

ISSN 0206-5657

# **ВІСНИК** ЛЬВІВСЬКОГО УНІВЕРСИТЕТУ

СЕРІЯ БІОЛОГІЧНА

Випуск 95

2025

**VISNYK  
OF THE LVIV  
UNIVERSITY**

**ВІСНИК  
ЛЬВІВСЬКОГО  
УНІВЕРСИТЕТУ**

**Series Biology**

**Серія біологічна**

**Issue 95**

**Випуск 95**

Scientific journal

Збірник наукових праць

Published 3–4 issues per year

Виходить 3–4 рази на рік

*Published since 1962*

*Видається з 1962 року*

Ivan Franko  
National University of Lviv

Львівський національний  
університет імені Івана Франка

Друкується за ухвалою Вченої ради  
Львівського національного університету  
імені Івана Франка  
Протокол № 92/12 від 3 грудня 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. Тасєнкевич*; д-р біол. наук, проф. *О. Терек*; д-р біол. наук, проф. *Й. Царик*; д-р біол. наук, проф. *Ю. Чорнобай* (Державний природознавчий музей НАН України); д-р біол. наук, проф. *Г. Антоняк*; д-р біол. наук *Б. Осташ*, канд. біол. наук, доц. *В. Гончаренко*; канд. біол. наук *М. Ватаманюк*; канд. біол. наук *О. Ватаманюк*; д-р біол. наук, проф. *М. Доліба*; д-р біол. наук *А. Лужецький*; канд. біол. наук, проф. *І. Медина*

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

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

*N. Tymbalyuk* – Managing Editor

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

**Адреса редколегії:**

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

**Editorial office address:**

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

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

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

<https://doi.org/10.30970/vlubs.2025.95>

Редактор: *Л. СІДЛОВИЧ*

Комп'ютерна верстка: *І. КУЛІНЕНКО*

**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](mailto:zag_lan@lnu.edu.ua)

Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи до Державного реєстру видавців, виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції. Серія ДК № 3059 від 13.12.2007 р.

Формат 70x100<sup>1</sup>/<sub>16</sub>

Ум. друк. арк. 10,1

Наклад 100 прим. Зам.

Дата виходу в світ 03.12.2025

© Львівський національний університет  
імені Івана Франка, 2025

**ПОШИРЕННЯ І ПОПУЛЯЦІЙНИЙ АНАЛІЗ  
РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН  
РЕГІОНАЛЬНОГО ЛАНДШАФТНОГО ПАРКУ «ЗНЕСІННЯ»**

**В. Кияк<sup>1</sup>, В. Білонога<sup>1</sup>, Ю. Кобів<sup>1</sup>, О. Кузярін<sup>2</sup>, О. Кагало<sup>1</sup>, Н. Сичак<sup>1</sup>, І. Рабик<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Інститут екології Карпат НАН України

бул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна

<sup>2</sup>Державний природознавчий музей НАН України

бул. Театральна, 18, Львів 79008, Україна

e-mail: vlodkokyjak@ukr.net

У складі флори РЛП «Знесіння» налічується 736 видів судинних рослин, що належать до 399 родів зі 109 родин. У тому числі наявні 35 раритетних видів судинних рослин, із яких 20 включено до Червоної книги України [11]. Із родини орхідних (Orchidaceae) 11 таксонів, а також *Galanthus nivalis*, зазначені в переліку (Додатку II) CITES та 15 видів є регіонально рідкісними. На досліджуваній території вперше виявлено локалітети 8 раритетних видів із національним природоохоронним статусом: *Allium ursinum*, *Crocus heuffelianus*, *Epipactis helleborine*, *Galanthus nivalis*, *Leucojum vernum*, *Listera ovata*, *Neottia nidus-avis*, *Taxus baccata*. Популяції 3 видів – *Botrychium lunaria*, *Cypripedium calceolus* і *Pulsatilla grandis* – на сьогодні вважаються зниклими. Не підтверджено також локалітет *Cephalanthera longifolia*, виявлений у 2004 р.

На території парку знайдено 140 видів мохоподібних. Незважаючи на істотний антропогенний вплив, відзначено істотне різноманіття бріофітів, серед яких 10 регіонально рідкісних видів.

Розкрито причини та наслідки сучасної динаміки популяцій і рослинного покриву РЛП «Знесіння». Проведено дослідження стану популяцій 19 видів, включених до Червоної книги України. На основі вивчення актуальної просторової та демографічної структури популяцій, аналізу результатів попередніх досліджень, а також сучасних загроз, оцінено їхній стан і перспективи. Головними чинниками загрози для існування рідкісних видів є мала чисельність популяцій, зривання та викошування декоративних рослин і заростання оселищ деревно-чагарниковою рослинністю. Заходи щодо збереження локалітетів таких видів мають бути спрямовані на запобігання їхній природній і антропогенній деградації, поширення відповідної інформації серед рекреантів із використанням інтерактивних засобів, преси, листівок, попереджувальних стендів тощо. Для збереження популяцій низькорослих малококонкурентних видів доцільно локально застосовувати помірне випасання та/або викошування і прорідження деревно-чагарникової рослинності. Обґрунтовано доцільність подальшого моніторингу популяцій рідкісних видів рослин.

*Ключові слова:* рідкісні види рослин, популяції, біорізноманіття, РЛП «Знесіння»

Перспектива інтеграції природно-заповідної мережі України із загальноєвропейською та проблема збереження біорізноманіття привертають увагу до природоохоронних територій, особливо в межах урбанізованих територій.

Регіональний ландшафтний парк «Знесіння» (РЛП «Знесіння») створений у 1993 р. для збереження унікального природно-історичного комплексу гряди Знесіння, включно з територіями давніх передміських поселень – Знесіння та Кривчиці. Парк розташований на лісистому узгір'ї Львівського плато, має площу 312,1 га, а разом з охоронною зоною – 785,71 га. Він є природною складовою міста Львова, що з'єднує його центр із зеленими зонами передмість і територіями поза межами міста. РЛП «Знесіння» функціонує як важливий рекреаційний об'єкт для громадян і гостей Львова. Природні ландшафти парку є ключовими елементами у просторовій структурі екомережі Львівської міської територіальної громади (схема екомережі затверджена ухвалою Львівської міської ради № 5954 від 20.02.2025).

На особливу увагу на території парку заслуговує г. Хомець, зокрема, її південний схил, із рідкісними для регіону ксеротермними луками на дерново-карбонатних ґрунтах і північний схил із залишками природного дубово-буково-грабового лісу. У ботанічній літературі [11, 12, 19–23, 25] г. Хомець здавна відома як унікальна територія з низкою локалітетів раритетних видів судинних рослин, частину з яких на сьогодні, на превеликий жаль, втрачено.

**Мета дослідження** – провести інвентаризацію, дослідити особливості поширення та здійснити популяційний аналіз рідкісних видів рослин на території РЛП «Знесіння», а також надати рекомендації щодо їхнього збереження.

### Матеріали та методи

Під час досліджень судинних рослин на території парку, окрім результатів власних польових досліджень, використано матеріали гербарних колекцій (LW, LWKS, LWS), дані Національної мережі інформації з біорізноманіття (UkrBIN) (Plantae, 2024) [18], а також літературні джерела [9, 10, 12, 15, 19, 20, 23–27]. Номенклатуру таксонів наведено за С. Мосякіним, М. Федорончуком [17].

Основні дослідження проведено маршрутним методом упродовж вегетаційного сезону 2024 р. Для оцінки життєвості й життєздатності популяцій використано також попередні особисті дослідження авторів [4, 6, 8–10] і літературні дані [15, 16, 23–26].

Дослідження мохоподібних на території РЛП «Знесіння» проводили упродовж трьох періодів вегетаційного сезону 2024 р. (березень, червень, жовтень) шляхом збору бріологічного матеріалу. Додатково проаналізовано літературні джерела та критично переглянуто зразки гербарних колекцій LWKS і LW. Опрацювання бріологічного матеріалу здійснювали у лабораторії відділу екоморфогенезу рослин Інституту екології Карпат НАН України (м. Львів) за допомогою мікроскопів Stemi-2000 і Primo Star (Carl Zeiss) загальноприйнятим морфологічним методом із використанням визначників мохоподібних [13]. Класифікацію та номенклатуру видів мохів подано за “An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus” [14], українські назви видів – за Продромусом спорових рослин України: мохоподібні [3]. Для популяційного аналізу рідкісних видів та оцінки їхньої життєздатності застосовано загальноприйняті методи популяційної екології [3].

### Результати і їхнє обговорення

У складі флори РЛП «Знесіння» представлено 736 видів судинних рослин, що належать до 399 родів зі 109 родин. Для території парку проведено облік сучасних

локалітетів 35 раритетних видів судинних рослин, із яких 20 включено до Червоної книги України [11]. Крім цього, 11 таксонів родини орхідних (*Orchidaceae*), а також *Galanthus nivalis*<sup>1</sup> зазначені в переліку (Додатку II) СІТЕS, а 15 видів є регіонально-рідкісними (див. таблицю) [7]. На досліджуваній території вперше виявлено нові локалітети 8 раритетних видів із національним природоохоронним статусом: *Allium ursinum*, *Crocus heuffelianus*, *Epipactis helleborine*, *Galanthus nivalis*, *Leucojum vernalis*, *Listera ovata*, *Neottia nidus-avis*, *Taxus baccata*.

Натомість у загальному переліку раритетних рослин парку немає 8 видів, які були відомі за літературними або гербарними даними ХІХ–ХХ ст., проте не підтверджені сучасними дослідженнями: *Botrychium lunaria* (ЧКУ: вразливий – Блоцкі 05.06.1882 LW), *Cypripedium calceolus* (ЧКУ: вразливий – Krzemieniewski, 1926), *Pulsatilla grandis* (ЧКУ: вразливий – Блоцкі 05.04.1901 LWS), *Cirsium pannonicum* (ВРО: NT – О. Кагало, М. Кагало 20.06.2005 LWKS), *Galatella linosyris* (ВРО: VU – Krzemieniewski, 1926), *Gentianopsis ciliata* (ВРО: VU – Тунецькі 23.09.1865 LWS), *Scorzonera purpurea* (ВРО: VU – Krzemieniewski, 1926), *Senecio umbrosus* (ВРО: VU – Блоцкі 31.07.1906 LW). Серед них *Cypripedium calceolus* і *Pulsatilla grandis* зазначені в Додатку I Бернської конвенції. Крім цього, у 2024 р. не вдалося підтвердити наявності популяції *Cephalanthera longifolia*, яку було раніше виявлено на схилах Малого кар'єру (О. Кагало, Н. Сичак 31.05.2004 LWKS).

Перелік раритетних видів судинних рослин РЛП «Знесіння»

№	Вид	Природоохоронний статус	Категорія охорони (ЧКУ/IUCN)
1.	<i>Allium ursinum</i> L.	ЧКУ	неоцінений
2.	<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce	ЧКУ	рідкісний
3.	<i>Cephalanthera longifolia</i> (L.) Fritsch.	ЧКУ	рідкісний
4.	<i>Crocus heuffelianus</i> Herb.	ЧКУ	неоцінений
5.	<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soó	ЧКУ	вразливий
6.	<i>Dactylorhiza majalis</i> (Rchb.) P.F.Hunt & Summerh.	ЧКУ	рідкісний
7.	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	ЧКУ	неоцінений
8.	<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	ЧКУ	вразливий
9.	<i>Festuca heterophylla</i> Lam.	ЧКУ	вразливий
10.	<i>Galanthus nivalis</i> L.	ЧКУ	неоцінений
11.	<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.	ЧКУ	вразливий
12.	<i>Leucojum vernalis</i> L.	ЧКУ	неоцінений
13.	<i>Lilium martagon</i> L.	ЧКУ	неоцінений
14.	<i>Listera ovata</i> (L.) R.Br.	ЧКУ	неоцінений
15.	<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	ЧКУ	неоцінений
16.	<i>Orchis militaris</i> L.	ЧКУ	вразливий
17.	<i>Scopolia carniolica</i> Jacq.	ЧКУ	неоцінений
18.	<i>Staphylea pinnata</i> L.	ЧКУ	рідкісний
19.	<i>Taxus baccata</i> L.	ЧКУ	вразливий
20.	<i>Trifolium rubens</i> L.	ЧКУ	рідкісний
21.	<i>Orobanche alba</i> Steph.	ВРО	LC
22.	<i>Centaurea stricta</i> Waldst. & Kit.	ВРО	VU
23.	<i>Hylotelephium maximum</i> (L.) Holub	ВРО	LC

<sup>1</sup> Автори видів вказані в таблиці.

Закінчення таблиці

24.	<i>Melittis mellissophyllum</i> L. s. l.	BPO	NT
25.	<i>Glyceria nemoralis</i> (Uechtr.) Uechtr. & Koern.	BPO	LC
26.	<i>Linum austriacum</i> L.	BPO	VU
27.	<i>Linum flavum</i> L.	BPO	VU
28.	<i>Nasturtium officinale</i> R.Br.	BPO	VU
29.	<i>Carex disticha</i> Huds.	BPO	VU
30.	<i>Primula acaulis</i> (L.) L.	BPO	EN
31.	<i>Crepis praemorsa</i> (L.) Tausch	BPO	VU
32.	<i>Bromopsis erecta</i> (Huds.) Fourr.	BPO	LC
33.	<i>Gentiana pneumonanthe</i> L.	BPO	VU
34.	<i>Gentianella amarella</i> (L.) Boern.	BPO	NT
35.	<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	BPO	DD

Примітки: ЧКУ – Червона книга України; BPO – види регіональної охорони

*Allium ursinum*. На території РЛП «Знесіння» є кілька субпопуляцій *A. ursinum*, найбільш численні з яких займають центральну частину парку (рис. 1). Одна з них розташована в яру Цвинтарного потоку. На площі 400 м<sup>2</sup> представлені 15 локусів розміром від 0,25 до 2–3 м<sup>2</sup>, в яких переважають особини j, im, v вікових станів, загалом близько 200 прегенеративних і 26 генеративних особин.

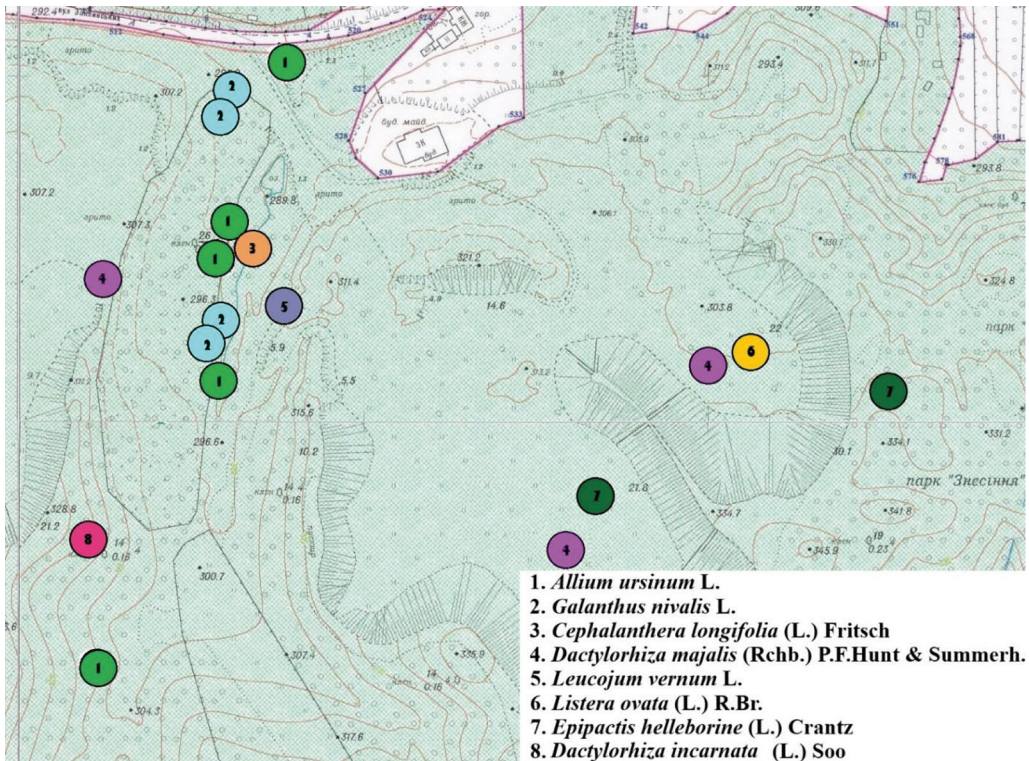


Рис. 1. Розташування популяцій видів Червоної книги України (2009) у центральній частині РЛП «Знесіння»

Вище кладовища, серед вторинних деревно-чагарникових насаджень, розташована наступна досить численна субпопуляція на площі 70 м<sup>2</sup>. В окремих місцях щільність

особин різних вікових станів сягає 90 індивідуумів на 1 м<sup>2</sup>, з них частка генеративних перевищує 25 %.

Загалом динаміка *A. ursinum* на території парку позитивна завдяки успішному як статевому, так і вегетативному розмноженню. Розширення площі субпопуляції виду, збільшення їхньої чисельності та щільності зафіксовано, зокрема, на схід і на південь від кладовища. На східній околиці парку, в долині й на схилах потічка, вікова структура має інвазійний характер із переважанням прегенеративних особин вегетативного та насінневого походження. Структуру нормальної повночленної субпопуляції мають локалітети, розташовані на південь (вище кладовища) і на північ – в улоговині між автошляхою та дорогою до монастиря. У цих локалітетах відзначено найвищу чисельність і щільність особин серед усіх субпопуляцій парку «Знесіння». В урочищі біля траси є потенційна загроза існуванню локалітету внаслідок розширення та реконструкції вул. Заклинських. Тому з боку монастиря, попри дорогу, варто спорудити огорожу.

***Cephalanthera damasonium*.** Обидві популяції *C. damasonium* займають відносно великі площі: на г. Хомиць – 2100 м<sup>2</sup> (рис. 2), у Березовому Гаю – близько 5000 м<sup>2</sup>. Чисельність генеративних особин становить від 220 до 240 шт. Загальна чисельність особин різних вікових станів сягає від 600 до 900 особин, відповідно. Вікова структура популяцій – нормальна повночленна. Вид успішно поновлюється як насінням, так і вегетативно. На г. Хомиць популяцію відзначено нами вперше. Значна площа й чисельність популяції може означати, що протягом останнього десятиліття їй притаманна швидка позитивна динаміка. Життєздатність обидвох популяцій *C. damasonium* достатньо висока. Переважна більшість особин трапляється в лісових ценозах, насамперед із переважанням бука чи граба, але окремі групи виявлено й на лучних ділянках, що межують з лісом.

Іноді групи особин трапляються навіть біля стежок, як, наприклад, у центральній частині урочища Березовий Гай. Факторами загрози для популяцій є порушення правил рекреації – розкладання багать, витоптування трав'яного покриву навколо місць відпочинку тощо.

***Dactylorhiza majalis*.** Особини цього виду трапляються на території парку «Знесіння» поодинокі. У минулому (20–25 років тому), коли територія Великого кар'єру була значно менш зарослою деревно-чагарниковою рослинністю, чисельність субпопуляції цього виду налічувала до 20 генеративних особин. Протягом останніх років чисельність не перевищує кількох особин. Негативна динаміка зумовлена зменшенням площ вологих лучних ценозів і ділянок із розрідженою деревною рослинністю, що є головними осередками існування цього виду. Тепер популяція виду на території парку перебуває під загрозою відмирання. Чинниками загрози є як інтенсивне заростання площі оселищ деревно-чагарниковою рослинністю, так і декоративність квітучих особин, які можуть знищувати рекреанти, адже локалітети розташовані поблизу стежок. На території Великого кар'єру позитивний вплив на відновлення популяції може мати вирубування та прорідження деревно-чагарникової рослинності.

***Epipactis helleborine*.** На території РЛП «Знесіння» трапляється в лісових оселищах, зокрема, в урочищі Березовий Гай. Здебільшого росте поодинокі або невеликими групами по 5–30 особин, серед яких переважають генеративні. Площа окремих фрагментів становить від 2 до 100 м<sup>2</sup>. Дорослі особини здатні до клонального розмноження, але основним способом самопідтримання популяцій є насіннєве розмноження. Усю сукупність особин у парку варто розглядати як єдину метапопуляцію, що складається з низки просторово розмежованих локальних популяцій. Стан більшості з них задовільний, вони здатні до самовідтворення.



Найсприятливіші умови для популяції – у Березовому Гаю. Тут більшість особин росте уздовж стежок з інтенсивним рекреаційним навантаженням. У цьому локалітеті еколого-фітоценотичний оптимум субпопуляції розташований у просторовій зоні паралельно до стежок, на невеликій відстані від них, де інтенсивність витоптування помірна і, водночас, конкуренція послаблена завдяки більш розрідженому травостою. Інтенсивне витоптування становить тут загрозу через механічне ушкодження особин цього загалом високотолерантного виду.

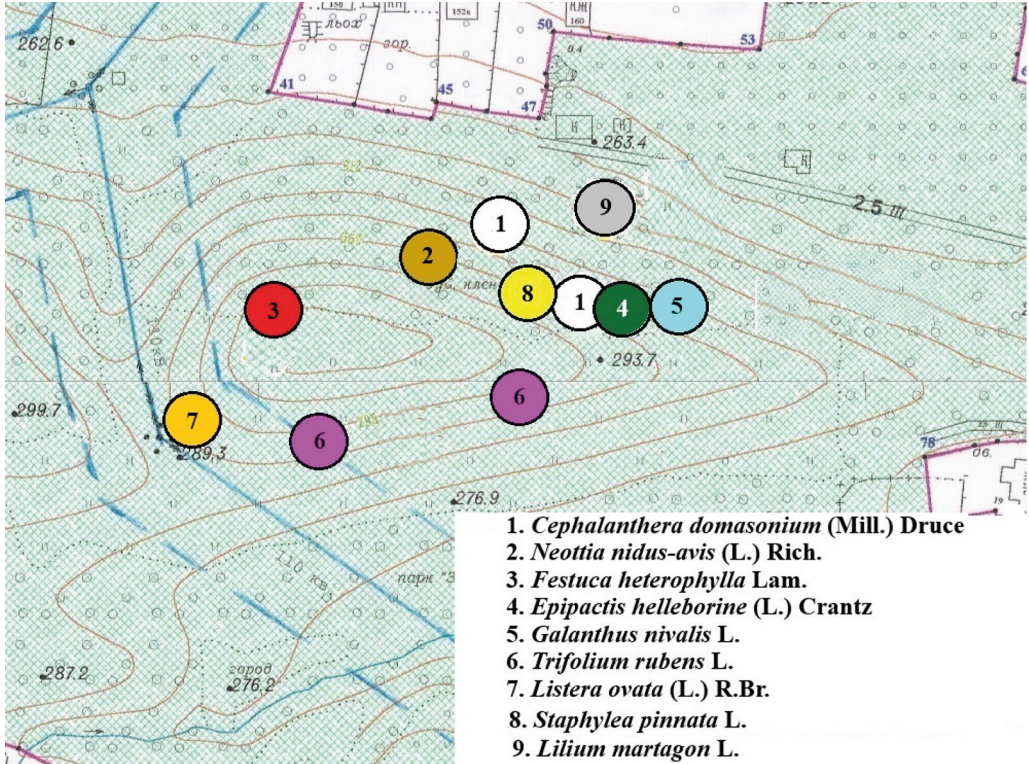


Рис. 2. Розташування популяцій видів Червоної книги України на г. Хоμεць

Особини *Epipactis helleborine* вперше виявлено також на г. Хоμεць у трав'яному ярусі буково-грабового деревостану за участю *Staphylea pinnata*.

***Festuca heterophylla*.** У РЛП «Знесіння» трапляється лише на г. Хоμεць. Локальна ізольована популяція *F. heterophylla* розташована на північно-західному схилі, у привершинній частині, в екотоні грабово-букового лісу та березового рідколісся на стрімкому схилі. Площа популяції становить близько 70 м<sup>2</sup>. Щільність 7–8 особин (дернин) на 1 м<sup>2</sup>. Дернини діаметром 3–7 см. Більшість особин належить до молодих і середньовікових генеративних.

На сьогодні популяція є нормальною повночленною. Вид толерантний до помірного затінення, середньостійкий до витоптування і досягає найвищої життєвості особин у локусах із легко порушеним ґрунтом і з розрідженим травостоєм. Однак у локусах, які потерпають від інтенсивного витоптування, життєвість особин низька, щільність менша, у структурі переважають особини правої старої частини вікового спектра. Загрозу становить підвищення інтенсивності витоптування за умови зростання рекреаційного

навантаження, а також заростання оселища деревними видами. Необхідно проводити моніторингові дослідження з подальшим обґрунтуванням активних заходів охорони, зокрема, з регулювання рекреаційного навантаження і зімкненості деревостану.

***Galanthus nivalis*.** На території РЛП «Знесіння» більшість локалітетів *G. nivalis* мають вторинне антропогенне походження. Єдиний, імовірно природний, локалітет зберігся на північному схилі г. Хомиць серед природного буково-грабового деревостану. Це група особин субпопуляційного рівня, яка останніми роками налічує лише кілька генеративних особин, є дуже вразливою до стохастичних змін природного середовища і різних антропогенних чинників, зокрема, до зривання та викопування. Життєздатність цього локалітету, з огляду на його малі обсяги перебуває під загрозою.

***Gymnadenia conopsea*.** Єдиний локалітет на території РЛП «Знесіння» займає відкриту лучну ділянку на стрімкому північному схилі г. Баба (рис. 3). Популяція нечисленна, у 2024 р. відзначено дві генеративні особини – молоду й середньовікову. У 2020 р. тут обліковано 7 квітучих особин. Самопідтримання популяції відбувається шляхом насінневого розмноження.

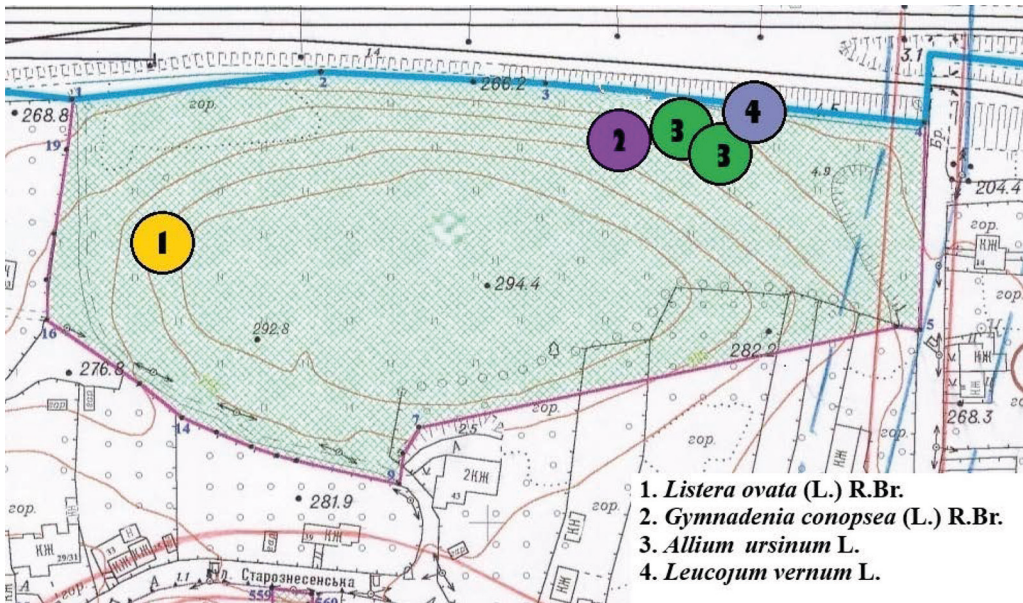


Рис. 3. Розташування популяцій видів Червоної книги України на г. Баба

У минулому цю територію викошували й випасали на ній худобу. Тепер загроза існуванню *G. conopsea* полягає у заростанні оселища конкурентними видами трав, збільшенні щільності дернини й висоти травостою, зменшенні освітлення. Крім цього, небезпеку становить заростання лучних оселищ виду чагарниковою та деревною рослинністю. Для збереження виду *G. conopsea* можна рекомендувати помірне випасання та викошування.

***Lilium martagon*.** На території парку «Знесіння» у 2024 р. виявлено одну віргінільну особину *L. martagon* серед буково-грабового деревостану на північному схилі г. Хомиць. У минулі роки була знайдена ще однієї віргінільної особини у західному підніжжі Хомиць, біля локалітету *Listera ovata*.

Фактором ризику є як антропогенні, так і будь-які природні випадкові порушення локалітету. Загроза зривання або викопування збільшиться у подальші роки з переходом особин у генеративний стан. Необхідно стежити за розвитком цього виду.

***Listera ovata***. Уперше виявлено новий локалітет у Великому кар'єрі в кількості 4 генеративних особин (3 g1, 1 g2). Загалом, динаміка *L. ovata* на території парку – негативна. Цього року не підтверджено колишній локалітет біля озера, який відзначала Н. Сичак. Не виявлено також *L. ovata* на г. Баба, де минулого року цвіли 2 особини. У підніжжі г. Хоμεць, на західному схилі чисельність субпопуляції зменшується, – цього року тут знайдено 4 генеративні особини, тоді як у попередній період чисельність була більшою – до 25 генеративних особин.

Фактором загрози є заростання оселищ щільною трав'яною, чагарниковою і лісовою рослинністю. Для підтримання і відновлення життєздатності популяцій доцільно викошувати або випасати на території г. Хоμεць і г. Баба худобу та проріджувати деревно-чагарникову рослинність на території Великого кар'єру. Доцільним є моніторинг популяцій.

***Neottia nidus-avis***. Вид трапляється малими субпопуляціями, чисельністю по кілька особин, що загалом притаманне цьому виду. Уперше виявлено новий локалітет на г. Хоμεць – 3 генеративні особини в центральній частині буково-грабового лісу на північному схилі. На східній околиці парку вид поширений безпосередньо біля стежок серед мішаного лісу й зазнає інтенсивного витоптування. Біля стежки на пограниччі з Шевченківським гаєм обліковано 3 популяційні локуси по 4–7 генеративних особин різного віку. Відстань між цими локалітетами до 300 м.

До факторів загрози належить порушення ґрунтового покриву внаслідок витоптування. Доцільно проводити популяційний моніторинг.

***Orchis militaris***. Локальна ізольована популяція розташована на стрімкому схилі внутрішньої частини Малого кар'єру. Рослинний покрив представлений різновіковими стадіями демуаційної сукцесії, на пізніх етапах якої переважають угруповання союзу *Arrhenatherion*. Зазначена популяція виникла спонтанно й уперше була виявлена О. Кагалом і Н. Сичак у 2004 р. Відтоді її структура залишається практично незмінною. Станом на 2024 р. чисельність популяції становила 12 особин, у віковому спектрі: 2 j, 5 im, 4 v, 1 g. Загальна площа популяції – до 250 м<sup>2</sup>. Життєвість особин низька, оскільки оселище не відповідає екологічним вимогам виду щодо параметрів субстрату.

Популяція не належить до корінних. У відомих літературних джерелах для території «Знесіння» вид не наводять. Очевидно, вид занесений на цю територію, однак, найімовірніше, природним чином. Популяція розташована на стрімкому і важкодоступному схилі, тому малоімовірною є загроза для неї з боку відвідувачів. Небезпеку можуть становити випадки випалювання старики, ерозія. Необхідним є моніторинг популяції для оцінки тренду динаміки її чисельності.

***Staphylea pinnata***. На території РЛП «Знесіння» трапляється лише на г. Хоμεць у чагарниковому ярусі верхньої частини буково-грабового лісу на північно-східному схилі, де вид поширений смугою на площі 40 × 15 м. Популяція мала, нормальна повночленна, налічує 17 генеративних особин. В її складі в дорослій частині вікового спектра переважають молоді неkwітучі віргінільні особини – 28 шт. Найвний численний підріст – близько 300 особин. Самопідтримання відбувається як насіннєвим, так і вегетативним шляхом. Стан популяції достатньо стабільний. Передумов для її деградації за умов заповідання немає. *S. pinnata* перебуває в умовах значного затінення, що не є оптимальним для цього кущового виду. Сучасне його поширення на г. Хоμεць – це лише рештки

колишньої численної популяції, що на початку ХХ ст. займала значно більшу площу [15]. Зменшення популяції спричинене, головню, кількарізним вирубуванням лісу з того часу, а також інтенсивною експлуатацією відкритіших ділянок, де раніше *S. pinnata* була досить численною.

***Trifolium rubens*.** Це – тепло- і світлолюбна рослина. Належить до компонентів сухих ксеромезофітних лук, що здебільшого входять до класу *Trifolio-Geranietea*. На території РЛП «Знесіння» трапляється лише на г. Хомиць. Оселище займає верхню частину південного схилу гори, що добре прогрівається влітку. Популяція простягається смугою площею близько 180 × 40 м і є численною. Її середня щільність становить 1,5 генеративних парціалей на м<sup>2</sup>, проте подекуди формуються скупчення щільністю до 30 генеративних парціалей на м<sup>2</sup>.

Особини здатні до вегетативного розростання через укорінення плагіотропних пагонів. Доросла особина сформована кількома генеративними (до 10–12) і вегетативними пагонами. Самопідтримання популяції відбувається здебільшого вегетативним шляхом. Насіннєве поновлення відбувається, переважно, на ділянках порушень ґрунту землеріями.

Негативний вплив на популяцію має поступове заростання її лучного оселища деревною та чагарниковою рослинністю, що є наслідком припинення скошування. Це призводить до надмірного затінення і витіснення *T. rubens*. Тому для стабілізації популяції рекомендуємо відновити регулярне скошування.

Інші рідкісні види судинних рослин на території РЛП «Знесіння» представлені вторинними антропогенними локалітетами (*Crocus heuffelianus*, *Leucosium vernum*, *Taxus baccata*).

Таким чином, протягом останнього 25-річного періоду досліджень і спостережень на території РЛП «Знесіння» відзначали 20 видів рослин, включених до Червоної книги України (2009). Із них популяції 13 видів мають природне походження, 3 види – вторинне антропогенне, а існування ще 4 видів у 2024 р. не підтверджене.

На території парку виявлено 140 видів мохоподібних, які належать до 42 родин, 87 родів, 15 порядків, 4 класів, 2 відділів. До 11 провідних родин належать: Pottiaceae та Brachytheciaceae – по 18 (13 %) видів із 10 і 9 родів, відповідно; Amblystegiaceae – 10 (7 %) видів із 8 родів; Mniaceae – 9 (6,3 %) видів із 4 родів; Orthotrichaceae – 8 (5,6 %) видів із 4 родів; Plagiotheciaceae – 7 (5 %) видів із 2 родів; Bryaceae і Polytrichaceae по 6 (4,3 %) видів із 2 родів; Ditrichaceae, Thuidiaceae і Fissidentaceae – по 4 (3 %) види з 3, 2 і 1 роду, відповідно. Решта родин і родів є оліго- та моновидовими.

Досить великою є група видів, які тяжіють до карбонатних ґрунтів. Оскільки майже вся територія РЛП антропогенно трансформована, тут не виявлено мохів, занесених до Червоної книги України, зокрема, реліктових *Drepanocladus trifarius* (F. Weber & D. Mohr) Broth. ex Paris, *Meesia triquetra* (L. ex Jolycl.) Engstr., *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid., *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr., які раніше наводили для околиць Львова [1, 5]. Незважаючи на істотний антропогенний вплив, на території парку зафіксовано значне різноманіття бріофітів, приурочених до різних субстратів, що свідчить про наявність численних локалітетів із відмінними умовами середовища. На території парку, згідно з літературними джерелами [1, 2, 14] та власними даними, виявлено 10 регіонально рідкісних видів мохоподібних: *Aneura pinguis* (L.) Dumort., *Apopellia endiviifolia* (Dicks.) Nebel & D. Quandt, *Atrichum tenellum* (Röhl.) Bruch & Schimp., *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb., *Cirriphyllum crassinervium* (Taylor ex Wilson) Loeske & M. Fleisch., *Fissidens exilis* Hedw., *Encalypta streptocarpa* Hedw., *Pellia epiphylla* (L.) Corda, *Sciurohypnum starkei* (Hedw.) H. Rob., *Ulota bruchii* Hornsch. ex Brid. Деякі з перелічених мохоподібних видів

перебувають на межі свого ареалу, інші – приурочені до вузькоспеціалізованих екотопів із характерними мікрокліматичними умовами, що обмежує їхнє поширення. Збереження цих видів і продовження досліджень їхнього популяційного стану є важливими завданнями для підтримання локального біорізноманіття.

Отже, у складі спонтанної флори РЛП «Знесіння» виявлено 736 видів судинних рослин, що належать до 399 родів зі 109 родин. Серед 20 видів рослин, включених до Червоної книги України, популяції 13 видів мають природне походження, 3 види – вторинне антропогенне, а існування 4 видів у 2024 р. не підтверджене.

На території парку виявлено 127 видів мохів і 13 печіночників. Незважаючи на істотний антропогенний вплив, відзначено значне різноманіття бріофітів, серед яких – 10 регіонально рідкісних видів.

Більшість рідкісних видів на території парку представлені невеликими групами особин, що особливо характерно для родини зозулинцевих. Для них загроза полягає у різноманітних випадкових як антропогенних, так і природних змінах в оселищах. З огляду на декоративність багатьох зозулинцевих, одна з найбільших загроз їхньому існуванню полягає у зриванні й викопуванні. Заходом, що зменшив би цей негативний вплив, може стати ширша поінформованість рекреантів через інформаційні та застережні стенди.

Для популяцій численних видів трав загрозою є заростання лучних площ деревно-чагарниковою рослинністю. Відтак для їхнього збереження доцільно застосовувати помірне випасання та/або викошування, зокрема, на г. Хомець, г. Баба й у межах Великого кар'єру. На території Великого кар'єру доцільно провести також прорідження деревно-чагарникової рослинності.

Збереження й охорона локалітетів популяцій рідкісних видів мають бути спрямовані на запобігання їхній природній і антропогенній деградації. З цією метою доцільно запроваджувати заходи активної охорони, зокрема, регульований випас та/або викошування, прорідження деревно-чагарникової рослинності. Актуальним є поширення у медіаресурсах Львова й України інформації про важливість збереження біотичного різноманіття. Щоби стежити за подальшими змінами структури та життєздатності популяцій рідкісних видів і відповідно коригувати заходи з їхнього збереження, доцільно запровадити моніторинг популяцій.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М.* Флора мохів України. К.: Академперіодика., 2003. IV. 255 с.
2. *Бойко М. Ф.* Червоний список мохоподібних України. Рідкісні та зникаючі види мохоподібних України. Херсон: Айлант, 2010. 94 с.
3. *Вірченко В. М., Нипорко С. О.* Продромус спорових рослин України: мохоподібні. К.: Наук. думка. 2022. 172 с.
4. *Царик Й., Жилияєв Г., Кобів Ю.* та ін. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. Львів: Поллі, 2004. 198 с.
5. *Данилків І. С., Лобачевська О. В., Мамчур З. І., Сорока М. І.* Мохоподібні Українського Розточчя. Львів. 2002. 320 с.
6. *Кагало О. О., Омельчук О. С., Орлов О. Л.* та ін. Оселищне різноманіття та його соціологічна оцінка території Львівського Музею народної архітектури як приклад попереднього аналізу демуатації антропогенного ландшафту // Наук. зап. Держ. природозн. музею. 2020. Вип. 36. С. 107–114. <https://doi.org/10.36885/nzdpn.2020.36.107-114>.

7. Кагало О. О., Сичак Н. М. Матеріали для нового (уточненого) переліку видів рослин, що потребують охорони на території Львівської області як основа для підготовки «Червоної книги Львівської області. Рослинний світ» // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. 2014. Т. 5 (12). № 1. С. 59–80.
8. Кияк В., Білонога В. Відновлення біотичного різноманіття регіонального ландшафтного парку «Знесіння» // Науково-практична конференція, присвячена 30-річчю створення парку «Знесіння» (2 грудня 2023 р.). Львів, 2023. С. 93–97.
9. Кузярін О. Т., Сичак Н. М., Кагало О. О. Спонтанні судинні рослини на території регіонального ландшафтного парку «Знесіння» (м. Львів) // Наук. зап. Держ. природозн. музею. 2020. Вип. 36. С. 181–194. DOI: <https://doi.org/10.36885/nzdfm.2020.36.181-194>
10. Кузярін О., Сичак Н., Кагало О. Фітосозологічна цінність території регіонального ландшафтного парку «Знесіння» // Науково-практична конференція, присвячена 30-річчю створення парку «Знесіння» (2 грудня 2023 р.). Львів, 2023. С. 113–120.
11. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я. П. Дідуха. К.: Глобалконсалтинг, 2009. 912 с.
12. Besser W. Enumeratio plantarum hucusque in Volhynia, Podolia gub. Kioviensi, Bessarabia cis Thyraica et Circa Odessam collectarum simul cum observationibus in Primitivas Flora Galiciae Austriacae. Vilnae, 1822. 111 s.
13. Frey W., Frahm J.-P., Fischer E., Lobin W. The liverworts, mosses and ferns of Europe / transl. and ed. T.L. Blockeel. London: Harley Books, 2006. 512 p.
14. 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. 1. P. 1–116. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>
15. Krzemieniewski S. Chomicz w Krzywczycach pod Lwowem (Na podstawie referatów Prof. Dra J. Łomnickiego i Dra T. Wilczyńskiego) // Ochrona przyrody. 1926. Zesz. 6. S. 72–75.
16. Mamchur Z., Drach Y., Ragulina M., Prytula S., Antonyak H. Substrate groups of bryophytes in the territory of the Znesinnya regional landscape park (Lviv, Ukraine) // Contributii Botanice. 2021. Vol. 56. P. 65–77. DOI: 10.24193/Contrib.Bot.56.7
17. Mosyakin S., Fedoronchuk M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. Kyiv: Inst. Bot., 1999. 345 p.
18. Plantae. 2024. In UkrBIN: Ukrainian Biodiversity Information Network [public project & web application]. UkrBIN, Database on Biodiversity Information. Available from: <http://http://www.ukrbin.com/index.php?id=343503> (Accessed: October 20, 2024).
19. Raciborski M. Ochrony godne drzewa i zbiorowiska roślin // Kosmos. 1910. R. 35. S. 352–366.
20. Raciborski M. Rośliny polskie (Plantae polonicae; Nr. 1–400) // Kosmos. 1910. R. 35. S. 739–767.
21. Raciborski M. Drobiazgi florystyczne // Kosmos. 1911. R. 36. S. 1096–1104.
22. Richardson D. M., Pyšer P., Reimánek M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distributions. 2000. 6. P. 93–107.
23. Szafer W. Osobliwości i zabytki flory okolic Lwowa // Rozp. i Wiad. z Museum im. Dzieduszyckich. 1914. T. 1. Zesz. 1 i 2. S. 102–109.
24. Tomaschek A. Flora der Umgebung Lemberg's. Aus den Verhandlungen d. k. k. zool.-bot. Gesellschaft in Wien. Wien, 1859. Erster Beitrag. 12 S.; 1862. Dritter Beitrag. 24 S.
25. Tomaschek A. Vierter Beitrag zur Flora der Umgebung von Lemberg. Die Gefäßpflanzen der Umgebung Lemberg's. Wien, 1862. S. 870–966.

26. *Tomaschek A.* Flora der Umgebung von Lemberg und des östlichen Galiziens überhaupt. (Aus den Verhandlungen d. k. k. zool.-bot. Gesellschaft in Wien. [Jahrgang 1866] besonders abgedruckt). Wien, 1866. 6 S.
27. *Zawadzki A.* Flora der Stadt Lemberg, oder Beschreibung, der um Lemberg wildwachsenden Pflanzen, nach ihrer Blüthezeit geordnet. Lemberg, 1836. 230 S.

Стаття надійшла до редакції 02.07.25

доопрацьована 05.11.25

прийнята до друку 06.11.25

## DISTRIBUTION AND POPULATION ANALYSIS OF THE RARE PLANT SPECIES OF ZNESINNYA REGIONAL LANDSCAPE PARK

V. Kyiak<sup>1</sup>, V. Bilonoha<sup>1</sup>, Y. Kobiv<sup>1</sup>, O. Kuzyarin<sup>2</sup>, A. Kagalo<sup>1</sup>, N. Sytschak<sup>1</sup>, I. Rabyk<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine  
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine*

<sup>2</sup>*State Museum of Natural History, NAS of Ukraine  
18, Teatralna St., Lviv 79008, Ukraine  
e-mail: vlodkokyjak@ukr.net*

The flora of the Znesinnya RLP includes 736 species of vascular plants, which belong to 399 genera from 109 families. It comprises 35 rare vascular species, 20 of which are included in the Red Data Book of Ukraine (2009). Eleven taxa of the orchid family (Orchidaceae), as well as *Galanthus nivalis*, are listed in the CITES (Appendix II), and 15 species are regionally rare. The localities of eight rare species with national conservation status (*Allium ursinum*, *Crocus heuffelianus*, *Epipactis helleborine*, *Galanthus nivalis*, *Leucojum vernum*, *Listera ovata*, *Neottia nidus-avis*, *Taxus baccata*) were first recorded in the study area. The populations of three species – *Botrychium lunaria*, *Cypripedium calceolus*, and *Pulsatilla grandis* are currently considered extinct. The locality of *Cephalanthera longifolia*, discovered in 2004, was also not confirmed in 2024.

One hundred and forty species of bryophytes were found in the park. Despite the considerable anthropogenic impact, there is a significant diversity of bryophytes with a large number of regionally rare species confined to different substrates.

Causes and consequences of the current dynamics of populations, flora, and vegetation of the Znesinnya RLP are revealed. The status of populations of 19 species of the Red Data Book of Ukraine was studied. Based on the research of the current spatial and demographic structure of the populations, analysis of the previous results, and current threats, their status and prospects are assessed. The main threats to the survival of rare species are the small size of populations, the plucking and digging of ornamental plants, and the overgrowth of habitats with woody and shrubby vegetation. Measures of conservation of the localities of these species should be aimed at preventing their natural and anthropogenic degradation and spreading relevant information among recreationists using interactive tools, the press, leaflets, and warning boards. To preserve populations of short-statured low-competitive species, it is recommended to locally apply moderate grazing and/or mowing and thinning of tree and shrub vegetation. The need for further monitoring of rare plant species populations is argued.

*Keywords:* rare plant species, populations, biodiversity, Znesinnya RLP

## GENOMIC ANALYSIS OF THE *STREPTOMYCES* SP. LV42-5 ISOLATED FROM INDUSTRIAL MINE DUMPS IN SHEPTYTSKYI

I. Roman, O. Makar, O. Stasyk, V. Fedorenko, O. Gromyko\*

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

Actinomycetes, particularly within the genus *Streptomyces*, remain the most prolific bacterial source of secondary metabolites for medical and biotechnological applications. However, contemporary drug discovery is increasingly challenged by the high rate of rediscovering known molecules and the difficulty of activating “silent” biosynthetic gene clusters (BGCs) under standard laboratory conditions. To address this, bioprospecting in extreme environments, such as heavy metal-contaminated mine dumps, has emerged as a strategic approach to uncover strains with unique metabolic adaptations and chemically diverse natural products. This study reports the whole-genome sequencing, assembly, and comprehensive bioinformatic analysis of *Streptomyces* sp. Lv42-5, an extremotolerant strain isolated from the rhizosphere of birch trees (*Betula pendula*) growing on an industrial mine dump in Sheptytskyi, Ukraine. Genomic sequencing utilizing the Illumina platform followed by de novo assembly yielded a high-quality draft genome of 9.84 Mbp with a G+C content of 71 %. Phylogenomic analysis using the GTDB and ANI calculation revealed that strain Lv42-5 shares only 93.36 % ANI with its closest relative, *Streptomyces diastatochromogenes*. This value falls well below the 95–96 % species delineation threshold, confirming Lv42-5 as a taxonomically novel species. Functional annotation via the RAST server indicated a genome heavily dedicated to metabolic processes, particularly amino acid and carbohydrate metabolism, while lacking genes for motility and photosynthesis. Crucially, the genome encodes a robust genetic arsenal for heavy metal resistance, including specific mechanisms for tolerating copper, cobalt, zinc, and cadmium, reflecting the strain’s successful adaptation to its metalliferous habitat. Genome mining using antiSMASH 8.1 uncovered a rich biosynthetic landscape comprising 43 putative gene clusters. These findings establish *Streptomyces* sp. Lv42-5 as a novel, stress-adapted species with significant dual potential for bioremediation of heavy metal pollutants and the discovery of novel therapeutic agents.

*Keywords:* *Streptomyces*, genome mining, biosynthetic gene clusters, mine dump, natural products

Actinomycetes, particularly members of the genus *Streptomyces*, are a group of prokaryotes well-known for their production of secondary metabolites. This remarkable biosynthetic capacity stems from the significant portion of their genomes, often 5–20 % in *Streptomyces*, dedicated to biosynthetic gene clusters (BGCs), making them the most productive bacterial source of such compounds for medical and biotechnological applications [10]. While over 7,600 compounds have been identified from actinomycetes, contemporary drug discovery efforts are frequently hampered by the high rate of rediscovery of known molecules. A further



challenge lies in exploiting their full genomic potential, as a substantial number of their BGCs remain “silent” or are expressed at insignificant levels under standard laboratory conditions [21]. To circumvent these obstacles and tap into novel chemical diversity, researchers are increasingly focusing on bioprospecting for actinomycetes in underexplored and extreme environments, including those contaminated with various pollutants, which may harbor strains with unique and previously uncharacterized biosynthetic pathways.

Actinomycetes isolated from environments contaminated with heavy metals demonstrate significant potential for both bioremediation and the discovery of novel bioactive compounds [7]. These microorganisms, particularly from the genus *Streptomyces*, can tolerate and often accumulate toxic metals like cadmium (Cd), lead (Pb), and nickel (Ni), making them excellent candidates for cleaning up polluted sites [13]. An aspect of these extremophilic bacteria is how environmental stress can unlock their biosynthetic potential. The presence of heavy metals can trigger the expression of silent biosynthetic gene clusters, leading to the production of unique secondary metabolites. This was observed in *Streptomyces* sp. WU20, which synthesized a novel antibiotic specifically when exposed to nickel stress [20]. That can be discovered from bacteria thriving under harsh conditions. This strategy of “environmental stress-induced activation” allows researchers to tap into the hidden genomic potential of these microorganisms.

Mine dumps, characterized by their harsh physicochemical conditions and high concentrations of heavy metals, are increasingly targeted as valuable ecosystems for isolating actinomycetes with unique metabolic and biosynthetic capabilities. The extreme selective pressures in these environments foster the evolution of microorganisms that not only exhibit remarkable resistance to heavy metals but also possess the capacity to produce novel bioactive secondary metabolites. This potential has been demonstrated by *Streptomyces* strains from Moroccan mining soils, which displayed significant antimicrobial activity that could be modulated by modifying culture conditions [1]. Furthermore, these sites are hotspots for taxonomic novelty, leading to the discovery of new species such as *Streptomyces manganisoli*, *Actinorectispora metalli*, *Amycolatopsis saalfeldensis*, and *Catellatospora koreensis* [5–6, 11–12]. Bioprospecting in such locations has also yielded tangible therapeutic leads, with actinomycetes from waste dumps producing previously uncharacterized antifungal and antibacterial compounds active against drug-resistant pathogens [18].

This study reports the whole-genome sequencing and comprehensive annotation of an actinomycete strain isolated from the rhizosphere of birch trees (*Betula pendula*) inhabiting industrial mine dumps in Sheptytskyi (formerly Chervonohrad), Ukraine [14]. The primary objective of this investigation was to characterize the complete genome of this extremotolerant isolate, with a specific focus on identifying and analyzing its biosynthetic gene clusters (BGCs) to uncover its potential for producing novel secondary metabolites.

## Materials and Methods

**Bacterial Strain and Genomic Data.** The actinomycete strain *Streptomyces* sp. Lv42-5, previously isolated from the rhizosphere of birch trees growing on heavy metal-contaminated mine dumps in Sheptytskyi, Ukraine, was the subject of this study [14]. Genomic DNA was extracted, and the whole genome was sequenced using the Illumina platform. A *de novo* assembly of the raw sequencing reads was subsequently performed to generate a draft genome.

**Bioinformatic Analysis.** The quality of the assembled draft genome was evaluated for completeness and contamination using CheckM [15]. Taxonomic assignment was conducted using the Genome Taxonomy Database Toolkit (GTDB-Tk). To refine the species-level classification, the Average Nucleotide Identity (ANI) was calculated against the closest relative,

*S. diastatochromogenes*. Comprehensive genome annotation was performed using the Bakta pipeline [19] to identify coding sequences (CDS), tRNAs, rRNAs, and other genetic features. The predicted protein-coding genes were then functionally categorized into subsystems with the Rapid Annotation using Subsystem Technology (RAST) server [2]. To explore the strain's biosynthetic potential, the genome was mined for secondary metabolite biosynthetic gene clusters (BGCs) using the antiSMASH platform (version 8.1). BGCs of interest were further analyzed by comparing them against the Minimum Information about a Biosynthetic Gene cluster (MIBiG) database to identify homologous clusters with known products. Raw genomic data are available from the authors upon request.

