

УДК 574.472 + 58.051

В. В. Бригадиренко, Л. І. Фали, К. Г. Якимець

Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара

РІЗНОМАНІТТЯ УГРУПОВАНЬ ГЕРПЕТОБІО БАЛКИ ТУНЕЛЬНА м. ДНІПРОПЕТРОВСЬК

Досліджено видовий склад фауни підстилкових безхребетних 10 антропогенно трансформованих екосистем на території балки Тунельна (південно-західна частина Дніпропетровська, Україна). Коротко охарактеризовано рослинний покрив пробних ділянок, проаналізовано таксономічну та екоморфічну структури, індекси біологічного різноманіття угруповань підстилкових безхребетних тварин. Охарактеризовано види безхребетних тварин балки Тунельна, занесені до Червоних книг України та Дніпропетровської області. Підкреслюється цінність обстеженої території для охорони рідкісних і зникаючих видів тварин, пропонується створити на території балки новий об'єкт природно-заповідного фонду.

В. В. Бригадиренко, Л. И. Фалы, К. Г. Якимец

Днепропетровский национальный университет им. Олесь Гончара

РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ ГЕРПЕТОБИЯ БАЛКИ ТУННЕЛЬНАЯ г. ДНЕПРОПЕТРОВСК

Исследован видовой состав фауны подстильных беспозвоночных 10 антропогенно трансформированных экосистем на территории балки Туннельная (юго-западная часть Днепропетровска, Украина). Кратко охарактеризован растительный покров пробных площадей, проанализированы таксономическая и екоморфическая структуры, индексы биологического разнообразия сообществ подстильных беспозвоночных животных. Охарактеризованы виды беспозвоночных животных балки Туннельная, занесенные в Красные книги Украины и Днепропетровской области. Подчеркивается ценность обследованной территории для охраны редких и исчезающих видов животных, предлагается создать на территории балки новый объект природно-заповедного фонда.

V. V. Brygadyrenko, L. I. Faly, K. G. Yakimets'

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

DIVERSITY OF LITTER INVERTEBRATES COMMUNITIES FROM THE TUNEL'NA GULLY IN DNIPROPETROVSK CITY

Species community of invertebrates in 10 antropogenically transformed ecosystems on the territory of Tunel'na gully (south-west part of Dnipropetrovsk, Ukraine) is investigated. The plant cover of sample areas is shortly described. Taxonomic and ecomorphical structure, indices of biological diversity of litter invertebrate communities are analysed. The invertebrate species inhabited the Tunel'na gully and listed in the Red Data Book of Ukraine and Dnepropetrovsk province are described. The value of the inspected territory for the conservation of rare and endangered animal species is underlined. The creation of new nature protected reservation in the Tunel'na gully is proposed.

Вступ

Пріоритетний напрям природоохоронної діяльності у Дніпропетровській області – збереження біорізноманіття балкової мережі. Балкові екосистеми мають провідне значення для збереження мігруючих видів хребетних тварин, комах, рослин, зокрема й узятих під охорону на міжнародному та державному рівні. Особливого значення набувають питання збереження та відновлення різноманіття балкових територій, розташованих у межах м. Дніпропетровськ – унікальних природних ділянок техногенно трансформованого обласного центру.

Дніпропетровська область – один із найбагатших видами регіонів країни. У ній зареєстровано близько 60 % фауни та 40 % флори нашої держави. Існування функціональної цілісності популяцій Дніпропетровщини та окремих її територій залежить від можливості збереження просторової структури угруповань. Фізико-географічні умови Придніпровського регіону сприяли формуванню високого рівня ландшафтного та біологічного різноманіття [2; 10; 15]. Основний промисловий потенціал області зосереджений в обласному та великих районних центрах, на які припадає переважна більшість шкідливих викидів (понад 78 % загального обсягу по області). Внаслідок дії підприємств металургійної галузі, енергетики у Дніпропетровську спостерігаються зміни мікрокліматичних умов середовища, гідрологічного режиму, фізико-хімічних властивостей ґрунту, які спричиняють значну трансформацію видового складу та характеру угруповань рослинності, перерозподіл груп хребетних і безхребетних тварин, зникнення рідкісних і корисних видів тощо [3; 5–9; 11].

Проте на території міста (зокрема балки Тунельна) існують «червонокнижні» види комах із різних таксономічних груп: Hymenoptera – сколія гігант (*Megascolia maculata* (Drury, 1773)), Lepidoptera – махаон (*Papilio machaon* (Linnaeus, 1758)), подалірій (*Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758)), поліксена (*Zerynthia polyxena* ([Denis et Schiffermuller], 1775)). На цілих степових ділянках балки Аеропортівська, розташованої в 15 км від дослідженої території, відомі знахідки дибки степової (*Sagapedo* (Pallas, 1771)) тощо. Серед видів, які охороняються, з інших груп безхребетних у природних і урбанізованих територіях міста значне поширення має мухоловка звичайна (*Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758)) [3; 15].

Високий рівень урбанізації, техногенний вплив стаціонарних (промислові підприємства) та пересувних (автотранспорт) джерел забруднення, накопичення твердих побутових відходів, надмірне випасання худоби, випалювання залишків трав'яної рослинності зумовлюють незадовільну екологічну ситуацію на території Тунельної балки, флора та фауна якої характеризуються наявністю реліктових і рідкісних видів рослин і тварин [4; 13].

Тому серед основних загроз біологічному різноманіттю балкових екосистем Дніпропетровської області, зокрема балки Тунельна, можна виділити такі:

- неконтрольоване використання земельних ресурсів;
- індустріальний вплив (енергетика, транспорт тощо);
- сільськогосподарський вплив (нерегульована хімічна обробка приватних земельних ділянок, випасання худоби);
- рекреаційне навантаження;
- забудова балкової території;
- поширення адвентивних видів рослин і тварин.

Мета цієї роботи – проаналізувати основні характеристики герпетобіо та виявити зміни у структурі підстилкової мезофауни балки Тунельна (м. Дніпропетровськ), що відбуваються внаслідок інтенсивної трансформації її території.

Матеріал і методи досліджень

Балка Тунельна розташована у південно-західній частині м. Дніпропетровськ і має загальну площу 115 га, обмежену щільно заселеними житловими масивами «Перемога», «Сокіл», частково «Тополя», вулицею Запорізьке шосе та проспектом Гагаріна із прилеглим до нього приватним сектором. Дослідження проводили на території балки у червні – вересні 2009 року. Для кількісного обліку наґрунтових безхребетних використано пастки Барбера з фіксатором (20 % розчин *NaCl*). Досліджено 10 пробних ділянок (ПД).

ПД 1. Штучне мезофільне дубово-пакленове насадження з кропивою дводомною у тальвезі балки. Розлогий схил (1–2°) відрога балки Тунельна. Зріджена діброва з окремими екземплярами *Acer campestre* L. та *A. negundo* L., *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. Зімкненість деревного ярусу – 0,5–0,6. Чагарниковий ярус не виражений. Покриття трав'янистих рослин – 100 %: *Urtica dioica* L. – 80 %, *Geum urbanum* L. – 10 %, *Chelidonium majus* L. – 5 %, *Stellaria media* (L.) Vill. – 2 %, *Galium aparine* L. – 1 %, *Impatiens parviflora* DC. – 2 %, *Cynoglossum officinale* L. – 1 %. Ґрунт – чорнозем звичайний.

ПД 2. Ксеромезофільна деревійно-молочайно-кострицева асоціація на схилі (нижня третина) північно-західної експозиції. Покриття травостою – 97 %: *Festuca valesiaca* Gaud. – 30 %, *Achillea submillefolium* Klok. et Krytzka – 20 %, *Euphorbia stepposa* Zoz. – 15 %, *Salvia nemorosa* L. – 8 %, *Plantago stepposa* Kuprian. – 7 %, *P. lanceolata* L. – 7 %, *Poa angustifolia* L. – 5 %, *P. nemoralis* L. – 5 %, *Astragalus dasyanthus* Pall. – 2 %, *Potentilla argentea* L. – 1 %, *Koeleria cristata* (L.) Pers. – 1 %, *Centaurea diffusa* Lam. – 1 %, *C. scabiosa* L. – 1 %, *Eryngium campestre* L. – 1 %, *Picris hieracioides* L. – 1 %, *Agrimonia eupatoria* L. – 1 %, *Veronica austriaca* L. – 1 %, *V. spicata* L. – 1 %, *Stachys recta* L. – 1 %, *Verbascum lychnitis* L. – 1 %, *Daucus carota* L. – 1 %, *Carex praecox* Schreb. – 1 %, *Dianthus campestris* Bieb. – 1 %. Підстилка фрагментарна. Ґрунт – чорнозем звичайний, змитий.

ПД 3. Мертвопокровне мезоксерофільне штучне дубове насадження зі скупією на схилі (середня третина) північно-західної експозиції. Зімкненість деревного ярусу – 0,7: *Quercus robur* L. – 40 %, *Morus nigra* L. – 40 %. Чагарниковий ярус: *Cotynus coggi-gria* Scop. – 8 %, підріст *Fraxinus excelsior* L. – 5 %, *Swida sanguinea* (L.) Opiz. – 3 %. Травостій зріджений: *Galium aparine* L. – 5 %, *Geum urbanum* L. – 2 %, *Poa angustifolia* L. – 1 %, *Elytrigia repens* (L.) Nevski – 1 %, *Ajuga genevensis* L. – 1 %. Ґрунт – чорнозем. Листовий опад – 1–2 см, підстилка не сформована.

ПД 4. Мезогірофільне лучне угруповання з пирію повзучого та тонконога лучного у тальвезі балки. Деревний ярус представлений підростом *Juglans regia* L. (одично). Покриття трав'яного ярусу – 90 %: *Impatiens parviflora* DC. – 60 %, *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. – 1 %, *Ballota ruderalis* Sw. – 18 %, *Geum urbanum* L. – 10 %, *Chelidonium majus* L. – 1 %, *Cynoglossum officinale* L. – 1 %, *Galium aparine* L. – 10 %, *Symphytum officinale* L. – 1 %, *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey. – 1 %, *Berteroa incana* (L.) DC. – 1 %, *Artemisia vulgaris* L. – 1 %, *Viola odorata* L. – 1 %, *Carex sp.* – 1 %.

ПД 5. Мезоксерофільне різнотравно-кострицеве степове угруповання на схилі (середня третина) північно-західної експозиції. Покриття трав'яного ярусу – 90 %: *Festuca valesiaca* Gaud. – 45 %, *Achillea submillefolium* Klok. et Krytzka – 15 %, *Cichorium intybus* L. – 10 %, *Poa nemoralis* L. – 10 %, *Salvia nemorosa* L. – 5 %, *Plantago lanceolata* L. – 5 %, *Arctium minus* (Hill) Bernh. – 5 %, *Euphorbia stepposa* Zoz. – 4 %, *Potentilla argentea* L. –

3 %, *Centaurea diffusa* Lam. – 3 %, *C. scabiosa* L. – 2 %, *Agrimonia eupatoria* L. – 2 %, *Veronica austriaca* L. – 1 %, *Stachys recta* L. – 1 %, *Verbascum lychnitis* L. – 1 %, *Daucus carota* L. – 1 %.

ПД 6. Мезофільне штучне пакленово-дубове насадження з чистотілом на схилі (нижня третина) північно-західної експозиції. Зімкненість крон деревного ярусу – 50–60 %. Деревостан представлений *Quercus robur* L. та *Acer campestre* L. Чагарниковий ярус відсутній. Покриття трав'яного ярусу – 70 %: домінують *Impatiens parviflora* DC. – 55 % та *Chelidonium majus* L. – 15 %.

ПД 7. Мезоксерофільне штучне дубове насадження зі скумпією та злаками на схилі (верхня третина) північно-західної експозиції. Зімкненість крон *Quercus robur* L. – 25–30 %. Чагарниковий ярус представлений *Cotynus coggigria* Scop. – 10 %. Покриття трав'яного ярусу – 85 %: *Elytrigia repens* (L.) Nevski – 40 %, *Festuca valesiaca* Gaud. – 20 %, *Poa angustifolia* L. – 10 %, *Achillea submillefolium* Klok. et Krytzka – 7 %, *Salvia nemorosa* L. – 5 %, *Plantago lanceolata* L. – 5 %, *Potentilla argentea* L. – 5 %, *Euphorbia stepposa* Zoz. – 4 %, *Agrimonia eupatoria* L. – 3 %, *Stachys recta* L. – 2 %, *Daucus carota* L. – 2 % та ін.

ПД 8. Ксерофільне рудеральне різнотравно-кострицеве степове угруповання на схилі (верхня третина) північно-західної експозиції. Покриття трав'яного ярусу – 97 %: *Achillea submillefolium* Klok. et Krytzka – 40 %, *Elytrigia repens* (L.) Nevski – 40 %, *Salvia nemorosa* L. – 25 %, *Euphorbia stepposa* Zoz. – 15 %, *Cichorium intybus* L. – 10 % та ін.

ПД 9. Мезогігрофільний заливний луг у тальвезі балки. Деревний ярус – 35–40 %: *Quercus robur* L. Чагарниковий ярус – 2 %: *Cotynus coggigria* Scop. Покриття трав'яного ярусу – 95 %: *Chelidonium majus* L. – 20 %, *Carex sp.* – 10 %, *Urtica dioica* L. – 10 %, *Cichorium intybus* L. – 10 % та ін.

ПД 10. Антропогенно трансформоване мезоксерофільне штучне дубове насадження на схилі (верхня третина) північно-західної експозиції. Ділянка зі стихійним звалищем сміття поблизу житлового масиву «Сокіл». Зімкненість крон деревного ярусу – 15–20 %: *Quercus robur* L. Чагарниковий ярус – 2 %: підріст *Cotynus coggigria* Scop., *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. Покриття трав'яного ярусу – 80 %: *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. – 20 %, *Salvia nemorosa* L. – 10 %, *Cichorium intybus* L. – 10 %, *Elytrigia repens* (L.) Nevski – 10 %, *Achillea submillefolium* Klok. et Krytzka – 5 % та ін.

Результати та їх обговорення

Відсутність супердомінантів (понад 70 % від загальної чисельності безхребетних) вказує на відносну вирівняність таксономічної структури герпетобіо балкової екосистеми. На більшості інших досліджених територій міста та Дніпропетровської області в цілому спостерігається протилежне явище [2; 4; 14]. Наґрунтова фауна балки Тунельна характеризується високою чисельністю Coleoptera (Carabidae, Staphylinidae) та Hymenoptera (Formicidae). Ці групи домінують майже на всіх пробних ділянках (15–62 та 14–54 %, відповідно) (рис. 1). Саме у герпетобії живе переважна більшість зоофагів, що регулюють чисельність шкідливих для міської флори видів фітофагів.

На степових ділянках (ПД 2, 5, 8) незначно збільшується частка фітофагів: Orthoptera (Acrididae, Grillidae), Hemiptera (Cidnidae, Lygaeidae) (4–12 та 2–13 %, відповідно). Проте характерних відмінностей за порядком домінування основних таксонів підстилкової мезофауни між степовими, лучними та лісовими ділянками немає. Розріджена структура деревостану лісових біогеоценозів, малопотужний або відсутній підстилковий біогеогоризонт не дозволяють сформуватись типовій лісовій флорі, це зумовлює збідненість фітосапротрофного комплексу безхребетних і поширеність еврибіонтних видів [12].

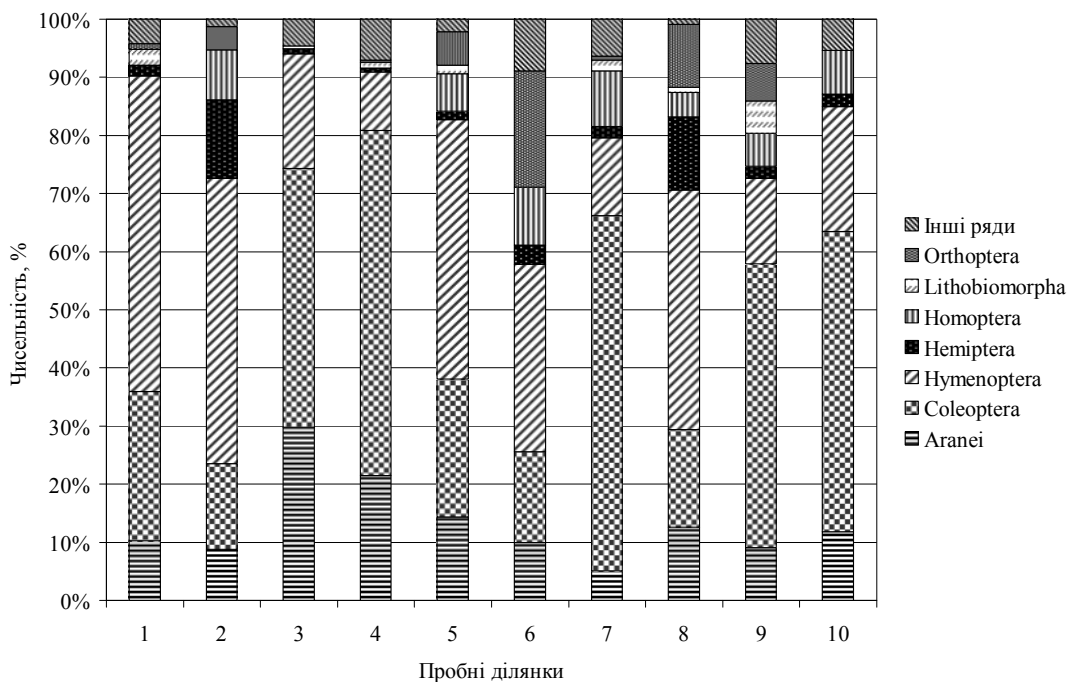


Рис. 1. Таксономічна структура герпетобію

антропогенно трансформованих ділянок балки Тунельна (м. Дніпропетровськ):

- 1 – штучне мезофільне дубово-пакленове насадження із кропивою дводомною у тальвезі балки, 2 – ксеромезофільна деревійно-молочайно-кострицева асоціація на схилі (нижня третина) північно-західної експозиції, 3 – мертвопокровне мезоксерофільне штучне дубове насадження зі скумпією на схилі (середня третина) північно-західної експозиції, 4 – мезогігрофільне лучне угруповання з пирію повзучого та тонконога лучного у тальвезі балки, 5 – мезоксерофільне різнотравно-кострицеве степове угруповання на схилі (середня третина) північно-західної експозиції, 6 – мезофільне штучне пакленово-дубове насадження із чистотілом на схилі (нижня третина) північно-західної експозиції, 7 – мезоксерофільне штучне дубове насадження зі скумпією та злаками на схилі (верхня третина) північно-західної експозиції, 8 – ксерофільне рудеральне різнотравно-кострицеве степове угруповання на схилі (верхня третина) північно-західної експозиції, 9 – мезогігрофільний заплашний луг у тальвезі балки, 10 – антропогенно трансформоване мезоксерофільне штучне дубове насадження на схилі (верхня третина) північно-західної експозиції

За біотопічним розподілом у міській фауні Дніпропетровська домінують еврибіонтні види (поширені в усіх типах наземних екосистем). Значно менша, ніж для території області в цілому, частка сильвантів (лісові види), пратантів (лучні), палюдантів (болотні), степантів (степові види) [1]. У цілому міська екосистема – більш мезофільне середовище порівняно з навколишніми територіями, тому тут більшість видів мезофауни може здійснювати сезонні або навіть добові міграції, обираючи для себе оптимальні мікрокліматичні умови. Це викликає різке збільшення частки *r*-стратегів, здатних енергійно, швидко захоплювати ресурси, витісняючи інші, «слабкіші» види [16]. Серед таких форм переважають еврибіонтні види без певної спеціалізації на об'єктах живлення. Відсутність спеціалізації у живленні дозволяє швидко переміщувати трофічне навантаження з одних об'єктів навколишнього середовища на інші, що спричиняє спрощення трофічної структури біоценозу, зменшення загальної кількості видів у екосистемі.

Максимальна кількість видів підстилкових безхребетних на території балки (рис. 2) реєструється на лучних ділянках (ПД 9 та 4 – 96 і 57 видів, відповідно). Близь-

кість інших типів екосистем зумовлює потрапляння до пасток лісових, еврибіонтних і степових видів безхребетних. На лісовій ділянці (ПД 10), розташований поблизу житлового масиву «Сокіл», відмічаються найнижчі значення даної характеристики – 21 вид. Проте на цій ділянці серед незначного видового різноманіття підстилкової мезофауни, яке характеризується домінуванням твердокрилих, зустрічаються рідкісні для Дніпропетровської області туруни – мезофільний *Stomis pumicatus* (Panzer, 1796), лучний *Agonum viridicupreum* (Goeze, 1777), *Ophonus sp.* (одиночні екземпляри).

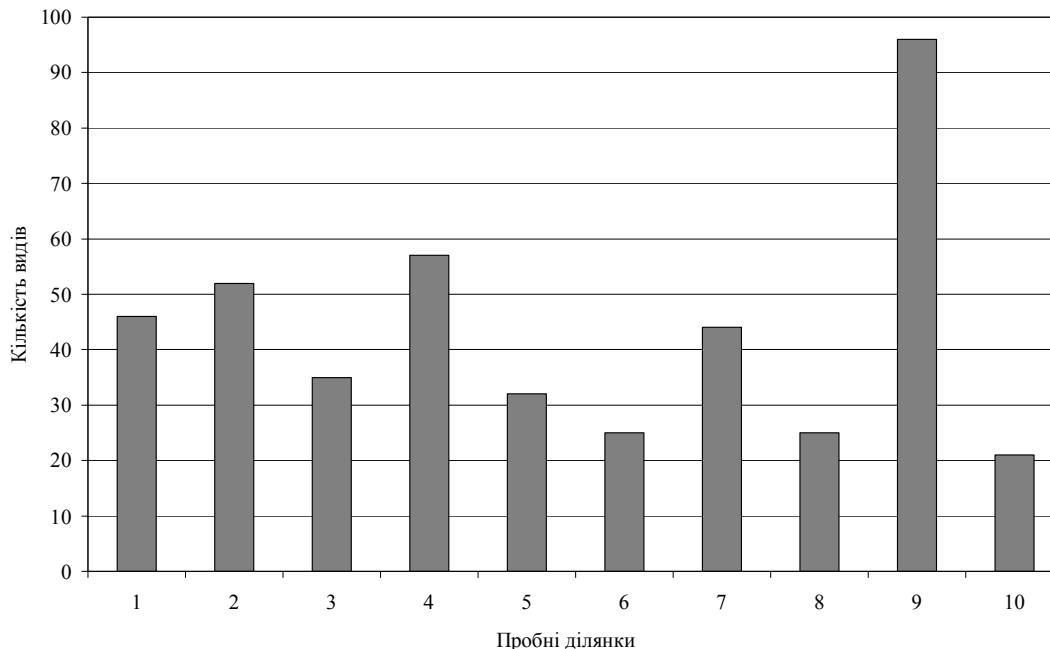


Рис. 2. Кількість видів у складі герпетобію антропогенно трансформованих ділянок балки Тунельна м. Дніпропетровськ: назви пробних ділянок див. рис. 1

Охарактеризувати розподіл видів в угрупованнях підстилкових безхребетних можливо із застосуванням індексів біорізноманіття Шеннона та Пієлоу. На території балки Тунельна індекс Шеннона максимальний (рис. 3) у біотопах із високою кількістю видів (лучна ділянка ПД 9 – 5,5 біт) та відсутністю виражених домінантів у герпетобії.

Індекс різноманіття Пієлоу (еквітабільність, або вирівняність – біоценотичний показник, який відображає стабільну структуру домінування особин у біоценозі) максимальних значень досягає на ділянках із низьким видовим різноманіттям (ПД 6, 7, 8 – 0,85 біт) через високу чисельність підстилкових зоофагів (Hymenoptera – Formicidae, Coleoptera – Carabidae), які впливають на розподіл інших таксономічних груп.

У підстилковому біогеогоризонті балки Тунельна домінують твердокрилі (38,4 %), перегинчастокрилі (28,5 %), павуки (13,0 %), рівнокрилі хоботні (5,0 %), напівтвердокрилі (4,2 %), прямокрилі (3,8 %), кістякоподібні (2,1 %). Найменша подібність у поширенні рядів безхребетних характерна для павуків (рис. 4). Це пов'язано з тим, що Aranei (разом із Hymenoptera, Hemiptera, Homoptera та Orthoptera) на обстежених пробних ділянках представлені переважно мешканцями травостою. Переважна більшість Coleoptera, Lithobiomorpha та частина інших рядів представлена підстилковими та ґрунтовими формами.

Структура домінування мезофауни досить вирівняна (рис. 5). Відсутня група виражених домінантів, частка видів у герпетобії зменшується плавно: *Myrmica scabrinodis*

(7,3 %), *Lasius alienus* (5,9 %), *Pterostichus melanarius* (5,6 %), *Otiorrhynchus raucus* (5,6 %), *Thomisidae* sp. (5,2 %), *Lasius platythorax* (4,6 %), *Pardosa lugubris* (4,4 %), *Harpalus rufipes* (4,3 %), *Formica imitans* (3,2 %), *F. glauca* (2,9 %), *Ocypus globulifer* (2,0 %), *Staphylinus caesareus* (2,0 %), *Trochosa terricola* (2,0 %), *Drusilla canaliculata* (1,8 %), *Chorthippus* sp. (1,8 %), *Acrididae* sp. (1,8 %), *Lithobius* sp. (1,7 %), *Cicadellidae* sp. 1 (1,5 %), *Cicadellidae* sp. 2 (1,5 %), *Rugilus* sp. (1,5 %), *Dermestes lanarius* (larvae) (1,4 %), *Lygaeidae* sp. (1,1 %), *Crysolmelidae* sp. (1,1 %), *Polyergus rufescens* (1,0 %), *Carabus granulatus* (1,0 %), *Cydnius aterrimus* (1,0 %), *Stenus* sp. (0,8 %), *Leptothorax crassispinus* (0,7 %), *Myrmica rubra* (0,7 %), *Lasius fuliginosus* (0,7 %), *Calathus fuscipes* (0,7 %).

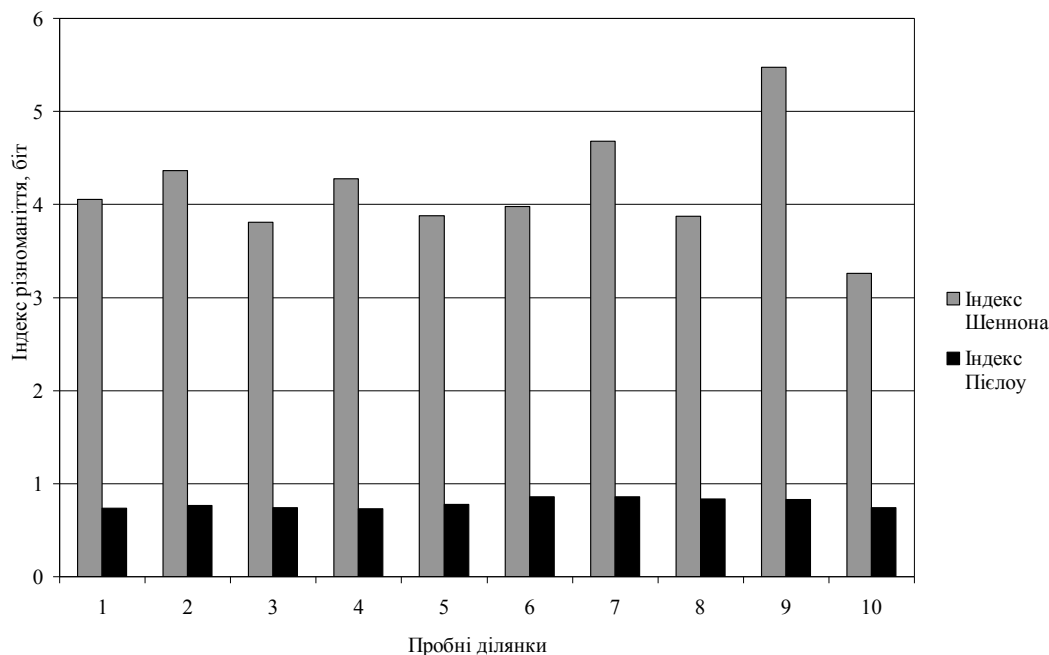


Рис. 3. Біологічне різноманіття герпетобію антропогенно трансформованих ділянок балки Тунельна м. Дніпропетровськ: назви пробних ділянок див. рис. 1

Основу фауни мурах дослідженої території формують широко розповсюджені види *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758), *M. scabrinodis* Nylander, 1846, *M. rugulosa* Nylander, 1849, *Formica fusca* Linnaeus, 1758, *F. imitans* Ruzsky, 1902, *F. cinerea* Mayr, 1853, *Lasius platythorax* Seifert, 1991 тощо. Багато з них – еврибіонти, що зустрічаються у різних природних і антропогенно трансформованих екосистемах степового Придніпров'я.

Серед мурах, занесених до Червоної книги Дніпропетровської області [15] необхідно вказати *Polyergus rufescens* (Latreille, 1798), відміченого у деревієво-молочайно-кострицевій асоціації на степовій ділянці ПД 2. Мурашка-амазонка населяє переважно ксерофітні освітлені ділянки. Вид не здатний існувати самостійно, і повністю залежить від наявності рабів (види *Serviformica*). На окремих лісових ділянках (зріджені діброви балки – ПД 1, 10) зареєстровано *Ponera coarctata* (Latreille, 1802) – мезоксерофільний вид, що мешкає на відкритих ділянках, зокрема у ґрунті та підстилці зріджених дубових лісів.

Особливої охорони потребують види безхребетних, занесені до Червоної книги України. Серед *Coleoptera* на території балки Тунельна поширений *Lucanus cervus*

cervus (Linnaeus, 1758) – вид із п'яти- або шестирічною генерацією. У лісових масивах тальвегу балки у ґрунті під гнилою деревиною часто реєструються личинки жуків.

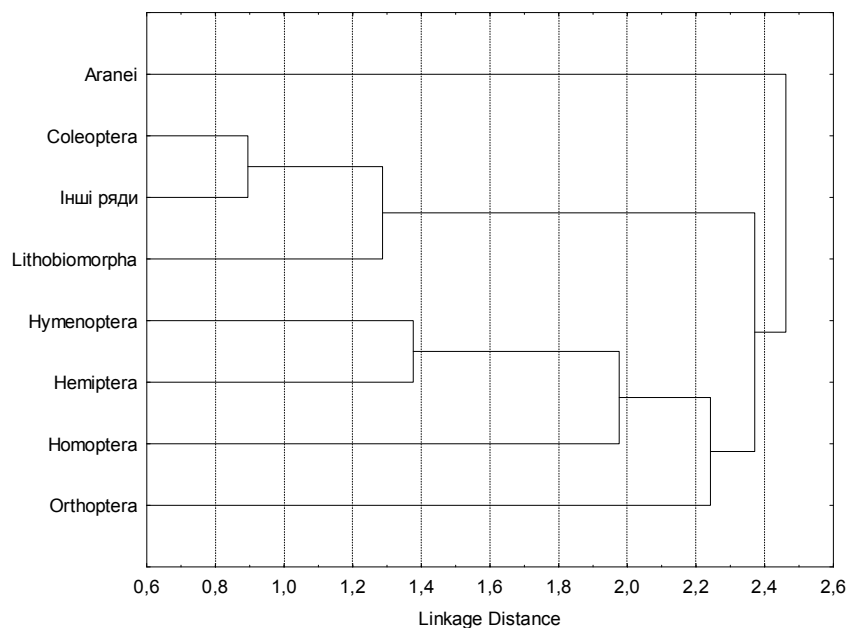


Рис. 4. Аналіз поширення домінантних рядів підстилкових безхребетних тварин антропогенно трансформованих ділянок балки Тунельна м. Дніпропетровськ

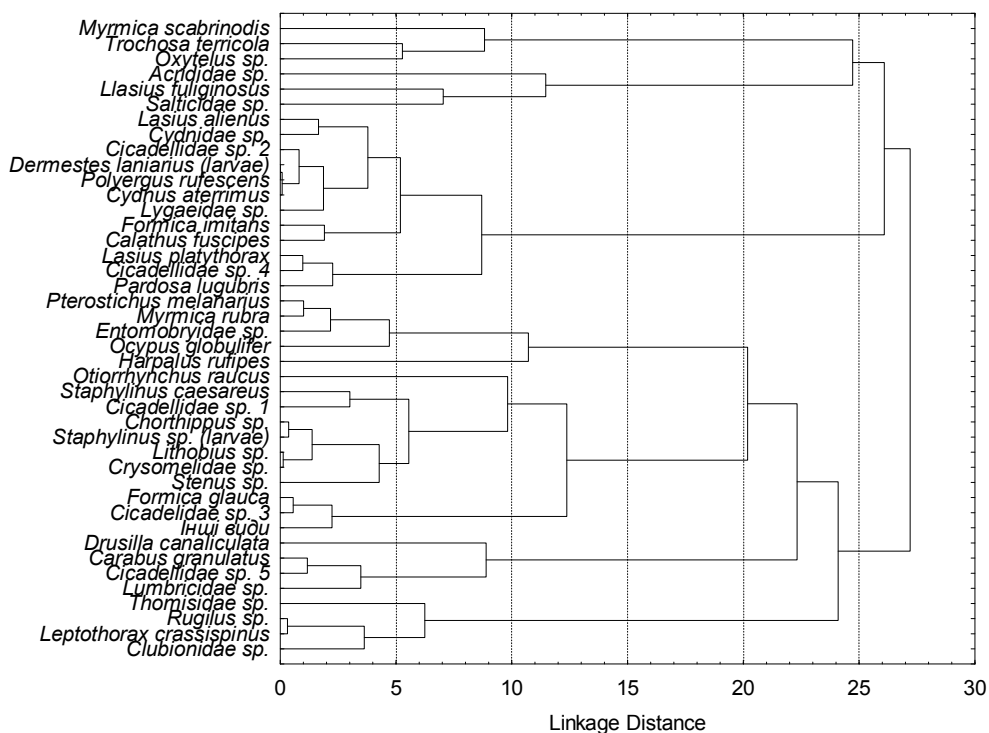


Рис. 5. Аналіз поширення 41 домінантного виду підстилкових безхребетних тварин антропогенно трансформованих ділянок балки Тунельна м. Дніпропетровськ

На відкритих освітлених степових ділянках навесні зустрічаються імаго вусача мускусного (*Dorcadion equestre* (Lachmann, 1770)). Ентомофауна балки також включає вусача мускусного (*Aromia moschata* (Linnaeus, 1758)), який широко розповсюджений у лісопаркових екосистемах і прибережній зоні м. Дніпропетровськ.

Охорона балкових угідь неможлива без оцінки, систематизації та виділення найважливіших ділянок, інтеграції планів і робіт на зазначених територіях. Проведення наукових досліджень, розробка та впровадження біотехнічних заходів зі збереження та відновлення біологічного різноманіття, створення об'єктів природно-заповідного фонду на території міста та області суттєво підвищить якість навколишнього середовища регіону.

Висновки

Переважна більшість досліджених біогеоценозів – нестійкі екосистеми, що перебувають на певних стадіях сукцесії. Якщо характеризувати підстилкову та ґрунтову мезофауну балки в цілому, то максимально збіднений за кількістю видів герпетобій на лісовій ділянці (ПД 10), розташованій поблизу житлового масиву «Сокіл», максимально багатий – на лучних ділянках (ПД 9, 4). Індекс Шеннона найвищий у біотопах із високою кількістю видів (лучна ділянка ПД 9) та відсутністю виражених домінантів у герпетобії. Проте індекс Піелоу найвищих значень досягає на ділянках із низьким видовим різноманіттям (ПД 6–8) завдяки високій чисельності підстилкових зоофагів, які впливають на розподіл інших таксономічних груп.

Інвентаризація окремих компонентів біорізноманіття балки Тунельна дозволила виявити популяції рідкісних і занесених до Червоної книги України видів безхребетних тварин. Зважаючи на значну кількість видів, занесених до Червоних книг України та Дніпропетровської області, пропонуємо створити на основі збережених напівприродних екосистем балки об'єкт природно-заповідного фонду – ландшафтний заказник місцевого значення «Балка Тунельна».

Бібліографічні посилання

1. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – К. : Изд-во КГУ, 1950. – 264 с.
2. Бригадиренко В. В. Закономерности распределения подстилочных беспозвоночных степных экосистем центрального степного Приднепровья // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2004. – Вип. 12, т. 1. – С. 13–18.
3. Бригадиренко В. В. К фауне охраняемых насекомых Днепропетровской области // Рідкісні та зникаючі види комах і концепції Червоної книги України. – К. : УЕТ, 2005. – С. 6–8.
4. Бригадиренко В. В. Шляхи оптимізації фауни безхребетних тварин в умовах урбоекосистем м. Дніпропетровськ // Питання степового лісознавства. – Д. : ДНУ, 2007. – Вип. 11. – С. 140–148.
5. Кабиров Р. Р. Разработка и использование многокомпонентной тест-системы для оценки токсичности почвенного покрова городской территории / Р. Р. Кабиров, А. Р. Сагитова, Н. В. Суханова // Экология. – 1997. – № 6. – С. 31–37.
6. Кононенко С. В. Биоразнообразие и оценка состояния микрофауны промышленных экосистем Днепропетровска // Сучасні проблеми біології, екології та хімії. Матер. II Міжнар. конф. – Запоріжжя : ЗНУ, 2009. – С. 46–47.
7. Кононенко С. В. Ґрунтові безхребетні як біоіндикатори забруднення навколишнього середовища в умовах міста Дніпропетровськ / С. В. Кононенко, А. Д. Штирц // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. Матер. V Міжнар. конф. – Д. : ДНУ, 2009. – С. 154–155.
8. Кузнецова Л. В. Беспозвоночные животные как биоиндикаторы состояния окружающей среды в Москве / Л. В. Кузнецова, Д. А. Криволуцкий // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосквья. – М. : Наука, 1982. – С. 54–57.

9. **Кульбачко Ю. Л.** Стан структурної організації безхребетних тварин підстилки степових лісів в умовах промислового забруднення: Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.16 – Екологія. – Д., ДНУ, 1999. – 19 с.
10. **Пахомов О. Є.** Концепція системи заходів з охорони навколишнього природного середовища Дніпропетровської області на 2005–2015 роки / О. Є. Пахомов, В. В. Бригадиренко // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2005. – Вип. 13, т. 1. – С. 211–224.
11. **Пилипенко А. Ф.** Влияние антропогенных факторов на почвенных беспозвоночных пойменных биотопов нижнего течения реки Самары / А. Ф. Пилипенко, В. Г. Надворный // Биогеоценологические особенности лесов Присамарья и их охрана. – Д. : ДГУ, 1981. – С. 166–173.
12. **Слинько В. О.** Екоморфична структура карабідофауни навколоводних амфіценозів Дніпропетровської області / В. О. Слинько, В. В. Бригадиренко // Екологія та ноосферологія. – 2009. – Т. 20, № 4. – С. 32–39.
13. **Фали Л. І.** Стафілініди (Coleoptera, Staphylinidae) Тунельної балки м. Дніпропетровськ // Биоразнообразие и роль зооценоза в естеств. и антропоген. экосистемах. Матер. II Междунар. научн. конф. – Д. : ДНУ, 2003. – С. 173–175.
14. **Фали Л. І.** Стафілініди (Coleoptera, Staphylinidae) як компонент герпетобію лісових екосистем Присамар'я Дніпровського // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д. : ДНУ, 2005. – Вип. 9 (34). – С. 138–144.
15. **Червона книга** Дніпропетровської області (тваринний світ) / За ред. О. Є. Пахомова. – Д. : Новий друк, 2011. – 488 с.
16. **Whittaker R. H.** The design and stability of plant communities // Unifying Concepts in Ecology. – Hague : Wageningen, 1975. – P. 169–181.

Надійшла до редколегії 17.02.2012

УДК 579.61:616-078

Є. С. Воробей, О. С. Воронкова, А. І. Вінніков

Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара

БАКТЕРІАЛЬНІ БІОПЛІВКИ. QUORUM SENSING – «ВІДЧУТТЯ КВОРУМУ» У БАКТЕРІЙ В БІОПЛІВКАХ

Наведено дані про біоплівки, їх структуру та властивості, особливості формування та взаємодії мікроорганізмів у плівці. Розкрито питання відкриття та вивчення біоплівок, показано значущість біоплівок у медичній і клінічній мікробіології. Наведені дані дозволяють інтерпретувати біоплівку як форму існування нормальної мікрофлори організму. Для обміну інформацією в межах біоплівки між окремими клітинами одного або різних видів бактерії використовують сигнальні молекули системи Quorum sensing. Координація різних видів активності бактеріальних клітин у складі біоплівок забезпечує їм значні переваги: у біоплівках бактерії виявляються захищеними від дії захисних факторів господаря та антибактеріальних препаратів.

Е. С. Воробей, О. С. Воронкова, А. И. Винников

Днепропетровский национальный университет им. Олесь Гончара

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ БИОПЛЕНКИ. QUORUM SENSING – «ЧУВСТВО КВОРУМА» У БАКТЕРИЙ В БИОПЛЕНКАХ

Представлены данные о биопленках, их структуре и свойствах, особенностях формирования и взаимодействия микроорганизмов в пленке. Раскрыты вопросы открытия и изучения биопленок, показано значение биопленок в медицинской и клинической микробиологии. Представленные данные позволяют интерпретировать биопленку как форму существования нормальной микрофлоры организма. Для обмена информацией в пределах биопленки между отдельными клетками одного или разных видов бактерии используют сигнальные молекулы системы Quorum sensing. Координация различных видов активности бактериальных клеток в составе биопленок обеспечивает им значительные преимущества: в биопленках бактерии оказываются защищенными от действия защитных факторов хозяина и антибактериальных препаратов.

E. S. Vorobey, O. S. Voronkova, A. I. Vinnikov

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

BACTERIAL BIOFILMS. BACTERIA QUORUM SENSING IN BIOFILMS

Data on biofilms, their structure and properties, peculiarities of formation and interaction between microorganisms in the film are presented. Information on discovery and study of biofilms, importance of biofilms in the medical and clinical microbiology are offered. The data allow to interpret biofilm as a form of existence of human normal microflora. For the exchange of information within the biofilm between the individual cells of the same or different species bacteria use the signal molecules of the Quorum sensing system. Coordination of bacterial cells activity in the biofilms gives them significant advantages: in the biofilms bacteria are protected from the influence of the host protective factors and the antibacterial drugs.

Вступ

Понад 150 років тому Роберт Кох розробив метод чистої культури для виділення індивідуальних штамів бактерій. Ці підходи донині широко використовуються в мікробіології, однак ріст окремих клітин планктонних (вільноплаваючих) бактерій у середовищі, багатому на поживні речовини, істотно відрізняється від їх існування у природних умовах або в організмі людини. Зазвичай планктонний фенотип бактерій зустрічається лише транзиторно й у мінімальній кількості, тоді як переважно бактеріальні популяції являють собою біоплівки – полімікробні фіксовані співтовариства мікроорганізмів, вбудовані до синтезованого ними полімерного матриксу [5].

У 1978 р. сформулювали загальну теорію існування біоплівок, згідно з якою більшість бактерій ростуть у замкнених матрицях – біоплівках, прикріплених до поверхонь будь-яких екосистем, забезпечені живленням і містять воду. Суттєво, що ці просторово пов'язані з поверхнею бактеріальні клітини значно відрізняються від своїх планктонних (вільноплаваючих) двійників [26].

Сьогодні більшістю мікробіологів визнано, що значна кількість мікроорганізмів у природних і штучно створених середовищах існує у вигляді структурованих, прикріплених до поверхні угруповань – біоплівок [20]. Біоплівка – мікробне угруповання, що характеризується клітинами, прикріпленими до поверхні або одна до одної, замкненими в матрикс синтезованих ними позаклітинних полімерних речовин. Вони демонструють зміну фенотипу, що виражається зміною параметрів зростання та експресії специфічних генів [21]. Плівка включає зазвичай 15–20 % бактеріальної маси, що міцно прикріпилася до тієї чи іншої поверхні, і 80–85 % захисного матриксу, який знижує ступінь впливу антибіотиків і антисептиків на мікрокультури-мішені в десятки, сотні і навіть тисячі разів [1].

Біоплівки – рухливі, безперервно мінливі гетерогенні угруповання [22], що можуть складатися з одного виду бактерій чи грибів або, частіше, можуть бути полімікробними (наприклад, містити численні різноманітні види мікроорганізмів). Біоплівки можна охарактеризувати як бактерії, вбудовані у товстий слизовий шар, який складається з цукрів і протеїнів. Цей плівковий бар'єр захищає мікроорганізми від зовнішнього впливу [2]. Мікроорганізми, які входять до складу біоплівки, існують у двох формах: фіксованої до поверхні та планктонної, вільноплаваючої, що є субстратом поширення інфекції з її первинного локусу [19].

Здатність бактерій формувати біоплівки – істотний чинник патогенності. Біоплівки – фізичні структури з унікальними характеристиками, утворені пов'язаними з поверхнями мікробними угрупованнями. Утворення біоплівок – одна з основних стратегій, що підвищує виживання бактерій у навколишньому середовищі, у тому числі в організмі господаря. Здатність мікроорганізмів існувати у складі біоплівок створює великі труднощі, тому що при цьому значно підвищується стійкість бактерій до антибактеріальних і дезинфікуючих засобів, впливу несприятливих факторів середовища (таких як низькі або високі значення pH , висока осмотична сила та інші фактори, а також дії імунного захисту організму-господаря). Утворення бактеріальних біоплівок на імплантованому обладнанні (наприклад, катетерах, штучних клапанах серця, лінзах тощо) спричинює розвиток низки важких хронічних захворювань, які надзвичайно складно лікуються [17]. Мікробні біоплівки відповідальні за етіологію та патогенез багатьох гострих і, особливо, хронічних бактеріальних інфекцій у людини. У природних екосистемах біоплівка – незмінно багатовидове мікробне угруповання, де кожний мікроорганізм перебуває у власній мікроніші в єдиному матриксі біоплівки [3].

Вивчення екологічних закономірностей виникнення та розвитку мікробних угруповань (біоплівки) у перспективі є ключовим моментом подальшого розвитку медичної мікробіології [3]. Мета цієї статті – узагальнити відомості про структуру бактеріальних біоплівок, їх формування та функціонування.

Процес формування біоплівки

Утворення біоплівок – складний комплексний динамічний процес, що складається з декількох етапів: адгезії клітин на поверхні та перерозподілу клітинної маси; активного поділу клітин для створення клітинних кластерів; утворення екзополімерного слизового матриксу [7]. Формування біоплівок слід розглядати як спосіб адаптації бактерій до особливих зовнішніх впливів, таких як розпізнання мікробами відповідних ділянок приєднання до субстрату, оцінка складу живильного середовища та зміна його кислотності, наявність антибіотиків тощо. Коли бактерії переходять у режим росту у складі біоплівки, відбуваються значні зміни експресії десятків бактеріальних генів відповідно до стадії розвитку колонії [8]. У результаті досліджень встановлено, що:

- ключовим моментом, без якого неможливе утворення мікробної біоплівки, виступає процес адгезії мікроорганізму до доступної для подальшої колонізації поверхні;
- біоплівки формуються в декілька етапів;
- біоплівки вимагають міжклітинної передачі сигналів;
- транскрибують гени, відмінні від планктонних клітин [3].

Найчастіше мікроорганізми існують у вигляді мас, що вільно плавають, або одиничних колоній. Проте в нормальних умовах більшість мікроорганізмів прагне прикріпитися до поверхні й, у кінцевому рахунку, утворити біоплівку.

У міру розмноження бактерій вони більш міцно прилипають до поверхні, диференціюються, обмінюються генами, що забезпечує їх виживання [2]. Адгезія мікроорганізмів залежить від досить великої кількості змінних, таких як вид мікроорганізму, фізичні та хімічні властивості поверхні, низки екологічних факторів, продуктів експресії певних генів тощо [3]. Після незворотної адгезії популяція мікроорганізму починає інтенсивно проліферувати з утворенням багатоклітинних шарів і рясно синтезувати компоненти екзополімерного матриксу. Це один із ключових моментів утворення біоплівок [28]. Після прикріплення до твердої поверхні клітини розмножуються, утворюючи моношар. Далі окремі клітини (за наявності пілей IV типу) проявляють поверхневу рухливість, у результаті якої мікробні клітини формують так звані мікроколонії. Мікроколонії потім диференціюються, утворюючи зрілу біоплівку. Клітини у цих структурах упаковуються в позаклітинні полісахаридні матриці [11].

Перші бактерії біоплівки, що закріпилися на ділянці субстрату, полегшують закріплення інших як шляхом експресії спеціальних білків адгезії, так і через побудову згаданої вище «матриці» позаклітинних полімерних речовин, що зміцнюють біоплівку. Під час закріплення на субстраті бактерії випускають сигнальні молекули, приваблюючи нові бактерії до зростаючої біоплівки, що стимулює подальший розподіл вже закріплених у ній бактерій. Інакше кажучи, після закріплення початкової колонії плівка зростає внаслідок поділу її складових та їх «рекрутування» з навколишнього середовища [8].

Потенціал зростання будь-якої бактеріальної біоплівки обмежений кількістю живильних речовин у навколишньому середовищі, їх доступністю для клітин, що містяться всередині біоплівки, і можливістю видалення продуктів метаболізму. Крім того, існує гідродинамічний оптимум швидкості потоку навколишнього середовища,

який в ідеальному випадку прискорює зростання біоплівки за рахунок оптимізації швидкості надходження живильних речовин і видалення екзометаболітів, а в разі більшої швидкості – викликає ерозію зовнішніх шарів біоплівки.

