Заплавну деревну та чагарникову рослинність долини р. Дністер розглядаємо практично вперше. Деякі дослідження були нещодавно проведені Ю. Розенбліт на території Дністровського каньйону [2]. У своїй роботі авторка хоч і наводить синтаксономію заплавних угруповань досліджуваної території, однак лісову та чагарникову рослинність класифікує до рівня союзу. Рослинність Нижньодністровських плавнів вивчав В. Ткаченко [3]. Він не виділяв синтаксонів, оскільки у своїй роботі використав домінуючу класифікацію. Однак автор зазначив, що в цій частині Дністра лісова рослинність мало виражена і представлена переважно вербовими й тополевыми лісами. В'язово-дубові ліси, згідно з даними автора, були відомі лише з кількох локалітетів.

Проведене нами дослідження допоможе з'ясувати ботаніко-географічні особливості та спорідненості в межах даного типу організації рослинності, а також провести порівняльний аналіз із заплавною деревною рослинністю долин інших річок, з подібними та відмінними екологічними умовами місцезростань.

Матеріал і методика

Дослідження проводили упродовж 2018–2022 рр. маршрутним методом. Спостереженнями було охоплено різні типи заплавних лісів долини р. Дністер. Фітоценотичні описи здійснювали з використанням методики Браун–Бланке. На основі обробки 95 власних геоботанічних описів складено синтаксономічну схему рослинності. Розмір описових ділянок, на яких виконували геоботанічні описи, залежав від типу рослинності: опис чагарникової рослинності здійснювали на площі 100 м², лісової – на площі 200 м². Зібрані описи зберігали у форматі бази даних, створеної за допомогою Turboveg for Windows 2.92 [9], після чого обробляли у програмі Juice 7.1 [12].

Для аналізу описів використовували модифікований алгоритм TWINSPAN [11] із трьома рівнями зрізу псевдовидів (0, 5, 25 %). Віттекерову бегу застосовували як міру гетерогенності кластерів. Структуру кластерів аналізували за діагностичними, константними і домінуючими видами. Як діагностичний параметр використовували коефіцієнт вірності ϕ_i [6]. Його порогове значення приймали на рівні 0,25, високодіагностичними видами вважали ті, у яких даний коефіцієнт перевищував 0,5 (їх у тексті виділено жирним шрифтом).

Види з недостовірним діагностичним значенням на основі точного тесту Фішера ($P < 0,01$) відкидали. Для визначення вищих синтаксонів використовували зведення по рослинності Європи [10]. Для визначення нижчих одиниць рослинності на рівні асоціації застосовували «Продромус рослинності України» [1]. Для визначення та проєкції векторів провідних факторів диференціації угруповань використовували екологічні шкали Г. Елленберга [8]. Номенклатуру таксонів наведено за базою Euro+Med (<https://euoplusmed.org>).

Результати і їхнє обговорення

На основі результатів обробки зібраних фітоценотичних даних складено синтаксономічну схему заплавної та чагарникової рослинності долини р. Дністер.

СИНТАКСОНОМІЧНА СХЕМА ЗАПЛАВНОЇ ДЕРЕВНОЇ ТА ЧАГАРНИКОВОЇ РОСЛИННОСТІ ДОЛИНИ Р. ДНІСТЕР

Salicetea purpureae Moor 1958

Salicetalia purpureae Moor 1958

Salicion traindrae T. Müller et Görs 1958.

Salicetum triandrae Malcuit ex Noirfalise in Lebrun et al. 1955

Salicion albae Soó 1951

Угруповання з *Salix x rubens*

Salicetum albae Issler 1926

Populetum nigro-albae Slavnić 1952

Salicion elaeagno-daphnoidis (Moor 1958) Grass in Mucina et al. 1993

Salicetum purpureae Wendelberger-Zelinka 1952

Alno glutinosae-Populetea albae P. Fukarek et Fabijanić 1968

Alno-Fraxinetalia excelsioris Passarge 1968

Alnion incanae Pawłowski et al. 1928

Stellario nemorum-Alnetum glutinosae Lohmeyer 1957

Fraxino-Quercion roboris Passarge 1968

Ficario vernae-Ulmetum campestris Knapp ex Medwecka-Kornaś 1952

Fraxino pannonicarum-Ulmetum glabrae Aszód 1935 corr. Soó 1963

Вербові заплавні ліси класу *Salicetea purpureae* формуються на важких, багатих на алювіальні відклади, мулуватих болотних або супісчаних ґрунтах, переважно по берегах великих рівнинних річок, у заплавах. Угруповання сформовані видами дерев і чагарників, які здатні витримувати часте й тривале затоплювання поверхневими або ґрунтовими водами. Одним із основних факторів їхнього розвитку є значне, протягом року, коливання рівня підземних вод і щорічне, внаслідок весняних повеней, відкладення седименту [1]. Основними ценозоутворювачами є верби, зокрема, *Salix alba*, *S. fragilis* і їхній гібрид *S. x rubens*, а також тополі: *Populus alba*, *P. nigra* та їхні гібриди *P. x canadensis* і *P. x canescens*. У передгірному поясі як домішок трапляються *Alnus incana*, *Padus avium* або *Fraxinus excelsior*. Рослинність класу представлена трьома союзами: *Salicion albae* (охоплює заплавні вербові ліси), *Salicion elaeagno-daphnoidis* та *Salicion triandrae* (охоплюють заплавні передгірні та рівнинні чагарникові угруповання). Рослинність класу представлена в кластерах 1–4 та 8 (див. таблицю).

Заплавні ліси класу *Alno glutinosae-Populetea albae* поширені в помірній і бореальній зоні Європи, як на рівнинних територіях, так і на низькогір'ї. У їхньому складі переважають вільхи (*Alnus glutinosa*, *A. incana*), ясени (*Fraxinus angustifolia*, *F. excelsior*), в'язи (*Ulmus laevis*, *U. minor*) і дуб (*Quercus robur*). Для місцезростань, у яких формується цей тип лісів, характерна регулярна, відносно короткочасна, весняна повінь і коливання рівня ґрунтових вод упродовж року. Трав'яний ярус складається з видів широкої екологічної амплітуди: водно-болотних, лісових, лучних. Поблизу верхньої межі поширення у складі угруповань класу помітнішою стає участь високогірних видів [7, 13]. Рослинність класу представлено у кластерах 5–7 (див. таблицю).

Скорочена синоптична таблиця асоціацій заплавних лісів і чагарників р. Дністер

Номер синтаксону	1	2	3	4	5	6	7	8
Кількість описів	18	31	8	4	8	5	7	14
Д. в. ass. <i>Salicetum triandrae</i>								
<i>Salix viminalis</i>	79.8	---	---	---	---	---	---	---
<i>Salix triandra</i>	58.8	---	---	---	---	---	---	---
<i>Myosotis palustris</i>	54.2	---	---	---	---	---	---	---
<i>Rorippa amphibia</i>	51.9	---	---	---	---	---	---	---
<i>Butomus umbellatus</i>	50.2	---	---	---	---	---	---	---
<i>Plantago intermedia</i>	43.3	---	---	---	---	---	---	---
<i>Lycopus europaeus</i>	33.2	---	---	---	---	---	---	---
<i>Dicranella species</i>	31.4	---	---	---	---	---	---	---
<i>Bryum argenteum</i>	31.4	---	---	---	---	---	---	---
<i>Poa annua</i>	31.4	---	---	---	---	---	---	---
<i>Rumex confertus</i>	31.4	---	---	---	---	---	---	---
<i>Aethusa cynapium</i>	31.4	---	---	---	---	---	---	---
<i>Echinochloa crusgalli</i>	30.5	---	---	---	---	---	---	---
<i>Artemisia annua</i>	30.5	---	---	---	---	---	---	---
<i>Aster novi-belgii</i>	26.3	---	---	---	---	---	---	---
Д. в. <i>Salix</i> x <i>rubens</i> communities								
<i>Salix rubens</i>	---	60.7	---	---	---	---	---	---
<i>Urtica dioica</i>	---	40.3	---	---	---	---	---	---
<i>Sambucus nigra</i>	---	34.1	---	---	---	---	---	---
<i>Chaerophyllum bulbosum</i>	---	30.1	---	---	---	---	---	---
<i>Chelidonium majus</i>	---	29.7	---	---	---	---	---	---
Д. в. ass. <i>Salicetum albae</i>								
<i>Salix alba</i>	---	---	69.3	---	---	---	---	---
<i>Stachys palustris</i>	---	---	68.3	---	---	---	---	---
<i>Phragmites australis</i>	---	---	51.3	---	---	---	---	---
<i>Carex elata</i>	---	---	47.5	---	---	---	---	---
<i>Pastinaca sativa</i>	---	---	47.5	---	---	---	---	---
<i>Thelypteris palustris</i>	---	---	47.5	---	---	---	---	---
<i>Euphorbia palustris</i>	---	---	47.3	---	---	---	---	---
<i>Persicaria amphibia</i>	---	---	37.3	---	---	---	---	---
Д. в. ass. <i>Populetum nigro-albae</i>								
<i>Populus alba</i>	---	---	---	81.8	19.8	---	---	---
<i>Aristolochia clematitis</i>	---	---	---	71.2	---	---	---	---
<i>Carduus crispus</i>	---	10.8	---	57.3	---	---	---	---
<i>Althaea officinalis</i>	---	---	---	47.5	---	---	---	---
<i>Chaiturus marrubiastrum</i>	---	---	---	47.5	---	---	---	---
<i>Poa palustris</i>	---	---	---	37.6	24.2	---	---	---
Д. в. ass. <i>Fraxino pannonicarum-Ulmetum glabrae</i>								
<i>Fraxinus angustifolia</i>	---	---	---	---	71.4	---	---	---
<i>Stellaria media</i>	---	---	---	---	63.4	---	---	---
<i>Pyrus communis</i>	---	---	---	---	58.3	---	---	---
<i>Lamium purpureum</i>	---	---	---	---	47.5	---	---	---
<i>Scutellaria hastifolia</i>	---	---	---	---	41.8	---	---	---
<i>Acer negundo</i>	---	---	---	---	38.5	---	---	---
<i>Morus nigra</i>	---	---	---	---	27.8	---	---	---

					Продовження таблиці		
<i>Arctium tomentosum</i>	---	---	---	---	26.2	---	---
Д. в. ass. <i>Stellario nemorum-Alnetum glutinosae</i>							
<i>Athyrium filix-femina</i>	---	---	---	---	---	88.2	---
<i>Galeobdolon luteum</i>	---	---	---	---	---	86.2	---
<i>Glechoma hirsuta</i>	---	---	---	---	---	82	---
<i>Geum rivale</i>	---	---	---	---	---	75.3	---
<i>Dryopteris carthusiana</i>	---	---	---	---	---	73	---
<i>Stellaria holostea</i>	---	---	---	---	---	70.3	---
<i>Melandrium dioicum</i>	---	---	---	---	---	60.7	---
<i>Stachys sylvatica</i>	---	---	---	---	---	60.7	---
<i>Grossularia reclinata</i>	---	---	---	---	---	60.7	---
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	---	---	---	---	---	60.7	---
<i>Dryopteris filix-mas</i>	---	---	---	---	---	57.8	---
<i>Asarum europaeum</i>	---	---	---	---	---	55	---
<i>Filipendula ulmaria</i>	---	---	---	---	---	55	---
<i>Stellaria nemorum</i>	---	---	---	---	---	53.5	---
<i>Rubus idaeus</i>	---	---	---	---	---	52.4	---
<i>Alnus glutinosa</i>	---	---	---	---	---	51	---
Д. в. ass. <i>Ficario vernaе-Ulmetum campestris</i>							
<i>Carex sylvatica</i>	---	---	---	---	---	98.2	---
<i>Scilla bifolia</i>	---	---	---	---	---	91.7	---
<i>Acer campestre</i>	---	---	---	---	---	81.4	---
<i>Tilia cordata</i>	---	---	---	---	---	73.4	---
<i>Circaea lutetiana</i>	---	---	---	---	---	66.2	---
<i>Anthriscus sylvestris</i>	---	---	---	---	---	64	---
<i>Galanthus nivalis</i>	---	---	---	---	---	62.9	---
<i>Viola reichenbachiana</i>	---	---	---	---	---	62.9	---
<i>Geum urbanum</i>	---	---	---	---	---	60.6	---
<i>Carex remota</i>	---	---	---	---	---	60.2	---
<i>Carpinus betulus</i>	---	---	---	---	---	57.2	---
<i>Ulmus minor</i>	---	---	---	---	---	54.1	---
<i>Ranunculus lanuginosus</i>	---	---	---	---	---	50.9	---
<i>Corydalis cava</i>	---	---	---	---	---	50.9	---
<i>Ajuga genevensis</i>	---	---	---	---	---	50.9	---
<i>Gagea lutea</i>	---	---	---	---	---	49.2	---
<i>Leucojum vernum</i>	---	---	---	---	---	47.6	---
<i>Ulmus glabra</i>	---	---	---	---	---	45.5	---
<i>Adoxa moschatellina</i>	---	---	---	---	---	35.6	---
<i>Lamium maculatum</i>	---	17.4	---	---	---	33.7	---
Д. в. ass. <i>Salicetum purpureae</i>							
<i>Salix purpurea</i>	---	---	---	---	---	---	70
<i>Rumex sanguineus</i>	---	---	---	---	---	---	47.9
<i>Inula britannica</i>	---	---	---	---	---	---	45.5
<i>Potentilla reptans</i>	---	---	---	---	---	---	44.6
<i>Veronica filiformis</i>	---	---	---	---	---	---	44.3
<i>Trifolium pratense</i>	---	---	---	---	---	---	43.9
<i>Ranunculus acris</i>	---	---	---	---	---	---	43.9
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	---	---	---	---	---	---	43.9
<i>Plantago major</i>	---	---	---	---	---	---	43.9
<i>Lysimachia nummularia</i>	---	---	---	---	---	---	42.6
<i>Chaerophyllum aromaticum</i>	---	---	---	---	---	---	42.1
<i>Vicia cracca</i>	---	---	---	---	---	---	40.1
<i>Carex hirta</i>	---	---	---	---	---	---	38.6
<i>Salvia glutinosa</i>	---	---	---	---	---	---	37.8
<i>Tanacetum vulgare</i>	---	---	---	---	---	---	37.8
<i>Eleocharis palustris</i>	---	---	---	---	---	---	37.5
<i>Mentha arvensis</i>	---	---	---	---	---	---	37.5
<i>Angelica sylvestris</i>	---	---	---	---	---	---	37
<i>Acer pseudoplatanus</i>	---	---	---	---	---	---	35.7
<i>Cruciata glabra</i>	---	---	---	---	---	---	35.7

Закінчення таблиці						
<i>Hypericum perforatum</i>	---	---	---	---	---	35.7
<i>Daucus carota</i>	---	---	---	---	---	35.7
<i>Cardaminopsis halleri</i>	---	---	---	---	---	35.7
<i>Prunella vulgaris</i>	---	---	---	---	---	35.7
<i>Plagiomnium affine</i>	---	---	---	---	---	35.7
<i>Calliergonella cuspidata</i>	---	---	---	---	---	35.7
<i>Oenothera biennis</i>	---	---	---	---	---	35.7
<i>Cardamine flexuosa</i>	---	---	---	---	---	35.7
<i>Achillea millefolium</i>	---	---	---	---	---	35.7
<i>Geranium robertianum</i>	---	---	---	---	---	35.7
<i>Leucanthemum vulgare</i>	---	---	---	---	---	35.7
<i>Galium mollugo</i>	---	---	---	---	---	35.7
<i>Medicago lupulina</i>	---	---	---	---	---	35.7
<i>Potentilla anserina</i>	---	---	---	---	---	33.2
<i>Equisetum palustre</i>	---	---	---	---	---	33.2
<i>Veronica chamaedrys</i>	---	---	---	---	---	32.2
<i>Mentha longifolia</i>	---	---	---	---	---	31
<i>Torilis japonica</i>	---	---	---	---	---	30.7
<i>Heracleum sosnowskyi</i>	---	---	---	---	---	27.1
<i>Tussilago farfara</i>	---	---	---	---	---	25.9
Д. в. для більш як одного синтаксону						
<i>Bidens frondosa</i>	46.9	---	---	---	---	33
<i>Persicaria maculata</i>	42.5	---	---	---	---	36.6
<i>Echinocystis lobata</i>	35.7	35.4	---	---	---	---
<i>Rorippa sylvestris</i>	35	---	---	---	---	25.2
<i>Phalaroides arundinacea</i>	34.9	---	39.1	---	---	---
<i>Ranunculus repens</i>	32.9	---	---	---	---	43
<i>Cyclachaena xanthiifolia</i>	30.7	---	---	---	---	42.9
<i>Agrostis stolonifera</i>	28.5	---	---	---	---	69.1
<i>Phalacrolooma annuum</i>	27.1	---	---	---	---	32.7
<i>Amorpha fruticosa</i>	---	---	35.8	---	35.8	---
<i>Cirsium setosum</i>	---	---	29.6	44.1	---	---
<i>Carex acutiformis</i>	---	---	29.2	---	29.2	---
<i>Lysimachia vulgaris</i>	---	---	25.7	48.5	---	---
<i>Ulmus laevis</i>	---	---	---	44.7	66.7	---
<i>Populus nigra</i>	---	---	---	38.5	25	---
<i>Carex brizoides</i>	---	---	---	29.3	---	58
<i>Taraxacum officinale</i>	---	---	---	---	42.8	26.5
<i>Milium effusum</i>	---	---	---	---	74.5	34.4
<i>Anemonoides nemorosa</i>	---	---	---	---	64.8	64.8
<i>Padus avium</i>	---	---	---	---	60	48.1
<i>Corylus avellana</i>	---	---	---	---	49.2	66.9
<i>Polygonatum multiflorum</i>	---	---	---	---	47.5	44.5
<i>Paris quadrifolia</i>	---	---	---	---	43.6	55.2
<i>Ajuga reptans</i>	---	---	---	---	42.4	27
<i>Ficaria verna</i>	---	---	---	---	40.8	57.2
<i>Quercus robur</i>	---	---	---	---	40.7	57.1
<i>Urtica galeopsifolia</i>	---	---	---	---	39.7	37
<i>Aegopodium podagraria</i>	---	13.3	---	---	37.7	37.7
<i>Isopyrum thalictroides</i>	---	---	---	---	36.8	40.3
<i>Euonymus europaea</i>	---	---	---	---	33.3	37.8
<i>Pulmonaria obscura</i>	---	---	---	---	28.5	62.8

Примітки: Номери синтаксонів: 1 – *Salicetum triandrae*; 2 – *Salix rubens* comm.; 3 – *Salicetum albae*; 4 – *Populetum nigro-albae*; 5 – *Fraxino pannonicae-Ulmetum glabrae*; 6 – *Stellario nemorum-Alnetum glutinosae*; 7 – *Ficario vernaе-Ulmetum campestris*; 8 – *Salicetum purpureae*

Цифри представляють вірність у відсотках

Види впорядковано за спаданням коефіцієнта ϕ_{hi}

Види з вірністю < 25 не включено в таблицю

Кластер 1. Асоціація *Salicetum triandrae*

Діагностичні види: *Aethusa cynapium*, *Agrostis stolonifera*, *Artemisia annua*, *Aster novi-belgii*, *Bidens frondosa*, *Butomus umbellatus*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Echinochloa crusgalli*, *Echinocystis lobata*, *Lycopus europaeus*, *Myosotis palustris*, *Persicaria maculata*, *Phalacrologon annuum*, *Phalaroides arundinacea*, *Plantago intermedia*, *Poa annua*, *Ranunculus repens*, *Rorippa amphibia*, *Rorippa sylvestris*, *Rumex confertus*, *Salix triandra*, *Salix viminalis*; *Bryum argenteum*, *Dicranella* sp.

Угрупування асоціації залучено до вологих мулистоболотних і лучноболотних ґрунтів. Потребують тривалого заплавного режиму, тому найчастіше трапляються на пологих берегах річок, їхніх рукавів, а також заплавних озер і заток. Ценози переважно двоярусні. Загальне проєктивне покриття чагарникового ярусу від 60 до 100%. Угрупування флористично багаті, налічують до 30 видів на 100 м². Трав'яний ярус зазвичай зімкнутий, за наявності щорічних повеней у ньому переважають гідрофільні види, в умовах зниження заплавного режиму здебільшого представлені види-нітрофіли, такі як *Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica*, *Rubus caesius*. Характерною ознакою є наявність ліан *Calystegia sepium*, *Echinocystis lobata* і *Humulus lupulus*. Ценози поширені переважно у середній рівнинній частині долини р. Дністер, на пологих берегах. Як у гірських регіонах, так і у Причорномор'ї ці угруповання трапляються рідко.

Кластер 2. Угрупування з *Salix x rubens*

Діагностичні види: *Chaerophyllum bulbosum*, *Chelidonium majus*, *Echinocystis lobata*, *Salix rubens*, *Sambucus nigra*, *Urtica dioica*.

Станом на сьогодні угруповання з *Salix x rubens* (гібрид між *Salix alba* та *S. fragilis*) не виділяють в окрему синтаксономічну одиницю рангу асоціації, хоча вони досить чітко відрізняються від угруповань як асоціації *Salicetum albae*, так і *Salicetum fragilis*. Також в угрупованнях *Salix x rubens* немає низки видів, характерних для більш мезофітної асоціації *Poo nemoralis-Salicetum albae* Shevchyk et Solomakha 1996, описаної з Канівського заповідника [5]. На території Словаччини в регіонах з меншою інтенсивністю паводкового режиму і там, де водний режим змінився, виділяють варіант асоціації *Salicetum albae* з *Glechoma hederacea*. У ньому відзначають більшу кількість мезофітних (*Brachypodium sylvaticum*, *Chaerophyllum bulbosum*), рудеральних видів (*Geum urbanum*, *Glechoma hederacea*, *Stellaria media*) та інвазивних неофітів (*Impatiens glandulifera*, *I. parviflora*, *Acer negundo*, *Solidago gigantea*), що за видовим складом і екологічними умовами схоже на угруповання, описані нами. Вони трапляються по всій долині р. Дністер. Найпоширеніший тип серед заплавних лісів в Україні загалом.

Кластер 3. Асоціація *Salicetum albae*

Діагностичні види: *Amorpha fruticosa*, *Carex acutiformis*, *Carex elata*, *Cirsium setosum*, *Euphorbia palustris*, *Lysimachia vulgaris*, *Pastinaca sativa*, *Persicaria amphibia*, *Phalaroides arundinacea*, *Phragmites australis*, *Salix alba*, *Stachys palustris*, *Thelypteris palustris*.

Угрупування асоціації пов'язані переважно з низькими берегами великих річок, зниженими і заболоченими берегами лиманів, озер та островів із періодичним затопленням і піщаними лучноболотними й болотними ґрунтами. Ценози здебільшого багаторусні. Середня видова насиченість – 23–35 видів на 200 м². Деревний ярус утворений *Salix alba*, іноді з домішкою різних видів тополь. Зімкненість крон досить висока (до 80 %) у молодих насадженнях, з віком розріджується до 30–60 %. Чагарниковий ярус зазвичай не дуже розвинутий, має зімкненість 20–30 %. Він утворений *Salix cinerea*, *S. triandra*, в південних регіонах – *Amorpha fruticosa*. Травостій заввишки 70–150 (200) см двоярусний, складений

переважно видами гігрофітного флорокомплексу (*Carex acutiformis*, *Stachys palustris*, *Phragmites australis*). Загальне проєктивне покриття – 60–90 %. Окрім діагностичних видів класу *Salicetea purpureae*, у трав'яному ярусі представлена велика кількість мезофітів. у долині р. Дністер угруповання пов'язані переважно з причорноморською її частиною.

Кластер 4. Асоціація *Populetum nigro-albae*

Діагностичні види: *Althaea officinalis*, *Aristolochia clematitis*, *Carduus crispus*, *Carex brizoides*, *Chaiturus marrubiastrum*, *Cirsium setosum*, *Lysimachia vulgaris*, *Poa palustris*, *Populus alba*, *Populus nigra*, *Ulmus laevis*.

Угруповання асоціації трапляються в умовах періодичного затоплення, у зоні нетривалого впливу заплавного режиму. Вони займають підвищені ділянки з дерново-піщаними і лучно-болотними ґрунтами. У трьох'ярусних ценозах в середньому трапляється 20–30 видів на 200 м². Деревний ярус утворений діагностичним видом *Populus alba*, іноді з незначною домішкою *P. nigra*. Зімкненість крон невисока – 40–60 %. Чагарниковий ярус зазвичай добре сформований (50–90 %), утворений *Amorpha fruticosa*, *Swida sanguinea*, *Sambucus nigra*. Трав'яний ярус заввишки до 1,5 (3) м та з покриттям 50–70 % складений видами широкої екологічної амплітуди щодо вологості ґрунтів і трофності середовища (*Phragmites australis*, *Aristolochia clematitis*, *Lysimachia vulgaris* та ін.) та представлений двома під'ярусами. Загалом ці угруповання не характерні для Заходу України і трапляються досить рідко через трансформацію відносно сухих родючих заплавних ґрунтів. Були виявлені тільки на території Чернівецької та Одеської областей.

Кластер 5. Асоціація *Fraxino pannonicae-Ulmetum glabrae*

Діагностичні види: *Acer negundo*, *Amorpha fruticosa*, *Arctium tomentosum*, *Carex acutiformis*, *Fraxinus angustifolia*, *Lamium purpureum*, *Morus nigra*, *Populus nigra*, *Pyrus communis*, *Scutellaria hastifolia*, *Stellaria media*, *Taraxacum officinale*, *Ulmus laevis*.

Угруповання асоціації формуються на підвищених берегах островів, грядках з дерново-піщаними або лучно-болотними ґрунтами, в умовах незначного заплавного режиму. Угруповання досить флористично бідні, в середньому налічується до 20 видів на 200 м². Деревний ярус загальним покриттям 50–80 % утворений переважно *Fraxinus angustifolia*, з великим покриттям трапляється *Acer negundo*. Чагарниковий ярус не сформований, він заввишки 2,5–3,0 м, утворений *Amorpha fruticosa*, *Acer negundo* та *Pyrus communis*. Трав'яний ярус із покриттям до 80 % та заввишки до 50 см, зазвичай одноярусний, представлений переважно видами-мезофітами з широкою екологічною амплітудою. Трапляється лише в нижній частині Дністра на території Одеської області.

На півдні України формуються нетипові угруповання цієї асоціації, зі значним траплянням тополь *Populus nigra* та *P. alba*, а також за відсутності більшості лісових видів і за наявності низки адвентивних рослин. На території Словаччини такі угруповання залучають до субасоціації *Fraxino pannonicae-Ulmetum populetosum* (Jurko 1958) Džatko 1972, яку в минулому виділяли як окрему асоціацію *Fraxino-Populetum* Jurko 1958 [13].

Кластер 6. Асоціація *Stellario nemorum-Alnetum glutinosae*

Діагностичні види: *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Alnus glutinosa*, *Anemoides nemorosa*, *Asarum europaeum*, *Athyrium filix-femina*, *Carex brizoides*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Corylus avellana*, *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris filix-mas*, *Euonymus europaea*, *Ficaria verna*, *Filipendula ulmaria*, *Galeobdolon luteum*, *Geum rivale*, *Glechoma hirsuta*, *Grossularia reclinata*, *Isopyrum thalictroides*, *Melandrium dioicum*, *Milium effusum*, *Padus avium*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*, *Quercus robur*, *Rubus idaeus*, *Stachys sylvatica*, *Stellaria holostea*, *Stellaria nemorum*, *Urtica galeopsifolia*.

Угрупування асоціації трапляються у вузьких долинах уздовж невеликих струмків і річок у височинних областях та низькогір'ї, найчастіше на висоті від 250 до 500 м. н. р. Мікрорельєф дуже різноманітний за рахунок водної ерозії та накопичення заплавних відкладів. У більш сухих місцях рівень ґрунтових вод коливається на глибині близько 1 м від поверхні ґрунту. Ґрунти – флювіальні або річкові глеєві. Загальне проєктивне покриття деревного ярусу від 60 до 100 %. Серед основних ценозоутворювачів *Alnus glutinosa* та *Fraxinus excelsior*. Чагарниковий ярус формується з незначним проєктивним покриттям (до 10–30 %) за рахунок затінення кронами дерев, а трав'яний ярус добре сформований, з покриттям до 100 %. У ньому представлені гігрофіти (*Geum rivale*, *Lycopus europaeus*) і мезофіти (*Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*). У ценозах зазвичай налічується 30–40 видів судинних рослин на площі 200 м². Трапляється зрідка у передгірних районах, лише на території Львівської області.

Кластер 7. Асоціація *Ficario verna*-*Ulmum campestris*

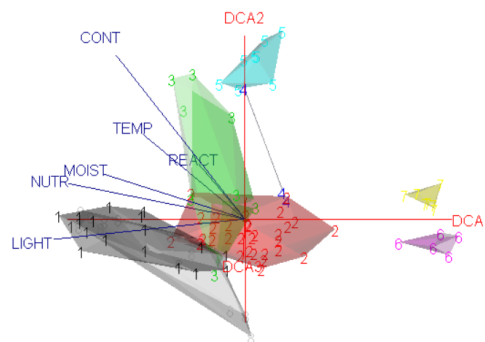
Діагностичні види: *Acer campestre*, *Adoxa moschatellina*, *Aegopodium podagraria*, *Ajuga genevensis*, *Ajuga reptans*, *Anemonoides nemorosa*, *Anthriscus sylvestris*, *Carex remota*, *Carex sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Circaea lutetiana*, *Corydalis cava*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *Ficaria verna*, *Gagea lutea*, *Galanthus nivalis*, *Geum urbanum*, *Isopyrum thalictroides*, *Lamium maculatum*, *Leucorum vernalis*, *Milium effusum*, *Padus avium*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*, *Quercus robur*, *Ranunculus lanuginosus*, *Scilla bifolia*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Ulmus minor*, *Urtica galeopsifolia*, *Viola reichenbachiana*.

В'язово-дубові заплавні ліси трапляються уздовж великих водотоків, найчастіше на висоті 150–450 м. До проведення меліорації та зарегулювання річок більшість ценозів затоплювалася раз на кілька років, тепер це відбувається лише зрідка. Більшу частину року рівень ґрунтових вод перебуває на глибині понад 1 м. Субстрати грубозернисті піщані або дрібнозернисті глинисті. Деревний ярус добре сформований, з покриттям до 100 %. Найчастіше домінують *Quercus robur* і *Fraxinus excelsior*. Як співдомінанти трапляються *Ulmus laevis*, *U. minor*, *Acer campestre*. У чагарниковому ярусі з покриттям до 50 % переважають *Corylus avellana*, *Prunus padus*, *Sambucus nigra*. Трав'яному ярусу властивий яскраво виражений весняний аспект, представлений *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis cava*, *Ficaria verna*, *Gagea lutea*. Пізніше ці види замінюються нітрофілами, що формують літній аспект (*Aegopodium podagraria*, *Geum urbanum*, *Urtica dioica*), і злаками (*Brachypodium sylvaticum*, *Dactylis polygama*). У ценозах трапляється в середньому 25–35 видів судинних рослин на площі 200 м². Мохового шару зазвичай немає. Фрагменти цієї асоціації збереглися тільки в заплаві Дністра поблизу с. Розвадів (Львівська обл.).

Кластер 8. Асоціація *Salicetum purpureae*

Діагностичні види: *Achillea millefolium*, *Agrostis stolonifera*, *Angelica sylvestris*, *Bidens frondosa*, *Brachypodium sylvaticum*, *Cardamine flexuosa*, *Cardaminopsis halleri*, *Carex hirta*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Cruciata glabra*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Daucus carota*, *Eleocharis palustris*, *Equisetum palustre*, *Galium mollugo*, *Geranium robertianum*, *Heracleum sosnowskyi*, *Hypericum perforatum*, *Inula britannica*, *Leucanthemum vulgare*, *Lysimachia nummularia*, *Medicago lupulina*, *Mentha arvensis*, *Mentha longifolia*, *Oenothera biennis*, *Persicaria maculata*, *Phalacrologium annuum*, *Plantago major*, *Potentilla anserina*, *Potentilla reptans*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus acris*, *Ranunculus repens*, *Rorippa sylvestris*, *Rumex sanguineus*, *Salix purpurea*, *Salvia glutinosa*, *Tanacetum vulgare*, *Taraxacum officinale*, *Torilis japonica*, *Trifolium pratense*, *Tussilago farfara*, *Veronica chamaedrys*, *Veronica filiformis*, *Vicia cracca*, *Calliergonella cuspidata*, *Plagiomnium affine*.

Чагарникова рослинність, що належить до цієї асоціації, найбільш характерна для гірських регіонів і передгір'я Карпат, однак вона також трапляється у рівнинних регіонах Заходу України. Для ценозів характерне домінуванням *Salix purpurea* з незначним покриттям інших верб (*S. cinerea*, *S. triandra* та *S. viminalis*). Трав'яний ярус зазвичай добре розвинутий, налічує до 60 видів на площі 100 м². Моховий ярус має невелике покриття. Домінуючими видами є ті, які здатні переносити повинь і успішно відновлюватися після її спадання. Однак ценози цієї асоціації часто трапляються на висихаючих гравійних наносах і піщано-суглинкових, багатих на гумус, вологих ґрунтах, що висихають. В таких умовах у складі ценозів з'являється велика кількість лучних видів (*Daucus carota*, *Ranunculus acris*, *Tanacetum vulgare*, *Vicia cracca*), пов'язаних з освітленими місцезростаннями. Трапляються лише у верхній і середній частинах долини р. Дністер (Львівська, Тернопільська, Івано-Франківська обл.).



Результати DCA-ординації заплавної та чагарникової рослинності долини р. Дністер за екологічними факторами. Номери синтаксонів: 1 – *Salicetum triandrae*; 2 – *Salix x rubens* comm; 3 – *Salicetum albae*; 4 – *Populetum nigro-albae*; 5 – *Fraxino pannonicae-Ulmetum glabrae*; 6 – *Stellario nemorum-Alnetum glutinosae*; 7 – *Ficario vernaе-Ulmetum campestris*; 8 – *Salicetum purpureae*. Light – освітленість місцезростань; Nutr – сольовий режим ґрунту; Moist – вологість ґрунту; React – кислотність ґрунту; Temp – температура; Cont – континентальність

DCA ординація (див. рисунок) відобразила екологічні особливості визначених одиниць рослинності завдяки виділенню двох основних груп. Перша вісь ординації (DCA1) відображає основний градієнт варіації у видовому складі, що пов'язаний переважно з освітленістю, рівнем забезпеченості поживними речовинами та вологістю. Уздовж першої осі DCA від основного масиву даних відокремилися в'язово-дубові та вільхові ліси (кластер 6 і 7), демонструючи суттєві відмінності у флористичному складі угруповань, насамперед за пропорцією більш мезофітних лісових і гірських видів, порівняно з лучними та гідрофільними видами. На ординаційній діаграмі чітко видно розмежування визначених рослинних асоціацій уздовж першої осі, від найбільш мезотрофних угруповань асоціації *Salicetum purpureae* зі значною кількістю лучних видів до *Ficario vernaе-Ulmetum campestris*, який формується на багатих лісових ґрунтах. Угруповання з *Salix x rubens* (кластер 2) розташоване у напрямку вектора LIGHT, що свідчить про її залученість до більш відкритих, добре освітлених місць. Натомість тополеві ліси (кластер 4) тяжіють до векторів вологості та забезпеченості поживними речовинами, що вказує на формування угруповання у вологих і поживно збагачених умовах.

Друга вісь (DCA2) корелює з градієнтами температури та континентальності, що свідчить про вплив мікрокліматичних чинників, які зумовлюють екологічну диференціацію

решти угруповань. Найістотніший вплив на склад рослинних асоціацій має вологість ґрунту, реакція ґрунту, багатство ґрунту і світловий режим. Таким чином, в'язово-дубові ліси трапляються в багатших місцезростаннях із високим вмістом поживних речовин. Немає різкого розмежування між угрупованнями, сформованими чагарниковими вербами (кластери 1 і 8). Це пояснюється наявністю багатьох гігрофільних видів широкої екологічної амплітуди в цих ценозах. Широкий розподіл у тополевих лісах (кластер 4) зумовлений незначною кількістю геоботанічних описів і географічною відмінністю, що виражається у флористичному складі ценозів.

У результаті проведених досліджень виявлено, що заплавна деревна та чагарникова рослинність долини Дністра представлена 7 асоціаціями й 1 угрупованням, які належать до 5 союзів і 2 класів. За частотою трапляння лише угруповання з *Salix x rubens* виявляють на дослідженій території дуже часто і спостерігають тенденції до експансивного поширення. Ценози інших синтаксонів трапляються спорадично та є географічно диференційованими, а одне з них (*Ficario vernaе-Ulmetum campestris*) – дуже рідкісне. Воно виявлене тільки в одному локалітеті через негативні тенденції, що полягають в антропогенній трансформації екотопів, надмірному осушенні водно-болотних угідь, зарегулюванні річок тощо. Виділені синтаксони відзначаються флористичною різноманітністю (314 види). Отримані результати свідчать про флористичне й ценотичне багатство заплавної деревної та чагарникової рослинності дослідженого регіону і про необхідність її охорони.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Продромус рослинності України / за ред. Д. В. Дубина, Т. П. Дзюби. К.: Наук. думка, 2019. 782 с.
2. Розенбліт Ю. В. Екомери заплави Дністровського каньйону // Укр. ботан. журн. 2020. Т. 77. № 3. С. 156–172.
3. Ткаченко В. С. Загальна характеристика рослинності нижньодністровських плавнів та прогноз її змін // Укр. ботан. журн. 1984. Т. 41. № 2. С. 16–21.
4. Хільчевський В. К., Гончар О. М., Забокрицька М. Р. та ін. Гідрохімічний режим та якість поверхневих вод басейну Дністра на території України. К.: Ніка-Центр, 2013. 256 с.
5. Шевчик В. Л., Соломаха В. А. Синтаксономія рослинності островів Круглик та Шелестів Канівського природного заповідника // Укр. фітоцен. зб. Сер. В. Природно-заповідні території. 1996. Сер. А, Вип. 1. С. 12–27.
6. Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukát Z. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures // Journal of Vegetation Science. 2002. Vol. 13. P. 79–90. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x>
7. Chytrý M. (Ed.) Vegetation of the Czech Republic. 4. Forest and Scrub Vegetation. Praha: Academia, 2013. 551 p.
8. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. – Gottingen: Goltze, 1974. 97 S.
9. Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. TURBOVEG, a comprehensive database management system for vegetation data // Journal of Vegetation Science. 2001. Vol. 12 (4). P. 589–591.
10. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K. et al. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 2016. Vol. 19 (S1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
11. Roleček J., Tichý L., Zelený D., Chytrý M. Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity // Journal of Vegetation Science. 2009. Vol. 20. P. 596–602. <https://doi.org/10.1111/J.1654-1103.2009.01062.X>

12. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // Journal of Vegetation Science. 2002. Vol. 13 (3). P. 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>
13. Valachovič M., Kliment J., & Hegedušová K. (Eds.). Plant communities of Slovakia. 6. Forest and Shrub Vegetation. Bratislava: Veda, 2022. 766 p.