## Results and Discussion

*De novo* assembly of the genome of strain Lv42-5 resulted in a draft genome of 9,842,483 bp with a GC content of 71 %, distributed across 102 contigs. Quality assessment indicated 100 % completeness and 0.95 % contamination, with an N50 value of 192,601 bp. Taxonomic analysis using the Genome Taxonomy Database (GTDB) revealed the closest relative to be *Streptomyces diastatochromogenes*, with an Average Nucleotide Identity (ANI) of 93.36 %. This ANI value is below the conventional species delineation threshold of 95–96 %, strongly suggesting that strain Lv42-5 represents a novel species within the genus *Streptomyces*. Genomic annotation using Bakta identified 8,923 coding sequences (CDS), 90 tRNAs, 5 rRNAs, 29 non-coding RNAs (ncRNAs), and one transfer-messenger RNA (tmRNA). Functional analysis of the CDS revealed a genome predominantly dedicated to metabolic processes. The largest categories were associated with the metabolism of amino acids and derivatives (502 CDSs), carbohydrates (444 CDSs), cofactors and vitamins (255 CDSs), and proteins (241 CDSs). Other significant metabolic functions included fatty acid and lipid metabolism (206 CDSs), respiration (144 CDSs), and nucleotide metabolism (138 CDSs). CDSs related to stress response (80), cell wall biogenesis (62), virulence and defence (58), and membrane transport (53) were also well-represented. In contrast, genes associated with secondary metabolism (14), dormancy and sporulation (13), and mobile elements (2) were less abundant. Notably, no genes were detected for photosynthesis, motility, or cell division (Fig 1).

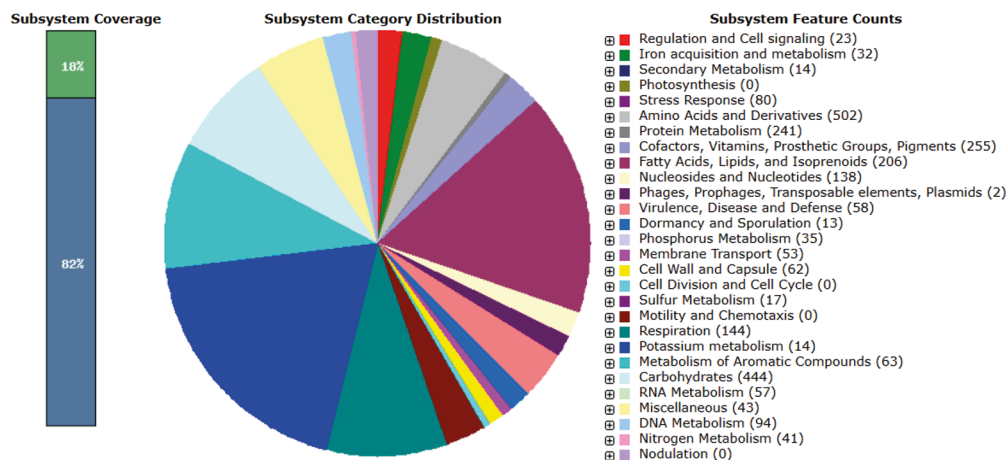


Fig. 1. RAST annotation summary of strain Lv42-5. The RAST annotation robot assigns names and functions to protein-coding genes via their subsystem technology. The green colour represents features that are found in RAST subsystem. The blue colour represents features not assigned to a subsystem

Of particular ecological relevance, the genomic analysis identified a substantial number of genes conferring resistance to heavy metals such as copper (Cu), cobalt (Co), zinc (Zn), and cadmium (Cd). This genetic arsenal is a key adaptation, providing the necessary mechanisms for survival and proliferation within the toxic, metal-laden environment of the mine dumps from which the strain was isolated [9].

To investigate the strain's biosynthetic potential, particularly in relation to its adaptation to the metal-rich environment, the genome was analyzed using the antiSMASH platform. This analysis revealed the presence of 43 biosynthetic gene clusters (BGCs). Comparative analysis of the biosynthetic gene clusters revealed a wide spectrum of novelty. Among the identified BGCs, 12 exhibited high homology to known pathways, three showed medium homology, and 11 displayed low homologies. Significantly, 17 BGCs had no detectable homology to any characterized clusters in public databases, representing a substantial reservoir of potentially novel biosynthetic pathways. The highly homologous clusters included those responsible for the synthesis of  $\epsilon$ -poly-L-lysine, geosmin, ectoine, hopene, and various spore pigments. These BGCs are commonly conserved among actinomycetes, as their products fulfil fundamental functions essential for cell viability, stress tolerance, and development. While the majority of these highly conserved BGCs were predicted to synthesize peptides of uncharacterized function, one BGC showed high sequence homology to the known biosynthetic pathway for largimycins, a class of non-ribosomal peptides (NRPs) recognized for their potent cytotoxic and anti-cancer activities [3]. Among the highly homologous BGCs, a cluster responsible for the synthesis of albaflavenone, a known terpene antibiotic, was also identified [22], an antibiotic from this family was also identified in our previous work on actinomycetes from the Crimean Peninsula [17]. Furthermore, the genomic analysis identified biosynthetic gene cluster that exhibited significant homology to the simocyclinone cluster. This antibiotic leads to the inhibition of bacterial DNA gyrase, an essential enzyme for bacterial replication [4]. However, the biosynthetic gene clusters exhibiting low or no homology to characterized compounds need the most significant attention. These clusters represent a compelling source for natural product discovery, as they are predicted to direct the synthesis of novel compounds possessing unique chemical scaffolds and biological activities.

A significant emphasis was placed on three clusters predicted to synthesize siderophores, which are high-affinity iron-chelating compounds that can also sequester other metals. Among these, Cluster 16.1 was of particular interest, as it exhibited high sequence homology to the well-characterized BGCs for desferrioxamine in *Streptomyces argillaceus* and *Streptomyces coelicolor* A3(2), as well as to the legonoxamine A BGC from *Streptomyces* sp. MA37 (Fig. 2). Siderophores belonging to this hydroxamate class, such as desferrioxamine B, are widespread among streptomycetes and are recognized for their potential use in bioremediation applications due to their strong metal-binding capabilities [8]. In contrast to the desferrioxamine-like cluster, the other two putative siderophore BGCs (13.3 and 70.1) lacked significant homology to any characterized clusters in public databases. This finding suggests that these gene clusters may direct the synthesis of novel siderophores with previously undescribed chemical structures, highlighting the strain's potential for producing unique metal-chelating agents.

Genomic analysis also identified a melanin biosynthetic gene cluster (BGC), which included a tyrosinase gene exhibiting high homology to its counterpart in *Streptomyces avermitilis*. The resulting melanin polymer is rich in functional groups, such as carboxyl, hydroxyl, and phenolic units, that provide numerous negatively charged sites for chelating metal cations. This molecular architecture enables the strain to sequester and immobilize toxic heavy metals like cadmium and lead, thereby reducing their bioavailability and mitigating cellular damage. This

detoxification mechanism operates both on the cell surface and within the cell wall, creating a robust protective barrier that effectively limits the influx of harmful ions into the cytoplasm [16].

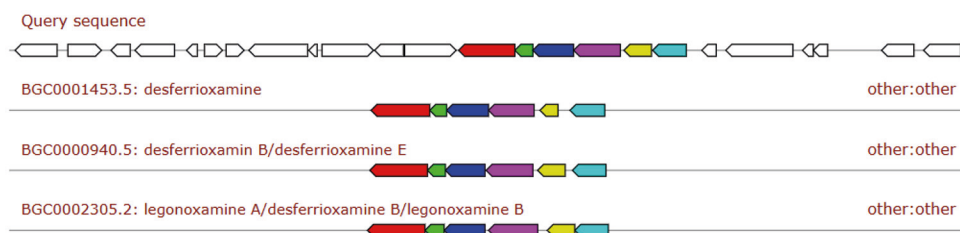


Fig. 2. Comparative analysis of the putative siderophore biosynthetic gene cluster 16.1 of the strain Lv 42-5 showing similarity to known clusters encoding desferrioxamine and legonoxamine biosynthesis (BGC0001453.5, BGC0000940.5, and BGC0002305.2) from the MIBiG database

In conclusion, the comprehensive genomic analysis of *Streptomyces sp.* Lv42-5 confirms its status as a novel species uniquely adapted to the harsh, metal-contaminated environment of mine dumps. Its genome is equipped with a robust arsenal of heavy metal resistance genes and a diverse collection of biosynthetic gene clusters responsible for producing metal-chelating compounds like siderophores and melanin. The identification of BGCs for both known and potentially novel siderophores highlights this strain as a promising candidate not only for bioremediation applications but also as a valuable source for the discovery of new natural products. This work underscores the potential of bioprospecting in extreme environments to uncover microorganisms with unique metabolic and biosynthetic capabilities.

**Acknowledgements.** The authors would like to thank the Ministry of Education and Science of Ukraine for its grant support (BG-18F).

## REFERENCES

1. Ait Assou S., Anissi J., Dufossé L. et al. Inducing and enhancing antimicrobial activity of mining-soil-derived actinomycetes through component modification of Bennett's culture medium // *Microbiology Research*. 2025. Vol. 16. P. 72. doi: 10.3390/microbiolres16040072.
2. Aziz R. K., Bartels D., Best A. A. et al. The RAST server: Rapid annotations using subsystems technology // *BMC Genomics*. 2008. Vol. 9. P. 75. doi: 10.1186/1471-2164-9-75.
3. Becerril A., Pérez-Victoria I., Martín J. M. et al. Biosynthesis of largimycins in *Streptomyces argillaceus* involves transient  $\beta$ -alkylation and cryptic halogenation steps unprecedented in the leinamycin family // *ACS Chemical Biology*. 2022. Vol. 17. P. 2320–2331. doi: 10.1021/acscchembio.2c00416.
4. Bilyk O., Brötz E., Tokovenko B. et al. New simocyclinones: Surprising evolutionary and biosynthetic insights // *ACS Chemical Biology*. 2016. Vol. 11. P. 241–250. doi: 10.1021/acscchembio.5b00669.
5. Cao Y.-R., He Z.-K., Guo Y. et al. *Actinorectispora metalli* sp. nov., a novel actinomycete isolated from a mine and emended description of the genus *Actinorectispora* // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2018. Vol. 68. P. 1023–1027. doi: 10.1099/ijsem.0.002620.
6. Carlsohn M. R., Groth I., Tan G. Y. A. et al. *Amycolatopsis saalfeldensis* sp. nov., a novel actinomycete isolated from a medieval alum slate mine // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2007. Vol. 57. P. 1640–1646. doi: 10.1099/ijms.0.64903-0.
7. Cimermanova M., Pristas P., Piknova M. Biodiversity of actinomycetes from heavy metal contaminated technosols // *Microorganisms*. 2021. Vol. 9. P. 1635. doi: 10.3390/microorganisms9081635.

8. Cornu J. Y., Gutierrez M., Randriamamonjy S. et al. Contrasting effects of siderophores pyoverdine and desferrioxamine B on the mobility of iron, aluminum, and copper in Cu-contaminated soils // *Geoderma*. 2022. Vol. 420. P. 115897. doi: 10.1016/j.geoderma.2022.115897.
9. Dod R. D., Dhodare S. S., Bhandari J., Lalwani S. Extraction of sand from the complex matrix of coal mining dump waste: A sustainable approach in Indian context // *Cleaner Materials*. 2024. Vol. 12. P. 100243. doi: 10.1016/j.clema.2024.100243.
10. Jørgensen T. S., Mohite O. S., Sterndorff E. B. et al. A treasure trove of 1034 actinomycete genomes // *Nucleic Acids Research*. 2024. Vol. 52. P. 7487–7503. doi: 10.1093/nar/gkae523.
11. Lee S. D., Kang S. O., Hah Y. C. *Catellatospora koreensis* sp. nov., a novel actinomycete isolated from a gold-mine cave // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2000. Vol. 50. P. 1103–1111. doi: 10.1099/00207713-50-3-1103.
12. Mo P., Zhao J., Li K. et al. *Streptomyces manganisoli* sp. nov., a novel actinomycete isolated from manganese-contaminated soil // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2018. Vol. 68. P. 1890–1895. doi: 10.1099/ijsem.0.002762.
13. Musani T., Das M. Actinomycetes as a possible source of bioremediation of heavy metal cadmium from contaminated soil // *Curr. World Environ.* 2024. Vol. 19. P. 311–320. doi: 10.12944/CWE.19.1.26.
14. Ostash B., Gren T., Hrubskyy Y. et al. Cultivable actinomycetes from rhizosphere of birch (*Betula pendula*) growing on a coal mine dump in Silets, Ukraine // *J. Basic Microbiol.* 2014. Vol. 54. P. 851–857. doi: 10.1002/jobm.201200551.
15. Parks D. H., Imelfort M., Skennerton C. T. et al. CheckM: Assessing the quality of microbial genomes recovered from isolates, single cells, and metagenomes // *Genome Research*. 2015. Vol. 25. P. 1043–1055. doi: 10.1101/gr.186072.114.
16. Potisek M., Likar M., Vogel-Mikuš K. et al. 1,8-dihydroxy naphthalene (DHN)—Melanin confers tolerance to cadmium in isolates of melanised dark septate endophytes // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2021. Vol. 222. P. 112493. doi: 10.1016/j.ecoenv.2021.112493.
17. Raju R., Gromyko O., Fedorenko V. et al. Albaflavenol B, a new sesquiterpene isolated from the terrestrial actinomycete, *Streptomyces* sp. // *J. Antibiot.* 2015. Vol. 68. P. 286–288. doi: 10.1038/ja.2014.138.
18. Sarika K., Sampath G., Kaveriyappan Govindarajan R. et al. Antimicrobial and antifungal activity of soil actinomycetes isolated from coal mine sites // *Saudi J. Biol. Sci.* 2021. Vol. 28. P. 3553–3558. doi: 10.1016/j.sjbs.2021.03.029.
19. Schwengers O., Jelonek L., Dieckmann M. A. et al. Bakta: Rapid and standardized annotation of bacterial genomes via alignment-free sequence identification: Find out more about Bakta, the motivation, challenges and applications, here // *Microbial Genomics*. 2021. Vol. 7. doi: 10.1099/mgen.0.000685.
20. Shi Y., Pan C., Auckloo B. N. et al. Stress-driven discovery of a cryptic antibiotic produced by *Streptomyces* sp. WU20 from Kueishantao hydrothermal vent with an integrated metabolomics strategy // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2017. Vol. 101. P. 1395–1408. doi: 10.1007/s00253-016-7823-y.
21. Sweeney D., Bogdanov A., Chase A. B. et al. Pattern-based genome mining guides discovery of the antibiotic indanopyrrole A from a marine streptomycete // *J. Nat. Prod.* 2024. Vol. 87. P. 2768–2778. doi: 10.1021/acs.jnatprod.4c00934.
22. Zhao B., Lin X., Lei L. et al. Biosynthesis of the sesquiterpene antibiotic albaflavenone in *Streptomyces coelicolor* A3(2) // *J. Biol. Chem.* 2008. Vol. 283. P. 8183–8189. doi: 10.1074/jbc.M710421200.

## ГЕНОМНИЙ АНАЛІЗ *STREPTOMYCES* SP. LV42-5, ВИДІЛЕНОГО З ВІДВАЛІВ У М. ШЕПТИЦЬКИЙ

**І. Роман, О. Макар, О. Стасик, В. Федоренко, О. Громико\***

*Львівський національний університет імені Івана Франка*

*вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна*

*\*e-mail: oleksandr.gromyko@lnu.edu.ua*

Актиноміцети, особливо представники роду *Streptomyces*, залишаються найпродуктивнішим бактеріальним джерелом вторинних метаболітів для медичного та біотехнологічного застосування. Однак сучасний пошук лікарських засобів дедалі частіше стикається з проблемою високого рівня повторного відкриття відомих молекул і зі складністю активації «мовчазних» кластерів генів біосинтезу (BGCs) у стандартних лабораторних умовах. Для вирішення цієї проблеми скринінг в екстремальних середовищах, таких як забруднені важкими металами відвали шахт, став стратегічним підходом у виявленні штамів з унікальними метаболічними адаптаціями та хімічно різноманітними природними сполуками. У цьому дослідженні представлено результати повногеномного секвенування, збірки та комплексного біоінформатичного аналізу *Streptomyces* sp. Lv42-5 – екстремотолерантного штаму, виділеного з ризосфери берези повислої (*Betula pendula*), що росла на промисловому відвалі шахти у м. Шептицький, Україна. Геномне секвенування з використанням платформи Illumina та подальша *de novo* збірка дали змогу отримати високоякісний чорновий геном розміром 9,84 млн п. н. із вмістом Г+Ц 71 %. Філогеномний аналіз із використанням GTDB і розрахунок середньої нуклеотидної ідентичності (ANI) показав, що штам Lv42-5 має лише 93,36 % ANI зі своїм найближчим родичем, *Streptomyces diastatochromogenes*. Це значення істотно нижче за поріг розмежування видів у 95–96 %, що підтверджує приналежність Lv42-5 до таксономічно нового виду. Функціональна анотація за допомогою сервера RAST вказала на те, що значна частина геному присвячена метаболічним процесам, зокрема, метаболізму амінокислот і вуглеводів, при цьому немає генів, які відповідали би за рухливість і фотосинтез. Важливо зазначити, що геном кодує потужний генетичний арсенал стійкості до важких металів, включаючи специфічні механізми толерантності до міді, кобальту, цинку та кадмію, а це відображає успішну адаптацію штаму до металовмісного середовища існування. Геномний майнінг за допомогою antiSMASH 8.1 виявив багатий біосинтетичний профіль, який включає 43 ймовірні кластери генів. Отримані результати характеризують *Streptomyces* sp. Lv42-5 як новий, стрес-адаптований вид зі значним подвійним потенціалом для біоремедіації забруднень важкими металами та відкриття нових терапевтичних засобів.

*Ключові слова:* *Streptomyces*, геномний аналіз, біосинтетичні генні кластери, відвали шахт, природні сполуки

## **МОТОРНІ КЛІТИНИ ЛИСТКІВ *CAREX HIRTA* ЗА УМОВ РОСТУ НА НАФТОЗАБРУДНЕНОМУ ҐРУНТІ**

**Л. Буньо\*, О. Цвілинюк**

*Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна  
e-mail: bunio.lyubov@gmail.com; olha.tsvilynyuk@lnu.edu.ua*

На сьогодні є мало даних про те, як рослини родини *Cyperaceae* пристосовуються до росту на нафтозабруднених ґрунтах завдяки змінам в анатомічній структурі листків. *C. hirta* є стійким серед осокових видом до нафтового забруднення ґрунтів у м. Борислав. Тут з XVIII ст. і до сьогодні ведеться нафтовидобуток. Цей вид рослин є фіторемедіантом. Він успішно знижує вміст нафтопродуктів у глинистих ґрунтах, які сильно адсорбують гідрофобні органічні складові нафти. Рослини, які ростуть на нафтозабрудненому ґрунті, страждають, у першу чергу, від посухи. Ендогенні програми стійкості рослин модифікуються таким чином, щоби структурні та метаболічні зміни допомогли подолати несприятливі умови навколишнього середовища. Однією з основних структурних змін у відповідь на стрес є зміни у листках *C. hirta*. У листках рослин осоки шорстковолосистої на адаксіальній поверхні містяться спеціалізовані моторні або водоносні клітини – bulliform cells (BCs). BCs забезпечують більш ефективне скручування/складання листків шляхом втрати їхнього тургору за умов водного стресу, що призводить до зменшення площі інсоляції. За росту на нафтозабрудненому ґрунті, який має гідрофобні властивості, утворювалася більша кількість BCs (10–12, а у контролі 6–8 клітин), які впливають на кут розкривання листкової пластинки і, відповідно, на інтенсивність транспірації рослин осоки. Проте у вказаних стресових умовах зменшувалися висота і площа поверхні BCs, а також змінювалася їхня форма з овальної на грушоподібну. Також у цих стресових умовах утворювалася товстіша кутикула як на епідермальних (у 2,7 рази), так і на моторних (у 2 рази) клітинах листків рослин *C. hirta*. Збільшення кількості моторних клітин, товстіша кутикула сприяли збереженню води у рослині за умов утрудненого водопоглинання з нафтозабрудненого ґрунту. Це дослідження розширює сучасне розуміння стратегій, які використовують рослини у боротьбі зі стресом завдяки анатомічній пластичності структурних елементів листків.

*Ключові слова:* моторні клітини, кутикула, *Carex hirta*, стрес, нафтозабруднений ґрунт

Борислав – унікальне місто у світі, де з XVIII ст. і до сьогодні ведеться нафтовидобуток. Нафтоносні регіони, в тому числі й територія Борислава, систематично страждають від розливів нафти як під час добування, так і під час її транспортування [7]. Бориславські ґрунти є переважно глинистими. Глинисті ґрунти, які становлять значну частку у світі (20–50 %), сильно адсорбують малорозчинні, неполярні й саме тому гідрофобні органічні складові нафти. Відомо, що очищення нафтозабруднених глинистих ґрунтів за допомогою фізичних і хімічних методів дає незначний ефект [25].

А коли йдеться про очищення ґрунтів у місті, то застосований метод має бути не тільки ефективним, а й насамперед безпечним для здоров'я мешканців.

Одним із найкращих методів очищення нафтозабруднених глинистих ґрунтів у населеному пункті є фіторемедіація [15]. Для цієї мети найкраще застосовувати місцеві види рослин. Первинне заростання на розливах нафтового родовища у м. Бориславі створює осока шорстковолосиста (*Carex hirta* L.) з родини *Cyperaceae* [3]. Рослини *C. hirta* у процесі їхнього росту і розвитку в модельних польових дослідах знижували вміст сирої нафти у забрудненому ґрунті, тому були запропоновані для фіторемедіації нафтозабруднених ґрунтів [5]. Одним із механізмів виживання *C. hirta* у нафтозабрудненому ґрунті є утворення мікоризи [4] та добре розвиненої аеренхіми у кореневищі [1].

Листки рослин із родин *Cyperaceae* [21], *Poaceae* [9, 10, 24, 34] і *Juncaceae* [2, 11] під час водного стресу здатні скручуватися, складатися. Для здійснення таких рухів вони мають спеціальні тонкостінні клітини, які називаються моторними, або водоносними клітинами (*bulliform cells* – BCs). В умовах дефіциту води клітини втрачають тургор і листкова пластинка складається досередини [13]. BCs відкрито багато років тому, але, незважаючи на це, їхнє значення в адаптації рослин до стресу залишається нез'ясованим до кінця і на сьогодні.

Мета цієї роботи – отримати дані про морфологію BCs у листках рослин *C. hirta*, які можуть бути пов'язані з механізмом стійкості рослин до нафтозабрудненого ґрунту.

### Матеріали та методи

**Закладання дослідних ділянок.** Для дослідження листків *C. hirta* заклали польові ділянки у південно-східній частині м. Борислава за такими географічними координатами: 49.2809709'' ПнШ, 23.4268623'' СхД. Викопали два рови глибиною 0,25 м і площею 4 м<sup>2</sup>. Дно рову вистелили поліетиленою плівкою з перфораціями. В один із ровів, який слугував контролем, внесли місцевий дерново-підзолистий ґрунт із фоновим, природним нафтовим забрудненням, а у другий, модельний рів – місцевий дерново-підзолистий ґрунт із додаванням нафти в розрахунку 50 г на 1 кг ґрунту, добре вимішаний (використовували сиру нафту з Бориславського нафтового родовища густиною 0,86 г/мл). Через 20 днів на кожному ділянці висаджували 150 клонів рослин *C. hirta* віргінільного віку, які зростали на чистих територіях в однорідних екологічних умовах. Висаджували їх рядами у шаховому порядку в лунки глибиною 10–15 см, відстань між рослинами 15–25 см. Під час усього періоду росту рослин вологість ґрунту підтримували в межах 60 % від повної вологоємності.

Відбір зразків здійснювали на 30-ту добу росту рослин *C. hirta*, які перебували у фазі розетки (7–9 листків). Листки відбирали рандомно зі середньої частини пагона (3–4-й листок знизу) з рослин кожної ділянки. Зібрані листки для анатомічних досліджень фіксували в 96 %-ному і зберігали в 70 %-ному етиловому спирті [32].

**Морфометричний аналіз.** Поперечні зрізи листків отримували зі середньої частини листкової пластинки. Зрізи здійснювали лезом від руки [40]. У кожному варіанті аналізували не менше 15 листкових пластинок. Зображення отримували за допомогою біокулярного мікроскопа XS-5520 MICROMED разом із модулем цифрової кольорової камери 5 Mpix (CCD). Морфометричні показники клітин – діаметр (довжина і ширина), площа – вимірювали з мікроскопічних зображень за допомогою програмного забезпечення *Micro Capture Install* (версія 9.3).

Результати обробляли статистично за допомогою пакета програм аналізу даних електронних таблиць Microsoft Excel. У роботі наведено усереднені дані та їхні стандартні



похибки. Відмінності між варіантами дослідів вважали вірогідними за рівня значущості  $p < 0,05$  за критерієм Стьюдента.

### Результати і їхнє обговорення

В осоки шорстковолоистої листовка пластинка у поперечному перерізі має V-подібний вигляд, характерний для більшості видів рослин із родини *Cyperaceae*, але величина кута між половинками листової пластинки залежить від умов, у яких ростуть рослини: в контрольному варіанті більше  $90^\circ$ , а у рослин *C. hirta*, які росли на нафтозабрудненому ґрунті, менше  $90^\circ$  (рис. 1).

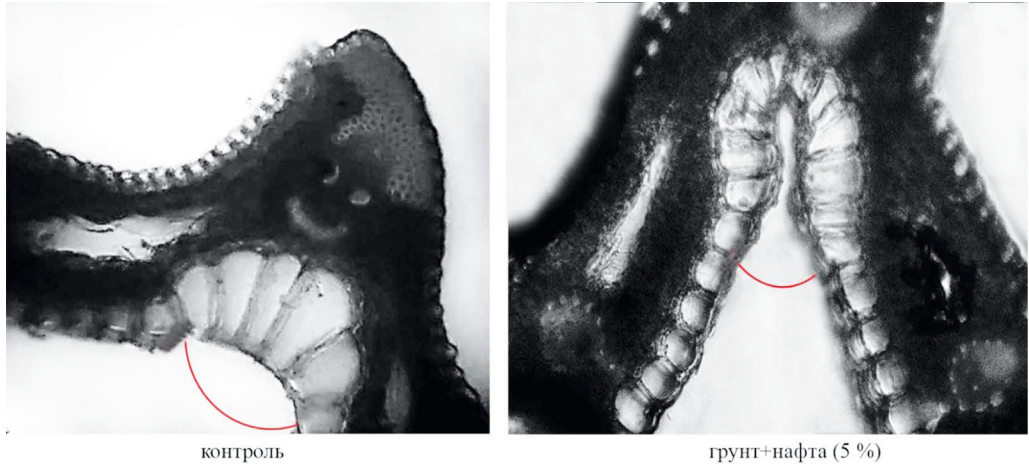


Рис. 1. Поперечні перерізи листових пластинок *C. hirta* на 30-ту добу росту в умовах нафтового забруднення ґрунту (5 %) (x150) (червоною лінією виділено моторні клітини)

Під центральною жилкою, на адаксіальній стороні листка *C. hirta*, було виявлено значно більші епідермальні клітини (рис. 1). Ці великі клітини, які помітно ширші та вищі порівняно з типовими клітинами епідермісу, утворювали аркоподібну групу. Їх залучають до моторних клітин (*bulliform cells* – BCs). У контрольних рослин аркоподібна група складалася з 6–8, а у рослин, які росли на нафтозабрудненому ґрунті, – з 10–12 моторних клітин, які, віддаляючись від центральної жилки, стають дрібнішими в обох варіантах. У рослин, які росли на нафтозабрудненому ґрунті, висота і площа BCs була меншою на 46 % та 31, відповідно, порівняно з контролем. А за шириною моторні клітини різних варіантів листків рослин *C. hirta* майже не відрізнялися між собою (див. таблицю).

Морфометрична характеристика моторних клітин *C. hirta* за умов росту на 5 % нафтозабрудненому ґрунті ( $M \pm m$ ,  $n=15$  листків)

Варіанти	Кількість BCs*	Висота BCs (найбільшої), мкм	Ширина BCs, мкм	Площа BCs, мкм <sup>2</sup>
Контроль	7,0±1,20	38,07±2,35	12,79±0,74	4120,91±78,89
Ґрунт+нафта	11,6±0,88*	20,57±1,27**	15,20±1,13***	2823,31±103,02**

**Примітка:** рівні значущості за тестом t: \* $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p > 0,1$ ; \*BCs – моторні клітини

У контрольних рослин більшість BCs мала овальну, а у дослідних – грушоподібну форму (рис. 1). У BCs, як і у решти клітин епідермісу, клітинна стінка, що межує зі зовнішнім середовищем, покрита кутикулою (рис. 2), товщина якої є більшою, незалежно від варіанта дослідів (рис. 3). У контрольних рослин товщина кутикули BCs у 2 рази

перевищувала відповідний показник клітин епідерми, у дослідних рослин за дії нафти – у 1,5 раза.

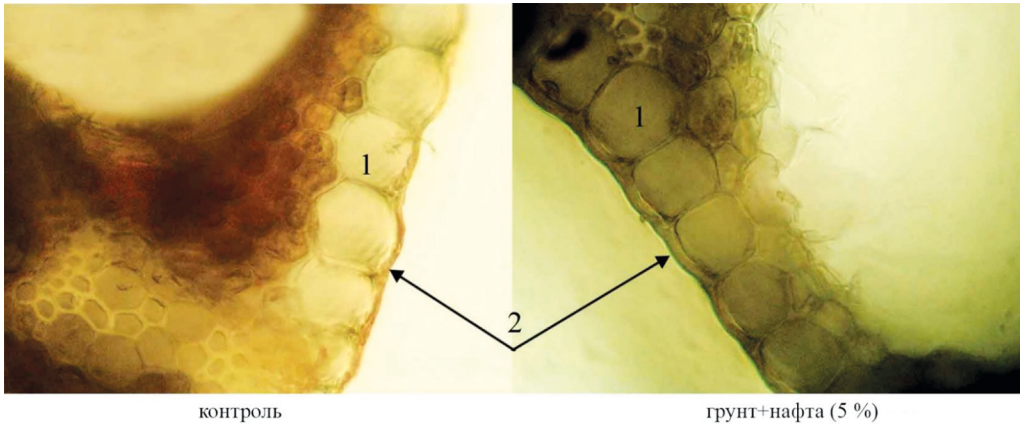


Рис. 2. Епідермальні клітини (1) та кутикула (2) листків у рослин *C. hirta* на 30-ту добу росту на нафтозабрудненому ґрунті (5 % нафти) (x400)

У рослин осоки шорстковолосистої, що росли на нафтозабрудненому ґрунті в умовах гіршого постачання водою, стимулювався синтез кутикули. Епідермальні клітини мали товстішу кутикулу у 2,7 раза, моторні клітини у 2 рази, порівняно з контролем (рис. 3).

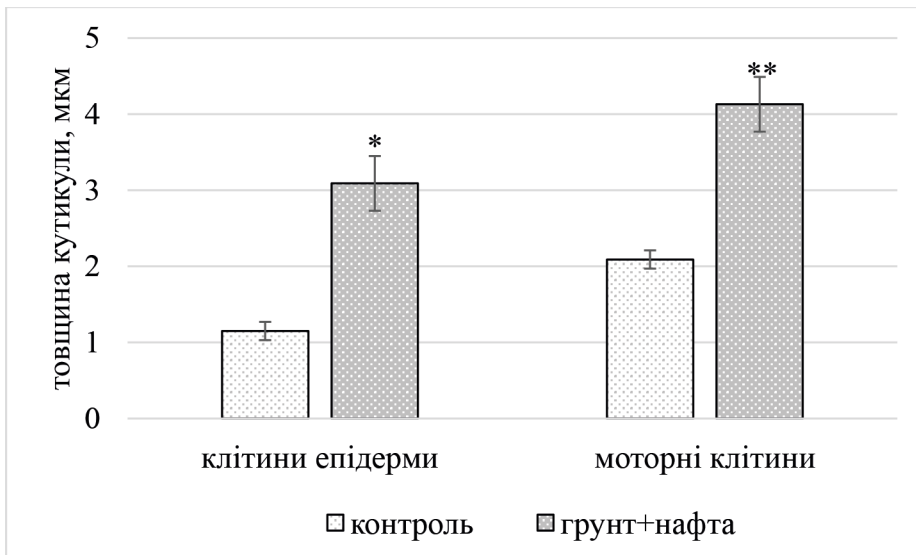


Рис. 3. Товщина кутикули епідермальних і моторних клітин рослин *C. hirta* за умов росту на 5 % нафтозабрудненому ґрунті (\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ )

Анатомічна будова листків має важливе значення для адаптації рослин до зовнішніх впливів [37]. Особливо велике значення має багатофункціональна покривна тканина – епідерміс, який насамперед виконує бар'єрну функцію, підтримує необхідний рівень оводненості клітин [38]. Для зменшення втрати води під час посухи деякі рослини розвинули специфічні типи епідермальних клітин, які називаються моторними [26].

Моторні клітини вперше описано наприкінці 1800-х років, і їх все ще досліджують за допомогою нових методів [22]. До цих клітин можна залучити великі, з тонкими стінками, спеціалізовані епідермальні клітини, що утворюють віялоподібну групу на адаксіальній стороні листків рослин із родини *Cyperaceae* [26, 28]. Роль BCs для листків окремих видів родини *Carex* під час посухи настільки велика, що деякі автори [23] залучають їх до “cellules deplissement” (складні клітини) або “appareil deplissement” (складний механізм). Вони виконують різноманітні функції: накопичують воду, беруть участь у збільшенні площі листка шляхом розтягу клітин, у рухах зрілих листків і, таким чином, у регуляції надходження світла до клітин мезофілу. Дослідження останніх років [22, 26, 39] показали, що можливість рухатися залежить від тургорного тиску в моторних клітинах і від їхнього розташування у структурі листка.

Отримані нами результати досліджень свідчать про те, що у регуляції згортання листків осоки шорстковолосої, яка росла на нафтозабрудненому ґрунті, визначальною є кількість моторних клітин. Це відповідає сучасній точці зору, що збільшення кількості BCs забезпечує більш ефективне скручування/складання листків шляхом втрати ними тургору за умов водного стресу [22, 31, 35].

Якщо листок складається, то зменшується площа інсоляції та, відповідно, знижується інтенсивність транспірації, а це є ознакою стресостійкості [28, 37]. Виявлено, що оптимально кращим варіантом для пом'якшення наслідків посухи є частково складений листок [36]. Показано, що в розгорнутому стані листки рису втрачали 52 % води, а коли були частково складені, – лише 36 % води [29].

Моторні клітини також слугують резервуаром для накопичення води [22]. Якщо їхня кількість збільшується, то зростає вміст води у листках рослин *C. hirta*, які росли на нафтозабрудненому ґрунті, підвищується їхня посухостійкість і подовжується період фотосинтетичної активності. Проте об'єм води в окремій моторній клітині за дії нафти знижується, бо зменшується її висота і площа поверхні. У зазначених стресових умовах змінюється форма BCs з овальної на грушоподібну, що сприяє складанню до купи двох половинок листка. Відомо, що форма моторних клітин змінюється залежно від тургорного тиску в них [39]. У тургесцентному стані BCs мають овальну форму і листкова пластинка є відкритою, тоді як під час зниження тургорного тиску вони набувають грушоподібної форми і листок складається. Зменшення розмірів і зміну форми BCs під час водного стресу спостерігали у бамбуку [35], кукурудзи [22].

Зневоднення моторних клітин відбувається через кутикулу, яка є більш водонепроникною, порівняно з кутикулою епідерми, незважаючи на її товщину [22]. Водонепроникність кутикули обумовлена не товщиною, а складом – наявністю полісахаридних фібрил, які полегшують проходження води [12, 27, 30, 33]. Було показано, що у рослин, які мали більшу товщину кутикули BCs, ніж епідерма, але зі зміненим складом воску та кутину, кутикули мали більшу водонепроникність [22].

Товстіший шар кутикули у дослідних рослин *C. hirta* індукується дефіцитом води у ґрунті [18] та сприяє стійкості до посухи [16]. Відкладання товстішого шару кутикули під час посухи спостерігали у багатьох рослин: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Avena sativa* L., *Triticum aestivum* L., *Zea mays* L., *Cucumis sativus* L. *Solanum lycopersicum* L., *Malus domestica* Borkh., *Sorghum bicolor* (L.) Moench, *Hordeum vulgare* L. *Glycine max* (L.) Merr, *Gossypium hirsutum* L., *Camellia sinensis* (L.) Kuntze [6, 8, 14, 17, 19, 20, 41].

Таким чином, рослини *C. hirta*, які ростуть на нафтозабрудненому ґрунті й зазнають водного стресу, виробили анатомічну пластичність структурних елементів листків. У них

утворюється більша кількість моторних клітин, що дає листкам змогу швидше складатись і тим самим оберігати їх від зневоднення. Також за цих умов росту епідерма листків покривається товстішою кутикулою. Менші розміри моторних клітин листка і велика товщина кутикули – ознаки посухостійкі рослин. Однак дана тема потребує подальших досліджень BCs на різних стадіях розвитку рослини і самого листка, структури кутикули BCs та епідерми. Ми вважаємо, що деякі додаткові дослідження необхідні для того, щоб отримати більш точні дані про роль моторних клітин у стійкості рослин до нафтового забруднення ґрунту.

#### Дотримання етичних норм

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

#### Orcid

Л. В. Буньо <https://orcid.org/0000-0002-1042-2966>

О. М. Цвілинюк <https://orcid.org/0000-0002-5179-5179>

### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Буньо Л. В., Цвілинюк О. М., Терек О. І. Зміна морфогенезу підземних органів рослин *Carex hirta* L. за умов росту на нафтозабрудненому ґрунті // Біологічні студії/ *Studia Biologica*. 2017. Т. 11. № 3–4. С. 51–52.
2. Футорна О. А., Ольшанський І. Г. Мікроморфологічна характеристика галофіта *Juncus gerardii* Loisel. subsp. *gerardii* (*Juncaceae*) // *Modern Phytomorphology*. 2013. № 4. С. 341–348.
3. Цайтлер М. Й. Рекультивация фітоценозів техногенних екосистем м. Борислава // Стан, проблеми та перспективи нафтогазової промисловості України: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. (Борислав, 7–9 вересня 2012 р.). Львів: Вид-во «Львівської політехніки», 2012. С. 85. <https://ena.lpnu.ua/handle/ntb/15368>
4. Цвілинюк О. М., Буньо Л. В., Карпін О. Л., Терек О. І. Мікориза у *Carex hirta* L. як одна із умов виживання у нафтозабрудненому ґрунті // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2012. Вип. 60. С. 320–326.
5. Цвілинюк О. М., Буньо Л. В., Карпін О. Л., Пенцак А. Я. Фітотримердіація нафтозабруднених ґрунтів за допомогою рослин *Carex hirta* L. // *Строительство, материаловедение, машиностроение*. 2017. Вип. 99. С. 187–193.
6. Abdullah H. M., Rodriguez J., Salacup J. M. et al. Increased cuticle waxes by overexpression of WSD1 improves osmotic stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Camelina sativa* // *J. Mol. Sci.* 2021. Vol. 22. doi: 10.3390/ijms22105173
7. Amran R. H., Jamal M. T., Pugazhendhi A. et al. Biodegradation and Bioremediation of Petroleum Hydrocarbons in Marine Ecosystems by Microorganisms: A Review // *Nat. Environ. Pollut. Technol.* 2022. Vol. 21. N 3. P. 1149–1157. doi:10.46488/nept.2022.v21i03.019
8. Ayaz A., Huang H., Zheng M. et al. Molecular cloning and functional analysis of GmLACS2-3 reveals its involvement in cutin and suberin biosynthesis along with abiotic stress tolerance // *J. Mol. Sci.* 2021. Vol. 22. doi: 10.3390/ijms22179175
9. Badgal P., Chowdhary P., Bhat M. A., Soodan A. S. Phytolith profile of *Acrachne racemosa* (B. Heyne ex Roem. & Schult.) Ohwi (*Cynodonteae*, *Chloridoideae*, *Poaceae*) // *PLoS One*. 2022. Vol. 17. N 2. doi: 10.1371/journal.pone.0263721
10. Chen I., Li K.-T., Tsang C.-H. Silicified bulliform cells of *Poaceae*: morphological characteristics that distinguish subfamilies // *Botanical Studies*. 2020. Vol. 61. N 1. doi: 10.1186/s40529-020-0282-x.

11. Drábková L., Kirschner J. *Juncus uruguensis* – a member of the section *Juncotypus* (*Juncaceae*, *Juncus* subg. *Agathryon*) // Nord. J. Bot. 2008. Vol. 22. N 6. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2002.tb01929.x>
12. Fich E. A., Fisher J., Zamir D., Rose J. K. C. Transpiration from tomato fruit occurs primarily via trichome-associated transcuticular polar pores // Plant Physiol. 2020. Vol. 184. N 4. P. 1840–1852. <https://doi.org/10.1104/pp.20.01105>
13. Grigore M. N., Toma C. Anatomical adaptations of halophytes; A review of classic literature and recent findings. Cham, Switzerland: Springer, 2017. P. 325–338. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-66480-4>
14. Guo W., Wu Q., Yang L. et al. Ectopic expression of CsKCS6 from navel orange promotes the production of very-long-chain fatty acids (VLCFAs) and increases the abiotic stress tolerance of *Arabidopsis thaliana* // Front. Plant Sci. 2020. Vol. 11. doi: 10.3389/fpls.2020.564656
15. Jasmine J., Mukherji S. Impact of bioremediation strategies on slurry phasetreatment of aged oily sludge from a refinery // J. Environ. Manage. 2019. Vol. 246. P. 625–635. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.06.029>
16. Jumkudling S., Songsri P., Taratima W., Jongrunklang N. Diversity and Distribution of Anatomical Characteristics Involved with Drought Resistance of Inter-Specific (*Saccharum* spp. Hybrid × *S. spontaneum*) Sugarcane F1 Hybrid Population // Sugar Tech. 2022. Vol. 24. N 5. P. 1342–1356. <https://doi.org/10.1007/s12355-021-01067-2>
17. Li L., Du Y., He C. et al. Maize glossy6 is involved in cuticular wax deposition and drought tolerance // J. Exp. Bot. 2019. Vol. 70. P. 3089–3099. doi: 10.1093/jxb/erz131
18. Liu L., Wang X., Chang C. Toward a smart skin: Harnessing cuticle biosynthesis for crop adaptation to drought, salinity, temperature, and ultraviolet stress // Front. Plant Sci. 2022. Vol. 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.961829>
19. Lokesh U., Venkatesh B., Kiranmai K. et al. Overexpression of  $\beta$ -Ketoacyl Co-A Synthase 1 gene improves tolerance of drought susceptible groundnut (*Arachis hypogaea* L.) cultivar K-6 by increased leaf epicuticular wax accumulation // Front. Plant Sci. 2019. Vol. 9. doi: 10.3389/fpls.2018.01869
20. Lu Y., Cheng X., Jia M. et al. Silencing GhFAR3.1 reduces wax accumulation in cotton leaves and leads to increased susceptibility to drought stress // Plant Direct. 2021. Vol. 5. doi: 10.1002/pld3.313
21. Mader A., Langer M., Knippers J., Speck O. Learning from plant movements triggered by bulliform cells: the biomimetic cellular actuator // J. R. Soc. Interface. 2020. Vol. 17. N 169. <https://doi.org/10.1098/rsif.2020.0358>
22. Matschi S., Vasquez M. F., Bourgault R. et al. Structure-function analysis of the maize bulliform cell cuticle and its potential role in dehydration and leaf rolling // Plant Direct. 2020. Vol. 4. N 10. doi: 10.1002/pld3.282
23. Molina A., Acedo C., Llamas F. The relationship between water availability and anatomical characters in *Carex hirta* // Aquatic Botany. 2006. Vol. 85. P. 257–262.
24. Nedukha O. M. Effects of moderate drought on leaf bulliform cells of aquatic and coastal population of *Phragmites australis* // Turk. J. Bot. 2022. Vol. 46. P. 459–472. doi:10.55730/1300-008X.2722
25. Partovinia A., Soorki A.A., Koosha M. Synergistic adsorption and biodegradation of heavy crude oil by a novel hybrid matrix containing immobilized *Bacillus licheniformis*: Aqueous phase and soil bioremediation // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2021. Vol. 222. doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112505

26. Qiao P., Lin M., Vasquez M. et al. Machine Learning Enables High-Throughput Phenotyping for Analyses of the Genetic Architecture of Bulliform Cell Patterning in Maize // *G3 (Bethesda)*. 2019. Vol. 9. N 12. P. 4235–4243. doi: 10.1534/g3.119.400757
27. Reynoud N., Petit J., Bres C. et al. The Complex Architecture of Plant Cuticles and Its Relation to Multiple Biological Functions // *Front. Plant Sci.* 2021. Vol. 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.782773>
28. Roodt D. Bringing on the bulliform cells: a complex transcriptional regulatory module keeps rice leaves flat // *Plant Physiology*. 2021. Vol. 185. N 4. P. 1476–1478. doi: 10.1093/plphys/kiab037
29. Singh S., Singh T. N., Chauhan J. S. Living with limited water, part II: Dynamics of leaf rolling, leaf water homeostasis and water economy by hybrid rice // *J. Crop Improv.* 2011. Vol. 25. N 4. P. 435–457. <https://doi.org/10.1080/15427528.2011.583559>
30. Slot M., Nardwattanawong T., Hernández G. G. et al. Large differences in leaf cuticle conductance and its temperature response among 24 tropical tree species from across a rainfall gradient // *New Phytologist*. 2021. Vol. 232. N 4. P. 1618–1631. <https://doi.org/10.1111/nph.17626>
31. Sun J., Cui X., Teng S. et al. HD-ZIP IV gene Roc8 regulates the size of bulliform cells and lignin content in rice // *Plant Biotechnol. J.* 2020. Vol. 18. N 12. P. 2559–2572. <https://doi.org/10.1111/pbi.13435>
32. Tüzün C.Y., Toker M. C., Toker G. Anatomical investigations on root, stem, and leaf of *Gentiana olivieri* Griseb // *Pharmacognosy Magazine*. 2011. Vol. 7. N 25. P. 9–13. doi: 10.4103/0973-1296.75877
33. Vráblová M., Marková D., Vrábl D. et al. Surface plasmon resonance: An innovative method for studying water permeability of plant cuticles // *Plant Science*. 2021. Vol. 310. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2021.110978>
34. Wang C., Lu H., Zhang J. et al. Bulliform Phytolith Size of Rice and Its Correlation With Hydrothermal Environment: A Preliminary Morphological Study on Species in Southern China // *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. doi: 10.3389/fpls.2019.01037
35. Wu H., Fan Y., Yu F. et al. Leaf Anatomical Plasticity of *Phyllostachys glauca* McClure in Limestone Mountains Was Associated with Both Soil Water and Soil Nutrients // *Forests*. 2022. Vol. 13. <https://doi.org/10.3390/f13040493>
36. Xu P. Z., Ali A., Han B. L., Wu X. J. Current advances in molecular basis and mechanisms regulating leaf morphology in rice // *Front. Plant Sci.* 2018. Vol. 9. doi: 10.3389/fpls.2018.01528
37. Yang H., Wang T., Yu X. et al. Enhanced sugar accumulation and regulated plant hormone signalling genes contribute to cold tolerance in hypoploid *Saccharum spontaneum* // *BMC Genomics*. 2020. Vol. 21. doi: 10.1186/s12864-020-06917-z
38. Yang X., Lu M., Wang Y. et al. Response Mechanism of Plants to Drought Stress // *Horticulturae*. 2021. Vol. 7. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>
39. Yavas I., Jamal M. A., Din K. U. et al. Drought-Induced Changes in Leaf Morphology and Anatomy: Overview, Implications and Perspectives // *Pol. J. Environ. Stud.* 2023. Vol. 33. N 2. P. 1517–1530. <https://doi.org/10.15244/pjoes/174476>
40. Yeung E. C. A beginner's guide to the study of plant structure. In: Tested studies for laboratory teaching. 1998. Vol. 19. P. 125–141. Ed. S. J. Karcher. Proceedings of the 19th Workshop/Conference of the Association for Biology Laboratory Education (ABLE). 365 p.
41. Zhang C. L., Hu X., Zhang Y. L. et al. An apple long-chain acyl-CoA synthetase 2 gene enhances plant resistance to abiotic stress by regulating the accumulation of cuticular wax // *Tree Physiol.* 2020. Vol. 40. P. 1450–1465. doi: 10.1093/treephys/tpaa079

**BULLIFORM CELLS OF LEAVES OF *CAREX HIRTA* UNDER CONDITIONS OF GROWTH ON OIL POLLUTED SOIL****L. Bunio, O. Tsvilynyuk**

*Ivan Franko National University of Lviv  
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine  
e-mail: bunio.lyubov@gmail.com; olha.tsvilynyuk@lnu.edu.ua*

To date, there is little data on how plants of the *Cyperaceae* family adapt to growth on oil-contaminated soils due to changes in the anatomical structure of the leaves. *C. hirta* is the most resistant among sedges to oil pollution of soils in Boryslav. Oil extraction has been carried out here since the 18th century and continues to this day. This plant species is a phytoremediant. It successfully reduces the content of oil products in clay soils that strongly adsorb hydrophobic organic components of oil. Plants growing on oil-contaminated soil suffer primarily from drought. Endogenous plant resistance programs are modified in such a way that structural and metabolic changes help overcome adverse environmental conditions. One of the main structural changes in response to stress is changes in leaves. In the leaves of *C. hirta* contain specialized bulliform cells (BCs) on the adaxial surface. BCs enable more efficient curling/folding of leaves by losing their turgor under water stress conditions, resulting in reduced insolation area. When growing on oil-contaminated soil, which has hydrophobic properties, more BCs were formed (10–12, and in the control 6–8 cells), which affect the angle of leaf blade opening and consequently, the intensity of transpiration on the intensity of transpiration of *C. hirta*. However, under these stressful conditions, the height and surface area of BCs decreased, and their shape changed from oval to pear-shaped. Also, under these stressful conditions, the following was formed thicker cuticle was formed on both epidermal (2.7 times) and motor (2 times) cells of *C. hirta*. The increase in the number of motor cells and thicker cuticle contributed to the preservation of water in in the plant under conditions of difficult water absorption from oil-contaminated soil. This study extends the current understanding of the strategies that plants use to cope with stress through the anatomical plasticity of leaf structural elements.

*Keywords:* bulliform cells, cuticle, *Carex hirta*, stress, oil pollution soil

**ПАРАМЕТРИ ТА ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙ *PHYTEUMA VAGNERI* A. KERN.  
(CAMRANULACEAE) В РІЗНИХ УМОВАХ ОСЕЛИЩ У ЧОРНОГОРІ  
(УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ)**

**В. Кобів**

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

Вивчено параметри та динаміку популяцій східно-південнокарпатського ендемічного виду *Phyteuma vagneri* A. Kern. в різних умовах оселищ у Чорногорі (Українські Карпати). Дослідження проводили протягом 2014–2025 рр. у широкому висотному діапазоні в не порушених умовах і під антропогенним впливом.

Встановлено, що у межах висот 1425–1855 м н. р. м. досліджені параметри *Ph. vagneri* (висота генеративного пагона, кількість і розміри листків, кількість генеративних пагонів на особину та їхня щільність) досить мінливі. У не порушених умовах показники *Ph. vagneri* за вказаний період (6–11 років) майже не змінились, і значення більшості з них зростає зі зниженням висоти над рівнем моря. У найвисокогірнішій популяції на Туркульській полонині більшість індивідуальних параметрів найнижчі, однак кількість генеративних пагонів на особину тут є однією з найвищих.

Дослідження чотирьох різних популяційних локусів на пол. Пожижевська (без антропогенного навантаження, під впливом скошування, на ґрунтовій дорозі та на узбіччі) виявили, що за час спостережень на ділянці, яку піддають скошуванню, значення індивідуально-групових показників *Ph. vagneri* зросли. Скошування протидіє заростанню лук конкурентними видами і призводить до збільшення кількості генеративних пагонів на особину та до зростання їхньої щільності. Порівняння двох сусідніх ділянок показало, що *Ph. vagneri* вразлива до сильного антропогенного впливу (на дорозі), внаслідок якого значно зменшуються індивідуально-групові параметри, особливо щільність генеративних рамет – у 2,5 рази, їхня кількість на особину – в 1,9 рази, а також висота генеративного пагона – в 1,6 рази.