Після остаточного дозрівання у біоплівці встановлюється оптимальна швидкість росту та загибелі клітин, фізіологічна кооперативність і метаболічна ефективність, які забезпечують оптимальні умови для функціональної координації, у результаті чого створюється тривимірна структура, багато в чому подібна до такої еукаріотичних тканин. Не випадково у спеціальній літературі дослідники образно вживають терміни «п'ята тканина» або «невидимий орган» відносно всього мікробного співтовариства, що населяє людину [3].

Будова біоплівок

Застосування конфокальної сканувальної лазерної мікроскопії для дослідження біоплівок радикально змінило сприйняття їх структурних і функціональних особливостей. Цей метод дав можливість досліджувати біоплівки *in situ* без обмежень, з якими стикається електронна мікроскопія, хоча і за нижчого збільшення. За допомогою конфокальної сканувальної лазерної мікроскопії показано, що біоплівки – неструктурно-гомогенні моношари мікробних клітин на поверхні. Скоріше вони можуть бути описані як гетерогенні у часі та просторі структури, однак основна структура спільноти універсальна, з деякими незначними варіаціями [21].

Одного разу стійко приєднавшись, бактерії починають утворювати екзополісахаридний навколишній матрикс, відомий як позаклітинна полімерна речовина (extracellular polymeric substance). Це запобіжний матрикс або «слиз» (EPS-matrix) [2]. Цей матрикс складається із суміші полісахаридів, що виділяються до навколишнього середовища (екзополісахариди), білків, нуклеїнових кислот, інших речовин. Бактеріальні екзополісахариди – головний компонент матриксу біоплівки, який деякі автори називають також глікокаліксом або слизовим чохлом. Основний його компонент – зв'язана вода [3]. Подібно міжклітинному матриксу тканин тварин, мікробний матрикс також включає фібрилярні елементи. Схожість між тваринним і мікробним матриксом доповнюється спільністю деяких хімічних компонентів (прикладом служать сіалові кислоти) [12]. Всі біоплівки високогідратовані, деякі до 73 % складаються з позаклітинного матеріалу, включаючи водні канали та екзополісахариди. У більшості видів екзополісахаридний матрикс складається з альгінату, будучи переважно аніонним. Матрикс – тривимірна структура, яка оточує, закріплює та захищає прикріплені до різних поверхонь мікроколонії бактерій [3].

Матрикс розділений каналами, наповненими водою, а також має порожнини. Через канали транспортуються живильні речовини та проходять конвективні потоки кисню від зовнішніх до внутрішніх частин біоплівки, одночасно з цим виводяться метаболіти бактеріальних клітин [25]. Пори та канали, що пронизують усю біоплівку – дуже важлива частина її структури. Образно їх можна порівняти з кровоносною системою біоплівки [3].

Роль матриксу у біоплівках

Мікроорганізми синтезують і виділяють запобіжний матрикс, за допомогою якого біоплівки приєднуються до живої та неживої поверхні [27]. Матрикс відіграє величезну роль: забезпечує щільне прикріплення колонії до поверхні; служить середовищем для передачі сигнальних молекул; робить можливим вертикальне тривимірне зростання колонії, виконуючи роль своєрідного каркаса; утворює канали, по яких

відбуваються постійний транспорт живильних речовин і виведення продуктів життєдіяльності мікроорганізмів із колонії, виконує захисну функцію [4].

Як «функціональний орган» мікробної колонії матрикс мікроорганізмів виконує такі функції (належать до надклітинного рівня організації).

1. *Структуротвірна функція.* Завдяки матриксу колонія складається, строго кажучи, не з одиночних клітин, а з субколоніальних асоціацій, які зустрічаються й у грампозитивних, й у грамнегативних бактерій (у тому числі патогенних видів обох цих груп, і особливо привертають увагу при електронномікроскопічному спостереженні капсульованих бактерій, наприклад, *Клебсіел*). До структури колоній відносять також порожні трубочки з позаклітинних полісахаридів та інших біополімерів – мікроканали для транспорту речовин (наприклад, у колоніях *Pseudomonas aeruginosa*). Крім цього, через подібні трубочки мігрують клітини колоній, зазвичай у вигляді дрібних *L*-форм [12].

2. *Захисна (протекторна) функція.* Обволікаючий клітини матрикс виступає як буферне внутрішнє середовище колонії, що оберігає окремі клітини та всю колонію від несприятливих впливів іззовні (висихання, нагрівання чи охолодження, атака гідролітичних ферментів тощо). Полісахаридні та пептидні компоненти матриксу, зокрема, включають ряд кріо-, термо- та ксеропротекторів [12]. Біоплівки істотно підвищують толерантність мікроорганізмів, розміщених у її матриксі, до імунної системи господаря, антимікробних агентів і стресів (наприклад, обмеження кисню чи живлення). Толерантність може сприяти повній резистентності до факторів, які могли б легко знищити цих самих мікробів у разі їх зростання у незахищеному, планктонному стані [2].

3. *Комунікативна функція.* До матриксу виділяються та з нього поширюються екзометаболіти та продукти автолізу клітин, включаючи хімічні сигнальні речовини, у тому числі ті, які слугують для оцінки щільності власної популяції. У ряді випадків сигнальні речовини присутні у супернатанті мікробної культури лише в незначних концентраціях, оскільки затримуються в матриксі – місці виконання своїх функцій. Необхідно підкреслити, що багато видів бактерій зберігають надклітинну організацію та, відповідно, позаклітинний матрикс й у разі культивування на рідких середовищах [12].

Способи захисту бактерій за допомогою біоплівок

Блокування – простий шлях, у результаті якого позаклітинний полісахаридний матрикс захищає мікробів, – запобігання глибокому проникненню до матриксу біоплівки великих молекул (наприклад, антитіл) і клітин, що викликають запалення. Зріла біоплівка може також служити дифузним бар'єром для таких дрібних молекул як антимікробні агенти [23].

Взаємний захист – інша унікальна властивість полімікробних біоплівок – сукупні захисні властивості, яких бактерії різних видів набувають унаслідок обміну генами або внаслідок виділення до середовища відповідних факторів. Так, антибіотикорезистентні бактерії здатні виділяти захисні ензими або антибіотикозв'язувальні протеїни, які можуть захищати сусідні антибіотикочутливі бактерії у біоплівці [22]. Також вони можуть передавати іншим бактеріям гени, відповідальні за антибіотикорезистентність (навіть іншим видам бактерій) [30]. Специфічні характеристики EPS біоплівок, властиві одному виду бактерій, можуть відігравати суттєву роль у здатності інших видів приєднуватися та вбудовуватися до існуючих біоплівок [24].

Бездіяльність (нерухомі бактерії) – утворення метаболічно нерухомих (неактивних) субпопуляцій. Для того, щоб антибіотик подіяв на бактерії, останні повинні бути метаболічно активними, тому неактивні бактерії у біоплівках практично не піддаються дії антибіотиків, які знищують зазвичай активні бактерії [22].

Кворум-системи мікроорганізмів

Незважаючи на те, що проблема утворення біоплівки сапрофітними та умовно-патогенними мікроорганізмами в умовах *in vivo* до кінця не з'ясована, незаперечно доведено зв'язок цього феномену з проявом соціальної поведінки бактерій, що отримав назву «відчуття кворуму» [2]. Поняття «відчуття кворуму» (Quorum sensing) запропоноване в 1994 році. Воно означає сприйняття клітинами змін середовища, які настають при досягненні бактеріальною культурою деякої граничної чисельності, та реакцією на ці зміни [9].

Quorum Sensing (QS) – особливий тип регуляції експресії генів бактерій, що залежить від щільності їх популяції [17]. QS-системи містять два обов'язкові компоненти: низькомолекулярний регулятор (аутоіндуктор), який легко дифундує через клітинну мембрану, та рецепторний регуляторний білок, з яким аутоіндуктор (AI) зв'язується [16]. У міру того як популяція бактерій зростає і досягає критичного рівня, AI накопичуються до необхідного порогового значення та взаємодіють із відповідними регуляторними білками, що викликає різку активацію (індукцію) експресії певних генів бактерій. За допомогою AI здійснюється комунікація бактерій – передача інформації між окремими клітинами бактерій, що належать до одного і того ж або до різних видів, родів і навіть родин; тому сигнальні молекули вважають «словами» у цій своєрідній «мові» бактерій [17].

Для підтримання кворумної сигналізації бактерії постійно виробляють специфічні сигнальні молекули, які виділяють у зовнішнє середовище. Олігопептиди є такими сигнальними молекулами у грампозитивних бактерій, N-ацилгомосерин лактони – у грамнегативних бактерій [8].

Численні дослідження останніх років показали, що мікроорганізми, включаючи пробіотичні бактерії, синтезують і розпізнають широкий спектр аутоіндукторів різної хімічної природи. Відомі також потенційні аутоіндуктори пробіотичних бактерій: лактони; пептидні феромони; індуктори AI типу, включаючи фуранони; летючі жирні та інші органічні кислоти; певні групи ферментів (лактонази, глікозидази, оксидази); стресові білки; білки та пептиди, що імітують сигнальні молекули еукаріотичних клітин; деякі амінокислоти (глутамат, бета-аланін); вітаміни (біотин); аміни (гістамін, серотонін) і поліаміни (спермін, спермідин); деякі ліпополісахариди (пептидоглікан, ліпoteйхоева кислота); антимікробні агенти (бактеріоцини, мікроцини, оксид нітрогену, активні форми кисню); лектини; біосурфактанти [10].

Механізм роботи QS заснований на складному ієрархічному регулюванні цільових локусів геному бактеріальної клітини. При цьому регулювання здійснюється на різних рівнях впливу: транскрипційному, трансляційному, посттрансляційному. На конкретний клітинний сигнал клітини в популяції відповідають специфічним відгуком. Зараз відомо, що клітинно-клітинні взаємозв'язки впливають на внутрішньо-популяційне диференціювання, експресію генів вірулентності, регулюють ростові процеси, характер і напрямок рухливості (таксис), а також бактеріальний апоптоз і токсиноутворення [29]. Принцип дії механізму полягає в активації транскрипції специфічних генів при досягненні порогового рівня зв'язування білка-активатора транскрипції (LuxR) із низькомолекулярним аутоіндуктором. Описаний механізм опосередковує давно відомий феномен більшої швидкості росту культур мікроорганізмів при великих значеннях посівної дози [14].

QS регулює важливий процес перемикання фенотипу бактеріальної клітини з планктонної форми на сесильну. Це необхідний етап утворення біоплівки для біологіч-

но вигідного паразитування макроорганізму. На початку інфекційного процесу першорядна мета патогену – проникнення та адгезія у тканинах макроорганізму. При цьому, як зазначалося вище, ресурси клітини спрямовані на біосинтез джгутиків і специфічних білків – адгезинів. Однак компоненти фімбацій і джгутиків, білки адгезинів є сильними імуногенами, вони стимулюють також утворення інтерлейкінів. Відповідно для подальшого виживання популяції всередині інфекційного вогнища утворення джгутиків і систем адгезії буде біологічно не вигідним. Тому на етапі дозрівання біоплівки QS інгібує утворення джгутиків і адгезинів. Аналогічним чином відбувається зворотний процес – утворення рухомих форм клітин у біоплівці або вивільнення цілого кластера клітин (detachment cell) для колонізації навколишнього субстрату [7].

Уперше QS регуляцію виявили на початку 1970-х років у морської бактерії *Vibrio fischeri*. Здатність цієї бактерії до біюмінесценції зумовлюється синтезом люциферази, кодованої lux опероном (lux CDABE). Біюмінесценція спостерігається тільки за високої щільності популяції бактерій (до 10^{11} клітин/мл) [17].

Вочевидь, при досягненні в мікробному угрупованні критичної чисельності опортуністичних мікроорганізмів QS-система стимулює посилення адгезивних властивостей потенційного збудника та ініціює синтез факторів патогенності, що надалі визначає розвиток інфекційного процесу [2].

Реакції кворум-сенсингу у грампозитивних мікроорганізмів

Грампозитивні бактерії зазвичай здійснюють комунікації, використовуючи олігопептидні сигнальні молекули. Передача сигналів у більшості випадків включає двокомпонентний механізм фосфорилування. Як правило, стан кворуму досягається при переході популяції клітин у стаціонарну фазу росту. Саме в цей час виявляються сигнальні молекули, які опосередковують міжклітинні контакти. Загальну схему комунікацій грампозитивних бактерій можна уявити таким чином: спочатку у клітині синтезується попередник, який, модифікуючись, перетворюється на зрілий олігопептид. Останній екскретується назовні експортером. Молекули олігопептиду накопичуються в міжклітинному просторі у міру того, як росте щільність бактеріальних клітин. Двокомпонентна сенсорна кіназа, що пронизує мембрану, розпізнає сигнал і здійснює його передачу до клітини у процесі каскадного фосфорилування. У клітині олігопептид взаємодіє з цільовим геном (генами) [9].

Реакції кворум-сенсингу у грамнегативних мікроорганізмів

У понад 450 видів грамнегативних бактерій виявлено кворум-залежні системи, в яких сигнальними молекулами служать різні ацилгомосеринлактони. Загальну схему комунікацій грамнегативних бактерій можна подати таким чином: у системі кворум-сенсингу грамнегативних бактерій білки родини Lux I виступають аутоіндукторними синтазами та каталізують формування специфічних ацилгомосеринлактонних аутоіндукторних молекул. Аутоіндуктори вільно дифундують через мембрану та акумулюються у міру збільшення щільності клітин. Білки родини Lux R пов'язують споріднені їм аутоіндуктори при досягненні досить високої концентрації сигнальних молекул. Комплекс Lux R-аутоіндуктор зв'язується із промотором цільових генів, запускаячи їх транскрипцію [9].

Висновки

Існування бактерій всередині біоплівок забезпечує їм багато переваг порівняно з ізольованими клітинами. Для практичної медицини особливо важливо, що бактерії у

біоплівках мають підвищене виживання за присутності агресивних речовин, факторів імунного захисту та антибіотиків [19]. Біоплівки продукують екзополімер, який фізично захищає бактеріальні клітини від бактеріофагів, антитіл, фагоцитів, затримує та уповільнює проникнення антибіотиків. Причому додавання до біоплівок аміноглікозидів (у випадку *P. aeruginosa*), амоксициліну та кліндаміцину (для *Lactobacillus acidophilus*), ципрофлоксацину або метронідазолу (для *E. coli*), еритроміцину або метронідазолу (для *Gardnerella vaginalis*) у максимальних концентраціях, що можуть бути створені, зумовлює те, що спочатку більшість бактеріальних клітин гине, однак надалі, щоб викликати загибель тих клітин, які вижили, концентрацію відповідного антибіотика необхідно підвищити в 100–1 000 разів, що у клінічних умовах неможливо. Тому немає нічого дивного в тому, що антибіотикотерапія часом безсила перед цими інфекціями [18].

У даний час триває інтенсивне вивчення причин такої стійкості до антибіотиків у бактерій біоплівок. В основі підвищеного виживання лежать властивості клітин і позаклітинного матриксу. Стійкість, зумовлену властивостями клітин біоплівок, пов'язують зі зменшенням їх вільної поверхні за рахунок контактів одна з одною та формуванням бактерій, які отримали назву «персистери». Персистери перебувають у стані повної стійкості практично до всіх препаратів [19]. Персистери – альтруїстичні клітини, що виникають на стаціонарній фазі росту. Вони метаболічно неактивні та забезпечують виживання материнської популяції за присутності летальних для всіх клітин факторів [7]. Дію всіх механізмів стійкості бактерій, по суті, можна звести до одного явища – запобігання взаємодії антибіотика з його мішенню (за рахунок змін самих мішеней або за допомогою синтезу ферментів, що нейтралізують антибіотики). Толерантність опосередкована здатністю мікробної клітини виживати за присутності антибіотика за рахунок уповільнення метаболізму та «вимкнення» основних біологічних процесів клітини. Антибіотики ефективно проявляють свою дію відносно клітин, які інтенсивно поділяються, з високим рівнем синтетичних процесів. А коли клітина перебуває у стадії фізіологічного спокою («клітинного анабіозу»), антибактеріальний засіб не здатний виявити повною мірою свою біохімічну функцію [7].

Персистери не ростуть та не поділяються, що зумовлює перебування хромосоми та білкових систем реплікації, репарації та транскрипції в інтактному стані. Білки персистерів вимикають роботу всіх мішеней антибіотиків, чим опосередковують мульти толерантність (MDT, multi-drug tolerance). Отже, бактерицидні антибіотики відносно персистерів здійснюватимуть тільки бактеріостатичний ефект [7].

На даний момент з утворенням біоплівки пов'язують особливості перебігу інфекційного процесу при пневмонії, ангіогенному сепсисі, уроінфекціях, інфекційному ендокардиті, муковісцидозі, хронічному бактеріальному простатиті, періодонтиті, гострому середньому отиті. Серед збудників, що утворюють біоплівки, найбільше клінічне значення мають *P. aeruginosa*, *S. aureus*, *K. pneumoniae*, коагулазонегативні стафілококи (CNS), *Enterococcus spp.*, *Candida spp.* [13].

Розробка препаратів, що пригнічують сигнали «почуття кворуму», має відношення до біоплівок, які утворюються в організмі людини під час інфекційного процесу. Це абсолютно нормальний процес не тільки для більшості індигенних штампів, а і для багатьох патогенних бактерій (клебсіел, стафілококів, пневмококів, стрептококів). Так вони рятуються від дії антибіотиків (які, до речі, самі можуть стимулювати утворення біоплівок), а визначення часу переходу до стану біоплівки здійснюється за «почуттям кворуму» – реакцією на концентрацію специфічних регуляторних пептидів [15].

Необхідно відзначити, що терапевтична ефективність багатьох антибіотиків істотно знижується в тих випадках, коли потрібна висока проникна здатність антибіотика, наприклад, при лікуванні інфекцій центральної нервової системи, остеомієліту, ендокардиту, при різних інфекціях, що супроводжуються утворенням біоплівки. Утворення біоплівки – одна з основних умов виживання бактерій у навколишньому середовищі. За даними Національного інституту здоров'я США, понад 60 % усіх мікробних інфекцій людини викликані біоплівками [18].

Останніми роками з'являються висловлювання про кінець ери антибіотиків. Сумніву підлягає не стільки сам принцип можливості лікування інфекційних хвороб шляхом впливу на збудника, скільки можливість подолання бактеріальної резистентності. Як основний аргумент зазвичай посиляються на можливість і навіть неминучість розвитку резистентності у мікроорганізмів до будь-яких антибактеріальних препаратів [14]. Форма існування мікроорганізмів у вигляді біоплівки – еволюційно вигідний спосіб надклітинної організації патогенних, умовно-патогенних прокаріотів при паразитуванні в макроорганізмі. На сьогодні біоплівкоутворення шпитальними штамами бактеріями – серйозна загроза для практичної охорони здоров'я. Особливого значення це набуває у відділеннях інтенсивної терапії, хірургічних стаціонарах, оскільки утворення біоплівки – причина виникнення важких катетер- і вентиляторасоційованих внутрішньолікарняних інфекцій, сепсисів, пневмоній і летальних випадків. Великі економічні втрати пов'язані з неефективною антибіотикотерапією інфекцій, що супроводжуються утворенням біоплівки [7].

Відкриття феномену соціального поведіння бактерій, що одержав назву «відчуття кворуму» (Quorum sensing), і розшифрування в 2000–2003 рр. структури хімічних агентів міжклітинної комунікації стимулювали пошук і розробку принципово нових антибактеріальних препаратів [6]. У зв'язку з цим розробляються нові підходи до ідентифікації та вивчення біоплівки. Це, перш за все, генотипування, засноване на детекції специфічних генів. Ведеться розробка нових антибіотиків, зміна тактики антибіотикотерапії, а також пошук інгібіторів кворуму бактерій у біоплівці [7].

Бібліографічні посилання

1. **Андреев И. Л.** Человек и бактериальный мир: проблемы взаимодействия // Вестник Российской академии наук. – 2009. – Т. 79, № 1. – С. 41–49.
2. **Афиногенова А. Г.** Микробные биопленки РАН: состояние вопроса / А. Г. Афиногенова, Е. Н. Даровская // Травматология и ортопедия России. – 2011. – № 3. – С. 119–125.
3. **Белобородова Н. В.** Микробные биопленки / Н. В. Белобородова, И. Т. Байрамов // Гнойно-септические заболевания у детей. Матер. V Московской конф. с участием регионов России и стран СНГ. – М.: НЦ ССХ им. А. Н. Бакулева РАМН, 2009. – С. 7–38.
4. **Белобородова Н. В.** Влияние комбинации кларитромицина с имипенемом на формирование микробной биопленки *Pseudomonas aeruginosa* / Н. В. Белобородова, И. Т. Байрамов, Д. О. Миленин // Инфекции в хирургии. – 2010. – Т. 8, № 2. – С. 71–74.
5. **Вознесенский Н. А.** Биопленки – терапевтическая мишень при хронических инфекциях // Пульмонология и аллергология. – 2008. – № 3. – С. 56–64.
6. **Гинцбург А. Л.** «Quorum sensing» или социальное поведение бактерий / А. Л. Гинцбург, Т. С. Ильина, Ю. М. Романова // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 2003. – № 5. – С. 86–93.
7. **Гостев В. В.** Бактериальные биопленки и инфекции / В. В. Гостев, С. В. Сидоренко // Журнал инфектологии. – 2010. – Т. 2, № 3. – С. 4–15.
8. **Громова О. А.** Молекулярные механизмы разрушения бактериальных пленок при топическом применении аскорбиновой кислоты / О. А. Громова, И. Ю. Торшин, Е. А. Гарасько // Гигиена. – 2010. – Т. 12, № 6. – С. 12–17.

9. **Грузина В. Д.** Коммуникативные сигналы бактерий // Антибиотики и химиотерапия. – 2003. – № 48. – С. 32–39.
10. **Інформаційні комунікації мікроорганізмів** / Г. М. Кременчукський, Д. О. Степанський, Л. Г. Юргель та ін. // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – 2010. – Вип. 10, т. 1. – С. 66–70.
11. **Морозова Н. С.** Дезинфектологические аспекты проблемы борьбы с биопленкой / Н. С. Морозова, В. Ф. Мариевский // Профілактична медицина (епідеміологія, мікробіологія, вірусологія, паразитологія, інфекційні хвороби). – 2009. – № 2. – С. 3–7.
12. **Олескин А. В.** Колониальная организация и межклеточная коммуникация у микроорганизмов / А. В. Олескин, И. В. Ботвинко, Е. А. Цавкелова // Микробиология. – 2000. – Т. 69, № 3. – С. 309–327.
13. **Пронина Е. А.** Формирование бактериальных биопленок под воздействием электромагнитного излучения / Е. А. Пронина, И. Г. Швиденко, Г. М. Шуб // Фундаментальные исследования. – 2010. – № 10. – С. 40–45.
14. **Структурно-функциональная** характеристика бактериальных биопленок / Т. А. Смирнова, Л. В. Диденко, Р. Р. Азизбекян и др. // Микробиология. – 2010. – Т. 79, № 4. – С. 435–446.
15. **Суворов А. В.** Гонки с микробами: наши шансы // Природа. – 2011. – № 5. – С. 13–24.
16. **Тодосійчук Т. С.** Підвищення стійкості мікробних патогенів як фактор розробки нових антисептиків / Т. С. Тодосійчук, Т. І. Стрелець, С. В. Конопацька // Наукові вісті Нац. техн. ун-ту України «Київський політехнічний інститут». – 2011. – № 3. – С. 90–97.
17. **Хмель И. А.** Quorum Sensing регуляция экспрессии генов – перспективная мишень для создания лекарств против патогенности бактерий / И. А. Хмель, А. З. Метлицкая // Молекулярная биология. – 2006. – Т. 40. – С. 195–210.
18. **Циганенко А. Я.** Достижения та перспективи розвитку антибіотикотерапії гнійно-септичних інфекцій // Експериментальна та клінічна медицина. – 2004. – № 2. – С. 8–11.
19. **Шуб Г. М.** Материалы к элективному курсу «Микробные сообщества» / Г. М. Шуб, И. Г. Швиденко, Е. А. Пронина // Саратовский научно-медицинский журнал. – 2010. – Т. 6, № 2. – С. 245–247.
20. **Ahmer B. M.** Cell-to-cell signalling in *Escherichia coli* and *Salmonella enterica* // Mol. Microbiol. – 2004. – Vol. 52, N 4. – P. 933–945.
21. **Donlan R. M.** Biofilms: Survival mechanisms of clinically relevant microorganisms / R. M. Donlan, J. W. Costerton // Clinical Microbiology. – 2002. – Vol. 15, N 2. – P. 167–193.
22. **Hall-Stoodley L.** Evolving concepts in biofilm infections / L. Hall-Stoodley, P. Stoodley // Cell Microbiol. – 2009. – Vol. 11, N 7. – P. 1034–1043.
23. **Heterogeneity** of diffusion inside microbial biofilms determined by fluorescence correlation spectroscopy under two-photon excitation / E. Guiot, P. Georges, A. Brun et al. // Photochem. Photobiol. – 2002. – Vol. 75, N 6. – P. 570–579.
24. **Liu Y.** Role of *Pseudomonas aeruginosa* biofilm in the initial adhesion, growth and detachment of *Escherichia coli* in porous media / Y. Liu, J. Li // Environ. Scien. Technol. – 2008. – Vol. 42, N 2. – P. 443–449.
25. **Moons P.** Bacterial interactions in biofilms / P. Moons, C. Michiels, A. Aertsen // Crit. Rev. Microbiol. – 2009. – Vol. 35, N 3. – P. 157–168.
26. **O'Toole G.** Biofilm formation as microbial development / G. O'Toole, H. B. Kaplan, R. Kotler // Annu. Rev. Microbiol. – 2000. – Vol. 54. – P. 49–79.
27. **The multiple** signaling systems regulating virulence in *Pseudomonas aeruginosa* / P. Nadal Jimenez, G. Koch, J. A. Thompson et al. // Microbiol. Mol. Biol. Rev. – 2012. – Vol. 76, N 1. – P. 46–65.
28. **Transcriptome** analyses and biofilm-forming characteristics of a clonal *Pseudomonas aeruginosa* from the cystic fibrosis lung / J. Manos, J. Arthur, B. Rose et al. // J. of Med. Microb. – 2008. – Vol. 57. – P. 1454–1465.
29. **Williams P.** Quorum sensing, communication and crosskingdom signalling in the bacterial world // Microbiology. – 2007. – Vol. 153. – P. 3923–3938.
30. **Wolcott R. D.** Regular debridement is the main tool for maintaining a healthy wound bed in most chronic wounds / R. D. Wolcott, J. P. Kennedy, S. E. Dowd // J. Wound Care. – 2009. – Vol. 18, N 2. – P. 54–56.

Надійшла до редколегії 09.03.2012

УДК 504.4:632.2(262.54)

В. О. Демченко

*Міжвідомча лабораторія моніторингу екосистем Азовського басейну
Таврійського державного агротехнологічного університету
та Одеського філіалу Інституту біології південних морів НАНУ*

БАГАТОРІЧНА ДИНАМІКА УЛОВІВ РИБИ В АЗОВСЬКОМУ МОРІ ЗА УМОВ ГІДРОЕКОЛОГІЧНИХ ЗМІН

Наведено аналіз багаторічної динаміки промислових уловів риби в Азовському морі. Визначено три періоди інтенсивного добування рибних ресурсів і вказано причини коливань загального вилову. Загальна тенденція динаміки уловів – значне зменшення щорічного вилову рибних ресурсів. Доведено необхідність упровадження ефективних природоохоронних і управлінських рішень із метою підвищення запасів риби в Азовському морі.

В. А. Демченко

*Межведомственная лаборатория мониторинга экосистем Азовского бассейна
Таврического государственного агротехнологического университета
и Одесского филиала Института биологии южных морей НАНУ*

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА УЛОВОВ РЫБЫ В АЗОВСКОМ МОРЕ В УСЛОВИЯХ ГИДРОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

Представлен анализ многолетней динамики промысловых уловов рыбы в Азовском море. Обозначены три периода изъятия рыбных ресурсов и указаны причины колебаний общего улова. Доказано, что общей тенденцией динамики уловов является значительное уменьшение ежегодного изъятия рыбных ресурсов. Определена необходимость внедрения эффективных природоохранных и управленческих решений с целью повышения запасов рыбы в Азовском море.

V. A. Demchenko

Interdepartmental Laboratory of the Azov Sea Basin Ecosystems Monitoring of Tavria State Agrotechnology University and Odessa Branch of the Institute of Biology of Southern Seas

THE LONG-TERM DYNAMICS OF FISH TAKE IN THE AZOV SEA IN HYDROGEOLOGICAL CONDITIONS CHANGE

The paper analyses the long-term dynamics of commercial fishing in the Azov Sea. Three stages of the fish catch assessed by its volume and causes of significant fluctuations of the total catch were defined. It is shown, that the main trend in the commercial fishing is its significant annual reduction. It is also shown the necessity of implementation of effective nature protective and management measures for increasing fish resources in the Azov Sea.

Вступ

Азовське море характеризується високою мінливістю гідроекологічних процесів природного та антропогенного характеру. У літературі досить докладно описано динаміку абіотичних і біотичних показників, які впливають на рибопродуктивність

моря [1; 5–7]. Для багатьох промислових риб також визначено причини змін їх запасів [2–4; 8; 10]. Накопичена в літературі інформація, тривала статистика уловів і безліч гідроекологічних показників дозволяють виявити певні закономірності та тенденції в обсягах вилову риби в Азовському морі. Відомості щодо обсягів вилову риб в Азовському морі на фоні гідроекологічних змін дають можливість вирішувати певні питання в контексті управління рибними ресурсами. Саме тому сформовані маси даних і проведений аналіз говорять про актуальність результатів досліджень.

Мета цієї роботи – оцінити багаторічну динаміку промислових уловів риби в Азовському морі, з'ясувати основні причини таких змін. Для цього поставлені такі завдання: узагальнити багаторічні показники (1927–2010 рр.) уловів в Азовському морі, визначити основні етапи розвитку рибного промислу в акваторіях моря, встановити причини динаміки уловів у регіоні досліджень.

Матеріал і методи досліджень

Основою для аналізу динаміки уловів були річні обсяги вилову рибних ресурсів в Азовському морі. Фактичний матеріал щодо обсягів уловів риби базується на офіційних виданнях [9; 11–12]. У період з 1996 по 2010 рік використовувалися дані офіційних звітів (форма № 2) Азовської державної рибохорони. Обсяги вилову рибних ресурсів Росією в Азовському морі люб'язно надані співробітниками Інституту аридних зон Південного наукового центру РАН. У таблицях за період із 1991 року наводиться загальний обсяг вилову рибних ресурсів Україною та Росією. До статистичних даних увійшли улови з усіх промислових районів Азовського моря, а також Керченської протоки. Аналіз обсягів вилову ресурсів включає лише рибні ресурси, не включає ракоподібних, молюсків і зостеру. Для узагальнення динаміки уловів використано поліноміальні та лінійні лінії тренду.

Результати та їх обговорення

Улови риби в Азовському морі з 1927 по 2010 рік характеризуються значною динамікою обсягів річного вилову рибних ресурсів (рис.). Максимальні улови відзначені в 1936 році (275 570 т), мінімальні – у 1993 році (5 466 т). Середньорічний вилов усіх промислових видів риб за вказаний період становив $102\,904 \pm 6\,770$ т (табл. 1). Загальна тенденція – значне зменшення річного вилову рибних ресурсів в Азовському морі. Лінійний тренд вказує на рівень річного зниження уловів у розмірі 16,6 тис. т на рік (див. рис.). Наочно динаміку уловів демонструє поліноміальна лінія тренду, яка дає можливість виділити декілька важливих етапів в історії промислу на Азовському морі.

Перший етап інтенсифікації промислу (1927–1951 рр.) характеризується значним збільшенням обсягів вилову за рахунок упровадження нових методів і знарядь лову. У ці роки улови в Азовському морі коливалися від 41 790 до 275 570 т, у середньому вони становили $147\,587 \pm 12\,396$ т. Цей проміжок часу характеризується максимальними уловами за весь період офіційної статистики по Азовському морю. Дані з обсягів вилову риби у 1940-х роках не відображають реальних уловів у зв'язку з воєнними діями.

Виділення другого періоду (1952–1986 рр.) пов'язане з кардинальними гідрологічними змінами в басейні моря, які проявилися у вигляді скорочення прісноводного стоку в море практично удвічі [5]. Це відбулося внаслідок будівництва Цимлянського гідровузла в 1956 р., а потім зарегулювання Кубані. Для цього часу характерна значна нестабільність промислових уловів. Поліноміальна лінія тренду демонструє тенденцію до значного зменшення загальних уловів промислових видів риб (див. рис.). Даний етап характеризується значним коливанням річних уловів промислових видів риб у

межах 34 840–189 860 т (у середньому $118\,113 \pm 6\,079$ т). Головною причиною зниження цього показника стало зарегулювання річок басейну, що спричинило ізоляцію більшості нерестовищ і нестабільність робіт зі штучного відтворення прохідних видів риби. Саме останні у попередній період складали значну частку загальних промислових уловів у Азовському морі.

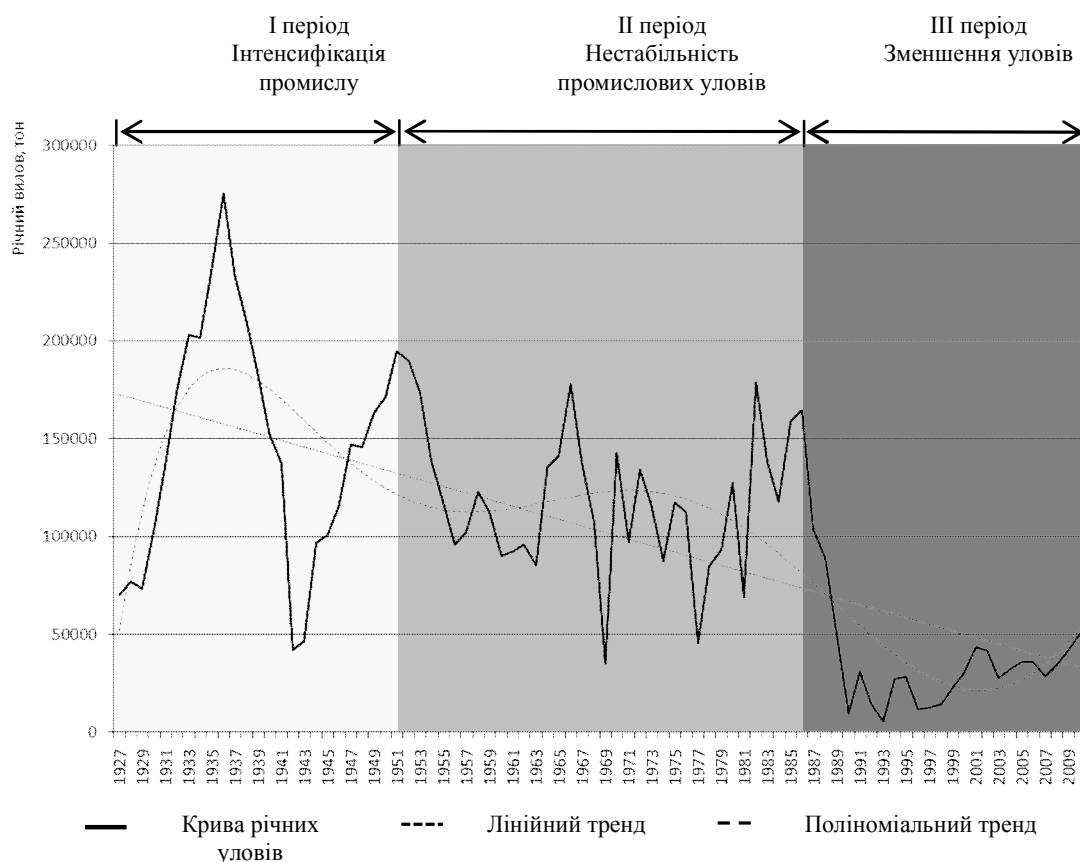


Рис. Багаторічна динаміка річних уловів риби в Азовському морі

Третій етап (1987–2010 рр.) характеризується зменшенням промислових уловів у декілька разів. Показники річного загального вилову в Азовському морі у даний період коливалися в межах 5 466–103 602 т (у середньому $34\,179 \pm 4\,677$ т). Такі низькі обсяги вилучення рибних ресурсів у морі пов'язані з низкою причин, основною серед яких вважається негативний вплив жетелілих організмів на пелагічні види риби (анчоуса та тюльки), які складають основу промислових уловів у морі [13]. Іншими важливими причинами скорочення вилову також стали занепад робіт зі штучного відтворення та розквіт незаконного (браконьєрського) вилову риби. Разом із цим, слід відзначити певну тенденцію останніми роками (2008–2010 рр.) до збільшення обсягу виловленої риби в Азовському морі. Таке збільшення пов'язане, перш за все, зі значним збільшенням запасів основних промислових видів тюльки, анчоуса та бичків.

Досить наочно зміни структури промислової іхтіофауни Азовського моря демонструє порівняння видового складу основних промислових видів. В усі періоди основа промислу (близько 75 %) припадала на 4–5 видів. Для першого періоду характерне домінування тюльки, судака звичайного, ляща звичайного, анчоуса азовського –

79 % загальної кількості вилучених рибних ресурсів. Другий період характеризується домінуванням тюльки (51 %) та бичків (22 %). Улови судака та ляща звичайного значно зменшуються. Для сучасного періоду характерне також переважання в уловах тюльки (45 %), відбувається відновлення чисельності анчоуса. Досить важливу роль у структурі морської іхтіофауни став відігравати далекосхідний акліматизант – піленгас. Після включення його до переліку прісноводних видів риб (1992 р.) він посів важливе місце серед інших промислових видів, а його улови в окремі роки перевищують 10 тис. тонн.

Таблиця

Середні багаторічні обсяги вилучення риби (т) в Азовському морі в різні періоди 1927–2010 рр.

Промисловий вид або група видів	I період 1927–1951 роки	II період 1952–1986 роки	III період 1986–2010 роки	Загальний багаторічний 1927–2010 роки
Тюлька	49 425,2	58 202,1	15 731,7	43 455,5
Бички	10 050,0	24 701,8	3 809,8	14 372,0
Анчоус азовський	11 503,6	11 117,9	6 780,2	9 993,4
Піленгас	–	–	4 559,2	4 559,2
Перкарина чорноморська	2 046,8	2 055,0	42,7	1 723,1
Калкан азовський	6,1	612,6	177,7	311,5
Атерина середземноморська	734,6	615,0	166,5	558,8
Камбала чорноморська	360,0	437,5	39,9	294,1
Барабуля чорноморська	268,8	438,3	19,6	227,8
Кефалі	128,8	60,6	37,3	79,5
Хвосток звичайний	24,8	5,1	2,1	14,7
Ставрида	4,1	50,0	7,1	16,2
Сарган чорноморський	0,1	20,0	2,0	9,6
Шпрот чорноморський	–	–	12,8	12,8
Скумбрія атлантична	–	30,0	–	30,0
Мерланг чорноморський	–	–	2,5	2,5
Судак звичайний	31 800,4	5 747,6	1 570,4	12 307,9
Лящ звичайний	19 521,2	3 150,4	560,3	7 282,6
Плітка звичайна	5 557,6	3 447,3	209,3	3 150,2
Чехоня	3 006,0	1 269,7	132,9	1 461,6
Короп	1 976,0	539,6	120,6	968,5
Оселедець	1 948,8	347,9	44,7	746,1
Севрюга	1 653,8	484,6	149,3	596,3
Осетер	482,3	438,6	325,6	410,0
Сом звичайний	806,0	86,7	12,0	357,6
Щука звичайна	188,1	338,1	103,7	257,6
Рибець	470,8	74,7	6,8	218,6
Білуга чорноморська	299,2	194,2	1,6	175,5
Шемая дунайська	80,0	7,5	–	62,4
Карась сріблястий	–	–	131,3	131,3
Синець	–	310,0	–	310,0
Товстолоб	–	–	5,7	5,7
Риби в цілому	147 587,6	118 113,4	34 179,3	102 904,3

Останніми десятиліттями вплив антропогенних чинників на режим і фауну риб Азовського моря особливо посилюється. Крім гідробудівництва на Дону та Кубані та перерозподілу річкового стоку у середині минулого сторіччя, з'явилися також інші фактори: антропогенне забруднення, втрата нерестовищ, браконьєрство.

Висновки

Негативно на промислову іхтіофауну регіону впливають зарегулювання стоку річок, безповоротне водоспоживання води, інтенсивний промисел. Ці фактори спричинили відсутність можливості природного відтворення більшості прохідних і напівпрохідних риб; підвищення солоності води моря; вселення реброплавів, які впли-

нули на кормові ресурси пелагічних риб; різке зниження чисельності осетрових, судака, калкана тощо. Загальна тенденція динаміки уловів – значне зменшення річного вилову рибних ресурсів в Азовському морі. Лінійний тренд вказує на рівень річного зниження уловів в розмірі 1,6 тис. т на рік у період 1927–2010 років. Максимальні улови відзначено в 1936 (275 570 т), мінімальні – у 1993 році (5 466 т). Середньорічний вилов усіх промислових видів риб за вказаний період становив $102\,904 \pm 6\,771$ т.

В усі періоди основа промислу (75 %) припадала на 4–5 видів. Домінантні види Азовського моря – тюлька, анчоус азовський, бички. Досить важливу роль у структурі морської іхтіофауни став відігравати далеосхідний акліматизант – піленгас. Після включення його до переліку прісноводних видів риб (1992) він посів важливе місце серед інших промислових видів, а його улови в окремі роки перевищують 10 тис. тонн.

Бібліографічні посилання

1. **Аверкиев Ф. А.** Сборник статистических сведений об уловах рыбы и нерыбных объектов в Азово-Черноморском бассейне за 1927–1959 гг. // Тр. АзНИИРХ. – Т. 1, вып. 2. – Ростов-на-Дону : Рост. книжн. изд-во, 1960. – 93 с.
2. **Бронфман А. М.** Азовское море: основы реконструкции / А. М. Бронфман, Е. П. Хлебников. – Л. : Гидрометеиздат, 1985. – 271 с.
3. **Гаргопа Ю. М.** Зависимость уловов проходных и полупроходных рыб Азово-Кубанского района от абиотических факторов // Вопросы изучения и освоения Азовского моря и его побережий. – Краснодар : Краснодар. книжн. изд-во, 1974. – С. 46–47.
4. **Гаргопа Ю. М.** Влияние климатических факторов на крупномасштабную изменчивость элементов водного баланса, солёности и отдельных компонентов биоресурсов Азовского и Черного морей // Сб. научн. тр. АзНИИРХ (1996–1997 гг.). – Ростов-на-Дону, 1998. – С. 7–23.
5. **Гаргопа Ю. М.** Крупномасштабные изменения гидрометеорологических условий формирования биопродуктивности Азовского моря // Автореф. дисс. ... д-ра геогр. наук. – Кольский НЦ РАН. – Мурманск, 2003. – 51 с.
6. **Гидрометеорологические условия морей Украины.** – Т. 1. Азовское море / Ю. П. Ильин, В. В. Фомин, Н. Н. Дьяков и др. – Севастополь, 2009. – 402 с.
7. **Гидрометеорологические условия шельфовой зоны морей СССР.** – Т. 3. Азовское море. – Л. : Гидрометеиздат, 1986. – 220 с.
8. **Гидрометеорологический справочник Азовского моря.** – Л. : Гидрометеиздат, 1962. – 853 с.
9. **Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР.** – Т. 5. Азовское море. – СПб. : Гидрометеиздат, 1991. – 237 с.
10. **Зайдинер Ю. И.** Уловы рыб и нерыбных объектов рыбохозяйственными организациями Азово-Черноморского бассейна (1990–1995 гг.) / Ю. И. Зайдинер, Л. В. Попова // Статистический сборник. – Ростов-на-Дону : Молот, 1997. – 100 с.
11. **Закономерности океанографических и биологических процессов в Азовском море** / Под ред. Г. Г. Матишова, И. А. Шпарковского, Ю. А. Жданова и др. – Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 2000. – 436 с.
12. **Уловы рыб и нерыбных объектов рыбохозяйственными организациями Азовского бассейна и прилегающих участков Черного моря (1960–1990 гг.).** Статистический сборник. – СПб., 1993. – 172 с.
13. **Воздействие желетелых гидробионтов-вселенцев на популяции азовских пелагических рыб и перспективы промысла** / А. К. Чашин, В. Е. Дубовик, С. А. Негода и др. // Рыбное хозяйство Украины. – 2011. – № 1. – С. 10–18.

Надійшла до редколегії 03.03.2012

УДК 574.587:282.243.7.05(285.2)

Ю. М. Джуртубаев, М. М. Джуртубаев

Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова

МАКРОЗООБЕНТОС ПРИДУНАЙСКОГО оз. КРИВОЕ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

Летом 2009 г. изучен макрозообентос придунайского озера Кривое, расположенного в Одесской области. Обнаружено 26 видов губок, кольчатых червей, ракообразных, насекомых, брюхоногих и двусторчатых моллюсков. В верховье и средней части озера найдено по 24 вида, в низовье – 9. Наибольшей численностью характеризуются олигохеты, личинки стрекоз и хирономид (до 300 экз./м²), наибольшей биомассой – брюхоногие моллюски (до 17,0 г/м²). Максимальная численность макрозообентоса – 880 экз./м², биомасса – 40,2 г/м². Проведено сравнение макрозообентоса оз. Кривое с оз. Лунг. Донную фауну оз. Кривое можно рассматривать как обедненную для малых придунайских озер с меньшей антропогенной трансформацией.

Ю. М. Джуртубаев, М. М. Джуртубаев

Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова

МАКРОЗООБЕНТОС ПРИДУНАЙСЬКОГО оз. КРИВЕ В УМОВАХ АНТРОПОГЕННОГО ВПЛИВУ

Влітку 2009 р. вивчено макрозообентос придунайського оз. Криве, розташованого в Одеській області. Знайдено 26 видів губок, кільчастих червів, ракоподібних, комах, червоногих і двостулкових моллюсків. У верхів'ї та середній частині озера знайдено по 24 види, у низині – 9. Найбільшою чисельністю характеризуються олігохети, личинки бабок і хірономід (до 300 екз./м²), найбільшою біомасою – червоногі моллюски (до 17,0 г/м²). Максимальна чисельність макрозообентосу – 880 екз./м², біомаса – 40,2 г/м². Проведено порівняння макрозообентосу оз. Криве з оз. Лунг. Донну фауну оз. Криве можна розглядати як збіднену для малих придунайських озер із меншою антропогенною трансформацією.

Y. M. Dzhurtubaev, M. M. Dzhurtubaev

I. I. Mechnikov Odessa National University

MACROZOOBENTHOS OF THE DANUBEAN LAKE CRIVOE IN THE CONDITIONS OF ANTHROPOGENOUS INFLUENCE

In the summer of 2009 macrozoobenthos of the danubean Lake Crivoe, located in the Odessa area was studied. 26 species of sponges, annelids, crustaceans, insects, gastropods and bivalves were revealed. In the upper and middle part of the lake 24 were found, in the lower one 9 species were detected. Oligochetes, and larvae of dragonflies and chironomids are characterised by the greatest number (up to 300 spec/m²), the greatest biomass was found for gastropod molluscs (to 17 g/m²). The total maximal number of the macrozoobenthos reached 880 spec/m² and biomass – 40.2 g/m². Benthic faunas of two lakes, Crivoe and Lung, were compared.

Введение

В украинском Придунавье расположены многочисленные небольшие озера – Лунг, Софьян, Кривое др. Они имеют определенное значение в формировании общей

экологической картины региона. Но при проведении гидробиологических и рыбохозяйственных исследований эти водоемы оказываются в тени пяти крупнейших придунайских озер (Кагул, Ялпуг, Кугурлуй, Котлабух, Китай). После сооружения защитных дамб вдоль Дуная во второй половине XX века экосистемы озер, в том числе макрозообентос, изменяются соответственно новым условиям – заметному сокращению связи озер с Дунаем. В самом поступлении речной воды в озера сложилась принципиально иная ситуация, чем была до одамбовывания. Ранее, в период весеннего половодья и паводков, дунайская вода попадала в озера, пройдя мощный природный биофильтр плавневых зарослей тростника, других растений. Здесь задерживалась значительная часть взвеси, которой так богата дунайская вода, часть загрязнений. Сейчас же вода поступает в озера по немногочисленным естественным протокам и вырытым каналам со шлюзами – сформировался своеобразный «водопровод», но без системы очистки. Медленно растёт заиление дна, загрязнение, минерализация воды. Важно представлять, какие характеристики приобретут озерные экосистемы в ближайшие годы.

Большинство работ, опубликованных после сооружения дамб, посвящены упомянутым крупнейшим озерам; по малым озерам имеется незначительное количество публикаций [2–4]. К сожалению, на придунайских озерах, образующих крупнейший район Украины [6], нет гидробиологической станции, как на некоторых других группах или отдельных озерах, что позволило бы проводить комплексные исследования [12].

Цель данной работы – охарактеризовать макрозообентос озера Кривое в его современных экологических условиях. Изучали таксономический состав макрозообентоса, распределение видов по озерной акватории, их частоту встречаемости, численность и биомассу. Результаты сравнивались с данными по макрозообентосу придунайского озера Лунг, сходного по форме и размерам с Кривым, но отличающимся меньшим антропогенным воздействием на его акваторию. Исследования проводили на кафедре гидробиологии и общей экологии Одесского национального университета им. И. И. Мечникова летом 2009 г. в рамках госбюджетной тематики Министерства образования и науки, молодежи и спорта Украины.