Стаття надійшла до редакції 14.05.25

доопрацьована 29.05.25

прийнята до друку 03.06.25

FLOODPLAIN FOREST AND SHRUB VEGETATION OF THE DNISTER RIVER VALLEY

L. Borsukevych^{1,2}, A. Prokopiv¹

¹*Botanical Garden of Ivan Franko National University of Lviv
44, Cheremshyna St., Lviv 79014, Ukraine*

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

e-mail: lborsukiewicz@gmail.com, liubov.borsukevych@lnu.edu.ua,
andriy.prokopiv@lnu.edu.ua

The article is dedicated to the study of floodplain forest and shrub vegetation of the Dniester River valley in Ukraine. The Dniester River is the second largest river in Ukraine, within which its length is 705 km. The analysis was carried out on the basis of personal geobotanical relevés collected during field research in 2018–2022. In total, 95 geobotanical relevés have been sampled, most of them concentrated in the western regions of Ukraine, and only a small part in the lower part of the Dniester, in the Odessa region. The geographical coverage of the valley along its entire length allowed us to present a relatively complete overview of this type of vegetation. As a result of the work we have identified two classes, five alliances, seven associations and one community of floodplain forest and shrub vegetation in the Dniester River valley. The manuscript presents the characteristics of syntaxons, ecological characteristics of habitats, and results of DCA-ordination analysis based on the obtained values of ecological factors that determine the differentiation and variability of vegetation. It was established that the main ecological factors that influence the ecological and territorial differentiation of the studied vegetation type are soil moisture, nutrients, and light. Our study also allowed us to characterize the distribution of plant associations, determine their diagnostic, constant and dominant species. It was established that the rarest among the studied vegetation types are forests of the class *Alno glutinosae-Populetea albae*, in particular, the *Ficario vernae-Ulmetum campestris* association, which are known only from one locality. These forests contain a significant number of ephemerooids and rare plant species, therefore, in places where they are found, it is necessary to create protected areas. The most typical for the Dniester River valley are communities with *Salix x rubens*. Geographic differentiation of communities is shown. In particular, the coenoses of the *Salicetum triandrae* and *Salicetum purpureae* associations are confined to the western regions of Ukraine, and *Salicetum albae* – to the Black Sea part of the Dniester Valley.

Keywords: Dniester Valley, floodplain, vegetation, classification, ordination

**ПОПУЛЯЦІЙНИЙ АНАЛІЗ НАСЕЛЕННЯ
ВОЛИНСЬКОЇ ОБЛАСТІ ЗА ДАНИМИ ПРИЗВИЩ**

В. Шуба^{1,2}, М. Горпинченко¹, 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*

Метою дослідження було отримати показники, що за прізвищами характеризують генетичну структуру популяцій Волинської області. У дослідженні використано прізвища 1 050 021 жителів Волині станом на початок ХХІ ст. відповідно до перепису населення 2001 р. Для аналізу використано метод, запропонований І. Varga зі співавторами (1992). Різноманіття прізвищ у всій області становило 59 545 одиниць. Показник різноманіття у загальній обласній популяції становив $\alpha = 14,0 \times 10^2$, в популяції міста Луцька $\alpha = 15,9 \times 10^2$. У районних популяціях число прізвищ було менше і варіювало від 1811 у Шацькому районі до 10 578 в Іваничівському. Показник різноманіття прізвищ α у цих районах становив відповідно $2,5 \times 10^2$ і $11,3 \times 10^2$. Індекс ізонімії в загальній популяції становив $I = 7,1 \times 10^{-4}$, у популяції Луцька його значення було менше – $6,3 \times 10^{-4}$. У районних популяціях цей показник варіював від $8,9 \times 10^{-4}$ в Іваничівському районі до $40,5 \times 10^{-4}$ у Шацькому. Коефіцієнт випадкового інбридингу в загальній популяції становив $F_{ST} = 17,9 \times 10^{-5}$, у популяції міста Луцька він дорівнював $15,84 \times 10^{-5}$. Шацький ($F_{ST} = 101,3 \times 10^{-5}$), Ратнівський ($F_{ST} = 89,1 \times 10^{-5}$) і Любешівський ($F_{ST} = 83,9 \times 10^{-5}$) райони характеризувалися найбільшими значеннями коефіцієнта інбридингу. Структура популяції відбивається також показником надмірності розподілу прізвищ R , що визначає ступінь відхилення частот прізвищ від рівної пропорції. У загальній обласній популяції він дорівнював $R = 36,0$. У луцькій популяції нерівномірність розподілу прізвищ була менш виражена і становила $R = 28,0$. У районних популяціях розмах цього показника коливався в межах 27,2–41,8. Показник міграції вказує на спроможність популяції зберігати свою структуру під напливом мігрантів. В обласній популяції цей показник становив $\nu = 13,3 \times 10^{-4}$, у місті Луцьку $78,1 \times 10^{-4}$. У районних популяціях показник ν був значно вищим і варіював від $55,0 \times 10^{-4}$ у Ратнівському до 232,9 в Турійському районі, що свідчить про меншу спроможність нечисленних популяцій зберігати свою структуру під напливом мігрантів.

Ключові слова: структура людських популяцій України, прізвища

Волинська область, розташована на північному заході України, займає територію площею 20 144 км². Область має багату історичну, культурну спадщину. Її населення простягає своє коріння до різноманітних народів, які мешкали на цій території протягом тисячоліть. Історично Волинь була частиною ширшого регіону, який відіграв центральну роль у формуванні як ранньослов'янської, так і пізнішої української ідентичності. Регіон спочатку заселили давні слов'янські племена, зокрема, дулеби та волиняни, які були корінними жителями цієї території у VI–VII ст. Їхні взаємодії зі сусідніми народами, такими як поляки на заході та балтійські племена на півночі, сприяли динамічному культурному переопрацюванню. Географічне розташування Волині зумовило її важливу роль

у міжкультурних взаємодіях. Вплив Київської Русі, Польщі, Литви та Російської імперії створив унікальний демографічний і культурний ландшафт регіону. У наш час населення Волині залишається переважно українським, а історичні громади поляків, євреїв і росіян впливають на культурне різноманіття краю. Зокрема, поляки, залишили значну спадщину через століття впливу Речі Посполитої, особливо протягом XVI та XVII ст. Єврейські громади століттями робили внесок в економічне та культурне життя регіону, але були знищені під час Другої світової війни [1, 9].

Масштабні генетико-демографічні дослідження в Україні розпочато наприкінці XX ст. [11–15, 19, 20]. Але з 2014 р. роботи зі збирання зразків ДНК в антропологічних експедиціях стали неможливими через війну, яку Росія розпочала проти України. Щоби продовжувати дослідження, було обрано підхід, який уже більш ніж півстоліття застосовують антропогенетики різних країн під час вивчення генофондів своїх народів – використання прізвищ як популяційних маркерів [2, 17–19, 21].

Головне питання, що виникає за використання прізвищ як заміників генів, стосується того, наскільки вони відображують біологічні ознаки. Молекулярно-генетичними дослідженнями доведено зв'язок прізвищ із гаплогрупами Y-хромосоми [22]. Дослідження, проведені в Україні, виявили зв'язок між матрицями розподілу українських прізвищ із розподілом груп крові систем АВ0 і резус-фактора ($r=0,60$), а також з гаплогрупами Y-хромосоми ($r=0,59$) [6, 7]. Доведений зв'язок між прізвищами та біологічними маркерами дає змогу використовувати їх для опису структури популяцій і процесів, які в них відбуваються. Філологи вказують на особливо велику різноманітність українських прізвищ порівняно з прізвищами інших народів [10]. 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 отримано загальноозначущі показники, що характеризують популяції Волинської області різного ієрархічного рівня.

Матеріали та методи

У дослідженні використано прізвища 1 050 021 жителів Волинської області станом на початок XXI ст. відповідно до перепису населення 2001 р. Для аналізу структури популяції використано метод, розроблений І. Ваггаї та співавторами [16]. Показник ізонімії визначали як: $I = \sum q^2$, де q – частоти прізвищ. Випадкову компоненту інбридингу визначали як $F_{ST} = I/4$. Показник різноманітності розраховано за формулою $\alpha = Nv/(1-v)$, індекс міграції за формулою $v=(1-I)/I(N-1)$, де N – кількість носіїв прізвищ. Показник розподілу прізвищ H розраховано за формулами $H = -\sum q \log_2 q$ і $H0 = \log_2 N$, де q – частоти прізвищ; N – кількість осіб. Показник надмірності розподілу прізвищ R розраховано за формулою $R = 100(1 - H/H0)$. Розрахунки виконано у програмі MS Excel.

Результати і їхнє обговорення

Структуру популяції характеризують показники її гетерогенності й система схрещувань (шлюби у людини). Гетерогенність визначають кількістю варіантів маркерів та їхніми частотами, схрещування описують термінами панміксія, інбридинг і аутбридинг. За використання прізвищ як маркерів застосовують такий самий частотний підхід. Оскільки у європейській традиції успадкування прізвищ відбувається за патрилінійним типом, то адекватною є модель зчепленого з Y-хромосомою віртуального поліалельного локусу з кількістю алелів, яка дорівнює числу прізвищ.

Історія Волинської області відображена в різноманітті прізвищ, кількість яких на початку XXI ст. налічувала 59 545. Показник різноманіття для загальної популяції мав

максимальне значення і становив $\alpha=14,0 \times 10^2$. У популяції обласного центру – міста Луцька – показник різноманіття дорівнював $15,9 \times 10^2$. У районних популяціях число прізвищ було менше і варіювало в широких межах: від 1811 у Шацькому районі до 10 578 в Іваничівському (рис. 1). Екстремальні значення показника α припадали на ті ж самі райони та становили відповідно $2,5 \times 10^2$ і $11,3 \times 10^2$ (див. таблицю).

Індекс ізонімії є базовим показником. Його інформаційно-біологічний сенс полягає у ймовірності двох осіб бути носіями одного прізвища. У загальній популяції Волинської області він становив $I=7,1 \times 10^{-4}$. У популяції Луцька його значення було найменшим і дорівнювало $6,3 \times 10^{-4}$. У районних популяціях цей показник коливався від $8,9 \times 10^{-4}$ в Іваничівському районі до $40,5 \times 10^{-4}$ у Шацькому.

Кількість прізвищ складається в результаті демографічних процесів, найпотужнішим серед яких у людських популяціях є міграція, котра слугує джерелом нових прізвищ. Географічні бар'єри заважають міграціям. Шацький район має найнижчу чисельність населення, він розташований на краю області, оточений лісами, болотами та водоймами, які уповільнюють міграційну активність населення. Крім того, Шацький район лежить на кордоні з Польщею та Білоруссю, що також стримує міграції.

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

Статистичні характеристики популяцій Волинської області

Популяції	N	S	$I \times 10^{-4}$	$F_{st} \times 10^{-5}$	$v \times 10^{-4}$	$\alpha \times 10^2$	H	R
Волинська область	1050021	59545	7,14	17,85	13,33	14,02	12,80	36,00
Місто Луцьк	201938	23348	6,33	15,84	78,13	15,90	12,68	28,04
Райони								
Володимир-Волинський	59852	8660	9,43	23,58	177,00	10,78	11,55	27,24
Горохівський	62153	6350	13,06	32,65	123,02	7,74	11,02	30,78
Іваничівський	83071	10578	8,93	22,33	134,65	11,34	11,76	28,06
Камінь-Каширський	63540	3021	26,77	66,92	58,64	3,75	9,52	40,35
Ківерцівський	73831	7434	16,20	40,50	83,48	6,22	10,88	32,69
Ковельський	110627	10345	10,72	26,81	84,20	9,39	11,38	32,08
Локачинський	24580	3138	17,93	44,83	226,49	5,70	10,29	29,48
Луцький	50680	7362	11,27	28,17	174,89	9,02	11,33	27,52
Любешівський	42656	2305	33,54	83,86	69,65	2,99	9,07	41,03
Любомльський	44309	3886	20,90	52,25	107,76	4,83	10,06	34,80
Маневицький	63087	3845	22,52	56,30	70,23	4,46	9,93	37,70
Ратнівський	50867	2505	35,64	89,11	54,96	2,81	9,10	41,77
Рожищенський	41473	5105	18,36	45,90	131,08	5,51	10,55	31,19
Старовижівський	31760	2557	23,95	59,87	131,16	4,22	9,65	35,47
Турійський	27563	4097	15,55	38,88	232,92	6,57	10,60	28,15
Шацький	18034	1811	40,53	101,32	136,28	2,49	8,96	36,60

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

Тип шлюбу враховує ступінь спорідненості подружжя, оскільки це тим чи іншим чином впливає на адаптивність нащадків. Під час оцінки генетичних ризиків зазвичай враховують імовірність кровної спорідненості чоловіка та жінки. За використання прізвищ постає питання, ким є носії однакових прізвищ, – родичами чи однофамільцями. В. Sykes [22] та інші дослідники довели, що носії однакових прізвищ, які генеалогічно є родичами,

мають ту ж саму Y-гаплогрупу. Особливо тісний зв'язок між членами гаплогрупи притаманний рідкісним прізвищам. Зважаючи на поліфілетичне походження прізвищ, зроблено висновок, що шлюби між носіями однакових прізвищ у середньому є більше інбредними, ніж між носіями різних прізвищ.

Статистично випадкова схожість прізвищ у подружньої пари розглядається як випадковий інбридинг. Його значення в обласній популяції становило $F_{ST}=17,9 \times 10^{-5}$, в популяції міста Луцьк коефіцієнт інбридингу закономірно нижчий ($15,84 \times 10^{-5}$). Найбільш високі значення коефіцієнта інбридингу в Шацькому, Ратнівському та Любешівському районах мали би зацікавити медико-генетичну службу області. Низьке значення коефіцієнта інбридингу в луцькій популяції слід сприймати без зайвого оптимізму. Популяції великих міст хоча не є територіально розподіленими, але їхнє населення розподіляється за соціальними ознаками: професією, рівнем освіти, конфесією, етнічною приналежністю [12–15]. Такий розподіл також може призводити до ефектів інбридингу.

Структуру популяції також характеризує показник надмірності розподілу прізвищ R , що визначає ступінь відхилення розподілу частот прізвищ від рівної пропорції. У загальній обласній популяції він дорівнював $R=36,0$. У луцькій популяції нерівномірність розподілу прізвищ була менш виражена і становила $R=28,0$. Нерівномірність розподілу прізвищ відбивається на інтегральному показнику – індексі ізонімії, а, відповідно, і на практично важливому коефіцієнті інбридингу. Цим пояснюється більш високе значення індексу ізонімії в загальній популяції всупереч значно більшій кількості прізвищ, ніж у міській популяції. У районних популяціях розмах цього показника був у межах 27,2–41,8.

Генетичні процеси призводять до змін у структурі популяції, що відбивається на частотах маркерів і системі схрещувань. Розподіл районних значень індексу ізонімії в межах Волині (рис. 2) свідчить про наявність досить чіткого географічного спрямування цього показника. Особливість Волинської області полягає у збільшенні показника ізонімії у північно-західному напрямку. Це відрізняє її від східних областей України, яким притаманний мозаїчний розподіл популяційних показників [3, 5, 8]. Для пояснення цієї особливості доцільно розглянути географічне розташування області. Волинська область є складовою Поліського регіону, який простягається на частини Білорусі, України та Польщі і відомий своїми величезними водно-болотними угіддями. Волинь є ключовою частиною цього регіону з її болотистими ландшафтами і торфовищами. Історично водно-болотні угіддя Волині створювали перешкоди для міграції населення та проблеми для заселення і сільського господарства.

Аналіз популяції Шацького району з особливо високим значенням показника ізонімії виявив значну кількість осіб із прізвищем Дударчук. Його мали 16,6 % жителів села Мельники та 2,0 % жителів міста Шацьк. У Ратнівському районі прізвище Головий мали 7,5 % жителів села Тур, 12,3 % мешканців села Заболоття і 15,6 % села Гута. Водночас частоти цих прізвищ у Волинській області становили 0,05 % Дударчук і 0,1 % Головий. У районах із низькими значеннями показника ізонімії – Іваничівському та Володимир-Волинському – найчастішими були прізвища Ковальчук (0,74 %), Шевчук (0,72 %), Мельничук (0,66 %), Романюк (0,61 %), Панасюк (0,56 %).

Показник міграції v вказує на ступінь змін у популяційній структурі під впливом потоку мігрантів. В обласній популяції $v=13,3 \times 10^{-4}$, у місті Луцьку $v=78,1 \times 10^{-4}$. У районних популяціях показник v значно вищий і становить від $55,0 \times 10^{-4}$ у Ратнівському до $226,5 \times 10^{-4}$ у Локачинському районі. Це свідчить про значно меншу стійкість нечисленних популяцій до збереження їхньої структури під впливом мігрантів.

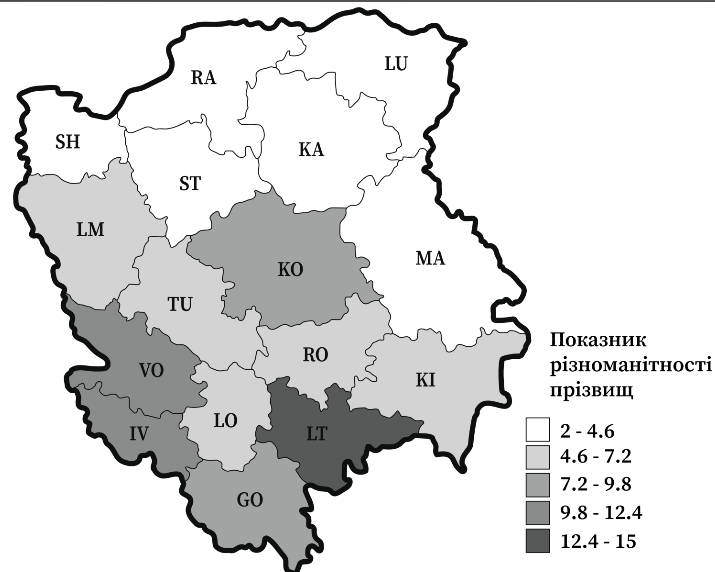


Рис. 1. Розподіл показників різноманітності прізвищ у районних популяціях Волинської області: VO – Володимир-Волинський район, GO – Горохівський, IV – Іваничівський, KA – Камінь-Каширський, KI – Ківерцівський, KO – Ковельський, LO – Локачинський, LT – Луцький, LU – Любешівський, LM – Любомльський, MA – Маневицький, RA – Ратнівський, RO – Рожищенський, ST – Старовижівський, TU – Турійський, SH – Шацький (світлі зони відповідають низьким значенням показника, темні – високим)

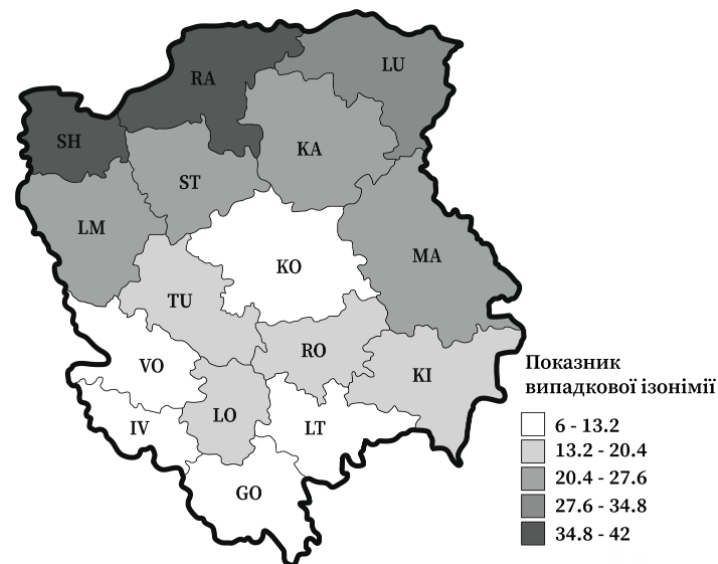


Рис. 2. Розподіл показників ізонімії у районних популяціях Волинської області: VO – Володимир-Волинський район, GO – Горохівський, IV – Іваничівський, KA – Камінь-Каширський, KI – Ківерцівський, KO – Ковельський, LO – Локачинський, LT – Луцький, LU – Любешівський, LM – Любомльський, MA – Маневицький, RA – Ратнівський, RO – Рожищенський, ST – Старовижівський, TU – Турійський, SH – Шацький (світлі зони відповідають низьким значенням показника, темні – високим)

Будь-які соціальні та господарчі перетворення у суспільстві призводять до демографічних зсувів, що відбиваються на популяційній структурі. З часу, коли були актуальними використані дані, минуло чверть століття, що приблизно дорівнює довжині покоління у людини і слугує одиницею часу в популяційній антропогенетиці. Порівняння нових даних із результатами цього дослідження дають змогу оцінити наслідки змін, що відбулися за покоління.

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., Утевська 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., Утевська 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. Давидюк В. Ф. Зачароване Полісся. Луцьк: Терен, 2018. 137 с.
10. Редько Ю. К. Сучасні українські прізвища. К.: Наук. думка, 1966. 214 с.
11. 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.
12. 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.
13. 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.
14. Atramentova L., Meshcheryakova I. Genetic demographic parameters of the marriage structure of the Yevpatoria population // Genetika. 2007. Vol. 43. P. 315–322.
15. 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.
16. 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.
17. 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.

18. *Dipierri J., Rodríguez-Larralde A., Barraí I.* et al. Random inbreeding, isonymy, and population isolates in Argentina // *J. Community Genet.* 2014. P. 241–248.
19. *Jeong C., Balanovsky O., 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 08.10.24

доопрацьована 11.03.25

прийнята до друку 14.03.25

POPULATION ANALYSIS OF VOLYN REGION BASED ON SURNAME DATA

V. Shuba^{1,2}, M. Gorpynchenko¹, 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 aim of this study was to obtain indicators characterizing the genetic structure of the populations in Volyn Region based on surname distribution. The study utilized the surnames of 1 050 021 residents of Volyn as recorded at the beginning of the 21st century, according to the 2001 population census. The analysis employed the methodology proposed by I. Barraí et al. (1992). The total surname diversity in the region comprised 59 545 unique surnames. The surname diversity index in the general population of Volyn was $\alpha = 14,0 \times 10^2$, while in the urban population of Lutsk, it was slightly higher at $\alpha = 15,9 \times 10^2$. In district populations, the number of unique surnames was lower, ranging from 1 811 in Shatsk District to 10 578 in Ivanichi District, with surname diversity indices of $\alpha = 2,5 \times 10^2$ and $\alpha = 11,3 \times 10^2$, respectively. The isonymy index in the overall population of Volyn was $I = 7,1 \times 10^{-4}$, whereas in Lutsk, it was lower at $I = 6,3 \times 10^{-4}$, reflecting greater heterogeneity in the urban population. In district populations, this indicator varied from $I = 8,9 \times 10^{-4}$ in Ivanichi District to $I = 40,5 \times 10^{-4}$ in Shatsk District. The coefficient of random inbreeding (F_{ST}) in the general population was $F_{ST} = 17,9 \times 10^{-5}$, while in Lutsk, it was slightly lower at $F_{ST} = 15,84 \times 10^{-5}$. The highest values of F_{ST} were observed in Shatsk ($F_{ST} = 101,3 \times 10^{-5}$), Ratne ($F_{ST} = 89,1 \times 10^{-5}$), and Liubeshiv ($F_{ST} = 83,9 \times 10^{-5}$) districts, indicating a greater degree of genetic isolation. The population structure was also assessed using the surname redundancy index (R), which quantifies deviations from an even surname frequency distribution. In the general population of Volyn, this index was $R = 36,0$. In Lutsk, surname distribution was more uniform, with $R = 28,0$. In district populations, this index ranged from 27,2 to 41,8. The migration index (ν) reflects the population's ability to maintain its genetic structure despite the influx of migrants. In the general population of Volyn, this index was $\nu = 13,3 \times 10^{-4}$, whereas in Lutsk, it was substantially higher at $\nu = 78,1 \times 10^{-4}$. Among district populations, ν varied significantly, from $55,0 \times 10^{-4}$ in Ratne District to $232,9 \times 10^{-4}$ in Turiisk District. These findings indicate that smaller populations have a lower capacity to preserve their genetic structure in response to migration flows.

Keywords: population structure of Ukraine, surnames

**РЕПРОДУКТИВНА СТРАТЕГІЯ, СТАТЕВА СТРУКТУРА
ТА ПРОДУКТИВНІСТЬ ФЕРТИЛЬНИХ РОСЛИН ЕПІГЕЙНОГО МОХУ
ATRICHUM UNDULATUM (HEDW.) P. BEAUV. ЗАЛЕЖНО ВІД
МІКРОКЛІМАТИЧНИХ УМОВ МІСЦЕВИРОСТАНЬ**

О. Лобачевська*, Л. Карпінець, І. Смерек

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

Досліджено вплив мікрокліматичних умов середовища на репродуктивні ознаки багатодомного моху *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. Проаналізовано зразки моху з дослідних ділянок у лісових екосистемах ПЗ “Розточчя” (старовіковий буковий ліс) і Яворівського НПП (території рекреації та вирубки), що відрізнялися за водним і температурним режимами й інтенсивністю освітлення. Вибірку моху здійснювали навесні, влітку і восени методом конверту, загалом не менш ніж 150 рослин для кожної території. Результати визначення висоти і ваги жіночих рослин зі спорогонами свідчать про зв’язок між їхнім вегетативним ростом і частотою спорофітів. На всіх дослідних ділянках жіночі рослини мали більші розміри та вагу, мабуть, через потребу нагромаджувати значні запаси біомаси й енергетичних ресурсів для утворення гаметангіїв та підтримання розвитку спорофітів, тоді як неспорофітним особинам властиві порівняно нижчі темпи росту, мабуть, унаслідок вищих репродуктивних інвестицій, насамперед чоловічих рослин, в утворення гамет. Установлено, що навесні в дернинках моху переважали рослини, які є функціонально дводомними. У квітні на заповідній території виявляли фенотипно одностатеві чоловічі та жіночі рослини, тоді як на ділянках вирубки і рекреації – лише рослини з чоловічими гаметангіями. Влітку на всіх ділянках визначали як чоловічі, так і жіночі одностатеві рослини, проте на антропогенно порушених територіях переважали жіночі особини. Крім того, на території вирубки встановлено 20 % рослин із двостатевими гаметангіями з близьким розташуванням різностатевих гаметангіїв і найвищою продуктивністю антеридіїв. Восени в основі двостатевих рослин виявляли по 2–3 антеридіальні гілки з антеридіями. На території рекреації визначено найменшу кількість рослин *A. undulatum* зі спорофітами. Влітку там переважали одностатеві жіночі рослини, тоді як восени – чоловічі, двостатевих рослин не виявлено. Протягом року продуктивність жіночих і чоловічих гаметангіїв на цій ділянці була низькою та неістотно зростала восени. Встановлено, що, залежно від адаптаційних можливостей фертильних особин *A. Undulatum*, екологічні умови середовища лісових екосистем зумовлювали зміну співвідношення статей, їхньої репродуктивної продуктивності й частоти спорофітів.

Ключові слова: розмноження, фертильні рослини, гаметангії, мохи, *Atrichum undulatum*

Багато мохоподібних можуть розмножуватись як генеративними, так і вегетативними способами, і відносна важливість кожного з них часто змінюється у межах виду [13, 24]. Такі зміни в онтогенезі регулюються біотичними, абіотичними та генетичними факторами [10, 31]. Спосіб розмноження (статевий, нестатевий чи їхнє поєднання) є головною ознакою життєвої стратегії мохоподібних. Він впливає на їхній географічний ареал, чисель-

ність популяції й толерантність до впливу умов антропогенно зміненого середовища [7, 12, 15]. Нестатеве розмноження та самозапліднення можуть впливати на генетичну мінливість бріофітів, сприяючи розширенню популяції у відносно невеликих просторових масштабах завдяки підтриманню добре адаптованих фенотипів в екологічно стабільних середовищах існування. Водночас статеве розмноження через рекомбінацію генетичних варіацій підвищує шанси на виживання у нових районах заселення або в періоди змін навколишнього середовища, збільшуючи потенціал поширення на великі відстані [19, 25]. Дослідження репродуктивної біології мохів має вирішальне значення для з'ясування динаміки популяції та еволюційних процесів, які формують їхню різноманітність [18]. Тому важливо досліджувати внутрішньовидову мінливість способів розмноження і репродуктивних ознак мохів, таких як статеве вираження та співвідношення статей і їхня продуктивність, залежно від екологічних умов місцевиростань. У зв'язку з цим метою дослідження було з'ясувати, як впливають мікрокліматичні умови середовища на репродуктивну модель, закономірності прояву статі й на варіації фенотипного співвідношення статей, їхньої продуктивності у багатодомного моху *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv.

Матеріали та методи

Об'єктом дослідження був домінуючий епігейний вид моху *A. undulatum* із дослідних ділянок у лісових екосистемах ПЗ “Розточчя” та Яворівського НПП, що відрізнялися водним і температурним режимами й інтенсивністю освітлення: території повного заповідання у старовіковому буковому лісі Верещицького природоохоронного науково-дослідного відділення, вирубки 40-річного віку Страдцівського навчально-виробничого лісокомбінату та стаціонарної рекреації “Верещиця” Яворівського НПП.

Визначення зразків моху здійснювали за Г. Бачуриною, В. Мельничуком [1]. Класифікацію та номенклатуру видів мохів подано за Н. Хотгетсом зі співавторами [20].

Упродовж 2024 р. на кожній дослідній ділянці визначали місця з майже суцільним понад 1 м² покривом *A. undulatum*. Місця відбору проб розділили мінімальною відстанню 100 м, щоб уникнути відбору з одного клону [8]. Вибірку зразків моху здійснювали навесні, влітку і восени методом конверта у 5 місцях із зеленими рослинами та закритими молодими коробочками на відстані ~ 1 м одна від одної: 1 – у центральній частині та 4 – на кутах мохового покриву по 10 рослин з кожного, загалом не менш ніж 150 рослин для кожної досліджуваної території.

Спочатку вимірювали довжину рослин з коробочками та без них за допомогою стереобінокуляра “Stemi 2000–C” (Carl Zeiss). Потім встановлювали стать особин за репродуктивними структурами, підраховували кількість жіночих і чоловічих рослин, відзначаючи розміщення гаметангіїв на пагоні, а у відокремлених гаметангіях визначали кількість статевих органів (археогоніїв і антеридіїв). Для зважування виділяли тільки фотосинтетично активну частину рослини без спорофіту і біомаси коричневої частини, яка не впливає на розподіл ресурсів, призначених для відтворення [5, 27]. Після висушування (72 год за 70 °C) кожену рослину зважували на торсійних вагах.

Вміст вологи у мохових дернинках і у верхньому шарі ґрунту на досліджуваних ділянках заповідних і антропогенно порушених лісових екосистем визначали за С. М. Польчиною методом зважування та обчисленням її у відсотках від маси абсолютно сухої речовини [3]. Польову вологість рослин і ґрунту розраховували як свіжу вагу зразка мінус його суху вагу, поділену на суху вагу, та виражали у відсотках. Температуру в моховій дернинці та повітря над нею вимірювали ртутними термометрами. Інтенсивність освітлення місцевиростання встановлювали люксометром Ю–116.

Досліди проводили у трикратній повторності. Для статистичного опрацювання отриманих результатів використовували програми “Excel” і “Statistica”.

Результати і їхнє обговорення

Результати аналізу показників мікрокліматичних умов на дослідних ділянках лісових екосистем Природного заповідника “Розточчя” (заповідний старовіковий буковий ліс) та Яворівського Національного природного парку (території рекреації та вирубки) свідчать про істотні відмінності між ними. Для ділянок старовікових букових лісів встановлено найбільш стабільні умови водного й температурного режиму повітря та ґрунту, досить низьку інтенсивність освітлення внаслідок високих показників зімкнутості крон (0,8–0,9) і добре розвинутого різновікового підросту (табл. 1). У зоні вирубки істотно зменшилася повнота деревостану (0,6–0,7) та проєктивного покриття підліску, проте зросла площа відкритих, антропогенно порушених ділянок, що призвело до значного підвищення інтенсивності освітлення і температурних показників повітря та втрати вологи у верхніх шарах ґрунту й мохових дернинках. Для території стаціонарної рекреації відзначено істотне збільшення площі стежок і місць облаштування відпочинку, що спричинило появу значних площ витоптування підстилки та рослинного покриву й істотних змін мікрокліматичних і едафічних умов місцевиростань моху *A. undulatum* (табл. 1).

Таблиця 1

Мікрокліматичні умови місцевиростань *A. undulatum* на досліджуваних територіях заповідних (старовікові букові ліси) і антропогенно змінених (зони рекреації та вирубки) лісових екосистем Українського Розточчя

Місяці відбору зразків	Температура, °C		Діапазон інтенсивності освітлення, тис. лк	Вологість, %	
	повітря на поверхні мохової дернини	у дернинці		повітря на поверхні мохової дернинки	ґрунту під мохом
Квітень	Територія старовікових букових лісів (49°58'30.53" Пн. ш.; 23°38'8.99" Сх. д.)				
Липень	18,0 – 23,0	19,0 – 20,5	80 – 85	32,6 ± 3,4	15,4 ± 2,5
Жовтень	22,3 – 27,6	21,0 – 22,5	40 – 50	29,0 ± 4,0	12,4 ± 2,2
Квітень	10,3 – 12,2	8,3 – 9,8	30 – 40	48,0 ± 3,4	24,6 ± 2,9
Липень	Зона стаціонарної рекреації (49°59'8.46" Пн. ш.; 23°38'33.82" Сх. д.)				
Жовтень	18,0 – 23,7	18,0 – 19,8	75 – 80	31,0 ± 3,0	12,2 ± 2,2
Квітень	23,7 – 28,6	21,0 – 23,0	55 – 60	28,9 ± 3,4	10,5 ± 2,0
Липень	11,2 – 13,4	8,0 – 9,6	45 – 55	45,1 ± 3,2	21,1 ± 3,1
Жовтень	Зона вирубки (49°56'33.55" Пн. ш.; 23°38'13.20" Сх. д.)				
Квітень	18,1 – 25,3	21,0 – 22,1	80 – 95	29,2 ± 2,3	10,3 ± 2,4
Липень	27,0 – 31,2	24,2 – 26,0	85 – 95	22,3 ± 2,2	9,4 ± 1,7
Жовтень	13,0 – 15,2	10,0 – 12,1	65 – 70	42,8 ± 3,0	17,9 ± 2,4

Примітка: – у таблиці подано діапазони вимірюваних величин; похибка вимірювань не перевищувала 15 %.

A. undulatum є представником родини Polytrichaceae Schwägr. класу Polytrichopsida Doweld (Bryophyta). Це – звичайний вид лісових епігейних мохів у нещільних, темно- або брудно-зелених дернинках. Має загальну назву великий зірчастий мох через його зіркоподібну форму пагонів. Переважно трапляється на вологому піщаному та глинистому ґрунті у листяних і мішаних лісах, по краю доріг, ґрунтових відслоненнях, затінених скелях у лісовому поясі. Надає перевагу тіні, але витримує часткове сонце. Стійкий до посухи та зневоднення, може витримувати втрату води до 90 % завдяки конститутивним адаптивним

механізмам стійкості, зокрема, значного збільшення загального вмісту розчинних цукрів під час зневоднення та їхнього високого рівня під час відновлення [21].

Для *A. undulatum* характерне як статеве, так і вегетативне розмноження підземними пагонами (клонами). Дернинку моху утворюють численні ортотропні пагони, часто зі спорогонами, та підземні ризоми. Нижня бура частина пагона з макронемою росте плагіотропно у моховій підстилці, підземні ризомні столони галузяться і формують нові ортотропні рослини моху. Генеративне розмноження здійснюється за допомогою гамет, які утворюються в гаметангіях на статевій стадії онтогенезу – гаметофіті. *A. undulatum* належить до багатодомних або одно-двудомних мохів, у яких жіночі та чоловічі гаметангії містяться або на одній і тій самій рослині (однодомні), або на різних рослинах (двудомні).

Визначено, що на всіх досліджених територіях в *A. undulatum* переважали жіночі рослини зі спорогонами: навесні їх найбільше було на заповідних дослідних ділянках, а влітку та восени – на території вирубки (табл. 2). Восени на заповідній території висота рослин із молодими коробочками та без них збільшувалася на 73,4 % та 82,2 % відповідно, порівняно з весняними показниками, що свідчить про найсприятливіші мікрокліматичні умови для росту моху. Менші показники збільшення висоти зафіксовано на ділянках рекреації: влітку на 22,2 % для пагонів із коробочками та на 30,0 % без коробочок і восени на 32,6 % і 35,4 % відповідно. Найменші показники висоти рослин визначено на території вирубки. Протягом весни – літа показники жіночих рослин зростали в межах 18 %, а без коробочок – лише на 10 %. Восени (до жовтня) висота рослин істотно не збільшувалася, що свідчить про гальмування росту в несприятливий період, насамперед за посушливих умов (див. табл. 1).