Інтенсивне заростання висококонкурентними видами (такими як *Picea abies*, *Alnus viridis*, *Pinus mugo*, *Juniperus communis* subsp. *nana*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis villosa* та ін.) негативно впливає на *Ph. vagneri*, оскільки найсприятливішими для цього виду є лучні еколого-ценотичні умови.

Участь вегетативного розмноження є значною, оскільки для *Ph. vagneri* характерне утворення клонів. Насіння цього виду, зібране на різних гіпсометричних рівнях, не проростає у лабораторних умовах.

Встановлено, що щільність і висота генеративних пагонів, а також їхня кількість на особину є найінформативнішими ознаками у моніторингу популяцій *Ph. vagneri* для з'ясування тенденцій їхніх змін.

*Ключові слова:* *Phyteuma vagneri*, ендемік, індивідуально-групові параметри, динаміка популяцій, антропогенний вплив

*Phyteuma vagneri* A. Kern. (*Campanulaceae*) – східно-південнокарпатський ендемік, поширений в Україні та Румунії [14], трапляється переважно на гірських луках



субальпійського й альпійського поясів. Цей вразливий вид [3] в Українських Карпатах трапляється у межах висот 1350–1950 [5], тоді як у Румунії – у значно ширшому діапазоні: 1500–2400 м н. р. м. [14, 16]. Поширення *Ph. vagneri* в Україні охоплює різні гірські хребти: Східні Бескиди, Боржаву, Горгани, Свидовець, Чорногору, Чивчини та Мармарош.

Заростання висококонкурентними деревними, чагарниковими і трав'яними видами, яке відбувається протягом останніх десятиліть унаслідок демутацій рослинності та змін клімату, а також антропогенний вплив, який посилюється останніми роками з огляду на низку причин, становлять загрозу багатьом, а особливо рідкісним і ендемічним видам флори Українських Карпат. Це призводить до витіснення лучних видів із їхніх оселищ, зокрема, й *Ph. vagneri*. Тому дослідження реакції цих видів на згадані зміни та на зміни динаміки їхніх популяцій є особливо актуальними для збереження біорізноманіття.

Метою цієї роботи було дослідити параметри і динаміку популяцій *Ph. vagneri* у широкому висотному діапазоні в непорушених умовах і під антропогенним впливом. Такі дослідження популяцій цього виду раніше не проводили.

### Матеріали та методи

Дослідження проводили протягом 2014–2025 рр. у Чорногорі (Українські Карпати) в межах висот 1425–1855 м н. р. м.

Для отримання кількісних біометричних характеристик проаналізовано не менше 25 рослин у кожній популяції [7, 10]. Досліджено 3 популяції *Ph. vagneri*.

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

Щільність, самопідтримання та динаміку популяцій вивчали за усталеними методиками [2, 4, 8, 11–13, 15].

Представлено флористичний склад оселищ популяцій, а рясність видів, що трапляються разом з *Ph. Vagneri*, оцінено в балах за шкалою Ж. Браун-Бланке [6] стосовно оселища загалом.

Номенклатуру рослин подано за міжнародною базою Euro+Med [9].

Пророшування насіння проведено у чашках Петрі протягом 60 днів за кімнатного освітлення й температури (19–20 °C) (брали по 100 насінин на чашку у триразовій повторності) [1].

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

### Результати і їхнє обговорення

Досліджено параметри та динаміку популяцій *Ph. vagneri* в широкому висотному діапазоні, зокрема, біля нижньої та верхньої меж поширення цього виду, а також під антропогенним впливом у Чорногорі.

Розташування вивчених популяцій: полонина Туркульська, 1855 м н. р. м., 48°07'11" N, 24°32'42" E; котел Брескул-Пожигевська, 1535 м н. р. м., 48°09'03" N, 24°31'25" E; пол. Пожигевська, 1425 м н. р. м., 48°09'42" N, 24°32'24" E.

*Phyteuma vagneri* – трав'янистий кореневищний поліцентричний багаторічник. Гемікриптофіт, ентомофіл, анемохор, зоохор, мезофіт [5].

Видовий склад і рясність компонентів у досліджених локалітетах такі:

1. Пол. Туркульська, альпійська лука: *Phyteuma vagneri* – 1, *Helictochloa versicolor* – 2, *Juncus trifidus* – 2, *Ligusticum mutellina* – 2, *Podospermum roseum* – 2, *Pulsatilla alpina* – 2,

*Sesleria coerulans* – 2, *Vaccinium myrtillus* – 2, *Carex sempervirens* – 1, *Luzula alpinopilosa* – 1, *Rhododendron myrtifolium* – 1, *Anemonastrum narcissiflorum* – +, *Bistorta officinalis* – +, *Campanula alpina* – +, *Festuca airoides* – +, *Hypericum richeri* subsp. *grisebachii* – +, *Hypochaeris uniflora* – +, *Potentilla aurea* – +, *Scorzoneroides crocea* – +, *Silene vulgaris* – +.

II. Котел Брескул-Пожижевська, напівзаросла субальпійська лука: *Phyteuma vagneri* – +, *Calamagrostis villosa* – 3, *Rubus idaeus* – 2, *Alnus viridis* – 1, *Athyrium distentifolium* – 1, *Hypericum richeri* subsp. *grisebachii* – 1, *Juniperus communis* subsp. *nana* – 1, *Senecio ovatus* – 1, *Vaccinium myrtillus* – 1, *Achillea distans* subsp. *stricta* – +, *Aconitum moldavicum* – +, *Festuca rubra* – +, *Jacobaea subalpina* – +, *Knautia dipsacifolia* – +, *Laserpitium krapfii* – +, *Ranunculus lanuginosus* – +, *Rhinanthus sp.* – +, *Rumex rugosus* – +, *Thymus alpestris* – +, *Valeriana tripteris* – +.

III. Пол. Пожижевська, лука без антропогенного навантаження: *Phyteuma vagneri* – +, *Festuca rubra* – 4, *Agrostis capillaris* – 1, *Arnica montana* – 1, *Deschampsia cespitosa* – 1, *Hypochaeris uniflora* – 1, *Laserpitium krapfii* – 1, *Luzula luzuloides* – 1, *Achillea millefolium* – +, *Bistorta officinalis* – +, *Geum montanum* – +, *Gymnadenia conopsea* – +, *Homogyne alpina* – +, *Nardus stricta* – +, *Pilosella aurantiaca* – +, *Podospermum roseum* – +, *Potentilla aurea* – +, *Silene vulgaris* – +, *Soldanella hungarica* – +, *Solidago virgaurea* subsp. *minuta* – +, *Vaccinium myrtillus* – +.

IV. Пол. Пожижевська, лука під впливом скошування: *Phyteuma vagneri* – 2, *Festuca rubra* – 3, *Agrostis capillaris* – 2, *Vaccinium myrtillus* – 1, *Achillea millefolium* – +, *Arnica montana* – +, *Bistorta officinalis* – +, *Gymnadenia conopsea* – +, *Homogyne alpina* – +, *Hypericum maculatum* – +, *Laserpitium krapfii* – +, *Ligusticum mutellina* – +, *Phleum pratense* – +, *Pilosella aurantiaca* – +, *Podospermum roseum* – +, *Potentilla aurea* – +, *Ranunculus breyninus* – +, *Scorzoneroides crocea* – +, *Soldanella hungarica* – +, *Trifolium repens* – +.

V. Пол. Пожижевська, узбіччя полонинської ґрунтової дороги: *Phyteuma vagneri* – 1, *Festuca rubra* – 3, *Tussilago farfara* – 3, *Epilobium angustifolium* – 2, *Senecio ovatus* – 2, *Vaccinium myrtillus* – 2, *Achillea millefolium* – 1, *Deschampsia cespitosa* – 1, *Homogyne alpina* – 1, *Luzula sudetica* – 1, *Picea abies* – 1, *Potentilla aurea* – 1, *Ranunculus breyninus* – 1, *Rubus idaeus* – 1, *Thymus alpestris* – 1, *Hypericum maculatum* – +, *Laserpitium krapfii* – +.

VI. Пол. Пожижевська, на полонинській ґрунтовій дорозі: *Phyteuma vagneri* – +, *Deschampsia cespitosa* – 2, *Festuca rubra* – 1, *Ligusticum mutellina* – 1, *Ochlopoa annua* – 1, *Potentilla aurea* – 1, *Euphrasia rostkoviana* – +, *Homogyne alpina* – +, *Prunella vulgaris* – +, *Vaccinium myrtillus* – +.

Порівняльні дослідження популяцій *Ph. vagneri* через 6–11 років показали, що у непорушених умовах показники *Ph. vagneri* за цей час майже не змінились, а значення більшості з них зростає зі зниженням висоти над рівнем моря (див. таблицю).

Параметри генеративних рамет *Phyteuma vagneri* A. Kern. у різних умовах оселищ

Розташування оселищ, висота н. р. м., м	Рік досліджень	Висота пагона, см	К-сть листків, шт./паг.	Довжина низового листка, см	Ширина низового листка, см	Довжина черешка, см	К-сть генеративних пагонів/особ.	Щільність, рамет/м <sup>2</sup>
Пол. Туркульська, 1855	2014	21,0±1,7	11,0±0,6	3,0±0,1	1,1±0,08	3,3±0,2	3,5±0,2	4,4±0,2
	2025	22,5±1,8	11,7±0,7	3,1±0,1	1,0±0,07	3,5±0,2	3,4±0,2	5,0±0,4

Закінчення таблиці

Котел Брескул-Пожижевська, 1535	2015	38,4±2,6	13,5±1,0	5,4±0,4	1,4±0,1	4,3±0,3	2,2±0,1	3,6±0,1
	2025	35,5±2,2	10,7±0,6	4,4±0,3	2,4±0,1	5,8±0,4	2,3±0,1	4,0±0,2
Пол. Пожижевська, 1425	2019	45,6±3,2	11,0±0,8	3,6±0,2	2,2±0,1	6,6±0,5	2,2±0,1	3,8±0,3
	2025	46,0±3,4	12,0±0,9	4,5±0,3	2,4±0,1	7,0±0,5	2,2±0,1	4,0±0,3
Пол. Пожижевська, 1425 (під впливом скошування)	2019	30,0±2,0	11,0±0,7	3,3±0,2	2,0±0,1	5,6±0,4	3,3±0,2	7,3±0,3
	2025	49,1±3,5	11,8±0,7	5,5±0,4	3,5±0,2	13,4±1,0	3,7±0,2	10,2±0,6
Пол. Пожижевська, 1425 (на узбіччі дороги)	2025	38,5±2,5	9,0±0,5	4,9±0,3	2,9±0,2	7,9±0,6	2,8±0,1	7,1±0,3
Пол. Пожижевська, 1425 (на дорозі)	2025	24,0±1,3	7,7±0,3	4,1±0,3	2,1±0,1	5,3±0,4	1,5±0,1	2,9±0,1

У найвисокогірнішій популяції на пол. Туркульська більшість індивідуальних параметрів найнижчі, однак кількість генеративних пагонів на особину тут є однією з найвищих (див. таблицю). Це можна пояснити слабкою конкуренцією з боку інших компонентів угруповань, які в альпійському поясі утворюють невисокий травостій.

На полонині Пожижевська досліджено 4 різні ділянки: без антропогенного навантаження, під впливом скошування, на ґрунтовій дорозі та на її узбіччі.

Встановлено, що під впливом скошування параметри *Ph. vagneri* зросли за час, що минув, особливо: довжина черешка – у 2,4 раза, довжина і ширина низового листка – в 1,7 раза, висота генеративного пагона – в 1,6 раза, щільність генеративних рамет – в 1,4 раза. Слід зазначити, що щільність і кількість генеративних пагонів на особину тут є одними з найвищих (див. таблицю). Ця ділянка зазнає скошування протягом останніх років, це сприяло розмноженню *Ph. vagneri* тут, очевидно, через зменшення заростання і конкуренції. Крім того, скошування позитивно впливає на вегетативне розмноження, стимулюючи утворення нових пагонів. На рис. 1 і 2 видно зміни за 6 років.



Рис. 1. *Phyteuma vagneri* A. Kern. на пол. Пожижевська під впливом скошування (червень 2019 р.)

Якщо порівнювати ділянки на пол. Пожижевська під впливом скошування і без антропогенного навантаження, то видно, що скошування зумовлює до збільшення кількості генеративних пагонів на особину в 1,5–1,7 раза та їхньої щільності у 2–2,6 раза в різні роки, натомість решта показників є подібними.



Рис. 2. *Phyteuma vagneri* A. Kern. на пол. Пожижевська під впливом скошування (червень 2025 р.)

Порівняння двох ділянок, розташованих поруч, виявило, що на дорозі досліджені параметри *Ph. vagneri* є нижчими, ніж на її узбіччі, особливо щільність генеративних рамет (у 2,5 раза) і їхня кількість на особину (в 1,9 раза), а також висота генеративного пагона (у 1,6 раза) (див. таблицю). Подібна тенденція спостерігається і під час прокладання стежок. Це свідчить, що сильний антропогенний вплив, а саме витоптування, негативно позначається на індивідуально-групових параметрах *Ph. vagneri* (рис. 3).

Інтенсивне заростання висококонкурентними видами (такими як *Picea abies* (L.) H. Karst., *Alnus viridis* (Chaix) DC., *Pinus mugo* Turra, *Juniperus communis* subsp. *nana* Syme, *Vaccinium myrtillus* L., *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F.Gmel. та ін.) негативно впливає на *Ph. vagneri* і спричиняє витіснення цього виду, натомість найсприятливішими для нього є лучні умови. Це також призводить до відсутності придатних незадернованих мікролокусів серед рослинного покриву, які необхідні для приживання і розвитку проростків *Ph. vagneri*.

Участь вегетативного розмноження у самопідтриманні всіх популяцій є значною, оскільки цьому виду притаманне утворення клонів. Ми пророщували насіння *Ph. vagneri*, зібране на різних гіпсометричних рівнях, однак воно не проросло взагалі. Подібний результат підтверджено і в роботі І. В. Вайнагія (1962) – відсоток проростання *Ph. vagneri*, зібраного в Чорногорі, становив лише 0–5,75 %.



Рис. 3. *Phyteuma vagneri* A. Kern. на пол. Пожижевська на дорозі (червень 2025 р.)

Як видно з таблиці, *Ph. vagneri* загалом властива невисока щільність генеративних рамет, однак цей показник є наймінливішим. Найвищою вона є на пол. Пожижевська (під впливом скошування).

Встановлено, що щільність і висота генеративних пагонів, а також їхня кількість на особину, є найінформативнішими ознаками у моніторингу популяцій *Ph. vagneri* для з'ясування тенденцій їхніх змін.

Для збереження біорізноманіття і запобігання зникненню *Ph. vagneri* необхідно проводити низку активних заходів, а саме: запобігати заростанню лук (прорубувати дерева і чагарники), проріджувати травостій (скошувати) і дбати про наявність придатних незадернованих мікролокусів, необхідних для успішного приживання і розвитку проростків, а також зменшувати антропогенний вплив (зокрема, прокладати дороги і стежки).

Можна зробити висновок, що у діапазоні висот 1425–1855 м н. р. м. параметри *Ph. vagneri* досить мінливі. У не порушених умовах досліджені показники майже не змінилися за 6–11 років, і значення більшості з них зростає зі зниженням висоти над рівнем моря. Порівняння двох сусідніх ділянок на пол. Пожижевська виявило, що *Ph. vagneri* вразлива до сильного антропогенного впливу (на дорозі), внаслідок якого значно зменшуються значення індивідуально-групових параметрів. На ділянці, яку піддають скошуванню, індивідуально-групові показники *Ph. vagneri* зросли за період спостережень, очевидно, через зменшення заростання і конкуренції та завдяки стимулюванню вегетативного розмноження.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Вайнагіт І. В.* Вплив періодичного проморожування на проростання насіння деяких трав'янистих рослин Карпат // Наук. зап. Наук.-природозн. музею АН УРСР. 1962. Т. X. С. 45–54.

2. Дідух Я. П. Популяційна екологія. К.: Фітосоціоцентр, 1998. 192 с.
3. Зиман С. М., Гамор А. Ф. Ендемічні види судинних рослин у флорі Українських Карпат та питання генезису флори Карпат // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. 2009. Вип. 26. С. 172–179.
4. Царик Й. В., Малиновський К. А. Ценопопуляційний аналіз автотрофного блоку біогеоценозу *Duschekietum senecioso-pulmonariosum* // Укр. ботан. журн. 1987. Т. 44. № 1. С. 28–32.
5. Чоник В. І. Високогірна флора Українських Карпат. К.: Наук. думка, 1976. 269 с.
6. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Aufl. 2. Wien: Springer-Verlag, 1951. 581 S.
7. Chanell R. The conservation value of peripheral populations: the supporting science // Proceeding of the species at risk. Victoria, 2004. P. 1–17.
8. Elzinga C. L., Salzer D. W., Willoughby J. W., Gibbs J. P. Monitoring plant and animal populations: a handbook for field biologists. Oxford: Wiley-Blackwell, 2001.
9. Euro+Med PlantBase. <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/query.asp> (14.10.2025)
10. Greig-Smith P. Quantitative plant ecology. Berkeley, Los Angeles: University of California Press, 1992.
11. Guo Q., Taper M., Schoenberger M., Brandle J. Spatial-temporal population dynamics across species range: from centre to margin // Oikos. 2005. Vol. 108. P. 47–57.
12. Körner C. Alpine plant life – functional plant ecology of high mountain ecosystems. Heidelberg: Springer, 2003. 344 p.
13. Кyyак В. Н., Билонога В. М., Дmyтpакh Р. І. et al. Trends in plant population pattern changes under natural and man-induced ecosystem transformations of the high mountain zone in the Ukrainian Carpathians // Studia Biologica. 2015. Vol. 9. N 2. P. 169–180.
14. Meusel H., Jäger E. J. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Bd. III. Jena; Stuttgart; New York: G. Fischer Verlag, 1992. 650 S.
15. Neal D. Introduction to population biology. Ed. 2. Cambridge University Press, 2018. 412 p.
16. Pachschwöll C. Typification of Kerner names 8: *Phyteuma vagneri* A. Kern. (Campanulaceae) // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. 2013. Bd 115. S. 238–241.

Стаття надійшла до редакції 03.11.25

доопрацьована 26.11.25

прийнята до друку 28.11.25

**PARAMETERS AND POPULATION DYNAMICS OF *PHYTEUMA VAGNERI*  
A. KERN. (CAMPANULACEAE) UNDER DIFFERENT HABITAT CONDITIONS  
IN THE CHORNOHORA (UKRAINIAN CARPATHIANS)**

**V. Kobiv**

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

The parameters and population dynamics of the Eastern-Southern Carpathian endemic species *Phyteuma vagneri* A. Kern. under different habitat conditions in the Chornohora Mts (Ukrainian Carpathians) were studied. The studies were conducted during 2014–2025 in a wide altitudinal range in undisturbed conditions and under anthropogenic influence.

It was established that within the altitudes of 1425–1855 m a. s. l. the investigated parameters of *Ph. vagneri* (height of flowering shoots, number and size of leaves, number of flowering shoots per individual and their density) are rather variable. Under undisturbed conditions, the parameters of *Ph. vagneri* have hardly changed during the observation period (6–11 years) and the values of most of them increased with decreasing altitude above the sea level. In the high-altitude population on the Turkulska Polonyna, most individual parameters are the lowest, but the number of generative shoots per individual is one of the highest here.

Studies of 4 different population loci in the Pozhizhevska Polonyna (without anthropogenic impact, under the influence of mowing, at the roadside and on the road) revealed that in the locality subjected to mowing, individual and group parameters of *Ph. vagneri* have improved during the observation period. Mowing prevents the overgrowth of the locality and leads to an increase in the number of generative shoots per individual and their density. Comparison of two neighboring sites showed that *Ph. vagneri* is vulnerable to strong anthropogenic impact (on the road), as a result of which individual and group parameters significantly reduced, especially the density of flowering shoots – by 2.5 and their number per individual – by 1.9, as well as the height of generative shoots – by 1.6 times.

Intensive overgrowth by highly competitive species such as: *Picea abies*, *Alnus viridis*, *Pinus mugo*, *Juniperus communis* subsp. *nana*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis villosa*, etc. negatively affects *Ph. vagneri*, because grassland ecological and coenotic conditions are most favorable for this species.

The role of vegetative propagation is significant, because *Ph. vagneri* is a clonal species. Seeds of *Ph. vagneri* collected at different hypsometric levels do not germinate in the laboratory conditions.

It was found that the density, height of the flowering shoots, as well as their number per individual, are the most informative characteristics for monitoring of populations of *Ph. vagneri* to figure out the trends of their change.

*Keywords:* *Phyteuma vagneri*, endemic, individual and group parameters, population dynamics, anthropogenic impact

## ДЕЯКІ МІРКУВАННЯ ЩОДО ХАРАКТЕРНИХ РИС ОСЕЛИЩ ПОПУЛЯЦІЙ, А ТАКОЖ ПРО БІОТОПИ У РЕАЛЬНИХ УМОВАХ ЇХНЬОГО ІСНУВАННЯ

Й. Царик

*Львівський національний університет імені Івана Франка  
бул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна  
e-mail: j.v.tsaryk@gmail.com; yosyf.tsaryk@lnu.edu.ua*

Зроблено спробу більш детально розглянути організацію оселищ популяцій. Згідно з визначенням, оселище популяції – це рідне середовище для популяції живих організмів [13].

Класифікації оселищ популяцій поки що немає. Водночас популяції можуть бути континуальними, лінійними й ізольованими. Континуальні популяції є, переважно, великі за обсягом, у яких передача генетичного матеріалу відбувається за естафетним принципом; лінійні – можуть бути такими ж великими за обсягом, але їхній ареал нагадує стрічку; ізольовані – малі за обсягом, обмін генетичним матеріалом відбувається між особинами в межах популяцій. У системі класифікації біотопів оселища популяцій можна розглядати за принципом побудови японської ляльки-вкладанки (матрьошка). Це властиво, зокрема, для дрібних за розміром особин, яким притаманні мікрооселища. Прикладом мікрооселищ можуть бути невеликі за обсягом водойми (калюжі), дупла птахів, нори мишоподібних гризунів тощо. Складною є структура оселищ метапопуляцій (популяції популяцій). Оселища в межах метапопуляцій можуть виконувати функції накопичувачів “постачальників” особин; місця вже вільних від особин і місця потенційно придатних до заселення. Оселища популяцій екоотопів виконують функцію каналів обміну генетичним матеріалом і місцем адаптаційних перебудов особин (крайовий ефект). На особливу увагу заслуговують оселища як «екологічні пастки». До цієї групи оселищ можна залучити такі, які за низкою ознак придатні для заселення особинами, але в них немає одної або більше умов, необхідних для нормальної життєдіяльності особин (наприклад, високий рН ґрунту, вміст у ньому пестицидів, наявність хижаків, паразитів тощо).

Зникнення видів – це насамперед втрата оселищ їхніх популяцій. Тому призупинення зникнення видів має базуватися на їхньому комплексному фундаментальному вивченні.

*Ключові слова:* популяція, метапопуляція, класифікація оселищ, “екологічна пастка”, крайовий ефект

У нашій статті «Трансформація оселищ і її вплив на зообіоту» було звернуто увагу на потребу глибшого вивчення структурно-функціональної організації оселищ популяцій і їхніх змін у часі залежно від трансформації довкілля [4].

Власне, в цій статті ми зробили спробу детальніше розглянути структурно-функціональну організацію оселищ, застосовуючи для цього результати узагальнень, зроблені нами і відомим фінським дослідником Іллкою Ганскі [12].

Згідно з визначенням, «оселище» Іллки Ганскі – це рідне середовище для популяцій живих організмів. Власне, це визначення оселища ми взяли за основу для обговорення



його характерних рис. Водночас трактувань терміна «оселище» (habitat) є багато [10]. В Україні опубліковано Рекомендації щодо впровадження Директиви про оселище Європейського Союзу [1], а також Національний каталог біотопів України [2] та перелік «Оселища України за класифікацією EUNIS» [3].

В українській екологічній і природоохоронній літературі термін «оселище» вживають без додаткових пояснень. На мою думку, розуміння терміна «оселище» доцільно розглядати у двох аспектах: перший – як середовище життя популяцій виду або виду, представленого однією популяцією; другий – як синонім терміна «біотоп» [14]. Цей аспект розуміння оселища як біотопу досить повно проаналізований, і його широко застосовують у вітчизняній екологічній і природоохоронній літературі.

Ми ж основну увагу, як вже згадувалося, присвячуємо оселищам популяцій. Популяції за своєю просторовою структурою можуть перебувати в діапазоні від слабо гетерогенних до сильно гетерогенних, а також можуть бути континуальними, лінійними, ізольованими.

Не менш важливою в аспекті вивчення оселищ є їхня класифікація. Слід звернути увагу на те, що класифікації оселищ популяцій немає в літературі (принаймні мені вона не відома). Що стосується класифікації складових біотопів – біоценозів, – то вона інтенсивно розвивається з часу появи її першої версії [9]. Роберт Бейлі за основу цієї класифікації взяв структуру рослинності. Цю ідеологію було використано в концепції (Natura 2000) [8]. Слід звернути увагу на те, що сучасні класифікації біотопів мають насамперед природоохоронний характер.

Як ми вже згадували, класифікації оселищ популяцій поки що немає, але постає питання, як конкретне оселище вписується у систему класифікацій біотопів. З цією метою Ілка Ганскі (2010) пропонує використати принцип японської ляльки-вкладанки (матрьошки). Наприклад, оселище жука-трухляка (*Pytho kolwensis*) входить до складу біотопів Бореальний ліс; груп Смерековий ліс; біотоп – смерековий заболочений ліс із поваленими стовбурами, які перебувають на різних стадіях розкладу; оселище жука – повалений стовбур смереки, який лежить над поверхнею ґрунту. Певна стадія деструкції флоєми під відпалюю корою – конкретне оселище жука-трухляка (*Pytho kolwensis*). Подібний принцип ідентифікації оселища популяції конкретного виду в системі біотопів можна застосовувати і для інших безхребетних та мохів.

Незважаючи на те, що ми поки що не можемо класифікувати оселища популяцій, ці оселища забезпечують специфічні функції життєдіяльності популяцій. Розглянемо цей випадок на прикладі метапопуляцій (популяції-популяцій). Оселища часткових популяцій можуть у системі метапопуляції виконувати різні функції [11, 7]. Популяції, а відтак і їхні оселища, можна поділити на дві категорії: неперервні (континуальні) та фрагментовані (ізольовані). У метапопуляції переважають фрагментовані оселища, між якими є певний обмін генетичним матеріалом. З демографічної позиції оселища можуть бути «джерелами» потомства або його «накопичувачами», вони також можуть бути потенційними для заселення особинами, а також і такими, які вже втратили цю здатність. Таким чином, на рівні метапопуляцій можна виявити систему оселищ, які різняться абіотичними і біотичними складовими та сприяють росту чисельності особин або навпаки.

Однією з глобальних причин руйнування оселищ популяцій є фрагментація ландшафтів (ландшафтних екосистем, за М. Голубцем (2000)). Фрагментація ландшафтів може не впливати на оселища дрібнорозмірних видів і навпаки, призвести до їхньої втрати для великорозмірних (копитні, хижі тощо).

Взагалі, наслідки фрагментації ландшафтів щодо зміни оселищ популяцій до кінця невідомі через обмаль фактичних даних, а також через приналежність видів до різних життєвих стратегій [5].

Не менш важливим аспектом є вивчення оселищ популяцій видів, які трапляються в екотонних екосистемах [6]. Екотонні екосистеми сформовані з абіотичних і біотичних компонентів, представлених популяціями видів, для яких властива широка екологічна валентність щодо вологи, температури, вмісту у ґрунті хімічних елементів тощо. Фактично оселища таких популяцій є “транспортерами” репродуктивних зачатків (особин) у просторі.

Ще один аспект вивчення оселищ – це мікрооселища. У природі широко трапляються трупні тварин, їхні екскременти, гниючі залишки рослин, малі водойми тощо. Власне, в таких оселищах особини знаходять захисток і поживу. На відміну від оптимальних або близьких до оптимальних умов у великих за розміром оселищах, існування особин у мікрооселищах залежить від часу їхнього існування. Дослідження існування мікрооселища та макрооселища є актуальним завданням для глибшого розуміння існування різноманіття живого, а також підґрунтям для встановлення наслідків втрати великих оселищ під час їхньої фрагментації. Вчення про мікрооселища дає нам підстави зробити припущення, що в індивідуальних консорціях автотрофних і гетеротрофних організмів мероконсорції (консорції органів: листки, квіти, печінка та інші) є середовищами, які забезпечують життєдіяльність опилювачів, фітофагів, паразитів та інших організмів.

Ще один важливий аспект вивчення оселищ популяцій – це наявність у природі т. зв. екологічних пасток – місць, які за низкою факторів можуть бути подібними до місць, властивих групам особин конкретного виду. Внаслідок природного добору особини рослин і тварин адаптуються до конкретних умов середовища, які переважно й обирають для себе. У той же час придатні для заселення особинами місця за окремими параметрами можуть бути змінені (інша кислотність ґрунту, відсутність кормових об’єктів тощо), а це негативно впливає на розвиток організмів [16]. Цей процес масово спостерігаємо за умов людської діяльності (сільськогосподарської, лісогосподарської тощо).

З проблемою дослідження оселищ тісно пов’язане також питання їхнього крайового ефекту. Фактично крайовий ефект з’являється у разі знищення людиною екотопів [15, 17]. Це призводить до втрати синергічного ефекту від тісної взаємодії через екотони різних екосистем (ліс – лука; лука – орне поле; водойма – прибережні фітоценози тощо), до зникнення унікальних за структурою та функцією лінійних екосистем.

Виходячи з того, що втрата оселищ (розмір, якість тощо) є однією із важливих причин вимирання популяцій, а відтак і видів, постає як теоретичне, так і практичне завдання встановити зв’язок між цими двома процесами та виявити межу трансформації середовища, за якою починається каскад смертей особин. Встановлення такої межі могло би суттєво вплинути на прийняття рішень щодо експлуатації тих чи інших біотичних ресурсів і на відновлення довкілля України після війни з росією.

Підводячи загальний підсумок, констатуємо: проблема оселищ популяцій, їхньої структури, стійкості до змін, здатності до відновлення потребує пильної уваги біологів, генетиків, природоохоронників і математиків, здатних моделювати біологічну сутність живого.

Ми переконані, що збереження біоти – це насамперед збереження її оселища (Біосфери), починаючи з мікрооселищ і закінчуючи мегаекосистемою нашої Землі. Виникає крайня необхідність в осмисленні парадигми збереження живого на Землі у

всіх його середовищах, а не лише в резерватах (національних парках, заповідниках, заказниках тощо). На мою думку, концепція резерватів не забезпечує збереження біоти у всіх її проявах. Уся наша Біосфера мала би бути оголошена резерватом живого.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Зінгстра Г., Костюшин В., Проць Б.* та ін. Рекомендації щодо впровадження в Україні Директиви про оселища Європейського Союзу: стратегічний план дій (2012–2020). Львів: ЗУКЦ, 2012. 60 с.
2. Національний каталог біотопів України / за ред. А. А. Куземко, Я. П. Дідуха, В. А. Онищенко, Я. Шеффера. К.: ФОП Клименко Ю. Я., 2018. 442 с.
3. *Онищенко В. А.* Оселища України за класифікацією EUNIS / В. А. Онищенко. К.: Фітосоціоцентр, 2016. 56 с.
4. *Царик Й., Решетило О., Іванець О.* та ін. Трансформація оселищ і її вплив на зообіоту // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2024. Вип. 91. С. 55–64.
5. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / за ред. М. Голубця, Й. Царика. Львів: Євросвіт, 2001. 160 с.
6. *Царик Й. В.* Деякі завдання з вивчення екотонів // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2003. Вип. 33. С. 60–64.
7. *Царик Й. В., Кияк В. Г.* Метапопуляційна структура видів рослин високогір'я Карпат // Екологія та ноосферологія. 2005. Т. 16. № 1–2. С. 5–12.
8. *Anonymous O.* Interpretation manual of European Union habitats. Eur. 15/2, October 1999. European Commission, DG. Environment., 1999.
9. *Bailey R. G.* Ecoregions of the Continents. Washington, D.C.: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, 1989.
10. *Dennis R.L.H., Shreeve T. G., Van Dyck H.* Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint // Oikos. 2003. Vol. 102. P. 417–426.
11. *Hanski I.* Metapopulation dynamic // Nature. 1998. Vol. 396. P. 41–49.
12. *Hanski I.* The shrinking world: ecological consequences of habitat loss. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, 2005. 307 p.
13. *Hanski I.* Metapopulations and spatial population processes. In: S. A. Levin (Ed.). The Princeton guide to ecology. Princeton University Press, 2009. P. 177–185.
14. *Hutchinson G. E.* A Treatise on Limnology. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton. N.Y.: Wiley, 1967. Vol. 2. 1115 p.
15. *Kivistö L., Kuusinen M.* Edge effects on the epiphytic lichen flora of *Picea abies* in middle boreal Finland // The Lichenologist. 2000. Vol. 32 (4). P. 387–398.
16. *Schlaepfer M. A., Runge M. C., Sherman P. W.* Ecological and evolutionary traps // Trends Ecol. Evol. 2002. Vol. 17. P. 474–480.
17. *Tomimatsu H., Ohara M.* Effects of forest fragmentation on seed production of the understory herb. *Trillium camschatcense* // Conservation Biology. 2002. Vol. 16 (5). P. 1277–1285.

Стаття надійшла до редакції 07.10.25

доопрацьована 05.11.25

прийнята до друку 06.11.25

---

**REFLECTIONS ON THE SPECIFIC TRAITS OF POPULATION HABITATS  
AND BIOTOPES IN REAL CONDITIONS OF THEIR EXISTENCE**

---

**J. Tsaryk**

*Ivan Franko National University of Lviv  
4, Hrushevkyi St., Lviv 79005, Ukraine  
e-mail: j.v.tsaryk@gmail.com; yosyf.tsaryk@lnu.edu.ua*

This article attempts a detailed examination of the organization of population habitats. According to Hanski (2009), a population habitat is defined as the native environment for population of living creatures. Currently, there is no established classification of such habitats. However, populations may be continual, linear, or isolated. Continual populations mostly are large and characterized by relay-like genetic exchange; linear ones may also be large in numbers, but, typically, they occupy ribbon-like ranges; isolated populations in contrast are small, both in numbers and areas, having the genetic exchange only among the individuals of the same population. In the context of biotope classification, population habitats can be conceptualized using the principle of nested structures, similar to Japanese nesting dolls (matryoshka). This is especially relevant for small-sized organisms who inhabit microhabitats. The examples of microhabitats may include small water bodies (puddles), bird tree-holes or nests, rodent burrows etc. The structure of metapopulation (population of populations) habitats is particularly complex. Within metapopulations, habitats may serve as reservoirs or “sources” of individuals, vacant areas, and potentially suitable sites for colonization. Habitats within ecotopes usually serve as channels for genetic exchange and as sites for adaptive restructuring of individuals (edge effect). Special attention is given to habitats acting as “ecological traps.” These are environments that appear to be suitable for colonization based on certain traits, but lacking one or more specific (critical) factors which are necessary for normal individual life-style (e.g., high soil pH level, presence of pesticides in soil, the overabundance of various predators or parasites). The disappearance of species is primarily linked to the loss of their population habitats. Therefore, halting species extinction must be based on a comprehensive and fundamental study of these habitats.

*Keywords:* population, metapopulation, habitat classification, “ecological trap”, edge effect

**НОВІ АСПЕКТИ ВИВЧЕННЯ ОСЕЛИЩ ТВАРИН  
У ЗАХІДНОМУ РЕГІОНІ УКРАЇНИ**

**Й. Царик<sup>1</sup>, О. Решетило<sup>1,2</sup>, А. Бокотей<sup>1,3</sup>, О. Гнатина<sup>1</sup>, О. Іванець<sup>1</sup>, М. Марців<sup>1</sup>,  
К. Назарук<sup>1</sup>, С. Питель-Гута<sup>1</sup>, І. Царик<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Львівський національний університет імені Івана Франка

вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

<sup>2</sup>Інститут екології Карпат НАН України

вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна

<sup>3</sup>Державний природознавчий музей НАН України

вул. Театральна, 18, Львів 79008, Україна

e-mail: [ostap.reshtylo@lnu.edu.ua](mailto:ostap.reshtylo@lnu.edu.ua)

У статті запропоновано й обґрунтовано поняття мікро- та мегаоселища, а також розглянуто їхнє значення для тварин. Зосереджено увагу на співвідношенні понять «біотоп» і «оселище», вказано на відмінності між ними. На прикладі різних ознак модельних таксонів тварин показано їхню залежність від характеру і динаміки оселищ, їхньої специфіки тощо. Зокрема, виявлено якісні та кількісні відмінності складу угруповань планктонних ракоподібних у різних за ступенем трансформації оселищах природоохоронних територій і антропогенного ландшафту, їхню приналежність до певних типів біотопів. Рийні оси родин *Scabronidae* та *Sphécidae* теж виявляють певний оселищний розподіл, за якого найвище видове різноманіття (44 види) характерне для біотопу соснових лісів на піщаних ґрунтах зі значною кількістю лишайників. Поселення ж ос у порожніх стеблах рослин і відмерлій деревині розглядаємо як приклад використання мікрооселищ у межах окремих біотопів. Рекреаційний і демутаційний чинники впливу на оселища тварин виявилися найбільш значущо негативними у випадку земноводних (карпатський і альпійський тритони) на теренах природоохоронних територій Українських Карпат. Серед оселищ орнітофауни міста, які об'єднані поняттям «мегаоселище», найбільшої уваги щодо збереження заслуговують старі парки та цвинтарі, де видове різноманіття птахів найвище (до 60 видів). Цьому сприяє наявність у них водойм, старих дерев і порівняно низький рівень антропогенного впливу. Склад гніздових матеріалів і супутнє населення гнізд птахів теж детально розглянуто в контексті характеристики мікрооселищ. Так, у трансформованому та засміченому побутовими відходами середовищі птахи вибірково використовують їх для будівництва гнізд навіть за достатньої кількості природних матеріалів. Виявлено також, що гнізда горобцеподібних птахів придатні для заселення колемболами. Гнізда слугують для колембол мікрооселищами, оскільки складаються з природних матеріалів, подібних до лісової підстилки. Аналіз раціону та локалізації екскрементів риси на Поліссі показав, що вони найчастіше містять залишки сарни європейської і трапляються у біотопах соснових лісів. Взаємозв'язок між зміною оселища в часі за умови демутації та станом популяції на прикладі двох видів мурашок (*Lasius niger* і *L. flavus*) показав, що з плином сукцесійних змін спершу повільний, а згодом різкий приріст чисельності мурашок припиняється, і з часом заселеність мурашників починає істотно знижуватися.

*Ключові слова:* біотоп, тварини, мікрооселище, мегаоселище, Захід України

Цю роботу ми розглядаємо як продовження досліджень оселищ тварин [1, 2, 17]. Нагадуємо, що під терміном **оселище** ми розуміємо життєвий простір популяції (виду). Таке розуміння узгоджується з поняттям, якого дотримувався Іллка Ганські [25, 26]. Водночас ми застосовуємо національну природоохоронну класифікацію біотопів, яка за своєю суттю націлена на збереження оселищ [9].

Загальною рисою біотичних систем є те, що системам вищого рівня ієрархії підпорядковані системи нижчого рівня. Наприклад, для природного смерекового лісу характерні відмерлі стовбури смерек (*Picea abies* L.), невід'ємним компонентом пасовищних систем є екскременти копитних тварин, заселені комахами та їхніми личинками, малі астатичні водойми є осередками гідробіонтів. Саме у таких оселищах формуються умови для існування організмів протягом усього їхнього життєвого циклу або якогось із його етапів. У будь-якому біотопі є оселища популяцій багатьох видів.

Можна зробити припущення, що мікрооселище – місце життя популяцій малорозмірних видів. Тваринне населення таких мікрооселищ може бути різноманітнішим за видовим складом, ніж класичні оселища, наприклад, луки, де регулярно скошують траву. Мікрооселища значно різняться за часом існування. Наприклад, екскременти копитних існують лічені тижні, а вік прісноводних джерел може налічувати сотні років. Слід також звернути увагу на те, що у природі зазвичай немає прямої залежності – великі за площею оселища не завжди містять велику кількість мікрооселищ. Проблема існування мікрооселищ і їхнього значення у функціонуванні екосистем перебуває лише на початковому етапі дослідження як у теоретичному, так і у практичному аспектах.

Що стосується мегаоселищ, то вони зазвичай характерні для таких видів тварин, яким властива метапопуляційна структура: птахи, деякі дрібні ссавці, комахи, які активно літають, тощо. За своєю просторовою структурою мегаоселище – це сукупність оселищ часткових популяцій (метапопуляція), між якими є обмежений обмін генетичним матеріалом [16, 24, 30]. Доведено, що вимирання метапопуляцій відбувається у разі руйнування оселищ часткових популяцій або у разі втрати здатності до обміну генетичною інформацією між особинами, які їх населяють.

### **Матеріал і методи**

Збір матеріалу проводили як у наземних, так і у водних екосистемах на теренах природо-заповідного фонду України (Рівненський природний заповідник, Шацький національний природний парк, Карпатський національний природний парк тощо), а також в околицях міста Львова. Характеристика цих природо-заповідних територій достатньо повно описана у різних джерелах [6, 12, 13, 15, 18, 35–37].

Під час виконання роботи застосовано загальнозоологічні методи, які стосувалися таксономії тварин, встановлення чисельності особин, характеру їхньої поведінки тощо [3, 10, 14, 19–21, 23, 27, 31, 34].

### **Результати і їхнє обговорення**

Натурні дослідження свідчать про трансформацію оселищ різних видів тварин і їхніх екологічних груп, зокрема, гідробіонтів, на теренах як об'єктів природо-заповідного фонду (Шацький НПП, Рівненський ПЗ), так і антропогенного ландшафту ( водойми околиць Львова). Матеріалом для гідробіологічних досліджень були збори зоопланктону, які проводили у квітні, травні, жовтні та листопаді 2024 р. на території Карасинського, Білоозерського, Більського, Грабунського, Старосільського та Північного

природоохоронного науково-дослідного відділення (ПНДВ) Рівненського природного заповідника. Загалом відібрано 21 гідробіологічну пробу. Встановлено приналежність досліджуваних оселищ до певних категорій біотопів згідно з переліком Національного каталогу біотопів [9]. У Рівненському природному заповіднику отримано такі результати:

В1.1.1. Оліготрофні водойми з макрофітною рослинністю (Білоозерське ПНДВ оз. Біле). Найчастіше траплявся вид гіллястовусих раків *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller, 1785). Співвідношення основних систематичних груп зоопланктерів – 1 % коловертки, 94 % гіллястовусі раки та 5 % веслоногі раки. Індекс Шеннона становив 1,4. У трофічній структурі зоопланктонних угруповань переважали первинні та вторинні фільтратори.

В1.1.2. Мезотрофні та евтрофні водойми з макрофітною рослинністю (Карасинське ПНДВ оз. Тухове; кв 28 вид 13, стариця р. Льва витік з оз. Тухове; оз. Сомино). Найчастіше траплялися види гіллястовусих раків *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller, 1785) та веслоногих раків *Thermocyclops crassus crassus* (Fischer, 1853). Співвідношення основних систематичних груп зоопланктерів – 3 % коловертки, 79 % гіллястовусі раки та 18 % веслоногі раки. Індекс Шеннона становив 1,8. У трофічній структурі зоопланктонних угруповань переважали первинні фільтратори.

В1.1.4. Дистрофні водойми з макрофітною рослинністю (Карасинське ПНДВ кв 1 вид 18, витік каналу з болота; кв 22 вид 14 брід; кв 64 вид 1 канал; кв 22 вид 27; Північне ПНДВ кв 47 вид 1 гідропост). Найчастіше траплялися види гіллястовусих раків *Chydorus latus* Sars, 1862 та веслоногих раків *Eucyclops (Macrurocyclops) macrurus* (Sars G.O., 1863). Співвідношення основних систематичних груп зоопланктерів – 62 % гіллястовусі раки та 38 % веслоногі раки. Індекс Шеннона становив 1,2. У трофічній структурі зоопланктонних угруповань переважали первинні та вторинні фільтратори, також виділялися і збирачі.

В3.2.2. Мезотрофні та евтрофні водотоки з повільною течією (Грабунське ПНДВ кв 7 (канал р. Рибниця); кв 15 (канал р. Рибниця), на містку; кв 13 (канал р. Рибниця); кв 15 вид 18 (канал р. Рибниця); Карасинське ПНДВ р. Льва (каналізована) на межі РПЗ; Білоозерське ПНДВ кв 53 вид 43 (р. Лоток (міст) гідропост); Старосільське ПНДВ кв 18 вид 29 (канал (брід)). Найчастіше траплявся вид гіллястовусих раків *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller, 1785). Співвідношення основних систематичних груп зоопланктерів – 5 % коловертки, 83 % гіллястовусі раки та 12 % веслоногі раки. Індекс Шеннона становив 1,3. У трофічній структурі зоопланктонних угруповань переважали вторинні фільтратори.

Б4.1. Оліготрофні сфагнові болота (Північне ПНДВ кв 23 вид 1 осоково-сфагнове болото). Найчастіше траплялися представники веслоногих раків, яких не вдалося ідентифікувати. Співвідношення основних систематичних груп зоопланктерів – 36 % гіллястовусі раки та 64 % веслоногі раки. Індекс Шеннона становив 1,1. У трофічній структурі зоопланктонних угруповань переважали вторинні фільтратори.

Б4.2. Мочажини (Більське ПНДВ кв 34 (гідропост (місток)). Найчастіше траплявся вид гіллястовусих раків *Chydorus ovalis* Kurz, 1875. Співвідношення основних систематичних груп зоопланктерів – 1 % коловертки, 97 % гіллястовусі раки та 2 % веслоногі раки. Індекс Шеннона становив 1,5. У трофічній структурі зоопланктонних угруповань переважали вторинні фільтратори.

Д1.7.1. Евтрофні болота з ярусом вільхи чорної або берези (Карасинське ПНДВ кв 74 вид 7 (гідропост (канал)); Північне ПНДВ кв 56 вид 4 (боброва загата серед перехідного болота)). Найчастіше траплявся вид веслоногих раків *Eucyclops (Eucyclops) serrulatus*

*serrulatus* (Fischer, 1851). Співвідношення основних систематичних груп зоопланктерів – 36 % гіллястовусі раки та 64 % веслоногі раки. Індекс Шеннона становив 0,7. У трофічній структурі зоопланктонних угруповань переважали вторинні фільтратори та збирачі.

Д2.2.3. Сирі ліси сосни звичайної (Карасинське ПНДВ кв 63 вид 18 (гідропост (канал)). Найчастіше траплялися представники веслоногих раків, яких не вдалося ідентифікувати, та *Daphnia pulex* Leydig, 1860. Співвідношення основних систематичних груп зоопланктерів – 33 % гіллястовусі раки та 67 % веслоногі раки. Індекс Шеннона становив 1,3. У трофічній структурі зоопланктонних угруповань переважали первинні фільтратори.

Загалом, у досліджуваних водоймах зареєстровано 53 види зоопланктерів у такому співвідношенні основних систематичних груп: Rotifera – 3, Cladocera – 30, Copepoda – 20 видів. Таким чином, на підставі досліджень бачимо, що чим трансформованіша водойма, тим більш специфічною стає структура її зоопланктонних угруповань.

Встановлено також, що оселища озер Пулемцьке та Люцимер на території Шацького НПП, а також оселища водойми Глинна Наварія, яка за своїми гідрологічними характеристиками є водосховищем руслового типу і розташовується на території антропогенного ландшафту неподалік Львова, мають свою характерну фауністичну структуру зоопланктонних угруповань. Зокрема, в озерах ШНПП зареєстровано 24 види гіллястовусих раків, які належать до 4 рядів (*Haplopoda*, *Ctenopoda*, *Anomopoda*, *Onychopoda*), 7 родин (*Leptodoridae*, *Sididae*, *Daphniidae*, *Moinidae*, *Bosminidae*, *Chydoridae*, *Polyphemidae*), 17 родів (*Leptodora*, *Diaphanosoma*, *Sida*, *Ceriodaphnia*, *Daphnia*, *Scapholeberis*, *Moina*, *Bosmina*, *Alonella*, *Chydorus*, *Pseudochydorus*, *Pleuroxus*, *Acroperus*, *Alona*, *Graptoleberis*, *Rhynchotalona*, *Polyphemus*) і 6 підродів (*Daphnia*, *Moina*, *Exomoina*, *Bosmina*, *Eubosmina*, *Alonella*). У структурі кладоцероценозу виділено 1 трибу (*Alonini*) та 4 підродини (*Daphniinae*, *Scapholeberinae*, *Chydorinae*, *Aloninae*).

Найбільше таксономічне різноманіття належить ряду *Anomopoda*: 29 таксономічних одиниць надвидового рангу. З урахуванням цього показника ряд *Ctenopoda* менш різноманітний: 3 таксономічні одиниці надвидового рангу. Найменша різноманітність властива рядам *Haplopoda* й *Onychopoda* (2 таксономічні одиниці надвидового рангу).

З урахуванням таксономічних одиниць, що характеризують ранг роду, найбільш різноманітна родина *Chydoridae*, яка містить 8 родів (*Alonella*, *Chydorus*, *Pseudochydorus*, *Pleuroxus*, *Acroperus*, *Alona*, *Graptoleberis*, *Rhynchotalona*). Меншою різноманітністю відзначається родина *Daphniidae* – 3 роди: *Ceriodaphnia*, *Daphnia*, *Scapholeberis*. Чотири родини містять лише по 1 роду: *Leptodoridae* (рід *Leptodora*), *Moinidae* (рід *Moina*), *Bosminidae* (рід *Bosmina*), *Polyphemidae* (рід *Polyphemus*). Родина *Sididae* об'єднує 2 роди: *Diaphanosoma* і *Sida*.

Дві родини містять по 2 підродини: *Daphniidae* (підродини *Daphniinae* і *Scapholeberinae*) та *Chydoridae* (підродини *Chydorinae* і *Aloninae*). Родини *Leptodoridae*, *Sididae*, *Moinidae*, *Bosminidae*, *Polyphemidae* не представлені підродинами. Родина *Chydoridae* представлена також однією трибою (*Alonini*). Ця таксономічна категорія об'єднує близькі роди цієї родини (*Acroperus*, *Alona*, *Graptoleberis*, *Rhynchotalona*).

В оз. Пулемцьке зареєстровано 19 видів, в оз. Люцимер – 18 видів. У кладоцероценозах досліджуваних озер 13 видів – спільні. Індeksi подібності фаун Жаккара, Сьоренсена та Маунтфорда, розраховані для кладоцероценозів озер, становлять відповідно 54, 70 і 13.

У водоймі Глинна Наварія (Щирецьке водосховище) досліджували таксономічну структуру та фауну оселищ веслоногих раків (Copepoda), де зареєстровано 10 видів:



*Diaptomus (Diaptomus) castor* (Jurine, 1820), *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888), *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853), *Diacyclops languidus* (G. O. Sars, 1863), *Cyclops furcifer* (Claus, 1857), *Cyclops strenuus* Fischer, 1851, *Cyclops vicinus* Ulianine, 1875, *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Metacyclops gracilis* (Lilljeborg, 1853), *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853).

Означені видові таксони належать до 2 рядів (Calanoida, Cyclopoida), 2 родин (Diaptomidae, Cyclopidae), 2 підродин (Diaptominae, Cyclopinae), 8 родів (*Diaptomus*, *Eudiaptomus*, *Acanthocyclops*, *Diacyclops*, *Cyclops*, *Mesocyclops*, *Metacyclops*, *Thermocyclops*), 1 підроду (*Diaptomus*). Більше таксономічне різноманіття належить ряду Cyclopoida (8 таксономічних одиниць надвидового рангу).

Враховуючи представленість домінантних видів зоопланктону в оселищах різноманітних рослинних формацій, спостерігаємо такі закономірності: у формації осоки гострої (*Carex acuta* L.) провідними видами є *Ceriodaphnia pulchella* і *Moina brachiata*, у вегетаційній зоні елодеї канадської (*Elodea canadensis* Michx.) переважають угруповання *Chydorus sphaericus*, у рослинному комплексі рогузу широколистоного (*Typha latifolia* L.) ключовим компонентом зоопланктону є *Bosmina longirostris*. У заростях рдесника (*Potamogeton* sp.) перевагу в розвитку отримують популяції *Alonella nana*, а там, де переважає очерет (*Phragmites* sp.), найпоширенішим є *Simocephalus vetulus*. Подібна закономірність спостерігається і у формації спірогіри (*Spirogyra* sp.).