Материал и методы исследований

Озеро Кривое расположено примерно в 2 км юго-восточнее Измаила. Длина озера – около 4 км, ширина – до 0,5 км. Дамба с автодорогой делит его на западную и восточную, длиной 2,5 км и площадью около 0,75 км² части. Западная часть почти изолирована; как озеро практически не существует. Таким образом, именно восточная часть может рассматриваться как озеро Кривое в новых «антропогенных» границах. У восточного берега озера вблизи Дуная построена дамба, грунтовые дороги. Небольшой заиленный и заросший тростником канал, соединяющий озеро с Дунаем, не обеспечивает озеро водой в нужном объеме. В озеро попадают различные стоки от расположенного рядом с. Дунайское. Дно озера илистое, с большим количеством растительных остатков. Глубина на большей части акватории около 1,0 м. Озеро сильно заросло тростником, из подводных растений – роголистником *Ceratophyllum* и др. Летняя температура воды у дна, по нашим наблюдениям, достигает + 28 °С. На дне нередко фиксируется сероводород. Зимой озеро замерзает. Макрозообентос собран в августе 2009 года в верховье, средней части озера и в низовье (рис.). На каждом участке взято по 4 пробы.

Материал собран скребком шириной 0,3 м и сачком с треугольной рамкой 0,3 м. Фильтрующая часть обоих орудий сбора – мельничный газ № 36. Пробы собраны на глубине до 0,8 м, на илистом грунте с зарослями роголистника, на расстоянии до 30 м от берега. Сбор и обработка проб выполнены по стандартной методике [5].

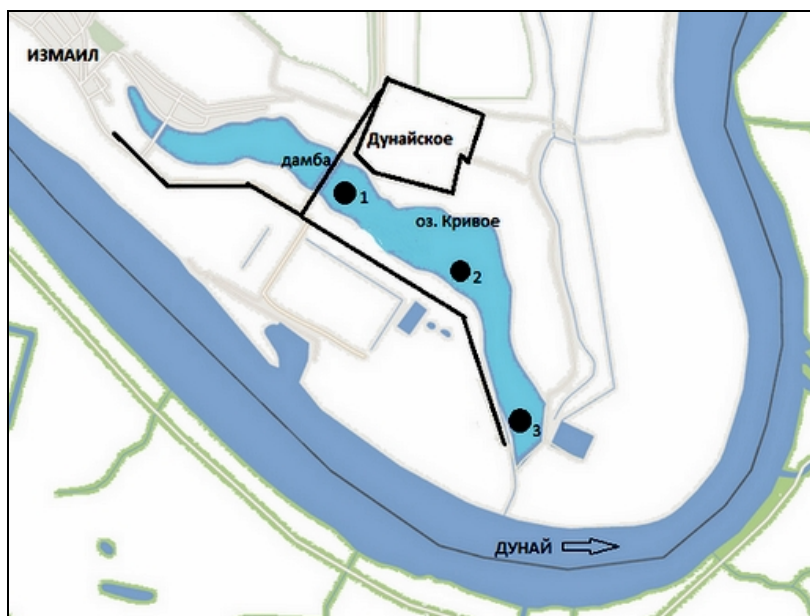


Рис. Схема расположения оз. Кривое и места отбора проб:

1 – верховье, 2 – средняя часть озера, 3 – низовье

Полученные результаты сравнивали с соответствующими показателями макрозообентоса малого придунайского оз. Лунг, полученными нами ранее (август 2008 г.). Озеро Лунг по размерам и другим характеристикам похоже на оз. Кривое. Его длина – около 3,5 км, площадь – около 90 га, глубина – до 1,5 м; грунт – ил, илистый песок. Лунг расположен южнее одного из крупнейших озер региона – Котлабух, – с которым соединяется каналом; с Дунаем соединен каналом «Общественный». Минерализация воды в обоих озерах 100–150 мг/л. Лунг не подвергается такому значительному антропогенному воздействию, как Кривое. Он также является центром одноименного заказника.

Результаты и их обсуждение

В оз. Кривое обнаружено 26 видов макрозообентоса: губок – 1 вид, олигохет – 3, пиявок – 2, равноногих, разноногих ракообразных и мизид – по 1, стрекоз (личинки) – 2, поденок (личинки) – 1, жуков (личинки) – 1, хирономид (личинки) – 2, полужесткокрылых – 3, брюхоногих моллюсков – 7, двустворчатых моллюсков – 1 вид. На всей акватории озера встречаются олигохеты, пиявки, хирономиды, полужесткокрылые и брюхоногие моллюски. Общее количество видов указанных групп в низовье почти втрое меньше, чем на остальной части акватории (табл. 1).

Таблица 1

Количество видов макрозообентоса на разных участках оз. Кривое (август 2009 г.)

Таксоны	Верховье	Средняя часть	Низовье	Таксоны	Верховье	Средняя часть	Низовье
Губки	1	1	–	Жуки	1	1	–
Олигохеты	3	3	3	Хирономиды	2	1	1
Пиявки	2	1	1	Полужесткокрылые	3	3	1
Равноногие	1	1	–	Брюхоногие	7	7	2
Мизиды	–	1	1	Двустворчатые	–	1	–
Стрекозы	2	2	–	Всего	24	24	9
Поденки	1	1	–				

В низовье сложилась наиболее неблагоприятная экологическая обстановка. Этот участок на значительном протяжении очень мелкий (до 0,5 м), поэтому особенно чувствителен к понижению уровня воды вследствие испарения, а также к загрязнению, в том числе разными стоками.

Животные встречаются как на грунте, так и на самих растениях. На подводных частях стеблей тростника *Phragmites* располагаются небольшие колонии кремневого губок бодяг *Spongilla lacustris* Linnaeus, 1758. Масса отдельных колоний составляет 1,0–2,0 г. Частота встречаемости – около 30 %.

В пробах обнаружены два вида олигохет семейства Tubificidae – *Potamotrix hammoniensis* (Mich., 1901) и *Psammorectides barbatus* (Grube, 1861), а также *Ophidonais serpentina* (O. F. Müller, 1773) из семейства Naididae. Частота встречаемости олигохет – 80 %. Все три вида обычны в придунайских озерах, водоемах и водотоках восточной Европы, Турции и др. стран [1; 8; 9; 13]. Олигохеты – самые многочисленные животные в наших сборах (табл. 2). Но из-за мелких размеров их биомасса небольшая. Практически все они собраны на грунте, на растениях немногочисленны.

Повсеместно в озере встречается малая ложноконская пиявка *Erpobdella octoculata* (Linnaeus, 1758). Ее частота встречаемости – не менее 80 %, численность – 40 экз./м². Второй вид – рыба пиявка *Piscicola geometra* (Linnaeus, 1758) найдена только в верховье (единичные экземпляры). Оба вида найдены на иле и роголистнике.

Равноногий рак водяной ослик *Asellus aquaticus* Linnaeus, 1758 и бокоплав *Dikerogammarus haemobaphes* (Sow., 1984) собраны в верховье и средней части озера. Частота встречаемости – не более 30 %. Количественная представленность всех трех видов ракообразных в целом довольно сходна: численность от 30 до 70 экз./м², биомасса – 0,2–0,6 г/м² (см. табл. 2). Похожие результаты получены рядом зарубежных авторов [7; 14].

Таблица 2

Численность (экз./м²) и биомасса (г/м²) макрозообентоса оз. Кривое (август 2009 г.)

Таксоны	Верховье		Средняя часть озера		Низовье	
	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²
Губки	+	1,2 ± 0,50	+	10,0 ± 0,40	–	–
Олигохеты	300 ± 15	1,4 ± 0,01	300 ± 15	1,6 ± 0,10	150 ± 21	0,7 ± 0,10
Пиявки	30 ± 2	0,6 ± 0,10	40 ± 2	0,7 ± 0,10	30 ± 2	0,6 ± 0,10
Равноногие раки	50 ± 3	0,3 ± 0,05	30 ± 2	0,2 ± 0,05	–	–
Разноногие раки	50 ± 3	0,5 ± 0,05	70 ± 4	0,6 ± 0,05	–	–
Мизиды	–	–	50 ± 3	0,3 ± 0,04	–	–
Стрекозы (личинки)	100 ± 5	3,0 ± 0,30	80 ± 5	2,5 ± 0,20	–	–
Поденки (личинки)	50 ± 3	0,1 ± 0,02	50 ± 3	0,1 ± 0,02	–	–
Жуки (личинки)	5 ± 1	3,6 ± 0,50	5 ± 1	4,0 ± 0,50	–	–
Хирономиды (личинки)	100 ± 10	0,3 ± 0,05	80 ± 10	0,2 ± 0,03	60 ± 6	0,2 ± 0,03
Полужесткокрылые	80 ± 5	1,4 ± 0,12	80 ± 5	1,5 ± 0,15	50 ± 3	0,2 ± 0,04
Брюхоногие моллюски	80 ± 6	17,0 ± 1,20	80 ± 6	15,4 ± 1,20	40 ± 5	16,0 ± 1,00
Двустворчатые моллюски	–	–	15 ± 2	0,4 ± 0,02	–	–
Всего	845 ± 28	40,2 ± 1,35	880 ± 30	37,5 ± 1,20	330 ± 15	17,7 ± 0,55

Среди насекомых по всему озеру встречаются личинки хирономид *Chironomus plumosus* Linnaeus, 1758, а также *Sigara striata* (Linnaeus, 1758) из полужесткокрылых. У обоих видов частота встречаемости по 80 %, но численность в водоеме невелика по сравнению с другими придунайскими озерами. Остальные насекомые – личинки хирономид *Cricotopus silvestris* Fabricius, 1794, два вида полужесткокрылых *Ranatra linearis* Linnaeus, 1758 и *Notonecta glauca* Linnaeus, 1758; личинки стрекоз *Ischnura elegans*

(Linden, 1823) и *Anax imperator* Leach, 1815; личинки поденок *Cloeon dipterum* Linnaeus, 1758, жука-плавунца *Dytiscus marginalis* Linnaeus, 1758 найдены в пробах из верховья и средней части озера. Частота встречаемости личинок стрекоз, поденок – по 60 %; *C. silvestris*, ранатры и гладыша – по 30 %. Личинки хирономид встречались, главным образом, на илистом грунте, все остальные предпочитали роголистник. Численность ранатры и личинок жука-плавунца составляла, в среднем, 3 и 5 экз./м² (*C. silvestris*) – 100 экз./м² (личинки стрекоз). Биомасса не превышала 4,0 г/м² (см. табл. 2).

Из семи видов брюхоногих моллюсков по всей акватории озера встречаются *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758), прудовик обыкновенный *Limnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) и катушка роговая *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758). Только в верховье и средней части озера находили прудовиков *L. palustris* (O. F. Müller, 1774), *L. auricularia* Linnaeus, 1758, физиу *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758) и катушку *Anisus uortex* (Linnaeus, 1758). Все семь видов обычны в зарослях роголистника – на самих растениях и на илистом дне. Частота встречаемости брюхоногих в целом – 80 %. Численность от 40 (в низовье) до 80 экз./м² (на остальной части озера). Наиболее многочисленны *B. tentaculata* – в среднем 30 экз./м², а также *Ph. fontinalis* и *A. vortex* – по 15 экз./м². Численность остальных относительно крупных легочных моллюсков (прудовиков и катушек) – в среднем по 5 экз./м². Биомасса брюхоногих на всей акватории практически одинакова: 15,4–17,0 г/м² (см. табл. 2); различия в биомассе на трех участках озера статистически не достоверны.

Двустворчатые моллюски в наших сборах представлены *Sphaerium corneum* (Linnaeus, 1758), в небольшом количестве обнаруженной в средней части озера. Очевидно, вид характеризуется довольно широкой экологической пластичностью. Он часто доминирует в зообентосе на рыхлых грунтах как придунайских озер, так и других водоемов придунайского региона [2; 10; 11].

В макрозообентосе оз. Лунг, выбранного для сравнения с оз. Кривое, найдено 44 вида (в 1,6 раза больше, чем в оз. Кривое): по 1 виду губок, полихет, равноногих ракообразных, личинок жуков; по 2 – мизид, личинок поденок, двустворчатых моллюсков; по 3 – пиявок, разноногих раков, личинок стрекоз. Найдены также личинки 4 видов хирономид, 5 полужесткокрылых, 6 олигохет и 10 видов брюхоногих моллюсков. Сравнение списков видов обоих озер показало, что все 26 видов, обнаруженные в Кривом, присутствуют в Лунге. Таким образом, донную фауну озера Кривое можно рассматривать как обедненную фауну других малых озер Придунавья, более благополучных в экологическом отношении (в частности, оз. Лунг). Сравнение населения таких пар водных объектов позволяет оценивать и прогнозировать изменения видового состава макрозообентоса, других экологических группировок озерного населения при усилении антропогенного воздействия на озерную экосистему. Не меньшее возможности представляет сравнение численности и биомассы отдельных видов и групп, а также макрозообентоса в целом. Численность олигохет в оз. Кривое составляет 50–100 экз./м², биомасса – 0,3–0,5 г/м². Эти же виды в Лунге имеют численность 100–900 экз./м², а биомассу – 0,3–2,5 г/м². Аналогичная картина наблюдается в отношении большинства других видов. Таким образом, еще одно проявление влияния антропогенной нагрузки на экосистему оз. Кривое – резкое сокращение по сравнению с оз. Лунг количественных показателей макрозообентоса (на 1–2 порядка).

Выводы

В макрозообентосе малого придунайского оз. Кривое летом 2009 года найдено 26 видов губок, кольчатых червей, ракообразных, насекомых, брюхоногих и двуствор-

чатых моллюсков. В верховье и средней части озера обнаружено по 24 вида, в низовье, где экологическая ситуация хуже, только 9. Частота встречаемости видов находится в пределах 15–80 %. Наибольшей численностью характеризуются олигохеты, личинки стрекоз и хирономид (80–300 экз./м²), наибольшей биомассой – губки, личинки стрекоз и жуков, а также брюхоногие моллюски (2,5–17,0 г/м²). Теоретически максимальная достижимая численность при условии, что все обнаруженные в том или ином участке озера виды будут отмечены в одной пробе или в одной точке, составляет 880 экз./м² в средней части озера; биомасса – 40,2 г/м² в верховье. По сравнению с более благополучным в экологическом отношении оз. Лунг, макрозообентос оз. Кривое по количеству видов беднее в 1,6 раза, по численности и биомассе – на 1–2 порядка. Все 26 видов, обнаруженные в оз. Кривое, присутствуют в оз. Лунг: донную фауну оз. Кривое можно рассматривать как обедненную фауну малых придунайских озер с меньшей антропогенной нагрузкой.

Библиографические ссылки

1. Джуртубаев М. М. Зообентос Придунайских озер / М. М. Джуртубаев, О. А. Ковтун // Вісник Одеськ. нац. ун-ту. – 2002. – Т. 7, вип. 2. Екологія. – С. 107–114.
2. Джуртубаев М. М. Зообентос прибрежного мелководья озера Лунг / М. М. Джуртубаев, Н. И. Беленкова, И. И. Радионов // Причорноморськ. екол. бюл. – 2007. – № 4 (26). – С. 40–50.
3. Джуртубаев М. М. Зообентос придунайского озера Лунг / М. М. Джуртубаев, Н. И. Белекова // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Тез. докл. Междунар. научн. конф. – Ростов-на-Дону, 2007. – С. 110.
4. Джуртубаев М. М. Питание солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (L., 1798) придунайского озера Лунг / М. М. Джуртубаев, В. В. Заморов, В. В. Комарова // Ихтиологические исследования на внутренних водоемах. Междунар. научн. конф. – Саранск, 2007. – С. 38–39.
5. Мониторинг макрозообентоса. – Eco Grade. – TACIS, LANDELL, 2001. – 12 с.
6. Швеб Г. І. Каталог річок і водойм України / Г. І. Швеб, М. І. Ігошин. – Одеса: Астропринт, 2003. – 392 с.
7. Amphipoda (Gammaridae and Corophiidae) from Romanian stretch of Danube before and after the construction of Iron gates I Damlake / V. Popescu-Marinescu, M. Nastasescu, C. Marinescu et al. // Travaux du Muséum – National Histoire Naturelle (Grigore Antipa). – 2001. – Vol. 43. – P. 347–366.
8. Macro Zoobenthos of Lake Uluabat, Turkey, related to some physical and chemical parameters / K. Celiki, N. Akbulut, A. Akbulut, D. Özatli // Pan-American Journal of Aquatic Sciences. – 2010. – Vol. 5, N 4. – P. 520–529.
9. Pavelescu C. Freshwater oligochaeta (Annelida) of the someșul Mic river Drainage in Romania / C. Pavelescu, C. Tudorancea // Romanian J. of Biology – Zoology. – 2005. – Vol. 50, N 1–2. – P. 3–16.
10. Popescu-Marinescu V. Taxonomic composition and numerical density of the zoobenthos in the Dam lake, Iron gates I (Romanian section) in 2002 // Romanian Journal of Biology – Zoology. – 2004. – Vol. 49, N 1–2. – P. 59–72.
11. Popescu-Marinescu V. Taxonomic composition, numerical density and biomass of the zoobenthos in the Dam lake Iron gates II (Romanian stretch), in 2002 // Romanian Journal of Biology – Zoology. – 2005. – Vol. 50, N 1–2. – P. 3–16.
12. Smirnov N. N. Lake Glubokoe (Moscow region, Eastern Europe), general characteristics // Hydrobiologia. – 1986. – Vol. 141, N 1–2. – P. 1–6.
13. Timm H. Macro- and meiozoobenthos in some small stratified lakes of Estonia / H. Timm, T. Möls, T. Timm // Estonian Journal of Ecology. – 2010. – Vol. 59, N 2. – P. 116–135.
14. Zoobenthos of lake Uluabat, a Ramsar Site in Turkey, and Their Relationship with Environmental Variables / S. Kökmen, N. Arslan, C. Filik, V. Yilmaz // CLEAN – Soil, Air, Water. – 2007. – Vol. 35, is. 3. – P. 266–274.

Надійшла до редколегії 12.01.2012

УДК 582.251.62

В. М. Карбовська, І. Ю. Костіков

Київський національний університет ім. Тараса Шевченка

CHLORELLA SPHAERICA ТА ЇЇ МІСЦЕ У СИСТЕМІ РОДУ DIPLOSPHAERA (CHLOROPHYTA, TREBOUXIOPHYCEAE)

За результатами морфологічного та молекулярно-генетичного аналізів автентичного штаму критичної у таксономічному відношенні зеленої водорості *Chlorella sphaerica* Tschermak-Woess встановлено її фенотипічну схожість та філогенетичну спорідненість із видами роду *Diplosphaera* Bialosuknia та суттєву відмінність від інших видів роду *Chlorella* Beijerinck. Виявлено нові морфологічні риси (наявність вегетативного поділу, здатність утворювати діади та пакети, формувати зовнішні слизові структури), які дозволяють розглядати *Ch. sphaerica* у системі роду *Diplosphaera*. Результати аналізу некодувальних нуклеотидних послідовностей ITS-1 та ITS-2 кластеру ядерних рибосомальних генів підтверджують цей висновок. На підставі отриманих даних запропоновано нову номенклатурну комбінацію: *Diplosphaera sphaerica* (Tschermak-Woess) Karbovska et Kostikov, comb. nova (basionym: *Chlorella sphaerica* Tschermak-Woess).

В. Н. Карбовская, И. Ю. Костиков

Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко

CHLORELLA SPHAERICA И ЕЕ МЕСТО В СИСТЕМЕ РОДА DIPLOSPHAERA (CHLOROPHYTA, TREBOUXIOPHYCEAE)

В результате морфологического и молекулярно-генетического анализов автентичного штамма критической в таксономическом отношении зеленой водоросли *Chlorella sphaerica* Tschermak-Woess установлено ее фенотипическое сходство и филогенетическое родство с видами рода *Diplosphaera* Bialosuknia и существенное отличие от других видов рода *Chlorella* Beijerinck. Обнаружены новые морфологические особенности (наличие вегетативного деления, способность к образованию диад и пакетов, а также внешних слизистых структур), которые указывают на положение *Ch. sphaerica* в системе рода *Diplosphaera*. Результаты анализа некодирующих нуклеотидных последовательностей ITS-1 и ITS-2 кластера ядерных рибосомальных генов подтверждают этот вывод. На основании полученных данных предложена новая номенклатурная комбинация: *Diplosphaera sphaerica* (Tschermak-Woess) Karbovska et Kostikov, comb. nova (basionym: *Chlorella sphaerica* Tschermak-Woess).

V. M. Karbovska, I. Y. Kostikov

Taras Shevchenko Kyiv National University

CHLORELLA SPHAERICA AND ITS POSITION IN THE GENUS DIPLOSPHAERA (CHLOROPHYTA, TREBOUXIOPHYCEAE)

Morphological and molecular genetic analyses of green alga *Chlorella sphaerica* Tschermak-Woess (authentic strain), which represents the taxonomically critical species, the phenotypic similarity and phylogenetic close relation with the genus *Diplosphaera* Bialosuknia were found but the significant difference from the genus *Chlorella* Beijerinck was demonstrated. Discovery of new morphological features (presence of vegetative division, the ability to dyads and packages forming, as well as external mucous structures) indi-

cates the position of *Ch. sphaerica* within the genus *Diplosphaera*. The analysis of nucleotide sequences of non-coding regions (ITS-1 and ITS-2) of nuclear-encoding ribosomal gene cluster confirms this conclusion. Based on these data the new nomenclature combination is suggested: *Diplosphaera sphaerica* (Tschermak-Woess) Karbovska et Kostikov, comb. nova (basionym: *Chlorella sphaerica* Tschermak-Woess).

Вступ

Chlorella sphaerica Tschermak-Woess описана на основі культури, виділеної з лишайника *Pseudocyphellaria carpoloma* (Delise) Vain., який розвивався на *Rhopalostylis sapida* Wendl et Drude, у Вав'єрському заповіднику у Новій Зеландії [15]. За оригінальним авторським діагнозом, для цього виду характерні поодинокі позбавлені слизових обгорткок сферичні або еліпсоїдні клітини, вкриті тонкою міцною клітинною оболонкою, що містять один чашоподібний або стрічкоподібний хлоропласт із піреноїдом, облямованим крохмальною обгорткою, що складається із двох або більше шкаралупок. Розмноження відбувається за допомогою автоспор, що утворюються по 4, 8 або 16 шляхом сукцесивного поділу протопласта і звільняються внаслідок лізису або розриву оболонки спорангію. Розмір клітин складає 3,0–9,5 мкм [15]. Штам, на основі якого виконано опис, депонований у колекції культур Геттінгенського університету (SAG 11.88), а його субкультури – у колекціях культур університету штату Техас в Остіні (UTEX 2485) та альгологічній колекції Київського національного університету ім. Тараса Шевченка (ACKU 533-06).

У 2002 р. при молекулярно-таксономічній обробці роду *Planophila* Gerneck автентичний штам *Ch. sphaerica* (SAG 11.88) типований за послідовністю ядерного гена 18S rRNA, а сіквенс депонований в NCBI [9]. При обговоренні результатів молекулярно-філогенетичного аналізу автори статті побіжно відзначили, що за послідовністю гена 18S rRNA *Ch. sphaerica* потрапляє в кладу, що включає *Stichococcus bacillaris* Näg. та види роду *Prasiola* Ag. При цьому відзначено, що інші секвеновані види роду *Chlorella* Beijerinck розташовуються в інших молекулярних кладах. Як наслідок, належність автентичного штаму *Ch. sphaerica* до роду *Chlorella* непрямим чином поставлена під сумнів.

Пізніше, під час з'ясування місця у системі зелених водоростей двох нових видів требуксіофіцієвих водоростей послідовність *Ch. sphaerica*, депонована в NCBI, залучена до аналізу філогенетичних відносин штамів, які представляли окрему молекулярну кладу, що отримала назву «*Stichococcus/Prasiola-clade*» [7]. У результаті проведеного аналізу встановлено, що в межах «*Stichococcus/Prasiola-clade*» *Ch. sphaerica* потрапляє у субкладу, до якої входить чотири штами роду *Stichococcus*, з яких один ідентифікований як *S. chlorelloides* Grintz. et Peterfi, а решта – лише до роду (як *Stichococcus* sp.) та один штам роду *Diplosphaera* Bialosuknia – *D. chodatii* Bialosuknia. Жодний із видів роду *Chlorella* (крім *Ch. sphaerica*) до цієї субклади, а також до «*Stichococcus/Prasiola-clade*», не потрапив. Автори публікації уникли обговорення питання, чому одноклітинна кокоїдна автоспороотвірна водорість *Ch. sphaerica* виявилась близько спорідненою з багатоклітинними нитчастими представниками, зокрема, *Stichococcus* та *Diplosphaera*. Серед родів «*Stichococcus/Prasiola-clade*» деяку схожість із *Ch. sphaerica* демонструвала лише *D. chodatii*, оскільки, подібно до представників роду *Chlorella*, види роду *Diplosphaera* здатні розмножуватися нерухомими спорами.

Тому мета роботи – спроба пошуку відповіді на питання, чи справді результати молекулярно-таксономічних реконструкцій, за якими *Ch. sphaerica* є близькою до деяких видів роду *Diplosphaera*, суперечать даним про суттєву фенотипічну відмінність між цими таксонами. Для досягнення мети проведено повторне морфологічне дослідження субкультури автентичного штаму *Ch. sphaerica* та здійснено молекулярно-генетичний аналіз ділянки кластеру ядерних рибосомальних генів ITS1-5,8S-ITS2 для

штамів ACKU 533-06 *Ch. sphaerica*, ACKU 879-09 *Diplosphaera mucosa* Broady та ACKU 880-09 *Diplosphaera sp.*

Матеріал і методи досліджень

Матеріал представляв штам ACKU 533-06 із колекції культур Київського національного університету ім. Тараса Шевченка, який є субкультурою автентичного штаму *Ch. sphaerica* (SAG 11.88). Для порівняння використано аутентичний штам ACKU 879-09 *Diplosphaera mucosa* (SAG 48.86) та анотований в NCBI за ядерною послідовністю 28S rDNA штам SAG 49.86, ідентифікований як *Diplosphaera sp.*, субкультура якого депонована в ACKU за номером 880-09. Останній штам морфологічно відповідав ознакам *Diplosphaera chodatii*, яка є номенклатурним типом роду *Diplosphaera*.

Водорості вирощували у чашках Петрі на 1,5 % агаризованому середовищі Болда з потроєною кількістю азоту 3N BBM [5] на люміностації при періодичному освітленні з інтенсивністю 1 800–3 000 лк та 12/12-годинному чергуванні світлової та темної фаз за температури 20 ± 3 °C. Спостереження проводили методом оптичної мікроскопії на мікроскопі PrimoStar (Carl Zeiss, Jena) з обов'язковим використанням імерсійних об'єктивів. Культури вивчали як у фазі логарифмічного росту (вік культури 2–4 тижні), так і в стаціонарній фазі (вік – 3–4 місяці). Результати документували мікрофотографіями, виконаними за допомогою цифрової камери ScoreTek DCM 510, встановленої на мікроскопі та з'єднаної з ПК. Під час спостережень проводили цитохімічні забарвлення матеріалу на наявність слизових структур (1 % розчином туші) та додаткове контрастування клітинних покривів (0,1 % розчином метиленового синього з подальшою відмиванням матеріалу дистильованою водою).

Для ампліфікації гена 18S rDNA та внутрішніх спейсерів, що транскрибуються (ITS 1 та ITS 2), суспензійну культуру водоростей осаджували центрифугуванням при 5 000 g протягом 10 хв. Тотальну ДНК виділяли за допомогою набору реактивів «DNeasy Plant Mini Kit» (Qiagen, Німеччина), відповідно до протоколу виробника. ПЛР проводили за допомогою суміші High Fidelity PCR Master Mix Plus (USB, США). Встановлювали наступний температурний профіль реакції: 94 °C – 5 хв., (94 °C – 30 с, 55 °C – 30 с, 68 °C – 2 хв.) – 30 циклів, 68 °C – 10 хв. Для ампліфікації ділянки 18S rDNA-ITS1-5,8S-ITS2-28S rDNA використовували специфічний для Chlorophyta прямий праймер A11500bf (5'-gatgcattcaacgagccta-3') [10] та зворотний еукаріот-специфічний праймер ITS4 (5'-tcctccgcttattgatatgc-3') [3]. Візуалізацію продуктів ампліфікації проводили в 1 % агарозному гелі в TAE буфері. Очищення ДНК із гелю здійснювали за допомогою набору Illustra GFX PCR DNA and Gel Band Purification Kit (GE Healthcare, США) згідно з протоколом виробника.

Для підвищення якості сіквенсів ампліфіковані продукти були клоновані. Для клонування використовували плазмиду pST-Blue-1 і штам *E. coli* NovaBlue (Novagen, США). Рекombінантну плазмідну ДНК очищали, використовуючи набір реактивів GeneJET Plasmid Miniprep Kit (Fermentas, Литва). Автоматичне секвенування отриманих конструкцій проводили на генетичному аналізаторі ABI PRISM 3730 XL DNA Analyzer компанії Macrogen Inc (Південна Корея) з використанням набору BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, США).

Первинний порівняльний аналіз отриманих послідовностей з послідовностями бази даних GenBank проводили за допомогою програми NCBI BLAST (www.ncbi.nlm.nih.gov/blast). Редагування хроматограм проводили за допомогою редактора SeqAssem.

Подальший аналіз отриманої послідовності ITS1-5.8S rDNA-ITS2 *Ch. sphaerica* проводили шляхом її порівняння з вирівняними за допомогою ClustalW (www.ebi.ac.uk/Tools/msa/clustalw2/) аналогічними послідовностями *Chlorella s. l.*, депонованими в NCBI, та з отриманими нами послідовностями двох штамів роду *Diplosphaera*. Послідовності ITS1-5.8S rDNA-ITS2, обрані для аналізу з NCBI, представляли як номенклатурний тип роду *Chlorella* Beijerinck *sensu stricto* (*Chlorella vulgaris*, код доступу FM205832), так і всі роди, виділені з *Chlorella sensu lato* на підставі молекулярно-філогенетичних даних – *Choroidium ellipsoideum* (FM946012), *Elliptochloris subsphaerica* (FJ648518), *Parachlorella kessleri* (FR865655).

Як критерій родової приналежності використовували оцінку можливості однозначного вирівнювання некодувальних регіонів відповідно до монофілітичної концепції виду у водоростей Дж. Джонсона та Д. Касаматти [11] з доповненнями Н. Рибалки зі співавторами [14]. Згідно з цією концепцією, можливість несуперечливого вирівнювання гомологічних варіабельних спейсерів у різних таксонів – ознака належності цих таксонів до одного роду, і навпаки.

Довжина матриці (data set) після вирівнювання без вилучення інделей становила 1 080 позицій, при цьому 683 вирівнювались і могли вважатися гомологічними. Для всієї матриці однозначне вирівнювання досягалося лише у кодувальних регіонах – термінальному фрагменті 18S rDNA та повній послідовності 5.8S rDNA. У некодувальних регіонах (послідовностях ITS1 та ITS2) сіквенси вирівнювались неоднозначно. Загалом у межах матриці наявні 397 варіабельних сайтів, зосереджені переважно саме в межах ITS1 та ITS2, що дозволяє провести оцінку родової причетності *Chlorella sphaerica*.

Результати та їх обговорення

Морфологічний аналіз. За результатами морфологічного аналізу у штаму *Ch. sphaerica* ASKU 533-06 спостерігали всі ознаки, наведені в авторському діагнозі даного виду [15], за винятком незначного відхилення за розмірними характеристиками клітин. Діаметр сферичних клітин становив 2,8–7,9 мкм, довжина та ширина еліпсоїдних клітин – 3,1–7,9 x 2,2–6,5 мкм, відповідно.

Дослідження субкультури автентичного штаму *Ch. sphaerica* показали, з одного боку, відповідність морфології вегетативних клітин оригінальному діагнозу цього виду [15], з іншого боку – дозволили виявити раніше не відмічені особливості, за якими ASKU 533-06 добре узгоджувався з діагнозом роду *Diplosphaera* (рис. 1).

Подібно до авторського діагнозу, вегетативні клітини ASKU 533-06 мали сферичну або дещо видовжену (еліпсоїдну та еліпсоїдно-циліндричну) форму, один чашоподібний або стрічкоподібний хлоропласт із піреноїдом, облямованим крохмальною обгорткою, що складається з двох або більше платівок (рис. 1, а); водорість демонструвала здатність до розмноження за допомогою 2 або 4 (рис. 1, в), як виняток – 8 або 16 автоспор (рис. 1, г), що утворювались шляхом сукцесивного поділу протопласту і звільнялись внаслідок як лізису, так і розриву оболонки спорангію. Діаметр клітин, за нашими спостереженнями, становив 2,8–7,9 мкм. Він незначно відрізнявся від наведеного в авторському діагнозі (3,0–9,5 мкм). Ця відмінність може бути пов'язана зі зменшенням варіабельності розмірів клітин унаслідок багаторазових пересівів культури протягом 22 років. Риси, виявлені нами в автентичного штаму *Ch. sphaerica*, не були відмічені в першоописі даного виду, стосувались репродуктивних особливостей, пов'язаних із наявністю вегетативного поділу та здатністю клітин утворювати слизові структури.

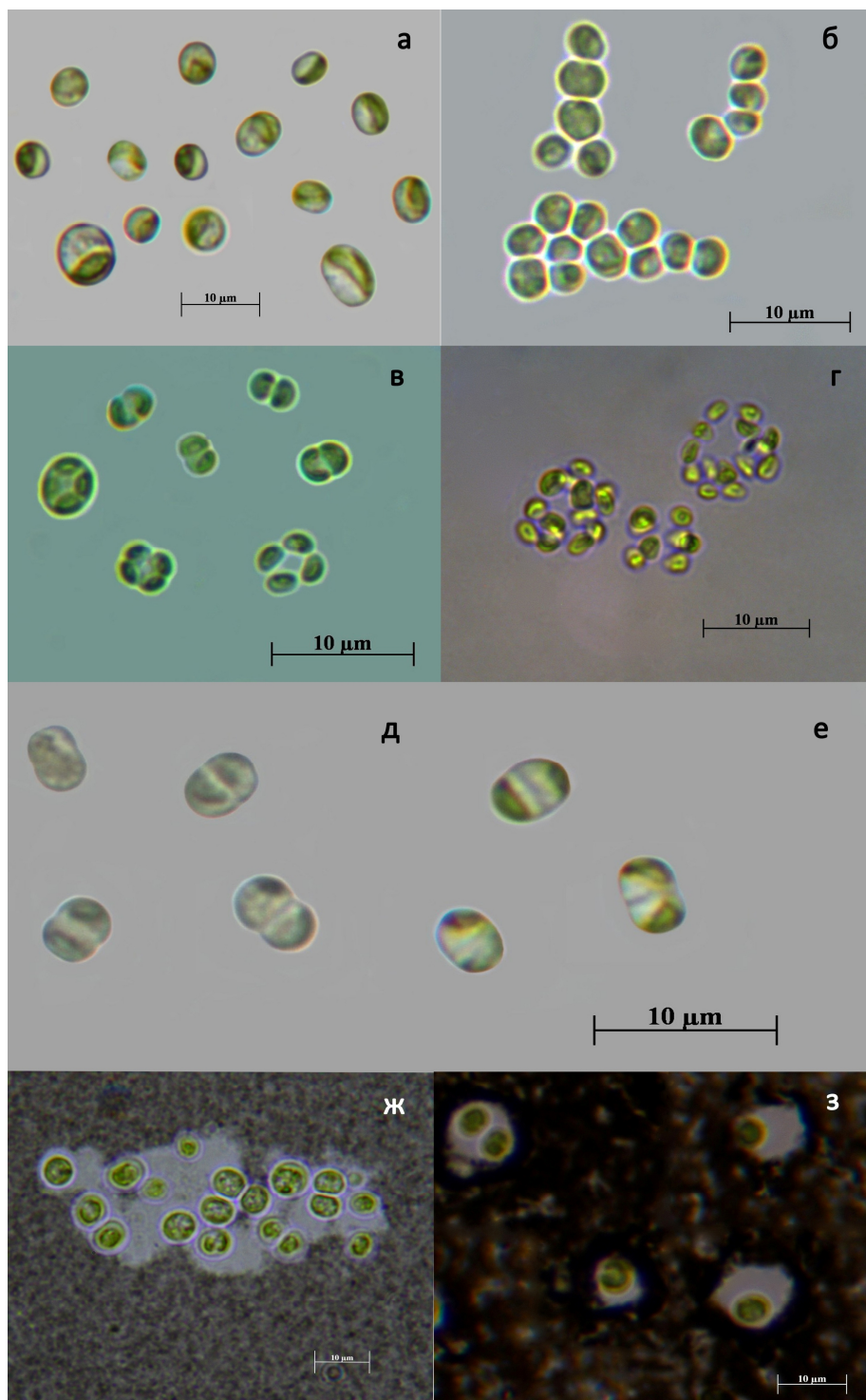


Рис. 1. Морфологічні особливості автентичного штаму *Chlorella sphaerica* ASKU 533-06:
 а – сферичні та еліпсоїдно-циліндричні клітини, б – *Diplosphaera*-подібні групи клітин, в – спорангії з 2 та 4 автоспорами, г – спорангії з 8 та 16 автоспорами, д, е – вегетативний поділ, ж – колоніальний слиз, з – слизові капсули (д, ж, з – вік культури 2 тижні; а-в, е – 2 місяці; г – 7 місяців)

Найцікавіша особливість *Ch. sphaerica* – її здатність до розмноження шляхом вегетативного поділу клітин навпіл (рис. 1, д, е). Такий поділ в оригінальному діагнозі не описаний, хоча непрямі свідчення про його наявність присутні в роботі Е. Чермак-Весс на рис. 2р, підписаному як «група поодиноких диктіосом між двома парами диктіосом біля майбутньої септи» [15, fig. 2 р, с. 126]. Як видно з підпису, Чермак-Весс має на увазі не схізогонію (споруляцію), а один із варіантів клітинного поділу – цитотомію, яка здійснюється за типом клітинної платівки – септи, і яка за Н. П. Масюк [1] являє справжній вегетативний поділ. Сама ж картина, наведена на згаданому вище рисунку, відповідає картині цитокінезу *Stichococcus* sp. у пізній телофазі, наведений на електроннограмах Дж. Пікет-Хіпса [13, fig. 8, 9], з тією лише різницею, що структури, ідентифіковані Е. Чермак-Весс на світлооптичному рівні як диктіосоми, на електроннограмах Дж. Пікет-Хіпса представлені як везикули з матеріалом майбутньої септи. Наявність вегетативного поділу у *Ch. sphaerica* не узгоджується з діагнозом ані роду *Chlorella*, ані родів, які виділені з *Chlorella* s. l., зокрема *Parachlorella* Krieniz et al. та *Chloroidum* Nadson. Проте наявність вегетативного поділу – характерна ознака роду *Diplosphaera* [4].

Друга особливість, не відмічена у діагнозі Е. Чермак-Весс, полягає у здатності *Ch. sphaerica* утворювати слизові структури (рис. 1, ж, з). Утворення слизових структур, аналогічних до *Ch. sphaerica*, описана для *Diplosphaera mucosa* при масовій споруляції [6]. У той же час, П. Броді відзначив, що у культурах, які не перебувають у стані масового спорушення, слиз не спостерігається. Така сама особливість (здатність культури продукувати слиз або бути повністю його позбавленим) відмічена нами і у *Ch. sphaerica*. Залежність утворення слизу від фази репродукційного циклу пояснює, чому Е. Чермак-Весс не спостерігала слизу у *Ch. sphaerica*, незважаючи на застосування нею цитохімічного забарвлення препаратів розчином туші.

У *D. mucosa* та *Ch. sphaerica* слиз може утримувати пари дочірніх клітин у дво- або чорирьохклітинних ниткоподібних з'єднаннях, які нагадують малоклітинні нитки *Stichococcus chodatii* (Bial.) Heer. та ниткоподібні утвори *Diplosphaera chodatii* (рис. 1, б). У *Ch. sphaerica* ниткоподібні ланцюжки клітин виявлені вперше, і не наведені в оригінальному описі Чермак-Весс. У *D. mucosa* та *Ch. sphaerica* нами також виявлено видовжені *Stichococcus*-подібні клітини, аналогічні до тих, що наведені на рисунку *D. chodatii* у В. Вішера [16].

Ch. sphaerica здатна розмножуватися за допомогою автоспор, що, на перший погляд, суттєво різнить її від *Diplosphaera chodatii*, яка є номенклатурним типом даного роду і, за Х. Еттлом та Г. Гертнером [8], розмножується апланоспорами. Проте, на нашу думку, ця відмінність – лише термінологічна помилка, яка виникла внаслідок використання в описі та у підписах до рисунків *Diplosphaera chodatii* терміна «апланоспори» у роботі В. Вішера [16]. Під «апланоспорами», згідно з Е. Чермак-Весс [15], розуміють зооспори, які втратили джгутики не виходячи за межі материнської клітини. Проте ніяких свідчень про здатність будь-якого виду *Diplosphaera* утворювати зооспори немає. Більше того, в оригінальному описі *Diplosphaera mucosa* репродуктивні клітини, що утворюються у спорангіях, названі автоспорами [6]. Таким чином, наявність автоспор – спільна ознака для *D. chodatii*, *D. mucosa* та *Ch. sphaerica*.

В авторському діагнозі *Ch. sphaerica* відсутні будь-які відомості про здатність цього виду утворювати діади та пакети. Натомість така здатність вважається однією з найяскравіших ознак роду *Diplosphaera*. Проте, за нашими даними, автентичний штам *Ch. sphaerica* утворює як діади, так і пакети. При цьому утворення діад може бути наслідком вегетативного поділу або затримки двох автоспор у спорангії, утворення пакетів –

лише наслідком затримки виходу автоспор. В останньому випадку на походження діад та пакетів вказують як прямі спостереження, так і наявність у культурі сумкоподібних залишків оболонки спорангіїв. Сумкоподібні залишки оболонки спорангії відмічені також В. Вішером [16] у *D. chodatii*, і нами – у автентичного штаму *D. mucosa*.

Піреноїд у *Ch. sphaerica*, за авторським діагнозом, наявний, має обгортку із двох або декількох крохмальних платівок. Проте, за нашими спостереженнями, піреноїд у *Ch. sphaerica* у більшості випадків помітний погано, оскільки розвинена крохмальна обкладка, представлена переважно декількома гранулами, спостерігається зрідка та лише в культурах, вік яких не перевищує трьох місяців. Піреноїд із погано помітною обкладкою з декількох крохмальних гранул наводиться також для *D. mucosa* [6], що збігається з результатами наших спостережень автентичного штаму даного виду. У *D. chodatii*, за даними В. Вішера [16], піреноїд голий і тому майже непомітний.

За авторським діагнозом, *Ch. sphaerica* має переважно сферичні клітини; клітини еліпсоїдної форми зустрічаються зрідка. За нашими спостереженнями, форма клітин – ознака, що залежить від віку культури: у молодих культурах (до 2 тижнів) переважають еліпсоїдні клітини, у старіших – сферичні.

Таким чином, за результатами порівняльно-морфологічного аналізу автентичний штам *Ch. sphaerica* виявився морфологічно подібним, хоча і не ідентичним, до обох відомих видів роду *Diplosphaera* (*D. chodatii* та *D. mucosa*), і суттєво відмінним від роду *Chlorella* та морфологічно близьких до останнього *Parachlorella* та *Chloroidium*.

Молекулярно-генетичний аналіз. Часткові сіквенси *Ch. sphaerica* та *D. mucosa* подібні (хоча не ідентичні). Послідовність ITS1-5.8S rDNA -ITS2 у *Ch. sphaerica* найбільшою мірою схожа з *Diplosphaera mucosa* (98,8 %) та *Diplosphaera sp.* (98,6 %). Схожість цієї послідовності з *Ch. vulgaris*, *C. ellipsoideum*, *E. subsphaerica* та *P. kessleri* становила 83,1, 76,6, 74,4 та 73,3 % відповідно. Таким чином, за молекулярними даними *D. chodatii*, *D. mucosa* та *Ch. sphaerica* – близько споріднені таксони.

За результатами вирівнювання некодувальних послідовностей вибірка поділилась на дві групи (рис. 2). У першій однозначно вирівнювались некодувальні послідовності ITS1 та ITS2 у *Ch. sphaerica*, *D. mucosa* та *Diplosphaera sp.* У другій групі умовно успішне вирівнювання некодувальних послідовностей спостерігалось для *Ch. vulgaris*, *C. ellipsoideum*, *E. subsphaerica* та *P. kessleri*.

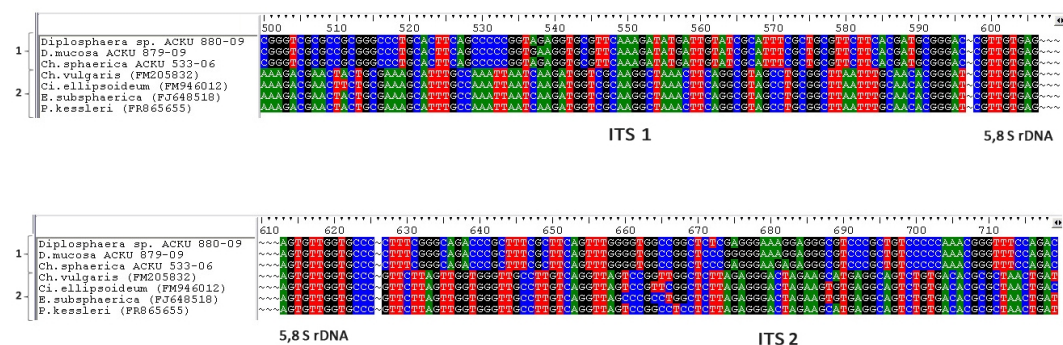


Рис. 2. Фрагменти вирівняних послідовностей ITS1-5.8S rDNA -ITS2 *Ch. sphaerica*, *D. mucosa*, *Diplosphaera sp.*, *Ch. vulgaris*, *Ci. ellipsoideum*, *E. subsphaerica* та *P. kessleri*, за якими вибірка поділяється на дві групи

Недостатня кількість сіквенсів послідовності ITS1-5.8SrDNA-ITS2 кластеру рибосомальних генів серед таксонів, близько споріднених із даним видом, не дозволяє наразі реконструювати філогенетичні відносини в межах цієї групи за допомогою звичайних методів молекулярно-філогенетичного аналізу. Проте порівняльний аналіз результатів вирівнювання некодувальних регіонів однозначно свідчить про належність *Ch. sphaerica* до роду *Diplosphaera* та неправомірність включення її до роду *Chlorella* (як у вузькому, так і в широкому розумінні останнього).

Цей висновок узгоджується з даними, наведеними на опублікованих молекулярно-філогенетичних дендрограмах філогенетичних відносин інших требуксієфіцієвих водоростей, побудованих за послідовністю 18S rDNA, де до матриці включені *D. chodatii* та *Ch. sphaerica* [2; 7; 12]. На жодній із таких дендрограм *Ch. sphaerica* не потрапила до дрібних клад, які містять представників роду *Chlorella* або виділені з цього роду *Chlorella*-подібні водорості.

З іншого боку, дані про молекулярно-генетичну схожість представників роду *Diplosphaera* та *Ch. sphaerica* добре узгоджуються з результатами наших морфологічних спостережень, які доповнюють оригінальний діагноз даного виду: наявність вегетативного поділу, здатність утворювати клітинні комплекси (діади та пакети) та зовнішні слизові структури.

Таким чином, за наявності у субкультури автентичного штаму *Ch. sphaerica* морфологічних ознак, притаманних роду *Diplosphaera*, та молекулярно-генетичної схожості цих таксонів, *Ch. sphaerica* має бути вилучена з системи роду *Chlorella* та перенесена до роду *Diplosphaera* Bialosuknia шляхом створення нової номенклатурної комбінації: *Diplosphaera sphaerica* (Tschermak-Woess) Karbovska et Kostikov, comb. nova (basionym: *Chlorella sphaerica* Tschermak-Woess 1988, Pl. Syst. Evol. 159, p. 136, figs. 1–3).

Висновки

На підставі морфологічного та порівняльного молекулярно-генетичного аналізів встановлено, що *Chlorella sphaerica* Tschermak-Woess має бути вилучена із системи роду *Chlorella* та перенесена до роду *Diplosphaera*, як *Diplosphaera sphaerica* (Tschermak-Woess) Karbovska et Kostikov, comb. nova (= *Chlorella sphaerica* Tschermak-Woess).

Бібліографічні посилання

1. **Масюк Н. П.** Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. – К. : Наук. думка, 1993. – 256 с.
2. **A new** aerial alga *Stichococcus ampulliformis* sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) from Japan / S. Handa, M. Nakahara, H. Tsubota et al. // Phycological Research. – 2003. – Vol. 51. – P. 203–210.
3. **Amplification** and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics / T. J. White, T. Bruns, S. Lee, J. Taylor // PCR protocols: A guide to methods and applications / Ed. M. A. Innis, D. H. Geifand, J. J. Snisky, T. J. White. – San Diego (CA), 1990. – P. 315–322.
4. **Bialisuknia W.** *Diplosphaera chodati* Bial. // Bull. de la Soc. bot. de Geneve. – 1909. – II, serie I. – 103 p.
5. **Bischoff H. W.** Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species / H. W. Bischoff, H. C. Bold // Phycol. Stud. 4, Univ. Texas Publ. – 1963. – N 6318. – P. 1–95.
6. **Broady P. A.** New records of chlorophycean microalgae cultured from Antarctic terrestrial habitats // Nova Hedwigia. – 1982. – Vol. 36. – P. 445–484.
7. **Ellias M.** *Pseudomarvania*, gen. nov. (Chlorophyta, Trebouxiophyceae), a new genus for “budding” subaerial green algae *Marvania aerophytica* Neustupa et Sejnohova and *Stichococcus ampulliformis* Handa / M. Ellias, J. Neustupa // Fottea. – 2009. – Vol. 9, N 2. – P. 169–177.