Результати визначення висоти і ваги рослин, насамперед жіночих за наявності спорогонів, свідчать про зв'язок між вегетативним ростом їхнього гаметофіту й утворенням спорофітів. На всіх дослідних ділянках жіночі рослини мали більші розміри та вагу, мабуть, через потребу нагромадження значних запасів біомаси й енергетичних ресурсів для утворення гаметангіїв і підтримання розвитку спорофітів, тоді як неспорофітним особинам властиві порівняно нижчі темпи вегетативного росту, очевидно, внаслідок вищих репродуктивних інвестицій, насамперед чоловічих рослин, у запліднення, в першу чергу на утворення значної маси антеридіїв і високого вмісту енергетично вартісних олій у парафізах андроцеїв [4, 5, 9]. Очевидно, зниження вегетативного росту неспорофітних особин, насамперед чоловічих рослин, пов'язане з інвестуванням більшої кількості ресурсів на розмноження, тому може залишитися менше потенцій на стресостійкість і виживання в несприятливих чи стресових екологічних умовах навколишнього середовища [30]. Було запропоновано низку гіпотез, аби пояснити зміщення співвідношення статей у мохів, хоча їх неможливо повністю перевірити без визначення генотипної статі неекспресованих рослин. Надлишок фенотипних жіночих особин у популяції моху пояснюють багатьма факторами: диференційоване виживання чоловічих і жіночих спор або після їхнього проростання; рідкість чоловічих особин унаслідок вищої смертності на певній стадії розвитку або переваги жіночих завдяки клональному розмноженню та нижчий прояв чоловічої статі, ніж жіночої, можливо, через вищий поріг певної ознаки навколишнього середовища або фізіологічної потреби [6, 14, 26, 27]. Жодне з цих пояснень зміщення статевого співвідношення не є взаємовиключним, тому певна їхня комбінація може пояснити окремі випадки експресії статі та її конкурентної переваги на різних стадіях життєвої стратегії моху, що спричиняє утворення жіночих популяцій.

Отже, створені життєдіяльністю мохів ресурси в основному спрямовані на виконання трьох основних функцій: ріст, захист і розмноження. У багатьох випадках репродуктивні

зусилля конкурують з іншими функціями, спричиняючи зниження швидкості росту і клонального розмноження [11, 24].

Таблиця 2

Статева структура дернин і продуктивність гаметангіїв фертильних рослин
Atrichum undulatum залежно від умов місцевиростань у лісових екосистемах
Українського Розточчя

Місцевиростання моху	Висота рослин, мм		Рослини зі спорофітом, %	Молоді фертильні рослини, %		
	Вага, мг			Кількість гамет, шт.		Багатодомні ♀/ ♂; ♂
	з коробоч- ками	без коробочок		Одностатеві (дводомні)		
				Жіночі (♀ архегонії)	Чоловічі (♂ антеридії)	
Весна (квітень)						
Заповідні старовікові букові ліси	20,7 ± 4,5	18,5 ± 3,0	73,1	10 3,8 ± 0,7	90 7,5 ± 3,7	—
Зона стаціонарної рекреації “Верещиця”	22,1 ± 4,1	19,8 ± 3,4	72,7	—	100 7,1 ± 3,3	—
Територія вирубки	18,5 ± 3,9	17,3 ± 2,7	67,5	—	100 18,4 ± 8,6	—
Літо (липень)						
Заповідні старовікові букові ліси	23,2 ± 4,7	21,5 ± 4,0	66,0	9,9 3,5 ± 0,5	90 25,7 ± 10,3	—
Зона стаціонарної рекреації “Верещиця”	27,0 ± 3,0	25,8 ± 3,2	61,5	91,5 5,3 ± 2,8	8,5 7,7 ± 5,1	—
Територія вирубки	21,9 ± 4,7	19,1 ± 3,1	71,7	45 4,0 ± 0,3	35 19,0 ± 10,3	20 ♀(3,5 ± 0,9) / ♂(17,7 ± 10,1)
Осінь (жовтень)						
Заповідні старовікові букові ліси	35,9 ± 4,9*	33,7 ± 6,9*	62,0	61,5 4,4 ± 1,4	23,1 8,7 ± 3,4	15,4 ♀(3,5 ± 0,5) / ♂(12,0 ± 4,0)
Зона стаціонарної рекреації “Верещиця”	29,3 ± 3,3	26,8 ± 3,4	52,5	10 4,0 ± 0,2	90 10,0 ± 4,2	—
Територія вирубки	21,5 ± 3,2	19,9 ± 2,5	69,5	—	33 9,3 ± 4,1	67 ♀(3,3 ± 0,9) / ♂(13,5 ± 6,6)

Примітка: * – різниця між зразками одного виду порівняно з показниками за повного заповідання статистично достовірна за $p < 0,05$

Установлено, що навесні в дернинках моху переважали рослини, які є функціонально дводомними, містять лише чоловічі або жіночі гаметангії. На верхівці окремих молодих рослин здебільшого розвивалися андроцеї з антеридіями, а на інших рослинах – гінецеї з архегоніями. Звісно, у нас немає доказів того, що одностатеві особини є генетично чоловічими або жіночими, або що вони виражали лише одну стать на момент, коли ми їх

відібрали. У квітні на заповідній території виявляли фенотипно одностатеві чоловічі та жіночі рослини, тоді як на дослідних ділянках вирубки і рекреації – лише рослини з чоловічими гаметангіями (табл. 2). Відомо, що чоловічі рослиникладають більше життєвих ресурсів у розвиток гамет, ніж неспорофітні та спорофітні жіночі особини [5]. Припускають, що для того, аби впоратися з метаболічними витратами на формування андроцеїв, дозрівання чоловічих гамет триває у мохів досить довго [29]. У *A. undulatum* відзначали збільшення кількості антеридіїв протягом весни і літа (табл. 2).

Улітку на всіх ділянках визначали як чоловічі, так і жіночі одностатеві рослини, проте на антропогенно порушених територіях переважали здебільшого жіночі особини. Крім того, на території вирубки виявлено 20 % рослин із двостатевими гаметангіями з близьким розташуванням різностатевих гаметангіїв і найвищою продуктивністю антеридіїв, мабуть, як прояв адаптації до обмеженої доступності води [28]. На заповідній території протягом весни й літа визначено майже однакове співвідношення одностатевих жіночих і чоловічих рослин у дернинах моху, проте кількість антеридіїв у андроцеях влітку зростала у 3,4 раза (табл. 2).

Восени на одній рослині закладалися дво- й одностатеві (переважно чоловічі) гаметангії, причому статеві органи містилися в безпосередній близькості на пазушних гілках або були просторово розділені між бічними гілками. У зразках моху із заповідної території встановлено переважання (до 61,5 %) рослин з одностатевими жіночими гаметангіями, тоді як чоловічих рослин виявлено тільки 23,1 % і рослин з двостатевими гаметангіями – незначний відсоток (15,4 %). Очевидно, у стабільних мікрокліматичних умовах менший розподіл життєвих ресурсів на чоловічу функцію може відображати стратегію їхньої економії, оскільки одна чоловіча рослина здатна запліднити кілька жіночих рослин і дає можливість уникнути надлишку чоловічих гамет щодо жіночих гамет, які можуть бути заплідненими [18, 24].

На території вирубки влітку фіксували 45 % жіночих і 35 % чоловічих одностатевих рослин та до 20 % двостатевих (табл. 2). Восени рослини з двостатевими гаметангіями становили більшість (67 %). Одностатевих чоловічих рослин було 33 %, при цьому одностатевих жіночих – не виявляли. Хоча восени продуктивність андроцеїв зменшувалась у 2,1 раза в одностатевих рослинах і в 1,3 раза у двостатевих, порівняно з літніми показниками, проте в основі двостатевих рослин виявляли по 2–3 чоловічі гілки з антеридіями на різних стадіях розвитку. Встановлено різні варіації розташування статевих структур моху з потенційними відмінностями для відбору статевих фенотипів, що, очевидно, зменшують автономне самозапліднення. Відомо, що ефекти навіть часткового самозапліднення за певних стресових умов можуть призвести до зниження виживання серед потомства [7, 9, 31]. Таким чином, вищий рівень статевого прояву чоловічих гаметангій, безперечно, покращував репродуктивний успіх, оскільки наявність численних антеридіїв збільшувала кількість запліднених гамет. Згідно з результатами досліджень Х. Корпелайнен, мінливість таких показників навколишнього середовища як інтенсивність освітлення, температура та низький рівень вологості сприяють вираженню чоловічої статі у рослин [22]. Очевидно, підвищення інтенсивності освітлення й температурних показників на території вирубки створювали потенціал для достатнього утворення сперматозоїдів завдяки збільшенню кількості чоловічих гаметангіїв, мабуть, через вивільнення ресурсів, що використовуються для захисту від стресу, зокрема, внаслідок зсуву вуглецевого балансу і/або зміни кругообігу поживних речовин і їхньої доступності [8].

На території рекреації визначено найменшу кількість рослин *A. undulatum* зі спорофітами. Можливо, умови природного середовища безпосередньо впливали на статевий прояв

моху, створюючи тиск на гени, які контролюють фенологію рослин [17]. Влітку на цій території переважали одностатеві жіночі рослин, тоді як восени – чоловічі. Протягом року продуктивність жіночих і чоловічих гаметангіїв на цій ділянці була низькою та неістотно зростала восени. Було висловлено припущення, що інтенсивність освітлення навколишнього середовища впливає на статеві-специфічні відмінності вегетативного та репродуктивного росту мохів [7, 26, 27]. Окрім того, значна мінливість показників вологості й температури, а також варіації тривалості сухого сезону та фотоперіоду змінюють фенологію мохів і їхню репродуктивну продуктивність [2, 23]. Тому мохи можуть підтримувати життєздатність популяції у стресових середовищах, виявляючи лише одну зі статей і розмножуючись тільки нестатевим способом. Мабуть, за несприятливих умов літа на території рекреації жіночі особини *A. undulatum* клонально швидше поширювалися, ніж чоловічі. Ця гіпотеза також може пояснити переважання чоловічих особин восени – вважають, що вони можуть займати відкриті місцевиростання через зниження конкуренції з жіночими особинами та проявляти підвищену клонову здатність там, де підвищена потреба в ресурсах для утворення спорофітів пригнічується умовами навколишнього середовища [16].

Таким чином, отримані результати можуть свідчити про специфічний зв'язок багатодомного моху *A. undulatum* і мікрокліматичних умов навколишнього середовища у визначенні змін фенотипного співвідношення статей із різними екологічними оптимумами чоловічих та жіночих рослин.

Отже, у *A. undulatum* статеве розмноження й утворення спорофітів залежали від наявності життєвих ресурсів, достатньої кількості чоловічих гамет і впливу екологічних умов навколишнього середовища. Репродуктивні органи проявляли не лише чутливість до змін середовища (особливо інтенсивності освітлення та вологості) лісових екосистем, а й адаптаційні можливості моху, засвідчуючи те, що відмінні екологічні умови відіграють вирішальну роль у формуванні його репродуктивних ознак.

Рослини моху утворювали різноманітні структурні, функціональні та часові варіації у прояві репродуктивних моделей, які розвивалися для посилення контролю над заплідненням. Очевидно, зміни умов середовища та конкурентних взаємодій статей впливали на репродуктивну продуктивність ресурсозалежних чоловічих статевих органів, а саме утворення антеридіальних гілок, що збільшувало шанси для статевого розмноження, зумовлюючи зміну статевих проявів, співвідношення статей і частоту спорофітів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів Української РСР. К.: Наук. думка, 1987. Вип. I. 180 с.
2. Лобачевська О. В., Соханьчак Р. Р. Репродуктивна стратегія адвентивного моху *Camptylorus introflexus* (Leucobryaceae, Bryophyta) на територіях гірничодобувних підприємств Львівщини // Укр. ботан. журн. 2017. Т. 74. № 1. С. 6–55.
3. Польшина С. М. Методичні рекомендації до лабораторних і практичних робіт з ґрунтознавства. Чернівці: ЧДУ, 1991. 60 с.
4. Barrett S. C. H., Hough J. Sexual dimorphism in flowering plants // J. Exp. Bot. 2013. Vol. 64. P. 67–82.
5. Bisang I., Ehrlén J. Reproductive effort and cost of sexual reproduction in female *Dicranum polysetum* // Bryologist. 2002. Vol. 105. P. 384–397.
6. Bisang I., Ehrlén J., Hedenäs L. Mate limited reproductive success in two dioicous mosses // Oikos. 2004. Vol. 104. P. 291–298.

7. Bisang I., Ehrlén J., Hedenäs L. Life-history characteristics and historical factors are important to explain regional variation in reproductive traits and genetic diversity in perennial mosses // *Annals of Botany*. 2023. Vol. 132. N 1. P. 29–42.
8. Bisang I., Ehrlén J., Persson C., Hedenäs L. Family affiliation, sex ratio and sporophyte frequency in unisexual mosses // *J. Linn. Soc. Bot.* 2014. Vol. 174. P. 163–172.
9. Boquete M. T., Varela Z., Fernández J. A. Current and historical factors drive variation of reproductive traits in unisexual mosses in Europe: A case study // *J. Syst. Evol.* 2023. Vol. 1. P. 213–226.
10. Chen S. B., Slik J. W. F., Gao J. et al. Latitudinal diversity gradients in bryophytes and woody plants: Roles of temperature and water availability // *J. Syst. Evol.* 2015. Vol. 53. P. 535–545.
11. Delph L. F. Sexual Dimorphism in Life History. In: Geber M. A., Dawson T. E., Delph L. F., Eds., *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*, Springer, Heidelberg, 1999. P. 149–173.
12. Dorken M. E. Causes and consequences of sex ratio variation in plants. A commentary on: ‘Life history characteristics and historical factors are important to explain regional variation in reproductive traits and genetic diversity in perennial mosses’ // *Annals of Botany*. 2023. Vol. 132. N 1.
13. Eckert C. G. The loss of sex in plants // *Evolutionary Ecology*. 2002. Vol. 15. P. 279–298.
14. Ekwealor J. T. B., Benjamin S. D., Jomsky J. Z. et al. Genotypic confirmation of a biased phenotypic sex ratio in a dryland moss using restriction fragment length polymorphisms // *Appl. Plant Sci.* 2022. Vol. 10. N 2.
15. Eppley S. M., Rosenstiel T. N., Graves C. B., García E. L. Limits to sexual reproduction in geothermal bryophytes // *Int. J. Plant.* 2011. Vol. 172. N 7. P. 870–878.
16. Farah U. D. Evaluating the roles of environmental and geographic differentiation in the genetic structure of *Syntrichia caninervis*. 2020. M.S. thesis, California State University, Los Angeles, California, USA.
17. Glime J. M. Bryophyte ecology. 2019. Vol. 1. *Physiological Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Website: <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/> [accessed 10 January 2019].
18. Haig D. Living together and living apart: The sexual lives of bryophytes // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2016. Vol. 371. Issue 1706.
19. Hedenäs L., Bisang I. Episodic but ample sporophyte production in the moss *Drepanocladus turgescens* (Bryophyta: Amblystegiaceae) in SE Sweden // *Acta Musei Silesiae Scientiae Naturales*. 2019. Vol. 68. P. 83–93.
20. Hodgetts N. G., Söderström L., Blockeel T. L. et al. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus // *J. Bryol.* 2020. Vol. 42. N 1. P. 1–116.
21. Hu R., Xiao L., Bao F. et al. Dehydration-responsive features of *Atrichum undulatum* // *J. Plant Res.* 2016. Vol. 129. N 5. P. 945–954.
22. Korpelainen H. Labile sex expression in plants // *Biological Reviews*. 1998. Vol. 73. N 2. P. 157–180.
23. Maciel-Silva S., Válio I. F. M. Reproductive phenology of bryophytes in tropical rain forests: the sexes never sleep // *The Bryologist*. 2011. Vol. 114. N 4. P. 708–719.
24. Martins A., Patiño J., Sim-Sim M. Comparative Patterns of Sex Expression and Sex Ratios in Island and Continental Bryophyte Populations // *Plants*. 2025. Vol. 14. N 4. P. 573.
25. Niklas K. J., Cobb E. D. The evolutionary ecology (evo-eco) of plant asexual reproduction // *Evol. Ecol.* 2017. Vol. 31. P. 317–332.

26. Santos W. L., Bordin J., Pôrto K. C., Pinheiro F. Life-history traits and density dependence in metapopulations of a tropical moss: a monoicous species that is almost dioicous // *Oecologia*. 2023. Vol. 201. N 2. P. 287–298.
27. Santos W. L., Pôrto K. C., Greenwood J., Pinheiro F. Sex-specific differences in reproductive life-history traits of the moss *Weissia jamaicensis* // *Am. J. Bot.* 2022. Vol. 109. P. 645–654.
28. Stark L. R. Bisexuality as an adaptation in desert mosses // *Am. Midl. Nat.* 1983. Vol. 110. P. 445–448.
29. Stark L. R., Brinda J. C. An experimental demonstration of rhizautoicy, self-incompatibility, and reproductive investment in *Aloina bifrons* (Pottiaceae) // *The Bryologist*. 2013. Vol. 116. P. 43–52.
30. Stark L. R., McLetchie D. N., Mishler B. D. Sex expression, plant size, and spatial segregation of the sexes across a stress gradient in the desert moss *Syntrichia caninervis* // *Bryologist*. 2005. Vol. 108. P. 183–193.
31. Yang Y. Y., Kim J. G. The optimal balance between sexual and asexual reproduction in variable environments: A systematic review // *J. Ecol. Environ.* 2016. Vol. 40. P. 1–18.

Стаття надійшла до редакції 13.03.25

доопрацьована 16.05.25

прийнята до друку 26.05.25

REPRODUCTIVE STRATEGY, SEXUAL STRUCTURE AND PRODUCTIVITY OF FERTILE PLANTS OF THE EPIGEIC MOSS *ATRICHUM UNDULATUM* (HEDW.) P. BEAUV. DEPENDING ON THE MICROCLIMATIC LOCALITY CONDITIONS

O. Lobachevska*, L. Karpinets, I. Smerek

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

The influence of microclimatic conditions on the reproductive traits of the heteroicous moss *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv was studied. Moss samples from research areas in the forest ecosystems of the Roztochchya Nature Reserve (ancient beech forest) and Yavoriv National Park (recreation and felling areas) were analyzed, which differed in water and temperature regimes and light intensity. Moss sampling was carried out in spring, summer and autumn by the envelope method, in general not less than 150 plants for each territory. The results of determining the height and weight of female plants with sporogones indicate a relationship between their vegetative growth and the frequency of sporophytes. In all research areas, female plants were larger and with more weight, probably through the need to accumulate significant reserves of biomass and energy resources for the formation of gametangia and support the development of sporophytes, while male individuals are characterized by relatively lower growth rates, probably due to higher reproductive investments in the formation of gametes. It was found that in spring, plants that are functionally dioecious prevailed in moss turfs. In April, phenotypically unisexual male and female plants were found in the reserve areas, while in the felling and recreation areas, only plants with male gametangia were detected. In summer, both male and female unisexual plants were found in all plots, but in anthropogenically disturbed areas, female individuals prevailed. In addition, 20% of plants with close proximity of bisexual gametangia and the highest productivity of

antheridia were established in the felling area. In autumn, 2–3 male branches with antheridia were revealed at the base of bisexual plants. The smallest number of *A. undulatum* plants with sporophytes was determined in the recreation area. In summer, unisexual female plants prevailed there, while in autumn – male plants, no bisexual plants were found. During the year, the productivity of female and male gametangia in this area was low and increased insignificantly in autumn. It was established that, depending on the adaptive possibilities of sexual individuals of *A. undulatum*, the environmental conditions of the forest ecosystems caused a change in the sex ratio, their reproductive productivity and the frequency of sporophytes.

Keywords: reproduction, fertile plants, gametangia, mosses, *Atrichum undulatum*

**ТАКСОНОМІЧНА СТРУКТУРА НАСЕЛЕННЯ ОРІБАТИД (ACARI: ORIBATIDA)
ДЕРЕВНИХ МІКРООСЕЛИЩ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ**

С. Сідак^{1*}, Г. Гуштан²

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

²*Державний природознавчий музей НАН України
вул. Театральна, 18, Львів 79008, Україна
e-mail: habrielhushtan@gmail.com*

Фундаментальні види, або т. зв. інженери екосистем, – це організми, які мають здатність суттєво змінювати середовище існування інших видів через фізичну модифікацію абіотичних (неживих) або біотичних (живих) факторів. Такі зміни можуть включати створення нових екологічних ніш або трансформацію вже існуючих. Завдяки цьому відбувається зростання різноманітності середовищ існування, що, як правило, сприяє підвищенню рівня локального біорізноманіття [20]. Одним із найяскравіших прикладів таких видів є дерева, особливо в умовах пралісових, майже незайманих екосистем. Їхня наявність сприяє формуванню унікальних деревних мікрооселищ – особливих субстратів і структур, які є осередками життя для широкого спектра рослин, грибів і тварин, зокрема, безхребетних [13].

Серед цих мешканців домінують членистоногі, які становлять найрізноманітніший компонент наземних екосистем. Значна частина таксонів членистоногих безпосередньо пов'язана з деревними мікрооселищами, що зумовлює високу спеціалізацію й адаптацію їх до конкретних екологічних умов [15].

У цій статті вперше в Україні представлено таксономічний огляд орібатидних кліщів у межах різних типів деревних мікрооселищ. Дослідження базується на матеріалах, зібраних у 2024 р. в кількох типах таких оселищ: порожнинах кореневих лап, тріщинах і отворах стовбурів, дендротельмах (водоймах у дуплах), мікрогрунті на стовбурах, а також у зламах стовбурів. Результати вказують на значну біотопічну специфічність панцирних кліщів. Загалом виявлено представників 21 родини, що становить близько третини всіх родин орібатид, відомих для Українських Карпат. Найчисленнішою виявилася родина Oribiidae, яка охоплює понад чверть загальної кількості особин, зафіксованих у досліджуваних біотопах. Водночас різні типи мікрооселищ демонструють суттєві відмінності у структурі населення: найбільшу видову різноманітність зафіксували у мікрогрунті на стовбурі дерева, тоді як найвищу щільність кліщів спостерігали у тріщинах стовбура.

Ключові слова: кліщі-орібатиди, Українські Карпати, деревні мікрооселища, біорізноманіття, старовікові ліси

Структура населення орібатидних кліщів залежить від типу лісу, а також від абіотичних факторів середовища, таких як температура, рН і вологість ґрунту [9, 12]. Крім того, орібатиди населяють не лише лісову підстилку, а й різноманітні типи мікрооселищ на поверхні, такі як мохи, лишайники та мертва деревина [13, 14, 24]. Такі мікрооселища характеризують різними екологічними умовами, зокрема, особливостями мікроклімату і наявністю кормових ресурсів [16, 22]. За результатами дослідження, викладеного у статті про мікроартроподів у заповнених детритом порожнинах дерев, представники Oribati-

да виявилися другими за чисельністю після колембол [23]. У дослідженні різних типів деревних мікрооселищ у лісах західного Ньюфаундленду (Канада) було виявлено 39 родин панцирних кліщів [9]. Польські дослідники, що вивчали преференції орібатидних і мезостегматичних кліщів серед деревних мікрооселищ та їхні трофічні зв'язки, визначили 17 родин орібатидних кліщів і встановили, що більшість родин міститься в моху букових пнів [20]. Серед праць, присвячених вивченню орібатид Карпатського регіону, є монографія В. В. Меламуда, що стосується української частини Карпат, де встановлено майже 400 видів панцирних кліщів у ґрунті й підстилці різних типів лісів [6]. Водночас дослідження таксономічної структури населення орібатид саме деревних мікрооселищ Карпат досі не проводили. Слід зазначити, що решта робіт, присвячених вивченню панцирних кліщів модельного регіону, спрямовані на іншу тематику [1, 2, 6, 15]. Це підкреслює актуальність даного дослідження.

Матеріали та методи

Вивчення таксономічної структури панцирних кліщів проводили на матеріалі, зібраному у весняно-літній період 2024 р. на ділянках, де збереглися старовікові ліси. Першою ділянкою є пралісові пам'ятки природи місцевого значення «Праліси і квазіпраліси Ганьковицького лісництва» ДП «Свалявський лісгосп», розташовані в Мукачівському районі Закарпатської області на захід від с. Ганьковиця та на схід до Полонини Боржава. Територія площею 281,0 га вкрита цінними буковими квазіпралісами та пралісами, які є осередками збереження природного біорізноманіття Закарпаття. Дана ділянка має охоронне зобов'язання відповідно до статті 53 Закону України «Про природно-заповідний фонд України», рішенням Закарпатської обласної ради від 25.02.2021 № 154 [3].

Друга ділянка розташована у Національному природному парку «Бойківщина», де збереглися старовікові ліси, представлені буковими (клас *Quercus-Fagetia Br.-Bl. et Vlieg.*, 1937) та мішаними ялицево-смереково-буковими деревостанами (порядок *Vaccinio-Piceetalia Br.-Bl.*, 1939). Чисті букові ліси I–II класів бонітету (угруповання з порядку *Fagetalia sylvaticae Pawl. in Pawl., Sokol. et Wall.*, 1928) поширені на схилах хребта Бучок у Львівській області [5]. Для вивчення населення орібатид у деревних мікрооселищах смерекового старовікового лісу було обрано третю ділянку на території Карпатського національного природного парку, а саме територію Говерляньського ПОНДВ неподалік метеостанції «Пожижевська» [4]. Деревні мікрооселища відбирали за принципом наявності в них субстрату або в місці контакту з ґрунтом. Відбирали пробу субстрату об'ємом 1 дм³. За допомогою каталогу мікрооселищ [16] та за вищезгаданим принципом було підібрано 6 типів деревних мікрооселищ.

1. Порожнини в кореневих лапах (К.Л.) – природні заглибини біля основи стовбура, сформовані внаслідок росту коренів. Вони можуть бути густо вкриті мохами, не маючи при цьому ні пошкоджень, ні слідів гниття. Порожнина виникає як природний процес розвитку дерева, без ран або відкритих тріщин, і розташована в нижній частині стовбура. Було зібрано по одній пробі субстрату на кожній дослідній ділянці, крім «Карпатського» НПП. Усі проби зібрано в буковому лісі.
2. Тріщина стовбура (Т.Д.) – витягнута лінійна тріщина на стовбурі з відкритим камбієм і заболонню, яка не покрита корою (не враховували, якщо вже відбулося загоєння). Було зібрано по одній пробі субстрату з кожної дослідної ділянки, а в НПП «Бойківщина» – дві проби. Три проби з букового лісу та одна зі смерекового.

3. Отвір у стовбурі (О.С.) – частково відкрита порожнина, яка може містити трухляву деревину (не фіксували, якщо без); її мікроклімат наближений до зовнішнього середовища, а всередину можуть потрапляти опади, отвір не має контакту з ґрунтом. Було зібрано одну пробу субстрату в буковому лісі в НПП «Бойківщина».
4. Дендротельми (Д.) – вхідний і внутрішній діаметри отворів у стовбурі не відрізняються. Під час дощів вони наповнюються водою, яка згодом поступово висихає. Було зібрано одну пробу субстрату в буковому лісі з «Ганьковицького лісництва».
5. Мікроґрунт на стовбурі дерева (М.С.) – формування субстрату в кроні або на стовбурі дерев відбувається завдяки накопиченню відмерлих епіфітних мохів, лишайників, водоростей і залишків кори. Було зібрано дві проби субстрату в НПП «Бойківщина». Всі проби в буковому лісі.
6. Злам стовбура (З.С.) – оголена серцевина дерева, що виникла через злам крони або відламування однієї частини дерева, у якій починається процес розкладу деревини, поки дерево ще залишається живим. Було зібрано одну пробу субстрату в буковому лісі з «Ганьковицького лісництва».

Розбір проб проведено за допомогою стереомікроскопа Olympus SZX10 з освітлювачем Schott на фільтрувальному папері. Ідентифікацію орібатид проводили з використанням сучасних світлових мікроскопів Olympus BX51 та Leica DM6 B. Наведене мікроскопічне обладнання входить до складу Центру колективного користування науковими приладами «Педобіологія» ДПМ НАНУ. Ідентифікацію панцирних кліщів здійснювали з використанням актуальних ключів [7, 8, 25]. Загалом опрацьовано 11 проб субстрату (від 1 до 4 проб для кожного мікрооселища) й ідентифіковано до рівня родин майже 360 особин кліщів. Розрахунки та візуалізація даних відбувалися з використанням комп'ютерної програми Microsoft Excel згідно з загальноприйнятими методиками [19].

Результати і їхнє обговорення

Таксономічна репрезентативність орібатидних кліщів деревних мікрооселищ старовікових лісів Українських Карпат залежить від специфічності умов досліджуваного регіону і типів деревних мікрооселищ. Визначальною особливістю тут виступає спектр едафічних і флористичних характеристик екосистем, сформованих старовіковими лісами, які характеризуються деревами похилого віку, складними структурами та багатим біорізноманіттям [21]. У результаті проведених досліджень у деревних мікрооселищах старовікових лісів ми відмітили представників 21 родин панцирних кліщів (див. таблицю). Це становить майже 30 % усіх родин орібатид, відмічених для території Українських Карпат [6]. Із них найчисленнішою виявилася родина Oppiidae.

Частка Oppiidae серед виявлених орібатид у деревних мікрооселищах старовікових лісів Українських Карпат становить 21 % від загальної чисельності. Показники загальної чисельності (щільності) орібатид у різних типах мікрооселищ варіюють у межах від 13 до 122 екз. на дм^3 (див. рисунок). Якісні та кількісні показники репрезентативності родин панцирних кліщів демонструють їхню біотопічну специфічність, яка свідчить про гетерогенність умов деревних мікрооселищ. Це означає, що різні типи досліджуваних мікрооселищ мають специфічну структуру населення орібатид на рівні родин.

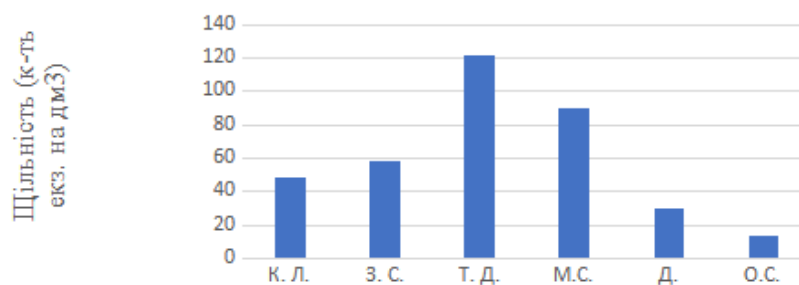
Порожнини в корневих лапах населяє 7 родин орібатид. Найчисленнішими є представники родини Oppiidae, частка яких становить 50 % від загальної чисельності. Значно меншою є частка родини Nothridae – майже 21 %. Менш репрезентована родина

Cepheidae з показником приблизно 10,50 %. Родина Euphthiracaridae становить 8,33 % від загальної чисельності. Нечисленними в цьому мікрооселищі є родини Oribatellidae (6,25 %), Ceratozetidae і Brachychthoniidae (по 2 % кожна). У даному типі мікрооселищ встановлено щільність населення орібатид на рівні 48 особин на дм³.

Репрезентативність родин орібатид (% від загальної чисельності в біотопі)
у деревних мікрооселищах старовікових лісів Українських Карпат

№ п/п	Родини	Типи мікрооселищ					
		К.Л.	З.С.	О.С.	М.С.	Т.Д.	Д.
1	Brachychthoniidae	2,08	—	—	—	—	—
2	Nothridae	20,83	—	—	4,82	—	—
3	Carabodidae	—	20,69	7,69	1,20	9,83	3,33
4	Damaeidae	—	—	7,69	4,82	7,38	—
5	Euphthiracaridae	8,33	3,45	—	—	0,82	3,33
6	Phthiracaridae	—	1,72	—	—	18,03	6,67
7	Galumnidae	—	13,80	—	—	0,82	—
8	Cepheidae	10,43	—	—	—	22,13	—
9	Ceratozetidae	2,08	—	—	—	—	6,67
10	Chamobatidae	—	3,45	7,69	8,44	9,84	13,33
11	Oribatellidae	6,25	—	—	24,10	—	—
12	Scheloribatidae	—	1,72	—	—	—	—
13	Tectocephidae	—	—	7,69	1,20	—	—
14	Oppiidae	50,00	1,72	15,38	37,35	0,82	50,00
15	Quadropiidae	—	—	—	1,20	—	—
16	Achipteriidae	—	53,45	—	2,41	—	6,67
17	Liacaridae	—	—	—	2,41	10,66	—
18	Caleremacidae	—	—	—	—	19,67	—
19	Steganacaridae	—	—	30,78	7,23	—	—
20	Mycobatidae	—	—	—	1,20	—	3,33
21	Suctobelbidae	—	—	23,08	3,62	—	6,67

Примітка: Зібраний матеріал кліщів узагальнено по типах мікрооселищ: Т.Д. – тріщина дерева, К.Л. – порожнини в кореневих лапах, О.С. – отвір у стовбурі, М.С. – мікрогрунт на стовбурі дерева, Д. – дендротельма, З.С. – злам стовбура (див. підрозділ «Матеріали та методи»)



Щільність орібатид у деревних мікрооселищах старовікових лісів Українських Карпат

У зламі стовбура виявлено 8 родин панцирних кліщів. Домінують представники родини Achipteriidae з часткою майже 54 %. Менше представлена родина Carabodidae – приблизно 21 %. Родина Galumnidae становить майже 14 % від загальної чисельності. Нечисленними є родини Euphthiracaridae, Chamobatidae (по 3,5 %) та Phthiracaridae, Scheloribatidae і Oppiidae (під 2 % кожна). У даному типі мікрооселищ щільність населення орібатид дорівнює 58 особин на дм³.

В отворі стовбура виявлено 7 родин орібатид. Найчисленнішою є родина Steganacaridae з часткою майже 31 %. Родина Suctobelbidae на другому місці за чисельністю – 23 %, а на третьому Oppiidae – 15,4 %. Менше, але рівномірно представлені Chamobatidae, Тес-

tosepheididae, Carabodidae і Damaeidae – по 7,7 %. У даному типі мікрооселищ встановлено найменшу щільність населення орібатидних кліщів – 13 особин на дм^3 .

У мікрогрунті на стовбурі дерева виявлено найбільшу кількість родин – 13. Домінує родина Oribiidae з часткою 37,4 %. На другому місці родина Oribatellidae – 24 %. Менш репрезентовані родини Chamobatidae з показником майже 8,5 % і Steganacaridae – 7,2 %. Родини Nothridae і Damaeidae становлять приблизно по 5 % від загальної чисельності кожна. Нечисленними в цьому мікрооселищі є родини: Suctobelbidae (3,6 %), Achipteridae і Liacaridae (по 2,4 % кожна), Quadropiidae, Tectocephidae, Carabodidae і Mucobatidae (по 1,2 % кожна). При цьому щільність населення не є найбільшою, вона становить 83 особини на дм^3 .

Тріщини стовбура – це друге за кількістю представлених родин мікрооселище, де виявлено представників із 10 родин. Найвищу чисельність мають родини Cerpidae (22 %) і Caleremaeidae (майже 20 %). Значну частку становлять Phthiracaridae (18 %) і Liacaridae (10,6 %). Менше представлені родини Carabodidae і Chamobatidae – приблизно по 10 %. Родина Damaeidae становить 7,4 %. Нечисленними (<1 %) є родини Euphthiracaridae, Galumnidae і Oribiidae. Також цей тип мікрооселищ займає перше місце за щільністю населення – 122 особини на дм^3 .

Дендротельми представлені 9 родинами орібатид. Найчисленнішою є родина Oribiidae з часткою 50 %. Родина Chamobatidae становить 13 %, а Ceratozetidae, Achipteridae, Suctobelbidae і Phthiracaridae – по 6,7 %. Нечисленними (3,3 %) є родини Carabodidae, Euphthiracaridae, Mucobatidae. У даному типі деревних мікрооселищ відзначено щільність орібатидних кліщів на рівні 30 особин на дм^3 .

Отже, у деревних мікрооселищах старовікових лісів Українських Карпат виявлено представників 21 родини панцирних кліщів, що становить майже 30 % усіх родин орібатид, відмічених для даної території. Найчисленнішою виявилася родина Oribiidae, частка якої у досліджуваній фауні становить майже 21 % від загальної чисельності орібатид. Такий важливий показник як щільність населення орібатид у різних типах мікрооселищ варіює в межах від 13 до 122 екз./ дм^3 , що свідчить про значну диференціацію умов існування цих організмів.

Найбільшу кількість родин (13) виявлено в мікрогрунті на стовбурі дерева, що вказує на сприятливі умови для орібатид у цьому типі мікрооселища. Найвищу щільність населення орібатид (122 особин/ дм^3) зафіксовано у тріщинах стовбура, які, вірогідно, мають важливе значення для забезпечення вертикальних міграцій панцирних кліщів.