Таким чином, оселища зоопланктерів в озерах Пулемецьке та Люцимер на території ПЗФ (Шацький національний природний парк) та на території антропогенного ландшафту (Глинна Наварія) становлять особливу цінність і є важливими для збереження означених гідроекосистем. Отримані дані в подальшому допоможуть окреслити динаміку мікроклімату і тенденції її змін за сучасних умов.

На території Рівненського ПЗ ми проводили також вивчення оселищного розподілу рийних ос родин Crabronidae та Sphesidae. Так, на території шести ПНДВ за допомогою пасток Маріке встановлено, що найбільше видове різноманіття ос (44 види) характерне для біотопу Д2.2.1 – індекс Маргалефа становить 8,32. Цей тип біотопу представлений оселищем ос у сосновому лісі на піщаних ґрунтах зі значною кількістю лишайників. Тут зареєстровано 3 особини сфекса рудого (*Sphex funerarius* Gussakovskiy, 1934 = *Sphex rufocinctus* Gussakovskiy, 1934), який є видом Червоної книги України [11]. Власне оселищем для виявленого виду є ділянки з явно вираженим піщаним ґрунтом. Натомість, види, що гніздяться в деревині чи в порожніх стеблах рослин, зареєстровані лише в окремих біотопах, а саме: В4.1.2 – прибережні злаково-різнотравні зарості вздовж водотоків; Д1.7.1 – евтрофні болота з ярусом вільхи чорної або берези, Д2.2.3 – сирі соснові ліси. Найменше представників досліджуваних родин рийних ос було в біотопі Б2.1.1 – осокові карбонатні болота без сфагнових мохів, де індекс Маргалефа становить 0,51). Приклад поселення ос у порожніх стеблах рослин чи відмерлій деревині слід розглядати як використання мікрооселищ, котрі є складовими частинами окремих біотопів.

Для характеристики оселищ земноводних використано такі критерії: площа, глибина, прозорість водойми, її затінення, щільність дорослих особин, характер впливу природних і антропогенних чинників. На основі зміни цих критеріїв вдалося виявити відмінності й тенденції до змін у популяціях земноводних за умов як антропопресії, так і резерватогенних та кліматогенних змін у регіоні Чорногори (Карпатський НПП і Карпатський БЗ). Дослідними ділянками обрано різні типи астатичних водойм у межах різних ландшафтів із різним характером і ступенем демуаційної й рекреаційної трансформації. Усі вони є репродуктивними оселищами популяцій трьох видів земноводних: тритона карпатського

*Lissotriton montandoni*, тритона альпійського *Ichthyosaura alpestris*, жаби трав'яної *Rana temporaria*.

Отже, перша група досліджуваних репродуктивних оселищ, яка представлена невеликими за площею і глибиною астатичними водоймами зі значним рівнем рекреаційного впливу (1200 м н. р. м., КНПП) має тривалу тенденцію до зниження кількості водойм – на сьогодні їх не більше десятка. Головною причиною цього є антропоічний чинник – паркування автотранспорту рекреантів упродовж сезону, – адже ці водойми трапляються переважно вздовж автомобільних доріг і на паркувальних майданчиках. Унаслідок цього встановлено, що вибрані для дослідження оселища є малоприсадибними для продуктивного існування популяції тритона карпатського *Lissotriton montandoni*. Вважаємо доцільним і надалі стежити за ключовими параметрами цієї популяції, аби пізнати механізми її структурно-функціональної організації за умов істотного негативного антропоічного впливу та кліматогенних змін у регіоні [7, 33].

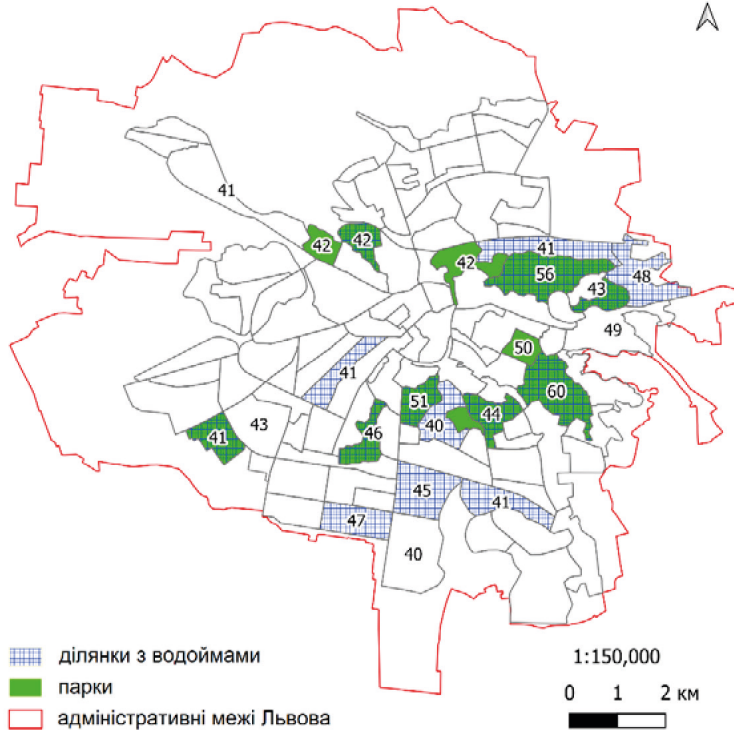
Подібним чином, у другій групі досліджуваних оселищ земноводних (1400–1600 м н. р. м., КНПП і КБЗ) нами виявлено меншу кількість астатичних водойм і з низьким рівнем води у них, порівняно з аналогічним терміном спостережень у попередні роки, що негативно впливає на популяції видів раритетних земноводних, які тут існують: тритон карпатський *Lissotriton montandoni*, тритон альпійський *Ichthyosaura alpestris*. На нашу думку, таке зменшення кількості оселищ земноводних зумовлене не лише зростанням рекреаційного навантаження, а й демутаційними змінами рослинного покриву, які поступово призводять до деградації оселищ земноводних на сучасній межі лісу в Чорногорі, особливо у разі резерватогенних сукцесій у межах КНПП. Моніторинг за динамікою популяційних параметрів і оселищних змін зазначених видів земноводних у перспективі має дати відповідь на запитання щодо доцільності застосування наявного комплексу природоохоронних заходів з метою збереження саме популяції земноводних Червоної книги України на заповідних територіях.

Третя дослідна ділянка – озеро Несамовите (1750 м н. р. м., КНПП). Це оселище зазнає помірного рекреаційного впливу, який до певної міри стимулює та підсилює сукцесійні зміни у гідроценозі. Озеро Несамовите було і залишається оселищем кількох видів земноводних, зокрема, згаданих вище, проте ступінь їхнього домінування в батрахоценозі цього оселища значно знижений через існування тут євритопної жаби трав'яної *Rana temporaria*, чисельність якої набагато вища, ніж наявних тут тритонів, що впливає на кількість поживи. Виявлену нами тут популяційну взаємодію різних видів амфібій доцільно відстежувати й надалі [8, 32].

Відомо, що одним із найвагоміших показників екологічної ємності середовища існування є видове багатство фауни. Вивчення орнітофауни міста Львова показало, що вона є достатньо різноманітною. Так, частка гніздової орнітофауни оселищ селітебної території міста становить 42 % від гніздової орнітофауни Львівської області та 29 % від гніздової орнітофауни України. В окремих оселищах виявлено від 8 до 49 гніздових видів. Найбільшою щільністю гніздової орнітофауни вирізняється центральна забудова – 96,8 пар/10 га, найменшою – промислова (27,7 пар/10 га) [22].

Серед оселищ орнітофауни, які заслуговують на найбільшу увагу стосовно їхнього збереження, є старі парки та цвинтарі. Хоча щільність гніздування в них невисока, проте видове різноманіття найвище. Зокрема, за весь період досліджень у лісопарку Погулянка виявлено 60 гніздових видів, в Регіональному ландшафтному парку «Знесіння» – 56 видів, у Стрийському парку – 51, на Личаківському кладовищі – 50. Встановлено, що наявність водойм, старих деревостанів і низьке антропоічне навантаження у межах

зазначених оселищ сприятливо впливають на видове різноманіття птахів. Окрім цього, такі оселища переважно містяться недалеко від межі селітебної частини міста і мають вільний обмін із фауною птахів позаміських територій. Таким чином, найціннішими оселищами для збереження різноманіття гніздових видів птахів у селітебній частині є міські парки, які виконують важливу роль цінних природних пам'яток, особливо для збереження популяцій деяких рідкісних видів орнітофауни (голуб синяк *Columba oenas*, сова довгохвоста *Strix uralensis*, дятел білоспинний *Dendrocopos leucotos*) (див. рисунок).



Оселища з найбільшим видовим багатством птахів у селітебній частині м. Львова за період з 1994 до 2024 рр. (цифрами позначено кількість видів)

Якщо попередній приклад із птахами більше стосується самого поняття «мегаоселище», то наступний – стосуватиметься радше поняття «мікрооселище», адже мова йтиме саме про гніздобудівні характеристики птахів і супутнє населення цих мікрооселищ. Отже, відомо, що гніздобудівна поведінка птахів під впливом антропогенного чинника зазнає змін – видоспецифічний вигляд гнізда і склад гніздових матеріалів трансформуються у відповідь на засмічення оселищ. У трансформованому та засміченому побутовими відходами середовищі птахи вибірково використовують їх для будівництва гнізд навіть за достатньої кількості природних матеріалів. Штучні матеріали виявлено у гніздах 26 видів горобцеподібних птахів заходу України, що становило близько 27 % усіх досліджених гнізд. Більше третини з них містили поодинокі матеріали чи мінімальну їхню кількість, така ж частка гнізд містила 1–10 % штучних гніздових матеріалів за об'ємом, а решта (менше третини) – 11–100 %. Різноманіття матеріалів штучного походження, які птахи обирають із довкілля для спорудження гнізда, є досить широким – загалом виявлено 17 типів таких матеріалів. Найчастіше птахи застосовують нитки,

синтетичні волокна й пух, поліетиленову плівку, мотузки. Переважно це схожі на природні матеріали аналоги, які птахи певного виду зазвичай використовують для облаштування гнізда [28].

Найчастіше штучні матеріали у гніздові конструкції влітають такі види як коноплянка *Linaria canabina* (85,7 %), зеленяк *Chloris chloris* (71,4 %), зяблик *Fringilla coelebs* (66,7 %), синиця велика *Parus major* (55,6 %), сорокопуд терновий *Lanius collurio* (32,6 %), дрізд чорний *Turdus merula* (30,0 %), інші – значно рідше (*Sylvia atricapilla* – 5,0 %, *Ficedula hypoleuca* – 8,0 %, *Acrocephalus palustris* – 8,3 %, *A. arundinaceus* – 5,0 %), решта із досліджених видів – випадково [28]. Виявлено, що за останні роки частота застосування штучних компонентів у гніздах деяких видів, зокрема, коноплянки, в антропогенно зміненому середовищі значно зросла, особливо в населених пунктах, що свідчить як про ступінь засмічення середовища, так і про гніздову пластичність цього виду [4].

Стан середовища існування птахів також впливає на частоту використання ними штучних гніздобудівних матеріалів: чим більше воно засмічене різними твердими побутовими відходами, тим частіше птахи застосовують їх для спорудження гнізд. Найбільшу частку гнізд зі штучними компонентами (сміття) виявлено саме в межах населених пунктів, особливо в містах [29].

Ведучи мову про населення мікрооселищ птахів, звернемо увагу на колемболи гнізд горобцеподібних птахів-дуплогнізників Шацького національного природного парку. Вміст 24 дуплянок зібрано після завершення гніздового сезону птахів у середині вересня 2020 та 2021 рр. Зібрані гнізда належали синицям (*Parus* sp.), мухоловці строкатій (*Ficedula hypoleuca*), горихвістці звичайній (*Phoenicurus phoenicurus*). Гнізда цих видів придатні для заселення колемболами, адже вони складаються з природних матеріалів, подібних до лісової підстилки соснового лісу (сухі гілки, кора, трава, хвоя, мох тощо). Дослідження виявило 20 видів колембол, найчисленнішим із яких була *Entomobrya marginata*, виявлена у 20 гніздових субстратах (83,3 %) загальною кількістю 326 особин, що становить 44,0 % від загальної кількості виявлених особин колембол. Субдомінантами були *Orchesella bifasciata* (10,3 %) і *Xenylla brevisimilis* (10,1 %), які виявлено у 3 (12,5 %) і 14 дуплянок (58,3 %), відповідно. Решта видів колембол траплялись у гніздовому матеріалі значно рідше. Усі виявлені види колембол трапляються у ґрунті й підстилці лісів, у тому числі соснових, деякі є еврибіонтами. Серед виявлених видів частина належить до сапроксилобіонтів, екологічно пов'язаних із відмерлою деревиною та корою дерев, а також із мохами та лишайниками. Гніздовий субстрат із дуплянок заселяли поверхневі та верхньопідстилкові форми колембол, пристосовані до сухих умов, і види, які можуть жити в умовах середньої вологості. У переважній більшості це політопні лісові види. Таким чином, гнізда птахів у дуплянках, як показало наше дослідження, є сприятливим мікрооселищем для багатьох видів колембол [5].

Ще один напрям нашої роботи пов'язаний із вивченням особливостей живлення рисі залежно від її оселищних характеристик. Зразки екскрементів для дослідження відібрано на території Рівненського ПЗ в Карасинському ПНДВ у болотних (евтрофні болота, мезотрофні болота) і лісових біотопах (листяні ліси, хвойні ліси, біотопи з недавно знищеним деревним ярусом). Аналіз показав, що раціон рисі на цій території містить по 5 об'єктів рослинного і тваринного походження. Злаки, різнотрав'я, листя, насіння рослин, гілки та мох траплялися практично в кожному зразку, однак вони становили незначну частку. Вважаємо, що рослинні об'єкти швидше за все, є випадковими компонентами раціону рисі, які потрапляли у її шлунково-кишковий тракт разом з об'єктами тваринного походження. Що ж до тваринних об'єктів раціону, то рись на цій території найчастіше

полює на сарну європейську *Capreolus capreolus* (залишки шерсті знайдено в чотирьох зразках екскрементів, вони становили приблизно 98 % усієї маси поживи). Також у зразках часто виявляли рештки інших ссавців, зокрема, полівки *Microtus* sp. та зайця сірого *Lepus europaeus*. Пір'я невеликого птаха виявлено лише в одному зі зразків, ще один зразок містив рештки трьох представників комах ряду Coleoptera, серед яких – турун фіолетовий *Carabus violaceus*.

Найбільше екскрементів рисі знайдено в ацидофільних і нейтрофільних соснових лісах (Д2.2). У зразках, які відібрано в ацидофільних свіжих і вологих лісах сосни звичайної (Д2.2.2), відзначено залишки сарни європейської, інших ссавців, а також рослинні залишки. У зразках, які відібрано в сирих лісах сосни звичайної (Д2.2.3), знайдено найбільше різноманіття харчових компонентів: залишки сарни європейської, полівки та інших ссавців, залишки птахів, а також рослинні залишки.

Два зразки екскрементів рисі відібрано в біотопі Д1.7 – болота з ярусом широколистяних дерев. Зокрема, твердокрилих і насіння рослин знайдено у зразку з біотопу Д1.7.1 – евтрофні болота з ярусом вільхи чорної або берези. Насіння рослин, гілки, злаки та залишки ссавців відзначено в біотопі Д1.7.2 – мезотрофні болота з ярусом берези.

Згідно з нашими даними, рись частіше відвідує оселища хвойних лісів, а її раціон у цих місцях є різноманітнішим і містить чи не найосновніший компонент поживи – сарну європейську. Слід констатувати, що зібраного станом на зараз матеріалу недостатньо для повноцінного висновку щодо особливостей живлення рисі євразійської залежно від її оселищних характеристик. Поряд із тим, можна зробити припущення, що трофічний ареал рисі охоплює низку різних оселищ, характерних для її жертв.

Ще одним аспектом досліджень було вивчення взаємозв'язку між зміною оселища в часі за умови демуатації (відновлення до природного стану) антропогенних екосистем і станом характерної для нього популяції мурашок. З цією метою було закладено дослідну ділянку площею 1500 м<sup>2</sup> на місці закинутого громадського яблуневого саду на північній околиці с. Оброшино Львівського району Львівської області.

Понад 10 років тому в цьому саду припинили випас приватних корів, кіз і коней, що збіглося з інтенсивним розвитком мурашників *Lasius niger* і *Lasius flavus*. Так, у 2014 р. на пробній ділянці ми облікували від 25 до 32 мурашників. Розмір мурашників сягав висоти 15–21 см з діаметром 26–31 см. Станом на 2024 р. обліковано 700–1000 мурашників заввишки 37–45 см і діаметром 40–47 см. На відміну від 100 % заселеності мурашників у 2014 р., у 2024 р. заселеними виявилися близько 40 %, – решта були покинуті. Хоча рослинний покрив ділянки загалом зберігся, але за цей час на ній інтенсивно почали з'являтися дуб червоний *Quercus rubra*, липа серцелиста *Tilia cordata*, калина звичайна *Viburnum opulus*, бруслина європейська *Euonymus europaeus*. У трав'яному покриві зростає частка різотрав'я і зменшилася частка злаків. Відносно низький відсоток заселення мурашників вказує на зміну якості оселища мурашок. За 10 років стеження за зміною чисельності мурашників нами виявлено кілька її періодів: перші 2–3 роки – повільне збільшення чисельності мурашників; 4–7 років – різкий приріст; 8–10 років – без приросту. На 7-му році дослідження мурашники були заселені на 75–85 %. Починаючи з 8-го року їхня заселеність спадає, що вказує або на інтенсивну еміграцію особин обох видів у інші оселища, або ж на істотне зниження чисельності їхніх популяцій.

Підводячи загальний підсумок результатів наших досліджень, констатуємо, що оселищний підхід до вивчення біології, екології окремих видів тварин є перспективним для встановлення функціональних зв'язків між організмами, популяціями й середовищем їхнього існування. Знання саме таких зв'язків між біотою і її середовищем є науковим

підґрунтям для розробки ефективних методів менеджменту живого за сучасних умов кліматогенних і антропогенних змін його оселищ.

Роботу виконано в рамках наукової теми кафедри зоології Львівського національного університету імені Івана Франка «Трансформація оселищ і її вплив на зообіоту заходу України за сучасних умов кліматичних змін» (0122U200481).

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Андрійшин Б., Баландюх Н., Гнатина О. та ін. Ценотичні зв'язки в межах гетеротрофних консорцій на прикладі деяких ключових видів тварин // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2024. Вип. 93. С. 46–61. <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2024.93.05>
2. Андрійшин Б., Баландюх Н., Гнатина О. та ін. Ключові види тварин в екосистемах заходу України // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2022. Вип. 87. С. 112–129. <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2022.87.10>
3. Бокотей А. А. Структура методичних підходів до вивчення населення птахів урболандшафтів (на прикладі м. Львів) // Обліки птахів: підходи, методики, результати. Львів; Київ, 1997. С. 58–62.
4. Гнатина О., Макітра Т. Погляд всередину: гніздові матеріали і деякі закономірності гніздової біології коноплянки *Linaria cannabina* (Linnaeus, 1758) на Львівщині // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2024. Вип. 92. С. 90–98.
5. Гнатина О., Омелянчук А., Капрусь І. Населення колембол (*Collembola*) гнізд горобцеподібних птахів-дуплогнізників Шацького національного природного парку // Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій: Матеріали ХХ Всеукр. наук. конф. (м. Львів – смт Шацьк – смт Ворохта, 5–8 вересня 2024 р.). Львів: СПОЛОМ, 2024. С. 43–45.
6. Карпатський національний природний парк: монографія / Киселюк О. І., Приходько М. М., Яворський А. І. [та ін.]. Івано-Франківськ: Фоліант, 2009. 672 с.
7. Кияк В. Г., Білонога В. М., Микітчак Т. І., Решетило О. С. Вплив рекреації на популяції й оселища раритетних видів високогір'я Українських Карпат // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. 2018. Т. 9 (16), 1. С. 2–41.
8. Кияк В., Кобів Ю., Жилиєв Г. та ін. Популяційні основи уникнення втрат біорізноманіття у високогір'ї Українських Карпат. Львів: Простір-М, 2022. 166 с.
9. Куземко А. А., Дідух Я. П., Онищенко В. А., Шеффер Я. Національний каталог біотопів України. К.: ФОП Клименко Ю. Я., 2018. 442 с.
10. Методи гідрокологічних досліджень поверхневих вод / О. М. Арсан, О. А. Давидов, Т. М. Дьяченко [та ін.]; за заг. ред. В. Д. Романенка. К.: Логос, 2006. 408 с.
11. Наказ Міністерства захисту довкілля та природних ресурсів України від 19 січня 2021 року № 29 про ПЕРЕЛІК видів тварин, що заносяться до Червоної книги України (тваринний світ). Зареєстровано в Міністерстві юстиції України 01 березня 2021 р. за № 260/35882.
12. Положення про Рівненський природний заповідник [затв. Наказом Мін. екології та природних ресурсів 14.08. 2014. № 264]. Сарни, 2014. 13 с.
13. Природа Полісся: дослідження та охорона. Матеріали науково-практичної конференції з міжнародною участю, присвяченої 20-річчю Рівненського природного заповідника (м. Сарни, 13-15 червня 2019 р.) / ред. Журавчак Р. О. Рівне, 2019. 368 с.
14. Радченко А. Г. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Украины. К., 2016. 480 с.
15. Раритети біоти Шацького національного природного парку (поширення, оселища, загрози та збереження) / [Юрчук П. В., Матейчик В. І., Яценко П. Т. та ін.]. К.: ЦП

- КОМПРИНТ, 2014. 111 с.
16. Царик Й. В., Кияк В. Г. Метапопуляційна структура видів рослин високогір'я Карпат // Екологія та ноосферологія. 2005. Т. 16. № 1–2. С. 5–12.
  17. Царик Й., Решетило О., Іванець О. та ін. Трансформація оселищ і її вплив на зообіоту // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2024. Вип. 91. С. 55–64. <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2024.91.06>
  18. Шацький національний природний парк – дослідження та охорона природно-заповідного фонду у 1983–2023 роках: зб. наук. праць з нагоди 40-річчя Шацьк. нац. природ. парку / ред.-упор. М. Христецька. Львів: Камула, 2024. 160 с.
  19. Щербак М. М., Воїнственський М. А., Михалевич О. А. та ін. Методичні рекомендації щодо проведення моніторингу біологічних об'єктів на заповідних територіях. К., 1996. 36 с.
  20. Bibby C. J., Burgess N. D., Hill D. A. Bird Census Techniques. London, 1992. 66–84 pp.
  21. Błędzki L. A., Rybak J. I. Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe: Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida). Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis. Springer Internat. Publishing, Switzerland. 2016. 918 p.
  22. Bokotey A. A. Changes of the avifauna of Lviv (Ukraine) assessment of recent bird atlases // Ecologia urbana. 2020. Vol. 31 (1–2). P. 15–23.
  23. Campbell J. W., Hanula J. L. Efficiency of malaise traps and colored pan traps for collecting flower visiting insects from three forested ecosystems // J. Insect Conserv. 2007. Vol. 11. P. 399–408.
  24. Ebert D., Haag Ch., Kirkpatrick M. et al. A Selective Advantage to Immigrant Genes in a *Daphnia* Metapopulation // Sci. 2002. Vol. 295. P. 485–488.
  25. Hanski I. Metapopulation Ecology. Oxford: Oxford University Press, 1999. 313 p. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198540663.001.0001>
  26. Hanski I. The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss. Oldendorf / Luhe: International Ecology Institute, 2005. 307 p.
  27. Heyer W. R., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., et al. Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians. Washington: Smithsonian Institution Press, 1994. 384 p.
  28. Hnatyna O. Antropogenic materials in the nests of Passerine birds in the west of Ukraine // Studia Biologica. 2023. Vol. 17 (3). P. 99–110. doi:10.30970/sbi.1703.723.
  29. Hnatyna O. Antropogenic materials in the nests of Passerine birds: does the environment matter? // Studia Biologica. 2025. Vol. 19(1). P. 197–214. <https://doi.org/10.30970/sbi.1901.815>
  30. Ingvarsson P. K., Whitlock M. C. Heterosis increases the effective migration rate // Proc. Biol. Sci. 2000. Vol. 267 (1450). P. 1321–1326. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1145>
  31. King J. R., Porter S. D. Recommendations on the use of alcohols for preservation of ant specimens (Hymenoptera, Formicidae) // Insectes Sociaux. 2004. Vol. 51 (2). P. 197–202.
  32. Kyyak V., Kobiv Y., Zhilyaev G. et al. Changes in population structure of rare species in the high-mountain zone of the Ukrainian Carpathians and problems of their conservation // Acta Biol. Univ. Daugavp. 2019. Vol. 19 (1). P. 77–85.
  33. Kyyak V., Mykitchak T., Reshetylo O. Problems of biotic and landscape diversity conservation in the Ukrainian Carpathians highlands // Biol. Stud. 2021. Vol. 15 (4). P. 59–70. <https://doi.org/10.30970/sbi.1504.668>
  34. Pucek Z. Klucz do oznaczania ssaków Polski. Warszawa: PWN, 1984. 386 p.
  35. <https://karpatskyi-park.in.ua/>

36. <https://rivnenskiypz.blogspot.com/>

37. <http://shpark.com.ua/>

Стаття надійшла до редакції 29.09.25

прийнята до друку 31.10.25

## THE NEW ASPECTS OF ANIMAL HABITATS STUDY IN THE WESTERN REGION OF UKRAINE

**Y. Tsaryk<sup>1</sup>, O. Reshetylo<sup>1,2</sup>, A. Bokotey<sup>1,3</sup>, O. Hnatyna<sup>1</sup>, O. Ivanets<sup>1</sup>, M. Martsiv<sup>1</sup>,  
K. Nazaruk<sup>1</sup>, S. Pytel-Huta<sup>1</sup>, I. Tsaryk<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Ivan Franko National University of Lviv*

*4, Hrushevkyi St., Lviv 79005, Ukraine*

<sup>2</sup>*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine*

*4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine*

<sup>3</sup>*State Museum of Natural History, NAS of Ukraine*

*18, Teatralna St., Lviv 79008, Ukraine*

*e-mail: ostap.reshetylo@lnu.edu.ua*

This article introduces and substantiates the concepts of micro- and megahabitats, emphasizing their importance for animals. An attention is paid to the conceptual relationship between biotope and habitat, the difference between them is shown. It is demonstrated the dependence of model animal taxa on the character, dynamics and specifics of their habitats using various features of the studied taxa. In particular, qualitative and quantitative differences were identified in the composition of plankton crustacean communities across the habitats with different transformation level, both in protected areas and anthropogenic landscapes; these differences reflect their belonging to certain biotope types. Crabronidae and Sphecidae burrowing wasps also show a specific habitat distribution, where the highest species diversity (44 species) is found in pine forest biotope type on sandy soils rich in lichens. The wasp nesting in hollow plant stems or dead wood is considered to be good example of microhabitat use within the certain biotope. Recreation and demutation were found to be those ecological factors which have the most significant negative impact on amphibian (the Carpathian and Alpine newts) habitats within the protected areas of the Ukrainian Carpathians. Among the bird habitats in urban areas, which are joined under the concept of “megahabitat”, old parks and cemeteries are the most valuable for protection, as they show the highest bird species diversity (up to 60 species). This is facilitated by the presence of water bodies, old trees, and relatively low level of human impact. The composition of nesting materials and the associated fauna of bird nests are also examined in the context of microhabitat characteristics. Birds selectively use household waste for nest construction in transformed and polluted environment, even when natural materials are sufficiently available. It was also found that passerine bird nests are suitable for colonization by springtails, which serve them as microhabitats due to their composition of natural materials similar to forest litter. An analysis of the diet and location of the lynx feces in the Polissia region shows that they most often contain remnants of the European roe deer and are found in pine forest biotopes. The relationship between population status and habitat changes over time due to demutation on the example of two ant species (*Lasius niger* and *L. flavus*) revealed that an initially slow and then rapid increase in ant numbers eventually ceases, followed by a significant decline in their nest occupancy during the continuous ecological succession.

*Keywords:* biotope, animals, microhabitat, megahabitat, West of Ukraine



**СПЕКТР ЖИВЛЕННЯ ФОНОВИХ ВИДІВ ЗЕМНОВОДНИХ  
УКРАЇНСЬКОГО РОЗТОЧЧЯ (*BUFO BUFO* ТА *RANA TEMPORARIA*):  
СЕЗОННА ДИНАМІКА І ФАКТОРИ ВПЛИВУ**

**Н. Баландюх**

*Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна  
e-mail: ntl1957k@ukr.net*

Трофіка земноводних формується під впливом різних факторів, зокрема, доступності кормової бази. Хоч земноводні зазвичай споживають дрібних безхребетних, та не менш важливим у контексті раціону є масовість і доступність цієї поживи у середовищі існування. В умовах різних екосистем Українського Розточчя земноводні демонструють досить високу трофічну пластичність. Фоновими і найбільш численними представниками батрахофауни регіону є ропуха сіра (*Bufo bufo*) та жаба трав'яна (*Rana temporaria*). Встановлено, що один із важливих факторів, які впливають на трофіку земноводних, — це температура повітря.

Упродовж 2019–2022 рр. проведено систематичний відбір матеріалу на 7 локалітетах із різними типами середовища — природними лісовими біотопами й антропогенно трансформованими ділянками (сади, узбіччя автодоріг, пасовища, поля). Використання індексу Сімпсона [20] дало змогу оцінити сезонні зміни різноманіття кормових об'єктів у раціоні досліджуваних видів земноводних. Так, ропуха сіра (*Bufo bufo*) і жаба трав'яна (*Rana temporaria*) виявили трофічну активність, залежну від сезонних коливань температури повітря. Поряд із тим, обидва досліджених види демонструють певну вибірковість живлення: найбільшу різноманітність трофічних об'єктів відзначено влітку, за поєднання сприятливих температурних умов і високої доступності поживи, тоді як навесні та восени спектр живлення є вужчим. Загалом трофічні спектри ропухи сірої (*Bufo bufo*) та жаби трав'яної (*Rana temporaria*) містять безхребетних трьох типів: Mollusca, Annelida та Arthropoda, при цьому ропуха сіра (*Bufo bufo*) найчастіше споживає представників рядів Coleoptera та Hymenoptera, а жаба трав'яна (*Rana temporaria*) – надкласу Murgiaroda, типу Mollusca та ряду Detmartera. Загалом, розширений спектр живлення сприяє підтриманню популяційної стабільності, ефективному енергетичному обмінові та взаємодії з іншими компонентами екосистеми, що підкреслює екологічну значущість вивчення трофіки цих видів у різних біотопах. Отримані результати свідчать про високу екологічну пластичність *Bufo bufo* та *Rana temporaria* і підкреслюють доцільність подальших досліджень їхнього трофічного спектру.

*Ключові слова:* *Rana temporaria*, *Bufo bufo*, трофіка, температура повітря, чисельність, сезонність, безхребетні, Українське Розточчя

Структура кормової бази земноводних на території Українського Розточчя суттєво варіює залежно від типу екосистеми. У природних оселищах (лісові масиви Яворівського НПП, ПЗ «Розточчя») земноводні мають доступ до широкого різноманіття безхребетних, тоді як у межах ділянок, трансформованих людською діяльністю, спостерігається звуження трофічного спектру [16]. Аналіз літератури за відповідною тематикою дослідження вказує на актуальність вивчення одних із найчисленніших

представників земноводних Європи – жаби трав'яної *Rana temporaria* і ропухи сірої *Bufo bufo*, зокрема, їхніх трофічних зв'язків у межах Українського Розточчя [1, 9, 10]. Так, описано, що у природних лісових біотопах Природного заповідника «Розточчя» серед поживи жаби трав'яної домінують представники рядів Coleoptera, Diptera, Araneae, Collembola та родини Formicidae [9]. Що ж до раціону ропухи сірої, то у її раціоні теж домінують жуки, зокрема, туруни як один із основних трофічних ресурсів виду [10]. Загалом, вважаючи, що сучасна антропогенна та кліматична трансформація оселищ відносно швидко відбивається і на трофічному спектрі досліджуваних видів земноводних, слід відзначити важливість і необхідність вивчення й порівняння спектру їхнього живлення, який може набувати певних змін. Відтак, питання трофічної екології досліджуваних видів на сьогодні потребують подальших досліджень, що підкреслює актуальність роботи у цьому напрямі. Зокрема, бракує узагальнених відомостей про сезонну динаміку живлення та реакцію фонових видів на трансформацію середовища. Це створює прогалину в розумінні механізмів адаптації амфібій до умов антропогенно змінених екосистем.

Вивчення екологічних факторів, які впливають на динаміку трофіки ропухи звичайної (*Bufo bufo*) та жаби трав'яної (*Rana temporaria*) як наймасовіших і найбільш екологічно пластичних видів амфібій у межах різних оселищ Українського Розточчя, має важливе значення для розуміння механізмів їхньої адаптації до мінливих умов середовища існування. Саме тому метою цього дослідження було зробити аналіз впливу ключових екологічних факторів — температури, типу оселища, сезонних змін — на спектр живлення *Bufo bufo* та *Rana temporaria* в межах Українського Розточчя.

### Матеріали та методи

Дослідження проводили упродовж 2019–2022 рр. на території Українського Розточчя (рис. 1).

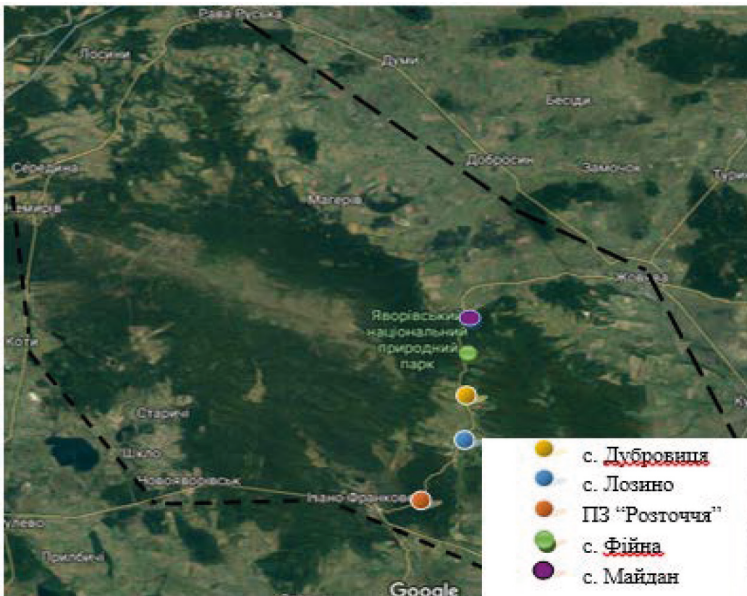


Рис. 1. Територія Українського Розточчя (чорним позначено межі Українського Розточчя; червоним, синім, жовтим, зеленим, фіолетовим — дослідні ділянки в околицях с. Лозино, с. Дубровиця, с. Майдан, с. Фійна та ок. смт Івано-Франкове)

Полюві дослідження здійснювали на дослідних ділянках – окремих територіях, де проводили систематичний відбір матеріалу з метою вивчення спектрів живлення ропухи сірої та жаби трав'яної в оселищах із різним рівнем антропогенного навантаження: природні (лісові) й антропогенно змінені оселища (околиці населених пунктів, узбіччя автодоріг, рекреаційні зони, сади, поля тощо). Для аналізу трофіки брали виключно дорослих особин *Bufo bufo* та *Rana temporaria*, щоб мінімізувати вплив вікових особливостей живлення особин обох видів [2]. Загалом охоплено 7 локалітетів, представлених природними й антропогенно зміненими оселищами в межах окремих ділянок дослідження, де відібрано та проаналізовано понад 1000 особин безхребетних, які безпосередньо входили до складу поживи досліджених видів земноводних (табл. 1).

Таблиця 1

Локалітети відбору проб земноводних (*Bufo bufo*, *Rana temporaria*)  
для подальшого аналізу їхнього раціону

Локалітети	Кількість відібраних особин земноводних та безхребетних із їхніх шлунків
Лісовий масив (ПЗ Розточчя, околиці с. Івано-Франкове), 49°57'30" пн. ш. 23°39'00" сх. д.	27 (386)
Сад (околиці с. Дубровиця), 49°58'33" пн. ш. 23°48'45" сх. д.	10 (189)
Поле (околиці с. Лозино), 49°56'52" пн. ш. 23°48'53" сх. д.	11 (158)
Узбіччя автодоріг (околиці с. Лозино – с. Дубровиця – с. Майдан), 49°56'52" пн. ш. 23°48'53" сх. д. – 49°58'33" пн. ш. 23°48'45" сх. д. – 50°0'35" пн. ш. 23°50'20" сх. д.	15 (211)
Пасовище (околиці с. Фійна), 50°1'55" пн. ш. 23°48'52" сх. д.	24 (269)

Збір натурального матеріалу здійснювали двічі на місяць протягом сезону активності земноводних (квітень–листопад). Для вивчення живлення відбирали особини земноводних, які загинули на автошляхах унаслідок наїзду автотранспорту, а також застосовували безкровний метод – промивання шлунків живих особин [17, 21]. Під час камеральної роботи з безхребетними, вилученими зі шлунків земноводних, ми використовували бінокляр SZM7045-B1, який слугував для дослідження малих за розміром об'єктів живлення, а також їхніх окремих частин, які досить часто траплялись у шлунках земноводних. Вміст шлунку розбирали на фракції у чашці Петрі з використанням лупи (x6) та бінокюляра. Найчастіше детальний огляд свіжих шлунків дає змогу визначити належність спожитих твариною об'єктів навіть до видового рівня [6].

Оскільки основний раціон земноводних складається з безхребетних, то дослідження їхніх решток визначали за допомогою відповідної літератури: «Лісова ентомологія» [5], «Атлас комах України» [3], визначник комах [4], визначник наземних моллюсків Заходу України [11] тощо. Окрім цього, досліджували якісний і кількісний склад ентомофауни як основне джерело поживи для обраних видів земноводних. З цією метою використовували пастки Барбера — стандартні скляні контейнери (0,5 л), закопані в рівень із поверхнею ґрунту й заповнені на одну третину 4% розчином формальдегіду. На кожній модельній

ділянці встановлювали по 3 пастки уздовж лінії з інтервалом 5–7 м між ними [15], з подальшою ідентифікацією спійманих безхребетних за відповідною літературою [3–5].

Для оцінки трофічного спектру земноводних і його залежності від температури повітря протягом різних сезонів (рис. 4, 5) використовували індекс Сімпсона [20], який відображає різноманіття кормових об'єктів у раціоні виду (чим більше 1–D, тим вища різноманітність). Порівнюючи дані, обчислені за допомогою індексу Сімпсона, можна визначити, чи відрізняється спектр поживи після зміни температури середовища, а саме, розширюється чи, навпаки, скорочується діапазон трофічних зв'язків. Також можна виявити, чи стає раціон досліджуваних видів амфібій за певних температурних умов більш спеціалізованим, що проявляється у високій або низькій різноманітності певних груп безхребетних у трофіці земноводних.

### Результати і їхнє обговорення

За результатами дослідження харчового раціону *Bufo bufo* та *Rana temporaria* протягом 2019–2022 рр. встановлено, що у трофіці переважають безхребетні: у *Rana temporaria* їхня частка становила 80 %, тоді як інші форми представлені невеликою кількістю особин, переважно личинками й імаго двокрилих; у *Bufo bufo* частка безхребетних становила близько 85–90 % (рис. 2, 3).

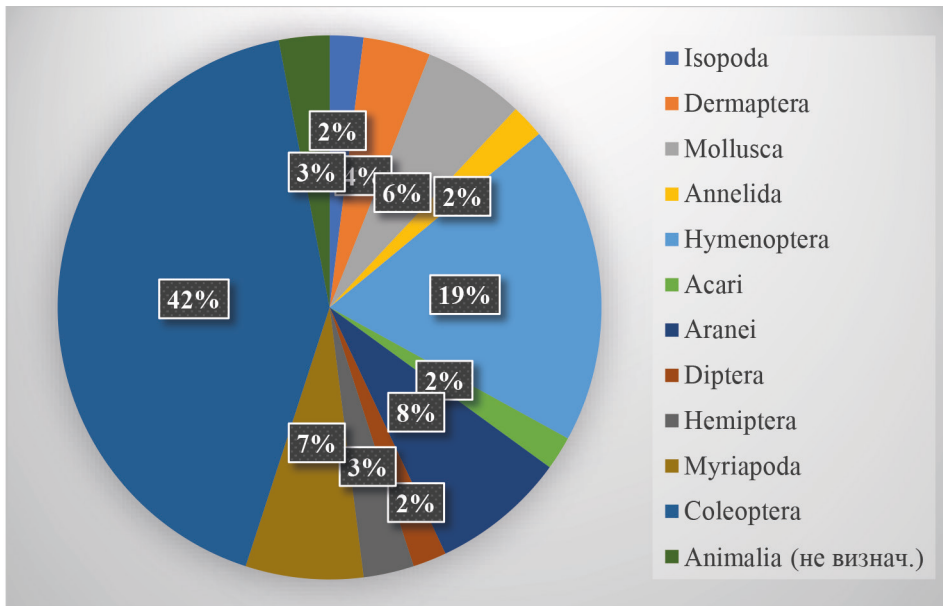
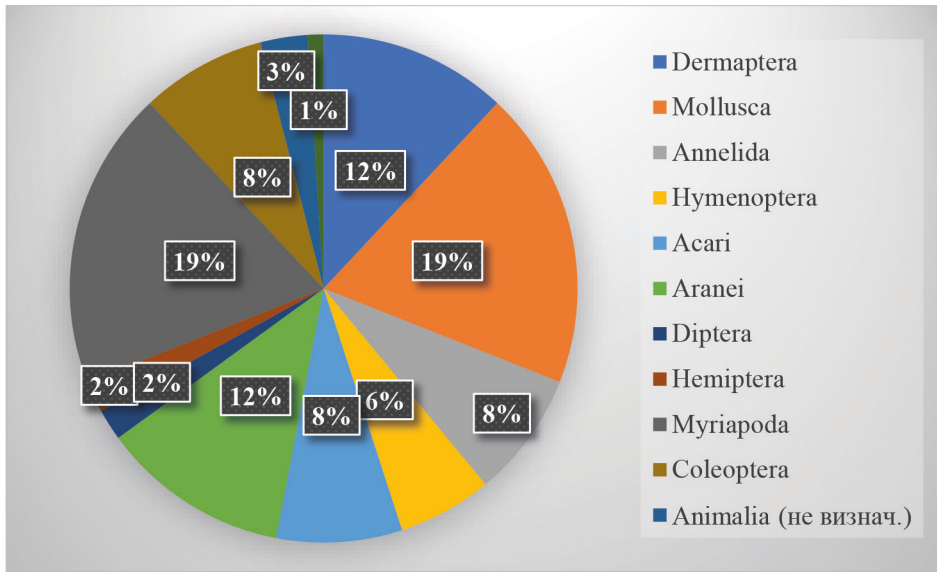


Рис. 2. Спектр живлення ропухи сірої (*Bufo bufo*)

Згідно з даними, представленими на рис. 2, домінуючими групами безхребетних у трофіці ропухи сірої (*Bufo bufo*) є представники рядів Coleoptera та Hymenoptera, які сумарно становлять понад 60 % від загальної кількості жертв цього виду.

В основі раціону жаби трав'яної (рис. 3) переважали представники типу Mollusca, надкласу Myriapoda, а також трохи меншою мірою особини рядів Araneae і Dermaptera (понад 60 % разом). Окрім цього, у раціоні обох видів земноводних виявлено неістивні об'єкти, зокрема, камінці, потрапляння яких у шлунок, скоріш за все, є випадковим і відбувається разом із основними кормовими об'єктами.

Рис. 3. Спектр живлення жаби трав'яної (*Rana temporaria*)

Аналіз трофіки двох фонових видів земноводних (*Rana temporaria*, *Bufo bufo*) показав, що цим видам притаманні як спільні риси трофічної поведінки, так і видоспецифічні особливості (табл. 2).

Таблиця 2

Відносна частка безхребетних у пастках Барбера та шлунках земноводних (2019–2022 рр.)

Таксони	Пастки Барбера			<i>Rana temporaria</i>			<i>Bufo bufo</i>		
	Осіній період, %	Весняний період, %	Літній період, %	Осіній період, %	Весняний період, %	Літній період, %	Осіній період, %	Весн. період, %	Літній період, %
Coleoptera	37	32	56	1	14	2	5	57	17
Dermoptera	-	2	-	22	21	5	11	2	6
Hemiptera	1	-	-	7	-	-	-	2	1
Acari	-	-	-	-	7	11	-	1	6
Diptera (larv.)	2	2	-	14	-	-	21	-	4
Myriapoda	15	20	8	25	1	34	25	5	10
Hymenoptera	2	22	4	-	-	9	15	18	27
Lepidoptera	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Isopoda	30	5	7	-	-	-	14	1	-
Araneae	7	16	4	11	15	6	-	8	9
Mollusca	-	-	-	6	14	29	-	3	17
Annelida	-	-	6	-	25	2	1	1	1
Animalia (не визнач.)	6	1	15	14	2	2	8	1	2
<b>Всього</b>	100 %								

Згідно з отриманими результатами, висока частота трапляння в пастках Барбера була у представників рядів Coleoptera та Isopoda (табл. 2), що цілком виправдано, оскільки окремі безхребетні цих рядів є одними з найбільш численних і поширених у межах досліджуваних оселищ Українського Розточчя.

У весняний і літній періоди в раціоні ропухи сірої (*Bufo bufo*) найбільшу частку становили представники рядів Coleoptera та Hymenoptera (табл. 2). В осінній період у трофічному спектрі переважали представники надкласу Muriaropoda, а також личинки ряду Diptera.

Щодо *Rana temporaria*, то в осінній період цей вид у живленні надає перевагу представникам надкласу Muriaropoda та ряду Dermaptera, які сумарно становлять майже половину їхнього трофічного раціону. У весняний період переважають представники типу Annelida та ряду Dermaptera. У літній період цей вид споживав значно більше представників надкласу Muriaropoda й типу Mollusca, що становило понад половину загальної кількості жертв.

Під час порівняння спійманих таксонів із пасток Барбера й вилучених із вмісту шлунків досліджуваних видів земноводних (*Bufo bufo* та *Rana temporaria*) спостерігаємо певну вибіркковість у живленні залежно від сезону. Це може свідчити про певні адаптації до вибору поживи. Зокрема, аналізуючи дані табл. 2, можна розглядати питання взаємодії між різними групами організмів і те, як зміни їхньої чисельності в середовищі можуть впливати на стан популяції досліджуваних видів амфібій. Результати цього дослідження дають уявлення про екологічні зв'язки між тваринами та середовищем їхнього існування.

Порівнюючи отримані результати із літературними даними, виявили узгодження щодо основи живлення *Bufo bufo*, яка орієнтована на жуків (Татаринів [12], Щербак, Щербань [13]). Для *Rana temporaria* наші результати трохи відрізняються: на відміну від досліджень Нікітенка [7], який відзначав переважання Hymenoptera, у нашому випадку основу раціону становлять Muriaropoda та Mollusca. За даними інших авторів [14, 18, 19, 22, 23], для представників родини Bufonidae часто характерна мірмекофагія, особливо серед більших або старших особин, що ми частково також підтвердили (табл. 2).

Досить важливим для трофіки земноводних, як ми з'ясували, є динаміка температури повітря. Обидва види — ропуха сіра та жаба трав'яна — виявляють виражену залежність від температурних умов оселища (рис. 4, 5). Ці умови відбиваються на метаболічній активності земноводних і безпосередньо визначають ефективність полювання й інтенсивність живлення.

Згідно з даними, побудованими на основі індексу Сімпсона, який відображає різноманіття кормових об'єктів у раціоні ропухи сірої (чим більше  $1-D$ , тим вища різноманітність) і представленими на графіках (рис. 4), простежується виражений сезонний характер трофічної активності цього виду із чітко окресленими температурними оптимумами:

- Весняний період характеризується середнім рівнем різноманіття спектру живлення ( $1-D=0,67$ ) з оптимумом активності за температури близько  $20^{\circ}\text{C}$ .
- Літній період відзначається найбільшою трофічною активністю й максимальним індексом різноманіття ( $1-D=0,86$ ), який спостерігаємо за температури близько  $24^{\circ}\text{C}$ .
- Восени різноманіття кормового спектру зберігається на високому рівні ( $1-D=0,84$ ) з температурним оптимумом близько  $18-19^{\circ}\text{C}$ .

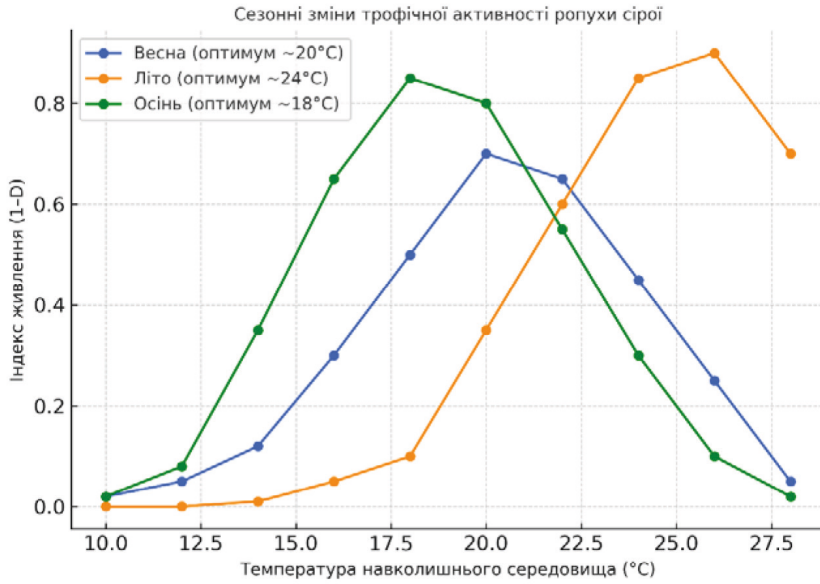


Рис. 4. Сезонні зміни трофічної активності ропухи сірої (*Bufo bufo*) залежно від температури навколишнього середовища

Отримані результати свідчать про те, що трофічна активність ропухи сірої (*Bufo bufo*) має сезонні коливання, тісно пов'язані з температурним режимом оселища, яке населяють особини виду.

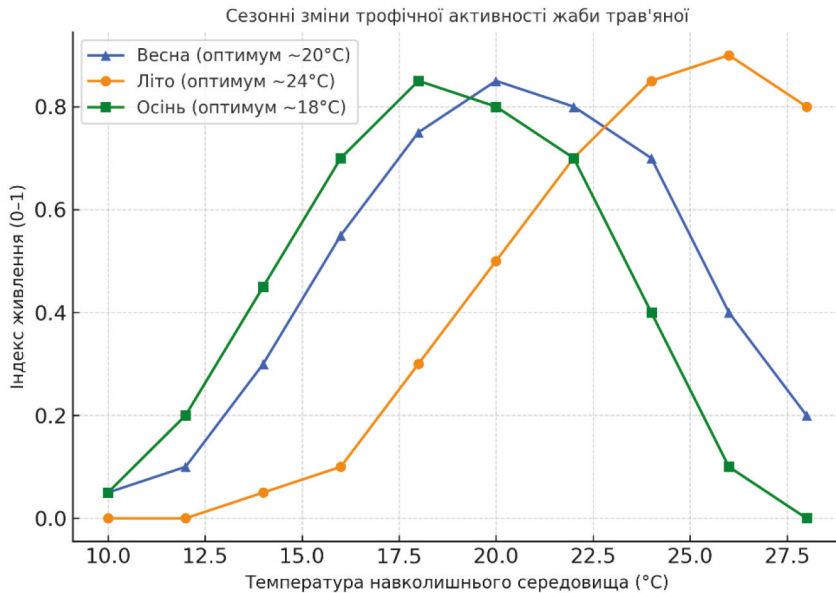


Рис. 5. Сезонні зміни трофічної активності жаби трав'яної (*Rana temporaria*) залежно від температури навколишнього середовища

Згідно з даними, наведеними на рис. 5, максимальні значення індексу живлення для *Rana temporaria* навесні та восени є подібними (0,84 та 0,85), однак досягаються за різних температурних умов — приблизно 20 °C навесні та 18 °C восени. У літній період спостерігається вищий максимум індексу живлення (0,90), що відповідає температурам 24–26 °C. Отримані результати свідчать про незначне сезонне зміщення температурного оптимуму трофічної активності досліджуваного виду.