8. **Ettl H.** Syllabus der Boden-, Luft und Flechtenalgen / H. Ettl, G. Gartner. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, Germany, 1995. – 721 p.
9. **Friedl T.** Phylogenetic relationships of green algae assigned to the genus *Planophila* / T. Friedl, C. J. O'Kelly // Eur. J. Phycol. – 2002. – Vol. 37. – P. 373–384.
10. **Identification** of photobionts from the lichen family Physciaceae using algal-specific ITS rDNA sequencing / G. Helms, T. Friedl, G. Rambold, H. Mayrhofer // The Lichenologist. – 2001. – Vol. 33. – P. 73–86.
11. **Johansen J. R.** Recognizing cyanobacterial diversity through adoption of a new species paradigm / J. R. Johansen, D. A. Casamatta // Algol. Stud. – 2005. – Vol. 116. – P. 71–93.
12. **Neustupa J.** A taxonomic study of two *Stichococcus* species (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) with a starch-enveloped pyrenoid / J. Neustupa, M. Elias, L. Segnohova // Nova Hedwigia. – 2007. – Vol. 84, N 1–2. – P. 51–63.
13. **Pickett-Heaps J.** Cell division in *Stichococcus* // European Journal of Phycology. – 1974. – Vol. 9, N 1. – P. 63–73.
14. **Testing** for endemism, genotypic diversity and species concepts in Antarctic terrestrial microalgae of the Tribonemataceae (Stramenopiles, Xanthophyceae) / N. Rybalka, R. A. Andersen, I. Kostikov et al. // Environmental Microbiology. – 2009. – Vol. 11, N 3. – P. 554–565.
15. **Tschermak-Woess E.** New and known taxa of *Chlorella* (Chlorophyceae): Occurrence as lichen phycobionts and observations on living dictyosomes // Plant Systematics and Evolution. – 1988. – Vol. 159. – P. 123–139.
16. **Vischer W.** Reproduktion und systematische Stellung einiger Rinden- und Bodenalgae // Schweiz. Zeitschr. Hydrol. – 1960. – Vol. 22, N 1. – P. 330–349.

Надійшла до редколегії 06.03.2012

УДК 582.475.4.630*182:581.321.2

В. П. Коба

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр

МОНИТОРИНГ ХРОМОСОМНЫХ АБЕРРАЦИЙ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *PINUS PALLASIANA*

Приведены результаты мониторинговых исследований хромосомных нарушений на стадии прохождения анафазы-телофазы. Дана статистическая характеристика динамики хромосомных aberrаций по высотным поясам в популяциях *Pinus pallasiana* D. Don Горного Крыма. На южном макросклоне Главной гряды Крымских гор в древостоях *P. pallasiana* частота хромосомных aberrаций в нижнем поясе выше по сравнению со средним и верхним поясами. Значительная изменчивость данного показателя по годам указывает на эпизодичность проявления факторов, влияющих на уровень хромосомных нарушений.

В. П. Коба

Нікітський ботанічний сад – Національний науковий центр

МОНИТОРИНГ ХРОМОСОМНИХ АБЕРАЦІЙ У ПРИРОДНИХ ПОПУЛЯЦІЯХ *PINUS PALLASIANA*

Наведено результати моніторингових досліджень хромосомних порушень на стадії проходження анафази-телофази. Надано статистичну характеристику динаміки хромосомних aberrаций по висотних поясах у популяціях *Pinus pallasiana* D. Don Гірського Криму. На південному макросхилі Головного пасма Кримських гір у деревостанах *P. pallasiana* у нижньому поясі кількість хромосомних aberrаций вища порівняно із середнім і верхнім поясами. Значна мінливість даного показника за роками вказує на епізодичність дії чинників, що впливають на рівень хромосомних порушень.

V. P. Koba

Nikitsky Botanical Garden – National Scientific Center

MONITORING OF CHROMOSOMAL ABERRATIONS IN NATURAL POPULATIONS OF *PINUS PALLASIANA*

This paper presents the results of monitoring research of the chromosome aberrations at the stage of anaphase-telophase. The statistical characteristics of dynamics of chromosomal aberrations in populations of *Pinus pallasiana* D. Don across the high-altitude zones of the Mountain Crimea is given. It is established that on the southern macroslope of the Crimean Main Ridge the frequency of chromosomal aberrations in the *P. pallasiana* stands is higher in the lower zone in comparison with the middle and upper zones. Significant variability of that parameter indicates the occasional effect of the factors influencing the level of chromosomal abnormalities.

Введение

При проведении эколого-генетического мониторинга большое значение имеет выбор тест-объекта, состояние которого наиболее адекватно отражает уровень действия и динамику анализируемых явлений. Оценку тех или иных тенденций изменения биологи-

ческих характеристик тест-объекта традиционно осуществляют посредством сравнения с контролем, предполагая, что контрольный объект находится в условиях минимального или полностью исключающих негативное действие изучаемых факторов.

К сожалению, в настоящее время в связи с глобальными изменениями природной среды выделение контрольных объектов, их использование при оценке динамики экологических характеристик все более осложняется тотальным техногенным воздействием. Особенно в этом плане выделяется проблема химического и радиоактивного загрязнения, которому в последние десятилетия были подвержены обширные территории как в нашей стране, так и в других европейских государствах [9; 11; 13]. Сегодня даже в условиях заповедных территорий практически невозможно найти участки, которые не были бы подвержены глобальному техногенному воздействию [13]. Поэтому все большее значение приобретают мониторинговые исследования, позволяющие на основе хронологического анализа выделять те или иные изменения экологической ситуации, оценивать причинно-следственную связь и прогнозировать последствия антропогенного воздействия на природные объекты [6; 11; 14; 15].

Цитогенетические методы широко применяются при оценке влияния неблагоприятных факторов на природные экосистемы [4; 7; 9]. В качестве индикаторов экологической нагрузки часто используют древесные растения [5; 10], среди которых хвойные считаются наиболее чувствительными к техногенному загрязнению [2; 6].

В Украине естественные древостои *P. pallasiana* расположены в горной части Крыма на территории двух заповедников: Крымского и Ялтинского природного горно-лесного. Здесь они формируют практически единый массив площадью около 6 тыс. га. Это один из немногих в Украине и в целом в Европе участков сосновых лесов, который наименее всего как в прошлом, так и сегодня подвержен антропогенному воздействию. Поэтому результаты мониторинговых исследований хромосомных aberrаций в древостоях *P. pallasiana* на территории данного массива позволяют дать характеристику не только текущего уровня мутационных процессов в природных популяциях в региональном масштабе, они также могут быть использованы при формировании информационной базы в системе общей оценки динамики фоновых показателей в связи с глобальными изменениями природной среды.

Материал и методы исследований

Материал для изучения хромосомных aberrаций заготавливали в зоне естественного произрастания *P. pallasiana*. Пробные площади размером 0,20 га заложены по трем гипсометрическим профилям в восточной (район пос. Никита, площади № 1–3), центральной (район хребта Йограф, площади № 4–8) и западной (район пос. Алупка, площади № 9–11) части наиболее крупного массива ее лесов на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор, простирающегося от пос. Запрудное до Симеиза (рис.).

Пробные площади охватывают перепад высот от 400 до 1 200 м над уровнем моря. Закладку пробных площадей и выделение модельных деревьев (по 10 на каждой пробной площади) проводили с использованием общепринятых в лесоводстве и геоботанике методик [1; 3]. С каждого модельного дерева в осенний период собирали 30–40 шишек. Семена из шишек извлекали после их сушки в термостате при температуре +45 °С. Сравнительную характеристику хромосомных aberrаций проводили при изучении делящихся клеток корневой меристемы проростков семян.

Полученные образцы материала фиксировали в уксусном спирте. Перед проведением наблюдений ткани корешков промывали в 70 % этиловом спирте и проводили мацерацию в 3 Н *HCl* в течение 45 минут при комнатной температуре. Меристему

окрашивали ацето-железо-гематоксилином по методу Е. Г. Шоферистовой [12]. Анализ и учет хромосомных нарушений проводили, используя микроскоп «Биолам-И» в 10 полях зрения по каждому препарату. На стадии прохождения анафазы-телофазы учитывали следующие аномалии: образование одиночных и множественных мостов, фрагменты, опережение и отставание хромосом. Количественные результаты наблюдений обрабатывали, используя методы вариационной статистики [8].

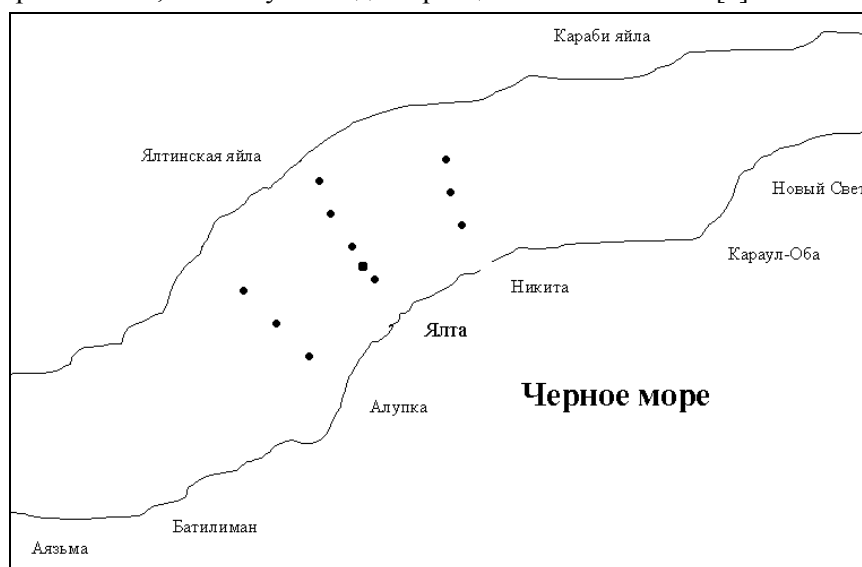


Рис. Схема расположения пробных площадей мониторинга хромосомных aberrаций в популяциях *Pinus pallasiana* на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор

Результаты и их обсуждение

Статистический учет хромосомных aberrаций показал более высокую частоту их встречаемости в древостоях нижнего пояса (на высоте 400 м над уровнем моря). На пробной площади № 1 в 2004 г. количество клеток с хромосомными нарушениями составило 7,2 % от общего количества делящихся клеток на стадии анафазы-телофазы (табл.). В 2007 г. этот показатель был заметно ниже (4,5 %), что указывает на эпизодичность проявления факторов, влияющих на уровень хромосомных нарушений.

Более стабильный и повышенный уровень хромосомных aberrаций в целом отмечается по центральному профилю. Здесь в 2004 г. на пробной площади № 4 отмечено 5,3 % клеток с хромосомными нарушениями, в 2007 г. – 6,2 %. Минимальное количество хромосомных перестроек для насаждений нижнего пояса наблюдалось в западной части исследуемого массива на пробной площади № 9: количество аномалий на стадии анафазы-телофазы составило в 2004 г. – 4,3 %, в 2007 г. – 2,8 %.

В среднем поясе процент хромосомных перестроек по всем трем профилям имеет примерно одинаковые значения и изменяется в пределах 3,1–4,2 %. В верхнем поясе, за исключением восточного профиля (пробная площадь № 3), количество хромосомных нарушений было также невелико.

Одной из причин повышения частоты хромосомных aberrаций в нижнем поясе может являться более высокая степень подверженности этой зоны воздействию атмосферных загрязнений, поступающих сюда из урбанизированных территорий. Повышенная частота встречаемости хромосомных аномалий в митотически делящихся клетках ткани меристемы проростков семян из древостоев центрального профиля наи-

более вероятно связана с тем, что они расположены в центральной части Ялтинского амфитеатра, где более существенно влияние городских источников загрязнения атмосферы. Этим также определяются здесь стабильно высокие показатели хромосомных нарушений по годам. Более того, по центральному профилю выявлена достаточно сильная связь изменения количества aberrаций в связи с высотой произрастания древостоев над уровнем моря. В пределах высот 400–900 м коэффициент корреляции частоты проявления хромосомных перестроек с изменением высоты расположения пробных площадей в 2004 г. составил $-0,805$, в 2007 г. – $-0,813$ (коэффициенты корреляции по t -критерию Стьюдента достоверны с 5 % уровнем значимости), то есть с увеличением высоты над уровнем моря количество хромосомных нарушений уменьшается. По западному и восточному профилям такой связи не наблюдается.

Таблица

Хромосомные aberrации в клетках меристемы проростков семян *Pinus pallasiana*

№ пробной площади	Высота над ур. м., м	2004 г.			2007 г.		
		число просмотренных клеток	ана-телофазы с перестройками		число просмотренных клеток	ана-телофазы с перестройками	
			число	%		число	%
1	400	2180	157	$7,2 \pm 0,6$	1943	87	$4,5 \pm 0,6$
2	600	2294	97	$4,3 \pm 0,4$	1856	67	$3,6 \pm 0,4$
3	900	2218	111	$5,0 \pm 0,5$	2147	110	$5,1 \pm 0,5$
4	400	2092	109	$5,3 \pm 0,6$	2063	128	$6,2 \pm 0,6$
5	500	2123	89	$4,2 \pm 0,5$	2138	90	$4,2 \pm 0,5$
6	600	1983	81	$4,1 \pm 0,4$	1978	75	$3,8 \pm 0,4$
7	900	2026	71	$3,5 \pm 0,4$	1993	78	$3,3 \pm 0,3$
8	1200	2088	75	$3,6 \pm 0,4$	2007	84	$4,2 \pm 0,5$
9	400	2250	97	$4,3 \pm 0,5$	2144	60	$2,8 \pm 0,3$
10	600	2143	66	$3,1 \pm 0,4$	2003	62	$3,1 \pm 0,3$
11	900	2087	71	$3,4 \pm 0,3$	2116	51	$2,4 \pm 0,3$

Хотя западный и восточный профили находятся примерно на одинаковом расстоянии от центральной части Ялтинского амфитеатра и, соответственно, от главных местных источников атмосферного загрязнения, однако преобладающие в течение года юго-западные ветры [13] сносят основную массу загрязнителей в восточные районы массива лесов *P. pallasiana* на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор. Это определяет повышенную частоту хромосомных нарушений в меристеме проростков семян из древостоев восточного профиля, а также значительную изменчивость данного показателя по годам, особенно в нижнем и среднем поясах, что, очевидно, связано с сезонной динамикой перемещения воздушных масс.

Необходимо также отметить, что наряду с количественными показателями в нижнем поясе (по сравнению с верхним и средним) существенно проявляются и качественные различия в характеристике хромосомных нарушений. В нижнем поясе чаще встречаются такие aberrации как одиночные и множественные мосты. Так, по центральному профилю в 2004 г. на пробной площади № 4 процент одиночных мостов от общего количества нарушений был в 2,8 раза больше, чем на пробной площади № 7, в 2007 г. это отношение снизилось до 1,4. По восточному профилю одиночных мостов на пробной площади нижнего пояса № 1 в 2004 г. было в 1,6 раза больше, чем на пробной площади верхнего пояса № 3. В 2007 г. этот показатель был равен 1,2. Хотя по западному профилю данные различия менее выражены, подобные изменения в качественном составе типов перестроек свидетельствуют о более глубоких хромосомных нару-

шениях, имеющих место в популяциях *P. pallasiana* нижнего пояса на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор.

Выводы

На южном макросклоне Главной гряды Крымских гор в древостоях *P. pallasiana* частота хромосомных aberrаций в нижнем поясе выше по сравнению со средним и верхним поясами. Значительная изменчивость данного показателя по годам указывает на эпизодичность проявления факторов, влияющих на уровень хромосомных нарушений. Стабильно повышенное количество хромосомных аномалий в целом отмечается в центральной части изучаемого массива лесов *P. pallasiana*, что, очевидно, связано с более высокой подверженностью этой зоны воздействию атмосферных загрязнителей, поступающих сюда из урбанизированных территорий. В региональном масштабе выявлены тенденции увеличения хромосомных aberrаций в природных популяциях *P. pallasiana* в связи с дальним переносом атмосферных загрязнителей.

Библиографические ссылки

1. **Анучин Н. П.** Лесная таксация. – М. : Лесная пром-сть, 1982. – 512 с.
2. **Бахтиярова Р. М.** Генетическая изменчивость сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях промышленного загрязнения на Южном Урале. Сравнительное изучение групп деревьев различных категорий жизненного состояния / Р. М. Бахтиярова, Ю. А. Янбаев // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 8. – С. 1135–1141.
3. **Воробьев Д. В.** Методика лесотипологических исследований. – К. : Урожай, 1967. – 388 с.
4. **Гилева Э. А.** Хромосомная нестабильность и содержание тяжелых металлов у амфибий из Юганского заповедника / Э. А. Гилева, Е. Л. Щупак // Экология. – 2005. – № 1. – С. 73–76.
5. **Гродзинский Д. М.** Радиобиология растений. – К. : Наук. думка, 1989. – 384 с.
6. **Калашник Н. А.** Хромосомные нарушения как индикатор оценки степени техногенного воздействия на хвойные насаждения // Экология. – 2008. – № 4. – С. 276–286.
7. **Ковалева О. А.** Цитогенетические аномалии в соматических клетках млекопитающих // Цитология и генетика. – 2008. – Вып. 42, № 1. – С. 58–72.
8. **Лакин Г. Ф.** Биометрия. – М. : Высшая школа, 1990. – 352 с.
9. **Офицеров М. В.** Генетические последствия радиационного воздействия на популяцию сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / М. В. Офицеров, Е. В. Игонина // Генетика. – 2009. – Т. 45, № 2. – С. 209–214.
10. **Самошкин Е. Н.** Воздействие химических мутагенов на древесные растения. – М. : Лесн. пром-сть, 1980. – 88 с.
11. **Скок А. В.** Воздействие хронического ионизирующего излучения на митотическую активность и хромосомные aberrации сосны обыкновенной в Южном Нечерноземье РФ / А. В. Скок, И. Н. Глазун, Е. Н. Самошкин // Вестн. Моск. гос. ун-та леса – Лесной вестник. – 2011. – № 3. – С. 58–61.
12. **Шоферистова Е. Г.** К методике окраски хромосом и пыльцы // Ботанический журнал. – 1973. – Т. 58, № 7. – С. 1011–1012.
13. **Шербатюк Л. К.** Методические рекомендации по контролю загрязнения атмосферы соединениями среды и прогнозу нарушений лесных экосистем // Никит. бот. сад. – Ялта, 1987. – 23 с.
14. **All toxicity mechanism in tolerant and sensitive rye genotypes** / S. Silva, C. Santos, M. Matos, O. Pinto-Carnide // Environmental and Experimental Botany. – 2012. – Vol. 75. – P. 89–97.
15. **Kuchma O.** Mutation rates in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from the Chernobyl exclusion zone evaluated with amplified fragment-length polymorphisms (AFLPs) and microsatellite markers / O. Kuchma, B. Vornam, R. Finkeldey // Mutation Research / Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis. – 2011. – Vol. 725, N 9. – P. 29–35.

Надійшла до редколегії 25.02.2012

УДК 595.762.12:574.43

О. В. Корольов, В. В. Бригадиренко

Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

ТРОФИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ
***PTEROSTICHUS MELANARIUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE)**
ІЗ ДОМІНАНТНИМИ ВИДАМИ БЕЗХРЕБЕТНИХ
ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я

Розглянуто особливості взаємозв'язків *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) із представниками ґрундово-підстилкової мезофауни. В умовах лісових екосистем степового Придніпров'я *P. melanarius* віддає перевагу зоофагам I порядку, які належать до розмірно-вагової категорії 8,0–31,9 мг, а також сапро- та фітофагам із вагою понад 128 мг. *P. melanarius* (Ill.) здатний перерозподіляти трофічне навантаження між кормовими об'єктами залежно від їх чисельності у конкретному біотопі. Для дослідженого виду характерна надзвичайно широка трофічна ніша порівняно з іншими видами журунів, що є однією з основних причин високої чисельності *P. melanarius* (Ill.) у багатьох антропогенно трансформованих екосистемах.

О. В. Королев, В. В. Бригадиренко

Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ
***PTEROSTICHUS MELANARIUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE)**
С ДОМИНАНТНЫМИ ВИДАМИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ СТЕПНОГО ПРИДНЕПРОВЬЯ

Рассмотрены особенности взаимосвязей *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) с представителями почвенно-подстилочной мезофауны. В условиях лесных экосистем степного Приднeпровья *P. melanarius* отдает предпочтение зоофагам I порядка, принадлежащим к размерно-весовой категории 8,0–31,9 мг, а также сапро- и фитофагам с массой более 128 мг. *P. melanarius* (Ill.) способен перераспределять трофическую нагрузку между кормовыми объектами в зависимости от их численности в конкретном биотопе. Для исследуемого вида характерна чрезвычайно широкая трофическая ниша по сравнению с другими видами журулиц, что является одной из основных причин высокой численности *P. melanarius* (Ill.) во многих антропогенно трансформированных экосистемах.

O. V. Korolev, V. V. Brygadyrenko

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

TROPHIC RELATIONS
OF *PTEROSTICHUS MELANARIUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE)
WITH DOMINANT SPECIES OF INVERTEBRATES
IN FOREST ECOSYSTEMS OF STEPPE DNIEPER REGION

The features of interrelations of *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) with the soil and litter mesofauna species are considered. In the conditions of forest ecosystems of steppe Dnieper region *P. melanarius*

demonstrates trophic preference for I order zoofagoes (body mass 8.0–31.9 mg) and also sapro- and phytofagoes (more than 128 mg of body mass). *P. melanarius* is able to change the trophic load between invertebrates' populations depending on their number in the ecosystem. In comparison with the other ground beetle species, the *P. melanarius* has an extraordinarily wide trophic niche. That is one of principal reasons of the high quantity of *P. melanarius* in many anthropogenic and transformed ecosystems.

Вступ

Родина Carabidae – численна група твердокрилих, представники якої зустрічаються у біотопах більшості зоогеографічних областей суходолу [16]. До домінантних родів родини належить рід *Pterostichus*, який об'єднує понад 700 видів турунів, широко розповсюджених у гірських і лісових регіонах Голарктики [15]. Дослідженню особливостей поширення, розмноження та живлення турунів роду *Pterostichus* присвячено багато праць [5; 8; 9; 18–21; 23; 25–27]. Представники роду *Pterostichus* відіграють найбільшу серед турунів роль у скороченні чисельності шкідливої черепашки [10].

Серед представників роду в лісових і лучних екосистемах Палеарктики переважає *Pterostichus (Morphnosoma) melanarius* (Illiger, 1798). Це екологічно пластичний масовий еврибіонтний вид, що характеризується мультисезонним типом розмноження та поліваріантним життєвим циклом, який за несприятливих умов здатний змінюватися на моноваріантний [23; 31; 32]. За даними І. Х. Шарової та Б. Ю. Філіппова [33], адаптація *P. melanarius* (Ill.) до існування у суворих умовах північної тайги полягає у скороченні та зміщенні строків розмноження даного виду на літній період.

Характерна особливість *P. melanarius* (Ill.) – домінування у складі карабідофауни антропоценозів лісової зони, у тому числі посівів сільськогосподарських культур [3; 4; 11; 12; 29]. Досліджуваний вид широко розповсюджений в агроценозах хрестоцвітих рослин півдня тайгової зони Західного Сибіру [24]. Дослідження угруповань турунів в умовах Центрального лісостепу Європейської частини Росії [6] виявили тенденцію до збільшення у вересні чисельності *P. melanarius* (Ill.) на відкритих місцевостях, порівняно з лісовими біотопами, у той час як в інші періоди року спостерігається зворотне співвідношення. *P. melanarius* (Ill.) – один із домінантних видів турунів, що мешкає у різних типах лісосмуг Тамбовської області [28], невід'ємний компонент карабідофауни урбанізованих лучних ценозів м. Кемерово [14]. На території Європейської Росії вид численний у біогеоценозах південної тайги [17], а також лісах Республіки Комі [13].

Мета дослідження – виявити трофоконсортивні зв'язки *P. melanarius* (Ill.) із домінантними безхребетними лісових біогеоценозів степового Придніпров'я.

Матеріал і методи досліджень

У ході експерименту з виявлення трофоконсортивних зв'язків *P. melanarius* (Ill.) з потенційними трофічними об'єктами в лабораторних умовах створено модель фрагмента трофічної мережі, до якої входить популяція досліджуваного виду та популяції домінантних представників ґрунтово-підстилкової мезофауни. Матеріал для досліджень (турунів та інших безхребетних) збирали за допомогою пасток Барбера (без фіксатора) [7; 22; 34], а також під час ручного розбирання підстилки та ґрунту [30] на території Самарського бору, у лісових біогеоценозах околиць м. Дніпропетровськ протягом вегетаційних сезонів 2006–2008 років. Трофічні зв'язки досліджували в лабораторії Присамарського міжнародного біосферного стаціонару ім. О. Л. Бельгарда. У ході експерименту 40 екземплярів імаго *P. melanarius* (Ill.) утримували індивідуально у пластикових контейнерах (30 × 20 см). Кожній особині туруна протягом двох тижнів пропонували безхребетних, які мешкають у різних біогеогоризонтах. Субстратом слу-

жив зволожений пісок з елементами лісової підстилки. Біомаса запропонованих *P. melanarius* (Ill.) потенційних об'єктів живлення відповідала біомасі зібраних у природному угрупованні безхребетних на площі декілька квадратних метрів.

Результати та їх обговорення

P. melanarius (Ill.) чинить суттєвий вплив на формування трофоконсорцій у підстилковому та ґрунтовому біогеогоризонтах (рис. 1), винищуючи у 60–100 % випадків багатьох фітофагів та фітосапрофагів. Споживаючи рослинну фітомасу та листяний опад, останні відіграють роль первинних перетворювачів органічної речовини для подальшого її засвоєння на вищих рівнях трофічної піраміди.

У ході експерименту спостерігається тенденція до значного споживання туруном зоофагів I порядку (табл.), серед яких домінують дрібні Carabidae та Staphylinidae. Відсоток споживання *P. melanarius* (Ill.) зоофагів вищевказаної категорії зменшується зі збільшенням розмірів тіла та ваги останніх (рис. 2). Зв'язки *P. melanarius* (Ill.) із зоофагами II порядку відносно слабкі, що пояснюється належністю до даної трофічної групи переважно «швидких» за темпами переміщення у просторі хижаків із жорсткими покривами тіла. Серед зоофагів II та III порядків, а також некрофагів *P. melanarius* (Ill.) активно споживає личинок численних видів Carabidae та Silphidae, уникаючи дорослих особин вищевказаних родин.

Таблиця 1

Аналіз розподілу трофічних об'єктів *P. melanarius* (Ill.) за масою та трофічною спеціалізацією

Середня маса потенційних трофічних об'єктів, мг	Трофічні рівні					Разом
	фітофаги	сапрофаги	зоофаги I порядку	зоофаги II порядку	зоофаги III порядку, пантофаги	
0,1–1,9	0	0	0	0	0	0
2,0–7,9	0	2	6	0	6	14
8,0–31,9	6	6	13	4	2	31
32,0–127,9	7	7	9	9	2	34
понад 128,0	8	7	0	1	0	16
Разом	21	22	28	14	10	95

Досить цікаві взаємозв'язки досліджуваного виду з пантофагами, до яких належать масові види Formicidae, зокрема представники родів *Formica* та *Lasius* (див. рис. 1). Перебуваючи на вищих рівнях трофічної мережі, мурахи здатні регулювати чисельність великих турунів, активно споживаючи імаго *P. melanarius* (Ill.) в умовах лісових біогеоценозів Присамар'я (Дніпропетровська область) [1] та Росії [35]. Дослідження О. О. Дорошевої та Ж. І. Резнікової [2] окремих аспектів взаємовідносин мурах роду *Formica* та 6 різних видів Carabidae, у тому числі *P. melanarius* (Ill.), виявили залежність етологічних реакцій турунів від попереднього досвіду контактів із мурахами. Агресивна поведінка представників *Formica* виробляє рефлекс «уникнення» останніх турунами. У свою чергу, туруни активно живляться загиблими особинами Formicidae.

Висновки

Pterostichus melanarius (Illiger, 1798) – один із домінантних видів підстилкових безхребетних степової зони України, здатний здійснювати широкий трофічний вплив на фіто-, сапро- зоо- та пантофагів, які мешкають у підстилці. У розмірно-ваговій структурі трофічних об'єктів цього виду переважають особини зоофагів I порядку вагою 8–31,9 мг, а також сапро- та фітофаги вагою понад 128 мг.

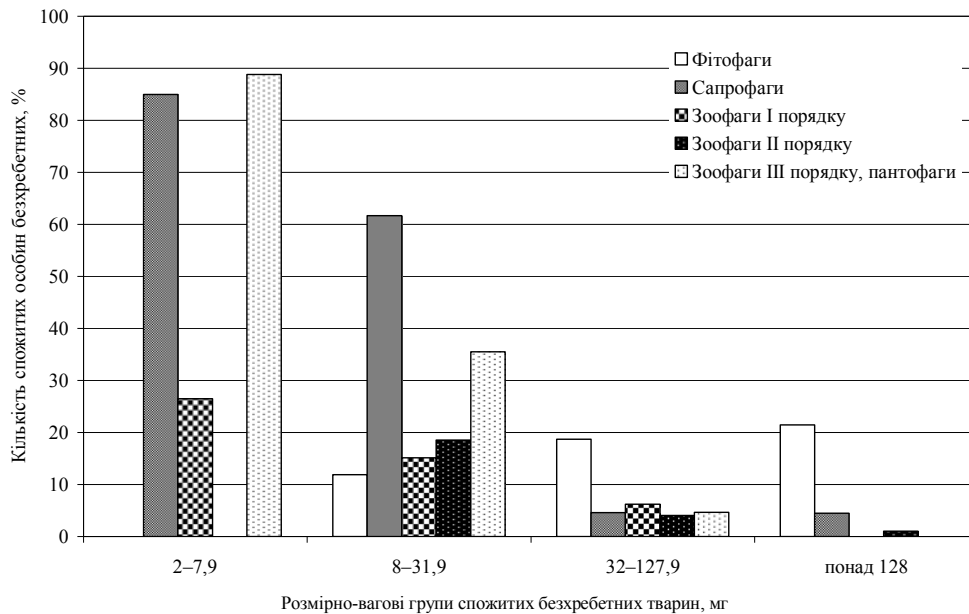


Рис. 2. Показники споживання *P. melanarius* (Ill.) домінуючих безхребетних залежно від їх розмірно-вагової категорії та трофічної спеціалізації

Трофічне навантаження *P. melanarius* (Ill.) може перерозподілятися за кормовими об'єктами залежно від їх чисельності у конкретному біотопі. Для дослідженого виду характерна надзвичайно широка трофічна ніша порівняно з іншими видами турунів (та взагалі підстилкових зоофагів), що є однією з причин високої чисельності *P. melanarius* (Ill.) у багатьох антропогенно порушених екосистемах.

Бібліографічні посилання

1. Бригадиренко В. В. Экологические аспекты взаимодействия муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с подстилочными беспозвоночными в условиях степных лесов // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д. : ДНУ, 2005. – Вип. 9 (34). – С. 181–192.
2. Дорошева Е. А. Экспериментальное исследование этологических механизмов взаимодействия рыжих лесных муравьев и жуужелиц / Е. А. Дорошева, Ж. И. Резникова // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85, № 2. – С. 183–192.
3. Душенков В. М. Сезонная динамика активности жуужелиц в агроценозах // Фауна и экология беспозвоночных животных. – М. : МГПИ, 1984. – С. 69–76.
4. Душенков В. М. Особенности структуры населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) пахотных земель Подмосквья // Зоологический журнал. – 1984. – Т. 68, № 12. – С. 1814–1821.
5. Душенков В. М. Влияние мезорельефа на распределение жуужелиц / В. М. Душенков, Т. А. Черняховская // Фауна и экология беспозвоночных животных. – М. : МГПИ, 1984. – С. 77–81.
6. Гречаниченко Т. Э. Население жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) гетерогенных биотопов Центральной лесостепи / Т. Э. Гречаниченко, Н. А. Гусева // Зоологический журнал. – 2000. – Т. 79, вып. 5. – С. 548–555.
7. Грюнталь С. Ю. К методике количественного учета жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) / С. Ю. Грюнталь // Энтомологическое обозрение. – 1982. – Т. 61, № 1. – С. 201–205.
8. Сергеева Т. К. Сезонная динамика питания *Pterostichus oblongopunctatus* (Coleoptera, Carabidae) / Т. К. Сергеева, С. Ю. Грюнталь // Зоологический журнал. – 1988. – Т. 67, № 4. – С. 548–556.

9. **Сергеева Т. К.** Связи жужелиц рода *Pterostichus* с кормовыми ресурсами / Т. К. Сергеева, С. Ю. Грюнталь // Зоологический журнал. – 1990. – Т. 69, № 3. – С. 32–41.
10. **Заева И. П.** Использование метода радиоактивной маркировки для изучения трофических связей неспециализированных энтомофагов на примере хищных жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Энтомологическое обозрение. – 1974. – Т. 53, № 1. – С. 73–80.
11. **Затямина В. В.** Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) на посевах гороха // Зоологический журнал. – 1970. – Т. 49, № 5. – С. 723–728.
12. **Касандрова Л. И.** Распределение жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в плодовых садах // Зоологический журнал. – 1970. – Т. 49, № 10. – С. 1515–1525.
13. **Колесникова А.** Почвенная мезофауна лесов Корткеросского района Республики Коми // Вестник Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. – № 3 (125). – С. 12–18.
14. **Коровина Н. А.** Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) урбанизированных луговых ценозов (на примере г. Кемерово): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Томск : ТГУ, 2007. – 20 с.
15. **Крыжановский О. Л.** Жуки подотряда Adephaga: сем. Rhysopidae, Trachypachyidae; сем. Carabidae (вводн. часть, обзор фауны СССР). – Л. : Наука, 1983. – 341 с.
16. **Крыжановский О. Л.** Состав и распространение энтомофаун земного шара. – М. : КМК, 2002. – 237 с.
17. **Кудряшева И. В.** Почвенные беспозвоночные (мезофауна) лесов низовьев р. Онеги // Почвенная фауна Северной Европы. – М. : Наука, 1987. – С. 39–51.
18. **Куперштейн М. Л.** Использование реакции преципитации для количественной оценки влияния *Pterostichus crenuliger* (Coleoptera, Carabidae) на динамику популяции вредной черепашки *Eurygaster integriceps* (Hemiptera, Scutelleridae) // Зоологический журнал. – 1974. – Т. 53, № 4. – С. 557–562.
19. **Куперштейн М. Л.** Питание жужелиц (Coleoptera, Carabidae) вредной черепашкой *Eurygaster integriceps* Put. в лаборатории // Энтомологическое обозрение. – 1979. – Т. 58, № 4. – С. 742–750.
20. **Лапшин Л. В.** Сезонная активность доминантных видов жужелиц (Carabidae) в лесостепи Оренбургского Зауралья // Зоологический журнал. – 1971. – Т. 50, № 6. – С. 825–833.
21. **Лахманов В. П.** Биологические особенности наиболее массовых жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в Целиноградской области / В. П. Лахманов, В. З. Котоменко // Зоологический журнал. – 1974. – Т. 53, № 11. – С. 1636–1648.
22. **Маталин А. В.** Об использовании световых ловушек в экологических исследованиях жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Зоологический журнал. – 1996. – Т. 75, № 5. – С. 744–756.
23. **Маталин А. В.** Географическая изменчивость жизненного цикла *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85, № 5. – С. 573–585.
24. **Нужных С. А.** Жесткокрылые-герпетобионты (Carabidae, Staphylinidae) агроценозов крестоцветных культур юга таежной зоны Западной Сибири: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Томск: ТГУ, 2004. – С. 1–15.
25. **Павлова Г. Н.** Изменение комплекса жужелиц (Coleoptera, Carabidae) южной типчаково-ковыльной степи при ее искусственном восстановлении // Зоологический журнал. – 1974. – Т. 53, № 7. – С. 1023–1030.
26. **Попова А. А.** Сезонная динамика численности жужелиц в овощном севообороте в окрестностях города Мичуринска // Фауна и экология беспозвоночных животных. – М. : МГПИ, 1984. – С. 98–106.
27. **Пучков А. В.** Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) на пшеничных полях Николаевской области / А. В. Пучков, В. И. Гнатуш // Зоологический журнал. – 1981. – Т. 60, № 5. – С. 783–786.
28. **Романкина М. Ю.** Эколого-фаунистическая характеристика населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесополос разного типа Тамбовской области // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. Актуальные вопросы энтомологии: Матер. Междунар. науч.-практ. конф. – Ставрополь : Агрус, 2008. – Вип. 4. – С. 137–141.
29. **Соболева-Докучаева И. И.** Особенности формирования жужелиц (Coleoptera, Carabidae) агроценозов Нечерноземья при контакте с лесом // Энтомологическое обозрение. – 1995. – Т. 74, № 3. – С. 551–567.

30. **Тихомирова А. Л.** Учет напочвенных беспозвоночных // Методы почвенно-зоологических исследований. – М. : Наука, 1957. – С. 73–85.
31. **Шарова И. Х.** Сезонная динамика лесных популяций жуужелиц рода *Pterostichus* (Coleoptera, Carabidae) / И. Х. Шарова, М. И. Денисова // Зоологический журнал. – 1997. – Т. 76, № 4. – С. 418–427.
32. **Шарова И. Х.** Типы развития и типы сезонной активности жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) / И. Х. Шарова, В. М. Душенков // Фауна и экология беспозвоночных. – М. : МГПИ, 1979. – С. 15–25.
33. **Шарова И. Х.** Особенности жизненных циклов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в условиях Северной тайги / И. Х. Шарова, Б. Ю. Филиппов // Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82, вып. 2. – С. 229–238.
34. **Barber H. S.** Traps for cave-inhabiting insects // J. Elish. Mitchell. Sci. Soc. – 1931. – № 46. – P. 259–266.
35. **Reznikova Z.** Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioural patterns of ground beetles (Carabidae) / Z. Reznikova, H. Dorosheva // Pedobiologia. – 2004. – Vol. 48, N 1. – P. 15–21.

Надійшла до редколегії 04.03.2012

УДК 579.6:628.1

О. В. Крисенко, Т. В. Скляр, А. І. Вінніков, М. В. Прищепа

Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

ВПЛИВ ІОНІВ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ І ЦИНКОВОГО КОМПЛЕКСУ НА ДИНАМІКУ РОСТУ БАКТЕРІЙ РОДУ *PSEUDOMONAS*

Проблема очищення стічних вод – одне з найактуальніших питань із початку століття. Особливе місце важких металів серед забруднювачів довкілля пов'язане з їх накопиченням в організмі та передачею трофічними ланцюгами, високою їх токсичністю. Розроблено сучасні технології очищення стічних вод: перспективи мають природні та найдешевші біологічні методи очищення, що являють собою інтенсифікацію природних процесів розкладання органічних сполук мікроорганізмами в аеробних або анаеробних умовах. Одні з основних – процеси нітрифікації та денітрифікації. Велика увага приділяється мікроорганізмам, здатним виконувати ці процеси. Процеси взаємодії між іонами важких металів і мікроорганізмами мають велике значення не тільки для фундаментальної науки, а і як можливе застосування у біотехнологічних процесах.

А. В. Крысенко, Т. В. Скляр, А. И. Винников, Н. В. Прищепа

Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара

ВЛИЯНИЕ ИОНОВ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ И ЦИНКОВОГО КОМПЛЕКСА НА ДИНАМИКУ РОСТА БАКТЕРИЙ РОДА *PSEUDOMONAS*

Проблема очистки сточных вод – один из актуальных вопросов с начала века. Особое место тяжелых металлов среди загрязнителей окружающей среды связано с их накоплением в организме и передачей по трофическим цепям, их высокой токсичностью. Разработаны современные технологии очистки сточных вод: перспективы имеют естественные и дешевые биологические методы очистки, представляющие собой интенсификацию природных процессов разложения органических соединений микроорганизмами в аэробных или анаэробных условиях. Одни из основных – процессы нитрификации и денитрификации. Большое внимание уделяется микроорганизмам, способным выполнять эти процессы. Процессы взаимодействия между ионами тяжелых металлов и микроорганизмами представляют большой интерес не только для фундаментальной науки, а и как возможное применение в биотехнологических процессах.

A. V. Krysenko, T. V. Sklyar, A. I. Vinnikov, N. V. Prischepa

Oles Honchar Dniepropetrovsk National University

EFFECT OF HEAVY METAL IONS AND ZINC COMPLEX ON THE DYNAMICS OF GROWTH OF BACTERIA *PSEUDOMONAS*

The problem of wastewater treatment is one of the most pressing issues from the beginning of the century. A special role of the heavy metals in the pollution of the environment is due to their bioaccumulation, transfer through trophic chains, and high toxicity. Currently, advanced technologies for the wastewater treatment had been developed. Natural and cheap biological treatment methods of intensification of the natural processes of organic compounds decomposition by microorganisms under aerobic or anaerobic conditions are promising. Among important processes are nitrification and

denitrification. That's why a great attention is paid to the microorganisms that are capable to realize these processes. The processes of interaction of the heavy metals ions and microorganisms are of great interest not only from the standpoint of basic science, but also as a possible use in biotechnological processes.

Вступ

Іони важких металів (ВМ) займають особливе положення серед багатьох забруднювачів середовища. Це пов'язано з можливістю накопичення їх організмами, передачею ланцюгами живлення, а також з їх високою токсичністю [9; 11]. Токсичність ВМ відносно мікроорганізмів залежить від таких факторів як *pH*, іонна сила, природа та концентрація катіонів і аніонів, а також наявності органічних сполук, здатних взаємодіяти з металами та впливати на їх біодоступність [3; 12]. Усі метали в окисненій формі можуть взаємодіяти з мікробною клітиною. Імовірно, не існує жодного металу, який би не підлягав мікробній трансформації [6].

Акумуляція металів у більшості випадків відбувається за рахунок їх відкладання на поверхні клітин. Метали можуть зв'язуватися капсульними полісахаридами, причому в капсулі можуть акумулюватись одночасно декілька металів [14]. Наприклад, у капсулах клітин *Bacillus megaterium* ATCC 19213 виявляють катіони купруму, ртуті, аргентуму, феруму, цинку та мангану [19; 21].

Акумуляція металів на поверхні клітин може відбуватись у результаті утворення комплексу металів із білками клітинної мембрани. Багато металів утворюють на поверхні клітин нерозчинні сполуки, такі як $PbHPO_4$, $CdHPO_4$, $Pb(OH)_2$, сульфід металів [18]. Утворення таких комплексів іноді пов'язане з активністю ферментів. Утворення фосфату кадмію спряжене з активністю фосфатази, яка індукується гліцеро-2-фосфатом і каталізує його розщеплення з утворенням HPO_4^{2-} . Цей аніон взаємодіє з Cd^{2+} з утворенням нерозчинного зв'язаного з клітинами $CdHPO_4$ [9; 21].

Об'єкт дослідження – бактерії роду *Pseudomonas* зі стічних вод, основна з яких класифікована як *P. diminuta*. Це рухомі грамнегативні палички, джгутики в них монотрихальні. Бактерії утворюють жовто-зелений флюоресціюючий пігмент [11; 24]. При зростанні на МПА утворюють колонії білого кольору. Дуже поширені в навколишньому середовищі [7; 8].

Мета цієї статті – оцінити вплив іонів важких металів і цинкового комплексу на динаміку росту бактерій роду *Pseudomonas*.

Матеріал і методи досліджень

Визначали динаміку росту бактерій роду *Pseudomonas* на субстратах із різною концентрацією *Cd*, *Cu*, *Cr*, *Ni*, *Pb* і цинкового комплексу. Для цього по чашках Петрі розливають субстрат з елективним живильним середовищем (середовище Гісса з азотумісними сполуками чи МПА) [2; 14; 21] або інше живильне середовище, що містить желатиноподібну основу, азотумісні органічні сполуки, солі сірчаної та фосфорної кислот і дистильовану воду, солі сірчаної та фосфорної кислот – магній сірчано-кислий, марганець сірчано-кислий, калій фосфорно-кислий одно- та двозаміщений [13; 23]. Потім додаються різні концентрації розчинів металів і проводиться засівання розчину бактерій методом газону [14]. Культивування проводили в термостаті за температури +36 °С, підраховували кількість утворених колоній [9; 12].

Результати та їх обговорення

Важкі метали у природних водах перебувають у розчиненому та адсорбованому стані. Потрапляючи у воду в іонній формі, вони накопичуються в опадах у вигляді гідрооксидів, карбонатів, сульфідів або фосфатів [15; 24]. Вміст різних металів у во-

доймах варіює у широких межах. Високі концентрації важких металів виявляються у верхніх шарах води [6; 17]. Токсичний вплив більшості важких металів, на які перевіряли мікроорганізми, починає сильно впливати на ріст і активність із концентрації 50 мг/дм³.

Таблиця 1

Утворення колоній на середовищах із різною концентрацією металів

Концентрація металу, мг/дм ³	Кількість клітин, 10 ⁶ /мл при додаванні Cd^{2+}	Кількість клітин, 10 ⁶ /мл при додаванні Cu^{2+}	Кількість клітин, 10 ⁶ /мл при додаванні Cr^{6+}	Кількість клітин, 10 ⁶ /мл при додаванні Ni^{2+}	Кількість клітин, 10 ⁶ /мл при додаванні Pb^{2+}
20	7,7 ± 0,8	8,4 ± 0,6	6,1 ± 0,7	9,3 ± 0,8	9,1 ± 0,4
30	5,3 ± 0,7	7,9 ± 0,7	4,6 ± 0,4	7,9 ± 0,6	8,3 ± 0,6
40	4,1 ± 0,5	5,6 ± 0,8	2,4 ± 0,7	6,1 ± 0,6	6,4 ± 0,7
50	2,3 ± 0,6	4,1 ± 0,5	1,5 ± 0,8	5,3 ± 0,7	5,3 ± 0,5
70	0,9 ± 0,5	2,2 ± 0,4	0,0	3,0 ± 0,6	4,5 ± 0,8
100	0,0	1,3 ± 0,7	0,0	1,6 ± 0,8	3,6 ± 0,6
120	0,0	0,0	0,0	0,9 ± 0,6	2,3 ± 0,5
150	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1 ± 0,6

Цинковий комплекс – продукт взаємодії оксиду цинку з дикалієвою (натрієвою) діоксиетилendifосфорною кислотою в содовому розчині [8; 17]. Використовується для поліпшення роботи водного обладнання, збільшує безремонтний строк служби механізмів і агрегатів, зменшує технічні витрати води, перешкоджає утворенню накипу та корозії [20; 23]. При додаванні великої дози цинкового комплексу спостерігалось порушення процесів очищення (табл. 2).

Таблиця 2

Залежність кількості клітин від концентрації цинкового комплексу

Концентрація цинкового комплексу, мг/дм ³	Кількість клітин, 10 ⁶ /мл	Концентрація цинкового комплексу, мг/дм ³	Кількість клітин, 10 ⁶ /мл
0	5,9 ± 0,8	2,3	4,4 ± 0,6
0,2	6,1 ± 0,5	2,4	4,1 ± 0,7
0,4	6,0 ± 0,7	2,5	3,9 ± 0,4
0,6	5,8 ± 0,4	2,6	4,1 ± 0,7
0,8	5,6 ± 0,6	2,7	3,8 ± 0,8
1,0	5,7 ± 0,5	2,8	3,7 ± 0,6
1,2	5,6 ± 0,5	2,9	3,6 ± 0,8
1,4	5,2 ± 0,8	3,0	3,3 ± 0,9
1,6	5,1 ± 0,6	3,1	2,1 ± 0,7
1,8	4,6 ± 0,5	3,2	1,9 ± 0,8
2,0	4,5 ± 0,4	3,3	1,4 ± 0,6
2,1	4,5 ± 0,6	3,4	0,9 ± 0,5
2,2	4,2 ± 0,5	3,5	0,0

При поступовому збільшенні концентрації цинкового комплексу в середовищі вдалося досягти резистентності мікроорганізмів до нього та виявити межі пристосування мікроорганізмів [7; 13]. Виявлено, що мікроорганізми змогли пристосуватися до концентрації цинкового комплексу 3 мг/дм³. При перевищенні цієї дози спостерігається порушення процесів життєдіяльності бактерій.

Висновки

Токсичний вплив важких металів на бактерії роду *Pseudomonas* починається з концентрації, яка перевищує 50 мг/дм³. Мікроорганізми змогли пристосуватися до

концентрації цинкового комплексу 3 мг/дм³, але при перевищенні цієї дози спостерігаються суттєві порушення їх життєдіяльності.

Бактерії, стійкі до іонів важких металів, використовуються в ряді біотехнологічних і біоремедіаційних процесів. Здавна відомий процес біологічного вилуговування руд. Ведуться інтенсивні дослідження з можливого використання бактерій в очищенні навколишнього середовища від важких металів. Одні з найперспективніших напрямів цієї галузі – біосорбція та осадження іонів металів у вигляді нерозчинних комплексів. Також ведуться роботи з використання мікроорганізмів як «біосенсорів» – для моніторингу іонів важких металів у навколишньому середовищі.