Отримані якісні та кількісні показники репрезентативності родин орібатид можуть вказувати на їхню біотопічну специфічність і гетерогенність умов деревних мікрооселищ, а також на адаптацію цих організмів до різноманітних екологічних умов. Різні типи досліджуваних мікрооселищ мають специфічну структуру населення орібатид на рівні родин, що спонукає до збереження різноманітності деревних мікрооселищ для підтримання біорізноманіття панцирних кліщів у старовікових лісах Українських Карпат.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Гуштан Г. Г., Гуштан К. В. Панцирні кліщі (Acari: Oribatida) ксерофітних та петрофітних лук Карпатського біосферного заповідника (ботанічні заказники «Чорна гора» та «Юлівська гора») // Природа Карпат. 2019. № 1. С. 58–61.
2. Гуштан Г. Г., Гуштан К. В. Панцирні кліщі (Oribatida) заплавних лук Закарпатської низовини // Укр. ентомол. журнал. 2020. № 1–2 (18). С. 41–47. DOI: <https://doi.org/10.15421/282006>

3. Департамент екології та природних ресурсів Закарпатської ОДА. Праліси та квазіпраліси Ганьковицького лісництва. Пралісова пам'ятка природи місцевого значення [online]. 2021. URL: <https://www.ecozakarp.at.net.ua/parks/pralisova-pamiatka-prirodi-mistsievogho-znachiennia-pralisi-ta-kvazipralisi-gankovitskogho-lisnitstva> [Дата звернення: 20 березня 2025 р.].
4. Максимюк Г. В., Притула І. М., Сенчина Б. В. Пралісові екосистеми Чорногори (у межах Карпатського НПП): сучасний стан, шляхи використання і збереження // Фіз. географія та геоморфологія. 2017. Вип. 3 (87). С. 87.
5. Марискевич О. Г., Земан В. В. Старовікові ліси на території НПП «Бойківщина» (Українські Карпати) // Старовікові ліси як модель відновлення функціональної суті карпатських лісів: тези доп. міжнар. наук.-практ. конф. (23–24 червня 2021 р.). Львів, 2021. С. 46.
6. Меламуд В. В. Панцирные клещи Украинских Карпат. Львов, 2003. 152 с.
7. Павличенко П. Г. Определитель цератозетоидных клещей (Oribatei, Ceratozetoidea) Украины. К.: Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена, 1994. 143 с.
8. Сергиенко Г. Д. Фауна Украины. Т. 25. Клещи. Вып. 21. Низшие орибатиды. К.: Наук. думка, 1994. 203 с.
9. Bluhm C., Scheu S., Maraun M. Temporal fluctuations in oribatid mites indicate that density-independent factors favour parthenogenetic reproduction // Exp. Appl. Acarol. 2016. Vol. 68. P. 387–407.
10. Dunger W., Fiedler H. J. (Hrsg.). Methoden der Bodenbiologie. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1997. 539 S.
11. Dwyer E., Larson D. J., Thompson I. D. Les oribates (Acari) des forêts de sapins [Abies balsamea (L.)] dans l'ouest de l'île de Terre-Neuve // Can. Entomol. 1997. Vol. 129. P. 151–170.
12. Erdmann G., Scheu S., Maraun M. Regional factors rather than forest type drive the community structure of soil living oribatid mites (Acari, Oribatida) // Exp. Appl. Acarol. 2012. Vol. 57. P. 157–169.
13. Frahm J. P. Biologie der Moose. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag, 2001.
14. Huhta V., Siira-Pietikainen A., Penttinen R. Importance of dead wood for soil mite (Acarina) communities in boreal old-growth forests // Soil Org. 2012. Vol. 84. P. 499–512.
15. Hushtan H. H., Hushtan K. V., Glotov S. V. Checklist of oribatid mites (Acari, Oribatida) of the Transcarpathian lowland, Ukraine // Persian J. Acarol. 2021. Vol. 10 (4). P. 371–402. <https://doi.org/10.22073/pja.v10i4.68186>
16. Kraus D., Bütler R., Krumm F. et al. Catalogue of tree microhabitats – Reference field list // Integrate+ Tech. Pap. 2016. 16 p.
17. Lachat T., Wermelinger B., Gossner M. M. et al. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests // Ecol. Indic. 2012. Vol. 23. P. 323–331.
18. Larrieu L., Paillet Y., Winterd S. et al. Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization // Ecol. Indicators. 2018. Vol. 84. P. 194–207.
19. Magurran A. E. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing Company, 2004. 256 p.
20. Seniczak S., Graczyk R., Seniczak A. et al. Microhabitat preferences of Oribatida and Mesostigmata (Acari) inhabiting lowland beech forest in Poland and the trophic interactions between these mites // Eur. J. Soil Biol. 2018. Vol. 87. P. 25–32. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2018.04.004.
21. Spracklen B., Spracklen D. V. Determination of Structural Characteristics of Old-Growth Forest in Ukraine Using Spaceborne LiDAR // Remote Sens. 2021. Vol. 13. P. 1233. DOI: 10.3390/rs13071233.

22. *Thakur M. P., Bakker E. S., Veen C., Harvey J. A.* Climate extremes, rewilding and the role of microhabitats // *One Earth*. 2020. Vol. 2. P. 506–509.
23. *Weber M. L., Zotz G.* Detritus-filled crotches – an overlooked tree-related microhabitat in Central Europe // *Eur. J. Entomol.* 2024. Vol. 121 (5). P. 31–36. DOI: 10.14411/eje.2024.005.
24. *Wehner K., Schuster R., Simons N. K.* et al. How land-use intensity affects sexual and parthenogenetic oribatid mites in temperate forests and grasslands in Germany // *Exp. Appl. Acarol.* 2021. Vol. 83. P. 343–373.
25. *Weigmann G.* Acari, Actinochaetida Hornmilben (Oribatida). Keltern: Goecke & Evers, 2006. 520 p.

Стаття надійшла до редакції 10.04.25

доопрацьована 07.06.25

прийнята до друку 09.06.25

TAXONOMIC STRUCTURE OF ORIBATIDA MITE (ACARI: ORIBATIDA) POPULATIONS IN TREE-RELATED MICROHABITATS OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

S. Sidak¹, H. Hushtan²

¹*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: St.sidak@gmail.com*

²*State Museum of Natural History, NAS of Ukraine
18, Teatralna St., Lviv 79008, Ukraine*

Ecosystem engineers, or foundational species, are organisms that significantly alter habitats by physically modifying abiotic or biotic conditions for other species. These modifications often lead to an increase in habitat heterogeneity, which typically results in higher levels of local biodiversity [20]. A prominent example of such species is trees, particularly within primeval forest ecosystems. These environments host a variety of tree-related microhabitats – unique substrates and structures that provide living conditions for numerous species of plants, animals, and fungi [13].

Arthropods represent the most diverse component of terrestrial ecosystems, with many taxa specifically associated with tree microhabitats [15]. Their abundance and specialization contribute significantly to the complexity of forest ecosystems.

This study is the first in Ukraine to describe the taxonomic structure of oribatid mites across various types of tree microhabitats. The research is based on material collected in 2024 from root buttress cavities, bark fissures and trunk holes, dendrotelms (tree water pools), trunk microsoil, and broken tree trunks. The results reveal a high degree of habitat specificity among armored mites. A total of 21 families were identified, representing approximately one-third of all oribatid families known in the Ukrainian Carpathians. The most abundant family was Oppiidae, comprising over one-quarter of all mites recorded in the studied microhabitats.

Moreover, different microhabitats showed marked differences in mite population structure: the highest species diversity was found in trunk microsoil, whereas the highest individual density was observed in bark fissures.

Keywords: oribatida mites, Ukrainian Carpathians, tree-related microhabitats (TreMs), biodiversity, old-growth forests

ОЦІНКА ПОШИРЕННЯ ФІТОІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ ІЗ ЄВРОПЕЙСЬКОГО ПЕРЕЛІКУ НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ ЗГІДНО З ВІДКРИТИМИ ДАНИМИ GBIF, INATURALIST І UKRBIN

П. Насадюк, З. Мамчур

*Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: zvenyslava.mamchur@lnu.edu.ua; dzvinkamamchur@gmail.com*

Метою дослідження є оцінка геопросторового поширення інвазійних чужорідних видів рослин (ІЧВР) на території України, включених до Європейського переліку інвазійних чужорідних видів, що становлять загрозу для Європейського Союзу (ЄС). Аналіз базується на даних спостережень із відкритих баз GBIF, iNaturalist і UkrBIN. У контексті інтеграції України до ЄС ефективний контроль за цими видами є необхідною умовою відповідності екологічним стандартам ЄС. У ширшому контексті узгодження національних систем моніторингу навколишнього середовища з політикою ЄС щодо біорізноманіття це дослідження також сприяє вдосконаленню системи раннього виявлення та реагування на біологічні загрози високого ризику. У межах дослідження проведено якісне порівняння наборів даних і оцінку їхньої ефективності для картування фітоінвазій. ІЧВР є однією з основних загроз біорізноманіттю, що негативно впливає на природні екосистеми, зокрема, на екосистемні послуги агросистем і продовольчу безпеку. Вони можуть витіснити аборигенні види, трансформувати екосистеми, спричиняти втрати врожайності та шкодити здоров'ю людини. Оскільки в Україні немає офіційно затвердженого переліку ІЧВР, дослідження використовує Європейський перелік, ухвалений 2016 р. та доповнений у 2017, 2019 і 2022 рр. Він містить 88 видів інвазійних чужорідних видів, із яких 41 – рослини. Очікується нове доповнення у 2025 р., що включатиме ще 8 видів рослин. Методологія дослідження базується на аналізі відкритих геопросторових даних для оцінки поширення інвазійних видів. Використано сучасні ГІС-технології для картування та просторового аналізу, що дає змогу оцінити надійність різних джерел інформації. Для підвищення достовірності було застосовано методи геопросторового аналізу, що дають можливість враховувати різні джерела даних і мінімізувати похибки. Просторове моделювання також допомагає виявити зони з підтвердженою присутністю ІЧВР, а також області з дефіцитом даних, що дає змогу виявити прогалини у знаннях і потреби в подальшому моніторингу. Отримані просторові моделі може бути використано для подальшого моніторингу та розроблення заходів контролю ІЧВР, а також для формування стратегій спостереження, політики, планів відновлення середовищ існування й адаптивного управління як на національному, так і на транскордонному рівнях.

Ключові слова: фітоінвазії, GBIF, iNaturalist, UkrBIN, відкриті дані, ГІС, QGIS, Україна

Фітоінвазії виступають одним із ключових чинників втрати біорізноманіття, що негативно впливає на екосистемні послуги, які забезпечують стабільність агропродовольчих систем і стійкість засобів до існування. Інвазійні чужорідні види рослин (ІЧВР) становлять серйозну загрозу екосистемам, засобам до існування та продовольчій безпеці у глобальному масштабі [7]. Вони можуть проявлятися як трансформери екосистем,

спричиняти витіснення аборигенних видів, бути високоефективними шкідниками сільськогосподарських культур і завдавати прямої шкоди здоров'ю людини [7].

Оскільки офіційно затвердженого національного списку інвазійних чужорідних видів в Україні немає, для цього дослідження взято Європейський перелік інвазійних чужорідних видів, які становлять загрозу для Європейського Союзу, затверджений 13 липня 2016 р. із доповненнями у 2017, 2019 та 2022 рр. (COMMISSION IMPLEMENTING REGULATION (EU) 2016/1141 of 13 July 2016 adopting a list of invasive alien species of Union concern pursuant to Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council Amended by: Commission Implementing Regulation (EU) 2017/1263 of 12 July 2017, Commission Implementing Regulation (EU) 2019/1262 of 25 July 2019, Commission Implementing Regulation (EU) 2022/1203 of 12 July 2022 13.7.2022 – далі в тексті – Європейський перелік). Цей перелік був прийнятий на основі Регламенту (ЄС) № 1143/2014 Європейського Парламенту і Ради від 22 жовтня 2014 р. (REGULATION (EU) No 1143/2014 OF THE EUROPEAN PARLIAMENT AND OF THE COUNCIL of 22 October 2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species). До Європейського переліку входить 88 видів, із яких 47 – це тварини, а 41 – рослини [1–4, 8]. Варто зазначити, що на сайті Європейського Союзу в доступі є проєкт доповнення переліку інвазійних видів, який планують затвердити у 2025 р. із внесенням ще 8 ІЧБР: *Acacia mearnsii* [as 'mearnsi'] De Wild., Pl. Bequaert. 3: 61 (1925), *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér ex Vent., *Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne, *Delairea odorata* Lem, *Nanozostera japonica* (Ascherson & Graebner) Tomlinson & Posluszny, 2001, *Reynoutria japonica* Houtt., *Reynoutria sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai, *Reynoutria* × *bohemica* Chrtek & Chrtková [11].

Матеріали та методика

Для оцінки поширення 41 виду інвазійних чужорідних видів рослин із Європейського переліку було взято дані виявлення цих видів на території України із баз даних GBIF (Global Biodiversity Information Facility) [5], iNaturalist [6] та UkrBIN (Ukrainian Biodiversity Information Network / Національна мережа інформації з біорізноманіття) [9].

За допомогою програмного забезпечення QGIS 3.38.0 – було створено 27 векторних шарів із картуванням спостережень ІЧБР, на основі яких виготовлено оригінальні карти з візуалізацією поширення інвазійних видів на території України. Векторні шари території України й адміністративного поділу по областях взято із ресурсу UN OCHA (United Nations Office for the Coordination of Humanitarian Affairs – Управління ООН з координації гуманітарних питань) <https://data.humdata.org/> [10]. Атрибутивні таблиці з GBIF та iNaturalist містили значну кількість (до 7 %) спостережень без зазначення, до якої області України вони належать, що могло спричинити значні розбіжності в розрахунках і порівнянні даних. Тому для обчислення кількості спостережень інвазійних видів по областях було об'єднано атрибути векторних шарів спостережень із векторним шаром адміністративного поділу за областями; це мінімізувало похибку до 0,0017 % в GBIF (розбіжність у 14 спостережень), і 0,0023 % в iNaturalist (розбіжність у 13 спостережень), які не наклалися на шар з областями. Статистичні розрахунки здійснювали за допомогою програмного забезпечення MS Excel на основі атрибутивних таблиць векторних шарів.

Результати і їхнє обговорення

Відповідно до бази даних GBIF на території України зафіксовано 13 ІЧБР з Європейського переліку: *Asclepias syriaca*, *Ailanthus altissima*, *Celastrus orbiculatus*, *Eichhornia crassipes*, *Eloдея nuttallii*, *Heracleum mantegazzianum*, *H. sosnowskyi*, *Humulus scandens*, *Impatiens glandulifera*, *Ludwigia peploides*, *Myriophyllum aquaticum*, *M. heterophyllum*, *Pistia*

stratiotes, що становить 31 % усіх видів рослин із Європейського переліку. З них 4 види зафіксовано тільки в ботанічних садах або дендропарках: *Ludwigia peploides*, *Myriophyllum heterophyllum*, *Humulus scandens* – Ботанічний сад ім. Фоміна в Києві, *Myriophyllum aquaticum*, *Humulus scandens* – дендропарк у Білій Церкві, *Myriophyllum aquaticum* – Нікітський ботанічний сад. Тому без урахування цих видів можна зробити висновок, що відповідно до GBIF в Україні наявні 9 видів із Європейського переліку, що становить 21 % усіх видів рослин із переліку. Результати спостережень видів із Європейського переліку на території України відповідно до GBIF представлено в табл. 1 (*позначено види, зафіксовані лише в дендропарках і ботанічних садах), а карту геопросторового поширення видів наведено на рис. 1. Варто зазначити, що кількість спостережень усього 4 видів: *Asclepias syriaca* (33,73 %), *Ailanthus altissima* (25,79 %), *Heracleum sosnowskyi* (25,32 %) та *Impatiens glandulifera* (10,74 %) становить 95,57 % усіх виявлених фітоінвазій, а інші види – відповідно 4,43 % із Європейського переліку на території України.

Таблиця 1

Кількість спостережень ІЧВР із Європейського переліку на території України

Таксон	Кількість спостережень		
	GBIF	iNaturalist	UkrBin
<i>Asclepias syriaca</i> L.	2133	2097	389
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	1631	1388	96
<i>Heracleum sosnowskyi</i> Mandenova	1601	1288	333
<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	679	507	125
<i>Elodea nuttallii</i> (Planch.) St. John	93	37	11
<i>Heracleum mantegazzianum</i> Sommier & Levier	84	41	2
<i>Pistia stratiotes</i> L.	68	71	7
<i>Celastrus orbiculatus</i> Thunb.	21	44	0
<i>Eichhornia crassipes</i> (Martius) Solms	6	31	6
<i>Humulus scandens</i> (Lour.) Merr.	4	3	0
<i>Myriophyllum heterophyllum</i> Michaux	2	1	0
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H. Raven	1	0	0
<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdc.	1	4	0
<i>Pennisetum setaceum</i> (Forssk.) Chiov. (синонім: <i>Cenchrus setaceus</i>)*	0	11	0
Загальна кількість	6324	5523	969

Примітка: *У базі iNaturalist для виду *Pennisetum setaceum* вжито синонім *Cenchrus setaceus*

Відповідно до табл. 2 можна стверджувати про нерівномірність охоплення території України і локальний характер виявлення інвазійних видів в окремих областях. Наприклад, найвищою є їхня концентрація в Києві (18,40 %) та Київській області (15,48 %), що разом становить 33,88 % усіх виявлень на території України. Найвищі показники також зафіксовано в Черкаській області (12,74 %), у Криму (включно зі Севастополем 11,02 %), на Заході в Закарпатській області (4,71 %), Івано-Франківській (3,66 %), Львівській (3,39 %), найнижчі показники в Донецькій (0,11 %) і Луганській областях (0,03 %). Загалом у східних і південних областях України зафіксовано найменше спостережень інвазійних видів із Європейського переліку відповідно до GBIF. Розбіжність у загальній кількості спостережень відповідно до GBIF, зазначених у табл. 1 і 2, становить 14, як було пояснено в методах дослідження.

Відповідно до бази даних iNaturalist на території України зафіксовано 13 ІЧВР з Європейського переліку: *Asclepias syriaca*, *Ailanthus altissima*, *Heracleum sosnowskyi*, *Impatiens glandulifera*, *Pistia stratiotes*, *Celastrus orbiculatus*, *Heracleum mantegazzianum*, *Elodea nuttallii*, *Pontederia crassipes*, *Cenchrus setaceus*, *Myriophyllum aquaticum*, *Humulus scandens*, *Myriophyllum heterophyllum*. Варто зауважити, що в базі iNaturalist немає деталізації до авторства таксону, тому база даних пропонує результати тільки відповідно до латинської

назви і загальноновживаної назви англійською мовою, що може бути причиною похибки реальної кількості інвазійних видів, де авторство таксону є вирішальним у визначенні інвазійності.

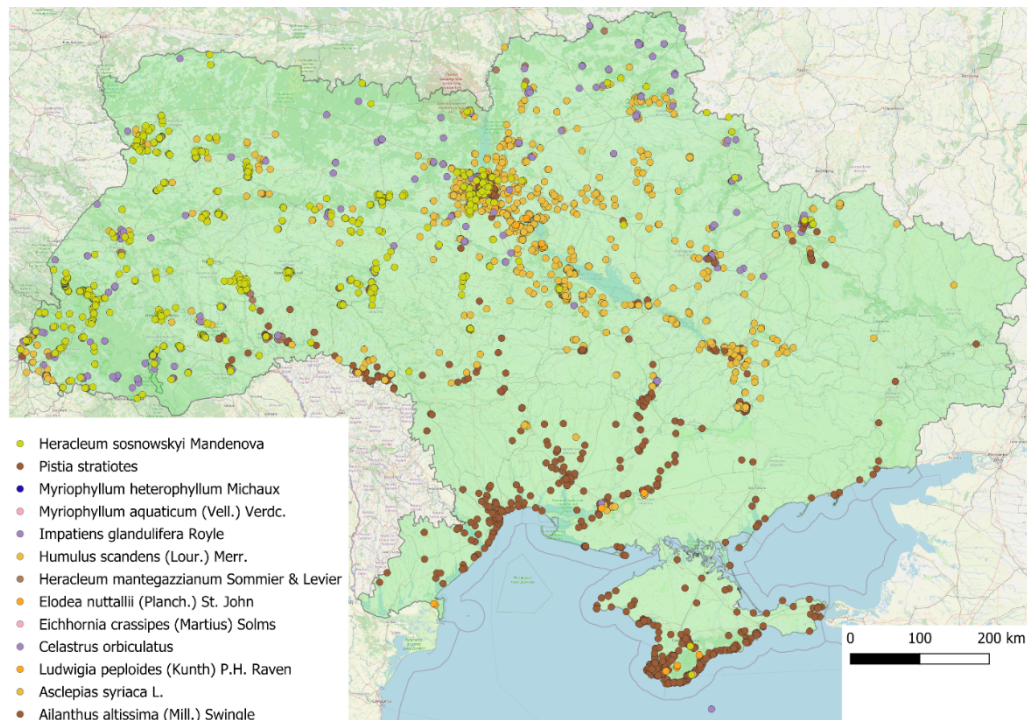


Рис. 1. Геопросторове поширення інвазійних видів із Європейського переліку на території України відповідно до GBIF

Порівняно з результатами GBIF, ті самі 4 види, а саме *Asclepias syriaca* (37,97 %), *Ailanthus altissima* (21,11 %), *Heracleum sosnowskyi* (23,32 %), та *Impatiens glandulifera* (9,18 %), формують основу всіх спостережень і становлять 95,58 % усіх виявлених фітоінвазій, а інші види – відповідно 4,42 % із Європейського переліку на території України.

У базі даних iNaturalist немає спостережень *Ludwigia peploides* (які зафіксовано в базі даних GBIF), тоді як є наявними спостереження *Pennisetum setaceum* під назвою *Cenchrus setaceus* (яких не було в базі даних GBIF). Таксон *Eichhornia crassipes* в iNaturalist зафіксовано як *Pontederia crassipes*. Як уже зазначено вище, 3 види зафіксовано тільки в ботанічних садах або дендропарках: *Myriophyllum heterophyllum*, *Humulus scandens* – Ботанічний сад ім. Фоміна в Києві, *Myriophyllum aquaticum*, *Humulus scandens* – дендропарк у Білій Церкві, *Myriophyllum aquaticum* – Нікітський ботанічний сад. На сьогодні ці види не зафіксовано поза ботанічними садами, тому їх можна не вважати високоінвазійними. Відповідно до даних iNaturalist з урахуванням поведінки перелічених трьох видів можна зробити висновок, що в Україні наявні 10 видів із Європейського переліку, або 24 % усіх видів рослин із переліку. Результати спостережень видів із Європейського переліку на території України відповідно до iNaturalist представлено в табл. 1, а карта геопросторового поширення видів – на рис. 2.

Дані щодо кількості спостережень фітоінвазійних видів із Європейського переліку в областях України відповідно до iNaturalist наведено в табл. 2. Виявлення в Києві

та Київській області становлять 37,68 % усіх фіксацій, у Черкаській області – 11,18 %, у Криму (разом із Севастополем) – 11,62 %, на Заході в Закарпатській області – 4,88 %, в Івано-Франківській – 4,14 %, у Львівській – 3,99 %, найнижчі показники в Донецькій (0,11 %) і Луганській (0,05 %) областях. Незважаючи на те, що загальна кількість фіксацій досліджених ІЧВР в iNaturalist є меншою на 801 спостереження, ніж у GBIF, відсоткове співвідношення областей із найбільшою та найменшою кількістю відповідно до даних GBIF та iNaturalist демонструє високий рівень кореляції.

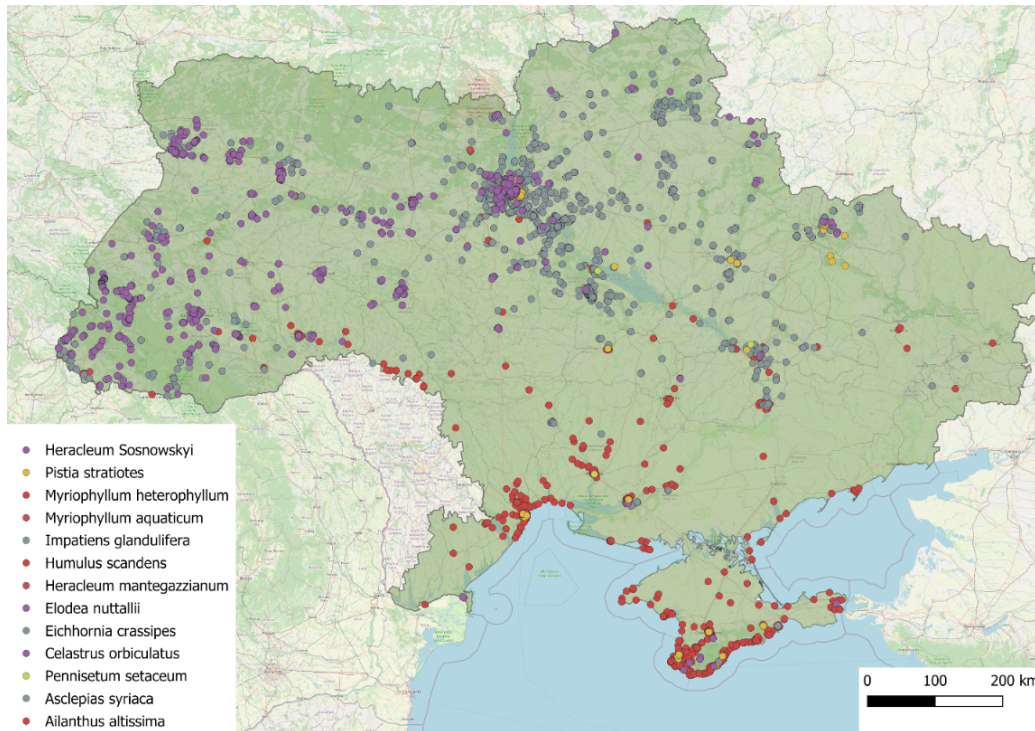


Рис. 2. Геопросторове поширення інвазійних видів рослин із Європейського переліку на території України відповідно до iNaturalist

Відповідно до даних UkrBIN на території України зафіксовано 8 ІЧВР з Європейського переліку: *Asclepias syriaca*, *Heracleum sosnowskyi*, *Impatiens glandulifera*, *Ailanthus altissima*, *Elodea nuttallii*, *Pistia stratiotes*, *Eichhornia crassipes*, *Heracleum mantegazzianum*. Подібно до бази iNaturalist, в UkrBIN немає деталізації до авторства таксону. Одночасно масив даних з UkrBIN є зручним для завантаження та містить максимально повну інформацію про локацію і дату спостереження, що спрощує обробку їх у ГІС. Це дає змогу картувати види в одному шарі, значно зменшуючи часові затрати на побудову окремих шарів для кожного виду, як у випадку з GBIF та iNaturalist.

Порівняно з результатами GBIF та iNaturalist, ті ж 4 види ІЧВР, а саме *Asclepias syriaca* (41,14 %), *Ailanthus altissima* (9,91 %), *Heracleum sosnowskyi* (34,37 %) та *Impatiens glandulifera* (12,90 %), є лідерами за кількістю фіксацій і становлять 97,32 %, інші види відповідно 2,63 % усіх виявлених фітоінвазій із Європейського переліку на території України відповідно до UkrBIN. Результати спостережень інвазійних видів із Європейського переліку на території України представлено в табл. 1.

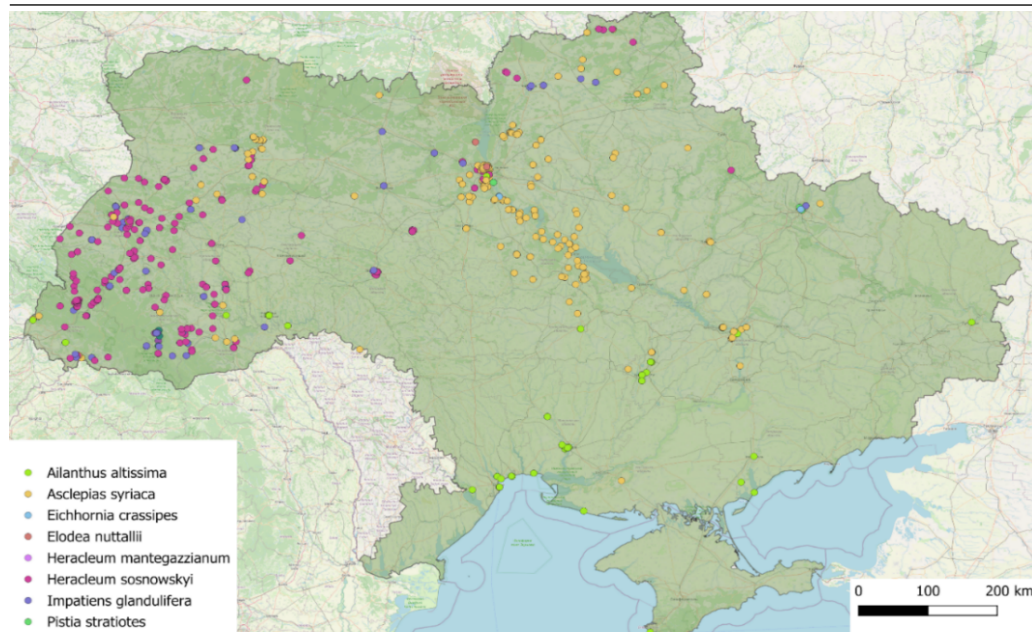


Рис. 3. Геопросторове поширення видів рослин із Європейського переліку на території України відповідно до UkrBIN

Таблиця 2

Кількість фіксацій інвазійних видів із Європейського переліку в областях України

Область / місто	Кількість спостережень		
	GBIF	iNaturalist	UkrBin
Київ	1161	1147	58
Київська	977	929	120
Черкаська	804	616	44
Автономна Республіка Крим	473	411	1
Закарпатська	297	269	78
Івано-Франківська	231	228	49
Севастополь	222	229	0
Львівська	214	220	157
Хмельницька	173	111	12
Вінницька	171	85	22
Житомирська	171	113	51
Одеська	171	145	21
Волинська	165	152	10
Дніпропетровська	131	96	85
Полтавська	119	93	19
Харківська	117	125	10
Рівненська	112	95	65
Херсонська	104	85	2
Чернігівська	93	63	78
Сумська	90	97	6
Запорізька	86	75	4
Тернопільська	73	33	36
Миколаївська	68	49	18
Кіровоградська	55	26	7
Чернівецька	23	8	15
Донецька	7	6	0
Луганська	2	3	1
Загальна кількість:	6310*	5509	969

Дані щодо кількості фіксацій ІЧВР в UkrBIN за областями України підтверджують нерівномірність спостережень у регіонах, тоді як їхнє відсоткове співвідношення відрізняється від даних GBIF та iNaturalist (результати відображено в табл. 2, а геопросторове поширення – на рис. 3). Відповідно до UkrBIN за кількостями спостережень лідирує Львівська область (16,20 %), далі Київська (12,38 %), Дніпропетровська (8,05 %), Закарпатська (8,05 %), Чернігівська (6,71 %). Найменшою є кількість фіксацій у Криму (0,1 %) і Херсонській області (0,1 %). Зовсім немає спостережень на території Донецької області та м. Севастополь. Дані UkrBIN значно відрізняються від GBIF та iNaturalist як за кількістю, так і за рівномірністю спостережень.

У табл. 3 інвазійні чужорідні види рослин із Європейського списку, які було зафіксовано на території України, – позначені знаком «+» у колонках: GBIF Україна, iNaturalist Україна й UkrBIN та UkrBIN Україна.

Таблиця 3

Наявність фіксацій фітоінвазійних видів рослин із Європейського переліку на території України відповідно до GBIF, iNaturalist, UkrBIN

Таксон	Рік	GBIF	iNaturalist	UkrBIN
<i>Acacia saligna</i> (Labill.) H.L.Wendl.	2019	-	-	-
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	2019	+	+	+
<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb.	2017	-	-	-
<i>Andropogon virginicus</i> L.	2019	-	-	-
<i>Asclepias syriaca</i> L.	2017	+	+	+
<i>Baccharis halimifolia</i> L.	2016	-	-	-
<i>Cabomba caroliniana</i> Gray	2016	-	-	-
<i>Cardiospermum grandiflorum</i> Sw.	2019	-	-	-
<i>Celastrus orbiculatus</i> Thunb.	2022	+	+	-
<i>Cortaderia jubata</i> (Lemoine ex Carrière) Stapf	2019	-	-	-
<i>Ehrharta calycina</i> Sm.	2019	-	-	-
<i>Eichhornia crassipes</i> (Martius) Solms	2016	+	+	+
<i>Elodea nuttallii</i> (Planch.) St. John	2017	+	+	+
<i>Gunnera tinctoria</i> (Molina) Mirbel	2017	-	-	-
<i>Gymnocoronis spilanthoides</i> (D.Don ex Hook. & Arn.) DC.	2019	-	-	-
<i>Hakea sericea</i> Schrad. & J.C.Wendl.	2022	-	-	-
<i>Heracleum mantegazzianum</i> Sommier & Levier	2017	+	+	+
<i>Heracleum persicum</i> Fischer	2016	-	-	-
<i>Heracleum sosnowskyi</i> Mandenova	2016	+	+	+
<i>Humulus scandens</i> (Lour.) Merr.	2019	+	+	-
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.	2016	-	-	-
<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	2017	+	+	+
<i>Koenigia polystachya</i> (Wall. ex Meisn.) T.M.Schust. & Reveal	2022	-	-	-
<i>Lagarosiphon major</i> (Ridley) Moss	2016	-	-	-
<i>Lespedeza cuneata</i> (Dum.Cours.) G.Don	2019	-	-	-
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet	2016	-	-	-
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H. Raven	2016	+	-	-
<i>Lygodium japonicum</i> (Thunb.) Sw.	2019	-	-	-
<i>Lysichiton americanus</i> Hultén & H. St. John	2016	-	-	-
<i>Microstegium vimineum</i> (Trin.) A. Camus	2017	-	-	-
<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdc.	2016	+	+	-
<i>Myriophyllum heterophyllum</i> Michaux	2017	+	+	-
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	2016	-	-	-
<i>Pennisetum setaceum</i> (Forssk.) Chiov.	2017	-	+	-
<i>Persicaria perfoliata</i> (L.) H. Gross	2016	-	-	-
<i>Pistia stratiotes</i> L.	2022	+	+	+
<i>Prosopis juliflora</i> (Sw.) DC.	2019	-	-	-
<i>Pueraria montana</i> var. <i>lobata</i> (Willd.)	2016	-	-	-
<i>Rugulopteryx okamurae</i> (E.Y.Dawson) I.K.Hwang, W.J.Lee & H.S.Kim, 2009	2022	-	-	-
<i>Salvinia molesta</i> D.S. Mitch.	2019	-	-	-
<i>Triadica sebifera</i> (L.) Small	2019	-	-	-

На рис. 4 представлено карту із геопросторовим розподілом інвазійних видів з Європейського переліку, побудовану на основі даних трьох відкритих баз біорізноманіття. Варто зазначити, що значна кількість фіксацій із iNaturalist (позначені синім кольором) збігається зі спостереженнями з GBIF (позначені червоним кольором). Оскільки шар iNaturalist розташований вище, ніж шар GBIF, візуально можна сприйняти, що кількість його спостережень переважає, хоча фактично всі точки синього кольору також містять дані з GBIF. Водночас дані фіксацій із UkrBIN майже не збігаються з двома іншими базами.