Дослідивши спектр живлення двох фонових видів земноводних у межах територій Українського Розточчя, ми, по-перше, відзначаємо певну відмінність у спектрі живлення *Rana temporaria*, порівнюючи його з літературними даними [9], адже, згідно з нашими даними, значну його частку становлять представники надкласу Muguropoda, рядів Dermoptera, Araneae й типу Mollusca, що, певною мірою, перевищує їхню частку в поживі жаби трав'яної два десятиліття тому. Що ж до порівняння спектру живлення *Bufo bufo* з висновками авторів подібних досліджень півтора десятиліття тому [10], то відзначаємо більше подібності у складі живлення ропухи сірої в природних лісових оселищах – основу кормового раціону становлять безхребетні рядів Coleoptera і Hymenoptera. По-друге, жаба трав'яна (*Rana temporaria*) і ропуха сіра (*Bufo bufo*) виявляють певну сезонну й температурну залежність трофічної активності, що, своєю чергою, демонструє біотичну реакцію видів на зміну абіотичних екологічних чинників у контексті доступності та різноманітності безхребетних у різні пори року в різних типах оселищ Українського Розточчя.

Отже, спектр живлення *Bufo bufo* та *Rana temporaria* в межах Українського Розточчя характеризується високою трофічною пластичністю і змінюється залежно від сезону й температурних умов. Найбільшу різноманітність кормових об'єктів спостерігаємо у літній період, що, на нашу думку, пов'язано з підвищеною руховою активністю безхребетних.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Андріюшин Б., Решетило О., Струс В. та ін. Міграційна активність ропухи сірої *Bufo bufo* і жаби трав'яної *Rana temporaria* як ключових видів батрахоценозів Українського Розточчя // Молодь і поступ біології: XVI Міжнародна наукова конференція студентів і аспірантів (Львів, 27–29 квітня 2020 р.). Львів, 2020. С. 114–115.
2. Баландюх Н. І. Аналіз спектру живлення жаби трав'яної (*Rana temporaria*) та ропухи сірої (*Bufo bufo*) в антропогенно-трансформованих оселищах Українського Розточчя // Біол. тварин. 2023. Т. 25. № 4. С. 3–10.
3. Гусев В. І., Єрмоленко В. М., Свищук В. В., Шмигівський К. А. Атлас комах України. К.: Радянська школа, 1962. 304 с.
4. Єрмоленко В. М., Ключко З. Ф. Визначник комах. К.: Радянська школа, 1971. 223 с.
5. Марченко А. Б. Лісова ентомологія: навч.-метод. посібник для самостійної роботи та лабораторно-практичних занять студентів агробіотехнологічного факультету напряму підготовки «Лісове і садово-паркове господарство» за кредитно-модульною системою навчання. Київ, 2015. 134 с.
6. Матвійчук О. А., Матвійчук Н. Д., Пірхал А. Б. Навчальна практика з зоології хребетних: навч. посіб. Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2018. 124 с.
7. Нікітенко М. Ф. Земноводні Радянської Буковини / У : Тваринний світ Радянської Буковини. Чернівці: Вид-во ЧНУ, 1959. С. 160–205.
8. Писанець Е. М. Амфібії України (довідник-визначник земноводних України та суміжних територій). К.: Зоол. музей ННПМ НАН України, 2007. 312 с.



9. Різун Е. М., Різун В. Б. До питання про кормову базу земноводних у лісах Розточчя (на прикладі *Rana temporaria* L.) // Наук. вісн. Ужгород. нац. ун-ту. Сер. біол. 2003. № 12. С. 82–88.
10. Різун Е. М., Різун В. Б. Вплив ропухи сірої (*Bufo bufo* L.) на гільдії герпетобіонтних твердокрилих // Наук. вісн. Нац. лісотехн. ун-ту України. 2010. Вип. 20.1. С. 8–13.
11. Сверлова Н. В., Гураль Р. І. Визначник наземних молосків заходу України. Львів, 2005. 217 с.
12. Татаринов К. А. Фауна хребетних Заходу України. Львів: Вища школа, 1973. С. 27–40.
13. Щербак Н. Н., Щербань М. І. Земноводні та плазуни Українських Карпат. К.: Наук. думка, 1980. 268 с.
14. Astwood-Romero J. A., Alvarez-Perdomo N., Parra-Torres M. F. et al. Contenidos estomacales de especies de anuros en reservas naturales del municipio de Villavicencio, Meta, Colombia. Caldasia. 2016. Vol. 38. P. 165–181.
15. Dunger W., Fiedler H. J. Soil Biology Methods. Stuttgart; New York: Gustav Fischer Publishing, 1989. 408 p.
16. Faeth S. H., Bang C., Saari S. Urban biodiversity: Patterns and mechanisms. Annals of the New York Academy of Sciences. 2011. Vol. 1223. P. 69–81.
17. Joly P. Le régime alimentaire des amphibiens: méthodes d'étude. Alytes. 1987. Vol. 6. No. 1–2. P. 11–17.
18. Menendez P. A. Ecología trófica de la comunidad de anuros del Parque Nacional Yasuní en la Amazonía Ecuatoriana: Trabajo de grado Licenciado en Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador, 2001. 173 p.
19. Parmelee J. R. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. Scientific Papers, Natural History Museum, The University of Kansas. 1999. No. 11. P. 1–59.
20. Simpson E. H. Measurement of diversity // Nature. 1949. Vol. 163. P. 688.
21. Solé M., Beckmann M., Laufer H. et al. Effects of gastric lavage on feeding behavior and survival in amphibians // Herpetological Review. 2005. Vol. 36. No. 3. P. 276–278.
22. Toft C. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode // Journal of Herpetology. 1981. Vol. 15. P. 139–144.
23. Weber N. A. The food of the giant toad, *Bufo marinus*, in Trinidad and British Guiana with special reference to the ants // Annals of the Entomological Society of America. 1938. Vol. 31. P. 499–503.

Стаття надійшла до редакції 03.11.25

доопрацьована 10.12.25

прийнята до друку 11.12.25

---

**FEEDING SPECTRUM OF THE COMMON AMPHIBIAN SPECIES  
OF THE UKRAINIAN ROZTOCHCHIA (*BUFO BUFO* AND *RANA  
TEMPORARIA*): SEASONAL DYNAMICS AND FACTORS OF INFLUENCE**

**N. Balandiukh**

*Ivan Franko National University of Lviv  
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine  
e-mail: ntl1957k@ukr.net*

The trophic relations of amphibians depend on various factors, among which the availability of food plays a significant role. Although amphibians usually consume small invertebrates, their diet largely depends on the groups which are most common and accessible in the environment. Amphibians usually demonstrate considerable trophic plasticity in different ecosystems of the Ukrainian Roztochchia. Two of the most numerous representatives of the batrachofauna within the investigated region are the Common Toad (*Bufo bufo*) and the Common Frog (*Rana temporaria*). It was found that one of the key factors influencing the trophic behavior of amphibians is air temperature.

Material sampling was conducted at seven localities with different habitat types (natural forest biotopes and anthropogenically transformed sites (orchards, roadsides, pastures, and fields)) from 2019 to 2022. The use of the Simpson index allowed us to assess the seasonal changes in prey diversity in the diet of the studied amphibian species. According to our studies, both *Bufo bufo* and *Rana temporaria* exhibit seasonal fluctuations in trophic activity depending on the seasonal changes of air temperature. At the same time, both of the species show some degree of selectivity in prey choice: the highest diversity of trophic objects is observed in summer, when favorable temperature conditions coincide with high food availability, whereas in spring and autumn the feeding spectrum becomes narrower. In total, the trophic spectra of the Common Toad (*Bufo bufo*) and the Common Frog (*Rana temporaria*) include invertebrates of three phyla: Mollusca, Annelida, and Arthropoda, in particular, the Common Toad (*Bufo bufo*) most frequently consumes representatives of the orders Coleoptera and Hymenoptera, while the Common Frog (*Rana temporaria*) predominantly feeds on members of the superclass Myriapoda, as well as phyla Mollusca, and the order Dermoptera.

Overall, an expanded feeding spectrum contributes to maintaining population stability, efficient energy exchange, and interactions with other components of the ecosystem, highlighting the ecological significance of studying the trophic ecology of these species in various habitats. The obtained results testify about high ecological plasticity of *Bufo bufo* and *Rana temporaria* highlighting the necessity of their further feeding spectrum research.

*Keywords:* *Rana temporaria*, *Bufo bufo*, trophics, air temperature, number, seasonality, invertebrates, Ukrainian Roztochchia

## ОЦІНКА АЛЕЛОПАТИЧНОЇ АКТИВНОСТІ ВОДОРОЗЧИННИХ СПОЛУК ІЗ НАДЗЕМНИХ ЧАСТИН ВИСОКОІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ РОСЛИН

Ю. Данко, М. Кобилецька

Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна  
e-mail: yura\_danko@ukr.net  
myroslava.kobyletska@lnu.edu.ua

Дослідження присвячене актуальній проблемі екологічної безпеки – зростаючому поширенню інвазійних рослин, що призводить до втрати біорізноманіття і зміни функціонування природних екосистем. Одним із факторів, які сприяють поширенню адвентивних видів, є алелопатія – складний біологічний процес взаємодії між рослинами через виділення у довкілля хімічно активних речовин. Досліджували водорозчинні сполуки, здатні швидко мігрувати природним середовищем після дощів, стоку або затоплення, що зумовлює їхній вплив на аборигенні види та формування нових рослинних угруповань у річково-долинних екосистемах. У роботі представлено результати серії лабораторних біотестів, у яких оцінювали алелопатичний потенціал *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Helianthus tuberosus* L. (F.Schmidt) та *Reynoutria sachalinensis* (F.Schmidt) Nakai, що масово поширені на території Українських Карпат. Активність екстрактів оцінювали за допомогою біотесту на ріст крес-салату (*Lepidium sativum* L.) – рослини-індикатора, яка чутлива до дії фітотоксичних сполук. Вивчення впливу відбувалося в динаміці сезону й охоплювало широкий діапазон концентрацій екстракту, що дало змогу визначити концентраційну залежність впливу колінів на ріст і розвиток тестової рослини. Експериментальні дані підтвердили, що всі три досліджувані рослини є потужними алелопатичними донорами, причому борщівник Сосновського виявляв найактивнішу інгібуючу дію. Алелопатичний ефект був прямо пропорційним концентрації екстракту і змінювався упродовж вегетаційного періоду. Отримані результати підтверджують, що водорозчинні алелопатичні речовини інвазійних рослин є одними з факторів їхнього впливу на оточуючу рослинність.

*Ключові слова:* інвазійні види, алелопатія, біорізноманіття, інвазійна флора, фотосинтез, водний режим, біологічно активні речовини

У сучасному світі поширення інвазійних рослин є однією з найгостріших екологічних проблем, що веде до збіднення біорізноманіття і порушує баланс екосистем. Розуміння механізмів успішного поширення та домінування адвентивної рослинності на нові місцевості є критично важливим для розробки ефективних стратегій контролю. Одним із таких механізмів є алелопатія – складний біологічний феномен, що охоплює прямий або непрямий шкідливий чи сприятливий вплив одного організму на інший через виділення біологічно активних речовин (БАР) у навколишнє середовище. До сполук, які мають алелопатичну активність, належать такі групи речовин як феноли, алкалоїди, терпеноїди, глюкозинолати, ізотіоціанати, бензоксазиноїди й інші продукти життєдіяльності рослин

[7]. Алелопатичний вплив на оточуючі рослини може відбуватись як безпосередньо, так і опосередковано, через взаємодію з іншими організмами чи зміну фізичних і хімічних характеристик ґрунту, які, своєю чергою, впливають на ріст, розвиток, фотосинтетичну активність, водний режим та розподіл вищих рослин в угрупованнях [12, 14, 16]. Алелопатично активні речовини виділяються в довкілля різними шляхами, серед яких випаровування, виділення надземних частин і коренів (активні виділення називаються екsudати, пасивні – дифузати), вилугування з опаду (сапроліни). Одним із основних пасивних механізмів виділення БАР рослинами є вимивання їх під час опадів, причому навіть невелика кількість опадів, зокрема, і роса, можуть вимивати БАР з рослини [3, 4, 8].

Для дослідження алелопатичного впливу адвентивних рослин на оточуюче середовище було обрано три високоінвазійні види рослин, які широко розповсюджені на території Українських Карпат: борщівник Сосновського (*Heracleum sosnowskyi* Manden.), топінамбур (*Helianthus tuberosus* L. (F.Schmidt)) і рейнуртія сахалінський (*Reynoutria sachalinensis* (F.Schmidt) Nakai). Борщівник Сосновського – *Heracleum Sosnowskyi* Manden., ботанічного роду *Heracleum*, ботанічної родини *Apiaceae* є адвентивною рослиною, інтродукованою на територію України як невдала спроба використати кормову культуру, що здатна накопичувати велику кількість органічних речовин. Містить фуурокумарини, що викликають опіки шкіри під дією УФ випромінювання. Активно поширюється на теренах Закарпаття уздовж річкових долин, автомобільних шляхів. Виявляє високоінвазійну й алелопатичну активність [1, 5, 10]. Соняшник бульбистий, або топінамбур (*Helianthus tuberosus* L.) – бульбоносна рослина, яка належить до ботанічного роду Соняшник (*Helianthus*), ботанічної родини айстрових (*Asteraceae*). Рослина інтродукована на території Європи в XVII ст. з Північної Америки. Хоч топінамбур не є небезпечним для здоров'я людини та має практичне застосування, все ж у межах України рослину широко не використовують, а особини, які потрапили в дике середовище, швидко адаптувалися та стрімко поширилися, займаючи нові оселища і витісняючи аборигенні види [5, 9, 13]. Рейнуртія сахалінська (*Reynoutria sachalinensis* (F.Schmidt) належить до ботанічного роду *Reynoutria*, ботанічної родини гречкових *Polygonaceae*. Рослина походить зі Східної Азії та натуралізована майже по всьому світу, в тому числі і в Україні. Рослина має кілька номенклатурних назв, найбільш відомими з яких є далекосхідна гречка сахалінська, гречка сахалінська, гірчак сахалінський (*Polygonum sachalinensis* F.Schmidt) та фалопія сахалінська (*Fallopia sachalinensis* (F.Schmidt) Ronse Decr.). На території України гірчак жодного практичного застосування не має і є бур'яном, що швидко поширюється та за короткий час стає доміантним у нових екотопах [2, 5, 6, 13].

Досліджувані види активно поширюються, радикально змінюючи природний рослинний покрив, і є одними з найбільш високоінвазійних і агресивних рослин, які проводять активну експансію в Українських Карпатах [5]. Алелопатичний вплив є одним із механізмів негативного тиску інвазійних рослин на місцеву флору. Важливу роль у цьому процесі відіграють водорозчинні сполуки, здатні ефективно мігрувати по екосистемі під дією дощових опадів, водних стоків чи затоплення, що зумовлює їхній швидкий вплив на аборигенну флору. Для всіх трьох досліджуваних видів характерний «змішаний тип» просторового поширення з переважною локалізацією у річково-долинних коридорах, в яких завдяки підвищеній вологості й кількості опадів виникають оптимальні умови для масового трансферу й дії алелопатичних речовин [2]. Як свідчить аналіз літературних джерел, саме вода виступає вирішальним чинником у процесі вилугування БАР із рослин і, відповідно, посилення їхньої деструктивної дії на оточуючу рослинність [11, 18, 22, 25, 26].

Вивчення впливу водорозчинних речовин інвазійних рослин на аборигенні види має ключове значення для розуміння механізмів їхнього поширення й екологічної стійкості. Завдяки здатності алелопатичних сполук активно вимиватися під дією дощу, затоплення або стоку води ці хімічні сполуки швидко потрапляють у навколишнє середовище, де можуть пригнічувати проростання, ріст і розвиток місцевої флори, змінювати мікробіологічний стан ґрунту і структуру угруповань. Для глибшого розуміння впливу водорозчинних алелопатичних сполук інвазійних видів важливо не лише обмежуватися оцінкою їхнього миттєвого або одноразового ефекту на оточуючу флору, а й розглядати цей процес у динаміці. Алелопатичний потенціал і спектр виділених речовин можуть суттєво змінюватись упродовж вегетаційного періоду – залежно від фази росту інвазійної рослини, її фізіологічного стану, кількості біомаси, а також від частоти й інтенсивності дощів і затоплень [15, 20, 23]. Відповідно, ефекти щодо чутливості аборигенних видів можуть також змінюватися в часі, посилюючись у періоди інтенсивного виділення БАР або пригасати після зниження активності інвазійних видів. Тому важливим завданням нашого дослідження є не лише визначити характер впливу водорозчинних сполук інвазійних видів рослин на ріст і розвиток супутньої рослинності, а й простежити залежність цих ефектів від концентрацій і сезонності.

### Матеріали та методи

Збір рослинного матеріалу проводили щомісяця, у другій його половині, упродовж активного періоду життєдіяльності рослин. Збір тривав для борщівника Сосновського – з 4-го по 8-й місяць, а для рейнутрії сахалінської і топінамбура – з 4-го по 9-й місяць. Локалітет збору рослинного матеріалу представлено на рис. 1.



Рис. 1. Локалітет збору рослинного матеріалу біля р. Латориця, в межах м. Мукачева

Для оцінювання алелопатичної активності водорозчинних речовин із надземних частин рослинного матеріалу застосовували методику, представлену в методичному посібнику «Сучасні методи в алелопатичних дослідженнях» [12]. Як модель водорозчинних виділень рослин використовували водні екстракти різних концентрацій, які отримували шляхом настоювання повітряно-сухого рослинного матеріалу в дистильованій воді.

Для вихідного екстракту наважку 5 г рослинного матеріалу (окремо стебло і листки) заливали 50 мл дистильованої води, через 24 год розчин фільтрували через паперовий фільтр і отримували вихідний екстракт. Таким чином, було забезпечено стандартизоване співвідношення сировини до екстрагенту, що становило 1:10. Вихідний екстракт, який приймали за нерозведену концентрацію (1), використовували для приготування серії розведених робочих розчинів. Розведення здійснювали додаванням дистильованої води для отримання наступних, менш концентрованих, екстрактів. Були підготовані розчини у трьох співвідношеннях об'ємів (вихідний екстракт : дистильована вода): 1:5, 1:10 та 1:20. Відсортоване насіння тест-рослини крес-салату (*Lepidium sativum* L.) висівали на фільтрувальний папір, зволожений дистильованою водою, ставили у термостат для пророщування за температури 26 °C упродовж 18 год. Із пророслого насіння відбирали ті проростки, в яких корені досягли довжини 3–5 мм. Вимірювали довжину кореня кожного проростка та по 20 одиниць вміщували у чашки Петрі на фільтрувальний папір, зволожений 5 мл витягу різної концентрації. У варіанті контролю проростки вміщували на фільтрувальний папір, змочений водою. Досліджувані зразки поміщали на добу в термостат, після чого знову вимірювали довжину коренів і розраховували добовий приріст [12]. Для кожного варіанта дослід проводили у трьох повторностях (n=3). Алелопатичну активність водорозчинних речовин рослин виражали як добову різницю довжин кореня тест-рослини та як приріст коренів у відсотках щодо приросту проростків у контролі (на воді), який приймали за 100 %.

Статистичний аналіз даних проводили за допомогою пакета Microsoft Office Excel, застосовуючи методи описової статистики. Кожен результат базувався на трьох повторностях, для яких було обчислено середнє арифметичне (M), стандартну похибку (m) і t-критерій Стьюдента. Різниця між групами вважалася статистично значущою, якщо її рівень вірогідності (P) становив  $P \leq 0,05$ ,  $P \leq 0,01$  або  $P \leq 0,001$ .

### Результати і їхнє обговорення

Результати вивчення алелопатичної активності водорозчинних сполук з надземних частин досліджуваних видів представлені в табл. 1, 2 і 3.

Як видно з наведених даних, усі варіанти витягів виявляли інгібуючий вплив на ріст коренів тестової рослини. Найбільше пригнічення росту коренів фіксували за вихідної концентрації водних екстрактів. Також за даного розведення спостерігали й інші ознаки пригнічення тестової рослини, зокрема, стоншення кореня та загальне зменшення біомаси. Зі зменшенням концентрації водного екстракту інгібування тестової рослини пропорційно зменшувалося, проте було помітним навіть за розведення 1:20.

Серед досліджуваних інвазійних рослин найбільший негативний вплив на ріст і розвиток крес-салату виявив борщівник Сосновського (*H. sosnowskyi*), особливо за вихідної концентрації водного екстракту. За цієї концентрації добовий приріст коренів був мінімальним, а візуальний стан *L. sativum* свідчив про їхнє глибоке пригнічення, що вказувало на нежиттєздатність у таких умовах.

Порівняння активності витягів із різних частин рослин свідчить, що листя виявляє вищу алелопатичну активність порівняно зі стеблами. Водні екстракти з листя у більшості випадків викликали сильніше пригнічення росту тестової рослини. Причиною цього може бути накопичення у листках великої кількості БАР, адже саме листя є головним місцем синтезу продуктів вторинного метаболізму – фенольних сполук, флавоноїдів, органічних кислот тощо, які беруть участь у захисті рослини від стресів, патогенів і конкурентів. Листки активно залучені до процесів фотосинтезу, обміну речовин і взаємодії з навколишнім середовищем, тому рослина накопичує тут максимальну кількість БАР для

ефективного реагування на вплив зовнішніх чинників. Стебла зазвичай містять меншу кількість алопатично активних сполук, оскільки їхня основна функція – забезпечення механічної міцності й транспорту, а не утворення захисних метаболітів [17, 19, 21, 24]. Таким чином, концентрація і спектр алолохімікатів у листках пояснюють більшу алопатичну ефективність цих органів у формуванні фітотоксичного впливу інвазійних видів.

Таблиця 1

Вплив екстрактів надземної частини *H. sosnowskyi* на довжину кореня *L. sativum* і їхній приріст щодо контролю, %

К-ція витагю	Період збору рослинного матеріалу									
	Квітень		Травень		Червень		Липень		Серпень	
	M±m, мм	%	M±m, мм	%	M±m, мм	%	M±m, мм	%	M±m, мм	%
<b>Стебло 1</b>	0,123 ± 0,028***	0,826	0,160 ± 0,033***	1,074	0,135 ± 0,008***	0,907	0,285 ± 0,035***	1,914	0,342 ± 0,028***	2,296
<b>Стебло 1:5</b>	2,213 ± 0,047***	14,860	1,030 ± 0,312***	6,916	1,527 ± 0,528***	10,254	2,990 ± 0,595***	20,078	4,044 ± 0,392***	27,156
<b>Стебло 1:10</b>	4,475 ± 0,742***	30,050	1,887 ± 0,069***	12,671	2,856 ± 0,383***	19,178	4,022 ± 0,988***	27,008	5,325 ± 0,806***	35,758
<b>Стебло 1:20</b>	5,913 ± 0,123**	39,706	2,363 ± 0,248***	15,867	5,243 ± 0,217***	35,207	7,518 ± 0,802	50,484	6,144 ± 0,931***	41,257
<b>Листки 1</b>	0,175 ± 0,290***	1,175	0,071 ± 0,016***	0,477	0,143 ± 0,011***	0,960	0,057 ± 0,019***	0,383	0,071 ± 0,009***	0,477
<b>Листки 1:5</b>	1,416 ± 0,096***	9,508	1,827 ± 0,959***	12,268	1,917 ± 0,141***	12,873	1,392 ± 0,243***	9,347	1,935 ± 0,173***	12,994
<b>Листки 1:10</b>	1,632 ± 0,171***	10,960	2,181 ± 0,804***	14,645	2,668 ± 0,102***	17,916	1,818 ± 0,272***	12,208	2,355 ± 0,076***	15,814
<b>Листки 1:20</b>	2,152 ± 0,224***	14,451	2,258 ± 0,674***	15,163	5,183 ± 0,296***	34,804	3,770 ± 0,325**	25,316	5,309 ± 0,127***	35,650

Примітка: Різниця достовірна порівняно з контролем \* ≤0,05, \*\* ≤0,01, \*\*\* ≤0,001

Порівняння активності водних витягів у динаміці вказує на залежність алопатичного впливу від періоду основної життєдіяльності інвазійної рослини. Хоча отримані результати не завжди дають можливість вивести чітку лінійну залежність зміни впливу на тестову рослину, особливо порівнюючи динамічний вплив між різними концентраціями екстрактів, все ж таки простежується залежність впливу екстрактів від фази росту інвазійної рослини. Зокрема, згідно з отриманими даними, ми можемо бачити, що *H. tuberosus* виявляв сильнішу алопатичну активність у другій половині вегетаційного періоду, а *H. sosnowskyi* та *R. sachalinensis* – у середині вегетації. Такі результати можна пояснити тим, що динамічні зміни алопатичного потенціалу варіюють залежно від фізіологічного стану рослини. Пікові значення активності, ймовірно, збігаються з періодами найбільш інтенсивного біосинтезу і транслокації цих сполук, корелюючи з етапами цвітіння, плодоношення або з накопиченням резервних речовин. Відповідно, специфічні для кожного виду терміни максимального алопатичного впливу відображають їхні унікальні особливості життєвого циклу.

Досліджувані види рослин виявляли алопатичну активність упродовж усього вегетаційного періоду, пригнічуючи ріст і розвиток тестової рослини, демонструючи, що алопатичний вплив є одним із механізмів успішного поширення та домінування інвазійних рослин в екосистемах.

Таблиця 2

Вплив екстрактів надземної частини *R. sachalinensis* на довжину кореня *L. sativum* та їхній приріст щодо контролю, %

К-ція вигягу	Період збору рослинного матеріалу											
	Квітень		Травень		Червень		Липень		Серпень		Вересень	
	M±m, мм	%	M±m, мм	%	M±m, мм	%	M±m, мм	%	M±m, мм	%	M±m, мм	%
<b>Стебло 1</b>	1,642 ± 0,211***	11,026	0,587 ± 0,332***	3,942	0,595 ± 0,212***	3,995	0,355 ± 0,081***	2,384	1,670 ± 0,059***	11,214	1,841 ± 0,142***	12,362
<b>Стебло 1:5</b>	6,116 ± 0,067***	41,069	5,897 ± 0,898***	38,779	6,002 ± 0,264***	40,304	7,906 ± 0,984**	54,378	4,105 ± 0,479***	27,565	6,210 ± 1,130**	41,700
<b>Стебло 1:10</b>	8,452 ± 0,185***	56,755	6,627 ± 0,295***	57,830	7,710 ± 0,269***	51,773	8,221 ± 1,236*	55,167	5,570 ± 1,021***	37,403	9,931 ± 0,647***	66,686
<b>Стебло 1:20</b>	11,941 ± 0,678*	80,184	8,880 ± 0,641***	66,344	10,041 ± 1,420	67,425	9,125 ± 1,247*	61,852	10,712 ± 1,186*	71,931	11,157 ± 1,466	74,919
<b>Листки 1</b>	0,515 ± 0,270***	3,458	0,483 ± 0,301***	3,243	0,240 ± 0,105***	1,612	0,176 ± 0,036***	1,182	0,794 ± 0,101***	5,332	0,843 ± 0,115***	5,661
<b>Листки 1:5</b>	2,220 ± 0,922***	14,907	1,995 ± 0,087***	17,875	1,963 ± 0,646***	13,182	2,742 ± 0,062***	18,265	5,097 ± 0,758***	34,226	4,365 ± 0,825***	29,311
<b>Листки 1:10</b>	6,700 ± 0,854***	44,991	6,216 ± 1,382**	35,026	2,700 ± 0,980***	18,131	5,802 ± 0,242***	38,464	6,988 ± 0,409***	46,925	7,496 ± 0,325***	50,336
<b>Листки 1:20</b>	11,000 ± 0,541**	73,865	7,711 ± 1,192**	63,557	7,103 ± 0,882***	47,697	8,293 ± 0,247***	56,252	9,997 ± 0,379***	67,130	10,105 ± 1,422	67,856

Примітка: Різниця достовірна порівняно з контролем, \* ≤0,05, \*\* ≤0,01, \*\*\* ≤0,001



Таблиця 3

Вплив екстрактів надземної частини *N. tuberosus* на довжину кореня *L. sativum* та їхній приріст щодо контролю, %

К-ція вилягу	Період збору рослинного матеріалу											
	Квітень		Травень		Червень		Липень		Серпень		Вересень	
	М±m, мм	%	М±m, мм	%	М±m, мм	%	М±m, мм	%	М±m, мм	%	М±m, мм	%
Стебло 1	1,333 ± 0,107***	8,950	1,300 ± 0,109***	8,730	1,109 ± 0,085***	7,447	1,056 ± 0,056***	7,091	0,577 ± 0,064***	3,875	0,724 ± 0,177***	4,862
Стебло 1:5	7,932 ± 0,789***	53,264	2,683 ± 0,342***	2,683	4,012 ± 0,135***	26,941	5,702 ± 0,300***	38,289	3,369 ± 0,182***	22,623	6,858 ± 0,984**	46,052
Стебло 1:10	10,066 ± 1,013*	67,593	5,617 ± 1,008***	37,718	6,659 ± 0,297***	44,715	7,272 ± 0,050***	48,832	5,840 ± 0,528***	39,216	7,245 ± 0,450***	48,650
Стебло 1:20	11,408 ± 0,832*	76,605	10,867 ± 0,401**	72,972	10,514 ± 0,533**	70,602	11,947 ± 0,980	80,220	9,623 ± 0,595**	64,618	9,748 ± 0,370***	65,458
Листки 1	0,944 ± 0,026***	6,340	0,917 ± 0,120***	6,128	0,335 ± 0,022***	2,250	0,513 ± 0,045***	3,445	0,238 ± 0,003***	1,598	0,429 ± 0,079***	2,881
Листки 1:5	4,824 ± 0,148***	32,393	3,533 ± 0,497***	23,724	2,740 ± 0,023***	18,399	3,625 ± 0,347***	24,342	2,947 ± 0,230***	19,789	3,325 ± 0,915***	22,327
Листки 1:10	6,663 ± 0,123***	44,742	4,612 ± 0,819***	30,970	6,561 ± 0,547***	44,057	5,952 ± 0,257***	39,968	4,896 ± 0,201***	32,877	5,545 ± 0,407***	37,235
Листки 1:20	10,984 ± 0,344**	73,758	10,115 ± 1,012*	62,235	8,979 ± 0,924**	60,294	11,095 ± 0,278**	74,503	9,855 ± 0,574**	66,176	9,461 ± 0,175***	63,531

Примітка: Різниця достовірна порівняно з контролем \* ≤0,05, \*\* ≤0,01, \*\*\* ≤0,001

Алелопатична активність водних екстрактів досліджуваних рослин є прямо пропорційною їхній концентрації. Найбільше пригнічення росту коренів тест-рослини спостерігали за вихідної концентрації витягів, проте вплив залишався помітним навіть за значного розведення (1:20). Витяги з листків дослідних рослин виявляли вищу інгібуючу дію порівняно з витягами зі стебел.

Серед досліджуваних видів рослин борщівник Сосновського (*H. sosnowskyi*) виявив найбільший інгібуючий потенціал. Його водні екстракти за найвищої концентрації спричинили мінімальний приріст коренів тест-рослини, що вказує на його високу алелопатичну агресивність і здатність глибоко пригнічувати ріст сусідніх рослин.

Динаміка зміни алелопатичного впливу протягом досліджуваного періоду була видоспецифічною та залежала від періоду життєдіяльності інвазійного виду.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Вихор Б. І., Проць Б. Г.* Борщівник Сосновського (*Heracleum Sosnowskyi* Manden.) на Закарпатті: екологія, поширення та вплив на довкілля // Біологічні Студії / *Studia Biologica*. 2012. Т. 6. № 3. С. 185–196.
2. *Вихор Б. І., Проць Б. Г.* Інвазійні види рослин Закарпаття: екологічна характеристика та динамічні тенденції поширення // Біологічні Студії / *Studia Biologica*. 2014. Т. 8. № 1. С. 171–186.
3. *Гнатюк Н. О.* Механізми прояву алелопатичної взаємодії рослин // Таврійський наук. вісн. Екологія, іхтіологія та аквакультура. 2023. Вип. 131. С. 345–351.
4. *Гродзинський А. М.* Знову про фітоценотичну роль фізіологічно активних виділень рослин // Укр. ботан. журнал. 1983. Т. 40. № 4. С. 1–10.
5. *Данко Ю., Войтків А., Кобилецька М.* Огляд поширення інвазійних видів рослин на території Українських Карпат // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2024. Вип. 93. С. 29–45.
6. *Єсінов О. В.* Гірчак сахалінський // Альтернативні джерела енергії, енергозбереження та екологічні в аграрному секторі: матеріали Всеукр. наук.-практ. конф. / ННІ механотроніки і систем менеджменту (25–26 травня 2021 р., Харків). Харків. 2020. С. 16–18.
7. *Кобилецька М. С., Пацула О. І., Романюк Н. Д.* та ін. Фізіологія та біохімія рослин: підручник / за ред. проф., д-ра біол. наук О. І. Терек. Львів: ЛНУ ім. Івана Франка, 2023. Т. 1. 378 с.
8. *Колеснік А. В., Сікура А. В., Сікура А. Й.* Біохімічні особливості та фармацевтичний потенціал лікарських рослин різних агрокліматичних зон України // Біологічні системи: теорія та інновації. 2023. Т. 14. № 3–4. С. 40–47.
9. *Липовий В. Г., Шевчук А. О., Гуцол Г. В., Князюк О. В.* Особливості формування продуктивності різних сортів топінамбура // Сільське господарство та лісництво. 2019. Вип. 14. С. 79–87.
10. *Мошківська С. В.* Біологічні особливості борщівника Сосновського і наукове обґрунтування ефективної системи його контролювання в правобережному лісостепу України: автореф. дис. ... канд. с/г наук: 06.01.13. К., 2016. 22 с.
11. *Парфенюк А. І., Гаврилюк Л. В., Косовська Н. А.* Вплив екзометаболітів рослин різних сортів сої на агресивність та інтенсивність споруляції *Fusarium graminearum* SCHWABE // Збалансоване природокористування. 2021. Вип. 1. С. 59–66.
12. Сучасні методи в алелопатичних дослідженнях: метод. посіб. / за заг. ред. чл.-кор. НАН України, проф. Н. В. Заїменко. К.: Ліра-К, 2021. 200 с.
13. *Токарюк А. І., Чорней І. І., Буджак В. В.* та ін. Інвазійні рослини в Буковинському Передкарпатті: монографія. Чернівці: Друк Арт, 2018. 176 с.

14. *Abdulfatah H. F., Naji E. F.* The Role of Allelopathy for some Plants: A Review // *Iraqi Journal of Desert Studies*. 2023. Vol. 13 (2). P. 61–71.
15. *An M., Liu D. L., Johnson I. R., Lovett J. V.* Mathematical modelling of allelopathy: II. The dynamics of allelochemicals from living plants in the environment // *Ecological Modelling*. 2003. Vol. 161. P. 53–66.
16. *Bachheti A., Sharma A., Bachheti R. K.* et al. Plant Allelochemicals and Their Various Applications // *Co-Evolution of Secondary Metabolites*. 2020. P. 441–465.
17. *Chu S., Shi Z., Xiao J.* et al. Bioactive constituents of amphibious *Rotala rotundifolia* at different growth stages and response surface optimization for flavonoid extraction // *Sci. Rep.* 2024. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-80300-w>.
18. *Dai L., Wu L., Zhou X.* et al. Effects of water extracts of *Flaveria bidentis* on the seed germination and seedling growth of three plants // *Sci. Rep.* 2022. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-22527-z>.
19. *Dixon R. A., Dickinson A. J.* A century of studying plant secondary metabolism—From “what?” to “where, how, and why?” // *Plant Physiology*. 2024. Vol. 195. P. 48–66.
20. *Filep R., Pal R. W., Balázs V. L.* et al. Can seasonal dynamics of allelochemicals play a role in plant invasions? A case study with *Helianthus tuberosus* L. // *Plant Ecology*. 2016. Vol. 217 (12). P. 1489–1501.
21. *Frazão V. P., Hufnagel M. T., Dorr F.* et al. The extraction method determines the chemical profiles of leaves and stems of *Melissa officinalis* L. // *J. Pharm. Pharmacogn. Res.* 2025. Vol. 13 (5). P. 1537–1546.
22. *Hussain F., Ilahi I., Malik S. A.* et al Allelopathic effects of rain leachates and root exudates of *Cenhrus ciliaris* L. and *Bothriochloa pertusa* (L.) A. CAMUS // *Pak. J. Bot.* 2011. Vol. 42 (5). P. 3587–3604.
23. *Liu C., Chen Y. D., Mallik A.* et al. Monthly dynamics of phenolic release and allelopathic effect in hollow and hummock *Sphagnum* // *Canadian Science Publishing. Botany*. 2023. Vol. 101 (11).
24. *Ozyigit I. I., Dogan I., Hocaoglu-Ozyigit A.* et al. Production of secondary metabolites using tissue culture-based biotechnological applications // *Front. Plant Sci.* 2023. Vol. 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1132555>.
25. *Serrano L.* Leaching from vegetation of soluble polyphenolic compounds, and their abundance in temporary ponds in the Doñana National Park (SW Spain) // *Origin and nature of DOM in lakes*. 1992. Vol. 229. P. 43–50.
26. *Yule C. M., Lim Y. Y., Lim T. Y.* Recycling of phenolic compounds in Borneo’s tropical peat swamp forests // *Carbon Balance Manage.* 2018. P. 1–14.

Стаття надійшла до редакції 03.11.25

доопрацьована 08.12.25

прийнята до друку 15.12.25

---

**ASSESSMENT OF ALLELOPATHIC ACTIVITY OF WATER-SOLUBLE  
COMPOUNDS FROM AERIAL PARTS OF HIGHLY INVASIVE PLANT SPECIES**

---

**Yu. Danko, M. Kobyletska***Ivan Franko National University of Lviv**4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine**e-mail: yura\_danko@ukr.net**myroslava.kobyletska@lnu.edu.ua*

The research is dedicated to the current problem of environmental safety – the increasing spread of invasive plants, which leads to biodiversity loss and alterations in the functioning of natural ecosystems. One of the factors contributing to the distribution of adventitious species is allelopathy – a complex biological process of interaction between plants through the release of chemically active substances into the environment. The study investigated water-soluble compounds capable of rapidly migrating through the natural environment after rains, runoff, or flooding, which determines their impact on aboriginal species and the formation of new plant communities in river-valley ecosystems. The paper presents the results of a series of laboratory bioassays evaluating the allelopathic potential of *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Helianthus tuberosus* L. (F.Schmidt) and *Reynoutria sachalinensis* (F.Schmidt) Nakai, which are widely distributed in the Ukrainian Carpathians. Extract activity was assessed using a growth bioassay with garden cress (*Lepidium sativum* L.) – a sensitive indicator plant responsive to phytotoxic compounds. The influence was studied over the course of the growing season and across a wide range of extract concentrations, allowing identification of concentration-dependent effects of colines on the growth and development of test plants. Experimental results confirmed that all three species are strong allelopathic donors, with Sosnowsky's hogweed showing the most pronounced inhibitory effect. The allelopathic action was directly proportional to the extract concentration and varied throughout the vegetation period. These findings confirm that water-soluble allelopathic substances of invasive plants are one of the factors driving their impact on surrounding vegetation.

*Keywords:* invasive species, allelopathy, biodiversity, invasive flora, photosynthesis, water regime, biologically active substances

**EFFECT OF HISTAMINE AND HISTAMINE RECEPTOR BLOCKERS  
ON THE CONTENT OF ENDOGENIC HISTAMINE AND SORPTION CAPACITY  
OF RAT BLOOD ERYTHROCYTES**

**N. Harasym<sup>1</sup>, Yu. Nalapsha<sup>1</sup>, A. Kostochko<sup>1</sup>, A. Raspopina<sup>1</sup>,  
N. Bodnarchyk<sup>1</sup>, A. Zyn<sup>2</sup>, A. Heneha<sup>1</sup>**

*<sup>1</sup>Ivan Franko National University of Lviv  
4, Hrushevskiyi St., Lviv 79005, Ukraine*

*<sup>2</sup>Lviv Research Forensic Center, Ministry of Internal Affairs of Ukraine  
24, Konyushinna St., Lviv 79040, Ukraine*

*e-mail: garasymnatalya@gmail.com; nataliya.harasym@lnu.edu.ua*

Histamine is synthesized from histidine in mast cells and basophils. Upon release, it acts on histamine receptors H1, H2, H3, and H4 located on plasma membranes. However, the presence of histamine receptors on erythrocyte membranes has not been thoroughly investigated. The aim of this study was to detect histamine in erythrocytes and determine the presence of H1–H4 receptors on erythrocyte membranes using specific receptor blockers. These were assessed via changes in endogenous histamine levels and in the sorption capacity of erythrocytes. In the experiment, histamine was added to erythrocytes at a concentration of 5.4  $\mu\text{M}$ ; histamine receptor blockers: desloratadine (blocks the H1 receptor), ranitidine (blocks the H2 receptor), betahistine (blocks the H3 receptor) so that the final concentration was 0.1; 1; 10  $\mu\text{M}$ . Groups were also created, to whose erythrocytes were added both the indicated blockers and histamine. To analyze the presence of the H4 receptor on the erythrocyte membrane, all three blockers (desloratadine, ranitidine, betahistine) were added to the cells simultaneously, since there is currently no freely available blocker of the H4 receptor for histamine. Histamine was found in rat erythrocytes, with higher levels in females than in males. Combined administration of histamine and the H1 receptor blocker desloratadine altered endogenous histamine levels in female erythrocytes compared to desloratadine alone and affected sorption capacity. Ranitidine (H2 blocker) increased endogenous histamine content in male erythrocytes. The H3 receptor blocker betahistine, combined with histamine, caused an increase in endogenous histamine content in both sexes and altered sorption capacity. Blocking H1–H3 receptors and introducing histamine decreased sorption capacity in male erythrocytes (at high blocker concentrations, 10  $\mu\text{M}$ ) and altered it in females (depending on concentration). These findings may suggest that erythrocyte membranes in both sexes contain H3 receptors involved in regulating endogenous histamine content and sorption capacity.

*Keywords:* erythrocytes, histamine, histamine receptors, receptor blockers, sorption capacity

Erythrocytes are highly specialized red blood cells that lose their nucleus and virtually all cytoplasmic organelles during development, yet retain many elements of molecular signaling pathways. The red blood cell membrane contains receptors for various biologically important substances, interactions with which lead to metabolic changes in erythrocytes that affect their functions [19, 26].

Histamine is a biogenic amine produced by tissue basophils and circulating blood basophils. In these cells, histamine is stored in specialized granules in a bound state. Histamine has been shown to act against a T cell-dependent antigen (SRBC), as observed in studies comparing histamine to H2 receptor antagonist-treated and control rabbits. Jutel et al. demonstrated that tripeleennamine (an H1 receptor antagonist) inhibited histamine binding in Th1 but not in Th2 cells, showing predominant H1 receptor expression on Th1 cells. Neither ranitidine (an H2 receptor antagonist) nor clobenpropit (an H3 receptor antagonist and H4 receptor partial agonist) had any impact on histamine binding. Histamine is synthesized by the enzyme histidine decarboxylase. There is also evidence that histamine can be absorbed by eosinophils and is present in platelets. It exerts its effects by binding to histamine receptors – H1, H2, H3, and H4 [17, 20, 29]. Histamine regulates dendritic cells, T lymphocytes, B lymphocytes, and related antibody isotype responses. Its immunosuppressive and immunomodulatory effects on both humoral and cell-mediated immunity (HI and CMI, respectively) have been documented. Immunomodulation studies in rabbit models have shown that histamine has a short-term effect on antibody generation, and that the *in vivo* production of antibodies (IgM and IgG) is influenced by histamine concentration. Histamine receptors H1R and H2R have been shown to enhance delayed-type hypersensitivity and antibody-mediated immune responses, regulating several key events in allergies and autoimmune diseases in experimental models, especially in knockout mice deficient in either H1R or H2R. Histamine and its receptor agonists (H1R and H2R) enhance antibody production by activating these receptors, whereas both H1R and H2R antagonists can positively or negatively modulate the antibody profile. Anti-IgM levels increased in H2R antagonist-treated rabbits and diminished in H1R antagonist-treated rabbits. H1R antagonist-treated rabbits also show diminished antibody production by Th1 cells [31]. The histamine H4 receptor, in biological systems, modulates immunological functions and stimulates antibody production only in response to exogenously administered agonists, not endogenous histamine [31].

Basophil granules contain several key components, including histamine, heparin, and peroxidase. Basophils are capable of synthesizing and storing histamine as well as eosinophil chemotactic factors of anaphylaxis. These leukocytes can also synthesize and release slow-reacting substances of anaphylaxis and, likely, platelet-activating factors upon stimulation; however, these substances are not stored.

Basophils (like mast cells) are believed to play a role in immediate hypersensitivity reactions, such as allergic asthma. Immunoglobulin E (IgE) binds readily to the membranes of basophils and mast cells. Degranulation occurs when a specific antigen interacts with membrane-bound IgE, leading to the release of mediators of immediate hypersensitivity reactions (e.g., histamine, anaphylaxis-associated substances, platelet-activating factor, heparin, and eosinophil chemotactic factors of anaphylaxis) [24].

Significant changes in circulating blood cell numbers following allergen exposure have been reported in patients with seasonal and perennial allergic rhinitis. When comparing blood cell counts taken immediately before and several hours after allergen exposure, a rapid mobilization of segmented neutrophils and a significant decline in circulating erythrocytes were observed in otherwise healthy allergic rhinitis subjects. A similar reduction in erythrocyte numbers was also observed in an animal model of allergic airway disease. Notably, this erythrocyte decline did not occur upon airway challenge with a nonspecific antigen or a placebo (saline buffer), indicating that the underlying mechanism was directly related to allergic inflammation triggered by the specific allergen. This allergen-induced erythrocyte declines and neutrophil increase persisted even after successful allergen-specific immunotherapy, as demonstrated in house dust

mite-sensitized allergic rhinitis patients. Therefore, even in allergic rhinitis patients who show significant symptom improvement following allergen-specific immunotherapy, exposure to the relevant allergen still triggers an acute inflammatory response involving both erythrocytes and neutrophils in sensitized individuals [23].

Little is known about the sex-specific effects of antihistamines on inflammatory responses and blood cell counts. However, a recent study demonstrated that cetirizine (an H1 receptor antagonist) reduces the clinical side effects of monoclonal antibody therapy targeting CD20+ B cells in a sex-specific manner [23]. Cetirizine inhibited the mobilization of neutrophils and lymphocytes, as well as the decline in erythrocyte numbers, but did not affect the allergen-induced increase in thrombocytes. It also attenuated gender-specific variations in blood cell dynamics. Overall, as reflected in a standard complete blood count (CBC), cetirizine significantly reduced both the immediate and late phases of the innate immune response following allergen exposure [23].

In recent years, genetically attenuated *Plasmodium* parasites have been developed in rodent models. These parasites cause self-resolving blood-stage infections and confer strong protective immunity. All genetically attenuated parasites developed thus far harbor mutations in housekeeping genes essential for parasite development within red blood cells. In one study using a *Plasmodium berghei* model compatible with long-term tracking of anti-blood-stage immune responses, researchers reported a novel blood-stage genetically attenuated parasite lacking a secreted factor related to histamine-releasing factor. The absence of this factor leads to increased IL-6 production, which enhances T and B cell responses, enabling infection resolution and providing cross-stage, cross-species, and long-lasting immunity. The protection induced by the mutant involves a combination of antiparasitic IgG2c antibodies and FcγR(+) CD11b(+) phagocytic cells, particularly neutrophils, which are sufficient to confer protection. This immune-enhancing genetically attenuated parasite highlights the critical role of opsonized parasite-mediated phagocytosis, which may be central to the protection induced by all self-resolving blood-stage genetically attenuated *Plasmodium* infections [18].

After reviewing the scientific literature, no information has been found regarding the presence of histamine in erythrocytes, nor the presence of histamine receptors H1, H2, H3, or H4 on erythrocyte plasma membranes. If such receptors do exist, their role in erythrocyte function remains unknown. It is also unclear how potential histamine is neutralized within erythrocytes, or whether histamine is taken up from plasma or synthesized within these cells. Although the scientific literature lacks information on the potential expression of histamine receptors by erythrocyte precursors, studying erythrocytes in relation to histamine is important. This is because histamine is involved in a wide range of physiological and pathological body functions, and erythrocytes perform numerous functions beyond just gas transport.

Objective: To detect histamine the presence in erythrocytes and to determine whether histamine receptors H1, H2, H3, H4 receptors are expressed on erythrocyte membranes, using specific histamine receptor blockers. The study aims to assess potential changes in endogenous histamine levels and alterations in the sorption capacity of erythrocytes.

### Materials and Methods

Nonlinear male white rats (*Rattus norvegicus* f. *domesticus*) weighing 180–220 g were used for the experimental studies. Chloroform was used for euthanasia. All procedures involving animals were conducted in accordance with the European Convention for the Protection of Vertebrate Animals Used for Experimental and Other Scientific Purposes (Strasbourg, France, 1986), and in accordance with the General Principles for the Use of Animals in Research approved by the First National Congress on Bioethics (Kyiv, Ukraine, 2001).

Following decapitation, blood was collected into a container with heparine. The heparinized blood was centrifuged at 3000 rpm for 15 minutes. Plasma was discarded, and erythrocytes were washed three times with saline. The control group of erythrocytes was incubated with saline only.

To evaluate whether erythrocytes are capable of absorbing histamine through the plasma membrane, histamine dihydrochloride was added to erythrocytes at a final concentration of 5.4  $\mu\text{M}$ . Samples were incubated for 5 minutes. A 0.01 % solution of histamine dihydrochloride (used as a stock solution) was obtained from Limited Liability Company “Immunolog”, Ukraine (Vinnytsia).

To assess the presence of H1, H2, and H3 histamine receptors on erythrocyte membranes, specific pharmacological blockers were used:

- Desloratadine (commercial name Edem, manufacturer Farnak, 5 mg/tablet) as an H1 receptor blocker;
- Ranitidine (commercial name Ranitidine-Darnitsa, manufacturer Pharmaceutical Firm “Darnitsa”, 150 mg/tablet) as an H2 receptor blocker;
- Betahistine (commercial name Betaserc, manufacturer Mylan Laboratories SAS, France, 8 mg/tablet) as an H3 receptor blocker.

To assess the potential presence of the H4 receptor, a mixture of desloratadine, ranitidine, and betahistine was used. Since there are currently no specific pharmaceutical drugs to block the H4 receptor, this combined approach was employed to indirectly evaluate its presence.

The experiment used the indicated pharmacological preparations. These also contained the usual excipients specified in the product’s instructions for use.

Each blocker or the combination of blockers was added to erythrocyte suspensions to reach final concentrations of 0.1, 1, and 10  $\mu\text{M}$ . Samples were incubated for 5 minutes at room temperature. Additional experimental groups were created in which erythrocytes were first incubated with receptor blockers for 5 minutes, followed by the addition of histamine (final concentration 5.4  $\mu\text{M}$ ) and a second 5-minute incubation. These groups were designed to investigate the specific effects of histamine under conditions of receptor blockade, particularly on the levels of endogenous histamine and the sorption capacity of erythrocytes. After incubation, erythrocytes were washed three times with saline. Each experiment was repeated at least five times ( $n=5$ ).

To measure endogenous histamine content, erythrocyte hemolysis was performed using distilled water in a 3:1 ratio (three parts erythrocytes to one part water). Histamine content was determined using the method of Voronina L.M., based on the reaction between histamine and diazotized p-nitroaniline, which forms an orange-red complex [4]. Protein content was determined according to the method of Lowry [25]. To assess the sorption capacity of erythrocytes, hemolysis was not performed. This parameter was evaluated based on changes in the intensity of reduced methylene blue coloration in response to the presence of acidic metabolic products in the cells [5]. To determine the content of histamine in erythrocytes, glass test tubes were used. To determine the sorption capacity of erythrocytes, centrifuge tubes were used. In all experiments, mechanical mixing of substances (manual mixing) was used. In the experiment to determine the content of endogenous histamine, the volume of the incubation mixture was 9 ml. In the experiment to determine the sorption capacity of erythrocytes, the volume of the incubation mixture was 4 ml.

All data were analyzed using Microsoft Excel 2010 for Windows. Results are expressed as mean (M)  $\pm$  standard error of the mean (m). Statistical significance was assessed using Student’s t-test. Differences were considered significant at confidence levels of  $p \geq 0.95$ ;  $p \geq 0.99$ ;  $p \geq 0.999$ .