Бібліографічні посилання

1. **Авакян З. А.** Порівняльна токсичність важких металів для деяких мікроорганізмів // Мікробіологія. – 1997. – Т. 36, № 6. – С. 446–450.
2. **Дубова Н. А.** Міграція металів у прісних водах // Водні ресурси. – 1998. – № 4. – С. 185–186.
3. **Жданова Н. І.** Використання деяких ґрунтових мікроміцетів для очищення промислових стічних вод // Мікробіологічний журнал. – 1993. – Т. 55, № 3. – С. 67–73.
4. **Квасніков Є. І.** Резистентні бактерії роду *Pseudomonas* до з'єднань шестивалентного хрому і здатність до його відновлення // Мікробіологічний журнал. – 1998. – Т. 50, № 6. – С. 24–27.
5. **Квасніков Є. І.** Бактерії, що відновлюють хром в природі і в стоках промислових підприємств // Мікробіологія. – 1998. – Т. 57, № 4. – С. 680–685.
6. **Клюшнікова Т. М.** Сульфатздатність бактерій роду *Pseudomonas* // Мікробіологічний журнал. – 1997. – Т. 54, № 2. – С. 49–54.
7. **Рода І. Г.** Біохімія і очищення стічних вод / І. Г. Рода, Г. Ф. Смирнова // Хімія і технологія води. – 1999. – Т. 11, № 2. – С. 169–172.
8. **Assessment of the potential mutagenicity of organochlorine pesticides (OCPs) in contaminated sediments from Taihu Lake, China / Z. Zhao, L. Zhang, J. Wu et al.** // Mutat. Res. / Gen. Tox. and Environ. Mut. – 2010. – Vol. 696, N 1. – P. 62–68.
9. **Bhaskar P. V.** Bacterial extracellular polymeric substance (EPS): A carrier of heavy metals in the marine food-chain / P. V. Bhaskar, N. B. Bhosle // Environ. Int. – 2006. – Vol. 32, N 2. – P. 191–198.
10. **Canovas D.** Heavy metal tolerance and metal homeostasis in *Pseudomonas putida* as revealed by complete genome analysis / D. Canovas, I. Cases, V. de Lorenzo // Environ. Microbiol. – 2003. – Vol. 5, N 12. – P. 1242–1256.
11. **Choudhury R.** Zinc resistance mechanisms in bacteria / R. Choudhury, S. Srivastava // Curr. Science. – 2001. – Vol. 81, N 7. – P. 768–775.
12. **Clemens S.** *Schizosaccharomyces pombe* as a model for metal homeostasis in plant cells: The phytochelatin-dependent pathway is the main cadmium detoxification mechanism / S. Clemens, C. Simm // New Phytol. – 2003. – Vol. 159, N 2. – P. 323–330.
13. **Coombs J. M.** Molecular evidence for the evolution of metal homeostasis genes by lateral gene transfer in bacteria from the deep terrestrial subsurface / J. M. Coombs, T. Barkay // Appl. Environ. Microbiol. – 2004. – Vol. 70, N 3. – P. 1698–1707.
14. **Coombs J. M.** New findings on evolution of metal homeostasis genes: Evidence from comparative genome analysis of bacteria and archaea / J. M. Coombs, T. Barkay // Appl. Environ. Microbiol. – 2005. – Vol. 71, N 11. – P. 7083–7091.
15. **Diels L.** New developments in treatment of heavy metal contaminated soils / L. Diels, N. van der Lelie, L. Bastiaens // Rev. Environ. Sci. Biotechnol. – 2002. – Vol. 1, N 1. – P. 75–82.
16. **Dzidic S.** Horizontal gene transfer-emerging multidrug resistance in hospital bacteria / S. Dzidic, V. Bedecovic // Acta Pharm. Sin. – 2003. – Vol. 24, N 6. – P. 519–526.
17. **Fabre B.** Maximum uptakes of cadmium on free and immobilized bacteria and actinomycetes cells / B. Fabre, K. Jezequel, T. Lebeau // Environ. Chem. Lett. – 2003. – Vol. 1, N 2. – P. 141–144.

18. **Faisal M.** Comparative study of *Cr (VI)* uptake and reduction in industrial effluent by *Ochrobacterium intermedium* and *Brevibacterium sp.* / M. Faisal, S. Hasnain // *Biotechnol. Lett.* – 2004. – Vol. 26, N 21. – P. 1623–1628.
19. **Green-Ruiz C.** Mercury (*II*) removal from aqueous solutions by nonviable *Bacillus sp.* from a tropical estuary // *Bioresour. Technol.* – 2006. – Vol. 97, N 15. – P. 1907–1911.
20. **Ibrahim Z.** Bioaccumulation of silver and the isolation of metal-binding protein from *P. diminuta* / Z. Ibrahim, W. A. Ahmad, A. B. Baba // *Braz. Arch. Biol. Technol.* – 2001. – Vol. 44, N 3. – P. 223–225.
21. **Identification** of a regulatory pathway that controls the heavy-metal resistance system *czc* via promoter *czcNp* in *Ralstonia metallidurans* / C. Große, A. Anton, T. Hoffmann et al. // *Arch. Microbiol.* – 2004. – Vol. 182, N 2–3. – P. 109–118.
22. **Interactions** of chromium with microorganisms and plants / W. Carpentier, K. Sandra, I. de Smet et al. // *FEMS Microbiol. Rev.* – 2001. – Vol. 25, N 3. – P. 335–347.
23. **Microbial** reduction and precipitation of vanadium by *Shewanella oneidensis* / W. Carpentier, K. Sandra, I. De Smet et al. // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2003. – Vol. 69, N 6. – P. 3636–3639.
24. **Tolerance** to various toxicants by marine bacteria highly resistant to mercury / J. De, N. Ramaiah, A. Mesquita, X. N. Verlekar // *Mar. Biotechnol.* – 2003. – Vol. 5, N 2. – P. 185–193.

Надійшла до редколегії 21.03.2012

УДК 574.51+574.474

У. В. Лерета, Д. Г. Гаврилоє

Чернівецький національний університет ім. Юрія Федьковича

СЕЗОННА ДИНАМІКА КИСНЕВОГО РЕЖИМУ ЛОТИЧНОЇ ЕКОСИСТЕМИ (НА ПРИКЛАДІ р. МАЛИЙ СІРЕТ)

Проаналізовано сезонні зміни вмісту розчинного кисню у поверхневих водах р. Малий Сірет. Підкреслено вагомий внесок вітчизняних учених (П. І. Чернеги, Ю. С. Ющенко, В. Г. Явкіна та ін.) у розробку окремих аспектів даного питання. Із метою визначення фонових територій басейну річки Малий Сірет запропоновано та апробовано нову методику виявлення фонових і унікальних територій, які слугують еталоном для моніторингу басейну р. Малий Сірет.

У. В. Лерета, Д. Г. Гаврилоє

Черновицкий национальный университет им. Юрия Федьковича

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА КИСЛОРОДНОГО РЕЖИМА ЛОТИЧЕСКОЙ ЭКОСИСТЕМЫ (НА ПРИМЕРЕ р. МАЛЫЙ СИРЕТ)

Проанализированы сезонные изменения содержания кислорода в поверхностных водах реки Малий Сирет. Подчеркнут весомый вклад отечественных ученых (П. И. Чернеги, Ю. С. Ющенко, В. Г. Явкина и др.) в разработку отдельных аспектов данного вопроса. С целью определения фоновых территорий бассейна реки Малий Сирет предложена и апробирована новая методика выявления фоновых и уникальных территорий, которые могут служить эталоном для мониторинга бассейна данной гидросистемы.

U.V. Legeta, D.G. Gavryloe

Chernivtsi National University

SEASONAL DYNAMICS OF OXYGEN REGIME OF THE LOTIC ECOSYSTEM (THE SMALL SIRET RIVER)

Seasonal changes of the content of dissolved oxygen in the surface water of the Small Siret river have been analyzed. Significant contributions of Ukrainian scientists (Chernega, Yushchenko, Yavkin) in the development of certain aspects of the subject have been outlined. The indication methods of the background and unique territories (the benchmark for the monitoring of the Small Siret river basin) have been proposed and tested.

Вступ

Розчинений у воді кисень належить до найважливіших фізико-хімічних показників, які впливають на екологічний стан водних екосистем [6]. Вміст кисню великою мірою визначає якість води завдяки інтенсифікації процесів самоочищення, фізико-хімічної трансформації та гідробіологічного кругообігу речовин. Концентрація розчиненого у воді кисню – інтегральна величина, що визначається співвідношенням різноспрямованих фізико-хімічних, гідробіологічних і гідродинамічних процесів, які відбуваються у водному середовищі та на межі «вода – атмосфера» [1].

Дослідженнями басейнової системи Малуго Сірету у свій час займалися В. Г. Лебедєв, М. С. Кожуріна, В. П. Безчасний та ін. в рамках дослідження території Передкарпаття [3]. Сучасним дослідженням території басейну Малуго Сірету присвячені праці П. І. Чернеги [7], Ю. С. Ющенко [8], В. Г. Явкіна [9]. Дослідженням структури гідромережі Карпат, у тому числі й Малуго Сірету, займався Б. В. Кіндюк [5]. Однак питання з'ясування сезонного характеру змін за основними гідрохімічними показниками даної лотичної екосистеми потребує додаткового вивчення.

У зв'язку з цим мета наших досліджень – оцінити сезону мінливість вмісту розчиненого кисню у поверхневих водах р. Малий Сірет.

Матеріал і методи досліджень

Досліджувана лотична екосистема належить до гірських річок, у басейні яких не міститься об'єктів техногенного характеру (рис.). Це дозволяє з'ясувати питання зміни гідрохімічних параметрів води під впливом природних факторів. Коливання рівня інтегрального показника вмісту розчиненого кисню у воді дозволяє оцінити характер його змін у природній екосистемі без активного втручання людини.

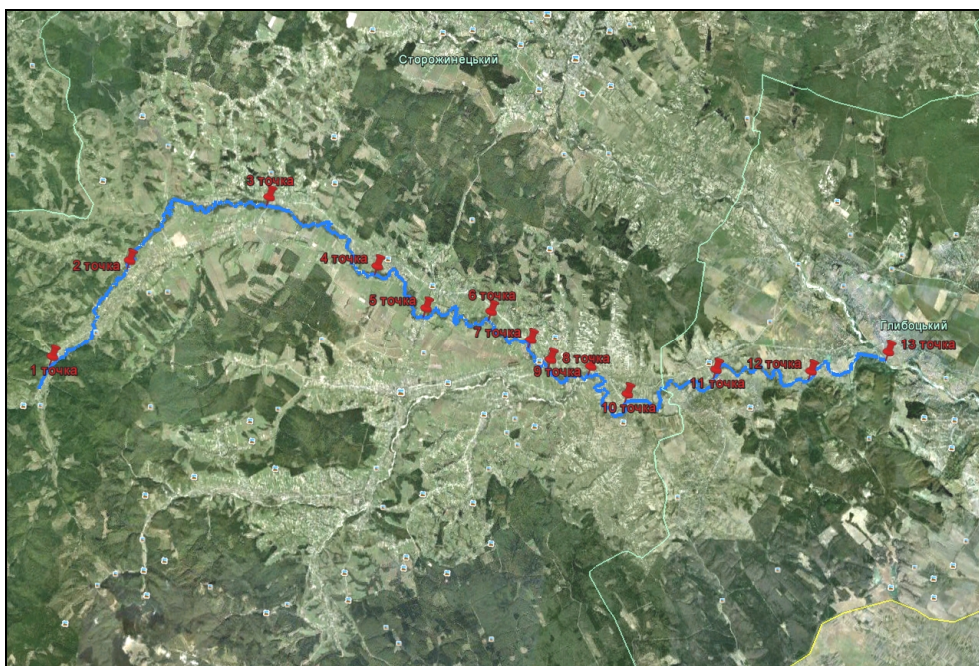


Рис. Картосхема полігону досліджень території лотичної екосистеми р. Малий Сірет:

точка 1 – с. Банилів-Підгірний (верх); 2 – с. Банилів-Підгірний (низ); 3 – с. Давидени;
4 – с. Череш; 5 – с. Буденець (верх); 6 – с. Буденець (низ); 7 – с. Верхні Петрівці (верх);
8 – с. Верхні Петрівці (центр); 9 – с. Верхні Петрівці (низ); 10 – с. Нижні Петрівці;
11 – с. Купка; 12 – с. Сучевени (верх); 13 – с. Сучевени (низ)

Дослідження проводили протягом жовтня – січня 2011–2012 років. Відбір проб здійснювали у чотириразовій повторності по руслу лотичної екосистеми у 13 точках моніторингу: с. Банилів-Підгірний – точка № 1 (верх); с. Банилів-Підгірний – 2 (низ); с. Давидени – 3; с. Череш – 4; с. Буденець – 5 (верх); с. Буденець – 6 (низ); с. Верхні Петрівці – 7 (верх); с. Верхні Петрівці – 8 (центр); с. Верхні Петрівці – 9 (низ); с. Нижні Петрівці – 10; с. Купка – 11; с. Сучевени – 12 (верх) та с. Сучевени – 13 (низ).

Точки моніторингу відбирали таким чином, щоб рівномірно охопити все русло річки Малий Сірет. Проби води відбирали на струмені потоку на глибині 0,2–0,5 м від поверхні [4]. Порівняння результатів проводили відносно рівня ГДК в. р. [2]. Статистичний аналіз результатів проводили у пакеті програм Statistica 6.0.

Результати та їх обговорення

Аналіз результатів (табл. 1) дозволив виділити 7 точок моніторингу з різним характером прояву динаміки за даним показником. У пробах води з трьох точок (1 – с. Банилів-Підгірний, верх, 7 – с. Верхні Петрівці, верх, та 11 – с. Купка) – виявлено найвищий рівень вмісту кисню залежно від сезону, тоді як найнижчий рівень залежно від сезону встановлено для точок 3 – с. Давидени, 10 – с. Нижні Петрівці, 12 – с. Сучевени, верх та 13 – с. Сучевени, низ. Для всіх точок моніторингу характер змін зберігається протягом усього періоду досліджень. Найвищий рівень вмісту кисню у воді протягом осіннього періоду встановлено в точці 1 (19,8 мг/л), тоді як для зимового та весняного періоду цей показник характерний для точок 7 (16,0 мг/л) та 11 (25,6 мг/л) відповідно.

Достовірне відносно рівня ГДК в. р. зниження вмісту розчиненого кисню протягом осіннього сезону встановлено для води точок 3 – с. Давидени, 10 – с. Нижні Петрівці, низ, 12 – с. Сучевени, верх та 13 – с. Сучевени, низ, що в усіх випадках перебуває в межах допустимої норми.

Особливу увагу звертають на себе точки 3 та 7, у випадках яких має місце збереження характеру змін вмісту рівня кисню у воді незалежно від сезону. У пробах води точки 7 (с. Верхні Петрівці, верх) достовірне зростання даного показника протягом осіннього (15,4 мг/л) та зимового сезону (15,3–16,0 мг/л) є найвищим серед усіх точок полігону дослідження, тоді як для точки 3 (с. Давидени) протягом зимового (12,2 та 17,6 мг/л) та весняного періоду (16,7 мг/л) ці значення найнижчі серед усіх одержаних (див. табл. 1).

Таблиця 1

Вміст розчиненого кисню (мг/л) у воді точок моніторингу досліджуваної лотичної екосистеми

Точки моніторингу	Період досліджень					
	осінь		зима		весна	
	жовтень	листопад	грудень	січень	березень	квітень
1 – с. Банилів-Підгірний, верх	13,4 ± 0,41*	19,8 ± 1,50*	14,5 ± 0,24*	15,3 ± 0,28*	18,8 ± 0,15*	18,0 ± 0,24*
2 – с. Банилів-Підгірний, низ	11,6 ± 0,47*	13,8 ± 0,73*	14,1 ± 0,28*	13,8 ± 0,36*	19,8 ± 0,40*	18,6 ± 0,24*
3 – с. Давидени	12,4 ± 0,16*	11,9 ± 0,50	13,2 ± 0,76*	12,2 ± 0,41*	17,6 ± 0,27*	16,7 ± 0,42*
4 – с. Череш	13,3 ± 0,16*	14,3 ± 0,17*	14,2 ± 0,29*	15,7 ± 0,41*	18,9 ± 0,17*	17,7 ± 0,17*
5 – с. Буденець, верх	13,2 ± 0,49*	13,4 ± 0,41*	15,0 ± 0,50*	15,0 ± 0,28*	20,3 ± 0,23*	19,2 ± 0,24*
6 – с. Буденець, низ	14,5 ± 0,63*	12,4 ± 0,36*	15,0 ± 0,28*	15,3 ± 0,15*	19,6 ± 0,27*	18,6 ± 0,24*
7 – с. Верхні Петрівці, верх	15,4 ± 0,73*	12,9 ± 0,28*	15,3 ± 0,28*	16,0 ± 0,17*	19,9 ± 0,77*	18,9 ± 0,60*
8 – с. Верхні Петрівці, центр	12,9 ± 0,77*	14,3 ± 0,38*	14,4 ± 0,28*	15,1 ± 0,24*	19,2 ± 0,24*	18,2 ± 0,15*
9 – с. Верхні Петрівці, низ	12,2 ± 0,91*	12,9 ± 0,28*	14,0 ± 0,24*	14,4 ± 0,15*	21,5 ± 0,42*	19,9 ± 0,26*
10 – с. Нижні Петрівці	11,2 ± 0,49*	10,9 ± 0,37*	14,1 ± 0,28*	15,4 ± 0,17*	21,2 ± 0,50*	19,3 ± 0,50*
11 – с. Купка	12,1 ± 0,29*	13,5 ± 0,28*	13,8 ± 0,15*	15,1 ± 0,24*	25,6 ± 0,53*	23,1 ± 0,27*
12 – с. Сучевени, верх	11,2 ± 0,15*	12,1 ± 0,28*	14,1 ± 0,28*	15,0 ± 0,15*	23,4 ± 0,26*	22,0 ± 0,45*
13 – с. Сучевени, низ	12,2 ± 0,24*	11,5 ± 0,15*	11,6 ± 0,24*	13,1 ± 0,17*	24,3 ± 0,29*	22,4 ± 0,39*

Примітка: * – $p < 0,05$; контроль (ГДК в. р.) – $\geq 4,0$.

Враховуючи, що за результатами досліджень у всіх випадках одержані дані перевищують мінімально необхідний рівень ГДК в. р., ми розробили та випробували методику відбору унікальних і фонових територій, які репрезентують дану лотичну еко-

систему. Алгоритм відбору таких територій будувався на співставленні результатів дослідження між самими точками моніторингу залежно від сезону. При цьому (табл. 2) унікальні точки лотичної екосистеми відбиралися за наявності трьох основних критеріїв: найбільша частота достовірних відхилень порівняно з усіма точками; характер зміни самого рівня показника (найвищий чи найнижчий серед усіх виявлених); достовірне відхилення відносно ГДК в. р. У випадку відсутності одного із двох перших названих критеріїв дана територія розглядалася нами як фонові.

За результатами гідрохімічного аналізу води за жовтень 2011 року при співставленні між частотою достовірних відхилень між усіма точками моніторингу встановлено найвищу частоту достовірних відхилень для таких точок моніторингу як 4, 6, 7 та 12. При цьому одержані результати співставлення для точки 7 узгоджуються з рівнем даного показника як найвищого за вмістом розчиненого кисню серед відібраних точок лотичної екосистеми (15,4 мг/л). Такий результат дозволяє віднести дану територію до фонових.

Таблиця 2

Порівняння точок моніторингу за вмістом розчиненого кисню (мг/л) у воді

Точки моніторингу	Період досліджень					
	осінь		зима		весна	
	жовтень	листопад	грудень	січень	березень	квітень
1 – с. Банилів-Підгірний, верх	13,4 ± 0,4 II**	19,8 ± 1,5 XII	14,5 ± 0,2 II	15,3 ± 0,3 IV	18,8 ± 0,2 VII	18,0 ± 0,2 VII
2 – с. Банилів-Підгірний, низ	11,6 ± 0,5 III	13,8 ± 0,7 III	14,1 ± 0,3 II	13,8 ± 0,4 VII	19,8 ± 0,4 VII	18,6 ± 0,2 V
3 – с. Давидени	12,4 ± 0,2 IV	11,9 ± 0,5 V	13,2 ± 0,8 I	12,2 ± 0,4 XI	17,6 ± 0,3 X	16,7 ± 0,4 IX
4 – с. Череш	13,3 ± 0,2 VII	14,3 ± 0,2 VIII	14,2 ± 0,3 II	15,7 ± 0,4 IV	18,9 ± 0,17 VII	17,7 ± 0,17 V
5 – с. Буденець, верх	13,2 ± 0,5 II	13,4 ± 0,4 IV	15,0 ± 0,5 III	15,0 ± 0,3 II	20,3 ± 0,2 VI	19,2 ± 0,2 VII
6 – с. Буденець, низ	14,5 ± 0,6 VII	12,4 ± 0,4 IV	15,0 ± 0,3 III	15,3 ± 0,2 V	19,6 ± 0,3 IV	18,6 ± 0,2 IV
7 – с. Верхні Петрівці, верх	15,4 ± 0,7 VII	12,9 ± 0,3 IV	15,3 ± 0,3 VII	16,0 ± 0,2 VI	19,9 ± 0,8 III	18,9 ± 0,6 IV
8 – с. Верхні Петрівці, центр	12,9 ± 0,8 –	14,3 ± 0,4 VI	14,4 ± 0,3 I	15,1 ± 0,2 IV	19,2 ± 0,2 V	18,2 ± 0,2 IV
9 – с. Верхні Петрівці, низ	12,2 ± 0,9 I	12,9 ± 0,3 V	14,0 ± 0,2 III	14,4 ± 0,2 IX	21,5 ± 0,4 VIII	19,9 ± 0,3 VIII
10 – с. Нижні Петрівці	11,2 ± 0,5 V	10,9 ± 0,4 VIII	14,1 ± 0,3 II	15,4 ± 0,2 III	21,2 ± 0,5 VII	19,3 ± 0,5 II
11 – с. Купка	12,1 ± 0,3 III	13,5 ± 0,3 V	13,8 ± 0,2 III	15,1 ± 0,2 II	25,6 ± 0,53 XI	23,1 ± 0,27 IX
12 – с. Сучевени, верх	11,2 ± 0,2 VII	12,1 ± 0,3 V	14,1 ± 0,3 II	15,0 ± 0,2 V	23,4 ± 0,3 XI	22,0 ± 0,5 IX
13 – с. Сучевени, низ	12,2 ± 0,2 IV	11,5 ± 0,2 VII	11,6 ± 0,2 XI	13,1 ± 0,2 X	24,3 ± 0,3 X	22,4 ± 0,4 IX

Примітка: ** – римськими цифрами відзначено частоту достовірних випадків співставлення між усіма точками.

Аналогічно, при співставленні за трьома критеріями відбору унікальних територій виявлено точку 12 (с. Сучевени, верх), для якої рівень кисню протягом жовтня найнижчий серед усіх одержаних варіантів (11,2 мг/л). Якщо у першому випадку характер прояву інтегрального показника збігається, то для точки 12 має місце певна

розбіжність: при високій частоті достовірних співставлень рівень показника найнижчий (11,2 мг/л), що дозволяє нам віднести цю територію лотичної екосистеми до специфічних за даним критерієм.

За результатами аналізу рівня кисневого показника поверхневих вод р. Малий Сірет протягом листопада найвищий вміст розчинного кисню встановлено для точки 1 (с. Банилів-Підгірний, верх – 19,8 мг/л), тоді як найнижчий рівень кисню за даний період серед всіх точок моніторингу виявлено для території с. Нижні Петрівці (точка 10). У першому випадку можна говорити про фоновий рівень даного показника для всього полігону досліджень, оскільки збігаються як частота зустрітваності (12 випадків із 13), так і вміст кисню у воді.

Результатами аналізу за грудень 2011 року виявлено одну точку моніторингу, яку можна віднести до унікальних серед усіх лотичних екосистем. Точка 13 (с. Сучевени, низ) характеризується найвищою частотою достовірних відхилень між усіма точками моніторингу (11 випадків) і найнижчим рівнем (11,6 мг/л) вмісту кисню. Для цього ж періоду виявлено точку 7 із високим вмістом розчиненого кисню та дещо меншим числом достовірних відхилень (7 випадків) на фоні низької частоти зустрітваності.

Аналіз результатів моніторингу за січень 2012 року дозволив установити випадок, який нами віднесено до унікальних територій серед усіх точок моніторингу. Найнижчий рівень кисню у поверхневих водах р. Малий Сірет встановлено для точки 3 (с. Давидени, 12,2 мг/л) з найвищою частотою достовірних відхилень при співставленні між усіма точками моніторингу (11 випадків серед 13), що дозволяє віднести дану територію до специфічних для всієї лотичної екосистеми за даний період (див. табл. 2). Свою унікальність дана територія демонструє також і під час весняних досліджень. На період квітня 2012 року для точки 3 встановлено найвищий рівень частоти достовірних співставлень між усіма територіями (10 випадків із 13) при найнижчому рівні показника (16,7 мг/л).

Протягом лютого 2012 року вода у р. Малий Сірет за низьких температур (-25°C і нижче) замерзла, що не дало змоги провести відбір проб. У першій декаді березня 2012 року відновили відбір проб води у цій річці. Результати аналізу дозволили виявити випадок із найбільшою частотою достовірних варіантів співставлення для точки 11 (с. Купка), а також із найвищим рівнем розчиненого кисню (25,6) у воді для даної території. Даний випадок віднесено до категорії фонових на весняний період досліджень.

За результатами аналізу вмісту кисню протягом квітня 2012 року виявлено 4 варіанти з найбільшою частотою достовірних відхилень для точок 3, 11, 12, 13. Вище зазначалася унікальність точки 3 та фоновий характер точки 11. Щодо результатів для останніх двох територій, має місце прояв фонового рівня залежності між обома критеріями: високий рівень показника та його частоти достовірних відхилень (див. табл. 1, 2).

Висновки

За рівнем розчиненого кисню як фонові території залежно від сезону виділено точки 4 – с. Череш; 10 – с. Нижні Петрівці, осінній період; 7 – с. Верхні Петрівці, верх; 13 – с. Сучевени, низ, зимовий період; 12 – с. Сучевени, верх; 3 – с. Давидени, весняний період. До категорії унікальних територій залежно від сезону увійшли точки 1 – с. Банилів-Підгірний, верх; 7 – с. Верхні Петрівці, верх; 12 – с. Сучевени, верх, осінній період; 13 – с. Сучевени, низ; 3 – с. Давидени, зимовий період; 11 – с. Купка, єдина за весняний період, яку ми виділили як унікальну для всієї екосистеми.

Бібліографічні посилання

1. **Алекин О. А.** Основы гидрохимии. – Л. : Гидрометеиздат, 1970. – 444 с.
2. **Алексеев Л. С.** Контроль якості води. – М. : Инфра-М, 2004. – 159 с.
3. **Березка І. С.** Гідрографічні просторові ознаки складності річкових басейнів // Науковий вісник ЧНУ. – Чернівці : ЧНУ, 2009. – 184 с.
4. **Білявський Г. О.** Основи екології: теорія та практика / Г. О. Білявський, Л. І. Бутченко. – К. : Лібра, 2006. – 361 с.
5. **Кіндюк Б. В.** Дослідження циклічних коливань рядів зливогого стоку річок Українських Карпат // Наук. вісник ЧНУ. – Чернівці : ЧНУ, 2005. – С. 35–54.
6. **Осадчий В. І.** Кисневий режим поверхневих вод України / В. І. Осадчий, Н. М. Осадча // Наук. пр. УкрНДГМІ. – 2007. – Вип. 256. – С. 265–285.
7. **Чернега П. І.** Структура передгірських ландшафтів Буковинського Передкарпаття, проблеми їх оптимізації: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук: 11.00.01 – Фізична географія та раціональне природокористування. – К., 1995. – 23 с.
8. **Ющенко Ю. С.** Геогідроморфологічні закономірності розвитку русел. – Чернівці : Рута, 2005. – 320 с.
9. **Явкін В. Г.** Вплив кількісних характеристик рельєфу на густоту річкової мережі Північно-Східного схилу Українських Карпат // Українська геоморфологія: стан і перспективи: Матер. Міжнар. наук.-практ. конфер. – Львів, 1997. – С. 309–311.

Надійшла до редколегії 10.03.2012

УДК 574+504.54:581.524

Н. Н. Назаренко¹, О. А. Дидур²

¹Національний університет біоресурсів і природопольовання України, г. Київ

²Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

ЦЕНОМОРФЫ ЕСТЕСТВЕННЫХ ЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРНОЙ СТЕПИ УКРАИНЫ

Експертно-статистическими методами проведен анализ ценоморф 156 видов сосудистых растений естественных лесов северной Степи Украины. Обосновано включение вида в определенную ценоморфу, определены ряды замещения ценоморф и факторы формирования ценоморфических групп. Статистическими методами доказана возможность использования ценоморф не только для идентификации ценоотических особенностей сообществ, но и фитоиндикации режимов абиотических факторов. Выделение переходных ценоморф не всегда целесообразно, зависит от типа экосистемы, в которой выполняется ценоморфический анализ.

Н. М. Назаренко¹, О. О. Дідур²

¹Національний університет біоресурсів і природокористування України, м. Київ

²Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

ЦЕНОМОРФИ ПРИРОДНЫХ ЛИСТЯНИХ ЛІСІВ ПІВНІЧНОГО СТЕПУ УКРАЇНИ

Експертно-статистичними методами проведено аналіз ценоморф 156 видів судинних рослин природних листяних лісів північного Степу України. Обґрунтовано віднесення виду до певної ценоморфи, виділено ряди заміщення ценоморф і фактори формування ценоморфічних груп. Статистичними методами доведено можливість використання ценоморф не тільки для ідентифікації ценоотичних особливостей угруповань, а і фітоіндикації режимів абиотичних факторів. Визначення перехідних ценоморф не завжди доцільне, залежить від типу екосистеми, для якої виконується ценоморфічний аналіз.

N. N. Nazarenko¹, O. O. Didur²

¹National University of Life and Environmental Science of Ukraine, Kyiv

²Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

COENOMORPHS OF NATURAL DECIDUOUS FORESTS IN NORTHERN STEPPE OF UKRAINE

Coenomorphs of 156 vascular plant species of natural deciduous forests in Northern Steppe of Ukraine has been analyzed by the expert and statistical analysis. The inclusion of the species in the particular coenomorph has been proved. Series of the coenomorphs replacement and factors of coenomorph groups forming have been determined. Coenomorphs may be used as a phytometer of coenotical and abiotic conditions. The determination of transitional coenomorphs is not always expedient and depends on the type of ecosystem, which is analyzed.

Введение

Различные функциональные (в широком понимании) группы растений широко используются в геоботанических и экологических исследованиях для решения задач, которые требуют оценки или анализа структурно-функциональных особенностей растительного покрова. Одним из таких подходов является анализ эколого-ценотических групп (ЭЦГ) растений [4]. Данная система широко используется в лесной экологии для оценки биотического, экосистемного и структурного разнообразия растительного покрова, сукцессионного статуса экосистем, моделирования и прогнозирования динамики растительных сообществ лесной зоны Европейской России. Однако сами эксперты полагают, что для южных лесных территорий необходимо расширение числа ЭЦГ и дальнейшая их детализация [8]. Альтернативой системе ЭЦГ является менее распространенная система ценоморф, предложенная и разработанная А. Л. Бельгардом для анализа экосистем степной зоны [2]. Ценоморфы автором понимаются как «...приспособления видов к фитоценозу в целом...». Среди ценоморф можно различать силванты (лесные виды), степанты (степные виды), пратанты (луговые виды), палюданты (болотные виды), галофиты (виды, связанные с засоленными почвами) и рудеранты (сорные виды)...

Принципиальная схема ценоморф разработана А. Л. Бельгардом [2], но также необходимо отметить более поздние сводки ценоморф и экоморфического анализа в целом [3; 6; 9]. Ценоморфический анализ лесных ценозов по Бельгарду выполняется в рамках экоморфического анализа экосистем на основе сравнения долей ценоморф, входящих в состав растительных сообществ, с учетом количественных характеристик видов. Сами виды относятся к той или иной ценоморфе на основе анализа их встречаемости в различных типах сообществ. Таким образом, во всех случаях ценоморфы определяются экспертно. При этом следует отметить невозможность однозначного определения ценоморфы для многих видов, вследствие их широкой встречаемости в экосистемах различного типа, например, для опушечно-полянного комплекса лесных видов. Также отнесение вида к той или иной ценоморфе в некоторой степени является условным, поскольку резкого разграничения между близкими ценоморфами не наблюдается. Особенно сложным является ценоморфический анализ амфиценотических (по Бельгарду [1]) экосистем, для которых характерно одновременное наличие видов полярных ценоморф. Оценка ценоморф таких экосистем выполнена автором на примере интразональных лесных экосистем террас малых рек северной Степи Украины [7].

Цель данной работы – уточнить систему ценоморф естественных лесов северной Степи Украины, включая байрачные, пристенные и краткопоемные дубравы, и интразональные лесные экосистемы террас малых рек.

Материал и методы исследований

Исследования проводились на территории Днепропетровской и северной части Запорожской области, где зональным типом растительности являются степные фитоценозы, а по террасам малых рек сформированы типичные естественные северостепные лиственные леса. Анализ выполнялся на основе экспертно-статистической схемы, предложенной для анализа ЭЦГ видов сосудистых растений Лесной зоны Европейской России [8], которая включала в себя

- 1) экспертное определение ценоморфы;
- 2) расчет ценотических координат видов на основе их ординации методом неметрического многомерного шкалирования (NMS) [12; 13] с использованием коэффициента Серенсена – Чекановского (Брея – Кертиса);

3) определение центроидов видов в экологическом факторном пространстве фитоиндикационных шкал;

4) многомерный дискриминантный анализ (ДА) видов в экологическом и эколого-ценотическом пространствах [12; 13].

Фитоиндикационные шкалы [5; 11] выбраны по следующим факторам: термоклимат (Тм), континентальность (Kn), омбро- (Om) и криоклимат (Cr), освещенность (Lc), почвенное увлажнение (Hd), солевой (Tr), кислотный (Rc), азотный (Nt) режимы и режим содержания гумуса (Hm). Все расчеты выполнены в пакетах PC-ORD 5.0 и Statistica 6.0.

Результаты и их обсуждение

Для исследованных лесов экспертным способом 156 видов флоры из описаний отнесены к 33 ценоморфам. Согласно ограничениям дискриминантного анализа, ценоморфы, представленные одним видом, объединялись с близкими им ценоморфами. В анализе представлены следующие группы (индексация ценоморф дана по В. В. Тарасову [9]): 1) луговые галофиты (PrHal); 2) болотная (Pal); 3) болотно-луговая (PalPr); 4) болотно-лесная (PalSil, SilPal); 5) лугово-болотная (PrPal); 6) луговая (Pr); 7) луговые псаммофиты (PrPs); 8) лугово-сорная (PrRu); 9) лугово-лесная (PrSil); 10) псаммофиты и псаммофитно-сорная (Ps, PsRu); 11) лесно-псаммофитная (PsSil, SilPs); 12) степо-псаммофитная (PsSt, StPs); 13) сорная (Ru); 14) сорно-степная (RuSt); 15) сорно-луговая (RuPr); 16) сорно-лесная (RuSil); 17) лесная (Sil); 18) лесо-луговая (SilPr); 19) лесо-сорная (SilRu); 20) лесо-степная (SilSt); 21) степная (St); 22) лугово-степная (PrSt, StPr); 23) степо-сорная (StRu); 24) степо-лесная (StSil).

После статистической проверки методами дискриминантного анализа правильно экспертно классифицированными оказалось 93 вида (60 %) (табл. 1), для остальных видов ценоморфа была изменена. Из числа исследованных видов 77 (49 %) по результатам анализа определяются как «ядерные» [8].

Абсолютно правильно (100 %) экспертно отнесены виды к следующим ценоморфам: 1) луговые галофиты; 7) луговые псаммофиты; 10) псаммофиты и псаммофильные сорняки; 12) степные псаммофиты. Фактически это ценоморфы, приуроченные к специфическим псаммофильным экосистемам первой надпойменной речной террасы (арены). Устойчивыми группами оказались также: 17) сylvантная, 23) степо-рудеральная и 13) рудеральная. Для сylvантов и рудерантов отмечено возрастание числа видов в группе. Достаточно устойчивыми также были 15) сорно-луговая, 20) лесо-степная, 22) лугово-степная ценоморфы, приуроченные преимущественно к опушечно-полянным комплексам северо-степных лиственных лесов. Наличие семи ценоморф для исследованных лесов статистическими методами не подтвердилось.

Ценоспектр видов исследованных лесов (табл. 2) показал, что ведущую часть флоры (40 %) формируют сylvанты. Общая доля сylvантной компоненты (вместе с сорно- и степо-лесными видами) составляет 47 %. Второе место по численности занимает рудеральная группа (13 %). Общая доля рудеральной компоненты (вместе с лесными и степными рудерантами) составляет 16 %. Такой ее сравнительно высокий процент связан с включением в анализ антропогенных и антропогенно трансформированных колков, формирующихся на участках оседания земной поверхности в результате шахтных подработок в Западном Донбассе и пионерных лесов на осолоделых почвах. Третья позиция по численности характерна для видов степных (12 %) и болотных (11 %) ценоморф. Анализ видов после статистической оценки показал, что чаще всего отмечены переходы видов в лесную (27 видов, 17 %), рудеральную и лесо-степную (по 7 видов) ценоморфы. Несмотря на большое количество переходных групп, цено-

морфы характеризуются достаточно высокой вариабельностью, а переход вида в ту или иную ценоморфу зависит от типа анализируемого растительного сообщества. Если в описаниях преобладают классические лесные экосистемы, то отмечается тяготение видов переходных ценоморф к силвантной группе, при наличии рудеральных сообществ – к рудеральной и т. д.

Таблица 1

Характеристика ценоморф видов степных лиственных лесов

№	Ценоморфа	Экспертное число видов	Правильность классификации, %	Число видов после анализа	Число «ядерных» видов
1	HalPr, PrHal	2	100,0	2	2
2	Pal	5	40,0	5	3
3	PalPr	2	0,0	–	–
4	PalSil, SilPal	5	60,0	4	3
5	PrPal	7	57,1	8	2
6	Pr	4	25,0	2	1
7	PrPs	2	100,0	2	–
8	PrRu	3	0,0	–	–
9	PrSil	3	0,0	–	–
10	Ps, PsRu	2	100,0	2	2
11	PsSil, SilPs	2	0,0	–	–
12	PsSt, StPs	2	100,0	4	3
13	Ru	18	72,2	20	7
14	RuSt	3	0,0	–	–
15	RuPr	3	66,7	4	2
16	RuSil	9	55,6	8	1
17	Sil	42	85,7	63	37
18	SilPr	10	30,0	5	1
19	SilRu	6	0,0	2	–
20	SilSt	8	62,5	12	7
21	St	2	0,0	–	–
22	PrSt, StPr	8	62,5	7	1
23	StRu	4	75,0	3	3
24	StSil	4	50,0	3	2
	В целом	156	59,6	156	77

Анализ расположения видов в пространстве абиотических факторов (табл. 3) показал четкую их обособленность – разница определяется не только в пределах экологических свит, но и по типам режимов факторов (по Цыганову [11]). Наилучше обособленность ценоморф в экологическом пространстве отмечается по фактору почвенного увлажнения: очень сухие ультраксерофильные (0) – StRu; сухие ксерофильные (0–1) – PsSt, StPs, Ps, PrSt, StPr; суховатые мезо-ксерофильные (1) – Ru, SilSt, SilPr; свежеватые ксеромезофильные (1–2) – PrPs; свежие мезофильные (2) – RuSil, StSil, RuPr, Sil; влажноватые гигромезофильные (2–3) – Pr; влажные мезогигрофильные (3) – SilRu; сыроватые гигрофильные (3–4) – HalPr, PrHal; сырые гигрофильные (4) – PrPal; ультрагигрофильные мокроватые (4–5) – SilPal; ультрагигрофильные мокрые (5) – Pal.

По результатам ординации центроидов ценоморф в пространстве абиотических факторов выявлены следующие экологические их особенности.

1. Луговые галофиты характеризуются минимальными показателями терморегима, криорежима и освещенности (нелесная экологическая свита режима открытых пространств). В условиях степных лиственных лесов наличие этой ценоморфы не является индикатором засоления почв.

2. Болотная ценоморфа характеризуются максимальным показателем режима почвенного увлажнения (мокро-лесолуговая свита) и режимом содержания гумуса. Также близким к максимальному показателю режима гумуса характеризуется и луговая ценоморфа.

Таблица 2

Ценоспектр степных лиственных лесов

№	Ценоморфа	Экспертная оценка, %	После анализа, %
1	HalPr, PrHal	1,3	1,3
2	Pal	3,2	3,2
3	PalPr	1,3	–
4	PalSil, SilPal	3,2	2,6
5	PrPal	4,5	5,1
6	Pr	2,6	1,3
7	PrPs	1,3	1,3
8	PrRu	1,9	–
9	PrSil	1,9	–
10	Ps, PsRu	1,3	1,3
11	PsSil, SilPs	1,3	–
12	PsSt, StPs	1,3	2,6
13	Ru	11,5	12,8
14	RuSt	1,9	–
15	RuPr	1,9	2,6
16	RuSil	5,8	5,1
17	Sil	26,9	40,4
18	SilPr	6,4	3,2
19	SilRu	3,8	1,3
20	SilSt	5,1	7,7
21	St	1,3	–
22	PrSt, StPr	5,1	4,5
23	StRu	2,6	1,9
24	StSil	2,6	1,9

Таблица 3

Центроиды групп видов степных лиственных лесов

Ценоморфа	Центроиды групп, балл									
	Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Rc	Nt	Lc	Hm
HalPr, PrHal	7,2	9,0	7,3	6,1	13,3	7,0	7,3	7,2	1,9	3,5
Pal	8,5	8,5	7,8	8,1	15,5	7,3	7,3	7,0	3,5	3,9
SilPal	9,0	8,5	8,0	8,2	15,2	6,0	6,7	5,5	3,7	3,2
PrPal	8,9	8,7	8,2	7,7	13,9	8,6	8,2	6,4	3,2	3,7
Pr	7,5	8,8	8,0	6,4	12,5	8,3	7,1	6,1	3,1	3,8
PrPs	8,4	8,6	7,6	7,6	11,9	8,1	6,6	6,5	3,2	2,9
Ps	9,6	9,4	7,1	8,1	9,9	7,1	6,2	5,8	2,6	2,3
PsSt, StPs	8,1	8,9	7,8	7,4	9,3	8,0	8,1	4,6	3,2	2,3
Ru	8,4	8,2	7,5	7,8	10,7	7,3	6,9	6,6	2,8	2,9
RuPr	8,2	8,6	7,6	7,5	12,4	8,9	7,0	6,4	2,9	2,6
RuSil	8,1	8,5	7,8	7,9	12,2	6,6	7,1	7,8	4,0	3,5
Sil	8,7	8,4	7,9	8,2	12,4	6,8	7,6	6,4	4,4	3,2
SilPr	8,4	8,5	7,7	7,7	11,2	6,4	7,2	5,2	3,5	3,1
SilRu	8,3	8,6	7,8	7,6	13,0	7,5	8,0	7,9	3,9	3,7
SilSt	9,2	8,9	7,4	8,4	10,8	7,1	8,0	6,0	3,5	3,2
PrSt, StPr	8,7	9,1	7,4	7,9	10,3	7,1	7,6	5,3	3,3	3,0
StRu	8,8	7,9	8,0	8,7	8,5	7,6	7,8	7,9	2,7	2,9
StSil	8,7	8,1	7,9	8,4	12,2	7,8	8,3	4,9	4,2	3,7

3. Индикаторами солевого режима являются лесо-болотная (наименьшие показатели, гликопермезофитная свита) и сорно-луговая (наибольшие показатели, гликоэвтрофная свита) ценоморфы.

4. Наиболее специфическими экологическими факторами идентифицируются ценоморфы: псаммофитная (максимальные значения терморезима и континентальности при минимальных показателях омброрезима, кислотности почв и содержания гумуса); степных рудерантов (максимальные значения криорезима и режима гумуса при минимальных показателях континентальности и почвенного увлажнения). Первая группа связана с наиболее засушливыми бедными псаммофитными степями арен, характеризующимися наиболее высокими температурами и значительными их колебаниями, а вторая – сухими нарушенными степными сообществами.

5. Индикаторами богатых азотом почв (нитрофильных вариантов трофотопов) являются ценоморфы лесных рудерантов. При этом сорно-лесная характерна для мезофильных, а лесо-сорная – мезогигрофильных гигротопов.

6. Индикаторами кислотности почв (максимальные значения в кальцефильных вариантах трофотопов) являются ценоморфы лугово-болотная (характерна для гигрофильных) и степо-лесная (для мезофильных гигротопов).

7. Лесная ценоморфа характеризуется максимальными показателями режима освещенности и является индикатором наиболее теневых условий.

Таким образом, ценоморфы четко разграничиваются в пространстве абиотических факторов, которое соответствует аутоэкологическим особенностям видов, входящих в конкретные ценоморфы, следовательно, последние могут служить не только индикаторами ценотических характеристик лесных сообществ, но и климатопов, трофотопов и гигротопов лиственных лесов.

Дискриминантный анализ в эколого-ценотическом пространстве показал наличие в модели 10 переменных из 13 (исключались омбро- и криорезим и вторая ось NMS). Ведущими факторами дискриминации переменных были (по уменьшению): почвенное увлажнение, освещенность, азотный режим и ценотические переменные (первая и третья оси NMS). Результаты дискриминации в целом были статистически значимыми (F -критерий превышает предельное значение).

Ординация ценоморф в пространстве абиотических факторов выполнена методом корреляционных плеяд [10] по матрице квадрата расстояния Махаланобиса (рис. 1). Наиболее экологически близкими в пространстве абиотических факторов оказались ценоморфы лугово-псаммофитная и рудеральная, характерные для антропогенных и антропогенно трансформированных колков. Наименее близкими (квадрат расстояния Махаланобиса – 192,2) были ценоморфы лесо-болотная и степных рудерантов.

Для дендрограммы характерна структура типа «звезда» с двумя экотопическими центрами: мезоксерофильным лугово-псаммофильно – рудеральным и мезофильным лесным и сорно-лесным. Оба центра связаны переходной лесо-луговой ценоморфой, центром ряда ценоморф экотонов полевых комплексов плакорных дубрав и экотонов колковых лесов, переходных к псаммофильным степям арен. Также по два экотопических ряда замещения характерны для обоих центров.

Таким образом, для ценоморф исследованных лесов формируются четкая сильвантная группа видов, для которой характерны нитрофильный, кальцефильный и рудеральный ряды экотопического замещения. Помимо этого формируются ряды замещения амфиценотических лесных сообществ (колков и ольшаников) – псаммофильных, луговых и болотных. Расположение ценоморф в пространстве абиотических факторов отвечает ординации лесных экосистем степных ландшафтных комплексов.

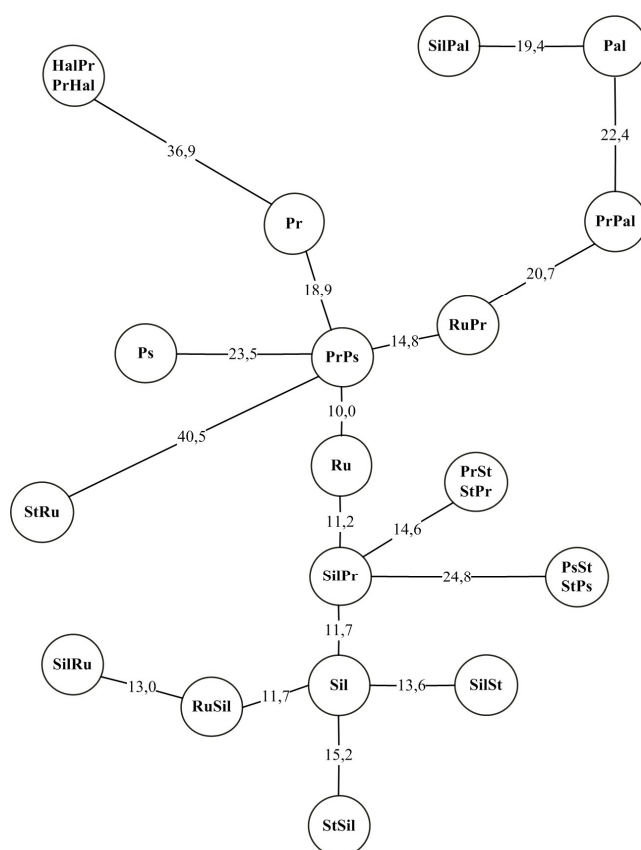


Рис. 1. Дендрограмма близости ценоморф в экологическом пространстве

Дискриминантный анализ с редуцированной переменной (табл. 4) показывает, что точность выделения конкретных ценоморф зависит от наличия или отсутствия определенной переменной. Таким образом, выделяются критические факторы, которые определяют включение вида в ту или иную ценоморфу.

Определены следующие критические факторы: 1) освещенность (для лесостепной ценоморфы), 2) почвенное увлажнение (лесная и лугово-болотная), 3) режим гумуса (степно-лесная), 4) ценотические характеристики (оси NMS) – лугово-степная, 5) азотный режим (сорно-лесная); 6) ценотические характеристики и почвенное увлажнение – лесно-болотная; 7) ценотические характеристики, почвенное увлажнение и режим гумуса – лугово-псаммофитная; 8) ценотические характеристики, почвенное увлажнение и освещенность – лесно-луговая. Устойчивыми (редукция переменной не оказала влияния на ценоморфу) оказались лугово-галофитная, лесно-рудеральная, степорудеральная, луговая и псаммофитная ценоморфы. Для остальных ценоморф на их формирование оказывает влияние комплекс из четырех – десяти факторов, что указывает на существенные аутоэкологические особенности видов, их слагающих. В подавляющем большинстве случаев определяющим для включения видов в ценоморфу являлся режим почвенного увлажнения. Критическими факторами размежевания видов на ценоморфы являются:

1) почвенное увлажнение – для пар лесно-рудеральная – болотная, лесно-болотная – лесно-луговая, лугово-болотная – луговая, рудеральная – лугово-псаммофитная, лесно-луговая – лесно-болотная, степорудеральная – рудеральная;

- 2) режим гумуса – для пар луговая – сорно-луговая, лесная – степно-лесная;
- 3) азотный режим – для пар рудеральная – лесо-луговая, лесная – сорно-лесная, степно-лесная – лесная;
- 4) терморегим – псаммофиты – рудеральная;
- 5) ценоотические характеристики (оси NMS) – для пар луговые галофиты – луговые, луговые псаммофиты – сорно-луговые, степные псаммофиты – лугово-степные, рудеранты – луговые псаммофиты; сорно-лесные – луговые псаммофиты, сорно-лесные – лесные рудеранты, лесные – лесо-луговые, лесо-луговые – лесо-степные, лесо-луговые – лугово-степные, лесо-степные – лугово-степные.