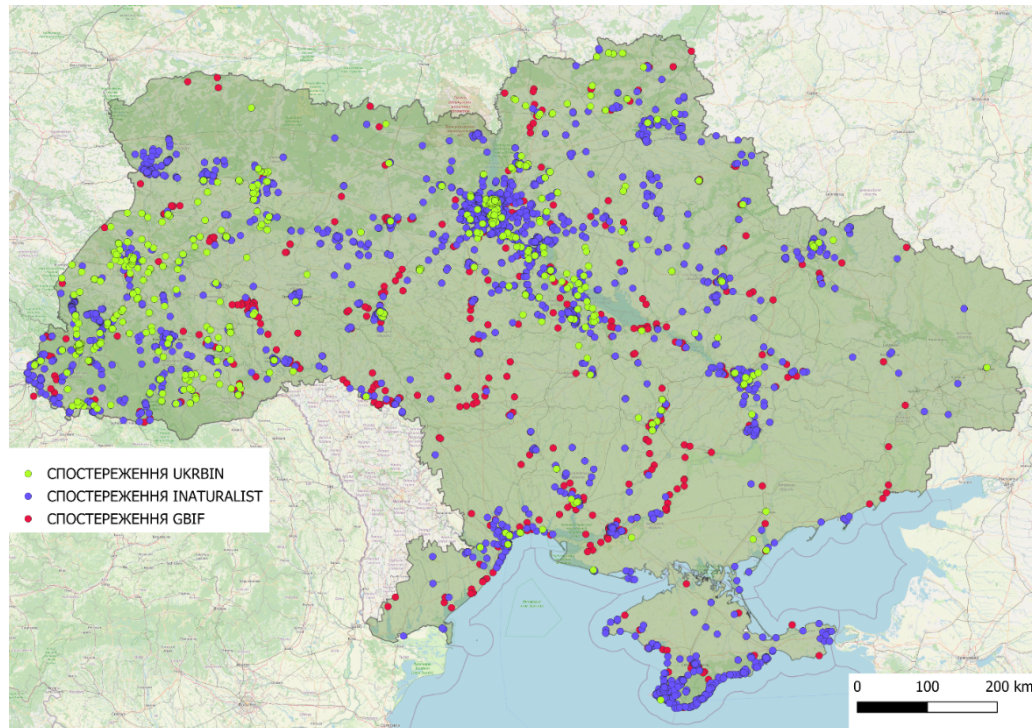


Рис. 4. Геопросторове поширення інвазійних видів рослин із Європейського переліку на території України відповідно до UkrBIN, iNaturalist та GBIF

Відповідно до даних відкритих баз спостережень GBIF, iNaturalist та UkrBIN на території України зафіксовано 14 чужорідних інвазійних видів рослин із 41 виду, включеного до Європейського переліку, що становить 34 % його загальної кількості. Загалом задокументовано понад 6000 випадків фіксацій цих видів. Чотири види інвазійних рослин: *Asclepias syriaca*, *Ailanthus altissima*, *Heracleum sosnowskyi* та *Impatiens glandulifera* формують основу всіх фіксацій (GBIF, iNaturalist, UkrBIN) і становлять у середньому 96,1 % усіх виявлених фітоінвазійних видів із Європейського переліку на території України. Дані GBIF зазначають повну назву таксону, а також включають більшу кількість фіксацій, ніж iNaturalist і UkrBIN. У технічному плані найзручнішими для роботи є набори фіксацій ІЧВР з UkrBIN, а завантаження цілого масиву даних дає змогу швидше відфільтрувати потрібні види і завантажити їх в QGIS одним шаром. Дані GBIF є зручними для роботи в QGIS, який завдяки плагіну дає змогу швидкого імпорту. Імпорт даних з iNaturalist і подальша обробка в QGIS є значно складнішими. Загалом дані з усіх трьох баз підходять для картування і подальшого аналізу в QGIS. Аналіз створених карт свідчить про нерівномірний розподіл

зафіксованих спостережень на території України, з основною концентрацією у великих містах, уздовж автошляхів, на заповідних територіях. Тому можна стверджувати, що наведені дослідження не відображають реальну картину фітоінвазій із Європейського переліку. З огляду на виявлену просторову нерівномірність фіксацій ІЧВР, можна зробити припущення, що громадянська наука має значний потенціал і шанси стати потужним джерелом для доповнення даних біомоніторингу, особливо в регіонах із недостатньою кількістю спостережень. Також важливим є залучення дослідників для забезпечення якісного і коректного фіксування інвазійних видів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. COMMISSION IMPLEMENTING REGULATION (EU) 2016/1141 of 13 July 2016 adopting a list of invasive alien species of Union concern pursuant to Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council.
2. COMMISSION IMPLEMENTING REGULATION (EU) 2017/1263 of 12 July 2017 updating the list of invasive alien species of Union concern established by Implementing Regulation (EU) 2016/1141 pursuant to Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council.
3. COMMISSION IMPLEMENTING REGULATION (EU) 2019/1262 of 25 July 2019 amending Implementing Regulation (EU) 2016/1141 to update the list of invasive alien species of Union concern.
4. COMMISSION IMPLEMENTING REGULATION (EU) 2022/1203 of 12 July 2022 amending Implementing Regulation (EU) 2016/1141 to update the list of invasive alien species of Union concern
5. GBIF (Global Biodiversity Information Facility), 2025. GBIF Occurrence Download. <https://www.gbif.org>. [Дата доступу: 17 лютого 2025].
6. iNaturalist, 2025. iNaturalist Research Grade Observations. <https://www.iNaturalist.org>. [Дата доступу: 24 лютого 2025].
7. IPBES (2023). Summary for Policymakers of the Thematic Assessment Report on Invasive Alien Species and their Control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Roy, H. E., Pauchard, A., Stoett, P., Renard Truong, T., Bacher, S., Galil, B. S., Hulme, P. E., Ikeda, T., Sankaran, K. V., McGeoch, M. A., Meyerson, L. A., Nuñez, M. A., Ordonez, A., Rahlao, S. J., Schwindt, E., Seebens, H., Sheppard, A. W., and Vandvik, V. (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7430692>
8. REGULATION (EU) No 1143/2014 OF THE EUROPEAN PARLIAMENT AND OF THE COUNCIL of 22 October 2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species.
9. UkrBIN. Ukrainian Biodiversity Information Network. URL: <https://ukrbin.com> (дата звернення: 12.03.2025).
10. <https://data.humdata.org>
11. https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=PI_COM%3AAres%282025%291470705

Стаття надійшла до редакції 28.04.25

доопрацьована 12.05.25

прийнята до друку 13.05.25

**ASSESSMENT OF THE DISTRIBUTION OF PHYTO INVASIVE SPECIES
FROM THE EUROPEAN LIST IN THE TERRITORY OF UKRAINE BASED
ON OPEN DATA FROM GBIF, iNATURALIST, AND UKRBIN****P. Nasadiuk, Z. Mamchur***Ivan Franko National University of Lviv**4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine**e-mail: zvenyslava.mamchur@lnu.edu.ua; dzvinkamamchur@gmail.com*

The objective of this study is to investigate and evaluate the spatial distribution of invasive alien plant species (IAPS) listed in the European Union's (EU) official register of invasive alien species of Union concern, within the national territory of Ukraine. The research utilizes occurrence records derived from three major open-access biodiversity data repositories: the Global Biodiversity Information Facility (GBIF), iNaturalist, and the Ukrainian Biodiversity Information Network (UkrBIN). In the broader context of Ukraine's ongoing integration into the EU, aligning national environmental monitoring systems with EU biodiversity policies has become increasingly essential. Ensuring effective monitoring, early detection, and control of these high-risk biological invaders is not only a key element of environmental compliance but also a strategic necessity for safeguarding biodiversity, ecological stability, and food security. The study involves a critical assessment of data quality, completeness, and spatial reliability across the three platforms and includes a comparative evaluation of their usability for generating accurate phyto invasion distribution maps. Invasive alien species (IAS) are widely recognized as one of the primary threats to global biodiversity and ecological balance. Their uncontrolled proliferation can displace native flora, disrupt local ecosystems, alter habitat structures, lead to crop failures, and even trigger negative health outcomes for humans. As of now, Ukraine lacks a nationally adopted list of invasive alien species; therefore, the research adopts the EU List of Union Concern as the reference framework. This list, first established in 2016 and periodically updated (in 2017, 2019, and 2022), currently includes 88 species, of which 41 are vascular plants. An additional amendment proposed in 2025 is expected to include 8 new taxa. The methodological approach of the study is grounded in geospatial data analysis and geoinformation technologies (GIS), with an emphasis on spatial modeling, visualization, and cross-referencing between different data sets. Through the application of spatial analysis tools, the study identifies both confirmed areas of IAPS presence and data-deficient zones, thus providing insight into distribution gaps and monitoring needs. By integrating multiple sources and controlling for reporting biases, the methodology increases the accuracy of detection and minimizes false positives. The resulting distribution maps and geospatial models generated by this research may serve as a foundational resource for developing targeted IAS surveillance strategies, policymaking, habitat restoration plans, and adaptive management measures at both the national and cross-border levels.

Keywords: Phyto invasions, GBIF, iNaturalist, UkrBIN, open data, GIS, QGIS, Ukraine

РОЗПОДІЛ МОРФОТИПІВ ГОЛИХ АМЕБ У РІЗНИХ ОБЛАСТЯХ УКРАЇНИ

М. Пацюк

Житомирський державний університет імені Івана Франка
вул. В. Бердичівська, 40, Житомир 10008, Україна
e-mail: kostivna@ukr.net

У ґрунтах України ідентифіковано види амеб, які належать до 12 морфотипів: розгалуженого (*Rhizamoeba* sp. (1)), політактичного (*Polychaos dubium* Schaeffer, 1917, *Deuteramoeba mycophaga* Pussard, Alabouvette et Pons, 1980), моноподіального (*Saccamoeba stagnicola* Page, 1974, *Saccamoeba* sp. (1)), стріатного (*Thecamoeba striata* Penard, 1890, *Thecamoeba similis* Greeff, 1891), ругозного (*Thecamoeba ter-ricola* Greeff, 1866), язикоподібного (*Stenamoeba stenopodia* Smirnov et al., 2007), майорельного (*Mayorella cantabrigiensis* Page, 1983, *Mayorella vespertilioides* Page, 1983, *Mayorella viridis* Leidy, 1874, *Mayorella* sp. (1)), дактилоподіального (*Korotnev-ella stella* Schaeffer, 1926, *Vexillifera bacillipedes* Page, 1969), віялоподібного (*Ripella platypodia* Smirnov, Nassonova, Chao et Cavalier-Smith, 2007, *Vannella lata* Page, 1988, *Vannella* sp.), акантоподіального (*Acanthamoeba* sp.), лінзоподібного (*Cochliopodi-um actinophorum* Auerbach, 1856), еруптивного (*Vahlkampfia avara* Page, 1967, *Vahl-kampfia* sp. (2), *Willaertia magna* De Jonckheere, Dive, Pussard & Vickerman, 1984). Найчастіше трапляються амеби язикоподібного, віялоподібного, акантоподіального, лінзоподібного, еруптивного морфотипів, найрідше – розгалуженого, політактичного, моноподіального, ругозного, майорельного, середнє положення за частотою трапляння – дактилоподіального, стріатного. Склад морфотипів голих амеб у різних областях України подібний (*Ics* становить від 0,50 до 0,99). За індексом Чекановського–Серенсена списки морфотипів голих амеб утворюють два кластери: перший формують морфотипи голих амеб Одеської області, другий – Вінницької, Житомирської, Київської, Рівненської, Сумської, Харківської та Хмельницької областей. Основними факторами, які визначають склад видів голих амеб певних морфотипів у ґрунтах України, є температура, кислотність і вологість ґрунтів.

Ключові слова: морфотипи, голі амеби, фактори середовища, ґрунти, Україна

Інформації щодо особливостей існування голих амеб у наземних біотопах світу практично немає. Відомі дослідження, присвячені різноманіттю, зовнішній морфології, структурі та населенню ґрунтових протистів, зокрема, черепашкових амеб, інфузорій, гетеротрофних джгутиконосців [9–11, 13, 15, 17, 26]. Існування ґрунтових протистів залежить від здатності витримувати відсутність води, а також різкі коливання її вмісту [6, 8, 12]. Особливості ґрунту (температура, вологість, кислотність, газовий і хімічний склад) визначають їхню своєрідність як середовища існування. Голі амеби є постійним компонентом ґрунтової нанофауни, входять до складу мікробного ланцюга, що забезпечує ефективність біогеохімічних циклів [7, 8, 12, 24], і є найбільш чутливими до екосистемних змін. Комплекси, які утворюють ці протисти, характеризуються високим видовим багатством і неоднорідною просторовою структурою. Амеби здатні утворювати цисти, які дають змогу переживати нестачу вологи та промерзання ґрунту в зимовий час.

Різні наземні біотопи представлені значною різноманітністю морфотипів голих амеб, які описують організацію їхньої локомоторної форми, – загальні контури клітини,

наявність складок або гребенів на дорсальній поверхні клітини, характер утворення уроїдних структур. У класифікації морфотипів голих амеб виділяють 14 морфотипів. Вона полегшує ідентифікацію цих протистів *in vivo* [25], самі ж морфотипи практично не піддавали аналізу з точки зору їхнього адаптивного значення. Першу спробу проаналізувати екологічне значення морфотипів голих амеб здійснено впродовж 2009–2013 рр. під час вивчення особливостей поширення голих амеб і їхніх морфотипів у водоймах Житомирського та Волинського Полісся [3, 20]. Було з'ясовано, що політактичний і певною мірою ругозний та розгалужений морфотипи мають адаптивне значення й могли сформуватися внаслідок пристосування до умов, характерних для оліготрофних озер. У свою чергу, формування ланцетоподібного морфотипу може бути пов'язане з адаптацією до низьких температур води, а формування фламельного морфотипу – з адаптацією до високих температур [4, 20].

Щоб отримати інформацію про адаптивне значення морфотипів голих амеб, ми на основі багаторічних власних досліджень спробували проаналізувати розподіл голих амеб певних морфотипів у ґрунтах України з одночасною реєстрацією змін чинників середовища.

Матеріали та методи

Відбір проб із ґрунтів України проводили впродовж 2014–2019 рр. Усього відібрано та проаналізовано понад 1400 проб (табл. 1).

Таблиця 1

Області збору ґрунтових проб

№ п/п	Області України	Кількість відібраних проб
1.	Вінницька	124
2.	Житомирська	150
3.	Кіровоградська	120
4.	Київська	150
5.	Львівська	121
6.	Миколаївська	117
7.	Одеська	123
8.	Рівненська	145
9.	Сумська	125
10.	Харківська	115
11.	Хмельницька	135

Відбір ґрунтових проб в Одеській і Миколаївській областях здійснювали з галявин, у всіх інших областях України – з лісових зон. Ґрунтові проби відбирали з поверхневого шару ґрунту (до 2 см) в стерильні zip-lock пакети. Для виявлення видового складу голих амеб 5 г досліджуваного ґрунту поміщали в закриту колбу на 150 мл, заливали розчином Прескота–Джеймса [21] і залишали на 2–3 год для розмокання ґрунтових часточок. Згодом суміш струшували впродовж 10 хв і залишали на 30 хв для відстоювання. Рівномірно розподіляли 5 мл проби в чашці Петрі діаметром 100 мм з непоживним агар-агаром (non-nutrient agar (NNA)) за методикою Ф. Пейджа [18, 19]. Ідентифікацію видів здійснювали за допомогою світлового мікроскопа Axio Imager M1 із застосуванням диференційного інтерференційного контрасту. Морфотипи голих амеб визначали за А. Смірновим [25].

Під час відбору ґрунтових проб визначали температуру ґрунтів за допомогою ґрунтового термометра.

Актуальну кислотність ґрунтів встановлювали за загальноприйнятою методикою [1, 2]. У колбу на 100 мл насипали 10 г просушеного ґрунту і додавали 50 мл дистильованої води. Вміст колби перемішували скляною паличкою впродовж 15 хв. Одержаний розчин фільтрували крізь фільтрувальний папір, збираючи витяжку в колбу-приймач. Верхні 5 мл фільтрату зливали. Значення рН знаходили для кожного зразка ґрунту за допомогою лабораторного рН-метра 150-M.

Вологість ґрунтів визначали ваговим методом і розраховували за формулою [1, 2]:

$$A = \frac{a \cdot 100}{b}$$

де: A – польова вологість (%);

a – вага води, що випарилась (г);

b – вага сухого ґрунту (г).

Розрахунки проводили за допомогою пакетів програм MS Excel (Microsoft Excel, 2002), Past 3.11 [14]. Використовували кластерний аналіз і непараметричне багатовимірне шкалювання (n-MDS) [16].

Для порівняння фауністичних списків використано індекс Чекановського–Серенсена (I_{cs}) [22]:

$$I_{cs} = c \cdot ((a + b) - c)^{-1},$$

де: a – число видів у першому списку;

b – число видів у другому списку;

c – загальна кількість видів у 2-х списках.

Частоту трапляння видів відповідного морфотипу визначали як частку проб, у яких знайдено вид певного морфотипу від загального числа досліджених проб [5, 23].

Результати і їхнє обговорення

Ґрунти України представлені 12 морфотипами голих амеб: розгалуженим (*Rhizamoeba* sp. (1)), політактичним (*Polychaos dubium*, *Deuteramoeba tucophaga*), моноподіальним (*Saccamoeba stagnicola*, *Saccamoeba* sp. (1)), стріатним (*Thecamoeba striata*, *Thecamoeba similis*), ругозним (*Thecamoeba terricola*), язикоподібним (*Stenamoeba stenopodia*), майорельним (*Mayorella cantabrigiensis*, *Mayorella vespertilioides*, *Mayorella viridis*, *Mayorella* sp. (1)), дактилоподіальним (*Korotnevella stella*, *Vexillifera bacillipedes*), віялоподібним (*Ripella platypodia*, *Vannella lata*, *Vannella* sp.), акантоподіальним (*Acanthamoeba* sp.), лінзоподібним (*Cochliopodium actinophorum*), еруптивним (*Vahlkampfia avara*, *Vahlkampfia* sp. (2), *Willaertia magna*).

Найбільшу кількість морфотипів голих амеб знайдено у ґрунтах Київської області (12), найменшу – у ґрунтах Одеської області (5). У ґрунтах Вінницької, Сумської, Харківської, Хмельницької областей виявлено по 11 морфотипів голих амеб у кожній; у ґрунтах Житомирської та Рівненської – по 10 у кожній; у ґрунтах Кіровоградської, Львівської, Миколаївської областей – по 7 у кожній (табл. 2).

Ми виділили такі групи морфотипів голих амеб за частотою трапляння: 1) малопоширені – розгалужений (5–22 %), політактичний (5–22 %), моноподіальний (6–26 %), ругозний (8 %), майорельний (3–21 %); 2) ті, які за частотою трапляння займають середнє положення – дактилоподіальний (16–48 %), стріатний (15–48 %); 3) найпоширеніші – язикоподібний (17–83 %), віялоподібний (10–54 %), акантоподіальний (17–100 %), лінзоподібний (15–100 %), еруптивний (30–69 %).

Амеби усіх ідентифікованих нами морфотипів, окрім ругозного, траплялися у ґрунтах досліджуваних регіонів за температури ґрунтів від +6,50 до +19,70 °С, тоді як ругозного – від +14,50 до +17,83 °С.

Таблиця 2

Склад морфотипів голих амеб у ґрунтах різних областей України

№ п/п	Морфотипи голих амеб	Області України										
		Вінницька	Житомирська	Кіровоградська	Київська	Львівська	Миколаївська	Одеська	Рівненська	Сумська	Харківська	Хмельницька
1.	Розгалужений	+	–	–	+	–	–	–	–	+	+	+
2.	Політактичний	+	+	–	+	–	–	–	+	+	+	+
3.	Моноподіальний	+	+	+	+	+	–	+	+	+	+	+
4.	Стріатний	+	+	–	+	+	+	–	+	+	+	+
5.	Ругозний	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–
6.	Язикоподібний	+	+	+	+	–	+	+	+	+	+	+
7.	Майорельний	+	+	+	+	+	+	–	+	+	+	+
8.	Дактилоподіальний	+	+	+	+	–	+	–	+	+	+	+
9.	Віялоподібний	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
10.	Акантоподіальний	+	+	–	+	–	–	+	+	+	+	+
11.	Лінзоподібний	+	+	+	+	+	+	–	+	+	+	+
12.	Еруптивний	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Усього		11	10	7	12	7	7	5	10	11	11	11

Амеби моноподіального, стріатного, віялоподібного, лінзоподібного, еруптивного морфотипів траплялися за рН ґрунтів від 5,10 до 7,30; язикоподібного та дактилоподіального – за рН від 5,10 до 7,20; розгалуженого – від 6,90 до 7,08; політактичного – від 5,10 до 7,06; майорельного – за рН від 5,10 до 7,25; акантоподіального – від 5,10 до 7,08; ругозного – від 7,01 до 7,25.

Види голих амеб стріатного, майорельного, дактилоподіального, віялоподібного, лінзоподібного, еруптивного морфотипів надають перевагу вологості ґрунтів від 19,45 до 92,13 %; моноподіального й акантоподіального – від 21,45 до 95,20 %; розгалуженого – від 42,12 до 92,13 %; політактичного – від 21,80 до 95,20 %; язикоподібного – від 20,65 до 95,20 %; ругозного – від 58,34 до 65,85 %.

Таким чином, види голих амеб розгалуженого, політактичного, моноподіального, стріатного, язикоподібного, майорельного, дактилоподіального, віялоподібного, акантоподіального, лінзоподібного, еруптивного морфотипів траплялись як у нейтральних ґрунтах, так і за підвищеної кислотності. Лише види голих амеб ругозного морфотипу надають перевагу нейтральним ґрунтам.

Щодо температурного фактора, то види голих амеб розгалуженого, політактичного, моноподіального, стріатного, язикоподібного, майорельного, дактилоподіального, віялоподібного, акантоподіального, лінзоподібного, еруптивного морфотипів трапляються як за відносно низької, так і за підвищеної температури ґрунтів, тоді як амеби ругозного морфотипу трапляються у теплих ґрунтах.

За підвищеної та низької вологості ґрунтів трапляються види голих амеб політактичного, моноподіального, стріатного, язикоподібного, майорельного, дактило-

подіального, віялоподібного, акантоподіального, лінзоподібного, еруптивного морфотипів; види амеб розгалуженого та ругозного морфотипів – за підвищеної вологості ґрунтів.

Слід зазначити, що за підвищеної температури та вологості ґрунтів частота трапляння видів амеб відповідних морфотипів зростає.

Ми порівняли списки морфотипів голих амеб із ґрунтів різних областей України за допомогою індексу Чекановського–Серенсена (I_{cs}). Як видно з табл. 3, у різних областях України є досить високі значення I_{cs} – вони коливаються від 0,50 до 0,99. Відмінність у складі морфотипів голих амеб у ґрунтах України визначається, насамперед, типом ґрунтів і перекомбінацією найпоширеніших, а також випадковим розподілом рідкісних морфотипів.

На дендрограмі, побудованій за значенням індексу I_{cs} , видно, що комплекси морфотипів голих амеб об'єднують у два кластери: в одному з них опинилися списки морфотипів амеб Одеської області, а в другому – всі інші: Львівської, Київської, Сумської, Вінницької, Харківської, Хмельницької, Житомирської, Рівненської, Кіровоградської та Миколаївської областей (рис. 1). За результатами Bootstrap-аналізу, за 1000 перестановок вірогідність існування двох вищезазначених кластерів становить 100 і 52 % відповідно.

Таблиця 3

Індекс фауністичної подібності (Чекановського–Серенсена) голих амеб певних морфотипів між різними областями України

Область України	Вінницька	Житомирська	Кіровоградська	Київська	Львівська	Миколаївська	Одеська	Рівненська	Сумська	Харківська	Хмельницька
Вінницька	1	0,95	0,78	0,96	0,67	0,78	0,62	0,95	0,99	0,99	0,99
Житомирська		1	0,82	0,90	0,71	0,83	0,67	0,99	0,95	0,95	0,95
Кіровоградська			1	0,74	0,71	0,86	0,67	0,82	0,78	0,78	0,78
Київська				1	0,74	0,74	0,59	0,91	0,95	0,97	0,95
Львівська					1	0,71	0,50	0,71	0,67	0,67	0,67
Миколаївська						1	0,50	0,82	0,78	0,78	0,78
Одеська							1	0,67	0,63	0,63	0,63
Рівненська								1	0,95	0,95	0,95
Сумська									1	0,99	0,99
Харківська										1	0,99
Хмельницька											1

У першому комплексі, характерному для Одеської області, виявлено амеби п'яти морфотипів, що становить 42 % від усіх ідентифікованих нами морфотипів. Бідність у складі морфотипів голих амеб у цьому комплексі пов'язана з умовами середовища: низька вологість ґрунтів – від 22,2 до 22,6 %; температура досліджуваних ґрунтів – від +17 до +17,6 °C; кислотність ґрунтів – від слабо кислої (6,8) до нейтральної (7,0).

У другий комплекс потрапили всі ідентифіковані нами морфотипи голих амеб. Це пов'язано з тим, що види із цими морфотипами витримують подібні значення температури (від +10,2 до +19,1 °C), кислотності (від 5,2 до 7,3) та вологості (від 20,80 до 95,20 %) досліджуваних ґрунтів. У цьому комплексі амеби розгалуженого морфотипу трапляються у ґрунтах Вінницької, Київської, Сумської, Харківської та Хмельницької областей; політактичного – Вінницької, Житомирської, Київської, Рівненської, Сумської, Харківської

та Хмельницької; моноподіального – Вінницької, Житомирської, Кіровоградської, Київської, Львівської, Рівненської, Сумської, Харківської та Хмельницької; стріатного – Вінницької, Житомирської, Київської, Львівської, Миколаївської, Рівненської, Сумської, Харківської та Хмельницької; ругозного – Київської та Львівської; язикоподібного та дактилоподіального – у ґрунтах усіх досліджуваних регіонів цього комплексу морфотипів, окрім Львівської області; майорельного, віялоподібного, лінзоподібного й еруптивного – спільні для ґрунтів усіх досліджуваних регіонів другого комплексу морфотипів амеб; акантоподіального – спільні для ґрунтів Вінницької, Житомирської, Київської, Рівненської, Сумської, Харківської та Хмельницької областей України.

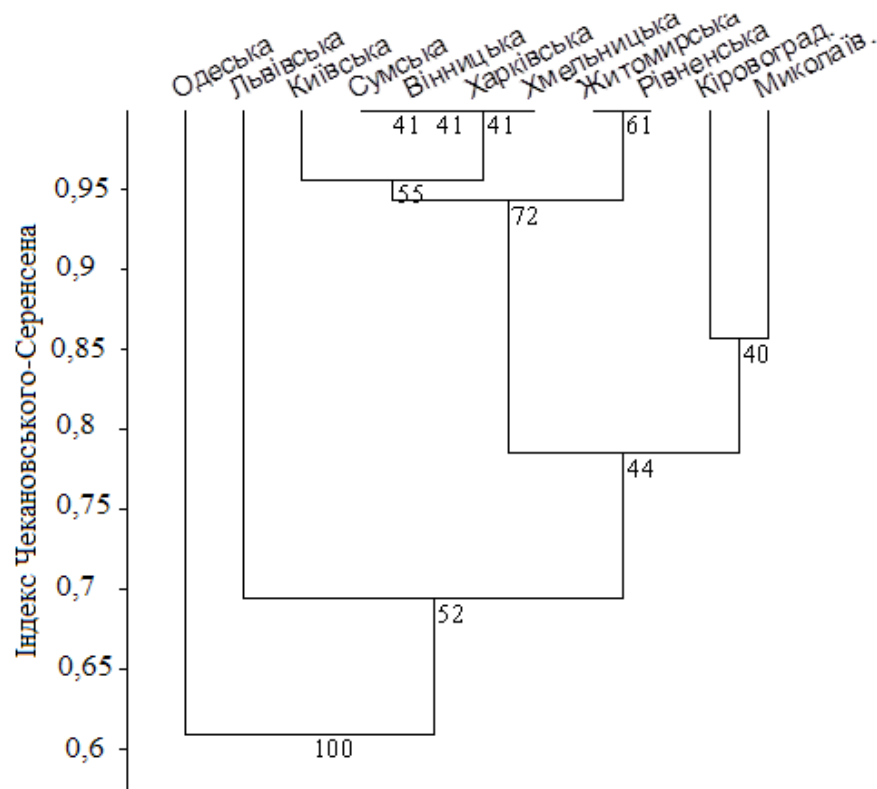


Рис. 1. Розподіл морфотипів голих амеб у ґрунтах різних областей України (за індексом Чекановського-Серенсена). У вузлах дендрограми результати Bootstrap-аналізу

На основі непараметричного багатовимірної шкалювання (рис. 2) можна виділити відповідні групи морфотипів голих амеб.

Група морфотипів, характерна для Львівської, Кіровоградської, Миколаївської та Одеської областей: на її формування впливають кислотність і температура ґрунтів. До цієї групи входять амеби таких морфотипів: моноподіальний, стріатний, ругозний, язикоподібний, майорельний, дактилоподіальний, віялоподібний, акантоподіальний, лінзоподібний, еруптивний.

Група морфотипів голих амеб Вінницької, Житомирської, Київської, Рівненської, Сумської, Харківської та Хмельницької областей: на її формування впливає вологість ґрунтів. До цієї групи входять усі 12 морфотипів голих амеб.

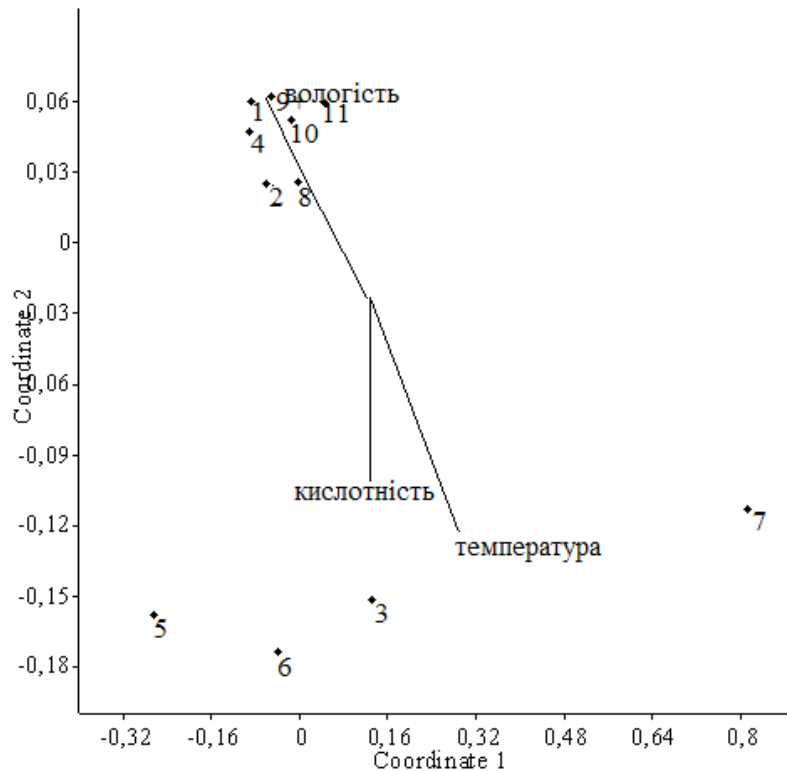


Рис. 2. Ординація видових списків морфотипів голих амеб із ґрунтів різних областей України (результати непараметричного багатовимірного шкалювання): 1 – Вінницька, 2 – Житомирська, 3 – Кіровоградська, 4 – Київська, 5 – Львівська, 6 – Миколаївська, 7 – Одеська, 8 – Рівненська, 9 – Сумська, 10 – Харківська, 11 – Хмельницька

Отже, у ґрунтах різних регіонів України нами ідентифіковано види голих амеб розгалуженого, політактичного, моноподіального, стріатного, язикоподібного, майорельного, дактилоподіального, віялоподібного, акантоподіального, лінзоподібного, еруптивного морфотипів. Склад видів голих амеб певних морфотипів у ґрунтах України визначається типами ґрунтів, а також комбінацією факторів середовища – температурою, кислотністю і вологістю ґрунтів. Амеби усіх ідентифікованих морфотипів витримують нейтральну кислотність, підвищену температуру та вологість ґрунтів. Склад морфотипів голих амеб у різних областях України подібний і становить від 50 до 99 %. Види амеб віялоподібного й еруптивного морфотипів траплялись у ґрунтах усіх областей України. За індексом фауністичної подібності списки морфотипів голих амеб утворюють два кластери: у перший потрапили морфотипи голих амеб Одеської області, у другий – Вінницької, Житомирської, Київської, Рівненської, Сумської, Харківської та Хмельницької областей. Температура, кислотність і вологість ґрунтів є основними факторами, які визначають поширення голих амеб певних морфотипів у ґрунтах України.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Ґрунти. Методи лабораторного визначення фізичних властивостей. ДСТУ Б В.2.1. – 17:2009. К.: Мінрегіонбуд України, 2010. 32 с.
2. Кирильчук А. А., Бонішко О. С. Хімія ґрунтів // Основи теорії і практикум: навч. посіб. Львів: ЛНУ ім. Івана Франка, 2011. 354 с.
3. Пацюк М. К. Голі амеби Житомирського та Волинського Полісся (фауна, таксономія, екологія): дис. ... канд. біол. наук: 03.00.08 / Нац. акад. наук України; Ін-т зоології ім. І. І. Шмальгаузена. К., 2012. 180 с.
4. Пацюк М. К. Сезонні зміни у видовому комплексі голих амеб у р. Кам'янка (м. Житомир) // Вісн. Запорізьк. ун-ту. Біол. науки. 2014. № 2. С. 98–107.
5. Barnes R. S. K. What if any thing, is a brackish-water fauna? // Trans. R. Soc. Edinb. 1989. Vol. 80. P. 235–240.
6. Basu P., Ghosh M., Chaudhury A., Bhattacharya A. Free-living Aerobic soil Amoebae (Protozoa: Gymnamoebia) of West Bengal, India // Zoological Survey of India. 1990. P. 1–100.
7. Caron D. A., Worden A. Z., Countway P. D. et al. Protists are microbes too: a perspective // The ISME Journ. 2008. Vol. 3. P. 4–12.
8. Decaens T. Macroecological patterns in soil communities // Glob. Ecol. Biogeogr. 2010. Vol. 19. P. 287–302.
9. Ekelund F., Patterson D. J. Some heterotrophic flagellates from a cultivated garden Soil in Australia // Arch. Protistenkd. 1997. Vol. 148. P. 461–478.
10. Foissner W. Diversity and ecology of soil flagellates. The biology of the free-living heterotrophic flagellates. Oxford: Clarendon Press, 1991. P. 93–112.
11. Foissner W., Studer-Kypke M., van der Staay G. W. M. et al. Endemic ciliates (Protozoa, Ciliophora) from tank bromeliads (Bromeliaceae): a combined orphological, molecular, and ecological study // Europ. J. Protistol. 2003. Vol. 39. P. 365–372.
12. Geisen S., Mitchell E. A. D., Lara E. et al. Soil protist life matters! // Soil Organisms. 2020. Vol. 92 (3). P. 189–196.
13. Gilbert D., Mitchell E. Microbial diversity in Sphagnum peatlands. Peat-lands: Evolution and Records of Environmental and Climatic Changes. Amsterdam: Elsevier, 2006. P. 289–320.
14. Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electronic. 2001. Vol. 4. Iss. 1. Art. 4. P. 1–9.
15. Lee W. J., Patterson D. J. Diversity and geographic distribution of free-living heterotrophic flagellates analysis by PRIMER // Protist. 1998. Vol. 149. P. 229–244.
16. Legendre P., Legendre L. Numerical Ecology. Amsterdam: Elsevier Science BV, 1998. 853 p.
17. Lousier J. D. Response of soil Testacea to soil fluctuations // Soil. Biol. Biochem. 1975. Vol. 6. N 4. P. 235–239.
18. Page F. C. A New Key to Freshwater and Soil Gymnamoebia. Freshwater Biological Association, Ambleside, Cumbria, UK, 1988. 122 p.
19. Page F. C., Siemensa F. J. Nackte Rhizopoda und Heliozoa (Protozoenfauna, Bd 2). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 1991. P. 3–170.
20. Patsyuk M. K. Morphotypes in Naked Amoebas (Protista): Distribution in Water Bodies of Zhytomyr and Volyn Polissia (Ukraine) and Possible Ecological Significance // Vestnik zoologii. 2014. Vol. 48 (6). P. 547–552.
21. Prescott D., James T. Culturing of *A. proteus* on *Tetrachymena* // Exp. Cell Res. 1955. P. 8. 256–358.
22. Ramette A. Multivariate analyses in microbial ecology // FEMS Microbiol. Ecol. 2007. Vol. 62 (2). P. 142–160.

23. Raunkiaer C. Formations Undersogelse og Formations Statistik. Investigations and statistics of plant formations, 1934. P. 201–282.
24. Rodriguez-Zaragoza S. Ecology of free-living amoebae // Crit. Rev. Microbiol. 1994. Vol. 20 (3). P. 225–241.
25. Smirnov A. Amoebas, Lobose. Encyclopedia of Microbiology. M. Schaechter (ed.). Oxford: Elsevier, 2008. P. 558–577.
26. Warner B. G. Abundance and diversity of testate amebas (Rhizopoda, Testacea) in Sphagnum peatlands in Southwestern Ontario, Canada // Arch. Protistenk. 1987. Bd. 133. S. 173–189.

Стаття надійшла до редакції 27.12.24

доопрацьована 24.03.25

прийнята до друку 01.04.25

DISTRIBUTION OF MORPHOTYPES NAKED AMOEBAE IN DIFFERENT REGIONS OF UKRAINE

M. Patsyuk

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

Amoebae species belonging to 12 morphotypes have been identified in Ukrainian soils: branched (*Rhizamoeba* sp. (1)), polytactic (*Polychaos dubium* Schaeffer, 1917, *Deuteroamoeba mycophaga* Pussard, Alabouvette et Pons, 1980), monopodial (*Saccamoeba stagnicola* Page, 1974, *Saccamoeba* sp. (1)), striate (*Thecamoeba striata* Penard, 1890, *Thecamoeba similis* Greeff, 1891), rugose (*Thecamoeba terricola* Greeff, 1866), lingulate (*Stenamoeba stenopodia* Smirnov et al., 2007), mayorellian (*Mayorella cantabrigiensis* Page, 1983, *Mayorella vespertilioides* Page, 1983, *Mayorella viridis* Leidy, 1874, *Mayorella* sp. (1)), dactylopodial (*Korotnevella stella* Schaeffer, 1926, *Vexillifera bacillipedes* Page, 1969), fan-shaped (*Ripella platypodia* Smirnov, Nassonova, Chao et Cavalier-Smith, 2007, *Vannella lata* Page, 1988, *Vannella* sp.), acanthopodial (*Acanthamoeba* sp.), lens-like (*Cochliopodium actinophorum* Auerbach, 1856), eruptive (*Vahlkampfia avara* Page, 1967, *Vahlkampfia* sp. (2), *Willaertia magna* De Jonckheere, Dive, Pussard & Vickerman, 1984).

Amoebae of the lingulate, fan-shaped, acanthopodial, lens-like, and eruptive morphotypes are most common, and branched, polytactic, monopodial, rugose, and mayorellian morphotypes are the least common, with dactylopodial and striate morphotypes in the middle position in terms of frequency. The composition of morphotypes of naked amoebae between different regions of Ukraine is similar (Ics ranges from 0.50 to 0.99). According to the Chekanovsky-Serensen index, the lists of naked amoebae morphotypes form two clusters: the first one is formed by morphotypes of naked amoebae in Odessa region, the second one – in Vinnytsia, Zhytomyr, Kyiv, Rivne, Sumy, Kharkiv, and Khmelnytsky regions. The main factors that determine the composition of naked amoebae species of certain morphotypes in Ukrainian soils are temperature, acidity, and soil moisture.

Keywords: morphotypes, naked amoebae, environmental factors, soils, Ukraine

ВПЛИВ ХЛОРИДУ АЛЮМІНІЮ НА КІСТКИ ЩУРІВ ЗА УМОВ ДІЄТИ З ВИСОКИМ ВМІСТОМ ЦУКРУ

І. Ходаков¹, С. Стрижак²

¹*Державна установа*

*«Інститут стоматології та щелепно-лицевої хірургії НАМН України»
вул. Рішельєвська, 11, Одеса 65026, Україна*

²*Одеський національний університет імені І. І. Мечникова
вул. Дворянська, 2, Одеса 65082, Україна
e-mail: flavan.ua@gmail.com*

Актуальність. Алюміній є одним із компонентів забруднення районів бойових дій в Україні. Екстремальне забруднення призводить до накопичення алюмінію в організмі людини, що може стимулювати розвиток захворювань різних органів, зокрема, кісткової системи. Споживання їжі з високим вмістом цукру як компенсація емоційного та фізичного стресу може посилювати вплив алюмінію через негативний ефект значних доз цукру на організм людини.

Мета роботи. Дослідити вплив хлориду алюмінію $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ (ХА) на щільність і органіко-мінеральний склад кісток білих щурів на тлі тривалого споживання корму з високим вмістом цукру.

Матеріали та методи. Експеримент проведено протягом 56 діб на самцях щурів з початковою масою 63–70,1 г, розподілених на чотири групи по 10 особин у кожній: 1 – інтактна (повноцінний стандартний корм), 2 – інтоксикація ХА на тлі повноцінної дієти (ПД), 3 – високосахарозна дієта (ВСД), 4 – інтоксикація ХА на тлі ВСД. Як ВСД використали модифіковану дієту Бугайової та Нікітіна (2023) з вмістом цукру 57 %. Інтоксикацію алюмінієм створювали за допомогою щоденного введення ХА у дозі 240 мг/кг у вигляді 12 %-ного водного розчину перорально. У стегнових, великогомілкових кістках і поперекових хребцях визначали щільність, вміст сухих речовин (СР), органічного (ОК) та мінерального (МК) компонентів гравіметричними методами, обчислювали індекс об'єму кісток.