## Results and Discussion

Experiments were conducted on isolated erythrocytes from male and female rats. We confirmed the presence of histamine in rat erythrocytes (Fig. 1). The results demonstrated that erythrocytes from female rats contain significantly more histamine – 2.26 times higher – than those from males. Histamine functions as a biogenic amine, neurotransmitter, and tissue hormone [2]. Systemic hormonal fluctuations in females may contribute to this disparity. The histamine content in erythrocytes may be associated with regulating cellular functions and maintaining a certain level of histamine in the bloodstream. Erythrocytes could potentially act as a histamine depot, similar to eosinophils. Previous studies have shown that histamine is primarily localized in blood basophils, eosinophils, and platelets [11]. Eosinophils are capable of absorbing exogenous histamine, which is either stored or degraded by histaminase. Histamine in platelets is thought to participate in blood coagulation, although the mechanisms remain unclear. The function of histamine in erythrocytes is still not well understood. Some literature reports suggest that histamine alters the agglutination behavior of erythrocytes in pregnant women, potentially through interaction with phytohemagglutinin, implying an indirect role in parturition. This could be mediated by H1 and H2 receptors on erythrocyte membranes, although this remains speculative.

Histamine also plays a role in ovulation and is known to increase vascular permeability, facilitating implantation of the fertilized ovum. However, it is not involved in oocyte maturation. Use of H1 and H2 receptor blockers in rabbits has been shown to inhibit this process. Furthermore, histamine enhances uterine contractility in both rats and humans, particularly during pregnancy, suggesting its involvement in labor. Conversely, when applied to the chorioallantoic membrane in chick embryos, histamine does not appear to affect embryonic development or induce congenital abnormalities in rodents [2, 22, 33].

Thus, histamine is indeed present in rat erythrocytes, with a higher concentration observed in females. The origin of histamine in these cells remains unclear – whether it enters from plasma or is synthesized *de novo* via histidine decarboxylase activity.

A slight decrease in histamine content may occur due to histamine receptor binding, which facilitates the release of this biogenic amine from the cell, or as a result of increased activity of histaminase, an enzyme responsible for histamine neutralization.

Methylation is an important metabolic pathway involved in the biotransformation of numerous drugs, neurotransmitters, and xenobiotic compounds. Histamine N-methyltransferase (HNMT) catalyzes the N $\tau$ -methylation of histamine and structurally related molecules. Measurement of HNMT activity in erythrocytes allows for the assessment of enzyme activity variations, which may reflect differences in less accessible tissues such as the brain [27]. This evidence confirms the presence of histamine in erythrocytes, which can be neutralized by HNMT.

In a subsequent experiment, histamine receptor blockers used to investigate changes in endogenous histamine content (i.e., histamine present within erythrocytes) and the sorption capacity of these cells when receptors were blocked, and histamine was added exogenously. Desloratadine used as an H1 receptor antagonist, ranitidine as an H2 receptor antagonist, and betahistine as an H3 receptor antagonist. Since H4 receptor blockers are currently not commercially available, a combination of desloratadine, ranitidine, and betahistine was applied simultaneously to block H1, H2, and H3 receptors in washed erythrocyte suspensions. The results were compared to the independent effects of histamine alone and the blockers or their combination alone.

Exogenous addition of histamine to rat erythrocyte suspensions caused a decrease in endogenous histamine content (by 15 % in males and 24 % in females), although these changes were not statistically significant (Fig. 1). This suggests that elevated extracellular histamine levels may induce the release of endogenous biogenic amines from erythrocytes. These findings

imply the presence of histamine H receptors that signal for the release of this biogenic amine, like mechanisms observed in eosinophils, tissue basophils, and blood basophils. Alternatively, this effect may indicate the presence of histaminase (also known as diamine oxidase) [32]. Histamine can also be degraded by histamine N-methyltransferase; however, reports in the scientific literature suggest that in rats, histamine degradation within erythrocytes occurs solely via histaminase. In this case, erythrocytes must first absorb histamine, after which histaminase is activated – a process in which histamine receptors likely do not participate. Currently, there is no definitive evidence confirming the presence of histaminase in red blood cells. Its presence requires further experimental investigation, which we plan to undertake in future studies. Diamine oxidase is the principal enzyme involved in histamine catabolism, and its deficiency has been proposed as a potential cause of histamine intolerance [21].

When desloratadine, an H1 receptor antagonist, was added to the erythrocytes of male rats followed by histamine, no significant changes were detected in the content of the biogenic amine compared to the effect of desloratadine alone (Fig. 1). It was important to observe changes relative to the independent action of the blocker to confirm true receptor blockade rather than nonspecific effects of the chemical compound, which could induce cellular side effects.

In contrast, the addition of desloratadine at all tested concentrations to erythrocyte suspensions from female rats caused a significant decrease in endogenous histamine content (Fig. 1). This effect differs from that observed in males, where no significant changes in endogenous histamine levels were found.

Furthermore, we demonstrated that under the influence of the H1 receptor blocker at 10  $\mu\text{M}$ , exogenous histamine administration led to a 2.5-fold increase in histamine accumulation within erythrocytes of female rats compared to desloratadine treatment alone at the same concentration. Notably, at 1  $\mu\text{M}$  desloratadine, in the presence of histamine, endogenous histamine content decreased by 32 % relative to desloratadine alone (Fig. 1). These findings suggest that blocking a substantial number of H1 receptors with desloratadine at 10  $\mu\text{M}$  may facilitate the uptake of exogenous histamine, resulting in increased intracellular histamine levels. Thus, the H1 receptor on the erythrocyte membrane appears to be involved in regulating endogenous histamine content in female rat erythrocytes. The differential effects of low (0.1  $\mu\text{M}$ ) versus high (10  $\mu\text{M}$ ) desloratadine concentrations in combination with histamine may reflect varying degrees of H1 receptor blockade, ranging from partial to complete. Moreover, it should be considered that when H1 receptors are blocked, other histamine receptors (H2, H3, and H4) remain active and can be influenced by exogenously administered histamine.

Importantly, the distinct responses observed in male and female erythrocytes suggest sex-dependent differences in the number or functionality of histamine receptors. Male erythrocytes may possess significantly fewer H1 receptors compared to females, or there may be differences in the distribution or involvement of H2, H3, and H4 receptors. Alternatively, H1 receptors may play a lesser role in regulating endogenous histamine content in male erythrocytes.

Thus, histamine is present in the erythrocytes of both male and female rats, with females exhibiting higher histamine levels compared to males. Desloratadine at all tested concentrations caused a decrease in histamine content in erythrocytes of female rats, whereas no significant changes were observed in males relative to controls. These results indicate a sex-dependent difference in erythrocytes regarding histamine content and sensitivity to H1 receptor blockade. In female rat erythrocytes, in the presence of histamine, low concentrations of the H1 receptor blocker induce a decrease in endogenous histamine, while high concentrations cause an increase. These findings support the hypothesis that the erythrocyte plasma membrane contains a limited number of H1 histamine receptors, the expression or functionality of which may depend on sex.

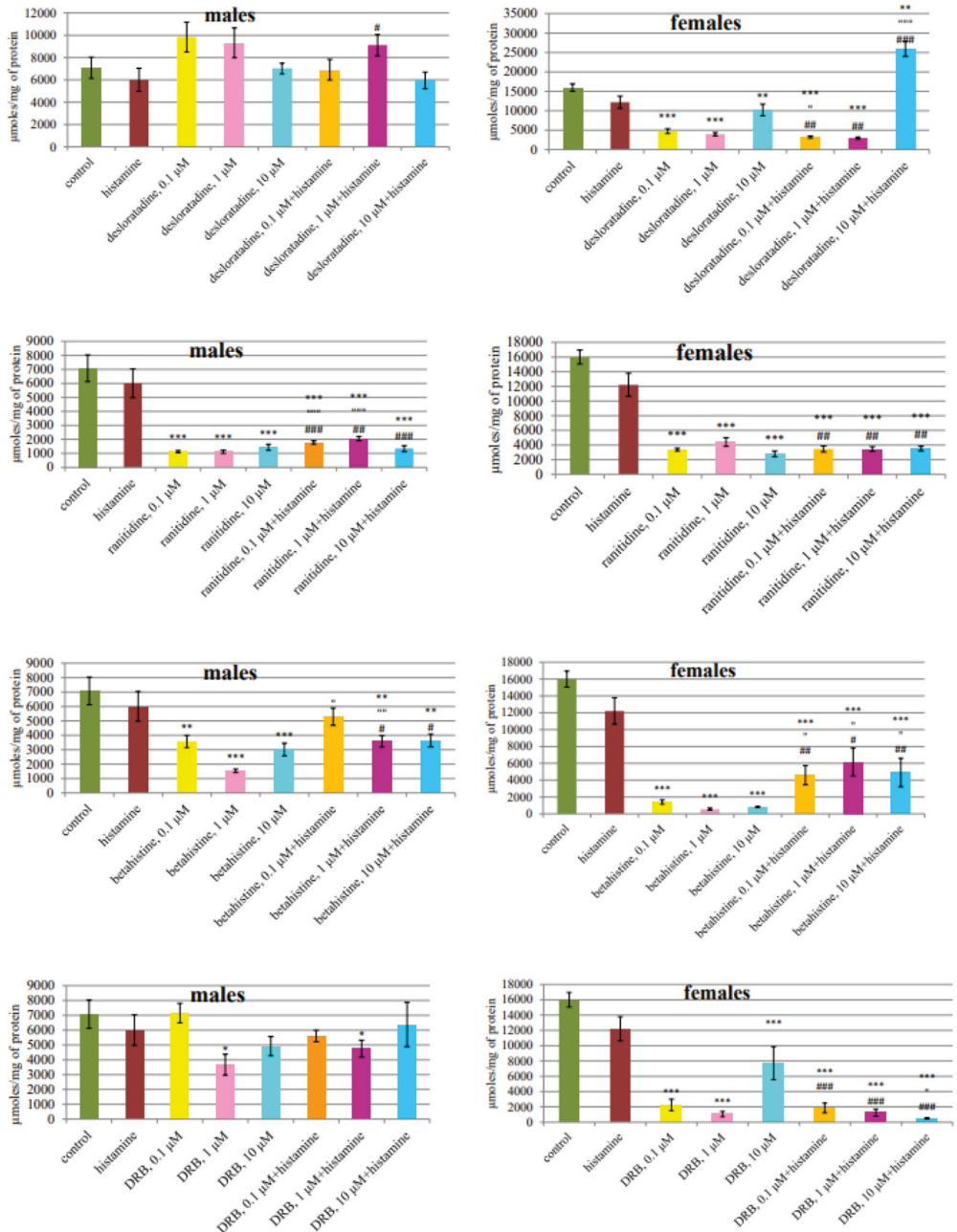


Fig. 1. Endogenous histamine content in rat erythrocytes under the action of exogenous histamine, desloratadine, ranitidine, betahistine, the combined effect of these three substances (DRB) and the combined action of histamine receptor blockers with histamine (\* –  $p \geq 0,95$ ; \*\* –  $p \geq 0,99$ ; \*\*\* –  $p \geq 0,999$ ; \* – the difference is significant compared to intact cells; ' – the difference is significant compared to the group of erythrocytes to which the corresponding blocker or mixture of blockers was added; # – the difference is significant compared to the group of erythrocytes to which histamine was added)

Incubation of erythrocytes from both male and female rats with ranitidine at all concentrations studied (0.1, 1, and 10  $\mu\text{M}$ ) resulted in a significant reduction of endogenous histamine content (Fig. 1). The addition of histamine to male rat erythrocytes treated with ranitidine at 0.1 and 1  $\mu\text{M}$  led to increases in endogenous histamine content by 58 % and 84 %, respectively, compared to ranitidine treatment alone. It is known that ranitidine reduces degranulation of tissue basophils and suppresses histamine release [13]. Ranitidine acts as an H<sub>2</sub> receptor antagonist, primarily targeting histamine receptors in the stomach. However, in our experiments, other histamine receptors (H<sub>1</sub>, H<sub>3</sub>, and H<sub>4</sub>) remained active. Given these observations, we suggest that ranitidine also influences histamine release in erythrocytes. Therefore, we conclude that erythrocytes of male rats express functional H<sub>2</sub> histamine receptors.

Incubation of male rat erythrocytes with 10  $\mu\text{M}$  ranitidine followed by histamine addition did not alter endogenous histamine levels compared to ranitidine treatment alone (Fig. 1). Conversely, the addition of histamine to erythrocytes from female rats under ranitidine treatment resulted in endogenous histamine levels similar to those observed with ranitidine alone. This suggests that the potential H<sub>2</sub> receptor on the plasma membrane of female rat erythrocytes does not regulate histamine content, is absent, or that the regulation of endogenous histamine in female erythrocytes follows sex-specific mechanisms (Fig. 1).

Thus, ranitidine causes a significant decrease in the content of endogenous histamine in erythrocytes of male rats, while the combined effect of ranitidine at concentrations of 0.1 and 1  $\mu\text{M}$  together with histamine leads to an increase in biogenic amine content, although these values do not reach the control level. It is possible that ranitidine at a concentration of 10  $\mu\text{M}$  is too high for *in vitro* experiments, potentially causing damage to the erythrocytes themselves, thereby increasing membrane permeability to histamine. Under such conditions, the receptor-specific effect of ranitidine may be masked. In erythrocytes of female rats, the combined effect of ranitidine and histamine does not alter the endogenous histamine level compared to the independent effect of ranitidine.

The decrease in histamine content in rat erythrocytes is likely due to the release of this biogenic amine from erythrocyte cells via the activation of potential histamine receptors on the plasma membrane, initiating exocytosis.

Ranitidine is a histamine H<sub>2</sub> receptor blocker. However, this drug was temporarily withdrawn throughout the European Union in April 2020 due to the detection of low levels of N-nitrosodimethylamine, a probable carcinogen. Additionally, ranitidine may cause allergic reactions [16]. Considering these side effects, ranitidine might affect plasma membrane permeability by increasing it, which corresponds to the significant decrease in endogenous histamine observed in rat erythrocytes. The reduction in endogenous histamine content under the combined treatment of ranitidine and exogenous biogenic amine likely results from the toxic effects of ranitidine as a chemical compound.

Therefore, although the H<sub>2</sub> receptor is present on the erythrocyte membrane of female rats, it does not appear to regulate the uptake of exogenous histamine or the removal of endogenous histamine, while a similar regulatory effect is observed in male rat erythrocytes.

The addition of the histamine H<sub>3</sub> receptor blocker, betahistine, to erythrocytes of both male and female rats caused a decrease in endogenous histamine content. Notably, the decrease was more pronounced in female rat erythrocytes than in males. The most significant decrease occurred at a betahistine concentration of 1  $\mu\text{M}$ . It is known that histamine can be released from cells via several mechanisms, including mechanical damage, exposure to chemical compounds

(e.g., polyglucin, tubocurarine), immune reactions, and through histamine receptor activation. The reduction in endogenous histamine in erythrocytes may be due to betahistine's action as a histamine-releasing agent. However, betahistine's prescribing information indicates that it increases histamine metabolism and release by blocking presynaptic H3 receptors and inducing their downregulation.

When betahistine at concentrations of 0.1 and 1  $\mu\text{M}$  was added to washed erythrocytes of male rats followed by histamine incubation for 5 minutes, endogenous histamine content increased by 48 % and 133 %, respectively, compared to samples treated with betahistine alone (Fig. 1). Importantly, in female rat erythrocytes, all tested concentrations of betahistine combined with exogenous histamine significantly increased endogenous histamine levels. These results support the presence of H3 receptors on the plasma membrane of rat erythrocytes.

At the highest studied betahistine concentration (10  $\mu\text{M}$ ), combined treatment with histamine tended to increase endogenous histamine in male rat erythrocytes by 21 % relative to betahistine alone, although this increase was not statistically significant. This may reflect the need for a higher histamine concentration to detect effects at this betahistine level. The most robust increase in histamine content occurred with betahistine at 1  $\mu\text{M}$  combined with histamine, although endogenous histamine did not reach control values. Thus, 1  $\mu\text{M}$  betahistine appears to be the optimal concentration for these experiments.

In summary, betahistine reduces endogenous histamine in rat erythrocytes, with the greatest effect at 1  $\mu\text{M}$ . Combined betahistine and histamine treatments increase endogenous histamine levels, confirming H3 receptor involvement in erythrocyte histamine regulation. Besides H3, other histamine receptors (H1, H2, and H4) may also be present and should be considered when interpreting results. H receptors are known to exist on tissue and blood basophils (histamine-synthesizing cells) and eosinophils (histamine-absorbing cells), regulating histamine release. Thus, the H3 receptor on erythrocyte membranes likely contributes to endogenous histamine regulation.

Histamine effects on cells, including erythrocytes, are pleiotropic, with activation of different histamine receptors (H1-H4) causing opposing outcomes. Betahistine has a slight agonistic effect on the H1 receptor [3, 6, 14], possibly enhancing histamine release from erythrocytes through partial H1 activation.

Previous studies showed that subcutaneous administration of exogenous histamine (1  $\mu\text{g}/\text{kg}$ ) in rats sharply decreases blood histamine by 72 % on day 1, normalizes by day 7, then decreases again on day 14 [3]. These fluctuations likely reflect histaminase activity neutralizing histamine and uptake by other blood cells, such as eosinophils, with erythrocytes potentially contributing to the decline.

To investigate the H4 receptor on erythrocytes, endogenous histamine levels were measured following simultaneous addition of desloratadine (H1 blocker), ranitidine (H2 blocker), betahistine (H3 blocker), collectively referred to as DRB, and exogenous histamine. Addition of DRB at 1  $\mu\text{M}$  alone, or combined with histamine, reduced endogenous histamine compared to control, possibly by increasing membrane permeability and causing receptor-independent histamine release.

Thus, when H1, H2, and H3 receptors are blocked, only the H4 receptor remains active, with exogenous histamine inhibiting endogenous histamine release and promoting sorption. Only DRB at 1  $\mu\text{M}$  significantly decreased endogenous histamine.

H3 receptors regulate histamine secretion in the central nervous system, whereas H4 receptors modulate histamine retention and release in erythrocytes. The H4 receptor is found on

immune and spleen cells, but its role is not fully understood. Evidence suggests the H4 receptor plays a key role in allergic diseases.

In male rat erythrocytes, combined DRB and histamine treatment reduced endogenous histamine only at 1  $\mu\text{M}$  DRB. In female rat erythrocytes, DRB significantly decreased endogenous histamine across concentrations, with maximal reduction (93 %) at 1  $\mu\text{M}$  and least reduction at 10  $\mu\text{M}$ . The unexpected lesser effect at 10  $\mu\text{M}$  may result from chemical interactions between blockers or erythrocyte detoxification mechanisms neutralizing DRB compounds. Partial receptor blockade at low DRB concentrations may explain differences between low and high dose effects.

Blocking H1, H2, H3 receptors with DRB (10  $\mu\text{M}$ ) plus exogenous histamine decreased endogenous histamine compared to DRB alone, indicating H4 receptor involvement in histamine release from female rat erythrocytes.

In conclusion, erythrocyte plasma membranes possess H3 receptors regulating endogenous histamine content, as evidenced by changes upon H3 receptor blockade and histamine addition. Presence of H1, H2, and H4 receptors is possible but likely sex-dependent and less directly involved in histamine regulation. H4 receptors appear least sensitive to histamine content regulation.

Histamine increased sorption capacity of male rat erythrocytes by 55 % (Fig. 2), indicating enhanced protective function but also increased erythrocyte membrane damage and altered surface potential, leading to decreased deformability and clearance from circulation. Sorption capacity reflects erythrocyte endogenous intoxication levels [8]. Histamine also influences blood rheology by increasing vascular permeability and tissue swelling, redistributing fluid from blood to interstitial space.

Desloratadine addition to male rat erythrocytes did not affect sorption capacity (Fig. 2). Combined histamine and desloratadine at 1  $\mu\text{M}$  caused a small but significant 6 % decrease compared to desloratadine alone. Other desloratadine concentrations combined with histamine showed no difference from desloratadine alone.

Histamine addition to female rat erythrocytes decreased sorption capacity by 51 %. Sorption capacity reflects plasma membrane integrity; a decrease suggests impaired erythrocyte function in binding and removing harmful substances. This suggests that the number of potential H1, H2, H3, and H4 histamine receptors on the membranes of female rats is different from that on the membranes of erythrocytes of male rats.

The decrease in the sorption capacity of erythrocytes from female rats indicates that histamine affects cell membranes, reducing their ability to interact with methylene blue. Histamine interacts with various types of receptors on cell membranes. A significant decrease in the sorption capacity of erythrocytes may reflect alterations in the surface charge of the erythrocyte plasma membrane.

It was found that the addition of desloratadine at a concentration of 0.1  $\mu\text{M}$  reduced the sorption capacity of female rat erythrocytes by 62 %. In contrast, desloratadine at higher tested concentrations did not significantly alter this capacity. Desloratadine contains an NH-group in its structure, which may affect the sorption capacity of erythrocytes. It is known that erythrocyte sorption of compounds occurs via Van-der-Waals interactions. Generally, desloratadine is expected to bind to histamine H1 receptors. Desloratadine is classified among highly toxic substances [9]. Therefore, the observed decrease in the sorption capacity of female rat erythrocytes was unexpected.

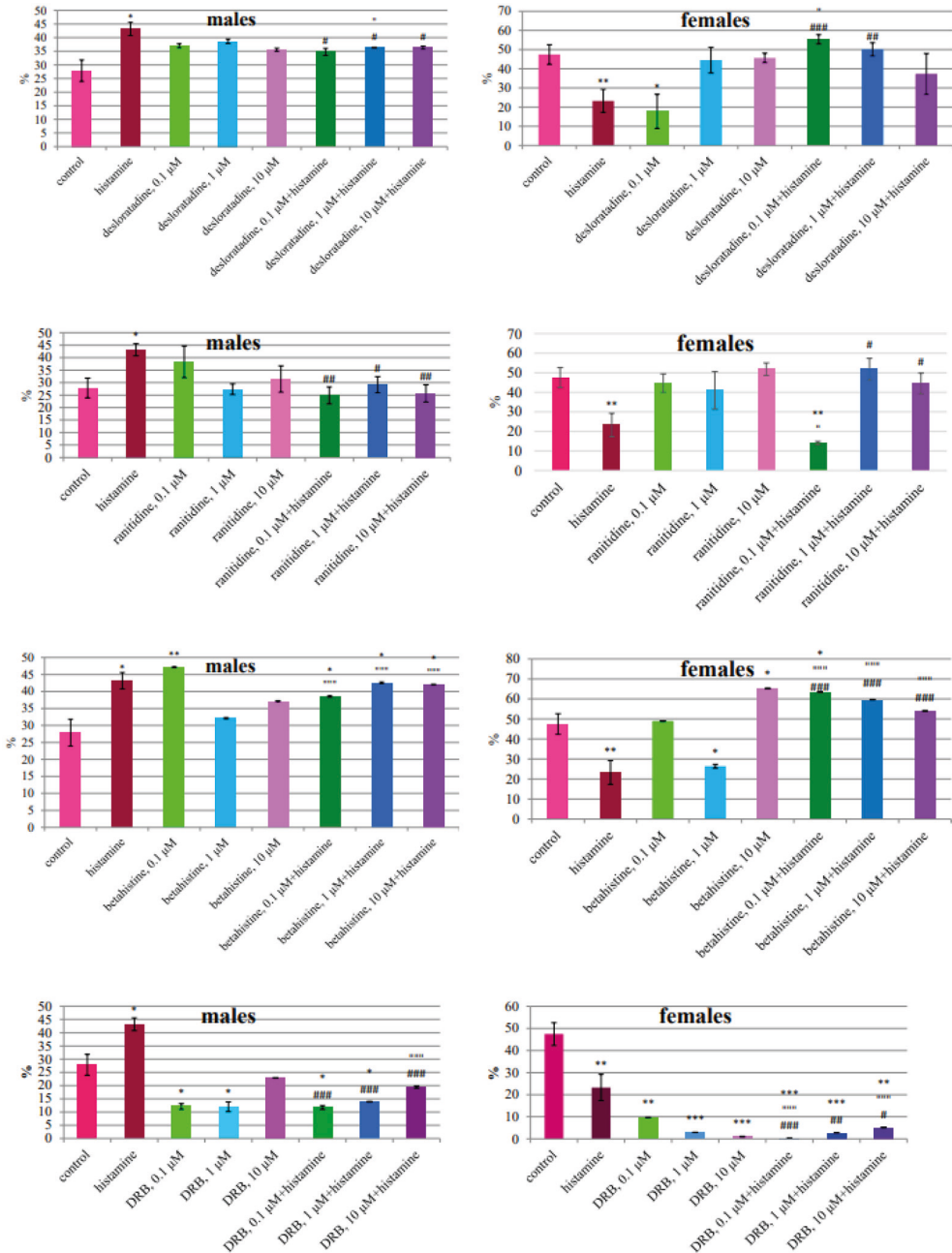


Fig. 2. Sorption capacity of rat erythrocytes under the action of exogenous histamine, desloratadine, ranitidine, betahistine, the combined effect of these three substances (DRB) and the combined action of histamine receptor blockers with histamine (\* –  $p \geq 0,95$ ; \*\* –  $p \geq 0,99$ ; \*\*\* –  $p \geq 0,999$ ; \* – the difference is significant compared to intact cells; ‘’ – the difference is significant compared to the group of erythrocytes to which the corresponding blocker or mixture of blockers was added; # – the difference is significant compared to the group of erythrocytes to which histamine was added) female rats is different from that on the membranes of erythrocytes of male rats

We observed that histamine, when applied in the presence of desloratadine at 0.1  $\mu\text{M}$ , caused an increase in the sorption capacity of female rat erythrocytes by 211 % compared to erythrocytes treated solely with desloratadine at the same concentration. These results indicate that the combined effect of desloratadine and histamine counteracts the effect of desloratadine alone. When desloratadine is added to the erythrocyte suspension, it should bind to potential histamine H1 receptors on the erythrocyte membranes, thus blocking these receptors. Addition of exogenous histamine to erythrocytes with blocked H1 receptors does not result in histamine binding to these receptors. Therefore, it can be concluded that the H1 receptor is directly or indirectly involved in regulating the sorption capacity of erythrocytes. Both desloratadine at 0.1  $\mu\text{M}$  and histamine alone reduced erythrocyte sorption capacity. We noted that desloratadine might affect Van-der-Waals interactions due to the presence of NH-groups in its structure. Histamine also contains NH groups. Thus, adding histamine to erythrocytes with blocked H1 receptors could lead to its binding to other histamine receptors, such as H2, H3, or H4, which may explain the observed changes in sorption capacity.

It should be noted that desloratadine at concentrations of 1 and 10  $\mu\text{M}$ , when combined with histamine, did not induce significant changes in the sorption capacity of female rat erythrocytes compared to erythrocytes treated with desloratadine alone at the respective concentrations.

Scientific literature reports that desloratadine at doses of 1/500 DL50, 1/100 DL50, and DL50 affects bull sperm, characterized by a reduced intensity of oxidative processes, likely due to impaired mitochondrial respiratory chain function and ATP resynthesis, resulting in decreased motility and survival time [1]. The desloratadine penetrates the plasma membrane of cells, inducing functional changes. The toxicity of desloratadine, causing 50 % mortality in *Daphnia magna* Straus, ranges from 5.7 to 19.2 mg/dm<sup>3</sup>, depending on exposure time and concentration. A concentration of 2.9 mg/dm<sup>3</sup> is moderately toxic (toxicity class 3), while concentrations from 5.7 to 19.2 mg/dm<sup>3</sup> belong to toxicity classes 4–5. A concentration of 0.57 mg/dm<sup>3</sup> shows no acute lethal toxicity. The threshold concentration affecting aquatic organisms is 0.5 mg/dm<sup>3</sup> [1]. Considering these data, it can be concluded that desloratadine concentrations of 1 and 10  $\mu\text{M}$  penetrate erythrocytes and thus do not alter their sorption capacity in our experiments.

Therefore, histamine exerts opposite effects on the sorption capacity of erythrocytes from male and female rats, indicating a sex-dependent difference in histamine's impact on this parameter. Desloratadine decreases the sorption capacity only at 0.1  $\mu\text{M}$  and only in female erythrocytes. Histamine in the presence of desloratadine at 1  $\mu\text{M}$  reduces the sorption capacity of male rat erythrocytes. Combined administration of desloratadine at 0.1  $\mu\text{M}$  and histamine increases the sorption capacity of female rat erythrocytes compared to desloratadine alone.

Importantly, the addition of ranitidine at all tested concentrations to erythrocyte suspensions from both male and female rats did not significantly affect their sorption capacity (Fig. 2). This result was unexpected, since ranitidine is a chemical compound foreign to erythrocytes. These findings suggest a positive effect of ranitidine on erythrocyte plasma membranes. Sorption capacity serves as a protective reaction of erythrocytes to harmful substances sorbed onto their plasma membrane surfaces. Therefore, the absence of changes in this parameter is considered beneficial. Ranitidine is a histamine antagonist, specifically targeting histamine H2 receptors.

Erythrocytes play a direct role in sensitization mechanisms to medicinal substances, involving changes in cytometric parameters, plasma membrane structure and function, and sorption capacity [12]. However, no changes in erythrocyte sorption capacity were observed under ranitidine exposure in our study. It is known that erythrocyte plasma membranes possess



high sorption capacity, mediating transport of amino acids, lipids, and toxins, thus participating in body metabolism. Erythrocytes can carry antigens, mitogens, mediators, hormones, and other biologically active compounds, transferring them to lymphocytes and regulating lymphoproliferation [10]. Sorption processes involving molecular attachment to membranes occur via Van-der-Waals interactions [28]. Ranitidine is rapidly absorbed in the gastrointestinal tract and easily crosses histohematological barriers, including the placental barrier, indicating it does not bind to the membrane surface but penetrates it readily. Therefore, no changes in the sorption capacity of erythrocytes under the influence of ranitidine were observed in our study.

The combined effect of ranitidine at all tested concentrations with histamine did not alter erythrocyte sorption capacity in male and female rats, except for ranitidine at 0.1  $\mu\text{M}$  combined with histamine, which caused a 69 % decrease in sorption capacity of female rat erythrocytes compared to ranitidine alone. This suggests that the H2 receptor may not directly regulate erythrocyte sorption capacity or exert only indirect effects. The enhanced decrease in sorption capacity under combined histamine and ranitidine (0.1  $\mu\text{M}$ ) exposure may be related to their interaction, altering physicochemical properties of erythrocyte membranes. Ranitidine possibly potentiates histamine action by modulating receptor activity or membrane permeability.

Thus, ranitidine does not affect sorption capacity in erythrocytes of male and female rats, and its combination with histamine alters sorption capacity only in female erythrocytes. It is probable that the H2 receptor is indirectly involved in regulating erythrocyte sorption capacity. Mature erythrocytes adsorb circulating immune complexes and interact with antibodies via membrane C-receptors for immunoglobulins and complement components C3b and C4b, as well as surface antigens. Approximately 90 % of these receptors in the vascular bed are located on erythrocytes [12]. Given this, histamine and its H2 receptor may be involved in modulating erythrocyte sorption capacity. Sorption is immunologically important, and its modulation by histamine warrants further investigation.

Addition of betahistine at 0.1  $\mu\text{M}$  to male rat erythrocytes increased sorption capacity by 69 % (Fig. 2). Combined exposure to betahistine at 0.1  $\mu\text{M}$  and histamine decreased sorption capacity by 18 % compared to betahistine alone, suggesting histamine may regulate this parameter via H3 receptors. Co-administration of betahistine at 1 and 10  $\mu\text{M}$  with histamine increased sorption capacity by 32 and 13 %, respectively, compared to betahistine alone.

Therefore, histamine and betahistine at minimal tested concentrations enhance sorption capacity of male rat erythrocytes. Histamine modulates sorption capacity in a concentration-dependent manner under betahistine influence. Literature indicates erythrocytes participate in drug sensitization mechanisms involving changes in sorption capacity [12], although these mechanisms remain undefined. Our findings and others suggest histamine may serve as a regulatory factor in erythrocyte sorption capacity, consistent with its key role in allergic disease development. The marked increase in sorption capacity at minimal betahistine concentration highlights dose-dependent compensatory-adaptive cellular responses, where low doses exert protective effects while higher doses may harm erythrocytes.

Under combined betahistine and histamine exposure, male rat erythrocyte sorption capacity shifts toward levels observed with histamine alone, indicating the presence of H3 receptors on erythrocyte membranes involved in sorption regulation.

Scientific literature reports that increase in mean corpuscular volume and membrane function alterations leading to elevated sorption capacity reduce erythrocyte deformability and mobility, causing cellular aggregation and microcirculatory disturbances [15]. Therefore, increased erythrocyte sorption capacity induced by histamine, betahistine, and their combination may represent a negative phenomenon. Sorption analysis provides insights into erythrocyte

regenerative capacity linked to plasma membrane barrier properties. Elevated sorption capacity indicates membrane damage and cellular disorganization, serving as a clinical marker of endogenous intoxication severity.

Betahistine at 1  $\mu\text{M}$  reduced sorption capacity of female rat erythrocytes by 44 %, whereas 10  $\mu\text{M}$  increased it by 37 %. Betahistine at 0.1 and 1  $\mu\text{M}$  combined with histamine increased sorption capacity by 30 and 126 %, respectively, relative to betahistine alone, suggesting H3 receptor involvement. Betahistine at 10  $\mu\text{M}$  followed by histamine reduced sorption capacity by 17 % compared to betahistine alone.

Thus, betahistine modulates sorption capacity in erythrocytes of both sexes. Betahistine exhibits weak H1 receptor agonism and strong H3 receptor antagonism [14]. The observed effects likely reflect redistribution of histamine and betahistine actions on erythrocytes. Combined betahistine and histamine treatment altered sorption capacity, supporting the presence of H3 receptors on rat erythrocyte membranes and their role in regulating sorption.

Adsorption is a reversible process achieving equilibrium when adsorption and desorption rates are equal [7]. Physical adsorption involves Van-der-Waals forces and is spontaneous, reversible, and nonspecific, unlike generally irreversible chemical adsorption. Betahistine may promote Van-der-Waals interactions, increasing erythrocyte sorption capacity. Histamine addition following betahistine treatment likely modifies membrane surface charge, enhancing sorption. Van-der-Waals interactions include dispersion forces and dipole-dipole interactions between neutral/nonpolar and polar groups, respectively.

Under desloratadine, ranitidine, and betahistine (DRB) at 0.1 and 1  $\mu\text{M}$ , male rat erythrocyte sorption capacity decreased by 57 % (Fig. 2). The addition of these compounds, containing cationic groups, is expected to reduce sorption. However, the lack of effect at 10  $\mu\text{M}$  was unexpected, possibly indicating synergistic drug effects.

Blocking H1, H2, and H3 receptors with DRB at 10  $\mu\text{M}$  followed by histamine exposure decreased sorption capacity by 15 % compared to DRB alone (Fig. 2).

It is known that histamine accumulates in blood eosinophils and neutrophils and is produced by basophils; its synthesis by erythrocytes remains unknown. Allergen exposure in the respiratory tract cross-links IgE on basophils, triggering release of histamine, lipid mediators, and cytokines. Antigens also activate dendritic cells and macrophages, leading to T helper cell presentation and local cytokine release. Histamine acts on multiple cells via H1 and H4 receptors, mediating chemotaxis, inflammation, vascular permeability, and smooth muscle tone, contributing to asthma pathophysiology [30]. The mechanism of histamine action on erythrocytes is unknown but likely complex and receptor mediated.

Comparing our male erythrocyte results with females, similar effects were observed.

DRB at 0.1, 1, and 10  $\mu\text{M}$  decreased female erythrocyte sorption capacity by 80, 94, and 98 %, respectively (Fig. 2). Sorption capacity relates to receptor presence on erythrocyte surfaces [12]. Blocking H1, H2, H3 receptors with DRB at 0.1  $\mu\text{M}$  followed by histamine addition decreased female erythrocyte sorption by 98 %, whereas DRB at 10  $\mu\text{M}$  with histamine increased sorption fivefold.

Erythrocytes have significant detoxification function due to glutathione transferase and glutathione content and likely neutralize some drugs (DRB). Alternatively, H4 receptor activity on erythrocyte membranes may regulate sorption capacity. Therefore, DRB reduces erythrocyte sorption capacity in both sexes, while combined DRB and histamine exposure modulates this parameter compared to DRB alone.

Analyzing the results of the study on the effect of histamine on rat erythrocytes, it can be concluded that blocking the potential H3 receptor with betahistine on the membranes

of erythrocytes from both females and males leads to changes in the content of endogenous histamine within erythrocytes and their sorption capacity. This indicates the presence of the H3 histamine receptor on the plasma membranes of red blood cells and its involvement in regulating these parameters. It should be emphasized that the addition of other blockers targeting H1 and H2 receptors induces only slight changes in endogenous histamine levels in erythrocytes from either male or female rats, suggesting the presence of these receptors and a modest influence of their activation on histamine regulation, which may also be sex-dependent. When H1, H2, and H3 receptors are blocked, only the H4 receptor remains active, which causes changes in the sorption capacity of erythrocytes in both male and female rats at the highest tested blocker concentrations. Therefore, the H4 receptor may also participate in the regulation of erythrocyte sorption capacity.

Notably, male and female erythrocytes respond differently to the addition of exogenous histamine to the cell suspension without prior receptor blockade, indicating a differential quantitative distribution of H1, H2, H3, and H4 receptors. It is known that H1 and H2 receptors are activating, whereas H3 and H4 receptors are inhibitory. Consequently, depending on the concentration of both blockers and histamine, the effects of these compounds on erythrocyte sorption capacity differ.

Histamine, when the H3 receptor is blocked, acts through the remaining H1, H2, and H4 receptors, leading to activation of phospholipase C and protein kinase C, as well as alterations in adenylyl cyclase activity. These signaling events result in changes to the biophysical properties of the membrane and modify its permeability to histamine. Moreover, such membrane alterations affect the sorption capacity of erythrocytes. Van der Waals interactions play a role in sorption processes. While an increase in sorption capacity can be considered beneficial, it may also reduce cell deformability, which is a negative effect. Literature reports indicate that increased activity of adenylyl cyclase and protein kinase C negatively affects erythrocyte deformability.

It should also be noted that although betahistine is primarily an H3 receptor antagonist, it acts as a minor agonist of the H1 receptor. Thus, it is noteworthy that when desloratadine, ranitidine, and betahistine are added to erythrocyte suspensions – thereby leaving only the H4 receptor active – the exogenously administered histamine exerts effects on sorption capacity that are opposite to those observed otherwise.

In conclusion, we propose that all four types of histamine receptors may be present on the erythrocyte plasma membrane; however, only the H3 receptor demonstrates high specificity (direct or indirect) in regulating endogenous histamine content and modulating erythrocyte sorption capacity. The potential presence of H1, H2, and H4 receptors suggests, they likely exhibit lower specificity in these processes.

Thus, betahistine, an H3 receptor antagonist, followed by histamine administration, induces an increase in the endogenous histamine content in erythrocytes of both male and female rats, as well as alters the sorption capacity of these cells compared to the independent effect of betahistine. This suggests the presence of H3 histamine receptors on the plasma membrane of red blood cells and their role in regulating histamine content and sorption capacity. Simultaneous blockade of potential H1, H2, and H3 receptors by desloratadine, ranitidine, and betahistine, leaving only the H4 receptor functional, followed by histamine administration, causes changes in the sorption capacity of erythrocytes from male and female rats compared to the independent effects of these blockers. This may be indicates the presence of H4 histamine receptors. Administration of desloratadine or ranitidine alone to erythrocyte suspensions, followed by histamine, leads to isolated sorption capacity. changes in endogenous histamine content

and sorption capacity, dependent on substance concentration and sex. These results suggest the presence of H1 and H2 receptors; however, their involvement in regulating endogenous histamine levels and erythrocyte sorption capacity appears to be indirect or limited. Thus, H1 and H2 receptors likely do not play a primary role in regulating these parameters.

#### REFERENCES

1. *Альошина Т. А.* Оцінка імунотоксичного впливу дезлоратадину в умовах експерименту на лабораторних тваринах // *Біологія тварин*. 2015. № 17 (3). С. 15–20.
2. *Бішко О.* Гістамін і блокатори гістамінових рецепторів. Структурні та функціональні аспекти // *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* 2012. Вип. 60. С. 40–57. <http://publications.lnu.edu.ua/bulletins/index.php/biology/article/viewFile/8350/8305>
3. *Бішко О. І., Санагурський Д. І.* Вміст гістаміну в крові щурів за екзогенного його введення // *Фізіологія: від молекул до організму: Друга Міжнар. конф. молодих вчених (8–9 жовтня, м. Київ)*. К., 2012. С. 8.
4. *Вороніна Л. М., Десенко В. Ф., Загайко А. Л.* Лабораторні та семінарські заняття з біологічної хімії. Х.: НФаУ «Оригінал», 2004. С. 197–199.
5. *Гарасим Н. П., Бура М. В., Боднарчук Н. О.* Великий практикум з біофізики. Лабораторний практикум: навч.-метод. посіб. для здобувачів вищої освіти за спеціальністю 091 – Біологія. Львів: ЛНУ ім. Ів. Франка, 2023. 200 с.
6. *Зубченко С.* Синдром низької толерантності до гістаміну: значення для практичної медицини // *Праці НТШ. Мед. науки*. 2017. № 47. С. 34–40.
7. *Каплаушенко А. Г., Пряхін О. Р., Чернега Г. В.* та ін. Фізико-хімія поверхневих явищ. Основи адсорбційної терапії. Запоріжжя, 2018. 70 с.
8. *Козенко О. В., Сус Г. В.* Вплив сезонного чинника на показники осмотичної резистентності та сорбційної здатності еритроцитів крові корів // *Наук. вісн. ЛНУВМБТ ім. С. З. Гжицького*. 2013. № 15 (3; 57; 3). С. 356–361.
9. *Кузьмінов Б. П., Зазуляк Т. С., Кузьмінов О. Б.* та ін. Гостра інгаляційна токсичність антигістамінних препаратів – діазоліну, лоратадину та дезлоратадину // *Сучасні проблеми токсикології, харчової та хімічної безпеки*. 2015. № 4. С. 30–34.
10. *Матвієнко Ю. О., Рекалова О. М., Глуштова Т. В., Зінченко А. О.* Використання методу седиментації еритроцитів для діагностики непереносимості протитуберкульозних препаратів у хворих на туберкульоз легень // *Астма та алергія*. 2020. № 2. С. 57–66. DOI:10.31655/2307-3373-2020-2-57-66
11. *Радченко О. М.* Гістамін як життєво важливий універсальний регулятор // *Раціональна фармакотерапія*. 2017. № 4 (45). С. 5–9.
12. *Солошенко Е. М., Кондакова Г. К., Шаповалова О. В.* Щодо можливої участі еритроцитів у розвитку імунних реакцій // *Дерматологія та імунологія*. 2019. № 3 (85). С. 8–12.
13. *Чекман І. С., Бєленічев І. Ф., Колесник Ю. М.* та ін. Фармакологія з основами патології. Запоріжжя, 2016. 515 с.
14. *Шевченко Т. О.* Сучасні погляди на ефективність лікування пацієнтів з хворобою Мен'єра з точки зору якості життя // *Журнал вушних, носових і горлових хвороб*. 2014. № 6. С. 23–31.
15. *Шупер С. В.* Структурний та функціональний стан клітин крові у пацієнтів із хронічним обструктивним захворюванням легень, асоційованим з ішемічною хворобою серця // *Укр. пульмонолог. журн.* 2018. № 2. С. 25–30. DOI: 10.31215/2306-4927-2018-100-2-25-30

16. *Bocşan I. C., Sabin O., Matei D.* et al. How often we diagnose allergy to ranitidine? // *Eur. Rev. Med. Pharmacol. Sci.* 2020. N 24. P. 10812–10818. DOI: 10.26355/eurrev\_202010\_23443
17. *Christoph Jochum.* Histamine intolerance: symptoms, diagnosis, and beyond // *Nutrients.* 2024. N 16 (8). P. 1219. doi: 10.3390/nu16081219
18. *Claudia Demarta-Gatsi, Leanna Smith, Sabine Thiberge* et al. Protection against malaria in mice is induced by blood stage-arresting histamine-releasing factor (HRF)-deficient parasites // *J. Exp. Med.* 2016. N 213 (8). P. 1419–1428. doi: 10.1084/jem.20151976
19. *Connie M. Arthur, Sean R. Stowell* the development and consequences of red blood cell alloimmunization // *Annu. Rev. Pathol.* 2023. N 18. P. 537–564. doi: 10.1146/annurev-pathol-042320-110411
20. *Harasym N., Mandzynets S., Sanahursky D.* Effects of histamine and sodium hypochlorite on prooxidant state in the rats erythrocytes // *Curr. Issues Pharm. Med. Sci.* 2020. N 33 (3). P. 125–131. DOI: 10.2478/cipms-2020-0023
21. *Hui-Ling Chiang, Chen-Hung Chen, Malcolm Koo* et al. Predictors of response to oral medications and low-histamine diet in patients with chronic urticaria // *J. Immunol. Res.* 2022. N 22. P. 5243825. doi: 10.1155/2022/5243825
22. *Jessica Servey, Jennifer Chang.* Over-the-counter medications in pregnancy // *Am. Fam. Physician.* 2014. N 90 (8). P. 548–555.
23. *Jordakieva G., Kundib M., Lemelle P.* et al. Cetirizine inhibits gender-specific blood cell dynamics upon allergen contact in allergic rhinitis // *Clin. Immunol.* 2020. N 215. P. 108422. doi: 10.1016/j.clim.2020.108422
24. *Kristin L. Sticco, Nirzari K. Pandya, Muhammad Zubair, David T. Lynch* Basophilia // *Stat. Pearls Publishing.* 2025. N 11. Bookshelf ID: NBK535365
25. *Lowry O. H.* Protein measurement with the Folin phenol reagent // *J. Biol. Chem.* 1951. N 193 (1). P. 404–415.
26. *Mary Risinger, Theodosia A. Kalfa.* Red cell membrane disorders: structure meets function // *Blood.* 2020. N 136 (11). P. 1250–1261. doi: 10.1182/blood.2019000946
27. *Price R. A., Scott M. C., Weinshilboum R. M.* Genetic segregation analysis of red blood cell (RBC) histamine N-methyltransferase (HNMT) activity // *Genet. Epidemiol.* 1993. N 10 (2). P. 123–131. doi: 10.1002/gepi.1370100205
28. *Sabadash V., Gumnitsky J., Lyuta O., Pochapska I.* Thermodynamics of (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) cation adsorption under static conditions // *Chem. Chem. Technol.* 2018. N 12 (2). P. 143–146. <https://doi.org/10.23939/chcht12.02.143>
29. *Takemichi Fukasawa, Asako Yoshizaki-Ogawa, Atsushi Enomoto* et al. Pharmacotherapy of itch-antihistamines and histamine receptors as G protein-coupled receptors // *Int. J. Mol. Sci.* 2022. N 23 (12). P. 6579. doi: 10.3390/ijms23126579
30. *Thurmond Robin L., Gelfand Erwin W., Dunford Paul J.* The role of histamine H1 and H4 receptors in allergic inflammation: the search for new antihistamines // *Nature.* 2008. N 7 (1). P. 41–53. doi:10.1038/nrd2465
31. *Tripathi T., Shahid M., Khan H. M.* et al. *In vivo* study of histamine H4 receptor in immunomodulation // *Bratisl. Lek. Listy.* 2012. N 113 (11). P. 641–647. doi: 10.4149/bll\_2012\_145
32. *Wolfgang J. Schnedl, Dietmar Enko.* Histamine intolerance originates in the gut // *Nutrients.* 2021. N 13 (4). P. 1262. doi: 10.3390/nu13041262
33. *Yoshikatsu Suzuki, Michihiro Saitoh, Kaoru Suzumori* et al. Characterization of changes in mechanical responses to histamine in omental resistance arteries in pre-eclampsia // *Br. J. Pharmacol.* 2000. N 131 (1). P. 37–42. doi: 10.1038/sj.bjp.0703529.

*Стаття надійшла до редакції 23.07.25**доопрацьована 14.10.25**прийнята до друку 21.10.25*

## **ВПЛИВ ГІСТАМІНУ І БЛОКАТОРІВ ГІСТАМІНОВИХ РЕЦЕПТОРІВ НА ВМІСТ ЕНДОГЕННОГО ГІСТАМІНУ ТА СОРБЦІЙНУ ЗДАТНІСТЬ ЕРИТРОЦИТІВ КРОВІ ЩУРІВ**

**Н. Гарасим<sup>1</sup>, Ю. Налапша<sup>1</sup>, А. Косточко<sup>1</sup>, А. Распопіна<sup>1</sup>, Н. Боднарчук<sup>1</sup>,  
А. Зинь<sup>2</sup>, А. Генега<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна*

<sup>2</sup>*Львівський науково-дослідний експертно-криміналістичний центр  
Міністерства внутрішніх справ України  
вул. Коцюбинна, 24, Львів 79040, Україна  
e-mail: garasymnatalya@gmail.com; nataliya.harasym@lnu.edu.ua*

Відомо, що гістамін синтезується з гістидину в тканинних базофілах і базофілах крові. Після вивільнення з клітин гістамін діє на H1, H2, H3, H4 рецептори до гістаміну, які містяться на плазматичних мембранах. Невивченим є питання наявності на плазматичних мембранах еритроцитів рецепторів до гістаміну. Мета дослідження - виявити гістамін в еритроцитах і визначити наявність H1–H4 рецепторів на мембранах еритроцитів, застосовуючи блокатори гістамінових рецепторів, через зміну рівня потенційного ендogenous гістаміну та зміну сорбційної здатності еритроцитів. У досліді до еритроцитів додавали гістамін у концентрації 5,4 мкМ, блокатори гістамінових рецепторів (дезлоратадин, який блокує H1 рецептор; ранітидин, який блокує H2 рецептор; бетагістин, який блокує H3 рецептор) таким чином, щоб кінцева концентрація становила 0,1; 1; 10 мкМ. Було також створено групи, до еритроцитів яких додавали і зазначені блокатори, і гістамін. Для аналізу наявності H4 рецептора на мембрані еритроцитів до клітин одночасно додавали усі три блокатори (дезлоратадин, ранітидин, бетагістин), оскільки на сьогодні немає у вільному доступі блокатора H4 рецептора до гістаміну. Встановлено, що в еритроцитах міститься гістамін, причому в еритроцитах самок щурів рівень гістаміну вищий, ніж в еритроцитах самців. Поєднане додавання до крові блокатора H1 рецептора (дезлоратадину) та гістаміну змінює вміст ендogenous гістаміну в еритроцитах самок порівняно з незалежною дією дезлоратадину, а також впливає і на сорбційну здатність. Ранітидин, блокатор H2 рецептора, за вказаних умов досліді веде до підвищення вмісту ендogenous гістаміну в еритроцитах самців. Поєднане додавання до суспензії еритроцитів блокатора H3 рецептора, бетагістину та гістаміну спричиняє підвищення вмісту ендogenous гістаміну в еритроцитах самок і самців щурів порівняно з незалежною дією бетагістину, а також зумовлює зміну сорбційної здатності. За блокування H1, H2, H3 рецепторів до гістаміну та подальшого введення до суспензії еритроцитів відбувається зниження сорбційної здатності клітин самців (за використання високих концентрацій блокаторів; 10 мкМ) та зміна сорбційної здатності еритроцитів самок щурів (за окремих концентрацій) порівняно з незалежною дією суміші блокаторів. Отже, можна зробити висновок, що на мембранах еритроцитів самок і самців щурів наявний H3 рецептор до гістаміну, функція якого полягає в регуляції вмісту ендogenous гістаміну та сорбційної здатності цих клітин.

*Ключові слова:* еритроцити, гістамін, гістамінові рецептори, блокатори гістамінових рецепторів

## ПОКАЗНИКИ СКЛАДНОЇ ЗОРОВО-МОТОРНОЇ РЕАКЦІЇ ВИБОРУ ЯК ПРОЯВИ НЕЙРОКОГНІТИВНОЇ АДАПТАЦІЇ ДО ШВИДКІСНО-СИЛОВИХ НАВАНТАЖЕНЬ

\*М. Федьків<sup>1,2</sup>, Л. Вовканич<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

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

Метою дослідження було виявити особливості сенсомоторних реакцій у осіб із тривалою адаптацією до швидкісно-силових навантажень на прикладі спортсменів-каратистів. У роботі проаналізовано показники складної зорово-моторної реакції вибору (ЗМРВ, реакція Go/No-Go) у тренуваних і нетренуваних осіб для оцінки швидкісних характеристик реакції та точності й варіабельності рефлекторної відповіді. Дослідження проводили за допомогою серії тестів складної ЗМРВ (60, 90 і 120 стимулів) з використанням комплексу «Діагност–1м», що давали змогу реєструвати загальний час виконання завдання, мінімальний час експозиції стимулу, час виходу на мінімальну експозицію, середній час моторної реакції, варіабельність і точність рефлекторної відповіді. Отримані результати показали, що у спортсменів-каратистів усі часові параметри реакції були достовірно кращими, ніж у нетренуваних учасників. Це свідчить про більш ефективну взаємодію сенсорних і моторних структур центральної нервової системи та про підвищену швидкість обробки зорових сигналів. Виявлено, що треновані особи швидше адаптуються до змінних умов подання стимулів і зберігають стабільність моторних відповідей навіть за збільшення кількості подразників, тоді як у нетренуваних осіб спостерігається тенденція до зростання середнього часу реакції, ймовірно, внаслідок розвитку центральної втоми. Показники варіабельності латентних періодів не мали статистично значущих відмінностей між групами, що свідчить про схожий рівень стабільності сенсомоторних процесів. Основні відмінності пов'язані з підвищеною швидкістю реагування у спортсменів, що, ймовірно, є наслідком тривалої нейрофізіологічної адаптації до інтенсивних швидкісно-силових тренувань. Отримані дані підтверджують, що систематичні заняття карате формують ефективніші механізми когнітивного й моторного контролю, які забезпечують високу швидкість і стійкість сенсомоторних реакцій.