Таблица 4

**Доля (%) правильно классифицированных на ценоморфы видов
в дискриминантном анализе с редуцированной переменной**

Ценоморфа	Редуцированная переменная										
	NMS	Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Rc	Nt	Lc	Hm
HalPr, PrHal	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Pal	100,0	80,0	100,0	100,0	100,0	80,0	80,0	100,0	100,0	100,0	80,0
SilPal	50,0	75,0	100,0	100,0	100,0	50,0	75,0	100,0	75,0	100,0	100,0
PrPal	87,5	87,5	87,5	87,5	87,5	75,0	87,5	87,5	87,5	100,0	100,0
Pr	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
PrPs	50,0	100,0	100,0	100,0	100,0	50,0	100,0	100,0	100,0	100,0	50,0
Ps, PsRu	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
PsSt, StPs	75,0	75,0	100,0	75,0	75,0	75,0	100,0	75,0	75,0	100,0	100,0
Ru	85,0	80,0	85,0	80,0	80,0	80,0	80,0	85,0	80,0	80,0	80,0
RuPr	75,0	75,0	100,0	75,0	75,0	75,0	75,0	75,0	75,0	75,0	75,0
RuSil	100,0	50,0	87,5	75,0	75,0	75,0	75,0	75,0	50,0	87,5	87,5
Sil	100,0	95,2	96,8	98,4	98,4	92,1	98,4	98,4	96,8	96,8	95,2
SilPr	40,0	60,0	60,0	60,0	60,0	40,0	60,0	60,0	60,0	40,0	60,0
SilRu	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
SilSt	83,3	91,7	83,3	91,7	91,7	91,7	91,7	91,7	100,0	75,0	91,7
PrSt, StPr	28,6	71,4	85,7	71,4	71,4	57,1	85,7	71,4	71,4	71,4	71,4
StRu	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
StSil	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	66,7

Для большинства ценоморф статистически подтверждается именно ценоотическая их обособленность, то есть ценоморфы статистически достоверно определяют ценоотическую приуроченность видов. Однако для части ценоморф характерно обособление видов преимущественно в связи с условиями гигротопы и трофотопы. Ценоморфы, кроме индикаторов ценоотических характеристик сообщества, могут использоваться в качестве индикаторов почвенного увлажнения, азотного режима и режима гумуса.

Ординация в пространстве осей NMS демонстрирует наличие двух практически не связанных ценоотических рядов (рис. 2), которые наиболее выражены по первой и третьей осям NMS. Один ряд определяется как сylvантный, начинается лесостепными и степно-лесными ценоморфами видов опушечных комплексов и, через лесную и сорно-лесную группы идет к болотной группе и лесным рудерантам. Данный ряд отображает характер смены лесных ценозов от опушек байраков и пристенов к тальвегам и руслам рек, а также приустьев – центральной поймы – притеррасы краткопоемных дубрав и ольшаников. Второй – амфиценоотический «нелесной» – состоит из двух параллельных рядов ценоморф поляннотого комплекса, переходных к сylvантнотому ряду, и ценоморф ареннотого комплекса. Оба эти ряда характерны для экотонот лесных экосистем с болотными, лесными, луговыми, степными и псаммофильными экосистемами.

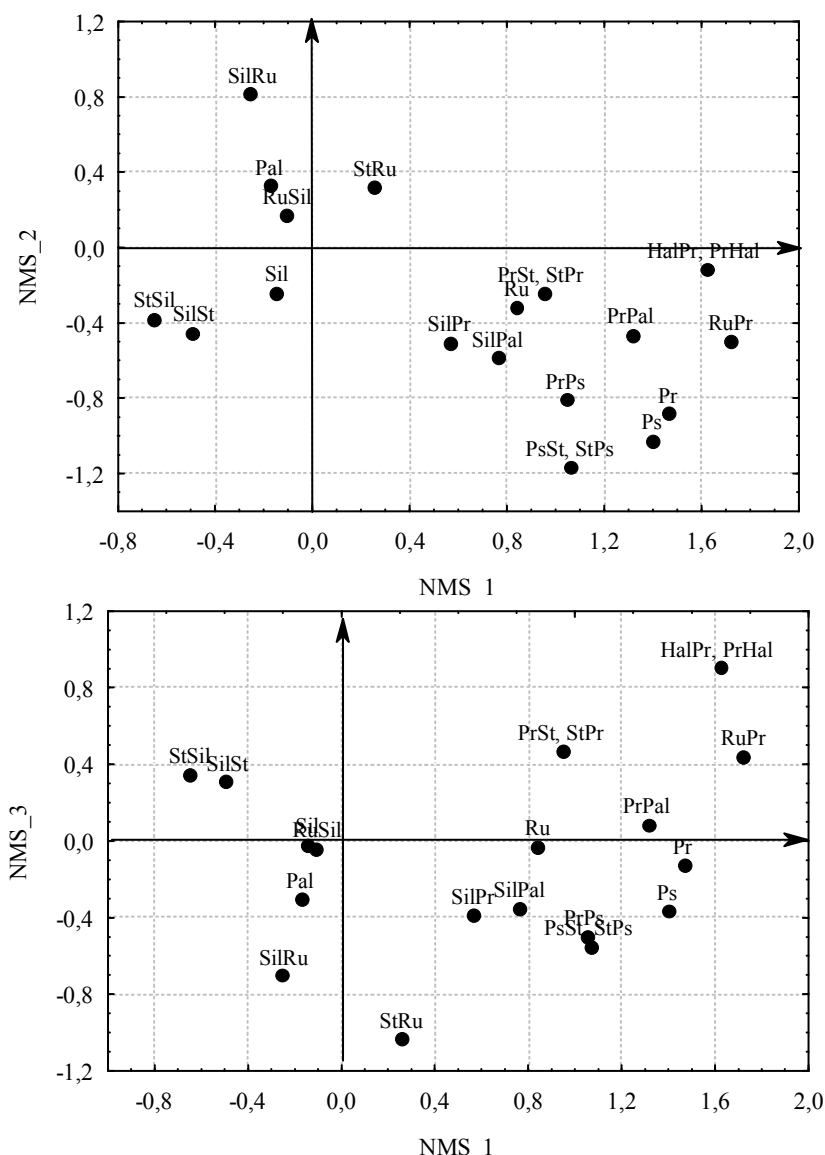


Рис. 2. Ординация ценоморф в ценотическом пространстве:

NMS_1, NMS_2, NMS_3 – ординационные оси неметрического многомерного шкалирования

Ординация центроидов ценоморф в эколого-ценотическом пространстве (рис. 3) подтверждает наличие двух рядов эколого-ценотического замещения (сильвантного и амфиценотического), которые отображают характер смены растительных комплексов лиственных лесов в Степи – 1) дубравного байрачно-пристенно-краткопоемного, 2) аренного, преимущественно лугово-псаммофильного и 3) краткопоемного дубравно-ольшаникового, преимущественно болотного и лесо-болотного.

В результате экспертно-статистического анализа для части видов степных лиственных лесов ценоморфа была уточнена (табл. 5) – номенклатура видов подана по В. В. Тарасову [9]. Выделяются 22 «переходных» вида, для которых определены близкие апостериорные вероятности отнесения одновременно к двум и более ценоморфам, что подтверждает некоторую условность ценоморфической классификации видов.

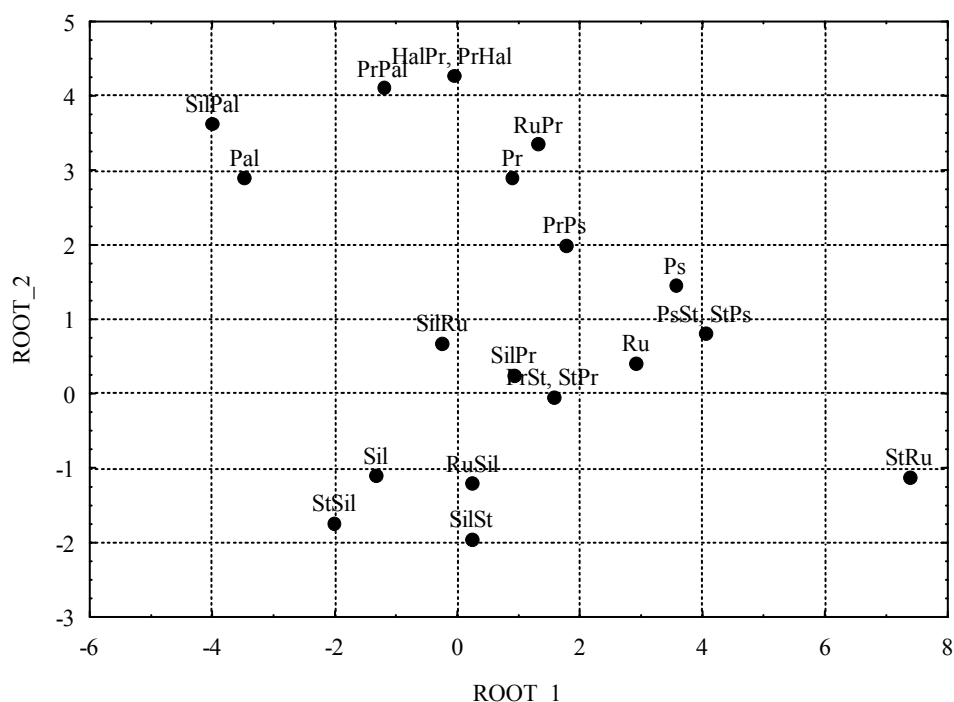


Рис. 3. Ординация ценоморф в эколого-ценотическом пространстве:
ROOT_1, ROOT_2 – оси первых дискриминантных функций

Таблица 5

Виды лиственных северо-степных лесов, для которых ценоморфа была уточнена

Вид	Экспертная ценоморфа	Расчетная ценоморфа	Близкая ценоморфа
1	2	3	4
<i>Aconitum nemorosum</i> M.Bieb. ex Rchb.	PrSil (0,03)	Sil (0,69)	–
<i>Adonis vernalis</i> L.	St (0,09)	Sil (0,40)	StSil (0,17); SilSt (0,14)
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	SilSt (0,03)	Sil (0,67)	SilPr (0,10)
<i>Agrostis gigantea</i> Roth.	SilPr (0,07)	SilRu (0,30)	RuSil (0,26); Sil (0,10)
<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb.) Cav. et Grande	RuSt (0,03)	Sil (0,47)	RuSil (0,27); SilRu (0,11)
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	Sil (0,03)	Pal (0,44)	PalSil, SilPal (0,37); PrPal (0,11)
<i>Alsine media</i> L.	Ru (0,24)	Sil (0,25)	RuSil (0,18); SilRu (0,13); SilPr (0,10)
<i>Arctium lappa</i> L.	Ru (0,04)	Sil (0,49)	RuSil (0,23); SilRu (0,12)
<i>Aristolochia clematitis</i> L.	RuSil (0,14)	SilSt (0,21)	SilRu (0,19); Ru (0,15)
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	PrRu (0,09)	Ru (0,77)	–
<i>Bidens tripartita</i> L.	PalPr (0,15)	PrPal (0,43)	Pal (0,40)
<i>Campanula trachelium</i> L.	PrSil (0,08)	Sil (0,81)	–
<i>Carex michelii</i> Host.	PalStPr (0,00)	Sil (0,69)	SilPr (0,09)
<i>C. riparia</i> Curt.	Pal (0,38)	PrPal (0,45)	PalPr (0,10)
<i>C. spicata</i> Huds.	PsSil (0,17)	Sil (0,50)	PrPal (0,11)
<i>Chenopodium hybridum</i> L.	Ru (0,03)	Sil (0,26)	RuSil (0,23); RuSt (0,18); SilRu (0,16)
<i>Crataegus leiomonogyna</i> Klokov	StSil (0,12)	Sil (0,31)	SilSt (0,28); SilPr (0,10)
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	Ru(St) (0,27)	RuSil (0,32)	SilRu (0,24)
<i>Dactylis glomerata</i> L.	SilPr (0,12)	Sil (0,33)	RuSil (0,19); Ru (0,14); SilRu (0,11)
<i>Daucus carota</i> L.	PrRu (0,17)	StPr (0,37)	Ru (0,33)
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	StPrRu (0,04)	RuPr (0,64)	Pr (0,19)
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her.	StRu (0,01)	Ru (0,47)	PrRu (0,16); SilPr (0,12)
<i>Erysimum repandum</i> L.	Ru (0,04)	SilSt (0,73)	St (0,10)
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) Love	SilRu (0,13)	SilPr (0,24)	Sil (0,23); Ru (0,19)
<i>Filipendula denudata</i> (J. et C.Presl) Fitsch	SilPal (0,13)	Sil (0,26)	Pal (0,16); PsSil, SilPs (0,15); PalPr (0,10)

1	2	3	4
<i>Fragaria viridis</i> (Duchesne) Weston	SilPr (0,13)	Sil (0,53)	SilSt (0,11)
<i>Galium aparine</i> L.	SilRu (0,18)	Ru (0,45)	RuSil (0,20)
<i>G. mollugo</i> L.	SilPr (0,06)	Sil (0,79)	PrSil (0,12)
<i>G. rubioides</i> L.	Pr (0,05)	Sil (0,60)	–
<i>Geum urbanum</i> L.	RuSil (0,16)	Sil (0,69)	–
<i>Glechoma hederacea</i> L.	RuSil (0,32)	Sil (0,43)	SilRu (0,13)
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	PrSil (0,31)	Sil (0,54)	–
<i>Hylotelephium maximum</i> (L.) Holub	Sil (0,12)	SilSt (0,69)	–
<i>H. polonicum</i> (Blok) Holub.	(Sil)StPr (0,02)	Sil (0,43)	SilPr (0,20); SilSt (0,15)
<i>Hypericum perforatum</i> L.	SilPr (0,04)	SilSt (0,41)	Sil (0,33)
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	PalSil (0,00)	Sil (0,92)	–
<i>Lamium album</i> L.	SilRu (0,13)	RuSil (0,31)	RuSt (0,17); Sil (0,13)
<i>L. maculatum</i> (L.) L.	SilRu (0,10)	Sil (0,62)	RuSil (0,16)
<i>L. purpureum</i> L.	SilRu (0,13)	SilPr (0,37)	Sil (0,15)
<i>Lathyrus megalanthus</i> Steud.	Sil (0,07)	Ru (0,57)	SilPr (0,13); StRu (0,10)
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	PrRu (0,12)	PsSt (0,86)	–
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	SilPr (0,05)	Ru (0,53)	–
<i>Melica picta</i> C. Koch	Sil (0,12)	StSil (0,43)	SilSt (0,23); PsSil, SilPs (0,10); St (0,10)
<i>Mentha verticillata</i> L.	Pr (0,32)	Ru (0,34)	PrRu (0,22)
<i>Peucedanum oreoselinum</i> (L.) Moench.	SilPs (0,09)	Sil (0,57)	SilPr (0,15); SilSt (0,10)
<i>Phlomis tuberosa</i> L.	St (0,13)	SilSt (0,30)	SilPr (0,10); SilRu (0,10)
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	Pal (0,37)	PrPal (0,46)	PalSil, SilPal (0,10)
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Sil (0,30)	SilPal (0,53)	–
<i>Poa bulbosa</i> L.	RuSt (0,04)	SilSt (0,60)	–
<i>P. palustris</i> L.	PrPal (0,02)	SilRu (0,38)	RuSil (0,37); Sil (0,12)
<i>Polygonum aviculare</i> L. s. str.	Ru (0,02)	Sil (0,59)	SilRu (0,11); SilPr (0,10)
<i>Ranunculus acris</i> L.	Pr (0,04)	RuPr (0,58)	PrPs (0,21)
<i>Rosa canina</i> L.	SilSt (0,28)	Sil (0,52)	–
<i>Scirpus lacustris</i> L.	Pal (0,38)	PrPal (0,48)	PalPr (0,14)
<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	PsRu (0,01)	Ps (0,98)	–
<i>Stachys palustris</i> L.	PrPal (0,06)	Pal (0,68)	PalPr (0,24)
<i>Stellaria graminea</i> L.	SilPr (0,05)	PsSt (0,84)	–
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	StPr (0,20)	Pr (0,39)	PalPr (0,21); PrPal (0,11)
<i>Taraxacum officinale</i> Webb. ex Wigg.	RuPr (0,04)	Ru (0,76)	–
<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.	RuSil (0,02)	Sil (0,43)	StSil (0,34)
<i>Urtica dioica</i> L.	SilRu (0,23)	RuSil (0,50)	Sil (0,19)
<i>Vincetoxicum hirsutinaria</i> Medik.	StSil (0,07)	SilSt (0,79)	–
<i>Viola montana</i> s. str.	SilSt (0,12)	Sil (0,55)	StSil (0,10)
<i>V. suavis</i> Bieb.	Sil (0,13)	StPr (0,43)	SilPr (0,21); SilRu (0,10)

Примечание: в скобках возле ценоморфы – апостериорная вероятность.

Выводы

1. Экспертно-статистическая оценка системы ценоморф не противоречит фундаментальным данным аутоэкологии видов сосудистых растений и экологическим особенностям естественных северо-степных лиственных лесов и может использоваться при оценке ценоморф в Степной зоне Украины.

2. Ценоморфы северо-степных лесов формируют ряды эколого-ценотического замещения, отвечающие ординации лесных экосистем ландшафтных комплексов Степи Украины. Для подавляющего большинства ценоморф статистически подтверждается ценотическая их обособленность, таким образом, ценоморфы статистически достоверно определяют ценотическую приуроченность видов. Помимо ценоморфического анализа, ценоморфы могут использоваться в качестве фитоиндикаторов условий увлажнения, почвенных солевого, азотного, кислотного режимов и содержания гумуса.

Для северо-степных лиственных лесов рекомендуется использовать уточненную систему ценоморф.

3. Ценоморфы характеризуются достаточно высокой вариабельностью, а переход вида в ту или иную ценоморфу зависит от типа анализируемого растительного сообщества. В подавляющем большинстве случаев определяющим для включения видов в ценоморфу являлся режим почвенного увлажнения. Выделение переходных ценоморф не всегда бывает целесообразным, особенно для амфиценотических сообществ, в связи с наличием «промежуточных» видов.

4. В дальнейшем необходима проверка экспертно-статистическими методами системы ценоморф северо-степных лесов на примере искусственных лиственных лесов и хвойных естественных и искусственных лесов.

Библіографічні посилання

1. Бельгард А. Л. Об амфиценозах // Научн. зап. Днепропетр. гос. ун-та. – Д. : ДГУ, 1948. – С. 87–89.
2. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – К. : КГУ, 1950. – 263 с.
3. Бондар Г. С. Екологічний аналіз трав'янистої рослинності схилових екотопів Південно-Східного Степу України (відновлення, охорона, раціональне використання): Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.16 – Екологія. – Д. : ДНУ, 2001. – 19 с.
4. Восточноевропейские леса: История в голоцене и современность / Под ред. О. В. Смирновой. – М. : Наука, 2004. – Т. 1. – 479 с.
5. Дідух Я. П. Фітоіндикація екологічних факторів / Я. П. Дідух, П. Г. Плюта. – К. : Наук. думка, 1994. – 280 с.
6. Матвеев Н. М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны). – Самара : Самарск. ун-т, 2006. – 311 с.
7. Назаренко Н. М. Ценоморфи інтразональних лісових екосистем терас малих річок Північного Степу України / Н. М. Назаренко, І. М. Лоза // Агроеколог. журн. – 2010. – № 4. – С. 24–30.
8. Смирнов В. Э. Обоснование системы эколого-ценологических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа / В. Э. Смирнов, Л. Г. Ханина, М. В. Бобровский // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2006. – Т. 111, вып. 2. – С. 36–47.
9. Тарасов В. В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біолого-екологічна характеристика видів. – Д. : Вид-во ДНУ, 2005. – 276 с.
10. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. Ленинград. гос. ун-та. – 1959. – № 9. – С. 137–141.
11. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических факторов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М. : Наука, 1983. – 198 с.
12. Legendre L. Numerical Ecology / L. Legendre, P. Legendre. – Amsterdam : Elsevier Science B. V., 1998. – 853 p.
13. McCune B. Analysis of Ecological Communities / B. McCune, J. B. Grace. – MjM SoftWare Design, 2002. – 300 p.

Надійшла до редколегії 05.02.2012

УДК 504.73.05:635.9

О. П. Приймак

Дніпропетровський державний аграрний університет

ФІТОТОКСИЧНИЙ ВПЛИВ SO_2 , NO_2 ТА ІОНІВ СВИНЦЮ НА ВЕГЕТАТИВНІ ОРГАНИ ДЕКОРАТИВНИХ РОСЛИН

Вивчено дію кислих газів та іонів свинцю на вегетативні органи декоративних рослин у модельному експерименті. Розглянуто морфометричні показники стебла та асиміляційного апарату. Визначено зміни значень висоти рослин і площі асиміляційної поверхні, виявлено ушкодження пагонів рослин. З'ясовано фітотоксичний ефект дії SO_2 , NO_2 та іонів свинцю на ріст і розвиток їх надземних органів. *Tagetes patula* L. толерантний до дії кислих газів та іонів свинцю. Найчутливішими до дії SO_2 , NO_2 та Pb^{2+} видами рослин виявилися *Calendula officinalis* L., *Salvia splendens* L. та *Chrysanthemum leucanthemum* L., відповідно.

Е. П. Приймак

Днепропетровский государственный аграрный университет

ФИТОТОКСИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ SO_2 , NO_2 И ИОНОВ СВИНЦА НА ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ

Изучено влияние кислых газов и ионов свинца на вегетативные органы декоративных растений в модельном эксперименте. Рассмотрены морфометрические показатели стебля и ассимиляционного аппарата. Показаны изменения значений высоты растений и площади ассимиляционной поверхности, обнаружены повреждения побегов растений. Установлен фитотоксический эффект действия SO_2 , NO_2 и ионов свинца на рост и развитие надземных органов. *Tagetes patula* L. является толерантным к действию кислых газов и ионов свинца. Чувствительными к действию SO_2 , NO_2 и Pb^{2+} видами являются *Calendula officinalis* L., *Salvia splendens* L. и *Chrysanthemum leucanthemum* L., соответственно.

О. P. Pryimak

Dnipropetrovsk State Agrarian University

PHYTOTOXIC EFFECT OF SO_2 , NO_2 AND LEAD IONS ON THE VEGETATIVE ORGANS OF DECORATIVE PLANTS

Influence of acid gases and lead ions on the vegetative organs of decorative plants has been studied in a model experiment. The morphometric indices of stem and assimilative apparatus are considered. Changes of the plants height and assimilating area are described. The damage of plants' sprouts was found. The phytotoxic effect of SO_2 , NO_2 and lead ions on the growth and development of the above-ground organs was determined. The *Tagetes patula* L. is a resistant to the action of acid gases and lead ions. *Calendula officinalis* L., *Salvia splendens* L. and *Chrysanthemum leucanthemum* L. were determined to be most sensitive to the influence of by SO_2 , NO_2 and Pb^{2+} respectively.

Вступ

У техногенно трансформованому середовищі сучасних мегаполісів вміст важких металів та різноманітних полютантів із кожним роком зростає. Основну небезпеку що-

до забруднення довкілля становлять відпрацьовані гази автотранспорту, до хімічного складу яких належать важкі метали, оксиди вуглецю, вуглеводні, альдегіди, бенз(а)пірен, оксиди нітрогену та сульфору [6; 13; 15; 25]. Забруднювачі атмосфери, які випадають на поверхню ґрунту у вигляді малодисперсних твердих речовин, у ґрунті взаємодіють із ґрунтовим розчином. Ґрунти міст і прилеглих територій переважно кислі за рахунок атмосферних опадів за наявності в них SO_2 і NO_2 , а кисле середовище сприяє міграції важких металів та їх доступності для рослин [25]. Найнебезпечнішими для рослин за порівняно низьких концентрацій є сполуки свинцю, оксиди сульфору та нітрогену [13; 25]. У вегетаційних дослідях із *Zea mays* L. та *Glycine max* L. показано, що обробка рослин розчином $PbCl_2$, спричинює гальмування росту, фотосинтезу та транспірації, ушкодження асиміляційного апарату, а сам метал акумулюється у тканинах рослин [10]. Фумігація рослин SO_2 і NO_2 викликає дифузію цих газів через продихи листків рослин [5]. Так, у дослідях із *Geranium carolinianum* L. поглинання SO_2 становило від 4 до 180 ммоль/м² залежно від концентрації цього газу у середовищі та інтенсивності газообміну рослини [27]. За умов сухої поверхні SO_2 легко абсорбується листками та швидко окиснюється до сульфату в клітинах мезофілу. Високі концентрації SO_2 підтримують продихи у відкритому стані. Спостерігаються аномалії у розкритті продихів [17], а кінцевий результат – пригнічення росту [16; 24; 26].

Так звана активність продихів – видоспецифічна ознака, про що свідчить різний рівень поглинання поллютанту рослинами *Pisum sativum* L. ev Alsweet, *Lycopersicon esculentum* Mill. var *flacca*, *Geranium carolinianum* L., *Diplacus aurantiacus* Jeps [19]. Симптоми пошкодження листків, такі як хлороз, можуть відмічатися за дії середніх концентрацій SO_2 в межах 21–44 мкг/м³. Активність продихів листків рослин – головний фактор у поглинанні NO_2 [21], після чого він вступає в реакцію з водою на вологій поверхні клітин мезофілу, утворює нітритну та нітратну кислоти. За умов дії NO_2 у клітинах листків *Phaseolus vulgaris* спостерігалися циліндричні вип'ячування оболонки хлоропластів, асоційовані з мітохондріями [8]. За дії NO_2 на рослини знижувався вміст хлорофілу та гальмувалося накопичення біомаси, темпів росту [11; 20; 22]. Початкові симптоми пошкодження листків рослин NO_2 проявляються у безладному розповсюдженні плям сіро-зеленого відтінку, які з часом знебарвлюються. Такі плями поступово грубішають, висихають і стають білими. У покритонасінних рослин некротичні плями, які утворилися в міжжилкових ділянках листка, часто об'єднуються, утворюючи смуги [7].

Як інформативні показники за цих умов у наукових експериментах використовують висоту рослин і площу асиміляційної поверхні, що характеризує кількість листків на рослині та їх площу, має першорядне значення в адаптації рослинних організмів до стресових умов існування [1; 6; 9]. Слід зазначити, що більшість досліджень фітотоксичної дії сполук свинцю, SO_2 та NO_2 на ростові процеси та стан асиміляційного апарату в модельних експериментах проводилася на сільськогосподарських, трав'янистих дикорослих і декоративних деревних рослинах [6; 9; 12; 14; 15; 18]. Дані з вивчення впливу вищезазначених токсикантів на трав'янисті декоративні рослини мають поодинокий характер [23]. Задовільний стан надземних вегетативних органів (особливо листового апарату) – показник нормального розвитку рослин за дії сполук свинцю, SO_2 та NO_2 , що відіграє важливу роль в їх декоративності.

Мета роботи – з'ясувати характер впливу SO_2 , NO_2 та іонів свинцю за умов модельних дослідів на ріст і стан асиміляційної поверхні декоративних квітникових рослин, виявити видоспецифічні реакції на дію фітотоксикантів.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкти досліджень – декоративні рослини: *Tagetes patula* L. (чорнобривці розлогі), *Chrysanthemum leucanthemum* L. (королиця звичайна), *Calendula officinalis* L. (календула лікарська), *Salvia splendens* L. (шавлія блискуча). Рослини вирощували на гравійній культурі на розчині Кнопа за температури $+24 \pm 2$ °C та фотоперіоду 16 годин освітленості 10 000 лк люмінесцентними (ЛБ–40) та лампами денного світла (УСП 35–2). У віці 40 діб рослини піддавали дії NO_2 , SO_2 та іонів свинцю.

Для вивчення роздільної дії NO_2 та SO_2 закладено два варіанти досліду: 1) контроль; 2) 5 ГДК. Фумігацію проводили у фумігаційних камерах протягом 3 годин на добу після початку експерименту. Вплив свинцю на морфометричні показники рослин вивчали у двох варіантах досліду: 1) контроль; 2) 15 ГДК. Досліди проводили в триразовій повторності, у кожній повторності – по 30 рослин.

Регулярно протягом вегетації відмічали висоту рослин, кількість листків та їх площу, проводили морфометричні виміри за загальноприйнятими методиками [3]. Назви рослин подані за В. Н. Головніним [2]. Статистичну обробку даних проводили за допомогою пакета прикладних програм MS Excel із застосуванням критерію Стюдента [4].

Результати та їх обговорення

Вивчення роздільного впливу деяких інгредієнтів автотранспортних викидів (SO_2 , NO_2 та Pb^{2+}) на ріст декоративних квітникових рослин чотирьох видів дозволило встановити, що за дії свинцю висота рослин найбільше різниться від контрольних значень, ніж у варіантах із кислотними газами (рис. 1, табл. 1). Найістотніше різнилося значення даного показника у *C. leucanthemum* (на 63,0 % порівняно з контролем). Зниження висоти рослин *C. officinalis*, *S. splendens* і *T. patula* було майже на одному рівні (50,0, 49,6 та 48,1 %, відповідно). Кількість листків на рослині та їх площа зменшувалися в усіх досліджуваних видів за дії Pb^{2+} . Найчутливішим видом до дії іонів свинцю на дані показники є *C. leucanthemum*, про що свідчить зменшення величини асиміляційної поверхні на 74,8 % порівняно з контролем (див. рис. 1). У *C. officinalis* та *T. patula* зниження значення даного показника становить 40,5 та 45,3 % відповідно. Рослини *S. splendens* мали площу асиміляційної поверхні на 59,0 % меншу за контрольну.

Вплив SO_2 та NO_2 спричинював зменшення висоти рослин і асиміляційної поверхні щодо контрольних значень (табл. 1, 2). За дії NO_2 *C. officinalis* і *T. patula* мали схожі значення висоти рослин, які різнилися від контрольного на 33,1 та 31,2 % відповідно (див. табл. 1). У *C. leucanthemum* ріст стебла у висоту гальмувався порівняно з контрольним варіантом на 23,7 %. Найнегативніший ефект дії NO_2 на значення показника виявлений у *S. splendens* (на 41,6 % від значень у необроблених рослин). Дія NO_2 на асиміляційний апарат декоративних рослин викликала зменшення кількості листків на стеблі та зменшення їх площі. Площа асиміляційної поверхні у *C. leucanthemum* та *S. splendens* різнилася від значень контрольного варіанта на 46,5 та 47,8 % відповідно. Значення даного показника у *C. officinalis* знижувалося порівняно з нефумігованими рослинами на 34,5 %. Найменший фітотоксичний ефект NO_2 на листову поверхню був у *T. patula* (29,2 %).

Вплив 5 ГДК SO_2 на рослини, як і 5 ГДК NO_2 був негативним для ростових процесів. Фуміговані цим газом рослини були нижчими за нефуміговані. Так, у *C. officinalis* та *S. splendens* висота зменшувалася порівняно з контрольними рослинами на 38,1 та 31,2 %. У *C. leucanthemum* значення параметра знижувалися на 22,8 %, а у *T. patula* – на 24,9 % відповідно. Площа асиміляційної поверхні за дії SO_2 скорочувалася в усіх досліджуваних видів. Найсильніше – у *C. officinalis* (на 38,9 % порівняно з

контролем). Майже на однаковому рівні відбувалося зниження показника в *C. leucanthemum* та *S. splendens* (на 31,9 та 30,7 % відповідно). Найстійкішим із досліджуваних видів виявився *T. patula*: зменшення значень показника на 24,0 %.

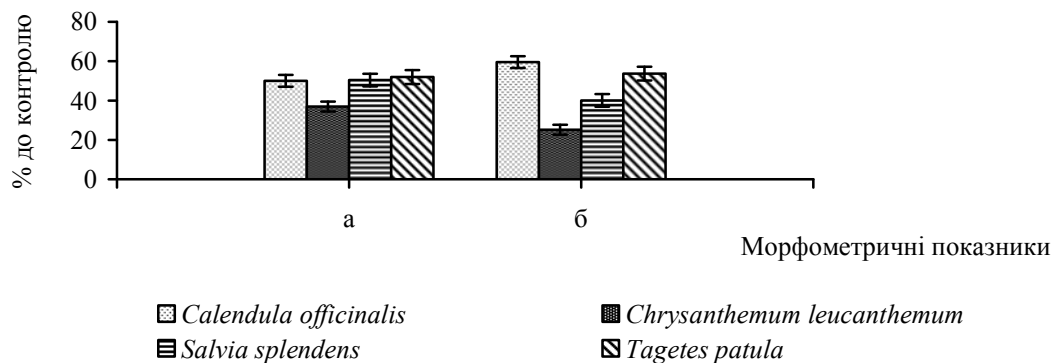


Рис. 1. Вплив іонів свинцю на висоту (а) та площу асиміляційної поверхні (б) декоративних рослин

Таблиця 1

Вплив кислих газів на висоту стебла рослин (см)

Вид	Контроль	NO_2 , 5 ПДК	% до контролю	t_d	SO_2 , 5 ПДК	% до контролю	t_d
<i>Calendula officinalis</i>	11,8 ± 0,45	7,9 ± 0,29	67,1	7,25	9,5 ± 0,32	80,7	4,11
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	21,1 ± 0,97	16,1 ± 0,72	76,3	4,13	16,2 ± 0,72	77,1	3,99
<i>Salvia splendens</i>	12,5 ± 0,53	7,3 ± 0,31	58,5	8,45	8,6 ± 0,31	69,2	6,27
<i>Tagetes patula</i>	15,4 ± 0,64	10,6 ± 0,39	69,0	6,36	13,1 ± 0,48	85,3	2,83

Таблиця 2

Вплив кислих газів на асиміляційну поверхню рослин (см²)

Вид	Контроль	NO_2 , 5 ПДК	% до контролю	t_d	SO_2 , 5 ПДК	% до контролю	t_d
<i>Calendula officinalis</i>	70,2 ± 2,80	46,1 ± 1,18	65,5	7,96	42,1 ± 1,13	60,0	10,95
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	84,5 ± 3,80	45,2 ± 1,15	53,5	9,90	57,6 ± 2,18	68,2	8,65
<i>Salvia splendens</i>	50,3 ± 1,98	26,3 ± 0,98	52,3	10,88	35,1 ± 1,14	69,5	9,49
<i>Tagetes patula</i>	51,4 ± 2,23	36,3 ± 1,12	70,8	6,02	44,2 ± 1,17	86,0	3,79

Найрозповсюдженішими пошкодженнями у рослин за дії поллютантів були різноманітні хлорози листкової пластинки, некрози різного ступеня та локалізації, утворення плям різного кольору. До специфічних реакцій рослин на дію поллютантів належали антоціанове забарвлення листкових пластинок та стебел у *T. patula* за дії свинцю, червонувато-коричневі плями на листковій пластинці (за дії SO_2) та порушення розташування листків (за дії свинцю) у *C. officinalis*. У *S. splendens* за дії іонів свинцю утворювалися тератоморфи стебла та листкової пластинки, верхівковий некроз листкових пластинок, за дії SO_2 – темно-коричневі плями на листковій пластинці. Рослини *C. leucanthemum* за дії цього поллютанту мали перфорованість між жилками. За дії NO_2 у різних видів утворювалися плями білого або темно-коричневого кольору.

Таким чином, реакції рослин на дію SO_2 , NO_2 та іонів свинцю у досліджуваних концентраціях мали видоспецифічний характер. Рослини *C. officinalis* виявилися

найчутливішими до дії SO_2 . Найтоксичнішим виявився вплив іонів свинцю на ростові процеси *C. leucanthemum*. Фумігація NO_2 найсильніше вплинула на досліджувані показники у *S. splendens*. *T. patula* виявився найтолерантнішим з усіх видів до дії SO_2 , NO_2 та іонів свинцю.

Висновки

Вплив SO_2 , NO_2 та іонів свинцю на рослини *Calendula officinalis*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Salvia splendens* і *Tagetes patula* за умов модельного дослідження має фітотоксичний характер. Фітотоксична дія іонів свинцю на ріст *Calendula officinalis*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Salvia splendens* і *Tagetes patula* є більшою, ніж SO_2 та NO_2 . Найчутливішим видом до дії SO_2 були рослини *Calendula officinalis*, до дії NO_2 – *Salvia splendens*, іонів свинцю – *Chrysanthemum leucanthemum*.

Бібліографічні посилання

1. Гетко Н. В. Растения в техногенной среде. – Минск : Наука и техника, 1989. – 208 с.
2. Головкин В. Н. Декоративные растения СССР / В. Н. Головкин, Л. А. Китаева, Э. П. Немченко. – М. : Мысль, 1986. – 320 с.
3. Клейн Р. М. Методы исследования растений / Р. М. Клейн, Д. Т. Клейн. – М. : Колос, 1974. – 527 с.
4. Лакин Г. Ф. Биометрия. – М. : Высшая школа, 1990. – 352 с.
5. Мальхотра С. С. Биохимическое и физиологическое действие приоритетных загрязняющих веществ / С. С. Мальхотра, А. А. Хан // Загрязнение воздуха и жизнь растений / М. Трешоу; Пер. с англ. В. И. Егорова, И. М. Куниной. – Л. : Гидрометеиздат, 1988. – С. 144–189.
6. Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений. – Новосибирск : Наука, 1979. – 276 с.
7. Смит У. Х. Лес и атмосфера. – М. : Прогресс, 1985. – С. 287–288.
8. Сойккелли С. Клеточные и ультраструктурные эффекты / С. Сойккелли, Л. Карелампи // Загрязнение воздуха и жизнь растений. – Л. : Гидрометеиздат, 1988. – С. 190–204.
9. Сыщиков Д. В. Аккумуляция тяжелых металлов ассимиляционным аппаратом цветочно-декоративных растений при разном уровне загрязнения почвы // Актуальні проблеми ботаніки, екології та біотехнології: Матер. Міжнар. конф. молодих учених-ботаніків. – К. : Фітоцентр, 2006. – С. 168–169.
10. Ashenden T. W. Growth reductions in *Lolium multiflorum* Lam. and *Phleum pratense* L. as a result of SO_2 and NO_2 pollution / T. W. Ashenden, I. A. Mansfield // Environ. Pollut. – 1980. – Vol. 21. – P. 131–139.
11. Capron T. M. Inhibition of growth in tomato by air polluted with nitrogen oxides / T. M. Buchaur, T. A. Mansfield // J. Exper. Botany. – 1977. – Vol. 28, N 1. – P. 112–116.
12. Dwivedi A. K. Ambient air sulphur dioxide and sulphate accumulation in deciduous and evergreen plants // J. Environ. Biol. – 2012. – Vol. 33. – P. 1–3.
13. Elkey T. Sulphat, total sulphur and total nitrogen accumulation by petunia leaves exposed to ozone, sulphur dioxide and nitrogen dioxide / T. Elkey, D. P. Ormrod // Environ. Pollut. – 1981. – Vol. 24. – P. 233–241.
14. Influence of lead on growth and nutrient accumulation in canola (*Brassica napus* L.) cultivars / M. Y. Ashraf, N. Azhar, M. Ashraf et al. // J. Environ. Biol. – 2011. – Vol. 32. – P. 259–266.
15. Koslow E. E. Lead-containing particles on urban leaf surfaces / E. E. Koslow, W. H. Smith // Environ. Sci. Technol. – 1977. – Vol. 11. – P. 1019–1021.
16. Mudd J. B. Biochemical effects of some air pollutants on plants // Air Pollution Damage to Vegetation. – Washington : Adv. Chem. Series, D. C., 1973. – P. 31–47.
17. Mudd J. B. Responses of plant to air pollution / J. B. Mudd, T. T. Kozlowski. – New York: Academic Press, 1975. – 383 p.

18. **Neubert A.** Uptake of NO , NO_2 and O_3 by sunflower (*Helianthus annuus* L.) and tobacco plants (*Nicotiana tabacum* L.): Dependence on stomatal conductivity / A. Neubert, D. Kley, J. Wildt // Atmospheric Environment. – 1993. – Vol. 14. – P. 2137–2145.
19. **Oguntimhin I.** The use of sunpatiens (*Impatiens spp.*) as a bioindicator of same simulated air pollutants – Using an ornamental plant as bioindicators / I. Oguntimhin, H. Kondo, H. Sakugawa // Chemosphere. – 2010. – Vol. 80. – P. 278–290.
20. **Reich P. B.** Effect of ozone and acid in five soils. II. Net photosynthesis and growth / P. B. Reich, A. W. Schoettle, H. F. Stros // Can. J. Bot. – 1987. – Vol. 65, N 5. – P. 977–987.
21. **Rowland-Bamford A. J.** The influence of plant nitrogen status on NO_2 uptake, NO_2 assimilation and on the gas exchange characteristics of barley plants exposed to atmospheric NO_2 / A. J. Rowland-Bamford, M. C. Drew // J. Exper. Botany. – 1988. – Vol. 39, № 9. – P. 1287–1297.
22. **Singh S. N.** Synergistic action of particulate and gaseous pollutants on the growth of *Triticum aestivum* L. // Journal of Experimental Botany. – 1980. – Vol. 31, N 6. – P. 1701–1705.
23. **Sinhal V. K.** EDTA and citric acid mediated phytoextraction of Zn , Cu , Pb and Cd through marigold (*Tagetes erecta*) / V. K. Sinhal, A. Srivastava, V. P. Singh // J. of Environ. Biol. – 2010. – Vol. 31. – P. 255–259.
24. **Taylor O. C.** Oxides of nitrogen / O. C. Taylor, C. R. Thompson // Responses of Plant to Air Pollution. – New York : Academic Press, 1975. – P. 121–139.
25. **Tree** as bioindicator of heavy metal pollution in three european cities / T. Sawidis, J. Breuste, M. Mitrovic et al. // Environ. Pollut. – 2011. – Vol. 159, N 6. – P. 3560–3570.
26. **Ziegler I.** The effect of SO_3^{2-} on the activity of ribulose-1,5-diphosphate carboxylase in isolated spinach chloroplasts // Planta. – 1972. – Vol. 103. – P. 155–163.
27. **Zywotnosc** pyliku invasion sosny zwyczajnej z roznymstret zagrozenia przez emisje przemyslowe / M. Gozdzalik, A. Zaleski, W. Kantorowicz et al. // Pr. Inst. Bad. Les. – 1998. – № 856–862. – C. 5–47.

Надійшла до редколегії 26.03.2012

УДК 577.4+575.17

А. П. Симчук, А. В. Ивашов

Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского

ГЕНЕТИКА ЭКОСИСТЕМ: РАСШИРЕННЫЙ ФЕНОТИП И ПРОБЛЕМА ЕГО НАСЛЕДУЕМОСТИ

Проанализировано понятие расширенного фенотипа (extended phenotype), в смысле внутривидовой генетической изменчивости, имеющей экосистемные последствия. Это понятие претендует на роль основной концепции генетики экосистем и широко обсуждается в специальных научных изданиях. Некоторые зарубежные авторы используют его для обоснования таких положений как наследуемость на уровне экосистем и экосистемный отбор. Это вызывает скептическое отношение к самой концепции и оставляет открытым вопрос о структуре, управляющей межвидовыми отношениями в экосистемах. Проблема связана с игнорированием иерархического характера организации жизни и переносом атрибутов особи на экосистемный уровень. Концепция индивидуальной консорции может быть более плодотворной в решении поставленных вопросов и в дальнейшем развитии генетики экосистем.

А. П. Симчук, А. В. Ивашов

Таврійський національний університет ім. В. І. Вернадського

ГЕНЕТИКА ЕКОСИСТЕМ: РОЗШИРЕНИЙ ФЕНОТИП І ПРОБЛЕМА ЙОГО СПАДКОВОСТІ

Проаналізовано поняття розширеного фенотипу (extended phenotype), у сенсі внутрішньовидової генетичної мінливості, яка має екосистемні наслідки. Це поняття претендує на роль основної концепції генетики екосистем і широко обговорюється у фахових літературних джерелах. Деякі зарубіжні автори використовують його для обґрунтування таких положень як спадковість на рівні екосистем і екосистемний добір. Це викликає скептичне ставлення до самої концепції та залишає відкритим питання про структуру, яка впорядковує міжвидові взаємовідносини в екосистемах. Виникнення проблеми пов'язане з ігноруванням ієрархічного характеру організації життя та перенесенням атрибутів особини на екосистемний рівень. Концепція індивідуальної консорції може бути більш плідною у вирішенні поставлених питань і в подальшому розвитку генетики екосистем.

A. P. Simchuk, A. V. Ivashov

V. I. Vernadsky Taurida National University

ECOSYSTEM GENETICS: EXTENDED PHENOTYPE AND THE PROBLEM OF ITS HERITABILITY

The paper is devoted to the analysis of the notion of the extended phenotype, in the sense of intrapopulation genetic variability which has ecosystem consequences. This notion is proposed for the role of basic concept in ecosystem genetics and is widely discussed in the special literature. At the same time, few foreign authors relate it with such phenomena as ecosystem heritability and ecosystem selection. This evokes some scepticism in relation to the concept and leaves open the question on the structure regulating interspecies relations in the ecosystem. Problem arises due to hierarchical nature of Life and because of transferring attributes of an individual to the ecosystem level. The concept of individual consortium may be more fruitful for solution of the problems and for further development of ecosystem genetics.

Введение

Теоретическая экология рассматривает генетическую структуру популяции как важный фактор в экологических процессах, однако на практике этот фактор редко учитывается в экологических исследованиях. Между тем, основополагающее значение в экологии генетического фактора на эвристическом уровне можно продемонстрировать на примере любых экологических отношений.

Для того, чтобы организм мог жить в определенных условиях окружающей среды, его строение, физиологические и биохимические системы должны быть настроены на эти условия, соответствовать им. Аналогичное утверждение верно и для взаимодействия живых организмов друг с другом. Например, для того, чтобы насекомое-фитофаг могло питаться тканями растения, его организм должен обладать специально приспособленной системой органов и набором ферментов, для этого предназначенных. Все эти структуры кодируются системой генов. В то же время строение, химический состав и другие свойства растения-хозяина определяются его наследственностью.

Полученные из пищи вещества и энергия используются на построение организма фитофага согласно информации, заложенной в соответствующих генах. Этой информацией определяются те свойства и формы, которые примут потребленные вещества и энергия. В свою очередь, чтобы энтомофаг, паразитирующий в фитофаге, мог развиваться в его теле, он должен обладать набором белков и ферментов, также для этого приспособленных. А ферменты эти тоже кодируются соответствующими генами. И, аналогично, полученные от фитофага ресурсы используются на построение тела энтомофага опять же под контролем системы генов.

Таким образом, передача вещества и энергии от фитофага к энтомофагу регулируется генетическими системами всех взаимодействующих звеньев, и эти генетические системы должны быть связанными между собой опосредованно, через взаимодействие физиолого-биохимических систем в процессе трофических отношений.

Попытки интеграции экологии и генетики предпринимались на протяжении всего XX столетия [8]. Еще в самом начале века К. К. Адамс [4] предположил, что только что возникшая концепция менделевской генетики может оказаться полезной для объяснения механизмов распространения представителей брюхоногих моллюсков из рода *Io*. Истоки современных достижений в этой области лежат в работах Форда [17] и Добжанского [12]. Их традиции развивались на протяжении десятилетий в таких работах как исследования мимикрии [6], изучение частотно-зависимого отбора во взаимодействиях типа «хищник – жертва» [29], в работах по исследованию коэволюции [14; 28] и по генетике конкуренции и хищничества [30].

В дальнейшем интеграция экологической и генетической парадигм проходила в рамках двух направлений: экологической генетики и эволюционной экологии [8].

Экологическая генетика рассматривает взаимовлияние генетических процессов и экологических отношений [2]. Несмотря на такое определение, охватывающее достаточно широкую область возможных исследований, основная масса работ по экологической генетике в последнее время сосредотачивается в достаточно узкой области, рассматривающей в основном влияние экологических факторов на мутационную и иную генетическую изменчивость [2]. Возможно, это связано и с распространенным взглядом на экологическую генетику как на отрасль популяционной генетики, исследующую закономерности микроэволюционного процесса в конкретном экологическом контексте [36]. В этом смысле задачи экологической генетики созвучны еще одному синтетическому направлению – эволюционной экологии, которую можно рассматри-

вать как пограничное между экологией и эволюционной теорией направление, задачи которого сводятся к анализу, с одной стороны, экологических факторов эволюции, а с другой – исторического развития экологических форм организации жизни [3]. Таким образом, экологическая генетика анализирует в основном роль экологических факторов в динамике генетической структуры популяции, а эволюционная экология исследует эволюционные последствия этих процессов, хотя и не исчерпывается этим. Очевидно, что довольно широкий круг вопросов, связанных с тем, какую роль генетическая информация играет в регуляции экологических процессов и эволюции экосистем, не попадает в фокус исследований ни экологической генетики, ни эволюционной экологии. По нашему мнению, этот аспект интеграции экологии и генетики может стать предметом исследований нового направления – генетики экосистем.

В настоящее время синтез экологии и генетики в рамках генетики экосистем идет несколько разными путями за границей и у нас в стране. Заграничные, главным образом, североамериканские школы основывают свои построения на концепции расширенного фенотипа [9], тогда как в отечественной литературе в качестве основной концепции генетики экосистем фигурирует генопласт [1]. В связи с вышеизложенным, целью работы явился анализ концепции расширенного фенотипа и его сравнение с широко применяемой в Восточноевропейской экологической школе концепции консорции как элементарной экосистемы.