Результати. Введення ХА знизило щільність кісток на 0,4–1,7 % на тлі повноцінної дієти, на 2,60–6,37 % на тлі високосахарозної дієти, вміст СР у кістках – на 0,2–1,8 % та 6,7–10,0 %, вміст МК – на 0,6–6,5 % та 11,7–29,4 %, підвищило вміст ОК у стегнових і великогомілкових кістках на 0,97–3,7 % та 6,7–7,0 % відповідно до споживання цих дієт. У поперекових хребцях додавання ХА призвело до несуттєвого зниження вмісту органіки. ХА пригнічував мінералізацію і водночас посилював синтез ОК у трубчастих кістках, що призвело до збільшення відносного об'єму кісток та зниження щільності кісток. Споживання ВСД призводить до посилення негативного впливу хлориду алюмінію на стан кісток щурів.

Ключові слова: щури, хлорид алюмінію, високосахарозна дієта, щільність кісток, склад кісток

Одним із важливих проявів війни в Україні є екстремальне забруднення районів бойових дій речовинами, що утворюються внаслідок вибухів і згоряння боєприпасів різного призначення та військової техніки. Забруднення має всеосяжний характер: атмосфера,

грунт, біота, відкриті та ґрунтові джерела води [33]. Вагомий компонент забруднення представлений різноманітними сполуками металів, серед яких обов'язковим є алюміній, оскільки його широко застосовують у складі структурних компонентів бойової техніки та боєприпасів, електроніки, твердого палива, вибухових речовин [3].

Високий рівень забруднення сполуками алюмінію створює умови для посилення накопичення його в організмі людини під час тривалого перебування в районах бойових дій, що може стимулювати розвиток захворювань печінки, легень, склерозу, епілепсії, аутистичних розладів, різних видів деменцій [23, 11]. Тривале накопичення алюмінію в кістках може викликати розвиток остеомалачії, остеопорозу та інші патології, пов'язані з порушенням ремоделювання кісткової тканини через токсичну дію на клітини кісткової тканини [17, 19].

Екстремальні емоційні та фізичні навантаження зумовлюють підвищену потребу організму людини в поповненні енергетичних затрат за рахунок високовуглеводного раціону. Однією з затребуваних складових вуглеводного компонента їжі є цукор, підвищене споживання якого спричиняє у людини розвиток інсулінорезистентності, діабету 2-го типу, дисліпідемії, дисбіозу, ознак метаболічного синдрому, призводить до накопичення вісцерального жиру, стеатозу та фіброзу печінки [10, 13, 24], в т. ч. до негативних змін у кістковій системі через посилення резорбції, зниження мінеральної щільності та порушення обміну кальцію [5, 22]. Підвищене споживання цукру може бути чинником посилення впливу токсичних речовин, зокрема, алюмінію на організм людини, в т. ч. на кісткову систему.

Тому мета даної роботи – дослідити вплив інтоксикації хлоридом алюмінію на стан трубчастих кісток і хребців у білих щурів за тривалого споживання корму з високим вмістом цукру.

Матеріали та методи

Експеримент проведено на самцях щурів лінії Wistar віком 1 місяць з початковою середньою масою тіла 63,0–70,1 г з розбігом індивідуальних значень ваги від 48 до 91 г.

Щури були розподілені в 4 дослідні групи по 10 особин у кожній:

1. Інтактна – утримання на повноцінному сухому комбінованому кормі.
2. Інтоксикація хлоридом алюмінію на тлі споживання повноцінного корму.
3. Високосахарозна дієта – утримання на високосахарозній дієті.
4. Інтоксикація хлоридом алюмінію на тлі споживання високосахарозної дієти.

Тривалість експерименту – 56 діб.

Як корм з високим вмістом цукру використали дієту М. С. Бугайової та С. А. Нікітіна у модифікації І. В. Ходакова та ін. (2023) [8], повноцінну за наявності білка, вітамінів і ліпідів, яку застосовують для формування карієсу молярів у лабораторних щурів з рекомендованою тривалістю споживання до 50–60 діб. Склад даної дієти такий:

- цукор рафінований – 57 %
- сир коров'ячий молочний знежирений – 18,5 %
- сухарики з білого пшеничного хліба вищого сорту – 18,5 %
- олія соняшникова нерафінована – 5 %
- сіль кухонна – 1 %
- Ундевіт – 5 драже (5 г) на 1 кг маси корму.

Інтоксикацію алюмінієм створювали тваринам 2-ї та 4-ї груп шляхом щоденного перорального введення 12 %-ного розчину хлориду алюмінію гексагідрату $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ об'ємом 0,2 мл на 100 г маси тіла щурів, що забезпечило надходження цієї форми хлориду

алюмінію в організм щурів у дозі 240 мг/кг маси тіла щурів, або чистого алюмінію 26,7 мг/кг на добу. Вибір дози, яку також використовували у попередніх наших дослідженнях, базували на інформації про вплив хлориду алюмінію на формування скелету щурів [7, 15]. За певними змінами вмісту мінерального й органічного компонентів у стегнових кістках і поперекових хребцях вказана доза хлориду алюмінію не спричиняє гострої інтоксикації та відповідає умовам впливу алюмінію на організм людини, яка контактує зі середовищем, забрудненим сполуками алюмінію. Для утримання надходження хлориду алюмінію в обраній дозі в організм щурів тварин зважували щотижнево та перераховували необхідний об'єм розчину токсиканта залежно від маси тварин.

Щурів утримували в експерименті з мінімальним стресовим навантаженням, яке було однаковим для всіх груп і полягало в маніпуляціях, пов'язаних із чищенням кліток, зважуванням тварин один раз на тиждень, введенням зондом усередину шлунку розчину хлориду алюмінію тваринам 2-ї, 3-ї та 4-ї груп і фізрозчину щурам інтакної групи.

Виведення тварин з експерименту здійснювали тотальним знекровленням за допомогою відсікання від серця магістральних кровоносних судин під тіопенталовим наркозом із подальшим відбором біоматеріалу для дослідження [4].

Досліджували стан стегнових, великогомілкових кісток і поперекових хребців. Кістки ретельно очищували від м'язових тканин і хрящів, після чого визначали їхню щільність і вміст у них мінерального й органічного компонентів гравіметричними методами. Щільність кісток визначали за різницею показників ваги під час зважування вологих кісток у повітрі та в дистильованій воді з урахуванням фізичних параметрів води і дроту, за допомогою якого кістки прикріплювали до гачка важеля ваги, за способом [6]. Вміст мінерального й органічного компонентів у кістках визначали як вагові частки, обчислені у відсотках, за вимірами маси вологих та висушених кісток і їхнього об'єму із застосуванням постійних фізичних параметрів колагену й гідроксиапатиту як основних складових кісткової тканини, за способом [4]. Для зважувань використовували вагу торсійну ВТ-500.

Вибір статистичних методів обробки отриманих даних ґрунтували на попередній перевірці відповідності первинних даних закону нормального розподілу з використанням критерію Шапіро–Вілکا та гомогенності групових дисперсій за тестом Левена. Відповідно до цього для встановлення відмінностей між групами застосовували параметричний однофакторний дисперсійний аналіз, а для апостеріорного визначення статистично значущих відмінностей між груповими середніми – критерій Тьюкі множинного порівняння для рівночисельних вибірок. Статистичне опрацювання отриманих результатів здійснювали за допомогою програми STATISTICA 7.0 StatSoft Inc.

Результати і їхнє обговорення

Дисперсійний аналіз даних для кожного показника стану кісток виявив істотні відмінності міжгрупової дисперсії від середньої групової на високому рівні значущості (для вмісту органічного компонента у стегнових кістках: $F_{0,05}(3, 36) = 2,87$, $F=4,26$, $p=0,012$, для решти показників: мінімальне F дорівнює 12,28, $p<0,0002$), що свідчить про суттєві відмінності середніх групових значень, за винятком вмісту органічного компонента в поперекових хребцях, відмінності якого у тварин із різних груп не мали статистичної значущості ($F=0,37$, $p=0,780$) й розглядалися нами як імовірна тенденція.

У щурів, яких утримували на високосахарозній дієті, спостерігали сповільнення зростання маси тіла вже після першого тижня, порівняно з тваринами інтакної групи, які споживали повноцінний корм. Відносний приріст маси тіла таких щурів був нижчим на

86,3 % у групі на високосахарозній дієті ($p < 0,001$) і на 93,7 % – у групі на карієсогенній дієті з додаванням хлориду алюмінію ($p < 0,001$), тобто майже удвічі нижчим, ніж приріст ваги тварин на повноцінному кормі. Споживання повноцінного корму щурами інтактної групи становило у середньому 0,19 г/г маси тіла в перші три тижні експерименту з поступовим зниженням до 0,17 г/г маси тіла наприкінці. Споживання високосахарозного корму зростало з 0,18 до 0,22 г/г в перші два тижні з поступовим зниженням до 0,18 г/г на кінець експерименту. Тобто споживання карієсогенного раціону не було нижчим за споживання повноцінного корму. Це свідчить про негативний вплив саме великої кількості цукру в дієті на ростові процеси щурів (рис. 1). Додатковий вплив на приріст маси тіла алюмінієвої інтоксикації не підтверджений статистично, але на тлі як повноцінної, так і високосахарозної дієти у щурів, котрі отримували хлорид алюмінію, відмічено загальну тенденцію до сповільнення набирання ваги на 7,4–17,4 %, порівняно з приростом маси тіла щурів, які не зазнавали інтоксикації хлоридом алюмінію (рис. 1).

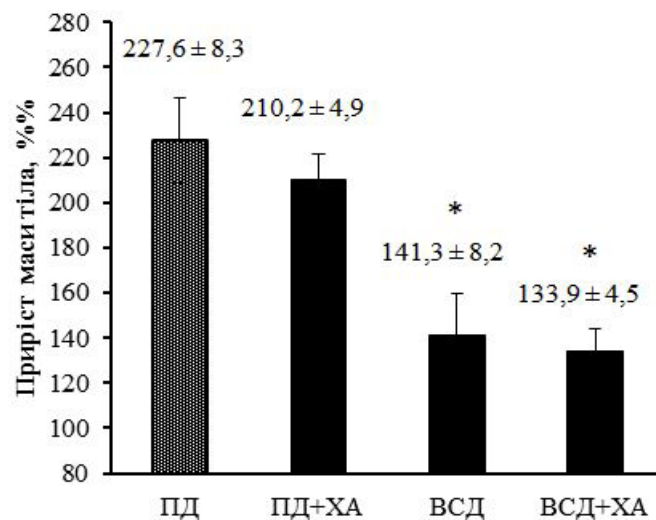


Рис. 1. Відносний приріст маси тіла щурів за термін експерименту за умов утримання на повноцінній і високосахарозній дієтах та інтоксикації хлоридом алюмінію ($\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$). Дослідні групи тварин: ПД – повноцінна дієта, ПД+ХА – ПД з додаванням хлориду алюмінію ($\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$), ВСД – високосахарозна дієта, ВСД+ХА – високосахарозна дієта з додаванням хлориду алюмінію, * – статистично значущі відмінності за критерієм Тьюкі від показників груп ПД і ПД+ХА ($p < 0,001$); довірчі інтервали для середніх показників подано за $P = 0,95$

У щурів, яких утримували на високосахарозній дієті, відмічено знижені показники щільності кісток, які суттєво та статистично значуще відрізнялися від показників у тварин на повноцінній дієті: стегнової кістки – на 7,1 %, великогомілкової – на 4,8 %, поперекових хребців – на 6,3 % ($p < 0,001$ для всіх відмінностей) (рис. 2), що свідчить про загальний негативний вплив дієти з високим вмістом цукру на кістки різного типу дослідних тварин. Алюмінієва інтоксикація спричинила формування кісток із більш зниженими показниками щільності: на тлі повноцінної дієти – на 0,4–1,7 %, на тлі карієсогенної дієти – на 2,6–6,4 % ($p < 0,001$), порівняно з показниками щільності кісток у щурів, які не зазнавали інтоксикації хлоридом алюмінію (рис. 2). Вплив хлориду алюмінію на тлі споживання щурами повноцінної дієти не був суттєвим і статистично не підтверджувався, але

розглядається нами як слабка тенденція до погіршення показників щільності. Водночас на тлі карієсогенної дієти відмінності були більш значними та підтверджувалися на високому рівні статистичної значущості. Загалом, погіршення показників щільності за інтоксикації хлоридом алюмінію є загальною чіткою тенденцією для всіх досліджуваних кісток на тлі як повноцінної, так і високосахарозної дієт (рис. 2).

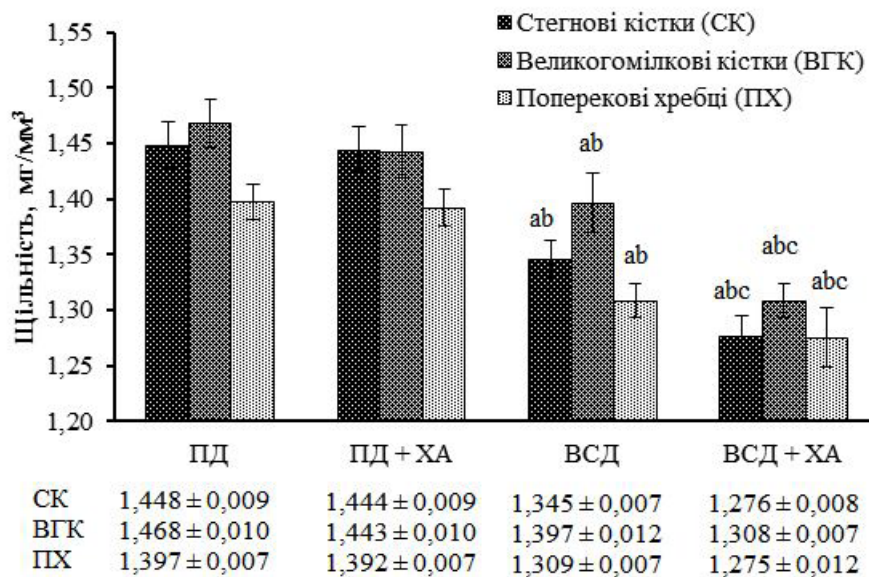


Рис. 2. Вплив хлориду алюмінію ($\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$) на щільність кісток щурів на тлі споживання повноцінної та високосахарозної дієт. Дослідні групи тварин: ПД – повноцінна дієта, ВСД – високосахарозна дієта, ПД+ХА та ВСД+ХА – повноцінна та високосахарозна дієти з додаванням хлориду алюмінію; дані внизу – середні значення зі стандартними похибками; статистично значущі відмінності за критерієм Тьюкі від відповідних показників: а – групи ПД, b – групи ПД+ХА, c – групи ВСД (для всіх відмінностей $p < 0,05$); довірчі інтервали для середніх показників подано за $P=0,95$

Аналіз складу кісток за вмістом сухих речовин (мінерально-органічного комплексу, МОК) показав, що низька щільність кісток у щурів, які споживали високосахарозну дієту, пов'язана зі зниженим вмістом МОК: у стегнових кістках – на 10,9 % ($p < 0,001$), у великогомілкових – на 4,0 % (немає статистичної значущості), у хребцях – на 13,2 % менше ($p < 0,001$), порівняно з показниками аналогічних кісток у щурів на повноцінній дієті (рис. 3). Як було зазначено вище для показників щільності кісток, найбільші відмінності від норми за вмістом сухих речовин спостерігали також у стегнових кістках і поперекових хребцях. Алюмінієва інтоксикація посилила дефіцит сухих речовин у кістках, при цьому дана тенденція була несуттєвою у щурів, які одержували повноцінну дієту (вміст МОК нижчий за норму на 0,2–1,8 %), але була вельми істотною та з високим рівнем вірогідності у щурів, яких утримували на високосахарозній дієті (вміст МОК не нижчий 6,7–10,0 %, $p < 0,001$) (рис. 3). Незважаючи на відмінності за вірогідністю впливу інтоксикації хлоридом алюмінію на склад кісток у щурів, що споживали різні дієти, тенденція зниження вмісту МОК за умов інтоксикації є загальною.

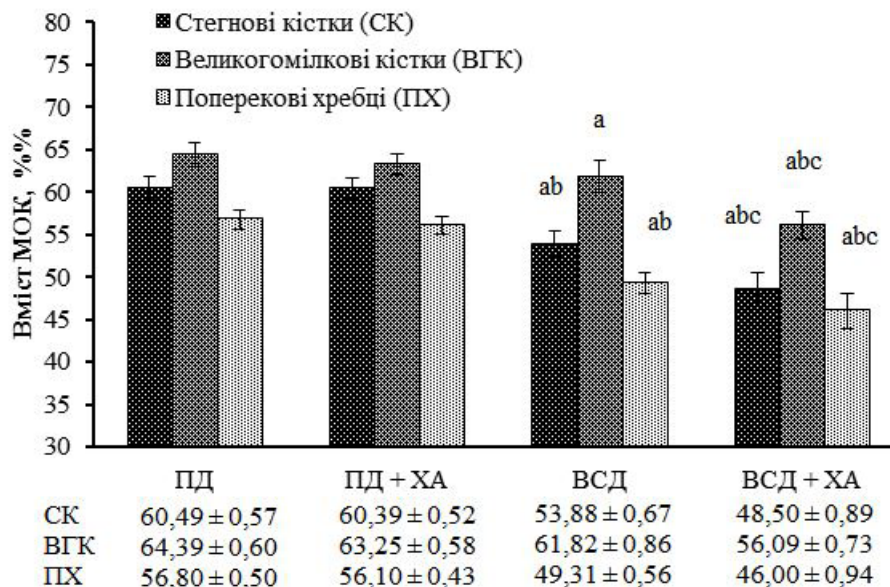


Рис. 3. Вплив хлориду алюмінію ($\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$) на вміст мінерально-органічного комплексу (МОК) у кістках щурів на тлі споживання повноцінної та карієсогенної дієт. Примітки як до рис. 2

Аналіз складу досліджуваних кісток за вмістом мінерального компонента (МК) показав, що утримання щурів на високосахарозній дієті призводить до формування кісток зі значним дефіцитом мінеральних речовин. У таких щурів вміст МК у стегнових кістках знижено на 24,5 % ($p < 0,001$), у великогомілкових кістках – на 20,3 % ($p < 0,001$), у поперекових хребцях – на 21,7 % ($p < 0,001$), порівняно з аналогічними показниками у щурів на повноцінній дієті (рис. 4). Інтоксикація хлоридом алюмінію на тлі повноцінної дієти спричиняє незначне посилення дефіциту МК у кістках на 0,6–6,5 %, що не є статистично значущим. Водночас на тлі високосахарозної дієти інтоксикація хлоридом алюмінію спричиняє значне падіння вмісту МК із високим рівнем достовірності у стегнових кістках – на 23,8 % ($p < 0,001$), у великогомілкових кістках – на 29,4 % ($p < 0,001$), у поперекових хребцях – на 11,6 % (останнє не має статистичної значущості, розглядається як загальна тенденція), порівняно з аналогічними показниками у щурів, які не одержували хлорид алюмінію на тлі високосахарозної дієти. Таким чином, нестача мінерального компонента в кістках у щурів, які споживали високосахарозну дієту, посилюється введенням хлориду алюмінію набагато істотніше, ніж на тлі повноцінної дієти.

Порівняно з показниками вмісту МК у кістках щурів, які одержували повноцінну дієту без додавання хлориду алюмінію, рівень МК у кістках щурів на високосахарозній дієті з введенням хлориду алюмінію був знижений у стегнових кістках на 42,5 %, у великогомілкових кістках – на 43,8 %, у поперекових хребцях – на 30,7 % ($p < 0,001$) (рис. 4). При цьому найбільші відмінності за вмістом МК від показників у щурів, які одержували високосахарозну дієту і не піддавалися інтоксикації хлоридом алюмінію, відзначено також для великогомілкових кісток (відмінності максимальні) і для стегнових кісток, тоді як для поперекових хребців такі відмінності приблизно удвічі менші (рис. 4).

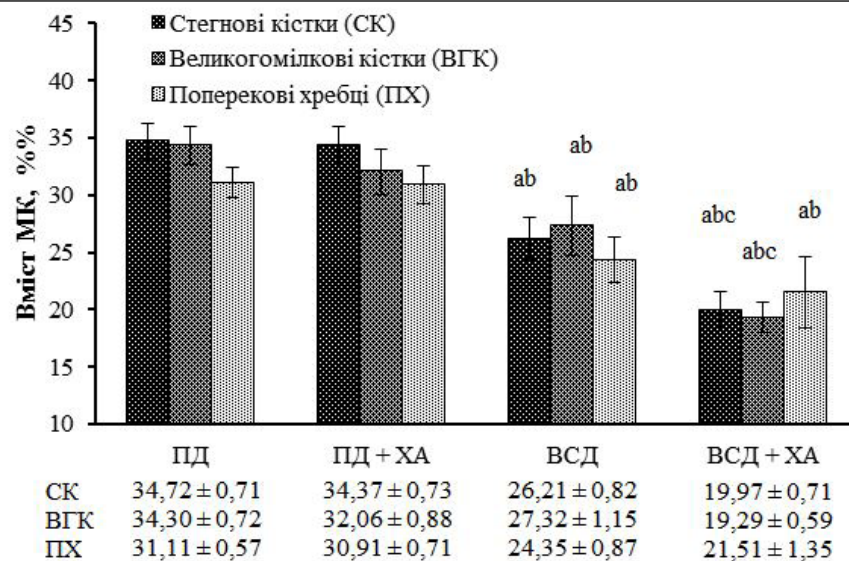


Рис. 4. Вплив хлориду алюмінію ($\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$) на вміст мінерального компонента (МК) у кістках щурів на тлі споживання повноцінної та карієсогенної дієт. Примітки як до рис. 2

Вміст органічного компонента (ОК) у стегнових і великогомілкових кістках має тенденцію обернено пропорційно відповідати значенням рівня МК. Зазначено підвищений вміст органіки за споживання щурами карієсогенної дієти – у стегнових кістках на 7,4 % (не достовірно) та у великогомілкових кістках на 14,7 % ($p < 0,01$), порівняно з показниками у щурів, яких утримували на повноцінній дієті, що відповідає, згідно з наведеними вище результатами, зниженим показникам вмісту МК. За алюмінієвої інтоксикації вміст ОК в цих кістках зростає несуттєво на тлі повноцінної дієти – 1,0–3,7 % і більш суттєво на тлі карієсогенної дієти – на 6,7–7,0 %, що також чітко відповідає зниженню МК в кістках таких щурів (рис. 5).

Аналіз складу поперекових хребців показав, що зміни рівня органіки в цих кістках залежно від типу дієти та інтоксикації хлоридом алюмінію відрізняються від описаної вище картини з оберненою залежністю від вмісту МК у трубчастих кістках. Незважаючи на те, що відмінності між показниками вмісту ОК у хребцях за різних умов утримання щурів не мали статистичної значущості й максимальні відмінності не перевищували 3 %, слід зазначити слабку тенденцію саме до зниження, а не до підвищення рівня органіки у хребцях, як це було зазначено в трубчастих кістках за умов утримання щурів на високосахарозній дієті та з додаванням хлориду алюмінію на різних дієтах (рис. 5). Таким чином, у поперекових хребцях щурів, які споживали дієту з високим вмістом цукру, а також за поєднання повноцінної та карієсогенної дієт з інтоксикацією хлоридом алюмінію, спостерігали слабку загальну тенденцію до зниження вмісту як мінерального, так і органічного компонентів (рис. 4, 5).

У таблиці наведено середні значення маси тіла щурів на кінець експерименту й об'єму досліджуваних кісток у щурів різних груп. Зазначено, що об'єм великогомілкових кісток у щурів, яких утримували на високосахарозній дієті, був більшим на 10,3 % за значенням у групі, що піддавалась інтоксикації хлоридом алюмінію, ніж у тварин без введення хлориду. Ця відмінність не є статистично значущою ($p = 0,622$), але розподіл значень об'єму великогомілкових кісток у зазначених групах не відповідає значенням мас тіла щурів у цих групах: у тварин, які отримували хлорид алюмінію, вага тіла та відносний

приріст маси тіла за значеннями були, навпаки, меншими, ніж у щурів, які не піддавались інтоксикації (рис. 1, таблиця).

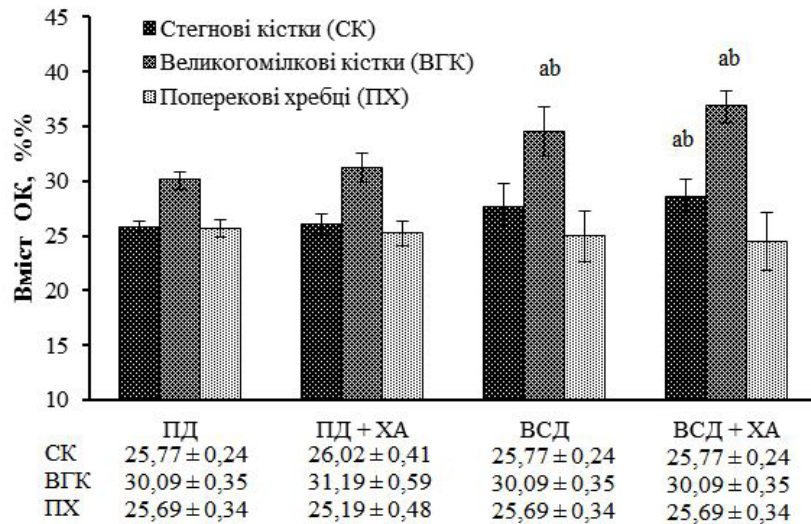


Рис. 5. Вплив хлориду алюмінію ($\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$) на вміст органічного компонента (ОК) у кістках щурів на тлі споживання повноцінної та карієсогенної дієт. Примітки як до рис. 2

У щурів, яких піддавали інтоксикації хлоридом алюмінію на тлі повноцінної дієти, також фіксували збільшення об'єму всіх досліджуваних кісток, порівняно з показниками інтактних тварин, яке не було статистично значущим (див. таблицю). Це збільшення відповідає підвищеній масі тіла щурів цієї групи, але якщо маса тіла щурів, підданих інтоксикації хлоридом алюмінію, була вищою на 5,4 % щодо ваги інтактних щурів, то стегнові й великогомілкові кістки таких щурів були збільшені на 11,3 та 15,4 % відповідно, порівняно з показниками у інтактних тварин, що удвічі-тричі перевищує різницю між вагою тіла інтактних та інтоксикованих щурів. Водночас збільшення об'єму поперекових хребців за інтоксикації хлоридом алюмінію не спостерігали (див. таблицю). Тому припустили, що інтоксикація хлоридом алюмінію може призводити до збільшення об'єму принаймні трубчастих кісток.

Маса тіла щурів на кінець експерименту, об'єм кісток та індекс об'єму кісток щурів за умов інтоксикації хлоридом алюмінію на тлі повноцінної та високосахарозної дієт ($M \pm m$; $n=10$)

Показник	Група тварин			
	ПД	ПД + ХА	ВСД	ВСД + ХА
Маса тіла щурів на кінець експерименту, г	205,6 ± 12,1	216,6 ± 8,0	152,8 ± 8,6 ^{ab}	141,2 ± 8,8 ^{ab}
Об'єм стегнових кісток, мм ³	308,3 ± 10,8	343,2 ± 15,7	252,0 ± 10,19 ^{ab}	251,6 ± 14,0 ^{ab}
Об'єм великогомілкових кісток, мм ³	227,4 ± 8,9	262,4 ± 10,0	170,3 ± 9,9 ^{ab}	187,8 ± 11,8 ^{ab}
Об'єм поперекових хребців, мм ³	65,8 ± 3,6	67,0 ± 3,8	40,3 ± 2,3 ^{ab}	36,8 ± 2,9 ^{ab}
Індекс об'єму стегнових кісток, I_v	1,52 ± 0,04	1,58 ± 0,02	1,66 ± 0,03 ^a	1,79 ± 0,03 ^{abc}
Індекс об'єму великогомілкових кісток, I_v	1,12 ± 0,02	1,21 ± 0,02 ^a	1,11 ± 0,02 ^b	1,33 ± 0,02 ^{abc}
Індекс об'єму поперекових хребців, I_v	0,32 ± 0,01	0,31 ± 0,01	0,26 ± 0,01 ^{ab}	0,26 ± 0,01 ^{ab}

Примітки: ПД – повноцінна дієта, ВСД – високосахарозна дієта, ХА – інтоксикація хлоридом алюмінію ($\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$); статистично значущі відмінності за критерієм Тьюкі: а – від показника групи «ПД», b – від показника групи «ПД+ХА», c – від показника групи «ВСД» з рівнем значущості p не більше 0,05; $I_v = V_{\text{кістки}} / M_{\text{тіла щура}}$

Щоб коректно порівняти об'єми кісток щурів із різних груп, які розрізняються за масою тіла, для перевірки вищезазначеного припущення розраховували індекс об'єму кісток I_v , який обчислили як безрозмірне відношення об'єму вологої кістки, виміряного в мм^3 , до маси тіла тварини, з якої витягли цю кістку, виміряну в грамах. Тобто I_v – є показником об'єму кісток, який привели до одиниці маси тіла щурів. Для розрахунку індексу використовували індивідуальні значення об'ємів кісток і ваги щурів.

У таблиці подано розраховані значення індексу об'єму кісток I_v у тварин із різних дослідних груп. З неї видно, що введення хлориду алюмінію на тлі як повноцінної, так і карієсогенної дієти, призводить до збільшення об'єму трубчастих кісток щодо маси тіла щурів. Ця тенденція є статистично значущою для великогомілкових кісток ($p < 0,005$), а для стегнових кісток була вірогідною за умов споживання високосахарозної дієти ($p = 0,022$) (див. таблицю). За цим зазначили, що індекс об'єму I_v стегнових кісток у щурів, яких піддавали інтоксикації хлоридом алюмінію на тлі повноцінної дієти, був збільшений на 4,0 %, а на тлі високосахарозної дієти – на 7,8 %. I_v великогомілкових кісток збільшився на 8,0 та 19,8 % за таких самих умов. Тобто на тлі споживання високосахарозної дієти вплив хлориду алюмінію на об'єм кісток посилюється.

Водночас розподіл індексу об'єму поперекових хребців у дослідних групах відрізняється за характером зміни цього показника для стегнових і великогомілкових кісток: якщо для трубчастих кісток характерне підвищення об'єму за інтоксикації хлоридом алюмінію, то індекс об'єму хребців у разі споживання щурами високосахарозної дієти та хлориду алюмінію на тлі цієї дієти, навпаки, є нижчим від значень індексу за умов утримання щурів на повноцінній дієті, що підтверджується статистично ($p < 0,002$), а впливу додавання хлориду алюмінію до повноцінної та високосахарозної дієт на об'єм цих кісток немає ($p = 0,249$ та $0,922$ відповідно).

Звідси має місце припущення, що хлорид алюмінію в дозі, використаній у даному експерименті, не пригнічує, а навіть може посилювати у щурів процеси синтезу колагенової складової кісткової тканини у трубчастих кістках і призводити до помітного збільшення їхнього відносного об'єму, водночас він негативно впливає на приріст маси тіла щурів.

Корм з високим вмістом цукру негативно впливав на зростання маси тіла щурів, що було відзначено нами в попередніх дослідженнях [8], а також іншими авторами [27, 30]. Однією з причин є гіперглікемія, яка супроводжується підвищеним рівнем глікогену й інсуліну. Це призводить до порушення функціонування печінки та підшлункової залози, спричиняє зниження кількості гепатоцитів, зменшення їхніх розмірів, посилення вакуоляризації клітин, стеатоз, підвищення об'єму колагену, у підшлунковій залозі – до некрозу, стеатозу та запальної клітинної інфільтрації [10, 28]. Усе це перешкоджає нормальному росту тварин. Також високий вміст цукру в кормі негативно впливає на співвідношення mPNC і OPG/Rankl , посилює синтез простагландинів, що призводить до підвищеної резорбтивної активності в кістковій тканині та збільшення екскреції кальцію зі сечею і як результат – до зниженої щільності кісток [5, 22]. У клітинах кісткового мозку відзначають індуковані сахарозою ушкодження хромосом [12].

Введення щурам хлориду алюмінію знизило приріст маси тіла тварин. Хоча ці зміни не мали статистичної значущості, їх спостерігали на тлі як повноцінної, так і високосахарозної дієти. Відомо, що хлорид алюмінію в дозах менших, ніж використані в даному дослідженні, чинить нефротоксичну, кардіотоксичну, гепатотоксичну, нефротоксичну дію на організм тварин із морфологічними і біохімічними ознаками фіброзу й апоптозу [26, 31]. За подібних умов спостереження відзначено негативний вплив на

шлунково-кишковий тракт: виражене запалення, дисбіоз, пригнічення антиоксидантного захисту, інтенсифікація перекисного окиснення ліпідів, що гальмує всмоктування есенціальних речовин, необхідних, зокрема, для ремоделювання кісткової тканини [2].

За інтоксикації хлоридом алюмінію спостерігали загальну тенденцію зниження щільності кісток, вмісту в них сухих речовин і, зокрема, МК, рівень якого значною мірою визначав ступінь щільності кісток. Якщо на тлі споживання повноцінної дієти ці зміни були незначними й не мали статистичної значущості, то на тлі високосахарозної дієти зниження цих показників було в кілька разів більшим і вірогідним. Тобто тварини, які споживали велику кількість цукру, були менш стійкими до інтоксикації алюмінієм. При цьому найменші зміни за показниками щільності та вмісту МК за введення шурам хлориду алюмінію відзначили в поперекових хребцях.

Вплив алюмінієвої інтоксикації на вміст органічних речовин був неоднозначним для різних типів досліджуваних кісток. Відзначено зростання вмісту ОК у трубчастих кістках, який на тлі споживання високосахарозної дієти був щонайменше удвічі вищим, ніж у шурів без введення хлориду алюмінію. Водночас у поперекових хребцях зміни цього показника не мали статистичної значущості зі слабкою тенденцією до зниження, що може вказувати на гальмування інтенсивності синтезу органіки у хребцях за інтоксикації хлоридом алюмінію та підвищену чутливість трабекулярної кісткової тканини до алюмінію.

Відмінності між трубчастими кістками та хребцями щодо впливу споживання хлориду алюмінію на рівень МК і ОК можна пов'язати зі співвідношенням кісткової тканини різного типу в цих кістках: стегові та великогомілкові кістки є трубчастими кістками з переважним вмістом компактної кісткової тканини в діафізальній ділянці цих кісток і відзначаються високим ступенем мінералізації, тоді як хребці переважно складаються з губчастої тканини, яка має менший ступінь мінералізації. Тому зниження інтенсивності мінералізації або посилення резорбції можуть істотніше позначатися на рівні мінералізації саме в трубчастих кістках, які потребують відносно більше матеріалу для накопичення мінерального компонента під час росту кісток і ремоделювання кісткової тканини, ніж хребці.

У цьому дослідженні для аналізу відповідності об'єму кісток загальній масі тіла шурів використовували індекс об'єму кісток. На наш погляд, зміна об'єму кістки більше відповідає інтенсивності синтезу кісткової тканини, ніж маса кістки, оскільки приріст синтезованої кісткової тканини збільшує зовнішній об'єм кістки, тоді як маса кістки може збільшуватися без синтезу нової тканини завдяки мінералізації наявної кісткової тканини. Також у межах одного й того самого об'єму кістки її маса може як зменшуватися, так і збільшуватися. Наприклад, за посилення резорбції кісткової тканини маса кістки може знижуватися зі збереженням зовнішнього об'єму кістки і навпаки, за посилення як синтезу, так і резорбції, об'єм кістки може збільшуватися зі збереженням або навіть зниженням маси кістки. Таким чином, аналіз складу кісток за вмістом органічних речовин і мінерального компонента й відносного об'єму кісток дає змогу отримувати інформацію про інтенсивність процесів синтезу, резорбції та мінералізації.

Збільшення об'єму трубчастих кісток за алюмінієвої інтоксикації на тлі карієсогенної дієти супроводжувалося суттєвим зниженням щільності цих кісток за рахунок зменшеного вмісту МК і незначного підвищення вмісту ОК. Це дає змогу припустити неоднозначний вплив хлориду алюмінію на два різні процеси ремоделювання трубчастих кісток: підсилювальний – на синтез органічного матриксу, внаслідок чого збільшується об'єм кісток, та пригнічувальний – на мінералізацію, можливо, також завдяки посиленню

резорбції високомінералізованої тканини, що разом призводить до зниження щільності кісток. Тобто позитивний на перший погляд вплив іонів алюмінію на синтез ОК кісткової тканини нівелюється суттєвим гальмуванням її мінералізації та зниженням щільності кісток, що, як наслідок, призводить до зниження їхньої міцності та зміни загальної функціональності.