*Ключові слова:* фізичні навантаження, центральна нервова система, зорово-моторна реакція вибору, нейропластичність, когнітивні функції

Збереження високого рівня когнітивних функцій є ключовою передумовою ефективною освітньої, професійної та спортивної діяльності людини. Саме когнітивні процеси забезпечують сприйняття, інтеграцію, обробку інформації, формування поведінкових стратегій і прийняття рішень [15, 21, 24]. Їхня ефективність визначає точність, швидкість і стабільність сенсомоторних реакцій, а також здатність організму адаптувати

моторні відповіді до змін умов середовища. Одними з найчутливіших індикаторів швидкості й ефективності когнітивних процесів є показники сенсомоторної реакції, яка поєднує сприйняття сенсорної інформації з її нейронною обробкою та формуванням моторної відповіді [6]. Саме тому методики аналізу простих [2, 4, 27] і складних [1, 7, 26] сенсомоторних реакцій широко застосовують для оцінки когнітивних процесів, що лежать в основі адаптації до фізичних навантажень.

Серед тестів складних зорово-моторних реакцій особливе значення має завдання типу Go/No-Go (GNG), яке допомагає оцінити рівень інгібіторного контролю, точність реагування та загальний рівень когнітивних процесів [16, 29]. На відміну від простої зорово-моторної реакції, тест GNG потребує не лише швидкої обробки сенсорного сигналу, але й активного гальмування відповіді на один зі стимулів в умовах вибору, що підвищує його інформативність під час оцінювання функціонального стану центральної нервової системи (ЦНС) та її адаптаційних можливостей.

З позицій нейрофізіології виконання GNG-завдань супроводжується активацією нижньої лобної закрутки (the inferior frontal gyrus, IFG), передньої додаткової моторної зони (pre-supplementary motor area, pre-SMA) та передньої поясної кори (anterior cingulate cortex, ACC), які формують основні ланки механізмів гальмування поведінкових реакцій (behavioral inhibitory control, BIC) [16, 29]. Зміни у параметрах GNG-тесту під час адаптації до фізичних навантажень можуть свідчити про функціональні перебудови нейронних мереж, що відображають прояви нейропластичності – здатності мозку адаптуватися до нових умов шляхом перебудови синаптичних зв'язків [25]. Нейропластичність є центральним механізмом адаптації ЦНС до впливу навантаження і охоплює як швидкі функціональні зміни (модуляція збудливості кори головного мозку), так і повільні структурні процеси, зокрема, синаптогенез та нейрогенез [25]. Вони відбуваються за участю нейротрофічних факторів (BDNF, IGF-1, VEGF), що регулюють пластичність, сприяють утворенню нових зв'язків і підтримують когнітивні функції [8].

Сучасні дослідження свідчать, що фізична активність суттєво впливає на процеси нейропластичності, сприяючи підвищенню рівня нейротрофічних факторів, покращуючи кровопостачання мозку, активуючи механізми синаптичної пластичності, а отже, створюючи умови для підвищення ефективності когнітивних процесів [8, 9, 12]. Навіть короткотривале тренування може позитивно впливати на виконавчі функції, а систематичні заняття здатні суттєво підвищувати ефективність когнітивних процесів і їхню стабільність в умовах психоемоційного навантаження [27].

Низка досліджень демонструє, що характер фізичних вправ визначає специфіку впливу на ЦНС. Так, динамічні, статичні та силові навантаження активують різні нейронні мережі й механізми регуляції рухової активності, що формує різні типи когнітивної відповіді [12]. Тому перспективною моделлю для аналізу впливу фізичних навантажень на когнітивні функції є карате. У карате переважають швидко-силові компоненти фізичної підготовки, які стимулюють одночасно моторні та когнітивні процеси, сприяючи розвиткові комплексної адаптації. У тренувальній і змагальній діяльності каратистів поєднуються швидкі вибухові рухи з високими вимогами до точності координації, концентрації уваги, просторової орієнтації та гальмування рефлекторних реакцій [10, 13]. Реалізація бойових дій у карате потребує миттєвої інтеграції сенсорної інформації, ухвалення рішень у режимі реального часу та ефективного гальмування надлишкових моторних імпульсів. Такий вид активності створює оптимальні умови для формування сенсомоторної адаптації, що включає вдосконалення швидкості й точності рухових реакцій, підвищення стійкості уваги, оптимізацію нейром'язової координації [18, 23].



Дані експериментальних досліджень свідчать, що систематичні заняття карате пов'язані зі структурними змінами мозку, зокрема, зі збільшенням об'єму сірої речовини у лобових і скроневих ділянках, відповідальних за когнітивний контроль і сенсомоторну інтеграцію [11]. Ці зміни супроводжуються посиленням ефективності нейронних мереж, залучених до регуляції уваги, моторного планування та гальмування дій [18, 29].

Попри наявність окремих праць, присвячених впливу фізичної активності на когнітивні функції, нейрокогнітивні аспекти адаптації у спортсменів, що спеціалізуються у швидкісно-силових видах спорту, залишаються недостатньо вивченими. Більшість досліджень стосується дітей або людей старшого віку [17, 22], а у висококваліфікованих спортсменів тривалі адаптаційні зміни ЦНС залишаються малодослідженими [4; 12]. Водночас для досягнення високих результатів у спорті здатність спортсмена швидко інтегрувати сенсорну інформацію, приймати рішення й гальмувати неадекватні рухи є визначальною [27]. Саме тому дослідження Go/No-Go реакцій у каратистів обґрунтоване і науково доцільне – воно дає змогу виявити специфічні нейрофізіологічні прояви адаптації до швидкісно-силових навантажень, оцінити рівень когнітивного контролю та встановити зв'язок між когнітивними й моторними компонентами тренувального процесу.

Метою дослідження було виявити характерні особливості показників реакції Go/No-Go у спортсменів-каратистів як моделі для аналізу нейрокогнітивної адаптації до швидкісно-силових фізичних навантажень.

### Методи й організація досліджень

Досліджуваними були студенти ЛДУФК імені Івана Боберського чоловічої статі. До групи тренуваних (Т) належали 23 спортсмени-каратисти стилю кіокушинкай (напряма куміте) високої спортивної кваліфікації (чорний пояс, I розряд, кандидати у майстри спорту), віком  $19,13 \pm 2,20$  року, зі стажем занять понад 5 років. До групи нетренованих (НТ) належали 23 студенти, які не дотримувалися режиму регулярної фізичної активності. Середній вік у групі становив  $17,70 \pm 0,63$  року. Усі учасники мали нормальний або скоригований до норми зір, а також нормальний кольоровий зір. Жоден з учасників не повідомляв про наявність неврологічних захворювань. Усі учасники дослідження надали письмову інформовану згоду на участь у дослідженні. Дослідження проводили відповідно до положень Гельсінської декларації щодо етичних принципів наукових досліджень за участю людини [28]. Дослідження було схвалено Етичним комітетом Львівського державного університету фізичної культури імені Івана Боберського (протокол № 29/2025 від 29 червня 2025 р.).

Обстеження проводили у першій половині дня за умови відсутності сторонніх подразників та за комфортної температури довкілля. Перед основним етапом учасники проходили інструктаж і тренувальні серії зі швидкістю подання стимулів 40 і 50 за хвилину, що забезпечувало концентрацію уваги, адаптацію до ритму сигналів і зниження орієнтувальної реакції [19]. Далі виконували завдання на складну зорово-моторну реакцію вибору (ЗМРВ) у режимі зворотного зв'язку з використанням апаратно-програмного комплексу «Діагност-1м». Було проведено три тести із поступовим збільшенням кількості стимулів – РВ2-3<sub>60</sub>, РВ2-3<sub>90</sub> та РВ2-3<sub>120</sub> (60, 90 і 120 стимулів відповідно). Згідно з інструкцією, учасники мали натискати на кнопку правою рукою під час появи квадрата, лівою рукою – під час появи кола, а у разі появи трикутника (гальмівний сигнал) мали утримуватися від відповіді. Використовували режим зворотного зв'язку: тривалість подання стимулу зменшувалася після правильної відповіді та збільшувалася після помилкової. Початковий час експозиції становив 0,9 с і варіював у межах від 0,9 до 0,02 с, а міжстимульний інтервал 0,2 с залишався сталим [20].

У процесі виконання тестів ЗМРВ ресстрували загальні показники: час виконання тесту, тобто тривалість проходження завдання від першого до останнього стимулу; мінімальний час експозиції (мс), час виходу на мінімальну експозицію (с та кількість стимулів). Додатково аналізували мінімальний (Mmin) і максимальний (Mmax) латентний час реакції, середнє значення латентного часу реакції (M) та показники варіабельності сенсомоторних реакцій – середньоквадратичне відхилення ( $\delta$ ) і коефіцієнт варіації (Cv, %). Також враховували відсоток помилок і середній час моторної відповіді (Mmp, мс).

Отримані показники аналізували загальноприйнятими методами статистики з використанням математичних і статистичних функцій програми «Origin 2018». Нормальність розподілу даних аналізували тестом Шапіро–Вілка. Достовірність різниці між двома групами характеризували за допомогою t-критерію Стюдента. Для аналізу статистичної значущості впливу кількості стимулів на показники ЗМРВ під час усіх трьох тестів використовували однофакторний дисперсійний аналіз (ANOVA).

### Результати і їхнє обговорення

Під час дослідження центральної нервової системи (ЦНС) тренованих і нетренованих осіб ми виявили певні відмінності між цими двома групами (табл. 1).

Таблиця 1

Основні показники виконання тестів РВ2-3 із різною кількістю стимулів (60, 90, 120) у групах тренованих (Т,  $M \pm \sigma$ ,  $n=23$ ) і нетренованих (НТ,  $M \pm \sigma$ ,  $n=23$ ) осіб

Показник	Група	РВ2-3 <sub>60</sub>	РВ2-3 <sub>90</sub>	РВ2-3 <sub>120</sub>
Час виконання тесту, с	Т	33,74±1,71	47,04±3,76	61,30±5,04
	НТ	35,17±3,54*	50,70±5,47**	64,70±5,30*
Мінімальний час експозиції, мс	Т	214,78±42,31	158,26±61,47	166,35±55,39
	НТ	213,64±56,70	207,83±71,03**	167,83±44,21
Час виходу на мінім. експозицію, с	Т	24,48±6,97	32,09±8,96	34,41±9,78
	НТ	28,74±7,26*	38,04±13,26*	45,30±14,91**
Час виходу на мінім. експозицію, стимули	Т	41,91±13,06	58,52±19,19	65,96±22,60
	НТ	48,41±9,86*	63,00±22,79	79,91±27,66*
Mmin, мс	Т	155,74±65,87	60,66±25,11	52,55±35,35
	НТ	158,19±72,78	106,67±72,15**	81,02±54,96*
Mmax, мс	Т	495,19±44,59	503,33±50,79	519,75±64,40
	НТ	528,97±74,84*	541,06±93,34*	561,92±92,58*
M, мс	Т	345,38±31,13	301,84±23,86	298,93±26,76
	НТ	335,51±32,10	319,71±34,17*	314,31±31,14*
$\delta$ , мс	Т	91,47±21,47	101,01±18,84	103,84±19,32
	НТ	87,95±18,86	97,70±21,74	103,07±20,66
Cv, %	Т	26,44±5,59	33,25±6,71	34,77±6,34
	НТ	26,32±5,46	30,65±6,56	33,43±6,95
Помилки, %	Т	19,17±1,59	33,39±2,27	49,48±2,47
	НТ	18,96±1,89	34,57±1,90*	49,61±2,43
Mmp, мс	Т	116,38±14,35	114,63±12,02	115,06±14,01
	НТ	182,34±101,70**	176,75±108,89**	234,79±153,44***

**Примітка:** Рівень достовірності різниці між групами: \*\*\* –  $P < 0,001$ ; \*\* –  $P < 0,01$ ; \* –  $P < 0,05$

Зокрема, у пробі PB2-3<sub>60</sub> для групи тренуваних були характерні менший час виконання проби (на 4 %,  $P < 0,05$ ) та час і кількість подразників, необхідних для виходу на мінімальну експозицію (на 14 % та 13 % відповідно,  $P < 0,05$ ). Це може вказувати на швидші процеси термінової адаптації нервових центрів до диференціювання умовних подразників. Під час виконання проби PB2-3<sub>60</sub> у групі тренуваних осіб виявлено менший максимальний час реакції (Mмакс, на 6 %,  $p < 0,05$ ) та нижчі середні значення моторної реакції (Mмр, на 34 %,  $P < 0,01$ ). Інші середні значення, зокрема, мінімальний час реакції (Mмін), середнє значення латентного періоду реакції (M) та показники варіабельності відповідей ( $m$ ,  $\delta$ ,  $Cv$ ) між групами достовірно не відрізнялись.

Вивчення параметрів виконання проби PB2-3<sub>90</sub> виявляє низку закономірностей, схожих з результатами попереднього тесту PB2-3<sub>60</sub>. Зокрема, як і у попередньому тесті, тренувані особи демонструють менший час виконання (на 7 %,  $P < 0,01$ ) та швидший вихід на мінімальну експозицію (на 16 %,  $p < 0,05$ ). Водночас у цьому тесті для групи тренуваних осіб характерний менший мінімальний час експозиції (на 24 %,  $P < 0,01$ ). Різниця тривалості виходу на мінімальну експозицію за кількістю сигналів не досягає статистично значущого рівня.

Під час виконання тесту PB2-3<sub>90</sub> у групі тренуваних осіб виявлено нижчі значення Mмін і Mмакс (на 43 та 7 %,  $P < 0,01$  та  $p < 0,05$ ), менше значення M і Mмр (на 6 % та 35 %,  $P < 0,01$  та  $P < 0,05$ ). Значення варіабельності латентних періодів реакцій у двох групах були аналогічними, а кількість помилок – на 3 % більша ( $P < 0,05$ ) у нетренованих осіб. Таким чином, загальні параметри виконання тесту вказують на швидшу й точнішу диференціацію подразників і швидше реагування у групі тренуваних осіб.

Дослідження результатів виконання досліджуваними тесту PB2-3<sub>120</sub> засвідчує наявність певних відмінностей між групами тренуваних і нетренованих осіб. Зокрема, час виконання тесту тренуваними особами був на 5 % коротшим ( $P < 0,05$ ). Вони також на 24 % швидше ( $P < 0,01$ ) досягали мінімального латентного періоду реакції, витрачаючи для цього на 17 % менше ( $P < 0,05$ ) спроб. За результатами виконання тесту виявлено, що Mмін, Mмакс, Mмр і M тренуваних осіб були меншими на 35 %, 8 %, 51 % та 5 % відповідно ( $P < 0,05$ ). Водночас не виявлено статистично значущих відмінностей у варіабельності показників латентних періодів реакції та кількості помилок у цих двох групах.

Використання кількох проб із різною кількістю подразників (PB2-3<sub>60</sub>, PB2-3<sub>90</sub> та PB2-3<sub>120</sub>) дає змогу визначити наявність і закономірності змін показників складної зорово-моторної реакції вибору в цих умовах особами з різним рівнем фізичної підготовленості. Аналіз впливу фактора кількості подразників на параметри ЗМРВ здійснювали з використанням однофакторного дисперсійного аналізу (табл. 2).

Встановлено, зокрема, що час виходу на мінімальну експозицію зростає зі збільшенням кількості подразників. Оскільки при цьому знижуються показники M та Mмін, то можна припустити, що початкової кількості подразників (60) недостатньо для досягнення мінімального латентного періоду реакції, лише триваліша робота у режимі зворотного зв'язку дає змогу досягти максимальної швидкості аналізу інформації. Прикметно при цьому, що показник Mмр практично не змінювався у тренуваних осіб і зростав за умови 120 подразників у осіб нетренованих. Отож, тривалість моторного компонента латентного періоду ЗМРВ перебуває на мініальному рівні вже під час першого тесту. Можливо, під час третього тесту цей показник у нетренованих починає збільшуватися внаслідок розвитку втоми. Також очевидно, що у всіх трьох тестах параметр Mмр є нижчим у тренуваних осіб.

Таблиця 2

Результати ANOVA показників ЗМРВ під час виконання серії тестів  
(PB2-3<sub>60</sub>, PB2-3<sub>90</sub> та PB2-3<sub>120</sub>)

Показник	Треновані		Нетреновані	
	F (F <sub>сп</sub> )	P	F (F <sub>сп</sub> )	P
Час виконання тесту	308,77 (3,14)	< 0,01	260,61 (3,14)	< 0,01
Мінімальний час експозиції, мс	7,46 (3,14)	< 0,01	2,81 (3,14)	0,070
Час виходу на мінім. експозицію, с	8,29 (3,14)	< 0,01	10,54 (3,14)	< 0,01
Час виходу на мінім. експозицію, сигнали	9,96 (3,14)	< 0,01	13,17 (3,14)	< 0,01
Мінімальний час реакції	36,53 (3,14)	< 0,01	7,88 (3,14)	< 0,01
Максимальний час реакції	1,95 (3,14)	0,150	0,83 (3,14)	0,437
М, мс	19,75 (3,14)	< 0,01	3,01 (3,14)	0,056
δ, мс	2,43 (3,14)	0,095	3,23 (3,14)	< 0,05
Помилки, к-ть, %	1153,49 (3,14)	< 0,01	1237,82 (3,14)	< 0,01
Ммр	0,105 (3,14)	0,900	1,45 (3,14)	0,242

Цікавим також є той факт, що зменшення Ммін і М у тренуваних осіб під час переходу від PB2-3<sub>60</sub> до PB2-3<sub>90</sub> було більш вираженим у тренуваних осіб, а у наступному тесті (PB<sub>120</sub>) ці показники змінились уже незначно. У нетренованих осіб зміни показників Ммін і М є більш поступовими, вони відбуваються упродовж усієї серії тестів. Це може свідчити, що адаптація до виконання ЗМРВ у тренуваних осіб відбувається швидше, а параметри реакції, за винятком першого тесту, виявляються кращими, ніж у нетренованих осіб.

Отримані нами результати підтверджують наявність суттєвих відмінностей між тренуваними спортсменами-однборцями та нетренованими особами під час виконання зорово-моторної реакції вибору (ЗМРВ, GNG). У всіх серіях тестів (PB2-3<sub>60</sub>, PB2-3<sub>90</sub>, PB2-3<sub>120</sub>) тренувані учасники демонстрували коротший час виконання завдань, швидший вихід на мінімальну експозицію та нижчі середні значення моторної відповіді (Ммр). Це вказує на більш ефективні механізми обробки інформації у центральній нервовій системі та швидше формування відповідей. Зокрема, зменшення Ммакс і Ммр у тренуваних осіб можна інтерпретувати як прояв кращої сенсомоторної координації, що формується у процесі систематичних фізичних навантажень. Отримані результати узгоджуються з попередніми дослідженнями, під час яких встановлено, що досвідчених спортсменів характеризують швидша обробка візуальної інформації, вища точність у прогнозуванні подій і краща реакція на динамічні ситуації [14]. Наші результати схожі з даними інших авторів [3, 7], які підтвердили зв'язок між адаптацією до тривалих тренувань і нижчими середніми значеннями латентного часу реакції. Романенко та співавт. [26] також відзначають, що в однборців вибір техніко-тактичних дій визначається здатністю оперативно реагувати на мінливу ситуацію поєдинку, часто за умов обманливих рухів суперника. Реакції типу GNG моделюють ці умови, даючи спортсменам змогу реагувати лише на релевантні стимули і пригнічувати реакцію на хибні, що відображає рівень когнітивного та моторного контролю.

Динаміка змін у обох групах між серіями тестів також має суттєве значення. У тренуваних осіб значне зниження мінімального часу реакції (Ммін) і середнього латентного періоду (М) спостерігалось вже під час переходу від PB2-3<sub>60</sub> до PB2-3<sub>90</sub>, тоді як у нетренованих поступові зрушення відбувалися протягом усіх трьох проб. Це

може свідчити про більш ефективну адаптацію сенсомоторних і когнітивних центрів у тренованих осіб до умов змінної стимуляції. Водночас зростання Мвр у нетренованих учасників у пробі PB2-3<sub>120</sub>, ймовірно, відображав розвиток центральної втоми за умов тривалого сенсорного навантаження, тоді як у спортсменів цей показник залишався стабільним.

В основі виявлених нами особливостей показників GNG спортсменів можуть лежати викликані багаторічними тренуваннями нейропластичні перебудови у структурах мозку, відповідальних за контроль рухів. Такі припущення підтверджує підвищення у елітних спортсменів-каратистів об'єму сірої речовини у нижній і верхній скроневоїх ділянках, потиличній і премоторній корі та верхньому скроневому полюсі, а також збільшення об'єму білої речовини у хвостатому ядрі, гіпоталамусі й сосочкових тілах [11]. Відомо, що завдання типу GNG, які потребують точного моторного контролю та вибіркового пригнічення рухових реакцій, пов'язані з активністю нижньої лобової закрутки (IFG) та передньої додаткової моторної зони кори (preSMA) [16]. Ці структури мають функціональні й анатомічні зв'язки з премоторною корою, скроневиими ділянками, хвостатим ядром і потиличною корою, формуючи складні нейронні мережі, що беруть участь в ухваленні рішень, плануванні рухів та контролі рухової активності.

Аналіз усіх трьох проб показує, що збільшення кількості подразників (від 60 до 120) подовжує час виходу на мінімальну експозицію. Це закономірно, адже зростає складність завдання і навантаження на ЦНС. Проте лише триваліші серії (90 і 120 стимулів) дають змогу досягти максимальної швидкості аналізу інформації. Характерно, що у тренованих осіб зменшення М та Ммін було більш вираженим уже на другому етапі (PB2-3<sub>90</sub>), тоді як у нетренованих ці показники продовжували поступово покращуватись і на PB<sub>120</sub>. Ці результати можна пояснити більш ефективним функціонуванням мережі множинних вимог (multiple demand network, MDN) [5], куди залучають лобно-острівцево-тім'яні ділянки головного мозку. У діяльності MDN важливу роль відіграє preSMA та лобова кора (передня та задня латеральна ділянки) [5].

Варіабельність латентних періодів ( $m$ ,  $\delta$ ,  $Cv$ ) не продемонструвала суттєвих відмінностей між групами, що вказує на збереження відносної стабільності реагування як у тренованих, так і у нетренованих. Це свідчить, що ключовим результатом адаптації є не стабільність, а підвищення швидкості реакції та збереження її точності.

У результаті дослідження встановлено, що у спортсменів-каратистів показники складної зорово-моторної реакції вибору суттєво кращі, ніж у нетренованих осіб. Треновані учасники характеризуються коротшим часом реакції, швидшим виходом на мінімальну експозицію та збереженням стабільності моторної відповіді навіть за умов збільшення кількості стимулів. Це свідчить про більш ефективну сенсомоторну інтеграцію та вищу стійкість нервових процесів до тривалого сенсорного навантаження. Водночас показники варіабельності латентних періодів не виявили значущих відмінностей між групами, що свідчить про подібний рівень стабільності реакцій. Виявлені відмінності пов'язані переважно зі швидкісними характеристиками та збереженням точності реагування. Отримані результати підтверджують, що тривала адаптація до швидкісно-силових навантажень сприяє формуванню ефективніших механізмів когнітивного та моторного контролю. Це забезпечує підвищену швидкість реагування, точність дій і здатність зберігати працездатність за умов інтенсивної стимуляції.

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

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Боднар І., Дух Т., Вовканич Л., Кіндзер Б. Швидкість сенсомоторних реакцій та когнітивних процесів у студентів вищих навчальних закладів гуманітарних спеціальностей // Фіз. акт. здор. спорт. 2012. Т. 4. № 10. С. 3–9.
2. Вовканич Л., Дунець-Лесько А., Пенчук А., Качмар П. Особливості сенсомоторних реакцій спортсменів різних спортивних спеціалізацій // Фіз. акт. здор. спорт. 2015. Т. 20. № 2. С. 17–26.
3. Лизогуб В., Пустовалов В., Супрунович В., Коваль Ю. Аналіз нейродинамічних функцій футболістів прем'єр- та першої ліги України // Спорт. вісн. Придніп. 2015. № 3. С. 241–244. [http://nbuv.gov.ua/UJRN/svp\\_2015\\_3\\_49](http://nbuv.gov.ua/UJRN/svp_2015_3_49)
4. Мирошниченко Є., Тропін Ю., Коваленко Ю. Модельні характеристики психофізіологічних показників кваліфікованих кікбоксерів // Слобожан. наук.-спорт. вісн. 2020. Т. 5. № 79. С. 20–26. <https://doi.org/10.15391/snsv.2020-5.003>
5. Aziz-Safaie T., Müller V. I., Langner R. et al. The effect of task complexity on the neural network for response inhibition: An ALE meta-analysis // *Neurosci Biobehav Rev.* 2024. Article 105544. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2024.105544>
6. Babushkin V., Jamil M. H., Park W., Eid M. Sensorimotor skill communication: A literature review // *IEEE Access.* 2021. Vol. 9. P. 75132–75149. <https://doi.org/10.1109/access.2021.3081449>
7. Baibikov M. Investigation of the relationship between the levels of manifestation of complex sensorimotor reactions of taekwondo athletes // *Sci. J. Natl. Pedagog. Dragomanov Univ. Ser. 15 Sci. Pedagog. Probl. Phys. Cult. (Phys. Cult.).* 2024. Vol. 6. N 179. P. 26–33. [https://doi.org/10.31392/udu-nc.series15.2024.6\(179\).05](https://doi.org/10.31392/udu-nc.series15.2024.6(179).05)
8. Behrad S., Dezfuli S. A. T., Yazdani R. et al. The effect of physical exercise on circulating neurotrophic factors in healthy aged subjects: A meta-analysis and meta-regression // *Exp. Gerontol.* 2024. Vol. 196. Article 112579. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2024.112579>
9. Bonanni R., Cariati I., Tarantino U. et al. Physical exercise and health: A focus on its protective role in neurodegenerative diseases // *J. Funct. Morphol. Kinesiol.* 2022. Vol. 7. N 2. P. 38. <https://doi.org/10.3390/jfmk7020038>
10. Chaabène H., Hachana Y., Franchini E. et al. Physical and physiological profile of elite karate athletes // *Sports Med.* 2012. Vol. 42. N 10. P. 829–843. doi:10.1007/bf03262297
11. Duru A. D., Balcioglu T. H. Functional and structural plasticity of brain in elite karate athletes // *J. Healthc. Eng.* 2018. P. 1–8. <https://doi.org/10.1155/2018/8310975>
12. Dwojaczny B., Bejtka M., Iermakov S. et al. Effects of karate training on cognitive functions in young athletes // *J. Phys. Educ. Sport.* 2021. Vol. 21. N 5. P. 2473–2479. <https://doi.org/10.7752/jpes.2021.05333>
13. Franchini E. Energy system contributions during olympic combat sports: a narrative review // *Metabol.* 2023. Vol. 13. N 2. P. 297. doi:10.3390/metabo13020297.
14. Gao D., Hu B., Yuan T. et al. Exploring the relationship between motor visual proficiency and performance metrics in elite skeet shooters: An in-depth analysis // *PLOS One.* 2025. Vol. 20. N 6. Article e0325351. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0325351>
15. Heckner M. K., Cieslik E. C., Eickhoff S. B. et al. The aging brain and executive functions revisited: Implications from meta-analytic and functional-connectivity evidence // *J. Cogn. Neurosci.* 2021. Vol. 33. N. 9. N. 1716–1752. [https://doi.org/10.1162/jocn\\_a\\_01616](https://doi.org/10.1162/jocn_a_01616)
16. Hori M., Kojima S., Onishi H. Cross-Modal transfer effects of the go/no-go training with visual stimuli // *Brain Behav.* 2025. Vol. 15. N 2. <https://doi.org/10.1002/brb3.70309>

17. *Ivaščenko T., Ivaščenko J.* Effects of sensomotor communication system based exercises on static balance and self-esteem in 7-12 years old karate pupils // *Cent. Eur. J. Sport Sci. Med.* 2023. Vol. 44. P. 27–37. <https://doi.org/10.18276/cej.2023.4-03>
18. *Lei Y., Perez M. A.* Cerebellar contribution to sensorimotor adaptation deficits in humans with spinal cord injury // *Scientific Reports.* 2021. Vol. 11. N 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77543-8>
19. *Lizohub V., Chernenko N., Kozhemyako T.* et al. Дослідження функціональних резервів розумової працездатності // *Lesya Ukr. East. Eur. Natl. Univ. Sci. Bull. Ser. Biol. Sci.* 2019. Vol. 8. N 381. P. 102–107. <https://doi.org/10.29038/2617-4723-2018-381-102-107>
20. *Makarenko M. V., Lizohub V. S., Kharchenko D. M.* Processing of visual-auditory information of varying degrees of complexity in people with different properties of the main nervous processes // *Cherkasy Univ. Bull. Biol. Sci. Ser.* 2018. N 1. P. 92–104. <https://doi.org/10.31651/2076-5835-2018-1-1-92-104>
21. *Morra S., Howard S. J., Loaiza V. M.* Working memory and executive functions: Theoretical advances // *J. Cogn.* 2025. Vol. 8. N 1. <https://doi.org/10.5334/joc.424>
22. *Mustafa H., Harrison A., Sun Y.* et al. Five weeks of Yuishinkai karate training improves balance and neuromuscular function in older adults: A preliminary study // *BMC Sports Sci. Med. Rehabil.* 2022. Vol. 14. N 1. <https://doi.org/10.1186/s13102-022-00458-6>
23. *Piepiora P. A.* The health effects of karate training: A review of 21st century research // *Healthcare.* 2025. Vol. 13. N 2. P. 118. <https://doi.org/10.3390/healthcare13020118>
24. *Prince J. B., Davis H., Tan J., Muller-Townsend K.* et al. Cognitive and neuroscientific perspectives of healthy ageing // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2024. Article 105649. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2024.105649>
25. *Revelo Herrera S. G., Leon-Rojas J. E.* The effect of aerobic exercise in neuroplasticity, learning, and cognition: a systematic review // *Cureus.* 2024. Vol. 16. N 2. Article e54021. <https://doi.org/10.7759/cureus.54021>
26. *Romanenko V., Piatysotska S., Podrigalo L.* et al. Methodology for evaluating the “Go/No-Go” reaction in martial arts // *J. Phys. Educ. Sport.* 2024. Vol. 24. N 12. P. 2139–2146. <https://doi.org/10.7752/jpes.2024.12312>
27. *Shlonska O., Borysova O., Fedorchuk S.* et al. Sensorimotor reaction indicators as measures of specialized training in qualified volleyball players across different roles // *J. Phys. Educ. Sport.* 2025. Vol. 25. N 7. P. 1465–1475. <https://doi.org/10.7752/jpes.2025.07163>
28. World Medical Association Declaration of Helsinki: ethical principles for medical research involving human subjects // *Jama.* 2013. Vol. 310. N 20. P. 2191–2194. doi:10.1001/jama.2013.281053
29. *Zhao S., Yuan R., Gao W.* et al. Neural substrates of behavioral inhibitory control during the two-choice oddball task: functional neuroimaging evidence // *Psychoradiology.* 2023. Vol. 3. Article kkad012. <https://doi.org/10.1093/psyrad/kkad012>

Стаття надійшла до редакції 30.10.25

доопрацьована 01.12.25

прийнята до друку 04.12.25

---

**INDICATORS OF COMPLEX CHOICE VISUAL-MOTOR REACTION  
AS MANIFESTATIONS OF NEUROCOGNITIVE ADAPTATION  
TO SPEED-STRENGTH LOADS****\*M. Fedkiv<sup>1,2</sup>, L. Vovkanych<sup>2</sup>***<sup>1</sup>Ivan Franko National University of Lviv  
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine**<sup>2</sup>Ivan Boberskyi Lviv State University of Physical Culture  
11, Kostyushko St., Lviv 79007  
e-mail: maria.fedkiv@lnu.edu.ua*

The aim of this study was to identify the specific features of sensorimotor reactions in individuals with long-term adaptation to speed-strength physical loads, using karate athletes as a model. The parameters of a complex visual-motor choice reaction (Go/No-Go test) were analyzed in trained and untrained participants to assess reaction speed, response accuracy, and variability. The study employed a series of complex visual-motor reaction tests (60, 90, and 120 stimuli) using the «Diagnost-1m» hardware-software system, which allowed for the registration of total task completion time, minimal stimulus exposure duration, time to reach minimal exposure, mean motor reaction time, as well as the variability and accuracy of reflex responses. The results revealed that karate athletes demonstrated significantly better temporal parameters of the reaction compared with untrained participants, indicating more efficient interaction between sensory and motor structures of the central nervous system and enhanced visual signal processing speed. Trained individuals adapted more rapidly to changing stimulus presentation conditions and maintained stable motor responses even as the number of stimuli increased, whereas untrained participants exhibited a tendency toward prolonged reaction times, likely due to central fatigue. The variability of latent periods did not differ significantly between groups, suggesting a similar level of stability in sensorimotor processes. The main differences were associated with higher reaction speed among athletes, which is likely a consequence of long-term neurophysiological adaptation to intensive speed-strength training. The findings confirm that systematic karate practice promotes more efficient mechanisms of cognitive and motor control, ensuring high speed and stability of sensorimotor responses.

*Keywords:* physical exercise, central nervous system, visual-motor choice reaction, neuroplasticity, cognitive functions



## ПОШУК ОПТИМАЛЬНИХ КОМБІНАЦІЙ АЛАНІНУ, ПІРУВАТУ І ГЛУТАМАТУ ДЛЯ ДОСЯГНЕННЯ МАКСИМАЛЬНОЇ ШВИДКОСТІ РОЗ'ЄДНАНОГО ДИХАННЯ АЦИНАРНИХ КЛІТИН ПІДШЛУНКОВОЇ ЗАЛОЗИ

**А. Абрамович, Б. В. Манько, Б. О. Манько, О. Іккерт**

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

Відомо, що такі субстрати окиснення як аланін, піруват і глутамат здатні здійснювати позитивний вплив на ацинарні клітини підшлункової залози, інтенсифікуючи проходження в них мітохондріальних процесів. Тому мета нашого дослідження – з'ясувати, чи буде використання різних комбінацій субстратів, а саме аланіну, глутамату і пірувату в середовищі інкубації, покращувати показники максимальної швидкості роз'єданого дихання ацинарних клітин підшлункової залози сильніше, ніж вплив кожного субстрату окремо.

Дослідження проводили на щурах-самцях масою 250–300 г. Ізолювання панкреатичних ацинусів проводили модифікованим методом Вільямса і співавторів. Швидкість споживання кисню клітинами визначали за допомогою полярографа RC650 6-cell respirometer (Strathkelvin). Ацинарні клітини підшлункової залози інкубували протягом 15 хв у розчині глюкози з окремими субстратами окиснення (аланіном, глутаматом, піруватом у концентраціях 2 ммоль/л) або їхніми комбінаціями. Після внесення ацинарних клітин у полярографічні комірки та реєстрації базального дихання кожні 1–2 хв додавали протонофор FCCP у концентраціях 0,5; 1; 1,5 і 2 мкмоль/л.

Максимальну швидкість дихання за окиснення пірувату досягали за дії FCCP у концентрації 1 мкмоль/л, а за окиснення глутамату – за дії FCCP у концентрації 1,5 мкмоль/л. Аланін підвищував швидкість дихання, порівняно з контролем, лише за наявності роз'єднувача у концентрації 2 мкмоль/л.

За окиснення комбінації аланіну з піруватом максимальну швидкість дихання ацинарних клітин спостерігали за наявності FCCP у концентрації 1,5 мкмоль/л. Порівняно з контролем, комбінація аланіну з глутаматом найбільше підвищувала швидкість споживання кисню за дії FCCP у концентрації 2 мкмоль/л. Лише комбінація глутамату з піруватом зумовлювала суттєве статистично достовірне зростання швидкості клітинного дихання, порівняно з контролем.

*Ключові слова:* амінокислоти, клітинне дихання, панкреатичні ацинарні клітини

Ацинарні клітини підшлункової залози здатні підтримувати дуже високий рівень синтезу білка, оскільки їм необхідно синтезувати велику кількість травних ферментів [1]. Для виконання цієї функції в ацинарних клітинах виявлено багато систем, які транспортують амінокислоти з крові [12]. Окрім цього, функція ацинарних клітин дуже залежить від достатнього енергопостачання і, відповідно, від правильного перебігу мітохондріального енергетичного метаболізму [7]. Тому пошкодження мітохондрій і порушення процесів клітинного дихання й окисного фосфорилування можуть призводити до розвитку різних захворювань підшлункової залози, зокрема, панкреатиту [4; 5].

Останніми роками досліджено вплив низки субстратів на життєздатність і підтримання мітохондріальних процесів ацинарних клітин підшлункової залози за норми та патології. Наприклад, вважається, що глутамін може мати трофічний ефект на екзокринну частину підшлункової залози та на тонкий кишечник під час недоїдання [2]. Було показано також, що вживання глутаміну може бути корисним для пацієнтів із гострим панкреатитом, оскільки глутамін знижує смертність і полегшує перебіг хвороби [13]. Крім того, встановлено, що глутамін може запобігати некрозові клітин і мітохондріальній деполяризації внаслідок дії етанолу та холецистокініну [8], а комбінація глюкози, пірувату і глутаміну може забезпечувати оптимальну адаптивну дихальну реакцію на деполяризацію мембрани, спричинену протонофором [9]. Однак є і суперечливі дані стосовно ефекту глутаміну, оскільки за довготривалої інкубації *in vitro* застосування глутаміну з високою концентрацією (20 ммоль/л) давало токсичний ефект на ацинарні клітини підшлункової залози, спричиняючи в них блебінг і суттєвий набряк [16].

Відомо, що ацинарні клітини здатні активно перетворювати глутамін у глутамат, який далі секретується у складі підшлункового соку [2]. До того ж з'ясовано, що концентрація глутамату в підшлунковому соці щурів набагато перевищувала концентрації всіх інших амінокислот і була втричі вищою за концентрацію глутамату в плазмі [3]. Окрім цього, на відміну від глутаміну, глутамат у високій концентрації не спричиняв морфологічних змін ацинарних клітин за довготривалої інкубації та загалом здійснював на них менш токсичний ефект [16].

Піруват є ще однією сполукою, яку активно досліджують у контексті її дії на панкреатичні ацинарні клітини. Наприклад, за дії алкогольних метаболітів або аспарагінази піруват забезпечував суттєвий захист від втрати АТФ і некрозу [14]. Піруват підвищував швидкість дихання ацинарних клітин за стимуляції холецистокініном, а також захищав їх від некрозу, викликаного холецистокініном і етанолом [8]. Крім того, його похідна форма, етилпіруват, покращувала виживаність ацинарних клітин під час експериментальної моделі гострого некротизуючого панкреатиту, викликаного ін'єкцією жовчних солей у білопанкреатичну протоку щурів, порівняно з контролем [6].

На сьогодні мало відомо про вплив аланіну на ацинарні клітини підшлункової залози. Однак експериментально показано, що аланін є безпечним і ефективним джерелом енергії для мітохондрій ацинарних клітин підшлункової залози [16], а раннє лікування дипептидом аланіл-глутаміном давало кращі клінічні результати у пацієнтів із гострим панкреатитом [11].

Максимальна швидкість роз'єданого дихання є одним із важливих критеріїв оцінки адаптаційної здатності мітохондрій. Для оцінки максимальної швидкості роз'єданого дихання зазвичай використовують роз'єднувачі процесів дихання й окисного фосфорилування, такі як СССР та FCCP [10]. Ці сполуки є протонофорами, тобто вони здатні переносити йони  $H^+$  крізь внутрішню мітохондріальну мембрану, внаслідок чого порушується мембранний потенціал мітохондрій та інтенсифікується клітинне дихання, оскільки четвертий комплекс дихального ланцюга починає максимально споживати кисень. У зв'язку з цим під час дослідження клітинного дихання протонофори зазвичай додають поетапно малими концентраціями для того, щоб досягти його максимального ефекту на швидкість поглинання кисню [7].

Враховуючи вищесказане, мета нашого дослідження – з'ясувати, чи буде використання різних комбінацій субстратів, а саме аланіну, глутамату і пірувату в середовищі інкубації, покращувати показники максимальної швидкості роз'єданого дихання ацинарних клітин підшлункової залози сильніше, ніж вплив кожного субстрату окремо.

### Матеріали та методи

Усі маніпуляції з тваринами проводили згідно з Європейською конвенцією про захист хребетних тварин, що використовуються для експериментальних та інших наукових цілей (Рада Європи № 123, Страсбург 1985) та Закону України «Про захист тварин від жорстокого поводження» (стаття 26, розділ III). Протоколи експериментів затверджено Комітетом з догляду та використання тварин Львівського національного університету імені Івана Франка. В експериментах використовували щурів-самців лінії Wistar масою 250–300 г. Тварин утримували в стаціонарних умовах віварію за постійної кімнатної температури, з 12-годинним циклом освітлення і з вільним доступом до води та стандартного корму (D-Мікс, Україна). Безпосередньо перед експериментом тварини голодували 12–18 год, маючи вільний доступ до води. Перед декапітацією щурів наркотизували хлороформом, а після неї відразу ізолювали панкреатичні ацинуси. Усі реактиви були отримані від Sigma-Aldrich (Merck).

Суспензію ізольованих панкреатичних ацинусів отримували згідно з модифікованим методом Вільямса та співавторів [15], з використанням ферменту колагенази (тип 4, 0,2 мг/мл), який додавали до зовнішньоклітинного розчину. Виділені ацинуси підшлункової залози інкубували у базовому позаклітинному середовищі, що містило: NaCl – 140,0 ммоль/л; KCl – 4,7 ммоль/л; CaCl<sub>2</sub> – 1,3 ммоль/л; MgCl<sub>2</sub> – 1,0 ммоль/л; HEPES – 10,0 ммоль/л; глутамін – 2,0 ммоль/л; натрій піруват – 2,0 ммоль/л; глюкозу – 10,0 ммоль/л; BSA (бичачий сироватковий альбумін) – 2,5 мг/мл; соєвий інгібітор трипсину – 0,1 мг/мл; рН доводили до 7,4. Підрахунок кількості живих і мертвих клітин здійснювали за допомогою камери Горяєва (гемоцитометр). Для розрізнення клітин із пошкодженими і цілісними мембранами їх фарбували розчином трипанового синього (0,1 %). Кількість живих клітин становила не менше 95 %.

Визначення швидкості споживання кисню ізольованими ацинусами підшлункової залози здійснювали за допомогою полярографа RC650 6-cell respirometer (Strathkelvin Instruments, Велика Британія). Як вимірювальний електрод застосовували електрод Кларка. Перед проведенням вимірювання суспензію виділених ацинусів інкубували 15 хв за 37 °C у розчині глюкози з окремими субстратами окиснення та їхніми комбінаціями. За допомогою шприца Гамільтона кожні 1–2 хв в полярографічні комірки додавали протонатор карбонілціанід-*p*-трифторметоксифенілгідразон (FCCP) у концентраціях 0,5; 1; 1,5 та 2 мкмоль/л для досягнення максимальної швидкості споживання кисню.

Кожну серію досліджень здійснювали як мінімум у п'яти повторях на препаратах ацинарних клітин підшлункової залози, отриманих із різних тварин. Аналіз кривих записів споживання дихання проводили автоматично за допомогою авторського алгоритму, написаного на мові програмування Python. Результати представлені як середнє ± стандартна похибка середнього арифметичного. Статистичний аналіз здійснено за допомогою програмного забезпечення Origin Pro 2018.

Статистичну різницю між групами визначено за допомогою двофакторного аналізу ANOVA з повторюваними вимірюваннями з подальшими post-hoc t-тестами з корекцією Голм-Бонферроні, у разі значної взаємодії між факторами; t-тест Стьюдента використовували у разі порівняння тільки двох груп даних.

### Результати і їхнє обговорення

Відповідно до мети нашої роботи ми оцінювали функціональну здатність мітохондрій ацинарних клітин підшлункової залози щурів за двома параметрами – оптимальною концентрацією FCCP і максимальною швидкістю роз'єднаного дихання. Зважаючи на те, що аланін, піруват і глутамат мають потенційний вплив на процеси

мітохондріального дихання і показана їхня ефективність [8, 16], на першому етапі наших досліджень ми оцінили швидкості поглинання кисню ізольованими ацинарними клітинами за дії протонофору FCCP у різних концентраціях за окиснення кожного субстрату окремо. Глюкоза є стандартним субстратом окиснення, оскільки клітини застосовують її як основне джерело енергії для підтримання життєдіяльності, тому ми використали показники базального і стимульованого дихання клітин, які інкубували у глюкозному розчині, як контроль. Крім того, ми порівнювали базальну та FCCP-стимульовану швидкості споживання кисню за окиснення кожного субстрату.

У результаті показано, що за окиснення аланіну в концентрації 2 ммоль/л у середовищі інкубації та FCCP у концентрації 0,5 мкмоль/л швидкість дихання ацинарних клітин підшлункової залози збільшилася майже на 94 % ( $0,35 \pm 0,03$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=7, P \leq 0,001$ ), порівняно зі швидкістю базального дихання ( $0,18 \pm 0,01$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с). Після додавання роз'єднувача у концентраціях 1 та 1,5 мкмоль/л швидкість дихання клітин зросла на 176 % ( $0,5 \pm 0,04$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=7, P \leq 0,001$ ) та на 184 % ( $0,52 \pm 0,03$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=7, P \leq 0,001$ ) відповідно, а після додавання FCCP у концентрації 2 мкмоль/л – лише на 110 % ( $0,38 \pm 0,02$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=5, P \leq 0,01$ ). Отже, максимальну швидкість дихання за наявності аланіну спостерігали за дії FCCP у концентрації 1,5 мкмоль/л (рис. 1).

Якщо порівнювати показники швидкостей дихання контрольних клітин, які інкубували лише в розчині глюкози (10 ммоль/л), та клітин, субстратом окиснення яких був аланін, то за наявності аланіну швидкість дихання зростала на 21 % тільки за дії FCCP у концентрації 2 мкмоль/л ( $n=5, P \leq 0,05$ ). За дії FCCP у нижчих концентраціях спостерігали тенденцію до зменшення швидкості дихання, порівняно з контролем, тоді як базальна швидкість дихання за наявності аланіну незначно зростала (рис. 1).

Максимальне середнє значення швидкості дихання за окиснення аланіну ( $0,55 \pm 0,03$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) не відрізнялося від контролю ( $0,57 \pm 0,03$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с). Середнє значення коефіцієнта стабільності, який визначали за формулою  $(V_{1,5} + V_{2,0}) / (V_{0,5} + V_{1,0})$ , де  $V_{0,5}, V_{1,0}, V_{1,5}, V_{2,0}$  – швидкості дихання за дії FCCP у концентраціях 0,5; 1; 1,5 і 2 мкмоль/л [17], за окиснення аланіну дорівнювало 0,95 ( $n=7$ ), а це означає, що високі концентрації протонофора інгібували процес клітинного дихання.

За наявності пірувату в концентрації 2 ммоль/л як додаткового субстрату окиснення додавання FCCP у концентрації 0,5 мкмоль/л збільшувало швидкість дихання ацинарних клітин підшлункової залози на 98 % ( $0,4 \pm 0,05$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=5, P \leq 0,01$ ), порівняно з базальним диханням ( $0,2 \pm 0,02$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с). Додавання FCCP у концентрації 1 мкмоль/л збільшило цей показник вже на 180 % ( $0,57 \pm 0,07$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=5, P \leq 0,01$ ), а в концентрації 1,5 мкмоль/л – на 160 % ( $0,53 \pm 0,03$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=5, P \leq 0,001$ ). FCCP у концентрації 2 мкмоль/л збільшував швидкість дихання лише на 69 % ( $0,34 \pm 0,04$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с). Отже, максимальну швидкість дихання за наявності пірувату спостерігали за дії FCCP у концентрації 1 мкмоль/л (рис. 1).

Порівняно з контрольними клітинами, субстратом окиснення яких була глюкоза (10 ммоль/л), за наявності пірувату спостерігали тенденцію до незначного збільшення швидкості дихання ацинарних клітин за дії FCCP у концентраціях 0,5; 1 та 2 мкмоль/л. Базальна швидкість дихання за окиснення пірувату також зростала. Тільки за дії FCCP у концентрації 1,5 мкмоль/л швидкість дихання за наявності пірувату трохи зменшувалась (рис. 1).

Максимальне середнє значення швидкості дихання за окиснення пірувату ( $0,59 \pm 0,06$  нмоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с)) перебувало в межах контролю ( $0,57 \pm 0,03$  нмоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с)). Середнє значення коефіцієнта стабільності за окиснення пірувату становило  $0,89$  ( $n=5$ ), а це означає, що високі концентрації протонофора інгібували процес клітинного дихання.

За наявності глутамату в концентрації  $2$  мкмоль/л у середовищі інкубації та FCCP у концентрації  $0,5$  мкмоль/л швидкість дихання ацинарних клітин підшлункової залози збільшилася на  $105\%$  ( $0,35 \pm 0,03$  нмоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с)) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ), порівняно з базальною швидкістю дихання ( $0,17 \pm 0,01$  нмоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с)). За дії FCCP у концентраціях  $1$  та  $1,5$  мкмоль/л швидкість дихання зросла вже на  $220\%$  ( $0,56 \pm 0,04$  нмоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с)) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ) та  $227\%$  ( $0,57 \pm 0,02$  нмоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с)) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ) відповідно. Остання концентрація роз'єднувача,  $2$  мкмоль/л, збільшувала швидкість дихання ацинарних клітин лише на  $104\%$  ( $0,35 \pm 0,03$  нмоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с)) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,01$ ). Отже, максимальну швидкість дихання за наявності глутамату спостерігали за дії FCCP у концентрації  $1,5$  мкмоль/л (рис. 1).

Порівняно з показниками дихання контрольних клітин, субстратом окиснення яких була тільки глюкоза ( $10$  мкмоль/л), швидкість дихання клітин за наявності глутамату незначно зростала за дії FCCP у концентраціях  $1$ ;  $1,5$  та  $2$  мкмоль/л, тоді як за дії FCCP у концентрації  $0,5$  мкмоль/л швидкість дихання клітин майже не змінювалась. Базальне дихання за окиснення глутамату трохи зменшувалося порівняно з базальним диханням контрольних клітин (рис. 1).

Максимальне середнє значення швидкості дихання за окиснення глутамату ( $0,6 \pm 0,03$  нмоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с)) також не відрізнялося від контролю ( $0,57 \pm 0,03$  нмоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с)). Середнє значення коефіцієнта стабільності за окиснення глутамату дорівнювало  $1,04$  ( $n=7$ ), тобто показники швидкості дихання залишалися стабільними протягом усієї тривалості запису.