Понятие расширенного фенотипа

Фенотип особи представляет собой совокупность всех ее признаков и является результатом взаимодействия генотипа особи с условиями окружающей среды. «Расширенный фенотип» определяют как эффекты генов на уровнях организации жизни выше популяционного [9; 10].

Расширенный фенотип крупного растения с микросообществом организмов, обитающих на нем, может быть настолько же предсказуемым, как и «традиционный» фенотип растения. Флоат и Витам [16] классифицировали деревья и различные гибриды видов *Populus fremontii* и *P. angustifolia* либо по их морфологическим особенностям, либо по составу микросообществ членистоногих на них. При этом обе классификации совпадали на 98 %. Таким образом, микросообщество членистоногих в данном исследовании оказалось настолько же хорошим детерминантом таксономического статуса растения, как и его морфологические признаки. Аналогичные результаты были получены при исследовании ивы [18], полыни [27], дуба [5] и соответствующих микросообществ организмов, обитающих на них.

Ряд авторов в своих исследованиях пытаются приписать расширенному фенотипу такую генетическую характеристику как наследуемость. Примером может служить работа, посвященная анализу микросообществ организмов (виды насекомых и грибов) на чистых видах и гибридах эвкалиптов *Eucalyptus amygdalina* Labill. и *E. risdonii* Hook. [38]. Оказалось, что виды и гибриды эвкалиптов существенно различались по составу микросообществ. Для исследования причин обнаруженных закономерностей авторы провели эксперимент, в котором в искусственном насаждении высаживали эвкалипты известного происхождения (чистые виды и их гибриды). Через три года анализировали распределение 30 видов организмов, связанных с эвкалиптом. Оказалось, что гибридные растения аккумулировали на себе представителей видов, характерных для родительских видов. Таким образом, в данном случае наблюдались аддитивные эффекты в отношении генов, определяющих характер взаимодействия между фитофагами и растением-хозяином [31].

Группа авторов [31], проводивших исследования, пришла к выводу, что подобный перенос расширенного фенотипа от одной генерации к другой является доказательством того, что структура биотического сообщества характеризуется наследуемостью. При исследовании 953 деревьев с их микросообществами членистоногих было обнаружено, что расширенный фенотип в ряду поколений ведет себя аналогично «традиционному» фенотипическому признаку с мультигенной детерминацией.

Исследования роли расширенного фенотипа в функционировании экосистем показали, что внутривидовая генетическая изменчивость доминантного вида способна оказывать влияние на такие экосистемные процессы как разложение органики и биогеохимические циклы вещества. Так, Тресидер и Витушек [35] изучали экосистемные последствия внутривидовой генетической изменчивости *Metrosideros polymorpha* Gaud. на Гавайях. Они исследовали изменчивость аллозимов в популяциях *M. polymorpha* вдоль градиента их фертильности с целью определения генетических дистанций между изучаемыми популяциями. Из каждой популяции получали саженцы и высаживали на экспериментальной делянке с реципрокной схемой питания для выявления той доли генетической изменчивости, которая связана с различиями в функционировании соответствующих экосистем. Авторы получили данные, которые указывали на то, что даже небольшие аллельные различия приводили у существенной изменчивости таких признаков растения как химический состав корней и листьев, которые, в свою очередь, могут оказывать влияние на круговорот питательных элементов в экосистеме.

Аналогично было обнаружено, что фенотипические различия между девятью генотипами дуба *Quercus laevis* сказывались на потоках в экосистеме таких веществ как углерод и азот [26]. Авторы обнаружили, что генетические дистанции между деревьями, вычисленные на основании сравнения фенотипических признаков листьев, позитивно коррелировали с химизмом листьев, который, в свою очередь, влиял как на скорость разложения опавших листьев, так и на доступность неорганического азота. На обеих исследованных площадках генетическая мозаичность, существующая благодаря внутривидовой изменчивости, транслировалась в мозаичность экосистемных процессов [26]. Несмотря на то, что данные исследования показали экосистемные последствия внутривидовой генетической изменчивости, конкретные гены, вовлеченные в эти процессы, и признаки, ими контролируемые, остались неизвестными.

Недавно полученные данные [41], тем не менее, свидетельствуют, что эффекты конкретных картированных генов доминирующего вида могут быть связанными теми или иными процессами, происходящими на уровне экосистем. Для этого использовали контролируемые скрещивания с известной наследственностью и технику QTL (Quantitative trait locus). QTL-анализ включает в себя определение хромосомного региона, содержащего один или несколько локусов, которые определенным образом влияют на исследуемый признак в специфических условиях окружающей среды, выяснение числа локусов и характер их влияния на признак, а также тип генетических взаимодействий (аддитивное, доминантное, эпистаз и т. п.). Детальное знание генов, включая их аллельные частоты и характер их влияния на признак, важно для понимания генетической основы количественной изменчивости [15].

При исследовании потомства контролируемых скрещиваний между *Populus fremontii* и *P. angustifolia* обнаружено, что за значительную часть фенотипической изменчивости в продукции танинов в их листьях отвечает один QTL [41]. В то же время, эффекты генетических различий в отношении продукции конденсированных танинов распространяются на более высокие уровни организации жизни. Анализ листьев потомства описанных выше скрещиваний показал многократные различия в содержании

танинов, которые оказались ответственными за 63 % общей изменчивости в скорости разложения опавших листьев. Оказалось, что содержание танинов в ежегодном опаде предсказывает минерализацию азота лучше, чем общая биомасса, температура и влажность почвы или соотношение «лигнин – азот» [21]. Эти исследования демонстрируют прямые связи между картированным генетическим детерминантом, химическим составом опавших листьев и такими процессами экосистемного уровня как разложение опада и минерализация азота. Витам с соавторами [9] особое внимание уделяют тому факту, что содержание конденсированных танинов в растении контролируется генетически и, таким образом, наследуется. То есть этот признак доминирующего растения может оказывать влияние на круговорот питательных веществ во многих экосистемах [23], а также угнетает патогены и листогрызцов [24], и при этом содержание танинов является наследуемым признаком.

Эффекты расширенного фенотипа могут существенно модифицироваться под влиянием не прямых, опосредованных воздействий со стороны других организмов. Например, тополь характеризуется генетически детерминированной устойчивостью или чувствительностью к тлям *Pemphigus betae* [32; 37]. На генетически чувствительных растениях тли индуцируют 4–7-кратное увеличение содержания конденсированных танинов в листьях, а это приводит к снижению скорости их разложения на 35–45 % по сравнению с растениями той же группы, но не подвергшихся заселению тлями [9]. Наличие либо отсутствие тлей влияет также на видовое разнообразие и численность более чем сорока видов, включая птиц, грибы и членистоногих [11]. Таким образом, взаимодействие между генами, контролирующими содержание танинов в листьях, и генами устойчивости или чувствительности к тлям приводит к непрямым эффектам, модифицирующим экосистемные процессы.

Проблема наследуемости расширенного фенотипа и многоуровневого естественного отбора

Хорошо известно, что эволюционные изменения возникают в том случае, если наследуемый признак находится под давлением естественного отбора. В связи с этим ряд авторов, основываясь на том, что расширенный фенотип контролируется генетически и в то же время имеет экосистемное «выражение», делают вывод о существовании таких явлений как экосистемная наследственность и экосистемный естественный отбор, приводящий к экосистемной эволюции [9; 25]. В качестве доказательства существования подобных явлений некоторые авторы приводят результаты лабораторных экспериментов, в которых «генетически детерминированные» связи между взаимодействующими видами вносили вклад в «межэкосистемный» компонент фенотипической изменчивости, что, по их мнению, свидетельствует о наследуемости структуры сообщества [20–22; 34].

На примере исследования последовательных генераций эвкалиптов с известной наследственностью и микросообществ организмов, на них обитающих, было показано, что анализ генотипов растений позволяет предсказать состав и структуру микросообщества насекомых, обитающих на них [31]. Таким образом, «дочерние» микросообщества насекомых на деревьях эвкалипта отражают в своей структуре «родительские» микросообщества, от которых они происходят по линии детерминантов этих сообществ. Авторы считают, что это является прямым доказательством наследуемости на уровне биотического сообщества. Кроме того, они обращают внимание и на то, что в «экосистемную наследуемость» свой вклад вносят не только генетические факторы доминирующего или ключевого вида сообщества, но и все генетические взаимодейст-

вия в соответствующих сообществах. Подобные взаимодействия выражаются в генетически различающихся сообществах организмов. Например, генетическая изменчивость тополя в значительной степени определяет вариабельность таких показателей как минерализация почвенного азота [21], видовой состав и плотность членистоногих, его населяющих, и даже эффективность контроля численности этих членистоногих со стороны птиц [25]. При этом различия эти могут быть определены как межэкосистемный компонент в изменчивости выраженности индивидуального признака [9].

Далее авторы делают следующий шаг и утверждают, что, поскольку существует экосистемная наследственность, то и естественный отбор также действует на уровне экосистем [9]. В качестве примера авторы рассматривают галлообразующую тлю *Pemphigus betae* и ее кормовое растение. Выживаемость тли зависит от трех факторов: генотипа тли (индивидуальный эффект), генотипа растения, который влияет на плотность локальной микропопуляции тли (групповой эффект) и генотипов других организмов, ассоциированных с данным растением (экосистемный эффект). Генотип тли определяет ее способность сформировать галл и величину возможного потомства. Генетически детерминированная чувствительность дерева влияет на распределение и плотность тлей, которые, в свою очередь, влияют на представителей многих других видов. Эти виды (хищные членистоногие и птицы) сами влияют как на тлей, так и на растение-хозяина. Авторы включают все перечисленные компоненты в уравнение для определения приспособленности тлей [9], забывая при этом, что приспособленность является величиной относительной, то есть величиной, вычисляемой по отношению к другим генотипам популяции одного вида, и никакие генотипы другого вида не могут непосредственно входить в оценку этой приспособленности. Далее авторы упоминают даже приспособленность сообщества [9, p. 569].

Подобные взгляды можно рассматривать как очередную попытку возрождения идеи об экосистеме как суперорганизме [7; 13; 40], которая в свое время была детально проанализирована и отвергнута большинством экологов [19; 33; 39].

Проблема связана с игнорированием многими авторами иерархического характера организации жизни. В этом смысле концепция консорции (индивидуальной, популяционной и видовой) как элементарной экосистемы представляется намного более привлекательной, чем представление о расширенном фенотипе, тем более, что понятия эти в значительной мере пересекаются. И расширенный фенотип и консорция отражают уникальность свойств вида, популяции и отдельной особи, которые играют роль в их взаимоотношении с представителями других видов. Понятие консорции, вместе с тем, изначально «иерархично» и не порождает проблем, связанных со смешением индивидуального и экосистемного уровней, что характерно для большинства приверженцев концепции расширенного фенотипа. Представители каждого из взаимодействующих видов характеризуются такими параметрами как наследуемость их признаков и приспособленность. Эти характеристики, безусловно, имеют определенное выражение и на уровне микросообщества организмов, принимая, например, форму определенного соответствия, преемственности между «родительским» и «дочерним» микросообществами. Однако реализация подобной преемственности не может быть объяснена простым переносом популяционно-генетических характеристик на экосистемный уровень. Вероятно, генетическая информация и регулируемые ею отношения представителей разных видов должна играть определенную (возможно – значительную) роль в динамике биологического сообщества, однако решить этот вопрос можно лишь в рамках понятия многоуровневой, иерархической системы.

Выводы

Рядом авторов предложено выделить новое направление в генетике, которое они называли генетикой сообществ или экосистем. Дискуссии по проблемам этого нового направления в 2003 году посвящен специальный выпуск журнала *Ecology* (Vol. 84, N 3). Зарубежными авторами достаточно убедительно продемонстрировано значение внутривидовой генетической изменчивости для экологических отношений видов в экосистеме. Понятие расширенного фенотипа (extended phenotype), в смысле внутривидовой генетической изменчивости, имеющей экосистемные последствия, предлагается в качестве основной концепции генетики экосистем. Тем не менее, некоторые из выдвинутых положений, такие, например, как наследуемость на уровне экосистем и экосистемный отбор, вызывают скептическое отношение.

Генетика, пожалуй, одна из немногих, если не единственная биологическая дисциплина, в той или иной степени исследующая практически все уровни организации жизни. На каждом из этих уровней изучается определенная генетическая система: ген, хромосома, генотип особи, генофонд популяции. Очевидно, что новое направление может получить право на существование в том случае, если оно имеет предметом изучения генетическую систему, отличную от уже известных, перечисленных выше.

Библиографические ссылки

1. Голубец М. А. Актуальные вопросы экологии. – К. : Наук. думка, 1982. – 156 с.
2. Инге-Вечтомов С. Г. Экологическая генетика. Что это такое? // Соросовский образовательный журнал. – 1998. – № 2. – С. 59–65.
3. Чернов Ю. И. Эволюционная экология – сущность и перспективы // Успехи современной биологии. – 1996. – Т. 116, № 3. – С. 277–291.
4. Adams C. C. The variation and ecological distribution of the snails of the genus *Io* // National Academy of Sciences. – 1915. – Vol. 12 (p. 2). – P. 1–92.
5. Aguilar J. M. Patterns of herbivory in the *Quercus grisea* x *Q. gambelii* species complex / J. M. Aguilar, W. J. Boecklen // Oikos. – 1992. – Vol. 64. – P. 498–504.
6. Clarke C. A. The evolution of mimicry in butterfly *Papilio dardanus* / C. A. Clarke, P. M. Sheppard // Heredity. – 1960. – Vol. 14. – P. 163–173.
7. Clements F. E. Nature and structure of the climax // Journal of Ecology. – 1936. – Vol. 24. – P. 252–284.
8. Collins J. P. Evolutionary ecology and the use of natural selection in ecological theory // Journal of the History of Biology. – 1986. – Vol. 19. – P. 257–288.
9. Community genetics: A consequence of extended phenotype / T. G. Whitham, V. Young, G. D. Martinsen et al. // Ecology. – 2003. – Vol. 84. – P. 559–573.
10. Dawkins R. The extended phenotype. – New York : Oxford University Press, 1982. – 327 p.
11. Dickson L. L. Genetically-based plant resistance traits affect arthropods, fungi, and birds / L. L. Dickson, T. G. Whitham // Oecologia. – 1996. – Vol. 106. – P. 400–406.
12. Dobzhansky T. Genetics and the origin of species. – Third ed. – New York : Columbia University Press, 1951. – 364 p.
13. Dunbar M. J. The evolution of stability in marine environments. Natural selection at the level of the ecosystem // American Naturalist. – 1960. – Vol. 94. – P. 129–136.
14. Ehrlich P. R. Butterflies and plants: A study in coevolution / P. R. Ehrlich, P. H. Raven // Evolution. – 1965. – Vol. 18. – P. 586–608.
15. Falconer D. S. Introduction to quantitative genetics / D. S. Falconer, T. F. C. Mackay. – Fourth ed. – Harlow : Longman Science and Technology, 1996. – 464 p.
16. Floate K. D. Insects as traits in plant systematics: Their use in discriminating between hybrid cottonwoods / K. D. Floate, T. G. Whitham // Canadian Journal of Botany. – 1995. – Vol. 73. – P. 1–13.
17. Ford E. B. Ecological genetics. – Third ed. – London : Chapman and Hill, 1971. – 410 p.

18. **Fritz R. S.** Genetic variation among plants and insect community structure: Willows and sawflies / R. S. Fritz, P. W. Price // *Ecology*. – 1988. – Vol. 69. – P. 845–856.
19. **Gleason H. A.** The individualistic concept of the plant association // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. – 1926. – Vol. 53. – P. 7–26.
20. **Goodnight C. J.** Experimental studies of community evolution I: The response to selection at the community level // *Evolution*. – 1990. – Vol. 44. – P. 1614–1624.
21. **Goodnight C. J.** Experimental studies of community evolution II: The ecological basis of the response to community selection // *Evolution*. – 1990. – Vol. 44. – P. 1625–1636.
22. **Goodnight C. J.** The effect of coexistence on competitive outcome in *Tribolium castaneum* and *Tribolium confusum* / C. J. Goodnight, D. M. Craig // *Evolution*. – 1996. – Vol. 50. – P. 1241–1250.
23. **Hattenschwiler S.** The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling / S. Hattenschwiler, P. M. Vitousek // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2000. – Vol. 15. – P. 238–243.
24. **Hemingway R. W.** Chemistry and significance of condensed tannins / R. W. Hemingway, J. J. Karchesy. – New York : Plenum Press, 1989. – 638 p.
25. **Importance** of species interactions to community heritability: A genetic basis to trophic-level interactions / J. K. Bailey, S. C. Wooley, R. L. Lindroth, T. G. Whitham // *Ecology Letters*. – 2006. – Vol. 9. – P. 78–85.
26. **Madritch M. D.** Phenotypic diversity influences ecosystem functioning in an oak sandhills community / M. D. Madritch, M. D. Hunter // *Ecology*. – 2002. – Vol. 83. – P. 2084–2090.
27. **Messina F. J.** Variable responses of insects to hybrid versus parental sagebrush in common gardens / F. J. Messina, J. Y. Richards, E. D. McArthur // *Oecologia*. – 1996. – Vol. 107. – P. 513–521.
28. **Mode C. J.** A mathematical model for the co-evolution of obligate parasites and their hosts // *Evolution*. – 1958. – Vol. 12. – P. 158–165.
29. **Owen D. F.** Polymorphism and population density in the African snail *Limicolaria martensiana* // *Science*. – 1963. – Vol. 140. – P. 616–617.
30. **Pimentel D.** Population regulation and genetic feedback // *Science*. – 1968. – Vol. 159. – P. 1432–1437.
31. **Plant** genetics affects arthropod community richness and composition: Evidence from a synthetic eucalypt hybrid population / H. S. Dungey, B. M. Potts, T. G. Whitham, H.-F. Li // *Evolution*. – 2000. – Vol. 54. – P. 1938–1946.
32. **Plant** hybrid zones affect biodiversity: Tools for a genetic based understanding of community structure / T. G. Whitham, G. D. Martinsen, K. D. Floate et al. // *Ecology*. – 1999. – Vol. 80. – P. 416–428.
33. **Ricklefs R. E.** Genetics, evolution, and ecological communities // *Ecology*. – 2003. – Vol. 84. – P. 588–591.
34. **Swenson W.** Artificial ecosystem selection / W. Swenson, D. S. Wilson, R. Elias // *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*. – 2000. – Vol. 97. – P. 9110–9114.
35. **Treseder K. K.** Potential ecosystem-level effects of genetic variation among populations of *Metrosideros polymorpha* from a soil fertility gradient in Hawaii / K. K. Treseder, P. M. Vitousek // *Oecologia*. – 2001. – Vol. 126. – P. 266–275.
36. **Via S.** The ecological genetics of speciation // *American Naturalist*. – 2002. – Vol. 159. – P. 91–97.
37. **Whitham T. G.** Plant hybrid zones as sinks for pests // *Science*. – 1989. – Vol. 244. – P. 1490–1493.
38. **Whitham T. G.** Plant hybrid zones as centers of biodiversity: The herbivore community of two endemic tasmanian eucalypts / T. G. Whitham, P. A. Morrow, B. M. Potts // *Oecologia*. – 1994. – Vol. 97. – P. 481–490.
39. **Whittaker R. H.** Dominance and diversity in land plant communities // *Science*. – 1965. – Vol. 147. – P. 250–260.
40. **Wilson D. S.** Community genetics and community selection / D. S. Wilson, W. Swenson // *Ecology*. – 2003. – Vol. 84. – P. 586–587.
41. **Woolbright S.** Genetic analyses of a synthetic population of hybrid cottonwoods with implications for community-level processes. Ph.D. thesis. – Flagstaff : Northern Arizona University, 2001. – 19 p.

Надійшла до редколегії 15.02.2012

УДК 628.354.1

Д. В. Скворцова, Г. Г. Трохименко

Національний університет кораблебудування ім. адмірала Макарова

ВИКОРИСТАННЯ МІКРОБІОЛОГІЧНОГО ПРЕПАРАТУ «ТАМІР» ДЛЯ ОЧИЩЕННЯ КОМУНАЛЬНО-ПОБУТОВИХ СТІЧНИХ ВОД

Використовуючи мікробіологічний препарат «Тамір» у процесі очищення комунально-побутових стічних вод, визначили оптимальну концентрацію препарату. Розглянуто чинники, які впливають на процес, а також динаміку зміни основних хімічних і бактеріологічних показників у відібраних зразках. Мікроорганізми здатні знищувати хвороботвірні бактерії у воді, яку вони очищують, дезодорують повітря, підвищують ефективність роботи очисних споруд. Передбачається, що використання «Таміру» буде економічно вигідним.

Д. В. Скворцова, А. Г. Трохименко

Національний університет кораблестроения им. адмирала Макарова

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОГО ПРЕПАРАТА «ТАМИР» ДЛЯ ОЧИСТКИ КОМУНАЛЬНО-БЫТОВЫХ СТОЧНЫХ ВОД

Используя микробиологический препарат «Тамир» в процессе очистки коммунально-бытовых сточных вод, подобрали оптимальную концентрацию препарата. Рассмотрены факторы, влияющие на процесс, а также динамика изменения основных химических и бактериологических показателей изучаемых образцов. Микроорганизмы способны уничтожать болезнетворные бактерии в очищаемой воде, дезодорируют воздух, повышают эффективность работы очистных сооружений. Предполагается, что использование «Тамира» будет экономически выгодным.

D. V. Skvortsova, A. G. Trokhymenko

Admiral Makarov National University of Shipbuilding

CAPABILITY OF MICROBIOLOGICAL PREPARATION «TAMIR» IN THE TREATMENT OF DOMESTIC SEWAGE

An optimal concentration of the microbiological preparation «Tamir» was determined for the effective purification process of the sewage. The factors influencing the process and the time history of the major chemical and bacteriological parameters in the samples are discussed. The preparation exterminates pathogenic bacteria in the water, deodorizes the air, increases the efficiency of the treatment facilities. It is supposed that the «Tamir» use would be economically sound.

Вступ

Основна причина забруднення поверхневих вод – утворення неочищених і недостатньо очищених господарсько-побутових і виробничих стоків. Протягом останніх років в Україні спостерігається стала тенденція до зниження якості води за вмістом органічних, поверхнево-активних речовин, іонів важких металів, нафтопродуктів, що зумовлює погіршення питного водопостачання населення, замор риби та ускладнює

рекреаційне використання водних об'єктів [4; 6]. Постійне погіршення хімічних і бактеріологічних показників стоків і водночас закономірне підвищення вимог до якості води вказують на необхідність створення нових методів їх очищення.

Крім стандартних технологій переробки стічних вод, у даний час у всьому світі проводяться дослідження ефективності застосування різноманітних мікроорганізмів, мікробних біомас, біосорбентів. Сучасні мікробіологічні розробки та інноваційні принципи роботи, які базуються на використанні мікроорганізмів та їх метаболітів шляхом включення до природного кругообігу речовин, елементів, енергії та інформації, набули широкого застосування та попиту.

Ефективні мікроорганізми (ЕМ) відносять до сучасних технологій, які передбачають використання мікрофлори, здатної до створення та підтримання процесів регенерації та очищення компонентів навколишнього середовища. Одна з розробок даного напрямку – препарат «Тамір». Це складний за функціональною активністю комплекс мікроорганізмів із високою здатністю до переробки та ферментації органічних речовин. Він призначений для очищення каналізаційних систем і стоків від жиркових відкладів, відновлення дренажу, усунення неприємних запахів, прискореної переробки на високоякісний компост побутових та сільськогосподарських відходів [1; 3].

Японський професор Тєруо Хіґа об'єднав різні культури мікроорганізмів у ЕМ, до яких увійшло понад 80 штамів із 10 родів і 5 родин (фотосинтетичні бактерії, молочнокислі бактерії, дріжджі, актиноміцети, ферментувальні гриби). Вони об'єднують усі відомі метаболічні особливості мікроорганізмів: біоценози, які розвиваються в анаеробних і аеробних умовах, із гетеротрофними та автотрофними типами живлення, із симбіотичними чи метабіотичними зв'язками [1; 4], вони під дією амілази розкладають крохмаль, протеази – білки, целюлази – целюлозу, кератинази – кератин, ліпази – жири [13]. Вибір даної технології визначається її особливістю, оскільки вона є стійкою асоціацією аеробних та анаеробних мікроорганізмів, які співіснують в одному середовищі в режимі активного взаємообміну джерелами живлення, продукти життєдіяльності однієї групи необхідні для іншої, при цьому відбувається акумуляція позитивних властивостей об'єднаних систем мікроорганізмів.

Деякі анаеробні представники ЕМ здатні переходити з одного метаболічного процесу на інший (з анаеробного дихання на аеробне), їх умовно відносять до факультативних анаеробів (більшість представників дріжджів). Інші не здатні змінювати тип дихання, але не гинуть за присутності молекулярного кисню, їх відносять до групи аеротолерантних анаеробів (молочнокислі бактерії). Облігатні анаероби за присутності молекулярного кисню гинуть (деякі представники бактерій та дріжджів: *Bacteroides*, *Fusobacterium*, *Methanobacterium*) [1; 3; 4].

Анаеробні організми можуть отримувати енергію шляхом катаболізму амінокислот та їх сполук (пептидів, білків). Характерний для них гліколіз, який залежно від кінцевих продуктів реакції поділяють на декілька типів бродіння. Для ЕМ переважає молочнокисле (*Lactobacillus*, *Streptococcus*, *Bifidobacterium*), спиртове (*Candida*) чи метанове бродіння (*Methanobacterium*) [2; 4–6].

Аеробні організми здійснюють біологічне окиснення, головним чином, за допомогою клітинного дихання, з утворенням токсичних продуктів неповного відновлення O_2 , продукують низку ферментів (каталазу, супероксидисмутазу), що забезпечують розкладання токсинів [2]. Особливе місце серед аеробів посідають види, здатні до фотосинтезу, які використовують у своїй життєдіяльності енергію сонячного світла та синтезують речовини, що містять амінокислоти, біологічно активні речовини та цукри.

Ціанобактерії та фотосинтезувальні еукаріоти як джерело вуглецю утилізують CO_2 , деякі представники ціанобактерій засвоюють атмосферний нітроген.

Такі сапрофіти як молочнокислі бактерії не можуть синтезувати білки свого тіла із простих азотумісних сполук. Їх розвиток можливий лише за наявності у середовищі складних органічних форм нітрогену (пептонів, пептидів) або повного набору амінокислот, що входять до складу білків їх клітин [2; 3; 6; 7]. Вони виробляють молочну кислоту як основний кінцевий продукт ферментації вуглеводів з органічних речовин, утворених фотосинтезувальними бактеріями та дріжджами. Молочна кислота прискорює розкладання органічної речовини, а також лігніну та целюлози, тим самим пригнічуючи патогенні та умовно патогенні організми. Тривалість життя молочнокислих бактерій збільшується у симбіозі з дріжджами.

Багато сапрофітів (бактерії, гриби, дріжджі) не потребують готових амінокислот, задовольняючись мінеральними сполуками нітрогену, переважно амонійними. Більшість грибів, актиноміцетів, рідше бактерій споживають як джерело нітрогену нітрати, нітроти [2; 10]. Ці окиснені форми нітрогену попередньо відновлюються з утворенням аміаку.

Дріжджі використовують органічні сполуки для отримання енергії та як джерело вуглецю. Їм необхідний кисень для дихання, проте за його відсутності багато видів здатні отримувати енергію за рахунок анаеробного дихання (бродиння) з виділенням спиртів. При пропусканні повітря через зброджуваний субстрат дріжджі припиняють бродиння та починають дихати, споживаючи кисень і виділяючи вуглекислий газ [1; 3]. В анаеробних умовах вони можуть використовувати як джерело енергії тільки вуглеводи, в основному гексози та побудовані з них олігосахариди. В аеробних умовах спектр засвоєних субстратів ширший: крім вуглеводів – також жири, ароматичні сполуки, спирти, органічні кислоти. Джерела нітрогену – солі амонію, більшість видів продукують нітратредуктазу та можуть засвоювати нітрати. Дріжджі синтезують біологічно активні речовини з амінокислот і цукрів, які виробляють фотосинтезувальні бактерії та водорості. Культури дріжджів – корисні субстрати для молочнокислих бактерій і актиноміцетів, які, у свою чергу, синтезують антибіотичні речовини.

Ферментувальні гриби роду *Aspergillus* і *Penicillium* швидко розкладають органічні речовини, виробляючи етиловий спирт, складні ефіри та антибіотики. Вони – анаероби, що за допомогою ліпази гідролізують жири [10; 12; 13].

Застосування мікроміцетів забезпечує ефективне очищення води від органічних речовин та іонів важких металів. Вони володіють високорозвиненою седиментаційною здатністю та складною ферментативною системою, завдяки якій добре засвоюють органічні речовини. Седиментаційні властивості актиноміцетів проявляються краще, ніж у дріжджів і бактерій, та за короткий проміжок часу. У процесі життєдіяльності ЕМ продукують біофунгіциди, які пригнічують розвиток патогенних організмів.

Здатність ЕМ виробляти різноманітні ферменти пояснює їх високу адаптованість до різних концентрацій забруднень, присутніх у стічних водах. Поступове введення речовин за певних концентрацій, що зазвичай інгібують ферментативну активність клітин, дає змогу адаптуватися їм до нових умов і пояснює постійне розширення області застосування ЕМ. Ця технологія визнана та впроваджується в Індонезії, Кореї, Тайвані, Пакистані, Індії, Китаї, Аргентині, США, Франції, Німеччині, Іспанії, Португалії та інших країнах. До основних переваг ЕМ технологій належить те, що:

– мікроорганізми – ефективні, стабільні та прості форми каталізу біотехнологічних процесів;

- велике генетичне різноманіття дає змогу здійснювати практично необмежену біологічну активність, має великий потенціал деградації забруднень;
- стабільний анаеробно-аеробний комплекс мікроорганізмів, здатний до швидкого розвитку та розмноження;
- вони резистентні до сторонньої мікрофлори, володіють високою конкурентоспроможністю;
- характеризуються різноманітними ферментними системами та лабільністю метаболізму, що дає змогу підтримувати середовище в рівновазі за хімічними та мікробіологічними характеристиками;
- мікроорганізми та продукти їх життєдіяльності не виявляють токсичності, токсикогенності;
- зумовлюють деградацію органічних і неорганічних відходів, стабілізацію основних органолептичних показників, знищення запахів, відновлення ресурсів для повернення в кругообіг вуглецю, нітрогену, фосфору та сірки.

Недоліки:

- за температури менше +10 °C мікроорганізми припиняють активність, реагують на різкі зміни умов навколишнього середовища та навантаження;
- для їх розвитку обов'язкова наявність органічної маси, відсутність токсичних і отруйних компонентів.

Мета цієї статті – оцінити ефективність аеробно-анаеробного комплексу препарату «Тамір» у процесі очищення стічних вод на комунальних очисних спорудах м. Южноукраїнськ (Миколаївська область).

Матеріал і методи досліджень

Експеримент проведено на очисному комунальному підприємстві м. Южноукраїнськ у період 8.04–19.04.2011 р. Проби води відібрані з першого коридору аеротенків проммайданчика та господарсько-побутової каналізації, а також із відстійників. Як деструктор забруднень використано мікробіологічний препарат «Тамір». Біопрепарат випускають у рідкій формі у ємності 30 мл. Мікроорганізми перебувають у так званому стані «сну», коли призупинені майже всі процеси метаболізму. При додаванні води температурою +28...+30 °C, поживного субстрату у вигляді глюкози та урагаси прискорюються процеси розвитку та розмноження організмів. Приготування препарату відбувається у два етапи. Перше розведення у співвідношенні 1 : 100, вода повинна бути не хлорована, без токсичних і отруйних компонентів. Концентрат періодично перемішували та тримали у світлому місці 2–3 доби, за температури не менше +15 °C. Надлишок живильних речовин і відсутність продуктів обміну підтримує максимально можливу в даних умовах швидкість розмноження клітин, яка визначається лише біологічною сутністю процесу їх відтворення та розвитку.

Далі готували робочий розчин, який необхідно використовувати майже відразу після розведення. Ефективна концентрація для комунально-побутових стоків 1 : 1 500.

Результат оцінювали за органолептичними, хімічними та бактеріологічними показниками через різні проміжки часу (вісім годин, три доби, тиждень).

Результати та їх обговорення

Проблема очищення стічних вод міських територій визначає ступінь чистоти водних об'єктів. У господарсько-побутових стічних водах близько 42 % забруднень складають мінеральні речовини, 58 % – органічні речовини. При надходженні у водойми стічних вод без очищення спостерігається дефіцит кисню та накопичення

сірководню, посилене розмноження ціанобактерій і синьо-зелених водоростей («цвітіння» води або евтрофікація), це, у свою чергу, викликає масовий замор водних організмів, особливо промислових видів риб. Біохімічне очищення стічних вод відбувається у два етапи: сорбція поверхнею клітин бактерій розчинених органічних речовин і колоїдів; окиснення та мінералізація розчинених і адсорбованих речовин мікроорганізмами.

Аеробне біологічне очищення – основний метод, що видаляє до 70 % забруднень за ХСК, визначає якість очищення та споживає найбільшу кількість енергії. У діапазоні низьких навантажень ефективність за даним показником може досягати 90 %. Ефективність за ХСК для відстійників проммайданчика та господарсько-побутових стоків у середньому складає 71,5 %, відповідно для аеротенків 21,4 % (табл. 1, 2).

Таблиця 1

Результати дослідження стічних вод проммайданчика м. Южноукраїнськ за органолептичними та хімічними показниками з використанням препарату «Тамір»

Показники	Норма*	Результати аналізів							
		вода з першого відстійника				вода з аеротенків			
		стічна вода	через 8 год	через 3 доби	через 7 діб	до	через 8 год	через 3 доби	через 7 діб
Запах, бал.	< 1	5	3	2	2	4	3	3	3
Прозорість, см	< 10	3	5	10	13	5	7	7	10
pH	6,5–8,5	7,5	6,9	6,9	6,9	7,3	7,1	7,0	7,0
Аміак, мг/дм ³	< 2,5	0,6	11,6	11,6	18,9	12,0	3,2	3,2	3,2
Нітрати, мг/дм ³	< 45	–	–	–	–	51,2	57,6	57,6	57,6
Нітриди, мг/дм ³	< 3,3	–	–	–	–	0,07	0,93	0,93	0,93
Сульфати, мг/дм ³	< 500	343,7	335,9	334,8	334,8	387,1	386,9	386,9	386,9
Хлориди, мг/дм ³	< 350	118,4	94,9	92,1	90,4	105,8	101,4	101,4	101,4
Фосфати, мг/дм ³	< 3,5	6,8	6,7	6,7	6,7	6,9	12,7	12,7	12,7
ХСК, мг/дм ³	< 30	128,9	28,9	40,0	32,0	30,3	23,4	20,0	20,0
Сухий залишок, мг/дм ³	< 1000	1504	352	500	500	732	542	540	340

Примітки: * – нормативи якості стічних вод згідно з СанПін 4630-88 «Санитарные правила и нормы охраны поверхностных водоемов от загрязнения».

Таблиця 2

Результати дослідження стічних вод господарсько-побутової каналізації м. Южноукраїнськ за органолептичними та хімічними показниками з використанням препарату «Тамір»

Показники	Норма*	Результати аналізів							
		вода з першого відстійника				вода з аеротенків			
		стічна вода	через 8 год	через 3 доби	через 7 діб	до	через 8 год	через 3 доби	через 7 діб
Запах, бал.	< 1	5	3	2	2	4	3	3	3
Прозорість, см	< 10	3	5	10	13	5	7	7	10
pH	6,5–8,5	7,5	6,6	7,0	7,0	7,0	6,8	6,8	6,8
Аміак, мг/дм ³	< 2,5	37,0	32,4	20,4	14,3	6,8	6,0	3,6	3,6
Нітрати, мг/дм ³	< 45	–	–	–	–	39,8	44,6	44,6	44,6
Нітриди, мг/дм ³	< 3,3	–	–	–	–	0,35	16,92	16,92	16,92
Сульфати, мг/дм ³	< 500	96,1	80,1	76,2	76,2	159,9	134,6	134,6	134,6
Хлориди, мг/дм ³	< 350	132,9	126,6	116,6	100,4	119,4	111,2	106,7	106,7
Фосфати, мг/дм ³	< 3,5	12,4	12,4	12,4	12,4	13,3	20,4	20,4	20,4
ХСК, мг/дм ³	< 30	128	43	30	30	25	21	18	18
Сухий залишок, мг/дм ³	< 1000	3108	852	753	700	538	432	358	395

Примітки: * – див. табл. 1.

При цьому активно йдуть процеси нітрифікації, значення pH середовища знижується, що підтверджують результати досліджень, внаслідок зменшення концентрації амонійного азоту та утворення нітратів, а ефективність нітрифікації та очищення в цілому може бути лімітована запасом лужності. Зниження показників pH впливає на інтенсивність обміну речовин у бактерій, а при pH нижче 5 бактерії витісняються грибами. Таким чином, упродовж перших 8 годин значно поліпшуються органолептичні показники води (зникає запах, збільшується прозорість). На третю добу проби, відібрані з перших відстійників проммайданчика та комунальних стоків, відповідають нормативам якості за прозорістю, а з аеротенків – на сьому добу. Підвищення концентрації аміаку та відсутність нітритів та нітратів у першому відстійнику проммайданчика свідчать про активний початок процесу розкладання органічних речовин, оскільки окиснення амонійного азоту починається після того, як органічні речовини практично трансформовані, а активність гетеротрофної мікрофлори перебуває у стаціонарному режимі. Зменшення концентрації аміаку майже до норми з утворенням нітритів та нітратів у зразках, відібраних з аеротенка, вказує на наближення до завершення процесу окиснення:



Метаболізм автотрофних нітрифікаторів, до яких належать деякі представники ЕМ, перебігає оптимально лише при pH від 7 до 8. Діапазон pH , в якому відбувається повна нітрифікація від аміаку до нітрату, дуже вузький, оскільки вільний аміак (при високих значеннях pH) і азотна кислота (при низьких значеннях pH) мають токсичну дію на нітрифікаторів. Відомо, що концентрації вільного NH_3 та вільної HNO_2 залежать від pH середовища. Порівняно з контролем, де не використовувався препарат, концентрація сухого залишку на проммайданчику у відібраних зразках була на 25 % меншою, у стоках господарсько-побутової каналізації – на 18 % меншою.

Утворений у результаті гідролізу білків фосфор присутній у воді у вигляді фосфатів. Сульфати та хлориди важко піддаються біологічному розкладанню, тому їх концентрації практично не змінились, перебувають у діапазоні допустимих. Анаеробні організми майже не впливають на кількість сульфатів у воді, а анаероби відновлюють їх до сульфідів [1; 8–11].

Велику роль відіграють фотосинтезувальні мікроорганізми: вони підтримують необхідний рівень розчинного кисню, що важливо для ефективності очищення, поглинають нестійкі органічні сполуки та пригнічують патогенну мікрофлору [8–11; 13].

У процесі життєдіяльності мікроорганізми активно синтезують ліполітичні, амілазолітичні, карбогідразні та інші ферменти, що розкладають органічні речовини. При біологічному очищенні значна частина забруднювальних компонентів трансформується, розчинені та завислі органічні речовини в результаті метаболічної активності мікроорганізмів перетворюються на біологічну масу [11; 12]. При зниженні вмісту органіки у воді до певної межі життєдіяльність мікроорганізмів триває за рахунок накопичених живильних речовин або їх власної маси, тобто відбувається відмирання та окиснення мікроорганізмів зі зниженням загальної маси.

Чисельні переваги корисних мікроорганізмів біопрепарату забезпечує прискорене відмирання в стоках патогенної та умовно патогенної мікрофлори за принципом пробіотичного антагонізму (табл. 3, 4). Оскільки характер забруднень стічних вод дозволяє використовувати у процесах їх очищення широкий спектр організмів, які мають різні метаболічні властивості та потреби, існує можливість ефективного очищення стічних вод і надання їм високих показників якості без утворення надмірного обсягу осаду. Для практичної реалізації необхідна розробка технологічної схеми біологічного

очищення з урахуванням режиму надходження води, вмісту в ній біогенних елементів, завислих речовин, жирів, коливань *pH* і температури. Друга умова полягає в необхідності застосування аеробно-анаеробної суміші з огляду на високі концентрації забруднювальних речовин і різних швидкостей окиснення окремих їх компонентів.

Таблиця 3

Показники зміни колі-індексу при використанні препарату «Тамір»

Тривалість експерименту, годин	Міська господарсько-побутова каналізація	Проммайданчик
0	$8,3 \cdot 10^8$	$0,1 \cdot 10^8$
8	$1,1 \cdot 10^7$	$0,1 \cdot 10^7$
72 (Здоби)	$8,6 \cdot 10^6$	$1,2 \cdot 10^6$
168 (7 діб)	$0,1 \cdot 10^6$	$0,6 \cdot 10^6$

Таблиця 4

Загальна зміна мікробного числа при використанні препарату «Тамір»

Тривалість експерименту, годин	Міська господарсько-побутова каналізація	Проммайданчик
0	$2,4 \cdot 10^9$	$1,2 \cdot 10^9$
8	$0,2 \cdot 10^9$	$0,7 \cdot 10^9$
72 (Здоби)	$0,2 \cdot 10^9$	$0,6 \cdot 10^9$
168 (7 діб)	$0,2 \cdot 10^9$	$0,6 \cdot 10^9$

Висновки

На комунальних очисних спорудах м. Южноукраїнськ мікробіологічний препарат «Тамір» через 8 годин поліпшує основні органолептичні властивості (зміну кольору, зникнення запаху, збільшення прозорості). Високої ефективності щодо зміни концентрацій хімічних компонентів не виявлено, що вказує на необхідність модернізації методики використання препарату. Застосування препарату «Тамір» зумовлює зростання концентрації у воді нітратів і особливо небезпечних нітритів, яке може перевищити ГДК у декілька разів. Проводяться повторні дослідження «Таміру» з урахуванням попередніх результатів на міських очисних спорудах Южноукраїнська та Нової Одеси (КП «Прибузьке»), а також на підприємстві молочнопереробної промисловості ТОВ «Інтер фуд». Для підвищення ефективності препарату у процесі мікробіологічного очищення стоків необхідно детальніше дослідити чинники, які впливають на деградацію забруднювальних речовин, і використовувати його у комплексі з іншими методами очищення.

Бібліографічні посилання

1. **Блинов В. А.** Биологическое действие эффективных микроорганизмов / В. А. Блинов, С. Н. Буршина, Е. А. Шапулина // Биологические препараты. Сельское хозяйство. Экология: практика применения. – Улан-Удэ, 2008. – № 7. – С. 30–31.
2. **Громова Н. Г.** ЭМ препараты в коммунальном хозяйстве. Первый опыт / Н. Г. Громова, А. В. Гулей // Надежда Планеты. – 2001. – № 12. – С. 12.
3. **Засеева Д. А.** Опыт обработки сточных вод с помощью эффективных микроорганизмов в Японии / Д. А. Засеева, А. М. Елисеев // Надежда Планеты. – 2001. – № 3. – С. 13–15.
4. **Ковальчук В. А.** Біотехнологія очистки стічних вод підприємств харчової промисловості / В. А. Ковальчук, О. В. Ковальчук, В. І. Самелюк // Коммунальное хозяйство городов. – К. : Техніка, 2010. – № 93. – С. 182–187.
5. **Ковальчук В. А.** Сооружения для предварительной и глубокой очистки сточных вод пищевых предприятий // Вода Magazine. – 2010. – № 7 (35). – С. 10–14.

6. **Ковальчук В. А.** Біологічна очистка стічних вод в аеротенках-відстійниках зі струминною аерацією / В. А. Ковальчук, О. В. Ковальчук // Ринок інсталяцій. – 2010. – № 5. – С. 11–13.
7. **Колобанов С. К.** Проектирование очистных сооружений канализации / С. К. Колобанов, А. В. Ершов, М. Е. Кигель. – К. : Будівельник, 1977. – 221 с.
8. **Dhote S.** Water quality improvements through macrophytes – A review / S. Dhote, S. Dixit // Environmental Monitoring and Assessment. – 2009. – P. 149–153.
9. **Heidmann Torsten** Reinigung industrieller Abwaasser durch chemisch biologische Verfahren / Torsten Heidmann, A. Henke Gustav // WLB: Wasser Luft und Boden. – 1990. – N 1–2. – P. 26–27.
10. **Luesk G. W.** A growing interest in waste water plants // Waste Age. – 1999. – № 6. – P. 87–92.
11. **Ronald M.** Microbial Ecology, Fundamental and Application / M. Ronald, B. Richard. – Sydney: Addison-Wesley Publishing Company, 2001. – 560 p.
12. **Schwer C.** Vegetative filter treatment of dairy milkhouse wastewater / C. Schwer, J. Clausen // J. Environ. Qual. – 2001. – N 4. – P. 46–51.
13. **Sen Asit K.** Removal and uptake of copper (II) by *Salvinia natans* from wastewater / K. Sen Asit, G. Mondal Nitya / Water, Air and Soil Pollut. – 2007. – № 2. – P. 1–6.

Надійшла до редколегії 06.02.2012

УДК 581.524.1

В. Г. Складар

Сумський національний аграрний університет

МОРФОЛОГІЧНІ ПАРАМЕТРИ ДРІБНОГО ПІДРОСТУ КЛЕНА ГОСТРОЛИСТОГО В ЛІСАХ НОВГОРОД-СІВЕРСЬКОГО ПОЛІССЯ

Проаналізовано розмірні характеристики особин дрібного підросту клена гостролистого у різних групах асоціацій лісів Новгород-Сіверського Полісся. Виявлено збільшення статичних метричних і динамічних морфопараметрів підросту у міру збільшення трофності ґрунту і, навпаки, їх зниження при зростанні зімкнутості верхніх ярусів лісу та проективного покриття трав'яно-чагарничкового ярусу. У різних лісових фітоценозах дрібному підросту клена гостролистого притаманні специфічні особливості морфологічної структури. Результати досліджень свідчать про відповідність місцезростань групи асоціацій *Querceta convallariosa* параметрам еколого-ценотичного оптимуму, в умовах якого відбувається найуспішніший ріст молодого покоління даної породи.

В. Г. Складар

Сумской национальный аграрный университет

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ МЕЛКОГО ПОДРОСТА КЛЕНА ОСТРОЛИСТНОГО В ЛЕСАХ НОВГОРОД-СЕВЕРСКОГО ПОЛЕСЬЯ

Проанализированы размерные величины особей мелкого подроста клена остролистного в разных группах ассоциаций лесов Новгород-Северского Полесья. Установлено увеличение значений статических метрических и динамических морфопараметров подроста по мере увеличения трофности почвы, и, наоборот, их снижение при росте сомкнутости верхних ярусов леса и проективного покрытия травянисто-кустарничкового яруса. В разных лесных фитоценозах мелкому подросту клена остролистного присущи специфические особенности морфологической структуры. Результаты исследований свидетельствуют о соответствии местообитаний группы ассоциаций *Querceta convallariosa* параметрам эколого-ценотического оптимума, в условиях которого происходит наиболее успешный рост молодого поколения этой породы.

V. G. Skliar

Sumy National Agrarian University

MORPHOLOGICAL PARAMETERS OF THE NORWAY MAPLE SMALL UNDERGROWTH IN FORESTS OF THE NOVGOROD-SIVERS'K POLISSIA

The size characteristics of the Norway maple small undergrowth in different association groups of the forests of Novgorod-Sivers'k Polissia are analyzed. As the trophicity of soil increases the values of static metric and dynamic morphoparameters of the undergrowth upsurge. And on the contrary, the values reduced with the growth of the forest overstory density and the projective cover of the herb-shrub layer. It is shown that in different plant communities the Norway maple undergrowth is characterised by specific mor-

phological structure. The communal habitat of the group of *Querceta convallariosa* associations conforms with the parameters of ecocoenotical optimum, which conditions are most favourable for successful growth of the maple young generation.

Вступ

Клен гостролистий (*Acer platanoides* L.) в Україні має значну поширеність. Він зростає в широколистяних і мішаних лісах у Карпатах і Прикарпатті, на Поліссі, в лісостепу і зрідка в байрачному степу [13]. За типом популяційної поведінки *A. platanoides* характеризують як конкурентно-толерантну породу [2]. Їй притаманний швидкий ріст, висока здатність пристосовуватися до нових умов існування, стійкість до шкідників [7]. Тому не випадково у різних країнах спостерігається зростання представленості *A. platanoides* у складі лісових фітоценозів [14; 15; 17; 18].

Клен гостролистий наявний і в угрупованнях одного з найбільш заліснених регіонів України – Новгород-Сіверському Поліссі [3]. Звичайно поступаючись своєю фітоценотичною значущістю *Pinus sylvestris* L. та *Quercus robur* L., *A. platanoides* все ж відіграє важливу роль в аспекті формування біорізноманіття Новгород-Сіверського Полісся та підвищення екологічної стійкості його лісових масивів.

Один із показників екологічної рівноваги екосистем – успішність проходження процесів її самовідтворення [4]. Реалізація лісами здатності до самопідтримання має багато складових і залежить від значної кількості чинників [11]. Важливий етап у процесі природного поновлення лісових угруповань – фаза дрібного підросту, тобто молодих рослин віком від трьох років і висотою до 50 см.

Розмір особин належить до характеристик, які мають велике значення для виживання підросту під наметом материнських деревостанів та його подальшого переходу у верхні яруси лісу. Тому не випадково кількісний аналіз росту рослин, оцінка їх морфоструктури часто є важливими складовими досліджень, присвячених оцінці успішності природного поновлення лісів і прогнозування їх майбутнього стану [2; 3; 5; 8; 16].