Суперечливі результати впливу сполук алюмінію на кісткову систему людини і лабораторних тварин було відзначено раніше іншими авторами. Так, не підтверджено зв'язок між вмістом алюмінію в кістках і частотою переломів у літніх людей, а в окремих спостереженнях на тваринах відмічено позитивний вплив алюмінію у вигляді посилення кісткоутворення на тлі моделювання виразної остеомалії, водночас в окремих випадках спостерігали стимуляцію як остеобластів, так і остеокластів [14]. Це вказує на дозозалежний вплив алюмінію на кісткову систему, за якого посилення проліферації остеобластів за малих доз змінюється пригніченням їхніх функцій за великих доз [29]. Так, добова доза AlCl_3 25 мг/кг (або 5 мг Al^{3+} /кг) не спричиняє остеомалію у щурів із масою тіла 200–220 г через 6 тижнів через те, що більша частина площі трабекулярної тканини кісток активно накопичувала алюміній [32]. Доза Al^{3+} 27мг/кг протягом 26 тижнів викликала у 3-місячних щурів пригнічення мінералізації (зниження кортикальної об'ємної щільності) зі збереженням і навіть зі збільшенням розмірів трубчастих кісток, збільшенням ендостального та періостального периметрів їхніх діафізів, що вказувало на стимуляцію синтезу остеїдного шару остеобластами [9]. Подібні результати отримано для 2-річних собак, які одержували алюміній у дозі 1,2 мг/кг протягом 16 тижнів: площа мінералізованої поверхні знизилась у 2,28 раза, але остеїдний об'єм зріс у 2,12 раза за умови, що вміст алюмінію в трабекулярній кістці перевищував контрольне значення у 70 разів [25]. *In vitro* на клональних лініях TE-85 і MC3T3-E1 остеобластоподібних клітин встановлено, що концентрація іонів алюмінію в культуральному середовищі, яка не перевищує 10^7 – 10^{-5} М, підвищує значення всіх маркерів активності остеобластів: лужної фосфатази, вбудовування $[\text{H}^+]$ проліну молекули колагену й $[\text{H}^+]$ тимідину в ДНК, площі поверхні синтезу колагену, вмісту кальцію в ділянках синтезу колагену [18]. Розглядають можливості зміни функціональності остеобластів алюмінієм через втручання в головні сигнальні шляхи регуляції їхньої активності: Wnt/ β -catenin, Notch, ERK5, RhoA [21], а також зміною сигнальних шляхів, якими керує PGE_2 через рецептори EP_1 (активація) і EP_2/EP_4 (інгібування), через зниження активності аденілілциклази, яка визначає продукцію цАМР – супресора остеобластів, та підвищення активності фосфатидилінозитол-специфічної фосфоліпази C, що зумовлює збільшення вмісту іонів Ca^{2+} у плазмі крові й активацію остеобластів [18].

Також від кількості накопиченого в організмі алюмінію залежить і рівень мінералізації кісткової тканини. Було виявлено, що споживання хлориду алюмінію в дозі 140 мг/кг протягом 30 днів спричиняє у щурів посилення мінеральної щільності дистальних і проксимальних відділів стегнової кістки, а через 120 днів – зниження за постійного збільшення вмісту алюмінію в кістках [20]. З'ясовано, що алюміній здатний порушувати і перешкоджати утворенню та росту кристалів гідроксиапатиту за рахунок зв'язування з фосфатними групами гідроксиапатиту, утворення міжмолекулярних поперечних зв'язків між фібрилами колагену, формування металоцитратного комплексу та нерозчинних кристалогідратів [1, 16, 34].

Такий «парадоксальний» ефект впливу алюмінію на кісткову тканину можна пояснити кількісним надходженням алюмінію в організм, тривалістю надходження і

рівнем накопичення алюмінію в організмі, насамперед у кістковій тканині. Аналіз відомих даних дає змогу виділити три послідовні стадії хронічної інтоксикації алюмінієм:

- стимуляція остеобластів і посилення мінералізації;
- стимуляція остеобластів і пригнічення мінералізації (остеомаліяція);
- пригнічення остеобластогенезу, пригнічення мінералізації, посилення резорбції (остеопенія).

У нашому дослідженні вплив зазначеної дози хлориду алюмінію протягом 56 днів на кісткову систему щурів може відповідати другій стадії інтоксикації алюмінієм із наведених вище з одночасним посиленням позитивних і негативних процесів на тлі високосахарозної дієти.

Таким чином, інтоксикація хлоридом алюмінію $AlCl_3 \cdot H_2O$ у дозі 240 мг/кг маси тіла на добу протягом 56 діб призвела до зниження вмісту мінерального компонента і посилення вмісту органічного компонента трубчастих кісток у щурів, що спричинило збільшення відносного об'єму кісток і зниження їхньої щільності. За дії хлориду алюмінію у поперекових хребцях спостерігали менше зниження вмісту мінерального компонента, порівняно з показниками трубчастих кісток, і слабку тенденцію до зниження вмісту органічного компонента, що пов'язали з тим, що в поперекових хребцях переважає трабекулярна кісткова тканина з меншим ступенем мінералізації. Споживання корму з високим вмістом цукру призводить до посилення впливу хлориду алюмінію на зазначені параметри стану кісток щурів.

Наведені результати дають підстави припускати, що багаторічне перебування людей у зонах бойових дій з екстремальним забрудненням сполуками алюмінію може зумовлювати накопичення алюмінію в організмі до рівня прояву різних стадій його негативного впливу, який може суттєво посилюватися на тлі споживання їжі з високим вмістом цукру. Зрозуміло, що слід приділяти увагу оптимізації складу дієти для військовослужбовців і осіб інших категорій, які перебувають у районах підвищеного зараження металами, зокрема, алюмінієм, для зниження негативного впливу на кісткову систему за допомогою зміни вмісту або модифікації вуглеводної складової дієти і додавання до їжі адаптогенів, що підвищують стійкість організму до інтоксикації алюмінієм.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Богущька К. І., Прилуцький Ю. І., Ноздрен Д. М.* Використання алюмінію та його сполук у біомедичних дослідженнях // *Фізіол. журнал*. 2014. Т. 60. Вип. 1. С. 91–97.
2. *Галкін Н., Кириленко Н., Хромагіна Л., Кара М.* Остеодистрофія в умовах експериментальної інтоксикації алюмінієм як наслідок порушень у травному тракті щурів // *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* 2023. Вип. 89. С. 75–84. <https://doi.org/10.30970/vlubs.2023.89.08>
3. *Голубцов О., Сорокіна Л., Сплодитель А., Чумаченко С.* Вплив війни росії проти України на стан українських ґрунтів. Результати аналізу. К.: ГО «Центр екологічних ініціатив «Екодія», 2023. 32 с.
4. *Макаренко О. А., Хромагіна Л. М., Ходаков І. В. та ін.* Методи дослідження стану кишечника та кісток у лабораторних щурів: довідник. Одеса: Видавець С. Л. Назарчук, 2022. 81 с.
5. *Понирко А. О., Рябенко Т. В.* Порівняльна характеристика стану кісткової тканини у щурів різних вікових груп за умов індукованої гіперглікемії // *Укр. журнал медицини, біології та спорту*. 2019. Т. 4. № 5 (21). С. 67–71.

6. Ходаков І. В. Спосіб визначення щільності кісток лабораторних тварин // *Досягнення біології та медицини*. 2004. № 2 (4). С. 38–41.
7. Ходаков І. В., Макаренко О. А., Коломійчук Т. В. та ін. Дослідження можливості профілактики Мінеролом токсичного ефекту йонів алюмінію на кісткову тканину щурів // *Вісн. ОНУ. Біологія*. 2022. Т. 27. Вип. 2 (51). С. 88–101. [https://doi.org/10.18524/2077-1746.2022.2\(51\).268541](https://doi.org/10.18524/2077-1746.2022.2(51).268541)
8. Ходаков І. В., Хромагіна Л. М., Макаренко О. А., Мудрик Л. М. Модифікація казеїно-сахарозної дієти М. С. Бугайової та С. А. Нікітіна (1954) для моделювання карієсу зубів у щурів // *Вісник стоматології*. 2023. Т. 47. № 1 (122). С. 71–76. <https://doi.org/10.35220/2078-8916-2023-47-1.12>
9. Cointy G. R., Capozza R. F., Negri A. L., Ferretti J. L. Biochemical impact of aluminum accumulation on the pre- and post-yield behavior of rat cortical bone // *J. Bone Miner. Metab.* 2005. Vol. 23. Н. 15–23. doi:10.1007/s00774-004-0535-x
10. Cruz E. M. S., de Moraes J. M. B., da Rosa C. V. D. et al. Long-term sucrose solution consumption causes metabolic alterations and affects hepatic oxidative stress in Wistar rats // *Biology Open*. 2020. Vol. 9. bio047282. doi:10.1242/bio.047282
11. Exley C. An aluminium adjuvant in a vaccine is an acute exposure to aluminium // *J. Trace Elem. Med. Biol.* 2020. Vol. 57. P. 57–59. doi: 10.1016/j.jtemb.2019.09.010.
12. Franke S., Molzi P., Mai C. et al. High consumption of sucrose induces DNA damage in male Wistar rats // *An. Acad. Brasil. Cienc.* 2017. Vol. 89 (4). P. 2657–2662. <http://dx.doi.org/10.1590/0001-3765201720160659>
13. Garcia K., Ferreira G., Viana F. R. S. Impact of dietary sugars on gut microbiota and metabolic health // *Diabetology*. 2022. Vol. 3. P. 549–560. <https://doi.org/10.3390/diabetology3040042>
14. Hellström H.-O. Bone and aluminium // *Acta Universitatis Upsaliensis*. 2007. Vol. 271. 86 p.
15. Hussein H. H., Mahmoud M. Effects of maternal administration of aluminum chloride on the development of the skeletal system of albino rat fetuses – protective role of saffron // *Eur. J. Anat.* 2013. Vol. 17 (2). P. 63–71.
16. Igbokwe I. O., Igwenagu E., Igbokwe N. A. Aluminium toxicosis: a review of toxic actions and effects // *Interdiscip. Toxicol.* 2019. Vol. 12. N 2. P. 45–70. <https://doi.org/10.2478/intox-2019-0007>
17. Jørgensen H. S., David K., Salam S., Evenepoel P. Traditional and non-traditional risk factors for osteoporosis in CKD // *Calcif. Tissue Int.* 2021. Vol. 108 (4). P. 496–511. doi: 10.1007/s00223-020-00786-0.
18. Kaneki H., Ishibashi K., Kurokawa M. et al. Mechanism Underlying the aluminum-induced Stimulation of bone nodule formation by rat calvarial osteoblasts // *J. Health Sci.* 2004. Vol. 50 (1). P. 47–57.
19. Klein G. L. Aluminum toxicity to bone: a multisystem effect // *Osteoporos Sarcopenia*. 2019. Vol. 5 (1). P. 2–5. doi: 10.1016/j.afos.2019.01.001
20. Li X., Zhang L., Zhu Y., Li Y. Dynamic analysis of exposure to aluminum and an acidic condition on bone formation in young growing rats // *Environ. Toxicol. Pharmacol.* 2011. Vol. 31. P. 295–301. doi: 10.1016/j.etap.2010.11.007
21. Liu P., Tu J., Wang W. et al. Effects of Mechanical Stress Stimulation on Function and Expression Mechanism of Osteoblasts // *Front. Bioeng. Biotechnol.* 2022. Vol. 10. Article 830722. P. 1–13. doi: 10.3389/fbioe.2022.830722
22. Lorincz C., Reimer R. A., Boyd S. K., Zernike R. F. High-fat, sucrose diet impairs geometrical and mechanical properties of cortical bone in mice // *British J. Nutr.* 2010. Vol. 103. P. 1302–1308. doi:10.1017/S0007114509993084

23. *Mold M. J., O'Farrell A., Morris B., Exley C.* Aluminum and tau in neurofibrillary tangles in familial Alzheimer's disease // *J. Alzheimer's Disease Reports*. 2021. Vol. 5. P. 283–294. doi: 10.3233/ADR-210011
24. *Oliveira D. T. D., Fernandes I. D. C., Sousa G. G. D.* et al. High-sugar diet leads to obesity and metabolic diseases in ad libitum-fed rats irrespective of caloric intake // *Arch. Endocrinol. Metab.* 2020. Vol. 64. P. 71–81. <https://doi.org/10.20945/2359-39970.00000199>
25. *Quarles L. D., Gitelman H. J., Drezner M. K.* Induction of de novo bone formation in the beagle. A novel effect of aluminum // *J. Clin. Invest.* 1988. Vol. 81 (4). P. 1056–1066. <https://doi.org/10.1172/JCI113417>
26. *Saad H.-A. M., Hassieb M. M., Oda S. S.* et al. Histopathologic study on the toxic effect of aluminium chloride on the heart, liver and kidneys of rabbits // *Alexandria J. Veterin. Sci.* 2018. Vol. 56 (1). P. 102–109. doi:10.5455/ajvs.264783
27. *Sadowska J., Bruszkowska M.* Assessing the effect of sugar type and form of its intake on selected parameters of carbohydrate-lipid metabolism and plasma atherogenic indices in rats // *Rocz. Panstw. Zakl. Hig.* 2019. Vol. 70 (1). P. 59–67. <https://doi.org/10.32394/rpzh.2019.0055>
28. *Song G., Qi W., Wang Y., Pang S., Li Y.* The metabolic effect of fructose on normal rats in a mild dose with glucose and saccharose as control // *Food & Nutrition Res.* 2021. 65. N 5589 <http://dx.doi.org/10.29219/fnr.v65.5589>
29. *Susantitaphong P., Tiranathanagul K., Katavetin P.* et al. Effect of aluminum on markers of bone formation resorption in chronic hemodialysis patients // *Asian Biomedicine*. 2014. Vol. 8. N 4. P. 485–492. doi:10.5372/1905-7415.0804.317
30. *Tjäderhane L., Larmas M.* A high sucrose diet decreases the mechanical strength of bones in growing rats // *J. Nutrit.* 1998. Vol. 128. Iss. 10. October. P. 1807–1810. <https://doi.org/10.1093/jn/128.10.1807>
31. *Wei H., Li D., Luo Y.* et al. Aluminum exposure induces nephrotoxicity via fibrosis and apoptosis through the TGF- β 1/Smads pathway in vivo and in vitro // *Ecotoxicol. Environ. Safety.* 2023. Vol. 249. N 114422. P. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2022.114422>
32. *Verbeelen D., Smeyers-Verbeke J., van Hooff I.* et al. The effect of desferrioxamine on concentration and distribution of aluminum in bone // *Kidney Int.* 1986. Vol. 30. P. 68–73.
33. *Filho W. L., Eustachio J. H. P. P., Fedoruk M., Lisovska T.* War in Ukraine: an overview of environmental impacts and consequences for human health // *Front. Sustain. Resour. Manag.* 2024. Vol. 3. N 1423444. doi: 10.3389/fsrma.2024.1423444
34. *Zhu J.-M., Huffer W., Alerey C.* Effect of aluminum on bone matrix inductive properties // *Kidney Int.* 1990. Vol. 38. P. 1141–1145.

Стаття надійшла до редакції 17.01.25

доопрацьована 30.04.25

прийнята до друку 14.05.25

THE EFFECT OF ALUMINUM CHLORIDE ON RAT BONES UNDER CONDITIONS OF HIGH SUGAR DIET

I. Khodakov¹, S. Stryzhak²

¹*State Establishment «Institute of Stomatology
and Maxillofacial Surgery, NAS of Ukraine»
11, Richelievskaya St., Odesa 65026, Ukraine*

²*Odesa I. I. Mechnikov National University
2, Dvoryanska St., Odesa 65082, Ukraine
e-mail: flavan.ua@gmail.com*

Relevance. The long-term war in Ukraine has led to extreme contamination of combat areas with compounds of various metals that are part of equipment and ammunition. Aluminum is an essential component of the pollution. Prolonged intoxication causes accumulation of aluminum in the human body, which can stimulate the development of diseases in various organs, including the bone system. Consumption of foods high in sugar to compensate for emotional and physical stress can increase the impact of aluminum due to the negative effects of large doses of sugar on the human body.

Objective. To investigate the effect of aluminum chloride $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ (AC) on the density and organic-mineral composition of bones in white rats against the background of prolonged consumption of high-sugar diet.

Materials and methods. The experiment was carried out for 56 days on male rats with an initial weight of 63–70.1 g, divided into four groups of 10 animals each: 1 – intact (complete standard food), 2 – AC intoxication on the background of a complete diet (CD), 3 – high-sugar diet (HSD), 4 – AC intoxication on the background of HSD. A modified Bugayova's and Nikitin's diet (2023) with a sugar content of 57 % was used as a HSD. Aluminum intoxication was created by daily administration of AC at a dose of 240 mg/kg in the form of a 12 % aqueous solution orally. Density, dry matter (DM), organic (OM), and mineral (MC) components were determined in femurs, tibiae, and lumbar vertebrae by gravimetric methods, and bone volume index was calculated.

Results. The intake of AC reduced bone density by 0.4–1.7 % against the background of a complete diet, by 2.6–6.4 % against the background of a high-sugar diet, the content of DM in bones – by 0.2–1.8 % and 6.7–10, 0 %, the content of MC – by 0.6–6.5 % and 11.7–29.4 %, increased the content of OC in the femur and tibia by 1.0–3.7 % and 6.7–7.0 %, respectively, in accordance with the consumption of these diets. In the lumbar vertebrae, the addition of AC led to a slight decrease in organic content. AC inhibited mineralization and simultaneously enhanced the synthesis of OC in tubular bones, which led to an increase in relative bone volume and a decrease in bone density. Consumption of a high-sugar diet leads to an increase in the negative effect of aluminum chloride on the bone state.

Keywords: rats, aluminum chloride, high-sugar diet, bone density, bone composition

ETHANOL *IN VITRO* DOES NOT AFFECT THE OXIDATIVE PROCESSES OF HEPATOCYTE MITOCHONDRIA UPON GLUCOSE, PYRUVATE, OR MONOMETHYL SUCCINATE OXIDATION

H. Mazur, O. Ruda, B. Manko, V. Manko

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

Most of the alcohol that enters the body is metabolized in the liver. In the case when the rate of ethanol oxidation is lower than the rate of its intake, the accumulation of ethanol leads to liver cell damage. Since reduced forms of NADH are formed in ethanol oxidation, mitochondrial respiration plays an important role in alcohol metabolism by regenerating NAD⁺, which regulates the level of both ethanol oxidation enzymes and is necessary for ethanol-acetaldehyde metabolism. The aim of the study was to investigate the effect of glucose, pyruvate and monomethyl succinate on the oxidative processes of hepatocyte mitochondria under the influence of ethanol *in vitro*.

Experiments were performed on male Wistar rats weighing 220–250 g. Isolation of hepatocytes was carried out by the two-stage Seglen method. The oxygen consumption rate was determined with a Clark electrode. Hepatocytes were incubated for 60 min with ethanol (50 mM) in a medium with glucose (10 mmol/L), pyruvate, or monomethyl succinate (2 mmol/L each). An Olympus IX73 fluorescent microscope with a DP-74 digital camera was used to study mitochondrial membrane potential and NADH autofluorescence.

Ethanol did not affect the basal and maximal FCCP-stimulated respiration of hepatocytes, membrane potential, and NADH autofluorescence upon glucose, pyruvate, or monomethyl succinate oxidation. Monomethyl succinate increased basal and FCCP-uncoupled respiration, both in the presence and absence of ethanol. The analysis confirmed the influence of the oxidative substrates on the NADH autofluorescence of hepatocytes. The presence of monomethyl succinate ameliorated the FCCP-induced reduction of NADH autofluorescence of hepatocytes. When mitochondrial complex I was inhibited with rotenone, pyruvate caused a decrease of NADH-autofluorescence of hepatocytes, compared to glucose or monomethyl succinate presence.

Ethanol *in vitro* does not cause hypermetabolic state in mitochondria of isolated hepatocytes irrespectively of pyruvate or monomethyl succinate presence.

Keywords: ethanol, uncoupled respiration, oxidation substrates, hepatocytes

The liver is the main organ that metabolizes alcohol. Due to its small size and hydroxyl group, the ethanol molecule is well soluble in aqueous and lipid environments, respectively, and it penetrates well into the cytoplasm of cells [13]. The main part of alcohol entering the body is metabolized in the liver in three main pathways: by the enzyme alcohol dehydrogenase, through the microsomal P450-ethanol-oxidizing and catalase systems. The process of ethanol oxidation is irreversible and unregulated, so the rate depends only on the concentration and activity of enzymes.

In hepatocytes, ethanol oxidation is catalyzed mainly by two enzymes – alcohol dehydrogenase (ADH) and aldehyde dehydrogenase (ALDH). ADH in the cytoplasm of hepatocytes catalyzes the first stage of ethanol oxidation, which requires NAD⁺ to accept reducing equivalents from alcohol. As a result of this reaction, ethanol is oxidized to acetaldehyde, and the vitamin cofactor is reduced to NADH [5].

Next, in the mitochondria, acetaldehyde is oxidized to acetate with the participation of ALDH. In this irreversible reaction, NAD^+ is also reduced. Part of the acetate formed as a result of the acetaldehyde oxidation circulates to peripheral tissues, where it is activated to the key product – acetyl-CoA, which enters the Krebs cycle.

As a result of ethanol oxidation, an additional inflow of reducing equivalents occurs, which leads to a decrease in both cytoplasmic and intramitochondrial NAD^+ and an increase in the ATP/ADP ratio [17]. Since reduced forms of NADH are formed in the process of ethanol oxidation, mitochondrial respiration plays an important role in alcohol metabolism by regenerating NAD^+ , which regulates the activity of both enzymes and is necessary for ethanol-acetaldehyde metabolism [4, 20].

Acetaldehyde is a key toxin in alcohol-induced liver injury and induces cellular damage, inflammation, extracellular matrix remodeling and fibrogenesis [7, 11]. In response to the influence of alcohol in the liver, there is an increase in ATP synthesis, an increase in the formation of reactive oxygen species, lipid peroxidation, and inhibition of fatty acid oxidation [1], which leads to the development of steatosis [12]. Adducts of alcohol metabolism can cause disturbances in the formation of the extracellular matrix, leading to the formation of scar tissue in the liver (hepatic fibrosis) [16]. In the case when the rate of ethanol oxidation is lower than the rate of its intake, the accumulation of ethanol leads to liver cell damage [3, 8], and subsequently to the development of alcoholic liver disease [6, 18]. Thus, increasing the rate of ethanol oxidation may ameliorate its toxic effects in liver.

A hypothesis has been suggested that ethanol oxidation rate in the liver is limited by the mitochondrial respiratory chain capacity [4, 20]. Since, alcohol dehydrogenase activity does not change in response to ethanol consumption, hepatocytes adapt metabolism by rapidly increasing the alcohol metabolism, mitochondrial respiration, and uncoupling of mitochondrial oxidative phosphorylation [2, 19].

Administration of pyruvate may accelerate ethanol oxidation by trapping reducing equivalents during conversion of pyruvate to lactate [14]. Recently, we have shown that pyruvate *in vitro* protects pancreatic acinar cells from toxic effects of ethanol and cholecystokinin [9]. Also we used monomethyl succinate as a membrane-permeable form of succinate. Monomethyl succinate easily enters intact hepatocytes, where it is hydrolyzed by intracellular esterases to yield succinate inside the mitochondria, allowing direct stimulation of mitochondrial complex II. Thus, the aim of the study was to investigate the effect of glucose, pyruvate and monomethyl succinate on the oxidative processes of hepatocyte mitochondria under the influence of ethanol *in vitro*.

Materials and methods

Materials. Reagents used in experiments were purchased from Sigma-Aldrich (sodium chloride S7653, glucose G8270, N-2-hydroxyethylpiperazine-N'-2-ethanesulfonic acid (HEPES) H3375, bovine serum albumin (BSA) A6003, sodium pyruvate P2256, mono-methyl-succinate M81101, Ethylene glycol-bis(2-aminoethylether)-N, N, N, N-tetraacetic acid (EGTA), carbonyl cyanide-4-(trifluoromethoxy) phenylhydrazone (FCCP) C2920, collagenase type IV C5138 or Merck Chemicals (Calcium chloride dihydrate, 1725701000). All other reagents were of the purest available grade.

Experimental animals. All manipulations with animals were carried out according to the European Convention for the Protection of Vertebrate Animals used for Experimental and other Scientific Purposes, and the Law of Ukraine “On protection of animals from cruelty”. Experiments were performed on male Wistar rats weighing 220–250 g. The animals were kept in stationary vivarium conditions at a constant temperature and the standard diet. Before the exper-

iment, the animals were starved for 18 hours with free access to water.

Isolation and viability assessment of hepatocytes. Hepatocytes were isolated with a collagenase perfusion method as previously described [10].

After the isolation, hepatocytes were stored at room temperature in the basic extracellular medium containing, mM: NaCl – 140.0, KCl – 4.7, CaCl₂ – 1.3, MgCl₂ – 1.0, glucose – 5.0; HEPES – 10.0; pH 7.4.

Hepatocytes were counted with haemocytometer. The plasma membrane integrity of hepatocytes was evaluated by staining the cells with a 0.1 % trypan blue solution. The number of intact cells was 85.7±0.92 %.

Oxygen consumption. The rate of oxygen consumption was measured with Clark oxygen electrode at 37 °C using SI929 6-channel Oxygen Meter (Strathkelvin). Rat hepatocytes were incubated for 60 min with ethanol (50 mmol/L) in a medium with glucose (10 mmol/L) and oxidation substrates (pyruvate or monomethyl succinate, 2 mmol/L) or without them. After that, to determine the respiration rate, hepatocytes were introduced into the polarographic chamber and protonophore was added in increasing concentrations – up to 0.25, 0.5 and 1 μM.

Fluorescent studies. An Olympus IX73 fluorescence microscope with a DP-74 digital camera was used to record the mitochondrial membrane potential and observe NADH autofluorescence. Mitochondrial membrane potential was recorded using rhodamine 123 dye (excitation filter 470–490 nm, beam splitter 505 nm, barrier filter 515 nm). NADH fluorescence signal (excitation filter 340–390 nm, beam splitter 410 nm, barrier filter 420 nm) was used to evaluate the effect of alcohol on the mitochondrial respiratory chain. For this purpose, hepatocytes were incubated for 60 min with ethanol (50 mmol/L) in a medium with appropriate oxidation substrates. Next, the hepatocyte suspension was incubated for 5 min at a temperature of 37 °C with FCCP (0.1 or 2 μM) or rotenone (0.5 μM), and then for 10 min with rhodamine 123 (0.1 μM).

Then 5 variants of cell images in the visible and fluorescent light spectrum were randomly selected and the cells were photographed on a fluorescent microscope. Fluorescence intensity was analyzed with ImageJ software, using the green channel to measure rhodamine 123 fluorescence and the blue channel to measure NADH autofluorescence.

Statistical analysis. Statistical analysis was performed using Origin Pro 2018 (Northampton, Mass) software. The significance of difference between the groups was determined with a two-way ANOVA followed by a Turkey corrected post-hoc t-tests in case of a significant difference according to ANOVA.

Results and discussion

We have studied respiration of isolated hepatocytes as a parameter to assess the effect of ethanol *in vitro* on the oxidative processes of hepatocyte mitochondria. Namely, we evaluated changes in basal respiration and the maximal uncoupled respiration rate under ethanol exposure *in vitro*, similarly to our previous work [10]. To assess the potential role of pyruvate in eliminating NADH excess from ethanol oxidation process, hepatocytes were incubated in a basic extracellular solution supplemented with this substrate. A membrane-permeable ester form of FAD-dependent substrate succinate (monomethyl succinate) substrate was also used in parallel as a negative control

Ethanol did not affect the basal respiration of hepatocytes upon glucose, pyruvate, or monomethyl succinate oxidation. Therefore, it can be assumed that the mitochondrial oxidation of ethanol by hepatocytes under such conditions is insignificant. The lack of influence of ethanol on oxygen consumption rate was confirmed by ANOVA (fig. 1). Also, ethanol did not affect maximal FCCP-stimulated respiration in the presence of glucose, pyruvate, or monomethyl succinate in the medium (fig. 1). However, monomethyl succinate did stimulate both basal and maximal uncoupled respiration rate, as was shown in our previous study [10].

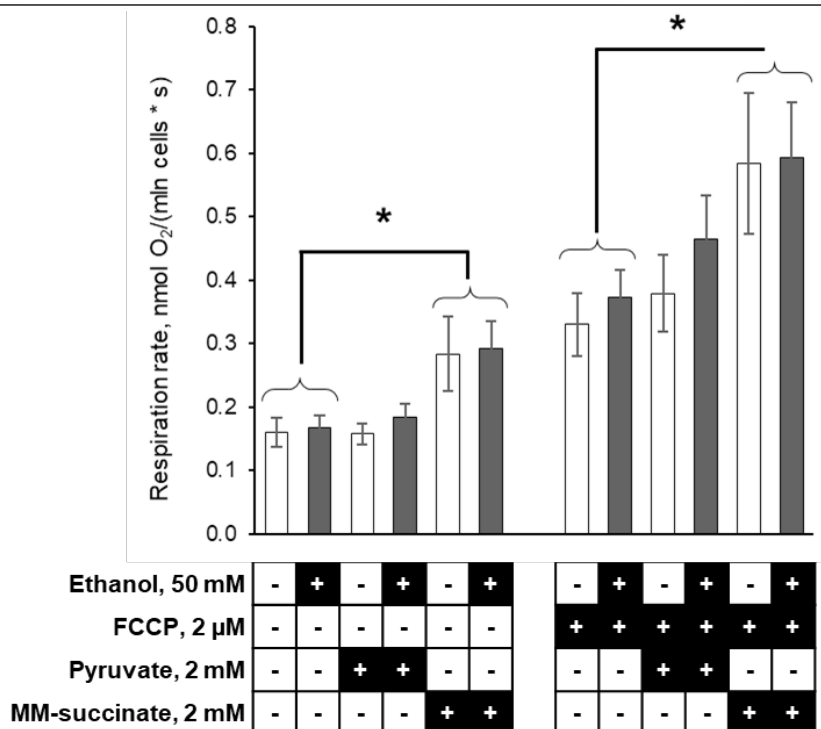


Fig. 1. The effect of ethanol *in vitro* on the hepatocyte respiration rate upon glucose, pyruvate, and monomethyl succinate oxidation: [glucose] = 10 mM; [pyruvate], [monomethyl succinate] = 2 mmol/L; * – statistically significant difference compared with glucose; n=5

Using fluorescence microscopy and rhodamine 123 dye, we investigated the effect of ethanol on the mitochondrial membrane potential of hepatocytes (fig. 2, 3).

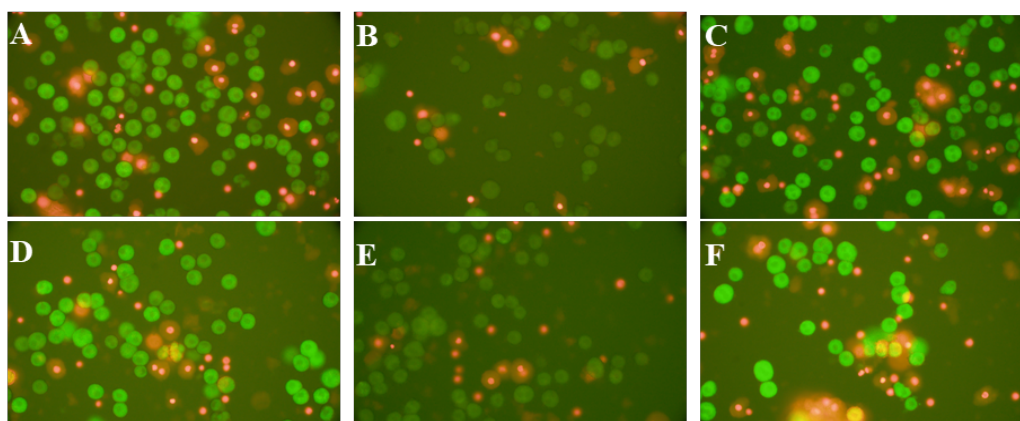


Fig. 2. Photomicrographs of fluorescence of isolated hepatocytes: green – fluorescence of Rhodamine123, orange – fluorescence of propidium iodide; A, D – control; B, E – 2 μ M FCCP; C, F – rotenone; D, E, F – ethanol

It was established that ethanol did not affect the membrane potential of hepatocyte mitochondria upon glucose, pyruvate or monomethyl succinate oxidation. ANOVA analysis of vari-

ance showed no effect of ethanol or oxidative substrates on the membrane potential of hepatocyte mitochondria (fig. 3).

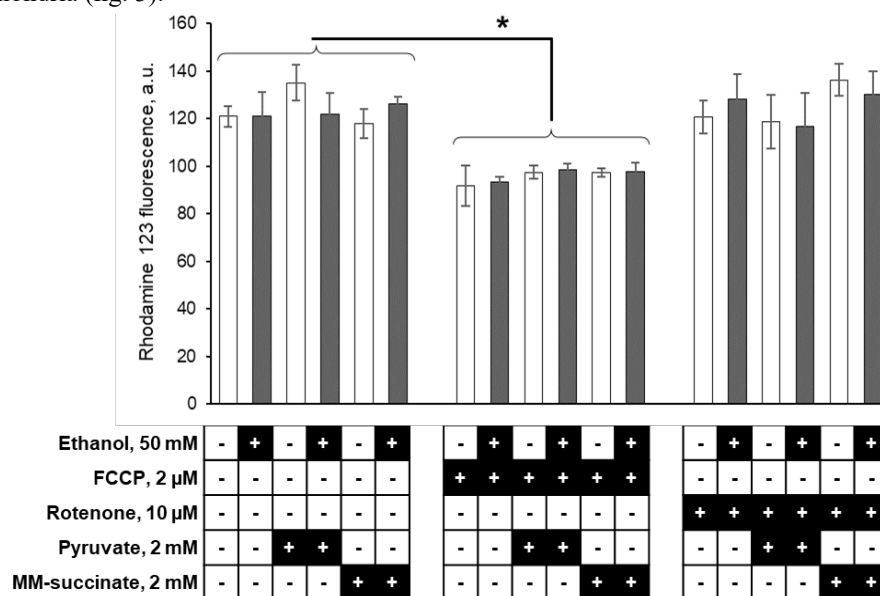


Fig. 3. Effect of ethanol *in vitro* on the membrane potential of hepatocyte mitochondria: for the oxidation of glucose, pyruvate or monomethyl succinate; [glucose] = 10 mM; [pyruvate] and [monomethyl succinate] = 2 mM; * – statistically significant difference compared to the control (without FCCP); n=5

As expected, the protonophore FCCP, but not mitochondrial complex I inhibitor rotenone, caused a decrease of rhodamine 123 fluorescence indicating depolarization of the inner mitochondrial membrane of hepatocytes irrespectively of the oxidative substrate (fig. 3).

In experiments *in vivo*, it was shown that ethanol may both increase and decrease the autofluorescence of NADH in hepatocytes, depending on the membrane potential of mitochondria [20]. We have found that 60 min of incubation with ethanol (50 mM) did not affect NADH level in hepatocytes upon the studied substrates presence (fig. 4, 5).

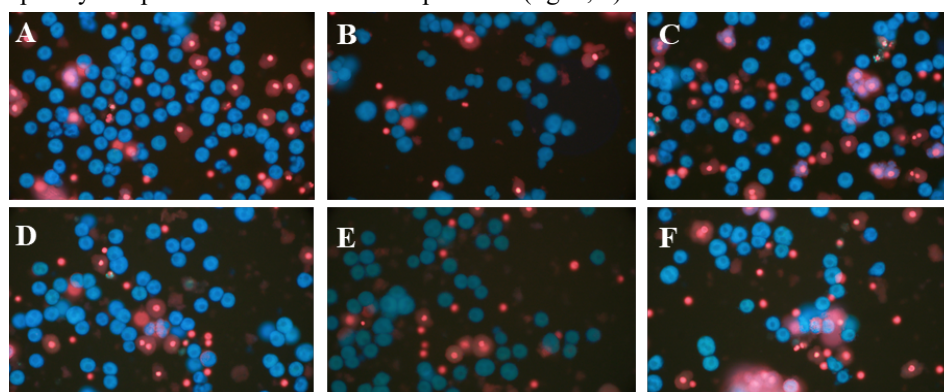


Fig. 4. Photomicrographs isolated hepatocytes with NADH (blue) and propidium iodide (red) fluorescence: A, B, C – control; D, E, F – incubated with ethanol (1h, 50 mM); A, D – without FCCP and rotenone; before measurement 2 μ M FCCP (B, E) or 2 μ M rotenone (C, F) were added

Surprisingly, in the presence of monomethyl succinate, FCCP (2 μ M) caused a significantly smaller effect on NADH autofluorescence of hepatocytes compared to glucose control (fig. 5). Thus, succinate is an additional source of reducing equivalents (FADH_2) to compensate for mitochondrial depolarization with FCCP.

On the other hand, under the influence of rotenone, an inhibitor of I-complex of the mitochondrial respiratory chain, regardless of the presence or absence of ethanol in the environment, NADH autofluorescence of hepatocytes paradoxically decreased due to the oxidation of the NADH-dependent substrate pyruvate (fig. 5). This indicates the predominance of the reaction of lactate formation from pyruvate over its oxidation in the mitochondria of hepatocytes under conditions of inhibition of mitochondrial respiration by rotenone.

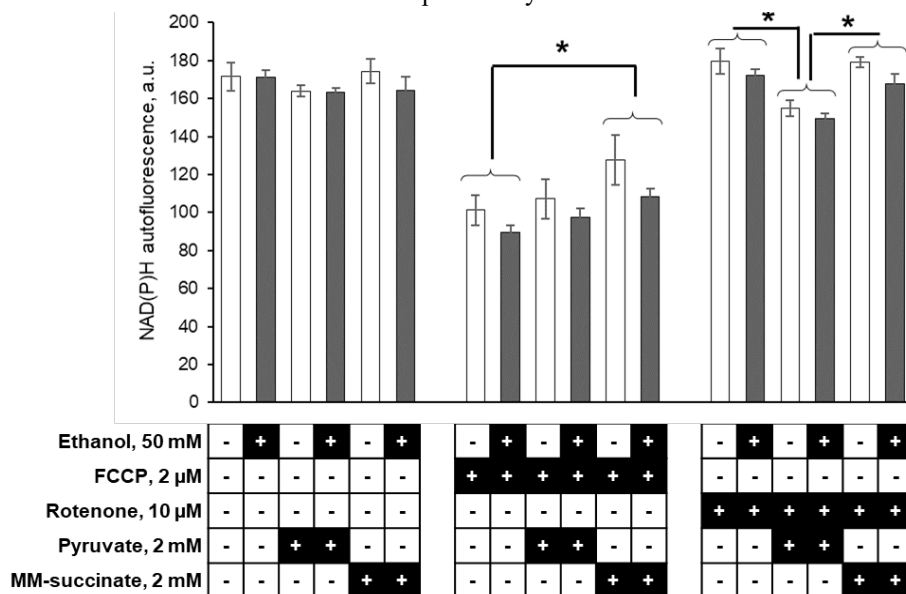


Fig. 5. Effect of ethanol *in vitro* on NADH autofluorescence of hepatocyte mitochondria: upon oxidation of glucose, pyruvate, or monomethyl succinate; [glucose] = 10 mM; [pyruvate] and [monomethyl succinate] = 2 mM; * – statistically significant difference compared to the control (without ethanol); n=5

According to literature sources, alcohol consumption leads to an adaptive increase in ethanol metabolism. This hypermetabolic state is characterized by a rapid increase in alcohol metabolism, an increase in mitochondrial respiration, and uncoupling of oxidative phosphorylation, [15]. However, the above-described effect of alcohol was not confirmed when it affected the already isolated liver [15]. The difference in the effects of ethanol when exposed *in vitro* and *in vivo* was shown by Zhong et al. Acute ethanol consumption caused reversible depolarization of mitochondria *in vivo* for a period of 1 to 24 hours, but ethanol-induced mitochondrial depolarization did not occur *in vitro* in isolated liver cells [20]. This may be explained by the difference in the experimental solution composition from blood (e.g., lack of oxidative substrates other than glucose) or some systemic effects (e.g., mixed substrate availability, Kupffer cell activation, cytokine release, hepatic blood flow) of alcohol *in vivo*. In our experiment, we added pyruvate and monomethyl succinate to solution, but still did not detect any effects of ethanol on respiration, mitochondrial membrane potential and NADH level in isolated hepatocytes. Therefore, the results of our study are not sufficient to confirm or reject the hypothesis that pyruvate may accelerate ethanol oxidation.