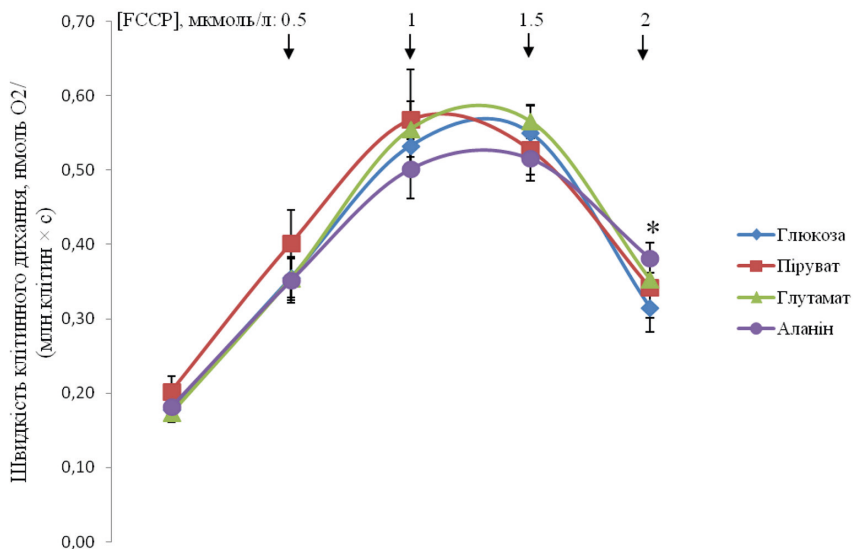


Рис. 1. Швидкості базального та роз'єданого дихання ацинарних клітин підшлункової залози за окиснення глюкози, пірувату, глутамату й аланіну.  $P \leq 0,05$ ; \* – встановлено статистично вірогідну різницю щодо контролю, тобто дихання за окиснення глюкози

На наступному етапі досліджень ми оцінювали ті самі параметри (оптимальну концентрацію FCCP і максимальну швидкість роз'єданого дихання) за комбінації двох субстратів, зокрема, аланіну з піруватом, аланіну з глутаматом і глутамату з піруватом.

За наявності комбінації аланіну (2 ммоль/л) з піруватом (2 ммоль/л) у середовищі інкубації швидкість дихання ацинарних клітин підшлункової залози за дії FCCP у концентрації 0,5 мкмоль/л зросла на 95 % ( $0,36 \pm 0,03$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ), порівняно з базальною швидкістю дихання ( $0,18 \pm 0,02$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с)). Після додавання FCCP у концентрації 1 мкмоль/л швидкість дихання зростала вже на 198 % ( $0,55 \pm 0,04$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ), а після концентрації 1,5 мкмоль/л – вже на 217 % ( $0,58 \pm 0,04$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ). За дії FCCP у концентрації 2 мкмоль/л швидкість дихання зростала на 153 % ( $0,46 \pm 0,03$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ). Отже, максимальну швидкість дихання за використання комбінації аланіну з піруватом спостерігали за дії FCCP у концентрації 1,5 мкмоль/л (рис. 2).

Порівняно з показниками швидкостей дихання контрольних клітин, наявність аланіну і пірувату за дії FCCP у концентраціях 0,5; 1 та 1,5 мкмоль/л зумовлювала тенденцію до незначного зростання швидкості дихання. Але за дії FCCP у концентрації 2 мкмоль/л швидкість дихання ацинарних клітин у середовищі з аланіном і піруватом зростала вже суттєво, порівняно з контрольними клітинами. Також спостерігали незначне збільшення базальної швидкості дихання за наявності цих субстратів (рис. 2).

Максимальне середнє значення швидкості дихання за окиснення комбінації аланіну з піруватом ( $0,6 \pm 0,09$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) не відрізнялося від контролю ( $0,57 \pm 0,03$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с)). Середнє значення коефіцієнта стабільності за окиснення аланіну з піруватом становило 1,12 ( $n=7$ ). Тобто за цих умов показники швидкості дихання продовжували зростати після додавання високих концентрацій FCCP. Можна зробити висновок, що аланін і піруват не давали синергійного ефекту на ацинарні клітини підшлункової залози.

За наявності комбінації аланіну (2 ммоль/л) з глутаматом (2 ммоль/л) у середовищі інкубації швидкість дихання ацинарних клітин підшлункової залози за дії FCCP у концентрації 0,5 мкмоль/л зростала на 97 % ( $0,37 \pm 0,03$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ), порівняно з базальною швидкістю дихання ( $0,19 \pm 0,02$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с)). Додавання FCCP у концентраціях 1 та 1,5 мкмоль/л спричиняло збільшення швидкості дихання на 174 % ( $0,52 \pm 0,03$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ) та 173,6 % ( $0,52 \pm 0,04$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ) відповідно, а у концентрації 2 мкмоль/л – на 123 % ( $0,42 \pm 0,04$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,01$ ). Отже, за окиснення аланіну і глутамату максимальнє значення швидкості дихання спостерігали за дії FCCP у концентрації 1 мкмоль/л (рис. 2).

Порівняно з контрольними клітинами, за окиснення аланіну й глутамату і за дії FCCP у концентрації 0,5 мкмоль/л швидкість дихання клітин незначно зростала, а за дії FCCP у концентраціях 1 та 1,5 мкмоль/л спостерігали тенденцію, навпаки, до зниження швидкості дихання. Тільки за дії FCCP у концентрації 2 мкмоль/л швидкість дихання суттєво зростала, порівняно з контролем. Базальна швидкість дихання за наявності цієї комбінації субстратів зросла незначно, порівняно зі швидкістю дихання контрольних клітин (рис. 2).

Максимальнє середнє значення швидкості дихання за окиснення комбінації аланіну з глутаматом ( $0,56 \pm 0,04$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с) не відрізнялося від контрольного ( $0,57 \pm 0,03$  нмоль O<sub>2</sub>/ (млн. клітин × с)). Середнє значення коефіцієнта стабільності

за окиснення аланіну з глутаматом становило 1,02 ( $n=7$ ), тобто за цих умов показники швидкості дихання залишалися стабільними протягом усього запису споживання кисню клітинами.

За наявності комбінації глутамату (2 ммоль/л) з піруватом (2 ммоль/л) та роз'єднувача FCCP у концентрації 0,5 мкмоль/л, швидкість дихання ацинарних клітин підшлункової залози збільшилася на 92 % ( $0,38 \pm 0,02$  ммоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ), порівняно з базальною швидкістю дихання ( $0,2 \pm 0,01$  ммоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с). Додавання FCCP у концентрації 1 мкмоль/л спричинило збільшення швидкості дихання на 192 % ( $0,58 \pm 0,02$  ммоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ), а у концентрації 1,5 мкмоль/л – вже на 225 % ( $0,64 \pm 0,04$  ммоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ). За дії FCCP у концентрації 2 мкмоль/л швидкість дихання зросла на 119 % ( $0,43 \pm 0,01$  ммоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,001$ ). Отже, максимальну швидкість дихання за наявності комбінації глутамату з піруватом спостерігали за дії FCCP у концентрації 1,5 мкмоль/л (рис. 2).

Порівняно з контрольними клітинами, наявність комбінації глутамату з піруватом за дії FCCP у концентраціях 0,5 та 1 мкмоль/л зумовлювала незначне зростання швидкості клітинного дихання. За дії наступних двох концентрацій FCCP, 1,5 та 2 мкмоль/л, швидкість дихання за окиснення глутамату і пірувату зростала на 16 ( $n=7$ ,  $P \leq 0,05$ ) та 37 % ( $n=7$ ,  $P \leq 0,05$ ), відповідно, порівняно з контролем. Швидкість базального дихання за наявності цієї комбінації також зростала на 11 %, порівняно зі швидкістю базального дихання контрольних клітин ( $n=7$ ,  $P \leq 0,05$ ) (рис. 2).

Максимальне середнє значення швидкості дихання за окиснення комбінації глутамату з піруватом ( $0,65 \pm 0,03$  ммоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с) було на 14,8 % вищим за контрольне ( $0,57 \pm 0,03$  ммоль  $O_2$ / (млн. клітин  $\times$  с) ( $n=7$ ,  $P \leq 0,01$ ). Середнє значення коефіцієнта стабільності за окиснення глутамату з піруватом становило 1,13. Це означає, що за цих умов показники швидкості дихання продовжували зростати після додавання високих концентрацій FCCP. Тому можна зробити висновок, що комбінація глутамату з піруватом статистично достовірно здатна ефективніше посилювати мітохондріальні процеси, ніж ці субстрати окремо.

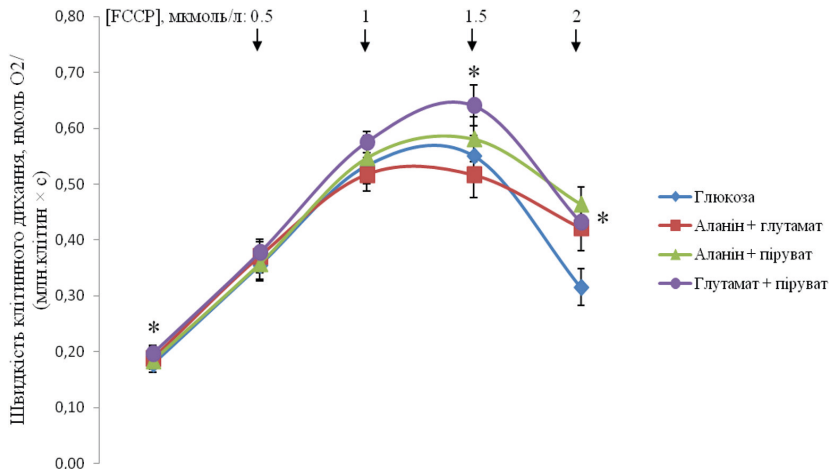


Рис. 2. Швидкості базального та роз'єданого дихання ацинарних клітин підшлункової залози за окиснення глюкози, комбінації аланіну та пірувату, аланіну і глутамату, глутамату й пірувату.  $P \leq 0,05$ ; \* – встановлено статистично вірогідну різницю щодо контролю, тобто дихання за окиснення глюкози

Ми встановили, що серед досліджуваних комбінацій субстратів окиснення саме комбінація глутамату з піруватом мала статистично достовірний суттєвий позитивний вплив на дихання ацинарних клітин підшлункової залози, порівняно з контролем та окремою дією цих субстратів. Ймовірно, прояв синергійного ефекту саме глутамату з піруватом пов'язаний із тим, що ці два субстрати найшвидше вступають у цикл Кребса на різних його етапах (піруват – через окиснення до ацетил-КоА, а глутамат – через перетворення до  $\alpha$ -кетоглутарату), на відміну від аланіну, який має ще перетворитися на піруват. Комбінація аланіну і глутамату не впливала на швидкості дихання ацинарних клітин, порівняно з контролем, тоді як комбінація аланіну з піруватом зумовлювала лише слабкий позитивний ефект.

На відміну від попередніх даних [16], аланін у цій серії експериментів не покращував енергетичні процеси ацинарних клітин підшлункової залози. Це можна пояснити використанням меншої концентрації аланіну (2 ммоль/л), ніж та, яку застосовували раніше (20 ммоль/л). Згідно з отриманими даними, ефект глутамату був нижчим, ніж у попередніх експериментах, де навіть за використання глутамату в концентрації 1 ммоль/л спостерігали значне зростання швидкості дихання [16]. Крім того, в наших експериментах клітини краще споживали кисень за окиснення глюкози, ніж у попередніх дослідях. Можливо, це було пов'язано з вищою життєздатністю отриманих препаратів клітин, оскільки середня кількість живих клітин за оцінюванням з використанням барвника трипанового синього сягала  $96 \pm 0,4$  % (значення варіювалися від 95 до 98 %), тоді як у попередніх експериментах вона перебувала в межах 93–97 %, і авторами було показано, що препарати з кількістю живих клітин менше 95 % мали значно нижчу швидкість роз'єданого дихання за дії високої (2 мкмоль/л) концентрації FCCP [17]. У зв'язку з цим вищі концентрації FCCP не завжди інгібували проходження дихання (особливо за наявності комбінацій аланіну і пірувату та глутамату і пірувату, за яких коефіцієнт стабільності дихання був значно вищим за одиницю), а отже, не досягалася максимальна швидкість дихання. Тому є потреба у проведенні подальших досліджень з використанням вищих концентрацій роз'єднувача.

Результати наших досліджень показали, що тільки комбінація глутамату з піруватом ефективніше покращувала показники максимальної швидкості роз'єданого дихання ацинарних клітин підшлункової залози, порівняно з впливом цих субстратів окремо.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Antonucci L., Fagman J. B., Todoric J. et al. Basal autophagy maintains pancreatic acinar cell homeostasis and protein synthesis and prevents ER stress // *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*. 2015. Vol.112. P. 6166–6174. doi: 10.1073/pnas.1519384112.
2. Araya S., Kuster E., Gluch D. et al. Exocrine pancreas glutamate secretion help to sustain enterocyte nutritional needs under protein restriction // *Am. J. Physiol. Gastroint. Liver Physiol*. 2018. Vol. 314. P. 517–536. doi: 10.1152/ajpgi.00135.2017.
3. Fukushima D., Doi H., Fukushima K. et al. Glutamate exocrine dynamics augmented by plasma glutamine and the distribution of amino acid transporters of the rat pancreas // *J. Physiol. Pharmacol*. 2010. Vol. 61 (3). P. 265–271.
4. Gyorgy Biczo, Eszter T. Vegh, Shalbuva N. et al. Mitochondrial dysfunction, through impaired autophagy, leads to endoplasmic reticulum stress, deregulated lipid metabolism, and pancreatitis in animal models // *Gastroenterol*. 2017. Vol. 154 (3). P. 689–703. doi: 10.1053/j.gastro.2017.10.012.



5. Habtezion A., Gukovskaya A. S., Pandol S. J. Acute pancreatitis: a multifaceted set of organelle and cellular interactions // *Gastroenterol.* 2019. Vol. 156 (7). P. 1941–1950. doi: 10.1053/j.gastro.2018.11.082.
6. Jacques Matone, Ana Iochabel Soares Moretti et al. Ethyl-pyruvate reduces lung injury matrix metalloproteinases and cytokines and improves survival in experimental model of severe acute pancreatitis // *Acta. Cir. Bras.* 2013. Vol. 28 (8). P. 559–567. <https://doi.org/10.1590/S0102-86502013000800002>.
7. Kosowski H., Schild L., Kunz D., Halangk W. Energy metabolism in rat pancreatic acinar cells during anoxia and reoxygenation // *Biochim. Biophys. Acta.* 1998. Vol. 1367. P. 118–126. doi: 10.1016/s0005-2728(98)00143-1.
8. Manko B. O., Bilonoha O. 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. P. 972–981. doi: 10.1097/MPA.0000000000001864.
9. Manko B. O., Bilonoha O. O., Manko V. V. Adaptive respiratory response of rat pancreatic acinar cells to mitochondrial membrane depolarization // *Ukr. Biochem. J.* 2019. Vol. 91. P. 34–45. doi: <https://doi.org/10.15407/ubj91.03.034>.
10. Mariame Selma Kane, Aurelien Paris, Codron P. et al. Current mechanistic insights into the CCCP-induced cell survival response // *Biochem. Pharmacol.* 2018. Vol. 148. P. 100–110. doi: 10.1016/j.bcp.2017.12.018.
11. Ping Xue, Li-Hui Deng, Zhao-Da Zhang et al. Impact of alanyl-glutamine dipeptide on severe acute pancreatitis in early stage // *World J. Gastroenterol.* 2008. Vol. 14 (3). P. 474–478. doi: 10.3748/wjg.14.474.
12. Rooman I., Lutz C., Pinho A. V. et al. Amino acid transporters expression in acinar cells is changed during acute pancreatitis // *Pancreatol.* 2013. Vol. 13 (5). P. 475–485. doi: 10.1016/j.pan.2013.06.006.
13. Shi Dong, Zhenjie Zhao, Xin Li et al. Efficacy of glutamine in treating severe acute pancreatitis: A systemic review and meta-analysis // *Front. Nutr.* 2022. Vol. 9. doi: 10.3389/fnut.2022.865102.
14. Shuang Peng, Gerasimenko J. V., Tsugorka T. M. et al. Galactose protects against cell damage in mouse models of acute pancreatitis // *J. Clin. Invest.* 2018. Vol. 128 (9). P. 3769–3778. doi: 10.1172/JCI94714.
15. Williams J. A., Korc M., Dormer R. L. Action of secretagogues on a new preparation of functionally intact, isolated pancreatic acini // *Am. J. Physiol.* 1978. Vol. 235 (5). P. 517–524. doi: 10.1152/ajpendo.1978.235.5.E517.
16. Zub A. M., Manko B. O., Manko V. V. Screening of amino acids as a safe energy source for isolated rat pancreatic acini // *Pancreas.* 2024. Vol. 53 (8). P. 662–669. doi: 10.1097/MPA.0000000000002350.
17. Zub A. M., Manko B. V., Manko B. O. et al. Uncoupled respiration stability of isolated pancreatic acini as a novel functional test for cell vitality // *Studia Biologica.* 2023. Vol. 17 (3). P. 243–252. <http://dx.doi.org/10.30970/sbi.1703.735>.

*Стаття надійшла до редакції 03.11.25*

*доопрацьована 10.12.25*

*прийнята до друку 11.12.25*

---

**SEARCH FOR OPTIMAL COMBINATIONS OF ALANINE, PYRUVATE,  
AND GLUTAMATE TO ACHIEVE THE MAXIMAL UNCOUPLED  
RESPIRATION RATE OF PANCREATIC ACINAR CELLS**

**A. Abramovych, B. V. Manko, B. O. Manko, O. Ikkert**

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

It is known that oxidation substrates such as alanine, pyruvate, and glutamate can have a positive effect on pancreatic acinar cells by enhancing their mitochondrial functions. Therefore, the aim of our study was to investigate whether the presence of various combinations of these substrates would increase the respiration rate of pancreatic acinar cells compared to their singular effects.

The study was conducted on male rats weighing 250–300 g. Pancreatic acini were isolated using a modified method by Williams et al. The rate of cellular oxygen consumption was determined using a polarograph RC650 6-cell respirometer (Strathkelvin). Pancreatic acinar cells were incubated for 15 minutes in a glucose solution containing different oxidative substrates (alanine, glutamate, or pyruvate), each at a concentration of 2 mM or their combinations. After placing the acinar cells into the polarographic chambers and recording basal respiration, the protonophore FCCP was added every one to two minutes at concentrations of 0.5, 1, 1.5, and 2  $\mu\text{M}$ .

The maximum respiration rate during pyruvate oxidation was achieved with FCCP at a concentration of 1  $\mu\text{mol/L}$ , while during glutamate oxidation it was reached at 1.5  $\mu\text{mol/L}$  FCCP. Alanine increased the respiration rate compared to the control only in the presence of the uncoupler at a concentration of 2  $\mu\text{M}$ .

During oxidation of the alanine and pyruvate combination, the maximum respiration rate of acinar cells was achieved with FCCP at 1.5  $\mu\text{M}$ . Compared to the control, the combination of alanine and glutamate most strongly increased oxygen consumption under FCCP at 2  $\mu\text{M}$ . Only the combination of glutamate and pyruvate caused a significant and statistically reliable increase in the rate of cellular respiration compared with the control.

*Keywords:* amino acids, cellular respiration, pancreatic acinar cells

## СТРУКТУРНІ ВІДМІННОСТІ В ПАРАЦИТОПОДІБНИХ ЗАЛОЗАХ ЩУРІВ РІЗНОГО ВІКУ З МОДЕЛЬОВАНИМ АЛІМЕНТАРНИМ ОЖИРІННЯМ

Р. Янко

*Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України  
вул. Богомольця, 4, Київ 01024, Україна  
e-mail: [biolag@ukr.net](mailto:biolag@ukr.net)*

Ожиріння негативно впливає на стан різних органів, у тому числі й на парацитоподібні залози (ПЩЗ). Реакція ПЩЗ на ожиріння – це предмет широких дискусій, а результати робіт на цю тематику часто виявляються неоднозначними. Крім того, немає даних про структурні зміни ПЩЗ з віком, спричинені ожирінням. **Мета роботи** полягала в дослідженні й порівнянні структурних змін ПЩЗ у щурів різного віку з модельованим аліментарним ожирінням. До експерименту було залучено 40 щурів самців лінії Wistar у віці 3 та 18 місяців. У дослідних щурів моделювали аліментарне ожиріння, утримуючи їх упродовж 12 тижнів на висококалорійному раціоні з надлишковим вмістом жирів (45 %) і легкозасвоюваних вуглеводів (31 %). Загальна добова калорійність такого раціону для одного дослідного щура становила 116 ккал. Щур із контрольної групи щодня отримував 66 ккал. Наявність ожиріння у щурів фіксували після закінчення експерименту, визначаючи масу вісцерального жиру. Роботу зі щурами проводили відповідно до принципів Гельсінської декларації. Із тканини ПЩЗ робили гістологічні препарати за стандартною методикою. Утримання щурів упродовж 12 тижнів на висококалорійному раціоні призвело до розвитку вісцерального ожиріння та появи виражених гістоморфологічних ознак гіперфункції ПЩЗ: зменшення розмірів головних паратироцитів, потемніння їх, зростання кількості ядерця у ядрах і ядерно-цитоплазматичного співвідношення, зменшення кількості сполучної тканини в залозі (у 21-місячних щурів). Зростання активності залози у щурів з ожирінням може бути пов'язане зі зниженням концентрації кальцію у крові. Інтенсивність гістоморфологічних змін ПЩЗ мала виражений вік, залежний характер і залежала від ступеня ожиріння тварин. У дорослих щурів ці зміни були виражені більшою мірою, ніж у молодих. Отримані результати мають не лише теоретичне значення, вони є цікавими для практичної медицини у вирішенні питань лікування та профілактики порушень кальцієвого обміну в пацієнтів різного віку з ожирінням. Перспективними напрямками для майбутніх досліджень є пошук методів корекції порушень функціонального стану ПЩЗ за аліментарного ожиріння.

*Ключові слова:* парацитоподібні залози, вік, ожиріння, морфометрія

Ожиріння стало однією з найгостріших глобальних криз охорони здоров'я XXI ст. Зростання рівня ожиріння створює величезне навантаження на системи охорони здоров'я, економіку й особисте здоров'я та призводить до мільйонів смертей, яких можна було б уникнути. Ожиріння спричиняє серцево-судинні захворювання, діабет 2-го типу, онкологію та інші недуги [17, 18].

Ожиріння негативно впливає на стан різних органів, у т. ч. і на парацитоподібні залози (ПЩЗ). Як саме реагує ПЩЗ на ожиріння – це предмет широких дискусій. Більшість учених дослідили, що за ожиріння виникає гіперпаратиреоз, при цьому суттєво зростає концентрація паратгормону в крові [8, 13]. У свою чергу, гіперпаратиреоз тісно

пов'язаний з інсулінорезистентністю й атеросклерозом [12]. Розвиток гіперпаратиреозу, скоріш за все, пов'язаний зі зниженням концентрації кальцію у крові та з порушенням кальцієвого обміну за ожиріння загалом [6]. Однак є і протилежні дані. Так, Nakkaк і співавт. на моделі щурів Zucker з ожирінням виявили зростання концентрації кальцію та зниження паратгормону в сироватці крові [7]. Також є дані, що причиною розвитку ожиріння може бути паратиреоїдектомія [14]. Тобто отримання таких неоднозначних даних може бути пов'язане з використанням в експериментах різних моделей тварин і ожиріння, наявність різного ступеня ожиріння тощо. Не менш важливим фактором в отриманні результатів є і віковий аспект. На жаль, у літературі ми не знайшли даних про структурні зміни ПЩЗ за ожиріння з віком. ПЩЗ у процесі онтогенезу, як і більшість органів, зазнає інволюційних змін і може по-різному реагувати на одні й ті ж несприятливі фактори [3]. Не є винятком і вікова сприйнятливність цього органа до впливу ожиріння. Тому, щоб порівняти і проаналізувати характер та ступінь виразності вікових структурних змін ПЩЗ за ожиріння в експеримент ми взяли щурів різних вікових груп.

Мета роботи – дослідити і порівняти структурні зміни парацитоподібних залоз у щурів різного віку з модельованим аліментарним ожирінням.

### Матеріали та методи

Для експерименту було відібрано 40 щурів самців лінії Wistar у віці 3 (вагою 250±10 г) та 18 (вагою 450±10 г) місяців. Щурів утримували за температури 21 °С і вологості 40–60 % з 12-годинним циклом світло/темрява. Щурів розподілили на 4 групи: I і III групи – контрольні тварини 3- і 18-місячного віку відповідно, II і IV групи – 3- і 18-місячні щури, яким моделювали аліментарне ожиріння, утримуючи їх на запатентованому нами висококалорійному раціоні харчування [1]. Дослідні щури протягом 12 тижнів отримували раціон із надлишковим вмістом жирів (45 %) і вуглеводів (31 %). Кожен щур з'їдав 6 г спеціально приготованого гранульованого корму (70 % стандартного комбікорму з додаванням 30 % свинячого смальцю); 6,8 г свинячого сала; 3,6 г білих сухарів; 3,6 г соняшникового насіння, що сумарно становило 116 ккал. Через день замість води дослідний щур отримував 10 % розчин фруктози (7,5 г), що підвищувало калорійність до 145 ккал і прискорювало розвиток ожиріння. Контролювали повноту поїдання корму тваринами.

Контрольні тварини були на стандартному віварному раціоні живлення. Щур контрольної групи щодня отримував 20 г збалансованого комбікорму, калорійність якого становила 66 ккал (Рецепт К 120-1, «Резон-1», Україна).

Наявність ожиріння у щурів фіксували після закінчення експерименту, визначаючи масу вісцерального жиру та його співвідношення з масою тіла (індекс вісцерального ожиріння). Вісцеральний жир механічно виділяли з черевної порожнини. Щурів виводили з експерименту шляхом декапітації під ксилазин-кетаміновим наркозом. Усі протоколи погоджені Комітетом з біомедичної етики догляду та використання тварин Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України. Також роботу зі щурами проводили відповідно до Європейської конвенції про захист хребетних тварин, що використовуються в експериментальних та інших наукових цілях (Страсбург, 1986).

У зв'язку з тим, що у щурів ПЩЗ важко відокремити від щитоподібної залози, то її для морфологічних і морфометричних досліджень брали в комплексі з останньою. Гістологічні препарати робили за стандартною методикою: фіксували в рідині Буена, зневоднювали у спиртах зростаючої концентрації (від 70° до 96°) та діоксані. Отримані зразки заливали парафіном. Парафінові зрізи завтовшки 6 мкм виготовляли на санному мікроскопі. Гістологічні зрізи здійснювали в поперечному напрямку на латеральній частині

краніального полюсу кожної частки щитоподібної залози (місце розташування ПЩЗ). Забарвлення отриманих зрізів проводили за методом Ван-Гізона [16]. З використанням цифрової камери мікропрепарати фотографували на мікроскопі «Nikon Eclipse E100» (Японія). Морфометрію на цифрових зображеннях мікропрепаратів здійснювали за допомогою програми «Image J».

На гістологічних зрізах вимірювали площу поперечного перерізу ПЩЗ, середній діаметр і площу паратироцитів, їхніх ядер і цитоплазми, визначали ядерно-цитоплазматичне співвідношення. Обчислювали щільність розміщення паратироцитів на одиницю площі. Підраховували кількість ядерець на 100 ядер паратироцитів. Визначали відносну площу паренхіми і строми та знаходили стромально-паренхіматозний індекс (відношення площі сполучної тканини до паренхіми) [15]. Морфометричні виміри в ПЩЗ кожного щура проводили на 10 зрізах.

У стегнових кістках щурів визначали вміст кальцію. Для цього кістки спалювали в муфельній печі, а в отриманій золі, попередньо розчинивши її в соляній кислоті, фотометричним методом вимірювали концентрацію кальцію.

Отримані дані обробляли методами варіаційної статистики. Нормальність розподілу цифрових масивів перевіряли, використовуючи критерій Пірсона. За нормальності розподілу для оцінки коефіцієнта відмінностей достовірності різниці між контрольною та дослідною групами використовували t-критерій Стьюдента. Відмінності вважали достовірними за значення  $P < 0,05$ .

### Результати і їхнє обговорення

Показано, що утримання щурів протягом 12 тижнів на висококалорійному раціоні призвело до явно виражених ознак вісцерального ожиріння. Про це свідчить вірогідне зростання маси вісцерального жиру на 64 % (з 13,7 г до 22,4 г) у 6-місячних щурів та на 54 % (з 21,8 г до 33,6 г) у 21-місячних тварин. Індекс вісцерального ожиріння у дослідних щурів вірогідно зріс на 70 % (з 0,043 до 0,073) у 6-місячних та на 54 % (з 0,054 до 0,083) у 21-місячних тварин, порівняно з контролем (рис. 1).

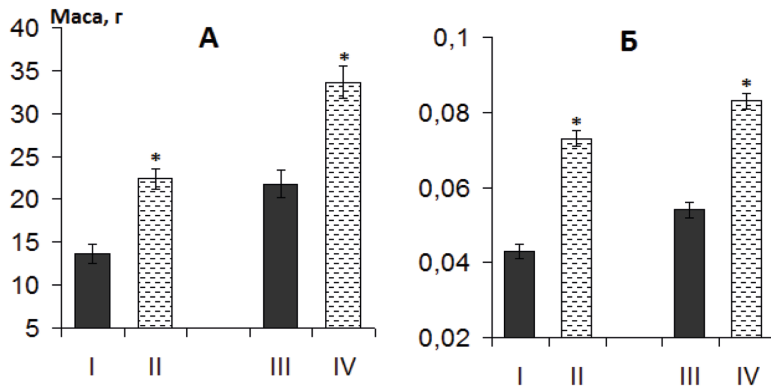


Рис. 1. Маса вісцерального жиру (А) та індекс вісцерального ожиріння (Б)

**Примітка:** I і III – групи контрольних щурів 6- і 21-місячного віку відповідно, II і IV – групи щурів з ожирінням 6- і 21-місячного віку відповідно. \* $P < 0,05$  – вірогідність порівняно з контролем

Виявлено, що як контрольні, так і дослідні щури мають дві ПЩЗ, розміщені на латеральній поверхні краніального полюса кожної частки щитоподібної залози. Структурно-функціональною одиницею ПЩЗ є трабекула, представлена епітеліальними

тяжами паратироцитів, які розділені тонкими прошарками пухкої сполучної тканини з кровоносними судинами. ПЩЗ складається в основному з головних паратироцитів і незначної кількості оксифільних клітин. Головні паратироцити поділяють на 2 типи: світлі (неактивні) й темні (активні). Строма ПЩЗ утворена капсулою, від якої відходять перегородки з волокнистої сполучної тканини, які не повністю розділяють залозу на часточки. Щури, які отримували висококалорійний раціон, мали певні зміни у структурі ПЩЗ, що насамперед стосувалися розмірів залози, якісного та кількісного складу паратироцитів, наявності фіброзних процесів тощо (рис. 2).

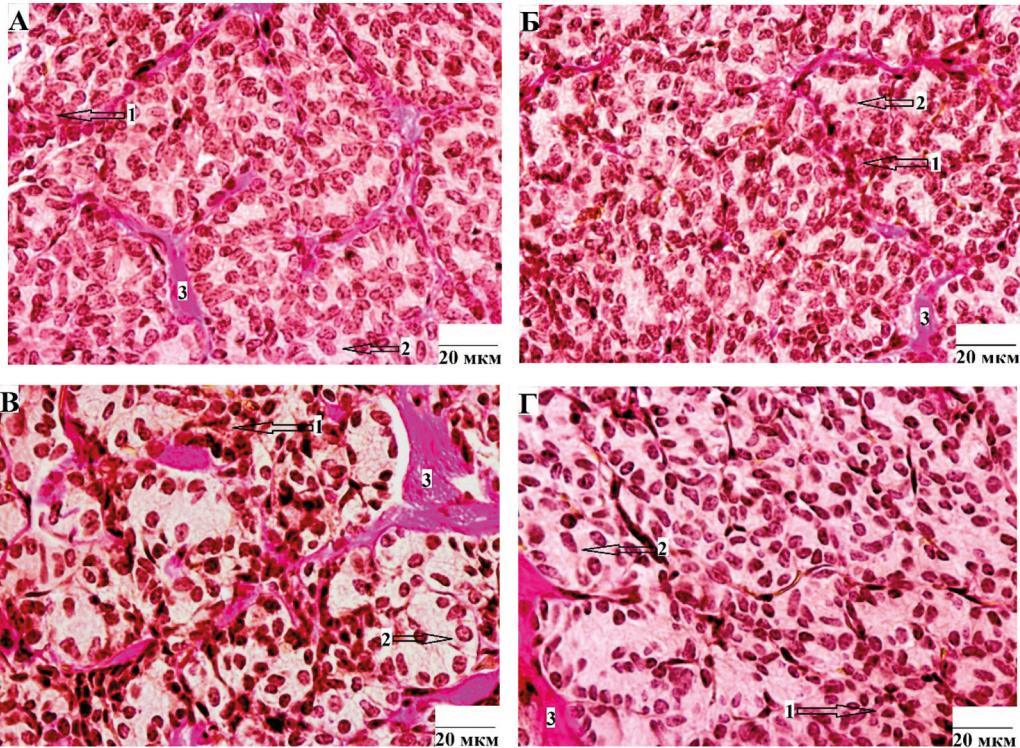


Рис. 2. Мікрофотографія парацитоподібної залози контрольного щура (А – 6-місячний, Б – 21-місячний) та щура з ожирінням (В – 6-місячний, Г – 21-місячний). Забарвлення за Ван-Гізоном.  $\times 800$

**Примітка:** 1 – скупчення головних паратироцитів; 2 – скупчення оксифільних паратироцитів; 3 – тяж сполучної тканини

Виявлено відмінності у структурі ПЩЗ між контрольними щурами різного віку. Так, площа поперечного перерізу залози у 21-місячних щурів була вірогідно більшою на 87 %, ніж у 6-місячних тварин. Також у дорослих тварин відмічали вірогідно меншу щільність паратироцитів на одиницю площі (на 30 %) і кількість ядерців у ядрах клітин (на 18 %). Крім того, у 21-місячних тварин були вірогідно більшими відносна площа сполучної тканини та стромально-паренхіматозний індекс на 23 і 35 % відповідно, ніж у молодих щурів (див. таблицю). Усе це свідчить про зниження функції ПЩЗ з віком, що узгоджується із загальною біологічною закономірністю. Відомо, що з віком відбувається гіперплазія залози, паренхіма заміщується жировою та сполучною тканинами, і у осіб похилого віку їхній об'єм може становити 50 % від маси залози [3].

Морфометричні показники паразитоподібних залоз ( $M \pm m$ ;  $n=10$ )

Показники	6-місячні щури		21-місячні щури	
	Контроль	Дослід	Контроль	Дослід
Площа поперечного перерізу залоз, $\text{мкм}^2$	91741 $\pm$ 4728	86056 $\pm$ 5399	171585 $\pm$ 6590**	152668 $\pm$ 6670
Середній діаметр паратироцита, $\text{мкм}$	7,5 $\pm$ 0,3	7,2 $\pm$ 0,3	8,3 $\pm$ 0,5	6,7 $\pm$ 0,4*
Площа, $\text{мкм}^2$				
паратироцита	68,5 $\pm$ 4,5	56,1 $\pm$ 1,0*	71,6 $\pm$ 5,2	47,3 $\pm$ 2,1*
ядра	18,4 $\pm$ 0,9	17,0 $\pm$ 0,7	17,4 $\pm$ 1,1	14,7 $\pm$ 1,0
цитоплазми	50,1 $\pm$ 2,1	39,1 $\pm$ 2,6*	54,2 $\pm$ 5,1	32,6 $\pm$ 2,1*
Ядерно-цитоплазматичне співвідношення	0,37 $\pm$ 0,01	0,43 $\pm$ 0,01*	0,32 $\pm$ 0,03	0,45 $\pm$ 0,03*
Щільність розміщення паратироцитів, шт./1000 $\text{мкм}^2$	19,6 $\pm$ 0,11	17,9 $\pm$ 0,9	13,7 $\pm$ 0,4**	15,8 $\pm$ 0,7*
Кількість ядерць у ядрі, шт.	2,61 $\pm$ 0,13	3,15 $\pm$ 0,01*	2,14 $\pm$ 0,11**	2,50 $\pm$ 0,09*
Відносна площа, %				
паренхіми	74,5 $\pm$ 2,0	72,0 $\pm$ 0,8	68,7 $\pm$ 3,0	75,0 $\pm$ 5,0
сполучної тканини	25,5 $\pm$ 1,0	28,0 $\pm$ 0,5	31,3 $\pm$ 1,5**	25,0 $\pm$ 1,0*
Стромально-паренхіматозний індекс	0,34 $\pm$ 0,03	0,39 $\pm$ 0,01	0,46 $\pm$ 0,02**	0,33 $\pm$ 0,02

**Примітки:** \* $P < 0,05$  – вірогідність порівняно з контролем; \*\* $P < 0,05$  – вірогідність порівняно з контролем 6-місячних щурів

Виявлено гістоморфологічні відмінності в ПЩЗ щурів різного віку, які протягом 12 тижнів споживали висококалорійний раціон. Так, у 6-місячних дослідних щурів спостерігали вірогідно меншу площу паратироцитів та їхньої цитоплазми на 18 і 22 % відповідно, порівняно з контролем. Площа ядра суттєво не змінювалася, що призвело до вірогідного зростання ядерно-цитоплазматичного співвідношення на 16 %. Кількість ядерць була вірогідно більшою на 21 %, ніж у контролі. Відносна площа сполучної тканини та стромально-паренхіматозний індекс мали тенденцію до зростання.

У 21-місячних щурів, яким моделювали аліментарне ожиріння, виявили значно більші зміни в ПЩЗ. Так, відмічено вірогідне зменшення розмірів паратироцитів (діаметр на 19 %, площа на 34 %) та площі їхньої цитоплазми на 40 %. Площа ядра мала тільки тенденцію до зниження, що призвело до вірогідного зростання ядерно-цитоплазматичного співвідношення на 41 %, порівняно з контролем. Щільність розміщення паратироцитів зросла на 15 % ( $P < 0,05$ ). Кількість ядерць була вірогідно більшою на 17 %. Також було зафіксовано вірогідне зниження відносної площі сполучної тканини та стромально-паренхіматозного індексу на 20 і 28 % відповідно, порівняно з контролем.

З літератури відомо, що морфологія головних клітин ПЩЗ, які відіграють основну ендокринну роль, пов'язана зі стадіями секреторного циклу. У своїй неактивній фазі вони мають великий розмір, кубоподібну форму, містять велику кількість глікогену та мало секреторних гранул. В активній фазі паратироцити зменшуються, темніють, тісно контактують між собою, містять мало глікогену та багато секреторних гранул [11].

Тобто з отриманих гістоморфометричних даних можна зробити висновок, що ожиріння посилює активність ПЩЗ. Особливо це проявляється у 21-місячних щурів. Це може бути пов'язане зі зменшенням концентрації кальцію у крові за ожиріння [6].

Відомо, що підвищувати вміст кальцію у крові паратгормон може за рахунок: 1) впливу на нирки, через зменшення виведення кальцію зі сечею [9]; 2) посилення всмоктування кальцію в кишечнику [19]; 3) активації остеокластів, через стимулювання їх руйнувати кістковий матрикс і, відповідно, вивільняти кальцій у кров [4]. Це підтверджують і наші дані про зниження кальцію в стегнових кістках 6- і 21-місячних щурів після 12-тижневого годування висококалорійним раціоном на 28 % (з  $242 \pm 15$  до  $174 \pm 12$  мг/г,  $P < 0,05$ ) і 9 % (з  $235 \pm 20$  до  $215 \pm 19$  мг/г) відповідно.

Рівень паратгормону в сироватці крові тісно пов'язаний з ожирінням і відкладенням жиру через кілька механізмів, таких як зниження активності ферменту ліпопротеїну у зрілих жирових клітинах [5]. Інший механізм припускає вплив адипокіну на паратгормон і позитивний зв'язок між лептином та паратгормоном [10]. Andersen зі співавт. показали, що гіперпаратиреоз за патологічного ожиріння знижується зі зменшенням ваги тіла [2].

Отже, як показали результати наших досліджень, 12-тижневе утримання щурів на висококалорійному раціоні призвело до розвитку вісцерального ожиріння та появи виражених гістоморфологічних ознак гіперфункції ПЩЗ. Інтенсивність гістоморфологічних змін ПЩЗ мала виражений вік, залежний характер і залежала від ступеня ожиріння тварин. У дорослих щурів ці зміни були виражені більшою мірою, ніж у молодих. Вікову залежність впливу ожиріння на ПЩЗ необхідно враховувати як під час корекції клінічно виражених порушень функції залози, так і на доклінічних етапах розвитку ожиріння, контролюючи вміст кальцію у крові. Отримані результати мають не лише теоретичне значення, вони становлять інтерес для практичної медицини у вирішенні питань лікування та профілактики порушень кальцієвого обміну у пацієнтів різного віку з ожирінням. Наукове та практичне значення досліджень механізмів дії ожиріння на ПЩЗ відкриває перспективи розробки нових методологій лікування порушень кальцієвого обміну за цієї патології. Перспективними напрямками для майбутніх досліджень є пошук методів корекції порушень функціонального стану ПЩЗ за аліментарного ожиріння.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Янко Р. В., Зінченко А. С., Чака О. Г., Левашов М. І. Спосіб моделювання аліментарного жирового гепатозу у лабораторних щурів // Патент на корисну модель № 150511. 23.02.2022, Бюл. № 8.
2. Andersen T., McNair P., Hyldstrup L. et al. Secondary hyperparathyroidism of morbid obesity regresses during weight reduction // *Metabolism*. 1988. Vol. 37. N 5. P. 425–428. DOI: 10.1016/0026-0495(88)90041-8.
3. Chen H., Senda T., Emura S., Kubo K. An update on the structure of the parathyroid gland // *Open Anat J*. 2013. N 5. P. 1–9. DOI: 10.2174/1877609401305010001.
4. Chen T., Wang Y., Hao Z. et al. Parathyroid hormone and its related peptides in bone metabolism // *Biochem Pharmacol*. 2021. Vol. 192. P. 114669. DOI: 10.1016/j.bcp.2021.114669.
5. Dayuani A. A., Mahdi A., He Y. et al. Parathyroid gland weight is associated with high density lipoprotein levels in patients with primary hyperparathyroidism // *J. Clin. Transl. Endocrinol*. 2020. Vol. 19. P. 100213. DOI: 10.1016/j.jcte.2019.100213.
6. Faleh O., Aloufi Z. The relationship between obesity and serum calcium level in a sample of Syrian people a cross sectional study // *Obesity Pillars*. 2025. Vol. 16. P. 100208. DOI: 10.1016/j.obpill.2025.100208.
7. Hakkak R., Kaufmann Y., Stack B. Effects of obesity on serum calcium and parathyroid hormone in Zucker rat model (P08-032-19) // *Current Developments in Nutrition*. 2019. Vol. 3. N 1. nzz044.P08-032-19. DOI: 10.1093/cdn/nzz044.P08-032-19.



8. *Jumaahm M. K., Alhamza A. H., Mansour A. A.* The study of the association of serum parathyroid hormone level with obesity in patients admitted to a tertiary care center in Basrah // *Dubai Diabetes Endocrinol J.* 2021. Vol. 27. N 4. P. 143–149. DOI: 10.1159/000520660.
9. *Khan M., Jose A., Sharma S.* Physiology, parathyroid hormone. [Updated 2022 Oct 29]. In: StatPearls [Internet]. Treasure Island (FL): StatPearls Publishing; 2025 Jan-. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK499940/>
10. *Kilav-Levin R., Hassan A., Melloul D., Naveh-Many T.* Leptin regulates parathyroid hormone secretion through CaSR-ERK1/2 signaling // *FASEB J.* 2025. Vol. 39. N 8. e70506. DOI: 10.1096/fj.202403141R.
11. *Lofrese J. J., Basit H., Lappin S. L.* Physiology, parathyroid. [Updated 2023 Jul 17]. In: StatPearls [Internet]. Treasure Island (FL): StatPearls Publishing; 2025 Jan-. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK482510/>
12. *Ministrini S., Ricci M. A., Daviddi G.* et al. Determinants of high parathyroid hormone levels in patients with severe obesity and their relationship with the cardiometabolic risk factors, before and after a laparoscopic sleeve gastrectomy intervention // *OBES SURG.* 2020. Vol. 30. P. 2225–2232. DOI: 10.1007/s11695-020-04453-z.
13. *Modica R., Liccardi A., Minotta R.* et al. Parathyroid diseases and metabolic syndrome // *J Endocrinol Invest.* 2023. Vol. 46. N 6. P. 1065–1077. DOI: 10.1007/s40618-023-02018-2.
14. *Pitt S. C., Panneerselvan R., Sippel R. S., Chen H.* Influence of morbid obesity on parathyroidectomy outcomes in primary hyperparathyroidism // *Am. J. Surg.* 2010. Vol. 199. N 3. P. 410–414. DOI: 10.1016/j.amjsurg.2009.08.024.
15. *Romaniuk A., Tymakova O., Lyndina J.* et al. The morphological changes in parathyroid glands, caused simulated prolonged influence of heavy metal salts // *Reports of Vinnytsia National Medical University.* 2019. Vol. 23. N 1. P. 80–83. DOI: 10.31393/reports-vnmedical-2019-23(1)-12.
16. *Suvarna K. S., Layton C., Bancroft J. D.* Bancroft's theory and practice of histological techniques // E-Book. Eighth Edition. Elsevier Health Sciences. 2019. DOI: 10.1016/C2015-0-00143-5.
17. *Ullah M. I., Tamanna S.* Obesity: Clinical impact, pathophysiology, complications, and modern innovations in therapeutic strategies // *Medicines.* 2025. Vol. 12. N 3. P. 19. DOI: 10.3390/medicines12030019.
18. *Yanko R., Levashov M., Chaka O. G.* et al. Tryptophan prevents the development of non-alcoholic fatty liver disease // *Diabetes Metab Syndr Obes.* 2023. Vol. 16. P. 4195–4204. DOI: 10.2147/DMSO.S444278.
19. *Yu E., Sharma S.* Physiology, calcium. [Updated 2023 Aug 14]. In: StatPearls [Internet]. Treasure Island (FL): StatPearls Publishing; 2025 Jan-. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK482128/>

Стаття надійшла до редакції 21.10.25

доопрацьована 04.12.25

прийнята до друку 08.12.25

---

**STRUCTURAL DIFFERENCES IN THE PARATHYROID GLAND OF RATS  
OF DIFFERENT AGES WITH ALIMENTARY OBESITY****R. Yanko**

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

Obesity negatively affects the condition of various organs, including the parathyroid gland. However, how exactly the parathyroid gland responds to obesity is the subject of wide debate, and the results of the studies are often ambiguous. In addition, there are no data on structural changes in the parathyroid gland in obesity with age. The aim of the work was to study and compare structural changes in the parathyroid gland in rats of different ages with modeled alimentary obesity. The experiment involved 40 male Wistar rats at the age of 3 and 18 months. Alimentary obesity was modeled in experimental rats by keeping them for 12 weeks on a high-calorie diet with an excess of fat (45 %) and easily digestible carbohydrates (31 %). The total calorie content of such a diet for one experimental rat was 116 kcal. A rat from the control group received 66 kcal daily. The presence of obesity in rats was determined after the end of the experiment by determining the mass of visceral fat. Work with rats was carried out in accordance with the principles of the Declaration of Helsinki. Histological preparations were made from parathyroid tissue using standard methods. Keeping rats on a high-calorie diet for 12 weeks led to the development of visceral obesity and the appearance of pronounced histomorphological signs of parathyroid hyperfunction: the size of the chief parathyroid cells decreased, their darkening occurred, the number of nucleoli in the nuclei and the nuclear-cytoplasmic ratio increased, the amount of connective tissue in the gland decreased (in 21-month-old rats). The increase in gland activity may be associated with a decrease in the concentration of calcium in the blood during obesity. The intensity of histomorphological changes in the parathyroid gland had a pronounced age-dependent nature and depended on the degree of obesity of the animals. In adult rats, these changes were more pronounced than in young ones. The results obtained are not only of theoretical significance, but also of interest for practical medicine in treatment and prevention of calcium metabolism disorders in patients of different ages with obesity. Promising directions for future research are the search for methods for correcting disorders of the functional state of the parathyroid gland in alimentary obesity.

*Keywords:* parathyroid gland, age, obesity, morphometry

## ЗМІСТ

### БОТАНІКА

<i>В. Кияк, В. Білонога, Ю. Кобів, О. Кузярін, О. Кагало, Н. Сичак, І. Рабик</i> Поширення і популяційний аналіз рідкісних видів рослин регіонального ландшафтного парку «Знесіння».....	3
---	---

### ГЕНЕТИКА

<i>І. Роман, О. Макар, О. Стасюк, В. Федоренко, О. Громуко</i> Genomic analysis of the <i>Streptomyces</i> sp. Lv42-5 isolated from industrial mine dumps in Sheptytskyi.....	15
--	----

### ЕКОЛОГІЯ

<i>Л. Буньо, О. Цвілинюк</i> Моторні клітини листків <i>Carex hirta</i> за умов росту на нафтозабрудненому ґрунті.....	22
<i>В. Кобів</i> Параметри та динаміка популяцій <i>Phyteuma vagneri</i> A. Kern. (Campanulaceae) в різних умовах оселищ у Чорногорі (Українські Карпати).....	31
<i>Й. Царик</i> Деякі міркування щодо характерних рис оселищ популяцій, а також про біотопи у реальних умовах їхнього існування.....	39

### ЗООЛОГІЯ

<i>Й. Царик, О. Решетило, А. Бокотей, О. Гнатина, О. Іванець, М. Марців, К. Назарук, С. Питель-Гута, І. Царик</i> Нові аспекти вивчення оселищ тварин у західному регіоні України.....	44
<i>Н. Баландюх</i> Спектр живлення фонових видів земноводних Українського Розточчя ( <i>bufo bufo</i> та <i>rana temporaria</i> ): сезонна динаміка і фактори впливу.....	56

### ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

<i>Ю. Данко, М. Кобилецька</i> Оцінка алелопатичної активності водорозчинних сполук із надземних частин високоінвазійних видів рослин.....	66
---	----

### ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ І ТВАРИН

<i>Н. Нарасым, Ю. Налаша, А. Костюк, А. Распопіна, Н. Воднарчук, А. Зуп, А. Ненега</i> Effect of histamine and histamine receptor blockers on the content of endogenic histamine and sorption capacity of rat blood erythrocytes.....	76
<i>М. Федьків, Л. Вовканич</i> Показники складної зорово-моторної реакції вибору як прояви нейрокогнітивної адаптації до швидко-силових навантажень.....	94
<i>А. Абрамович, Б. В. Манько, Б. О. Манько, О. Іккерт</i> Пошук оптимальних комбінацій аланіну, пірувату і глутамату для досягнення максимальної швидкості роз'єданого дихання ацинарних клітин підшлункової залози.....	104
<i>Р. Янко</i> Структурні відмінності в паразитоподібних залозах щурів різного віку з модельованим аліментарним ожирінням.....	114

## CONTENTS

### BOTANY

*V. Kyryak, V. Bilonoha, Y. Kobiv, O. Kuzyarin, A. Kagalo, N. Sytschak, I. Rabyk*  
Distribution and population analysis of the rare plant species of Znesinnya Regional  
Landscape Park ..... 3

### GENETICS

*I. Roman, O. Makar, O. Stasyk, V. Fedorenko, O. Gromyko*  
Genomic analysis of the *Streptomyces* sp. Lv42-5 isolated from industrial mine dumps  
in Sheptytskyi..... 15

### ECOLOGY

*L. Bunio, O. Tsvilynyuk*  
Bulliform cells of leaves of *Carex hirta* under conditions of growth on oil polluted soil..... 22

*V. Kobiv*  
Parameters and population dynamics of *Phyteuma vagneri* A. Kern. (Campanulaceae)  
under different habitat conditions in the Chornohora (Ukrainian Carpathians)..... 31

*J. Tsaryk*  
Reflections on the specific traits of population habitats and biotopes in real conditions  
of their existence..... 39

### ZOOLOGY

*Y. Tsaryk, O. Reshetylo, A. Bokotey, O. Hnatyna, O. Ivanets, M. Martsiv,  
K. Nazaruk, S. Pytel-Huta, I. Tsaryk*  
The new aspects of animal habitats study in the western region of Ukraine..... 44

*N. Balandiukh*  
Feeding spectrum of the common amphibian species of the Ukrainian Roztochchia  
(*bufo bufo* and *rana temporaria*): seasonal dynamics and factors of influence..... 56

### PLANT PHYSIOLOGY

*Yu. Danko, M. Kobyletska*  
Assessment of allelopathic activity of water-soluble compounds from aerial parts  
of highly invasive plant species..... 66

### HUMAN AND ANIMAL PHYSIOLOGY

*N. Harasym, Yu. Nalapsha, A. Kostochko, A. Raspopina,  
N. Bodnarchyk, A. Zyn, A. Heneha*  
Effect of histamine and histamine receptor blockers on the content of endogenic histamine  
and sorption capacity of rat blood erythrocytes..... 76

*M. Fedkiv, L. Vovkanych*  
Indicators of complex choice visual-motor reaction as manifestations of neurocognitive  
adaptation to speed-strength loads..... 94

*A. Abramovych, B. V. Manko, B. O. Manko, O. Ikkert*  
Search for optimal combinations of alanine, pyruvate, and glutamate to achieve  
the maximal uncoupled respiration rate of pancreatic acinar cells..... 104

*R. Yanko*  
Structural differences in the parathyroid gland of rats of different ages with alimentary  
obesity..... 114