Conclusion

Ethanol *in vitro* does not cause hypermetabolic state in mitochondria of isolated hepatocytes irrespectively of pyruvate or monomethyl succinate presence. Namely, ethanol did not affect the basal and maximal FCCP-stimulated respiration of hepatocytes, membrane potential, and NADH autofluorescence upon the oxidation of the studied substrates. However, the oxidative substrates affected the NADH autofluorescence of hepatocytes. Monomethyl succinate increased basal and FCCP-uncoupled respiration in the presence and absence of ethanol.

References

1. Bailey S., Cunningham C. Contribution of mitochondria to oxidative stress associated with alcoholic liver disease // *Free Radic. Biol. Med.* 2002. Vol. 32. N 1. P. 11–16.
2. Bradford B., Rusyn I. Swift increase in alcohol metabolism (SIAM): understanding the phenomenon of hypermetabolism in liver // *Alcohol*. 2005. Vol. 35. N 1. P. 13–7.
3. Castilla R., Gonzalez R., Fouad D. et al. Dual effect of ethanol on cell death in primary culture of human and rat hepatocytes // *Alcohol and alcoholism: international journal of the Medical Council on Alcoholism*. 2004. Vol. 39. N 4. P. 290–296.
4. Han D., Ybanez M., Johnson H. et al. Dynamic adaptation of liver mitochondria to chronic alcohol feeding in mice // *J. Biol. Chem.* 2012. Vol. 287. N 50. P. 42165–42179.
5. Holmuhamedov E., Lemasters J. Ethanol exposure decreases mitochondrial outer membrane permeability in cultured rat hepatocytes // *Arch. Biochem. Biophys.* 2009. Vol. 481. N 2. P. 226–233.
6. Hyun J., Han J., Lee C. et al. Pathophysiological Aspects of Alcohol Metabolism in the Liver // *Int. J. Mol. Sci.* 2021. Vol. 22. N 11. P. 5717.
7. Lieber C. Alcoholic fatty liver: its pathogenesis and mechanism of progression to inflammation and fibrosis // *Alcohol*. 2004. Vol. 34. N 1. P. 9–19.
8. Magne L., Blanc E., Legrand B. et al. ATF4 and the integrated stress response are induced by ethanol and cytochrome P450 2E1 in human hepatocytes // *J. Hepatol.* 2011. Vol. 54. N 4. P. 729–37.
9. Manko B., Bilonoha O., Voloshyn D. et al. Pyruvate and glutamine define the effects of cholecystokinin and ethanol on mitochondrial oxidation, necrosis, and morphology of rat pancreatic acini // *Pancreas*. 2021. Vol. 50. N 7. P. 972–981.
10. Mazur H., Merlavsky V., Manko B., Manko V. Dependence of the mitochondrial adaptive capacity of hepatocytes on the oxidative substrates availability // *Ukr. Biochem. J.* 2019. Vol. 91. N 6. P. 75–14.
11. Mello T., Ceni E., Surrenti C., Galli A. Alcohol induced hepatic fibrosis: role of acetaldehyde // *Mol. Asp. Med.* 2008. Vol. 29. N 1–2. P. 17–21.
12. Shelmet J., Reichard G., Skutches C. et al. Ethanol causes acute inhibition of carbohydrate, fat, and protein oxidation and insulin resistance // *J. Clin. Invest.* 1988. Vol. 81. N 4. P. 1137–1145.
13. Shinoda W. Permeability across lipid membranes // *Biochim. Biophys. Acta*. 2016. Vol. 1858. N 10. P. 2254–2265.
14. Tanaka M., Nishigaki Y., Fuku N. et al. Therapeutic potential of pyruvate therapy for mitochondrial diseases // *Mitochondrion*. 2007. Vol. 7. N 6. P. 399–401.
15. Thurman R., Paschal D., Abu-Murad C. et al. Swift increase in alcohol metabolism (SIAM) in the mouse: Comparison of the effect of short-term ethanol treatment on ethanol elimination in four inbred strains // *J. Pharmacol. Exp. Ther.* 1982. Vol. 223. N 1. P. 45–49.
16. Tuma D., Casey C. Dangerous byproducts of alcohol breakdown – focus on adducts // *Alcohol research and health*. 2003. Vol. 27. N 4. P. 285–290.

17. Wilson D., Matschinsky F. Ethanol metabolism: the good, the bad, and the ugly // *Med. Hypotheses*. 2020. Vol. 140. P. 109638.
18. Yan C., Hu W., Tu J. et al. Pathogenic mechanisms and regulatory factors involved in alcoholic liver disease // *J. Transl. Med.* 2023. Vol. 21. N 1. P. 300.
19. Zhong Z., Lemasters J. J. A unifying hypothesis linking hepatic adaptations for ethanol metabolism to the proinflammatory and profibrotic events of alcoholic liver disease // *Alcohol Clin Exp Res*. 2018. Vol. 42. N 11. P. 2072–2089
20. Zhong Z., Ramshesh V., Rehman H. et al. Acute Ethanol causes hepatic mitochondrial depolarization in mice: role of ethanol metabolism // *PLOS One*. 2014. Vol. 9. N 3. P. e91308.

Стаття надійшла до редакції 08.04.25

доопрацьована 03.06.25

прийнята до друку 09.06.25

ЕТАНОЛ *IN VITRO* НЕ ВПЛИВАЄ НА ОКИСНІ ПРОЦЕСИ МИТОХОНДРІЙ ГЕПАТОЦИТІВ ЗА ОКИСНЕННЯ ГЛЮКОЗИ, ПІРУВАТУ ЧИ МОНОМЕТИЛ-СУКЦИНАТУ

Г. Мазур, О. Руда, Б. Манько, В. Манько

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

Основна частина алкоголю, що потрапляє в організм, метаболізується у печінці. Якщо швидкість окиснення етанолу нижча за швидкість його надходження, то накопичення етанолу призводить до пошкодження клітин печінки. Оскільки у процесі окиснення етанолу утворюються відновлені форми НАДН, то мітохондріальне дихання відіграє важливу роль в метаболізмі алкоголю шляхом регенерації НАД⁺, які регулюють рівень обох ферментів окиснення етанолу та є необхідними для етанол-ацетальдегід метаболізму. Метою нашого дослідження було вивчити вплив глюкози, пірувату і монометил-сукцинату на окисні процеси мітохондрій гепатоцитів за дії етанолу *in vitro*.

Дослідження проводили на щурах-самцях лінії Вістар масою 220–250 г. Ізолювання гепатоцитів здійснювали двостадійним методом Сеглена. Швидкість споживання кисню визначали за допомогою 6-канального вимірювача кисню SI929 (Strathkelvin). Гепатоцити інкубували протягом 60 хв з етанолом (50 мМ) у середовищі з глюкозою (10 ммоль/л) та відповідним субстратом окиснення (піруватом чи монометил-сукцинатом (по 2 ммоль/л)). Після внесення гепатоцитів у полярографічну комірку та реєстрації базального дихання додавали протонофор у наростаючих концентраціях, до 0,25, 0,5 та 1 мкмоль/л. Для реєстрації мембранного потенціалу мітохондрій і спостереження НАДН-автофлуоресценції використовували флуоресцентний мікроскоп Olympus IX73 із цифровою камерою DP-74. Вірогідність змін визначали, використовуючи ANOVA.

Етанол не впливав на базальне та максимальне FCCP-стимульоване дихання гепатоцитів, на мембранний потенціал і НАДН-автофлуоресценцію за окиснення глюкози, пірувату чи монометил-сукцинату. Монометил-сукцинат підвищував базальне та FCCP-роз'єднане дихання як за наявності, так і за відсутності етанолу. Аналіз підтвердив вплив субстрату окиснення на НАДН-автофлуоресценцію гепатоцитів. За окиснення монометил-сукцинату НАДН-автофлуоресценція гепатоцитів зростала за

впливу FCCP у концентрації 2 мкмоль/л порівняно до окиснення глюкози. За впливу ротенону і окиснення пірувату НАДН-автофлуоресценція гепатоцитів знижувалася, порівняно із дослідом з окисненням глюкози чи монометил-сукцинату.

Етанол не впливав на швидкість дихання, мембранний потенціал і НАДН-автофлуоресценцію мітохондрій гепатоцитів. Монометил-сукцинат підвищував базальне та FCCP-роз'єднане дихання незалежно від наявності у середовищі етанолу.

Ключові слова: етанол, максимальна швидкість FCCP-роз'єданого дихання, субстрати окиснення, гепатоцити, FCCP

ОСОБЛИВОСТІ ДОВІЛЬНОЇ РЕГУЛЯЦІЇ ТОНУСУ М'ЯЗІВ У ОСІБ ІЗ ТРИВАЛОЮ АДАПТАЦІЄЮ ДО ШВИДКІСНО-СИЛОВИХ НАВАНТАЖЕНЬ

***М. Федьків^{1,2}, Л. Вовканич², Д. Бергтраум², Б. Кіндзер²**

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

²Львівський державний університет фізичної культури
імені Івана Боберського
вул. Костюшка, 11, Львів 79007, Україна
e-mail: maria.fedkiv@lnu.edu.ua

Відомо, що підтримання тону м'язів і координація активних рухів відбуваються за участю тих самих нервових центрів, показники тону впливають на рухи, зокрема, на їхню плавність і амплітуду. Адаптивні зміни тону м'язів можуть слугувати критеріями функціонального стану моторних центрів спинного та головного мозку. Тому метою роботи було дослідити вплив регулярних фізичних навантажень швидко-силового характеру на показники м'язового тону. Досліджували тону поверхневих м'язів-згиначів передпліччя верхньої правої кінцівки осіб чоловічої статі, поділених на три групи за видами спорту – єдиноборства (Є), спортивні ігри (СІ) та нетреновані (НТ). Для вимірювання тону м'язів (міотони, мТ) використовували механічний міотонometr «Metrimprex». Тону м'язів визначали у трьох станах – тону спокою (ТС), тону напруження (ТН) і тону розслаблення (ТР). На основі цих даних розраховували показники амплітуди тону. Встановлено, що показники ТС, ТН і ТР у групі Є перевищують аналогічні показники групи нетренованих на 8, 12 та 8 % відповідно ($P < 0,05$). Показник ТН у групі СІ був на 9 % вищим, ніж у групі НТ ($P < 0,05$). У групі Є та СІ показники амплітуди тону перевищують аналогічні дані групи НТ на 22 та 24 % ($P < 0,05$). У всіх групах виявлено сильний позитивний кореляційний зв'язок між тоном напруження й амплітудою тону ($r = 0,65-0,77$), у групі Є виявлено сильну негативну кореляцію ($r = -0,634$) між тоном розслаблення і амплітудою тону. Можна припустити, що здатність м'язів до розслаблення має важливий вплив на показник амплітуди тону у групі єдиноборців. Такі зміни можуть бути наслідком адаптації до виконання швидких рухів, які потребують вчасного розслаблення м'язів-антагоністів.

Ключові слова: адаптація, скелетні м'язи, нервові центри, амплітуда тону, амплітуда напруження

М'язовий тону – це постійне напруження скелетних м'язів, зумовлене пасивним компонентом і активним тонічним скороченням м'язів [1]. Пасивний компонент залежить від стану актоміозинових містків, в'язкості, еластичності, здатності до розтягу скоротливих і нескоротливих (десмін, тітин) білків, а також від осмотичного тиску в клітинах [5]. Активний компонент тону є результатом активації м'язових волокон унаслідок ієрархічної взаємодії нервових центрів [13], зокрема, кори головного мозку, базальних гангліїв, мозочка, ретикулярної формації стовбура мозку та спинного мозку [5]. На рівні спинного мозку важливу роль відіграють рефлекс розтягу, що активуються внаслідок подразнення нервово-м'язових веретен [3, 12]. Супраспинальний контроль включає інгібіторні (кірково-спинномозковий, кірково-сітчасто-спинномозковий, задній сітчасто-спинномозковий) і активуючі (присінково-спинномозковий та медіальний

сітчасто-спинномозковий) шляхи [12]. Важливу роль у регуляції тонусу відіграє також мозочок, опосередковано пригнічуючи γ -мотонейрони [5].

Підтримання тонусу м'язів і координація активних рухів відбувається за участю тих самих нервових шляхів [1]. Наприклад, недавні дослідження свідчать, що нейрони стовбура мозку беруть участь у регуляції обох процесів [6], низхідні моноамінергічні шляхи впливають на тонус і активацію м'язів під час довільних рухів [14]. Присінково-спинномозкові шляхи мають важливе значення як для регуляції м'язового тонусу, так і для координації ходи [7]. У зв'язку з цим логічно припустити, що зміни тонічного напруження м'язів можуть впливати на прояви рухової активності. Встановлено, що у здорових людей м'язовий тонус впливає на рухи [4], зокрема, на їхню плавність [2]. Вплив можна пояснити механічними та нервовими факторами [1]. Механічні ефекти зумовлені опором тканин, зокрема, показано, що рівень тонусу значною мірою впливає на діапазон рухів [15]. Нервовий вплив пов'язаний зі змінами збудливості нейронів, що визначають активацію м'язів [10]. Зокрема, є дані про аномальне скорочення м'язів під час довільних рухів у осіб із гіпертонусом [8]. Вплив м'язового тонусу на координацію рухів підтверджує концепцію Бернштейна про ієрархію та взаємодію моторних центрів ЦНС [1, 13]. Адаптивні зміни нервово-м'язових структур під впливом регулярних фізичних навантажень можуть відображатися на показниках тонусу м'язів і слугувати критеріями функціонального стану моторних центрів спинного та головного мозку. Особливо важливі такі зміни тоді, коли необхідно виконувати максимальні швидкісно-силові ударні або стрибкові рухи, що характерно для ударних єдиноборств та ігрових видів спорту. Водночас сучасних літературних даних стосовно вивчення тонусу м'язів (міотонометрії) практично немає. Тому **метою роботи** було дослідити вплив регулярних фізичних навантажень швидкісно-силового характеру на показники м'язового тонусу студентів.

Матеріали та методи

Досліджували тонус скелетних м'язів осіб чоловічої статі, поділених на три групи. До групи єдиноборців (Є) належали 20 спортсменів-єдиноборців високої спортивної кваліфікації (стаж занять понад 5 років), віком $18,33 \pm 0,21$ роки, зростом $175,45 \pm 1,69$ см та масою тіла $71,82 \pm 2,47$ кг. Групу спортивних ігор (СІ) сформували з 24 студентів-футболістів і волейболістів (стаж занять понад 3 роки). Середній вік у цій групі становив $18,46 \pm 0,23$ роки, зріст – $180,00 \pm 1,51$ см, маса тіла – $73,98 \pm 2,05$ кг. Для тренувального процесу обох груп характерні швидкі рухи, які потребують поєднання значної сили та швидкості скорочення м'язів. В ударних єдиноборствах скорочення м'язів швидші, вибухові, спрямовані на досягнення максимальної потужності за мінімальний час. У спортивних іграх наявні більш різноманітні варіанти скорочень, адже їхня рухова діяльність триваліша, динамічніша та складніша за структурою. До групи нетренованих (НТ) належали 48 осіб, які регулярно не виконували фізичних навантажень, віком $17,80 \pm 0,14$ роки, зростом $180,11 \pm 1,39$ см, масою тіла $72,79 \pm 2,22$ кг. Усі учасники надали інформовану згоду на участь у дослідженнях. Дослідження відповідали встановленим стандартам Гельсінської декларації про етичні принципи проведення наукових досліджень за участю людини, а також основним біоетичним принципам, закріпленим у Конвенції Ради Європи про права людини та біомедицину (від 04.04.1997).

Для вимірювання тонусу м'язів використовували механічний міотонометр «Met-rimrex». Зонд (стержень) приладу скеровували вертикально у ділянку найбільшої випуклості досліджуваного м'яза, опорна поверхня прилягала до шкіри під власною вагою приладу. Вимірювали тонус поверхневих м'язів-згиначів передпліччя верхньої

правой кінцівки. Тонус м'язів визначали за шкалою умовних одиниць (міотонів, мт) у трьох станах – спокою (тонус спокою, ТС), максимального довільного напруження (тонус напруження, ТН) і тонус швидкого довільного розслаблення (тонус розслаблення, ТР). На основі цих даних розраховували показники амплітуди тонусу. Амплітуду напруження (АН) розраховували як різницю ТН і ТС. Амплітуду розслаблення (АР) визначали як різницю ТН і ТР. Амплітуду тонусу обчислювали як суму АН і АР.

Статистичний аналіз результатів полягав у визначенні форми розподілу даних і застосуванні відповідних показників описової статистики. Нормальність розподілу оцінювали за критерієм Шапіро–Вілکا. Оскільки розподіл був нормальним для усіх показників, то для опису застосовували показники середнього арифметичного ($\bar{x}$) та середньоквадратичного відхилення (standard deviation, SD). Рівень достовірності різниці між групами характеризували за допомогою t-критерію Стьюдента. Силу зв'язків між показниками тонусу описували на основі коефіцієнта кореляції Пірсона. Оцінювання впливу окремих показників тонусу на амплітуду тонусу виконували з використанням множинного регресійного аналізу. Статистичний аналіз даних виконували за допомогою стандартних функцій «MS Excel 2021» та «Origin 2018».

Результати і їхнє обговорення

Аналіз показників тонусу поверхневих м'язів-згиначів передпліччя правої руки (рис. 1) вказує на наявність певних відмінностей між групами. Зокрема, показники ТС, ТН і ТР спортсменів-єдиноборців перевищують аналогічні показники групи нетренованих на 8, 12 і 8 % відповідно ($P < 0,05$). Показник ТН у групі СІ був на 9 % вищим, ніж у групі НТ ($P < 0,05$).

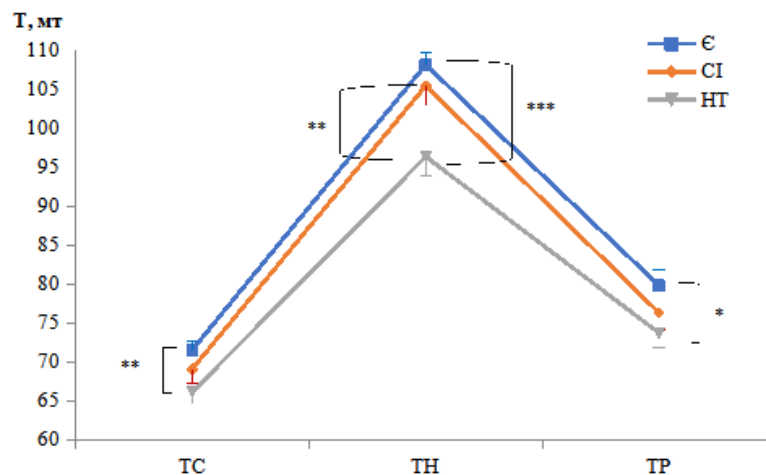


Рис. 1. Тонус (Т, мт) поверхневих м'язів-згиначів передпліччя правої руки осіб із різним рівнем рухової активності ($M \pm SD$). ТС – тонус спокою, ТН – тонус напруження, ТР – тонус розслаблення, Є – єдиноборці, СІ – спортивні ігри, НТ – нетреновані, мт – міотон. Статистична значущість міжгрупової різниці: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$

Показники амплітуди тонусу (рис. 2) також мали певні відмінності у різних групах. Зокрема, особи з підвищеним рівнем фізичної активності, до яких належать єдиноборці та спортсмени ігрових видів спорту, мають вищі показники амплітуди тонусу, порівняно з нетренованими особами. Ця різниця становить 18–22 % для АН ($P < 0,05$) та 29–31 % для АР ($P < 0,05$). Із цих результатів випливає припущення про більшу роль швидкого

довільного розслаблення м'язів у формуванні високої амплітуди тону тренуваних осіб. У середньому показники АТ у групах Є та СІ перевищують аналогічний показник групи НТ на 22 і 24 % ($P < 0,05$).

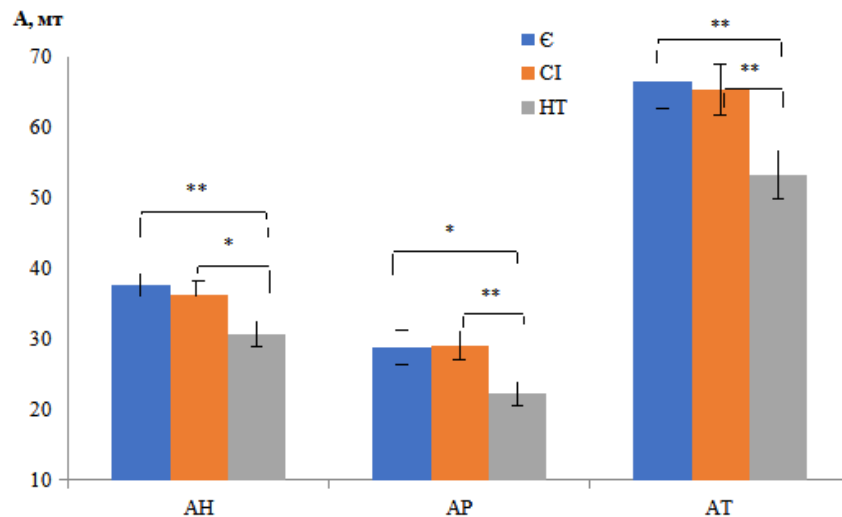


Рис. 2. Показники амплітуди (А, мТ) тону поверхневих м'язів-згиначів передпліччя правої руки осіб із різним рівнем рухової активності ($M \pm SD$). АН – амплітуда напруження, АР – амплітуда розслаблення, АТ – амплітуда тону. Інші позначення див. рис. 1

Перевірку припущення про різний вплив здатності скелетних м'язів до довільного напруження та розслаблення на інтегральний показник амплітуди тону виконували за допомогою кореляційного аналізу (див. таблицю). Аналіз взаємозв'язку між тоном спокою і амплітудою тону показав, що у всіх групах цей зв'язок є слабким. У представників спортивних ігор і нетренираних осіб коефіцієнт кореляції не досягав 0,2, тобто зв'язку практично не було. У групі єдиноборців спостерігали слабку негативну кореляцію ($r = -0,226$), тобто підвищення тону спокою супроводжувалося зниженням амплітуди тону. Це може свідчити про більш ефективну регуляцію м'язового тону у представників єдиноборств, ймовірно, завдяки специфіці тренувального процесу.

Зв'язок амплітуди тону м'язів правого передпліччя
з тоном спокою, тоном напруження і тоном розслаблення

Показник	Показник тону	Єдиноборці	Групи Спорт. ігри	Нетренирани
Коефіцієнт кореляції Пірсона	ТС	-0,226	-0,078	0,144
	ТН	0,662	0,654	0,774
	ТР	-0,634	-0,116	0,118
t- статистика, $\times 10^{15}$	ТС	-3,20	-2,69	-5,98
	ТН	11,29	8,31	18,01
	ТР	-6,26	-3,11	-7,18

Примітки: ТС – тонус спокою, ТН – тонус напруження, ТР – тонус розслаблення

У всіх групах виявлено середню або сильну позитивну залежність між тоном напруження й амплітудою тону, що вказує на значну роль фактора напруження м'язів у визначенні загальної здатності м'язової тканини до довільної зміни напруження (див. таблицю). Найвищий коефіцієнт кореляції виявили у групі нетренираних ($r = 0,77$), менші коефіцієнти кореляції – у групах СІ та Є ($r = 0,65-0,66$). Коефіцієнти детермінації для

лінійних моделей залежності амплітуди тонузу від тонузу напруження лежать у межах помірних значень ($R^2=0,42-0,60$) для усіх груп. Це може означати, що тонуз напруження впливає на амплітуду тонузу, проте є інші значущі чинники впливу.

У спортсменів-єдиноборців виявлено середню негативну кореляцію (див. таблицю) між тонузом розслаблення і амплітудою тонузу ($r=-0,634$), в інших групах кореляція дуже слабка ($r<0,2$). Це свідчить про суттєвий внесок швидкого розслаблення м'язів єдиноборців у формуванні загальної амплітуди тонузу і може бути інтерпретовано як прояв ефективніших механізмів нейром'язової регуляції. Регресійний аналіз даних продемонстрував наявність помірного коефіцієнта детермінації ($R^2=0,402$) для лінійної моделі залежності амплітуди тонузу від тонузу напруження у групі єдиноборців. Це може свідчити про наявність інших значущих чинників впливу або про необхідність проаналізувати нелінійні моделі залежності.

Показники t-статистики, отримані у множинному регресійному аналізі, дають змогу оцінити силу впливу різних показників тонузу на його загальну амплітуду (див. таблицю). У всіх групах найсильніший вплив на амплітуду тонузу виявляв показник тонузу напруження, а найменший – показник тонузу спокою. Водночас у групі єдиноборців коефіцієнт t для тонузу розслаблення майже удвічі перевищував аналогічний коефіцієнт для тонузу спокою, в інших групах ця різниця становила 15–20 %. Тому можна припустити, що здатність м'язів до розслаблення має важливий вплив на показник амплітуди тонузу, а у групі єдиноборців ця здатність набуває найбільшого розвитку.

Отримані результати повністю узгоджуються зі сучасними уявленнями про те, що підтримання тонузу м'язів і координація активних рухів відбуваються за участю тих самих нервових шляхів [1, 6, 14]. Отримані нами дані вказують на те, що регулярні швидкісно-силові навантаження зумовили зміни функціонального стану нервово-м'язових структур, які проявились у показниках тонузу м'язів. Виявлена у групі єдиноборців значуща залежність між здатністю м'язів до розслаблення і амплітудою тонузу узгоджується з уявленнями про важливість швидкого й точного перемикання між скороченням і розслабленням у виконанні складних моторних дій. Це співзвучно концепції про те, що плавність рухів залежить від рівня м'язового тонузу та збудливості нейронів [2, 10]. Крім того, така здатність може мати важливе значення для ефективної координації швидких рухів, що також відповідає уявленням про ієрархічну взаємодію моторних центрів [13].

Таким чином, експериментальні дані підтверджують, що регулярні фізичні навантаження, особливо у видах спорту із високими вимогами до швидкості й координації, зумовлюють формування сприятливих адаптивних змін у нервово-м'язовій системі.

Виконаний нами аналіз показників міотонометрії виявив вищий рівень абсолютних показників тонузу й амплітуди поверхневих м'язів-згиначів передпліччя правої верхньої кінцівки у єдиноборців і представників спортивних ігор. Це вказує на кращий функціональний стан нервових центрів і оптимальну скорочувальну функцію досліджуваних м'язів. У групі єдиноборців виявлено значний вплив здатності м'язів до швидкого розслаблення на загальну амплітуду тонузу. Такі зміни можуть бути наслідком адаптації до виконання швидких рухів, які потребують вчасного розслаблення м'язів-антагоністів.

Дослідження виконані у рамках науково-дослідної теми кафедри анатомії та фізіології "Морфологічні та функціональні прояви адаптації організму людини до фізичних навантажень різної інтенсивності".

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Cacciatore T. W., Anderson D. I., Cohen R. G.* Central mechanisms of muscle tone regulation: implications for pain and performance // *Front. Neurosci.* 2024. Vol. 18. Article 1511783. <https://doi.org/10.3389/fnins.2024.1511783>
2. *Cacciatore T. W., Mian O. S., Peters A., Day B. L.* Neuromechanical interference of posture on movement: evidence from Alexander technique teachers rising from a chair // *J. Neurophysiol.* 2014. Vol. 112. N 3. P. 719–729. <https://doi.org/10.1152/jn.00617.2013>
3. *Carpenter R., Reddi B.* Neurophysiology: A Conceptual Approach. Boca Raton, FL: CRC Press, 2012.
4. *Chen P. T., Wang P. K., Chen T. T.* et al. Scapulohumeral kinematics and neuromuscular control during scaption are associated with passive stiffness and strength of periscapular muscles in competitive adolescent swimmers // *Sci. Rep.* 2023. Vol. 13. N 1. P. 725. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-27920-w>
5. *Ganguly J., Kulshreshtha D., Almotiri M., Jog M.* Muscle Tone Physiology and Abnormalities // *Toxins.* 2021. Vol. 13. N 4. P. 282. <https://doi.org/10.3390/toxins13040282>
6. *Gibson A. R., Horn K. M., Pong M.* Nucleus reticularis tegmenti pontis: a bridge between the basal ganglia and cerebellum for movement control // *Exp. Brain Res.* 2023. Vol. 241. P. 1271–1287. <https://doi.org/10.1007/s00221-023-06574-0>
7. *Gottschall J. S., Nichols T. R.* Neuromuscular strategies for the transitions between level and hill surfaces during walking // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2011. Vol. 366. P. 1565–1579. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0355>
8. *Ha S. Y., Sung Y. H.* Developmentally delayed children with different muscle tone have different muscle activity and acceleration during sit-to-stand // *J. Exerc. Rehabil.* 2023. Vol. 19. N 6. P. 327–331. <https://doi.org/10.12965/jer.2346508.254>
9. *Ivanenko Y. P., Gurfinkel V. S., Selionov V. A.* et al. Tonic and Rhythmic Spinal Activity Underlying Locomotion // *Curr. Pharm. Des.* 2017. Vol. 23. N 12. P. 1753–1763. <https://doi.org/10.2174/1381612823666170125152246>
10. *Kavanagh J. J., Taylor J. L.* Voluntary activation of muscle in humans: does serotonergic neuromodulation matter? // *J. Physiol.* 2022. Vol. 600. N 16. P. 3657–3670. <https://doi.org/10.1113/JP282565>
11. *Latash M. L., Zatsiorsky V. M.* Muscle tone // *Biomechanics and Motor Control.* 2016. P. 85–98. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-800384-8.00005-3>
12. *Mukherjee A., Chakravarty A.* Spasticity mechanisms–For the clinician // *Front. Neurol.* 2010. Vol. 1. P. 149.
13. *Profeta V. L. S., Turvey M. T.* Bernstein's levels of movement construction: A contemporary perspective // *Hum. Mov. Sci.* 2018. Vol. 57. P. 111–133. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2017.11.013>
14. *Wei K., Glaser J. I., Deng L.* et al. Serotonin affects movement gain control in the spinal cord // *J. Neurosci.* 2014. Vol. 34. P. 12690–12700. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1855-14.2014>
15. *Wendt M., Waszak M.* Assessment of the stiffness of the upper trapezius muscle in a group of asymptomatic people with cervical spine rotation asymmetry // *PLoS One.* 2024. Vol. 19. N 2. Article e0298544. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0298544>

Стаття надійшла до редакції 14.05.25

доопрацьована 28.05.25

прийнята до друку 04.06.25

**FEATURES OF VOLUNTARY MUSCLE TONE REGULATION IN INDIVIDUALS
WITH LONG-TERM ADAPTATION TO SPEED-STRENGTH LOADS****M. Fedkiv^{1,2}, L. Vovkanych², D. Berhtraum², B. Kindzer²**¹*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine*²*Ivan Boberskyi Lviv State University of Physical Culture
11, Kostyushko St., Lviv 79007, Ukraine
e-mail: maria.fedkiv@lnu.edu.ua*

The maintenance of muscle tone and the coordination of active movements involve the same neural centers, with muscle tone influencing key movement characteristics such as smoothness and amplitude. Adaptive changes in muscle tone may reflect the functional state of motor centers in both the spinal cord and the brain. This study aimed to examine the effects of regular speed-strength physical activity on muscle tone parameters. The tone of the superficial flexor muscles of the right forearm in male individuals was examined, with participants divided into three groups based on their sport specialization: martial arts (MA), team sports (TS), and untrained individuals (UT). Muscle tone (myotonus, mt) was measured using the mechanical myotonometer «Metrimpex» in three states: resting tone (RT), contraction tone (CT), and relaxation tone (RLT). These measurements were used to calculate muscle tone amplitude indicators. The MA group exhibited significantly higher values of RT, CT, and RLT compared to the UT group by 8, 12, and 8 %, respectively ($P < 0.05$). The CT in the TS group was 9 % higher than in the UT group ($P < 0.05$). Additionally, the tone amplitude in both the MA and TS groups exceeded that of the UT group by 22–24 % ($P < 0.05$). Across all groups, a strong positive correlation was observed between contraction tone and tone amplitude ($r = 0.65–0.77$), while a strong negative correlation ($r = -0.634$) was found between relaxation tone and tone amplitude in the MA group. These findings suggest that the ability to relax muscles plays a crucial role in determining tone amplitude among martial artists. Such adaptations may be associated with the demands of rapid movements that require timely relaxation of antagonist muscles.

Keywords: adaptation, skeletal muscles, neural centers, tone amplitude, contraction amplitude

ЗМІСТ

ОГЛЯДИ

<i>О. Демків, Н. Стасюк, Ю. Наум, Г. Клепач, З. Масляк, М. Гончар</i> Метаболіти серотоніну і катехоламінів як пухлинні біомаркери: сучасні досягнення в інструментальних методах аналізу	3
---	---

БІОХІМІЯ

<i>Г. Гачкова, Н. Сибірна</i> Пригнічення діабет-індукованого оксидативно-нітративного стресу в нирках щурів за допомогою безкалоїдної фракції екстракту козлятника лікарського	16
---	----

БОТАНІКА

<i>Л. Борсукевич, А. Прокопів</i> Заплавна лісова та чагарникова рослинність долини р. Дністер	25
---	----

ГЕНЕТИКА

<i>В. Шуба, М. Горпинченко, Л. Атраментова</i> Популяційний аналіз населення Волинської області за даними прізвищ	37
--	----

ЕКОЛОГІЯ

<i>О. Лобачевська, Л. Карпинець, І. Смерек</i> Репродуктивна стратегія, статеві структура та продуктивність фертильних рослин епігейного моху <i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) Р. Beauv. залежно від мікрокліматичних умов місцевиростань	44
<i>С. Сідак, Г. Гуштан</i> Таксономічна структура населення орібатид (Acari: Oribatida) деревних мікрооселищ Українських Карпат	54
<i>П. Насадюк, З. Мамчур</i> Оцінка поширення фітоінвазійних видів із Європейського переліку на території України згідно з відкритими даними GBIF, iNaturalist і UkrBIN	61

ЗООЛОГІЯ

<i>М. Пацюк</i> Розподіл морфотипів голих амеб у різних областях України	71
---	----

ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ І ТВАРИН

<i>І. Ходаков, С. Стрижак</i> Вплив хлориду алюмінію на кістки щурів за умов дієти з високим вмістом цукру	80
<i>Н. Mazur, O. Ruda, B. Manko, V. Manko</i> Ethanol <i>in vitro</i> does not affect the oxidative processes of hepatocyte mitochondria upon glucose, pyruvate, or monomethyl succinate oxidation	95
<i>М. Федьків, Л. Вовканич, Д. Бергтраум, Б. Кіндзер</i> Особливості довільної регуляції тонусу м'язів у осіб із тривалою адаптацією до швидкісно-силових навантажень	104

CONTENTS

REVIEWS

O. Demkiv, N. Stasyuk, Y. Haum, M. Klepach, Z. Maslyak, M. Gonchar

Serotonin and catecholamine metabolites as tumor biomarkers: current advances in instrumental analysis methods	3
---	---

BIOCHEMISTRY

H. Hachkova, N. Sybirna

Inhibition of diabetes-induced oxidative-nitrative stress in rat kidneys by the alkaloid-free fraction of <i>Galega officinalis</i> extract	16
--	----

BOTANY

L. Borsukevych, A. Prokopiv

Floodplain forest and shrub vegetation of the Dnister river valley	25
--	----

GENETICS

V. Shuba, M. Gorpynchenko, L. Atramentova

Population analysis of Volyn region based on surname data	37
---	----

ECOLOGY

O. Lobachevska, L. Karpinets, I. Smerek

Reproductive strategy, sexual structure and productivity of fertile plants of the epigeic moss <i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P. Beauv. depending on the microclimatic locality conditions	44
---	----

S. Sidak, H. Hushtan

Taxonomic structure of oribatida mite (Acari: Oribatida) populations in tree-related microhabitats of the Ukrainian Carpathians	54
--	----

P. Nasadiuk, Z. Mamchur

Assessment of the distribution of phyto invasive species from the European list in the territory of Ukraine based on open data from GBIF, iNaturalist, and UkrBIN	61
---	----

ZOOLOGY

M. Patsyuk

Distribution of morphotypes naked amoebae in different regions of Ukraine	71
---	----

HUMAN AND ANIMAL PHYSIOLOGY

I. Khodakov, S. Stryzhak

The effect of aluminum chloride on rat bones under conditions of high sugar diet	80
--	----

H. Mazur, O. Ruda, B. Manko, V. Manko

Ethanol <i>in vitro</i> does not affect the oxidative processes of hepatocyte mitochondria upon glucose, pyruvate, or monomethyl succinate oxidation	95
---	----

M. Fedkiv, L. Vovkanych, D. Berhtraum, B. Kindzer

Features of voluntary muscle tone regulation in individuals with long-term adaptation to speed-strength loads	104
--	-----