Зазначене вказує на важливість вивчення розмірних ознак деревних порід у різних місцезростаннях. Мета даної роботи – оцінити морфометричні параметри дрібного підросту *A. platanoides*, наявного в типових для Новгород-Сіверського Полісся лісових фітоценозах, визначити серед угруповань найсприятливіші для його росту.

Матеріал і методи досліджень

Дослідженням охоплено такі групи асоціацій: *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*, *Pineta (sylvestris) coryloso (avellanae) – vacciniosa (myrtilli)*, *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, *Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris) coryloso (avellanae) nudum*, *Querceta (roboris) aegopodiosa (podagrariae)*, *Querceta (roboris) convallariosa (majalis)*, *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris) coryloso (avellanae) – aegopodiosa (podagrariae)*, *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris) stellariosa (holosteae)*, *Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris) stellariosa (holosteae)*, *Betuleta (pendulae) caricosa (pilosa)*, *Betuleta (pendulae) stellariosa (holosteae)*.

Вивчення розмірних ознак дрібного підросту *A. platanoides* проводили у 2002–2011 роках на основі використання морфометричного аналізу. При цьому оцінювали календарний вік особин і низку статичних метричних показників: висоту особин, кількість листків, фітомасу надземної частини рослин, фітомасу листків, стебла та його діаметр, кількість бічних пагонів першого порядку, площу листової поверхні, площу та масу одного листка. Також визначали статичні алометричні морфопараметри: співвідношення між площею листової поверхні та фітомасою надземної частини рослин, фотосинтетичне зусилля (співвідношення між масою листків та фітомасою

надземної частини), співвідношення між висотою рослин і діаметром стебла, співвідношення між висотою рослин та їх надземною фітомасою, співвідношення між площею листкової поверхні та діаметром стебла, співвідношення між кількістю бічних пагонів першого порядку та висотою рослин. Оцінювали також динамічні показники: абсолютну швидкість формування бічних пагонів, абсолютну швидкість приросту діаметра стебла, фітомаси надземної частини та висоти. Загалом для дрібного підросту *A. platanoides* зібрано інформацію для 21 морфопараметра.

Трансформацію морфологічної структури дрібного підросту аналізували за градієнтами провідних екологічних чинників. При статистичному опрацюванні отриманого фактичного матеріалу використовували дисперсійний аналіз.

Результати та їх обговорення

Окремі розмірні параметри *A. platanoides*, зареєстровані у різних групах асоціацій Новгород-Сіверського Полісся, наведено в таблиці. Значення ознак і всіх інших показників, що оцінювалися у дрібного підросту цієї породи, з високим рівнем статистичної достовірності ($p < 0,001-0,05$) змінюються за місцезростаннями груп асоціацій.

Таблиця

Розмірні параметри дрібного підросту *Acer platanoides*
у різних групах асоціацій Новгород-Сіверського Полісся

Група асоціацій	Розмірні параметри та їх одиниці виміру			
	вік, років	маса стебла, г	абсолютна швидкість приросту діаметра стебла, см/рік	абсолютна швидкість формування бічних пагонів, шт./рік
Pineta hylocomiosa	10,5 ± 0,51	5,8 ± 0,66	0,07 ± 0,021	0,3 ± 0,03
Pineta coryloso – vacciniosa	17,8 ± 2,05	4,4 ± 1,66	0,03 ± 0,001	0,3 ± 0,05
Pineta vacciniosa	9,8 ± 1,49	7,0 ± 1,89	0,08 ± 0,010	0,4 ± 0,04
Querceto – Pineta coryloso nudum	9,4 ± 0,68	3,0 ± 0,53	0,05 ± 0,003	0,5 ± 0,03
Querceta aegopodiosa	6,1 ± 0,25	1,6 ± 0,15	0,06 ± 0,002	0,3 ± 0,03
Querceta convallariosa	7,9 ± 0,42	7,1 ± 0,79	0,09 ± 0,006	0,3 ± 0,04
Acereto – Querceta coryloso – aegopodiosa	8,6 ± 0,44	3,4 ± 0,47	0,06 ± 0,003	0,5 ± 0,04
Acereto – Querceta stellariosa	7,1 ± 0,32	2,7 ± 0,18	0,07 ± 0,004	0,3 ± 0,02
Tilieto – Querceta stellariosa	9,7 ± 0,59	2,5 ± 0,32	0,05 ± 0,003	0,3 ± 0,04
Betuleta caricosa	6,5 ± 0,51	2,0 ± 0,42	0,07 ± 0,003	0,4 ± 0,09
Betuleta stellariosa	9,5 ± 0,85	3,4 ± 0,43	0,06 ± 0,004	0,2 ± 0,05

Із метою розкриття особливостей та закономірностей прояву у дрібного підросту *A. platanoides* і різних місцезростаннях тих чи інших величин розмірних характеристик проаналізовано характер зміни значень морфопараметрів на простих екологічних градієнтах: вологості та трофності ґрунтів, зімкнутості верхніх ярусів лісу, проективного покриття трав'яно-чагарничкового ярусу. Значення абсолютної більшості розмірних показників статистично достовірно ($p < 0,001-0,045$) змінюються за градієнтами зазначених екологічних чинників. Виявлено збільшення значень статичних метричних і динамічних морфопараметрів підросту у міру збільшення трофності ґрунтів, і, навпаки, їх зниження при зростанні зімкнутості верхніх ярусів лісу та проективного покриття трав'яно-чагарничкового ярусу. Отримані результати цілком узгоджуються з літературними даними щодо біологічних і екологічних властивостей *A. platanoides* [1; 6; 8–10].

Виходячи з результатів вивчення характеру реагування морфопараметрів на зміну характеристик провідних екологічних чинників та розподілу значень розмірних

величин за групами асоціацій, встановили, що угруповання групи асоціацій *Querceta convallariosa*, є прикладом місцезростань, де на величини морфопараметрів дрібного підросту *A. platanoides* проявився позитивний вплив підвищеної трофності та невисокої (до 0,5) зімкнутості верхніх ярусів лісу. В основному під дією цих чинників тут сформувався значний за розміром підріст, який, порівняно з усіма іншими групами асоціацій, вирізняється найвищою масою надземної частини ($11,8 \pm 1,29$ г) та стебла, кількістю ($11,2 \pm 1,09$ шт.) та масою листків ($4,7 \pm 0,53$ г), площею листової поверхні ($513,2 \pm 54,3$ см²), швидкістю приросту фітомаси ($1,56 \pm 0,185$ г/рік), висоти ($4,3 \pm 0,32$ см/рік) та діаметра. Величини зазначених морфопараметрів у дрібного підросту у групі асоціацій *Querceta convallariosa* у 1,1–5,2 раза більші, ніж в інших групах асоціацій. І навпаки, значення показника співвідношення між висотою та масою надземної частини у підросту *A. platanoides* у цій групі асоціацій, порівняно з усіма іншими, у 1,1–2,3 раза менші. Це свідчить, що у групі асоціацій *Querceta convallariosa* ріст підросту відбувається при значних «витратах» фітомаси: 1 см приросту висоти супроводжується «використанням» 0,26 г фітомаси, тоді як у більшості інших груп асоціацій на 1 см приросту припадає 0,11–0,20 г фітомаси.

Місцезростанням групи асоціацій *Tilieto – Querceta stellariosa*, як і групи асоціацій *Querceta convallariosa*, притаманний відносно високий рівень трофності. Тому особини дрібного підросту *A. platanoides* із групи асоціацій *Tilieto – Querceta stellariosa* вирізняються найвищими значеннями таких морфопараметрів: площа одного листка ($57,0 \pm 20,7$ см²), маса одного листка ($0,46 \pm 0,17$ г), співвідношення між площею листової поверхні та діаметром стебла ($875,3 \pm 342,5$ см²/см). Величини цих морфопараметрів у дрібного підросту в групі асоціацій *Tilieto – Querceta stellariosa* у 1,2–3,1 раза більші, ніж в інших групах асоціацій, а показники площі одного листка та співвідношення між площею листової поверхні та діаметром стебла ще й вирізняються високим рівнем варіювання. В умовах цієї групи асоціацій підвищена (до 0,6–0,8) зімкнутість верхніх ярусів лісу сприяє зростанню «напруженості» росту у висоту (тут підріст вирізняється найбільшими значеннями HDR – $56,9 \pm 2,95$ см/см, що в 1,1–1,6 раза вище, ніж в інших групах асоціацій) та зменшенню величин усіх інших провідних статичних метричних і динамічних морфопараметрів, значення яких, в основному, порівняно з усіма іншими групами асоціацій, відповідають середньому рівню. Наприклад, висота підросту у групі асоціацій *Tilieto – Querceta stellariosa* становить $23,3 \pm 1,49$ см, співвідношення між площею листової поверхні та фітомасою – $55,1 \pm 3,10$ см²/г, абсолютна швидкість приросту фітомаси – $0,62 \pm 0,142$ г/рік, тоді як мінімальні значення даних морфопараметрів, зареєстровані у досліджуваних групах асоціацій, відповідно, становлять 16,9 см, 35,1 см²/г, 0,30 г/рік, а максимальні – 35,2 см, 63,7 см²/г, 1,56 г/рік.

Групи асоціацій *Acereto – Querceta coryloso – aegopodiosa*, *Acereto – Querceta stellariosa*, *Querceto – Pineta coryloso nudum* та *Pineta coryloso – vacciniosa* репрезентують місцезростання, в яких формування та ріст підросту відбувається на фоні високої (0,7 і вище) зімкнутості верхніх ярусів деревостану, а у групі асоціацій *Pineta coryloso – vacciniosa*, ще й незначної трофності. У зв'язку з чітким проявом у цих групах асоціацій дії лімітувальних чинників, величини провідних морфопараметрів у дрібного підросту *A. platanoides* тут не сягають високих значень, а, порівняно з усіма іншими групами асоціацій, в основному, відповідають середньому рівню показників. Наприклад, середні значення площі листової поверхні тут перебувають у межах 227,9–256,5 см², фітомаси надземної частини особин – 4,3–6,2 г, а фотосинтетичного зусилля – 0,35–0,40 г/г, тоді як мінімальні значення вказаних морфопараметрів, зареєстровані серед

усіх досліджуваних груп асоціацій, відповідно, дорівнюють $165,1 \text{ см}^2$, $2,8 \text{ г}$ та $0,25 \text{ г/г}$, а максимальні – $513,2 \text{ см}^2$, $11,8 \text{ г}$ та $0,46 \text{ г/г}$. Специфічною особливістю морфологічної структури рослин із групи асоціацій *Acereto – Querceta coryloso – aegopodiosa* є значна розгалуженість: тут зареєстровані найбільші значення таких морфопараметрів як загальна кількість бічних пагонів першого порядку – $4,7 \pm 0,45$ шт., співвідношення між кількістю бічних пагонів та висотою – $0,21 \pm 0,017$ шт./см, абсолютної швидкості формування бічних пагонів. Величини цих морфопараметрів у групі асоціацій *Acereto – Querceta coryloso – aegopodiosa* в 1,1–3,9 раза більші, ніж в інших групах асоціацій.

На відміну від групи асоціацій *Acereto – Querceta coryloso – aegopodiosa*, у групі асоціацій *Querceto – Pineta coryloso nudum* у жодного з морфопараметрів не виявлено значень, які б, порівняно з усіма іншими групами асоціацій, сягали максимальних величин. І навпаки, у групі асоціацій *Pineta coryloso – vacciniosa* дрібний підріст характеризується мінімальними величинами таких морфопараметрів як співвідношення між кількістю бічних пагонів першого порядку та висотою ($0,06 \pm 0,018$ шт./см), абсолютна швидкість приросту висоти ($1,3 \pm 0,11$ см/рік), абсолютна швидкість приросту фітомаси ($0,30 \pm 0,058$ г/рік), абсолютна швидкість приросту діаметра, абсолютна швидкість формування бічних пагонів, значення яких у 1,1–5,2 раза менші, ніж в усіх інших групах асоціацій.

У групі асоціацій *Querceta aegopodiosa* ріст дрібного підросту *A. platanoides* відбувається в межах щільного (проективне покриття 65 %) та високого (55–60 см) трав'яного покриву. Це негативно впливає на величини ряду морфопараметрів дрібного підросту *A. platanoides* у цій групі асоціацій. Характерними ознаками його морфології є найменша серед усіх груп асоціацій висота ($16,9 \pm 0,73$ см), кількість листків ($4,8 \pm 0,31$ шт.), діаметр стебла ($0,35 \pm 0,017$ см), площа листової поверхні ($165,1 \pm 14,2 \text{ см}^2$) та фітомаса надземної частини ($2,8 \pm 0,25$ г). Величини цих морфопараметрів у дрібного підросту *A. platanoides* у групі асоціацій *Querceta aegopodiosa* в 1,1–4,4 раза менші, ніж у всіх інших групах асоціацій. У той же час у групі асоціацій *Querceta aegopodiosa* фотосинтетичне зусилля дрібного підросту сягає $0,46 \pm 0,014 \text{ г/г}$ – це в 1,1–1,8 раза більше, ніж у місцезростаннях інших груп асоціацій.

У групах асоціацій *Pineta hylocomiosa* та *Pineta vacciniosa* лімітувальним чинником в аспекті росту дрібного підросту *A. platanoides* є порівняно незначна трофність ґрунтів. Незважаючи на це, у групі асоціацій *Pineta vacciniosa* дрібний підріст вирізняється найбільшими висотою ($35,2 \pm 5,66$ см) та діаметром стебла ($0,75 \pm 0,06$ см). Значення цих показників у 1,1–2,2 раза вищі, ніж у всіх інших групах асоціацій. Найменші середні значення фотосинтетичного зусилля ($0,25 \pm 0,021 \text{ г/г}$, тобто в 1,2–1,8 раза менші, ніж у інших групах асоціацій) – ще одна характерна ознака дрібного підросту з групи асоціацій *Pineta vacciniosa*. У групі асоціацій *Pineta hylocomiosa*, місцезростання якої (порівняно з групою асоціацій *Pineta vacciniosa*) є сухішими, не виявлено морфопараметрів, середні значення яких сягали б максимальних величин. Дрібний підріст групи асоціацій *Pineta hylocomiosa* вирізняється найменшими значеннями трьох морфопараметрів: співвідношення між площею листової поверхні та фітомасою – $35,1 \pm 1,66 \text{ см}^2/\text{г}$, співвідношення між висотою та діаметром стебла – $35,5 \pm 0,84 \text{ см/см}$, співвідношення між площею листової поверхні та діаметром – $349,4 \pm 26,8 \text{ см}^2/\text{см}$.

У місцезростаннях груп асоціацій *Betuleta caricosa* та *Betuleta stellariosa* найпотужнішим лімітувальним чинником є підвищена зімкнутість верхніх ярусів лісу, яка в окремих фітоценозах сягає 0,8–0,9. Характерна ознака дрібного підросту *A. platanoides* із групи асоціацій *Betuleta caricosa* – слабо розвинена листовка поверхня. Середні значення таких морфопараметрів як загальна маса листків, маса одного листка, площа од-

ного листка – найменші серед усіх груп асоціацій і відповідно дорівнюють $1,1 \pm 0,26$ г, $0,15 \pm 0,024$ г, $27,1 \pm 4,22$ см². Величини цих показників, порівняно з усіма іншими групами асоціацій, менші в 1,1–4,3 раза. Свідченням несприятливості умов угруповання *Betuleta caricosa* для росту дрібного підросту *A. platanoides* є і такі характерні ознаки його особин: найвищий рівень співвідношення між площею листкової поверхні та фітомасою ($63,7 \pm 3,56$ см²/г) і співвідношення між висотою та фітомасою ($8,9 \pm 1,7$ см/г), що в 1,1–2,3 раза більше, ніж у всіх інших групах асоціацій. Величини інших провідних статичних метричних і динамічних морфопараметрів у групах асоціацій *Betuleta caricosa* та *Betuleta stellariosa*, в основному відповідають середньому рівню. Наприклад, діаметр стебла у групах асоціацій *Betuleta caricosa* та *Betuleta stellariosa* становить 0,42–0,53 см, кількість бічних пагонів першого порядку – 2,3–2,5 шт., абсолютна швидкість приросту фітомаси – 0,44–0,52 г/рік, тоді як мінімальні значення даних морфопараметрів, зареєстровані серед досліджуваних груп асоціацій, відповідно, дорівнюють 0,35 см, 1,2 шт., 0,30 г/рік, а максимальні – 0,75 см, 4,7 шт., 1,56 г/рік.

Висновки

У різних лісових фітоценозах дрібному підросту *A. platanoides* притаманні специфічні особливості морфологічної структури. Виходячи з характеру реагування розмірних величин на градієнти екологічних чинників, установили, що найсприятливішими для росту дрібного підросту *A. platanoides* є місцезростання, які мають високий рівень трофності ґрунтів, за зволоженістю відповідають свіжим гігروتопам, а також характеризуються зімкнутістю верхніх ярусів лісу не більшою ніж 0,7 та проективним покриттям трав'яно-чагарничкового ярусу, що не перевищує 60 %. Серед типових груп асоціацій Новгород-Сіверського Полісся параметрам еколого-ценотичного оптимуму найбільше відповідають місцезростання групи асоціацій *Querceta convallariosa*. У цих лісах формується досить численний і значний за розміром дрібний підріст *A. platanoides*, потенційно спроможний перейти з нижніх ярусів лісу у верхні та досягти рівня деревостану. На підставі широкої представленості дрібного підросту *A. platanoides* під наметом не тільки фітоценозів за участю клена гостролистого (групи асоціацій *Acereto* – *Querceta stellariosa*, *Acereto* – *Querceta coryloso* – *aegorodiosa*), а й березових, соснових, сосново-дубових, дубових, липово-дубових лісів, а також його високої щільності, яка часто сягає 30 тис. ос./га, можна стверджувати, що на території Новгород-Сіверського Полісся *A. platanoides* і надалі буде належати до числа найпоширеніших порід.

Бібліографічні посилання

1. Букуштынов А. Д. Клен. – М. : Лесная пром-сть, 1982. – 85 с.
2. Восточноевропейские широколиственные леса / Р. В. Попадюк, А. А. Чистякова, С. И. Чумаченко и др. – М. : Наука, 1994. – 363 с.
3. Географічна енциклопедія України. – Т. 2. – К., 1990. – 480 с.
4. Грицай З. В. Насіннева продуктивність деревних рослин в умовах забруднення довкілля викидами металургійного підприємства / З. В. Грицай, О. Г. Динисенко // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 2. – С. 40–44.
5. Дідух Я. П. Якими будуть наші ліси? // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 3. – С. 54–85.
6. Евстигнеев О. И. Отношение лиственных деревьев к свету // Биол. науки. – 1991. – № 8. – С. 20–29.

7. **Захарова Л. И.** Динамика роста сеянцев представителей рода клен (*Acer* L.), интродуцированных в Нижегородскую область // Леса России в XXI веке. Матер. I Междунар. интернет-конф. – Санкт-Петербург, 2009. – С. 56–60.
8. **Карманова И. В.** Экспериментальное изучение роста и развития подроста ели, сосны и клена при различных режимах питания и освещенности // Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ их роста. – М. : Наука, 1970. – С. 54–85.
9. **Кохно М. А.** Клені лісостепових дібров України. Біологічні особливості та екологія. – К., 1962. – 51 с.
10. **Кохно Н. А.** Клены Украины. – К. : Наукова думка, 1982. – 183 с.
11. **Мелехов И. С.** Лесоведение. – М. : Лесная пром-сть, 1980. – 405 с.
12. **Морфологічні** ознаки та стан фотосинтетичного апарату листків *Acer platanoides* і *A. tataricum* із різних рівнів крони / Н. Ю. Волошина, Н. М. Топчій, Н. О. Білявська, Я. П. Дідух // Доп. НАН України. – 2008. – № 8. – С. 153–159.
13. **Рослинність УРСР.** Ліси України / Відп. ред. Є. М. Бродіс. – К. : Наукова думка, 1971. – 460 с.
14. **Galbraith-Kent S. L.** Invasive *Acer platanoides* inhibits native sapling growth in forest understorey communities / S. L. Galbraith-Kent, S. N. Handel // Brit. Ecol. Society. – 2008. – Vol. 96. – P. 293–302.
15. **Martin P. H.** Norway maple (*Acer platanoides*) invasion of a natural forest stand: Understorey consequence and regeneration pattern // Biol. Invas. – 1999. – Vol. 1, № 1–2. – P. 215–222.
16. **Niinemets Ü.** Growth of young trees of *Acer platanoides* and *Quercus robur* along a gap-understorey continuum: Interrelationships between allometry, biomass partitioning, nitrogen, and shade tolerance // Inter. J. of Plant Sci. – 1998. – Vol. 159, N 2. – P. 315–330.
17. **Reinhart K. O.** Facilitation and inhibition of seedlings of an invasive tree (*Acer platanoides*) by different tree species in a mountain ecosystem / K. O. Reinhart, F. T. Maestre, R. M. Callaway // Biol. Invas. – 2006. – Vol. 8, N 2. – P. 231–240.
18. **Webb S. L.** Biological invasion of the Drew University (New Jersey) forest preserve by Norway maple (*Acer platanoides* L.) / S. L. Webb, C. K. Kaunzinger // Bull. of the Torrey Bot. Club. – 1993. – Vol. 120, N 3. – P. 343–349.

Надійшла до редколегії 01.02.2012

УДК 597.08–19(285.2:597)

И. А. Столбунов

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова РАН

ИХТИОФАУНА ВОДОХРАНИЛИЩ ЦЕНТРАЛЬНОГО ВЬЕТНАМА

Впервые изучен видовой состав, распределение и численность рыб в пелагиали и литорали четырех водохранилищ Центрального Вьетнама (Суои Чау, Кам Лам, Да Бан, Суои Зау). По данным исследований, ихтиофауна водоемов представлена 43 видами из 19 семейств рыб.

I. A. Stolbunov

Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences

ИХТИОФАУНА ВОДОСХОВИЩ ЦЕНТРАЛЬНОГО В'ЄТНАМУ

Уперше досліджено видовий склад, розподіл і чисельність рыб у пелагіалі та літоралі чотирьох водосховищ Центрального В'єтнаму (Суої Чау, Кам Лам, Да Бан, Суої Зау). За даними досліджень, іхтіофауна водойм представлена 43 видами з 19 родин рыб.

I. A. Stolbunov

Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences

ICHTHYOFAUNA OF THE RESERVOIRS OF CENTRAL VIETNAM

Species composition, distribution and abundance of fish in the pelagic and littoral zone of four reservoirs of Central Vietnam (Suoi Chau, Kam Lam, Da Ban and Suoi Dau) were studied first. According to the research data the fish community of the reservoirs is represented by 43 species of 19 fish families.

Введение

Впервые исследованы видовой состав, встречаемость и численность рыб водохранилищ Суои Чау, Кам Лам, Да Бан, Суои Зау, расположенных в пределах провинции Кхань Хоа Центрального Вьетнама.

Материал и методы исследований

Сбор материала проводили с ноября 2010 по март 2011 года. В литорали рыб отлавливали бреднем длиной 5 м с размером ячеи 6 мм, в пелагиали – ставными сетями с ячейей 20–40 мм. Видовую принадлежность рыб определяли, используя ряд справочников, сводок и аннотированных списков [3–10]. Значимость отдельных видов рыб в сообществе оценивали по показателю абсолютной встречаемости (отношения количества проб, в которых обнаружен данный вид рыб, к общему количеству проб). Использовали стандартную в гидробиологии шкалу встречаемости: константные виды – встречаемость более 50 %, второстепенные – 25–50 %, случайные – менее 25 % [1; 2].

При отборе ихтиологического материала измеряли физико-химические характеристики водной среды – температуру, электропроводность, минерализацию, концен-

трацию кислорода, pH . Произведена батиметрическая съемка водоемов по сетке галсов с использованием эхолота Garmin, оборудованного навигационным модулем GPS.

Результаты и их обсуждение

Водохранилище Суои Чау ($12^{\circ}30'$ с. ш., $109^{\circ}02'$ в. д.) расположено в северной части провинции Кхань Хоа и относится к бассейну реки Суои Ом За. Строительство водохранилища начато в 1977 и завершено в 1979 году. Площадь водохранилища составляет $0,6 \text{ км}^2$. Средняя глубина водоема – 1,5 м, наибольшая – 9 м. Водохранилище имеет обширную литоральную зону ($\sim 10\%$ общей площади водоема) с песчано-илистыми грунтами и хорошо развитой прибрежно-водной растительностью. За период наблюдений средняя температура поверхности воды в прибрежье составляла $24,5 \pm 1^{\circ}\text{C}$. Средняя минерализация воды (ppt) – $67 \pm 3 \text{ мг/л}$, электропроводность (μS) – $134 \pm 6 \text{ мкС/см}$ (слабоминерализованное), pH – $7,6 \pm 0,3$. Водоем имеет оросительное и питьевое назначение. Оросительная система водохранилища позволяет устойчиво получать два урожая риса. Первый вегетационный цикл риса проходит с конца декабря по март, второй – с мая по август. В составе ихтиофауны водохранилища отмечено 32 вида, относящихся к 20 семействам (табл. 1). В прибрежье выявлено 20 видов, в открытой части – 27. Наиболее разнообразно семейство карповых рыб (Cyprinidae) – 11 видов, остальные семейства представлены единичными видами.

Таблица

Список видов рыб в литорали (л) и пелагиали (п)
водохранилищ Центрального Вьетнама (ноябрь 2010 – март 2011 г.)

Семейство, вид	Водохранилище			
	Суои Чау	Кам Лам	Да Бан	Суои Зау
1	2	3	4	5
Anabantidae				
<i>Anabas testudineus</i> (Bloch, 1792)	п	л, п	—	—
Anguillidae				
<i>Anguilla marmorata</i> Quoy & Gaimard, 1824	п	п	л, п	п
Belonidae				
<i>Xenentodon cancila</i> (Hamilton, 1822)	л, п	л	л, п	л
Chandidae				
<i>Parambassis siamensis</i> (Fowler, 1937)	л, п	л	л, п	л, п
Channidae				
<i>Channa gachua</i> (Hamilton, 1822)	п	л, п	л, п	—
<i>Ch. striata</i> (Bloch, 1793)	л, п	п	л, п	л
Chichlidae				
<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	л, п	л, п	л, п	л, п
Claridae				
<i>Clarias batrachus</i> (Linnaeus, 1758)	л, п	л, п	л, п	—
<i>C. macrocephalus</i> Günter, 1864	—	—	п	—
Cobitidae				
<i>Lepidocephalichthys hasselti</i> (Valenciennes, 1846)	п	п	—	—
Cyprinidae				
<i>Cirrhinus molitorella</i> (Valenciennes, 1844)	л, п	п	л, п	п
<i>Ctenopharyngodon idellus</i> (Valenciennes, 1844)	—	—	л, п	п
<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	—	—	л, п	п
<i>Esomus metallicus</i> Ahl, 1923	п	п	л, п	—
<i>Hemiculter krempfi</i> Pellegrin & Chevey, 1938	—	п	—	—
<i>Henicorhynchus siamensis</i> (Sauvage, 1881)	—	л, п	—	—
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	л, п	—	л, п	—
<i>Mystacoleucus marginatus</i> (Valenciennes, 1842)	л, п	л, п	л, п	л, п

1	2	3	4	5
<i>Osteochilus hasselti</i> (Valenciennes, 1842)	л, п	л, п	л, п	л, п
<i>O. lini</i> Fowler, 1935	л	л, п	—	—
<i>Poropuntius deauratus</i> (Valenciennes, 1842)	л	—	—	—
<i>P. laoensis</i> (Günther, 1868)	—	л, п	п	—
<i>Puntius brevis</i> (Bleeker, 1850)	п	п	л, п	л, п
<i>P. jacobusboehlkei</i> (Fowler, 1958)	л, п	—	л, п	л, п
<i>P. rhombeus</i> Kottelat, 2000	п	л, п	л, п	л, п
<i>Rasbora paviei</i> Tirant, 1885	л, п	л, п	л, п	л, п
Eleotridae				
<i>Oxyeleotris marmorata</i> (Bleeker, 1852)	л	—	—	—
Gerreidae				
<i>Gerres filamentosus</i> Cuvier, 1829	п	—	—	—
Gobiidae				
<i>Glossogobius aureus</i> (Akihito & Meguro, 1975)	—	—	л	—
<i>G. giuris</i> (Hamilton, 1822)	л	—	л	—
<i>Rhinogobius giurinus</i> (Rutter, 1897)	—	—	л	—
<i>Rh. leavelli</i> (Herre, 1935)	л	—	л	—
<i>Stenogobius ophthalmoporus</i> (Bleeker, 1853)	—	—	л	—
Hemiramphidae				
<i>Dermogenys pusilla</i> van Hasselt, 1823	п	л, п	—	—
<i>Hyporhamphus limbatus</i> (Valenciennes, 1846)	—	л	—	—
<i>Zenarchopterus dunckeri</i> Mohr, 1926	п	л, п	—	—
Notopteridae				
<i>Notopterus notopterus</i> (Pallas, 1769)	л, п	л, п	л, п	п
Ophichthidae				
<i>Caecula pterygera</i> Vahl, 1794	п	—	—	—
Osphronemidae				
<i>Trichogaster trichopterus</i> (Pallas, 1770)	л, п	л, п	л, п	п
<i>Trichopsis vittata</i> (Cuvier, 1831)	л, п	—	—	—
Pristolepididae				
<i>Pristolepis fasciata</i> (Bleeker, 1851)	п	—	п	—
Siluridae				
<i>Ompok bimaculatus</i> (Bloch, 1794)	л, п	л, п	л, п	л, п
Syngnathinae				
<i>Doryichthys martensii</i> (Peters, 1868)	—	—	п	—
Всего:	32	26	30	17

Примечание: прочерком обозначено отсутствие данного вида рыб в уловах.

Наиболее часто в уловах, проводимых в прибрежной зоне водохранилища, встречались *Parambassis siamensis* (100 %), *Rasbora paviei* (100 %) и *Trichopsis vittata* (100 %). По численности в прибрежье преобладали *Parambassis siamensis*, *Cirrhinus molitorella*, *Osteochilus lini*, *Puntius jacobusboehlkei*. В притоке водохранилища – р. Суои Ом За (Suoi Ong Gia), (12°30' с. ш., 109°01' в. д.) – отловлены 2 экз. бычка *Rhinogobius leavelli*.

Водохранилище Кам Лам (12°06' с. ш., 109°04' в. д.) расположено в южной части провинции Кхань Хоа и относится к бассейну рек Суои Ба Ли, Суои Кок и Суои Чау. Строительство водохранилища завершено в 2000 году. Площадь его составляет 2,9 км². Средняя глубина водоема – 4 м, наибольшая – 18 м. Средняя температура поверхности воды в прибрежье в период наблюдений составляла 24,8 ± 0,4 °С. Средняя минерализация воды (*ppm*) – 24,4 ± 0,24 мг/л, электропроводность (μS) – 48,8 ± 0,63 мкС/см (слабоминерализованное), *pH* – 7,8 ± 0,07. Водохранилище имеет оросительное и питьевое назначение. В составе проведенных уловов отмечено 26 видов, относящихся к

12 семействам рыб (табл.). В прибрежье водохранилища выявлено 20 видов рыб, в открытой части – 22 вида. Наиболее разнообразно также семейство карповых рыб (Cyprinidae) – 11 видов, семейство Hemirhamphidae – 3 вида, семейство Channidae – 2 вида. Остальные семейства представлены отдельными видами. В литоральной зоне водохранилища за период наблюдений наиболее часто встречаемыми видами являлись *Oreochromis niloticus* (88 %), *Rasbora paviei* (79 %), *Puntius brevis* (63 %). В составе прибрежных группировок рыб доминирующими видами по численности являлись *Rasbora paviei*, *Puntius brevis*.

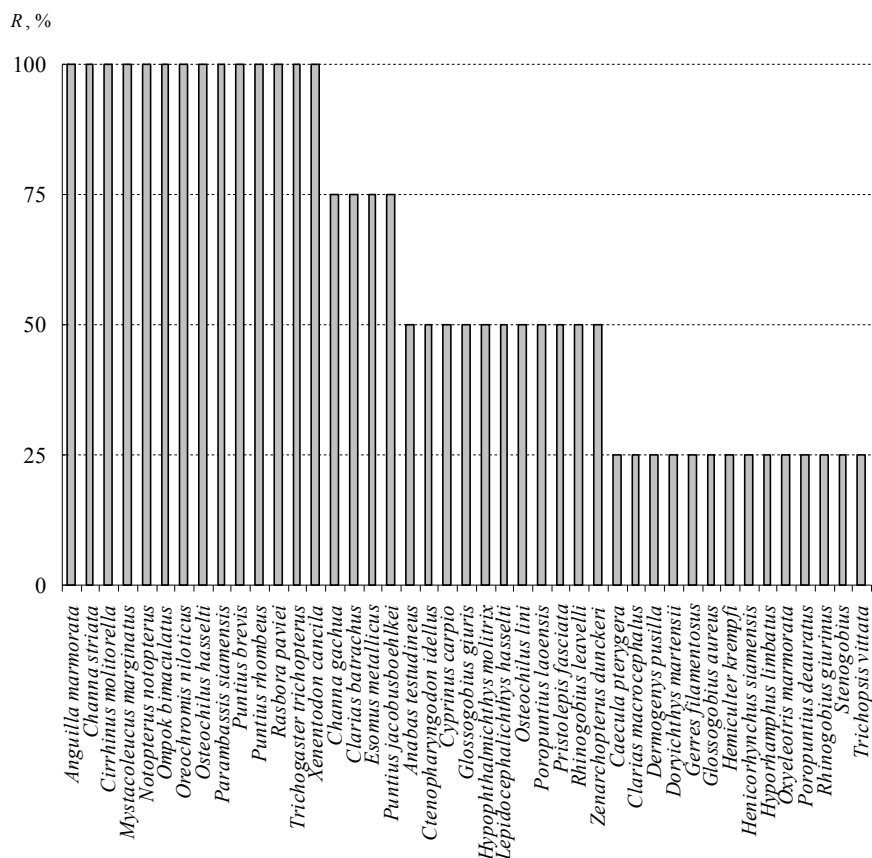


Рис. Абсолютная встречаемость (R, %) отдельных видов в составе ихтиоценозов исследованных водохранилищ

Водохранилище Да Бан (12°38' с. ш., 109°06' в. д.) находится в северной части провинции Кхань Хоа и относится к бассейну рек Дабан, Че и Хом. Строительство водохранилища начато в 1978 и завершено в 1986 г. Площадь водохранилища составляет 6,7 км². Средняя глубина водоема – 11 м, наибольшая – 24 м. В период наблюдений средняя температура поверхности воды в прибрежье составляла $24,2 \pm 0,5$ °С. Средняя минерализация воды (ppm) – $11,4 \pm 0,24$ мг/л, электропроводность (μS) – $36,8 \pm 0,55$ мкС/см (слабо-минерализованное), pH – $8,8 \pm 0,03$. Водохранилище имеет оросительное и питьевое назначение. На протяжении периода наблюдений в составе ихтиофауны водохранилища отмечено 30 видов, относящихся к 13 семействам рыб (см. табл.). В прибрежье отмечено 24 вида, в открытой части – 24. Наиболее разнообразны семейства карповых Cyprinidae (12 видов) и бычковых Gobiidae (5 видов) рыб. Остальные семейства представлены от-

дельными видами. По численности в прибрежных скоплениях рыб преобладали *Rasbora pavi*, *Osteochilus hasselti* и *Puntius jacobusboehlkei*.

Водохранилище Суои Зау (12°10' с. ш., 109°03' в. д.) находится в южной части провинции Кхань Хоа и относится к бассейну реки Зау. Площадь водохранилища составляет 1,7 км². Средняя глубина водоема – 16 м, наибольшая – 22 м. В период наблюдений средняя температура поверхности воды в прибрежье составляла 24,8 ± 0,5 °С. Средняя минерализация воды (*ppm*) – 17,4 ± 0,3 мг/л, электропроводность (μS) – 35,2 ± 0,35 мкС/см (слабоминерализованное), *pH* – 7,5 ± 0,03. Водохранилище имеет оросительное и питьевое назначение. Ихтиофауна водохранилища представлена 17 видами из 9 семейств рыб (см. табл.). В открытой части водоема в составе уловов отмечено 15 видов рыб, в прибрежной зоне – 11 видов. По численности в уловах преобладали *Oreochromis niloticus*, *Parambassis siamensis*, *Xenentodon cancila*. Абсолютная встречаемость отдельных видов в составе ихтиоценозов исследованных водохранилищ показана на рисунке. Встречаемость более 50 % отмечена у 18 видов рыб (константные), у 25 видов – встречаемость составляла 25–50 % (второстепенные).

В прибрежной зоне исследованных водоемов наибольшая плотность скоплений рыб отмечена в водохранилище Кам Лам (5,5 ± 0,5 экз./м²). В литорали водохранилищ Суои Чау и Суои Зау численность рыб составила 4,3 ± 0,8 и 4,0 ± 0,6 экз./м², соответственно. Наименьшая численность рыб наблюдалась в прибрежье водохранилища Да Бан – 1,7 ± 0,3 экз./м².

Заключение

С ноября 2010 по март 2011 года получены предварительные данные о видовом составе и структуре ихтиофауны водохранилищ Центрального Вьетнама. Ихтиофауна исследованных водохранилищ представлена не менее чем 43 видами из 19 семейств. Наибольшее видовое разнообразие рыб отмечено в водохранилище Суои Чау (32 вида), наименьшее – в водохранилище Суои Зау (17). По значимости отдельных видов в составе ихтиоценозов исследованных водохранилищ 18 видов являются константными и 25 – второстепенными.

Библиографические ссылки

1. **Иоганзен Б. Г.** Основы экологии. – Томск : ТГУ, 1959. – 389 с.
2. **Иоганзен Б. Г.** Об определении показателей встречаемости, обилия, биомассы и их соотношения у некоторых гидробионтов / Б. Г. Иоганзен, Л. В. Файзова // Тр. ВГБО. – 1978. – Т. 22. – С. 215–225.
3. **Fauna of Vietnam (Dong Vat Chi Viet Nam).** – Vol. 2. – Hanoi, 2000. – 184 p.
4. **Fauna of Vietnam (Ca Nuoc Ngot Viet Nam).** – Vol. 1. (Cyprinidae). – Hanoi, 2001. – 623 p.
5. **Fauna of Vietnam (Dong Vat Chi Viet Nam).** – Vol. 10. – Hanoi, 2001. – 331 p.
6. **Kottelat M.** Fishes of Laos. – Sri Lanka : WHT Publications (PTE), 2001. – 198 p.
7. **Rainboth W. J.** Fishes of the Cambodian Mekong. – Rome : FAO, 1996. – 265 p.
8. **Serov D. V.** Fishes of the River Cai / D. V. Serov, V. K. Nezdolij, D. S. Pavlov. – Moscow : GEOS, 2003. – 164 p.
9. **Serov D. V.** The freshwater fishes of Central Vietnam / D. V. Serov, V. K. Nezdolij, D. S. Pavlov. – M. : KMK Scientific Press Ltd., 2006. – 364 p.
10. **Vidthayanon Chavalit** Field guide to fishes of Mekong delta. – Vientiane : Mekong River Commission, 2008. – 288 p.

Надійшла до редколегії 14.01.2012

УДК 597.554.3–151+597–14(–87)

И. А. Столбунов

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ НЕКОТОРЫХ ТРОПИЧЕСКИХ КАРПОВЫХ ВИДОВ РЫБ (CYPRINIDAE) ИЗ РАЗНОТИПНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

Проведено экспериментальное тестирование оборонительной реакции, плавательной способности, проанализированы морфогидродинамические характеристики карповых видов рыб (Cyprinidae): *Rasbora paviei* Tirant, 1885, *Puntius brevis* (Bleeker, 1850), *Osteochilus hasselti* (Valenciennes, 1842) из водоемов и водотоков Центрального Вьетнама. Обнаружены достоверные различия по ряду морфофункциональных показателей и поведенческих реакций у рыб из лотических и лимнических местообитаний.

I. A. Stolbunov

Институт біології внутрішніх вод ім. І. Д. Папаніна РАН

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНІ ТА ПОВЕДІНКОВІ ВІДМІННОСТІ ДЕЯКИХ ТРОПІЧНИХ КОРОПОВИХ ВИДІВ РИБ (CYPRINIDAE) ІЗ РІЗНОТИПНИХ МІСЦЕПЕРЕБУВАНЬ

Проведено експериментальне тестування оборонної реакції, плавальної здатності, проаналізовано морфогідродинамічні характеристики корошових видів риб (Cyprinidae): *Rasbora paviei* Tirant, 1885, *Puntius brevis* (Bleeker, 1850), *Osteochilus hasselti* (Valenciennes, 1842) із водойм і водотоків Центрального В'єтнаму. Зареєстровано достовірні відмінності за низкою морфофункціональних показників і поведінкових реакцій риб із лотичних і лімнічних місцеперебувань.

I. A. Stolbunov

Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences

MORPHOFUNCTIONAL AND BEHAVIORAL DIFFERENCES OF SOME TROPICAL CYPRINID FISH SPECIES (CYPRINIDAE) FROM DIFFERENT-TYPE HABITATS

An experimental test of the defense reaction, swimming ability as well as analysis of morphohydrodynamic parameters of cyprinid species (Cyprinidae): *Rasbora paviei* Tirant, 1885, *Puntius brevis* (Bleeker, 1850), *Osteochilus hasselti* (Valenciennes, 1842) from the ponds and streams of Central Vietnam were carried out. Significant differences were found in a number of morphofunctional parameters and behavioral reactions of fish from limnic and lotic habitats.

Введение

Под воздействием абиотических и биотических средовых факторов, а также наследственных различий у особей одного вида рыб, обитающих в контрастных биотопах, например в лимнических и лотических условиях, формируются разные адаптив-

ные комплексы морфологических признаков и поведенческих реакций [8; 11; 17; 22; 24; 27; 28]. В зависимости от условий обитания у рыб может происходить изменение внешнего строения, в том числе формы тела [2; 5]. Морфологические различия у особей одного вида рыб сказываются на их гидродинамических качествах и плавательной способности [1; 7; 25; 29; 33; 34]. Одним из проявлений основных форм адаптивного поведения рыб являются особенности взаимодействия в системе «хищник – жертва» [6; 15]. В зависимости от условий обитания у рыб формируются разные стратегии оборонительного поведения [3; 10; 32].

Нами проведено исследование морфологических и поведенческих различий у разных биотопических группировок эврибионтных карповых видов рыб (Cyprinidae): *Rasbora paviei* Tirant, 1885, *Puntius brevis* (Bleeker, 1850), *Osteochilus hasselti* (Valenciennes, 1842) из водоемов и водотоков Центрального Вьетнама.

Цель исследования – оценить морфофункциональные и поведенческие особенности тропических видов рыб в речных и озерных условиях обитания. В задачи работы входила оценка морфогидродинамических показателей и плавательной способности рыб, а также анализ эффективности оборонительного поведения особей из разнотипных местообитаний в присутствии хищника.

Материал и методы исследований

Исследования проводили с января по март 2011 года. Рыб отлавливали бреднем длиной 5 м и размером ячеи 6 мм. Облов осуществляли в озерных условиях обитания рыб: в прибрежье водохранилища Кам Лам (12°06' с. ш., 109°04' в. д.) с отдельными зарослями макрофитов и песчано-илистым грунтом, а также в речных местообитаниях – р. Суои Кок (12°05' с. ш., 109°04' в. д.), являющейся одним из наиболее крупных боковых притоков водохранилища. В зоне отлова рыб ширина русла реки составляла 30 м, глубина 1 м, дно песчано-галечниковое, скорость течения 0,5 м/с, прибрежно-водная растительность отсутствовала.

Отобранные выборки рыб из озерных и речных местообитаний высаживали в отдельные бассейны цилиндрической формы объемом 2,76 м³ и площадью дна 3,02 м², оборудованные фильтрами из коралловой крошки, помпами и компрессорами. Рыб кормили личинками хирономид и сухим комбикормом один раз в сутки.

При проведении тестирования оборонительного поведения рыб группы особей (по 5 экз.) из прибрежья водохранилища Кам Лам и его притока р. Суои Кок последовательно помещали в экспериментальный аквариум емкостью 410 л и площадью дна 0,73 м², оборудованный фильтром, компрессором и подсветкой. Субстрат и растительность в аквариуме отсутствовали. В качестве модельного хищника использовали панцирниковую щуку *Lepisosteus sp.* (Lepisosteidae) длиной тела 52 см и массой 760 г, которую перед началом каждого опыта не кормили в течение суток. Сравнение эффективности оборонительной реакции рыб из разных местообитаний производили исходя из оценки продолжительности выедания панцирниковой щукой 100 % особей в каждой отдельной экспериментальной группе рыб (из биотопов реки и водохранилища).

Тестирование плавательной способности рыб осуществляли в гидродинамическом лотке длиной 1 м, оборудованном электрической помпой. Скорость течения воды в лотке составляла 0,7 м/с. Лоток погружали в аквариум с водой. Тестируемых особей рыб высаживали группой по 3 экземпляра. Фиксировали продолжительность периода плавания рыб в потоке воды с момента посадки в лоток до момента сноса последней особи к задней заградительной сетке.

В ходе экспериментальных исследований осуществляли видеорегистрацию поведения рыб. Видеокамеру располагали над аквариумом. Изображение посредством видеокамеры передавалось на персональный компьютер, укомплектованный платой для ввода видеосигнала. Видеоинформацию обрабатывали с помощью программы «Fish Timer».

Сравнение гидродинамических качеств особей рыб из разных местообитаний проводили по показателям формы корпуса (Y , относительные единицы) и обтекаемости тела рыб (H/L , %) [1]. Величину спинного (sD) и анального (sA) плавников оценивали как произведение относительных значений длины основания и высоты плавников рыб. Данная величина условно принималась как площадь спинного и анального плавников рыб. Рассчитывали длину грудных (IP), брюшных плавников (IV) и хвостового стебля (Ipc) по отношению к общей длине рыб (TL).

При видовом определении рыб использовали работы Рэйнбоза [26], Коттелата [19] и Серова с соавторами [30; 31].

Результаты и их обсуждение

Экспериментальное тестирование плавательной способности рыб из разных местообитаний показало, что речные особи всех исследованных карповых видов рыб способны выдерживать более высокие гидродинамические нагрузки по сравнению с особями из водохранилища (табл. 1). Обнаруженные различия имели достоверный характер. Речные особи *Rasbora pavi* не сносились потоком при скорости 0,7 м/с на протяжении более длительного периода, который, в среднем, составил 315 минут (у озерных особей – 270 минут) (табл. 1). Экспериментальные группы *Rasbora pavi* из реки в ходе эксперимента держались компактной стаей, среднее расстояние между особями составляло 20–30 мм (0,5–0,7 длины тела). *Rasbora pavi* из прибрежья водохранилища образовывала более разреженную стаю, среднее расстояние между особями составляло 50–70 мм (1,2–1,6 длины тела).

У особей *Osteochilus hasselti* период плавательной способности при заданной тестовой скорости течения был менее продолжительным, чем у *Rasbora pavi* (табл. 1). Речные и озерные особи в потоке держались разреженной стаей, среднее расстояние между особями в группе составляло 60–100 мм, что составляло 1,2–2,0 длины тела рыб.

Тестирование плавательной способности *Puntius brevis* из лимнических и лотических мест обитания показало, что период плавания особей данного вида значительно меньше, чем у *Rasbora pavi* и *Osteochilus hasselti* (табл. 1). Расстояние между особями в стае у речных рыб составляло 35–45 мм (0,8–1,0 длины тела), у озерных – 55–80 мм (1,2–1,8 длины тела).

Таблица 1

Сравнительная характеристика плавательной способности рыб ($M \pm m$) из лотических и лимнических местообитаний

Вид	р. Суон Кок		Водохранилище Кам Лам	
	Время сноса 100 % особей, мин	Длина тела рыб, мм	Время сноса 100 % особей, мин	Длина тела рыб, мм
<i>Rasbora pavi</i>	315 ± 33*	42,7 ± 1,4	270 ± 28	42,9 ± 1,3
<i>Osteochilus hasselti</i>	232 ± 15*	50,1 ± 1,2	189 ± 17	51,0 ± 1,4
<i>Puntius brevis</i>	178 ± 23*	45,0 ± 0,8	123 ± 34	44,3 ± 0,9

Примечание: $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка; * – различия достоверны по непараметрическому U-критерию Манна – Уитни при $p < 0,05$.

Анализ морфогидродинамических показателей экспериментальных выборок исследованных видов рыб показал, что речные особи характеризуются более прогонистой формой корпуса (кроме *Puntius brevis*), а озерные – высокотелостью, о чем свидетельствуют достоверные различия ($p < 0,05$) по показателям формы корпуса и обтекаемости тела рыб (табл. 2). При сравнении величин непарных плавников обнаружено, что у речных особей *Rasbora pavi* и *Osteochilus hasselti* площадь спинного плавника достоверно больше, чем у озерных (см. табл. 2). У *Puntius brevis* из речных и озерных местообитаний достоверных различий по величине спинного плавника не выявлено. Площадь анального плавника у речных и озерных рыб достоверно не различалась. Длина парных плавников была достоверно больше у особей из лимнических местообитаний, за исключением *Puntius brevis*, у которого по длине грудных плавников различия не обнаружены (см. табл. 2). Речные особи всех исследованных карповых видов рыб отличались более длинным хвостовым стеблем (см. табл. 2).

Таблица 2

Морфогидродинамические характеристики ($M \pm m$) *Rasbora pavi* (1), *Puntius brevis* (2), *Osteochilus hasselti* (3) из лотических и лимнических местообитаний

Характеристики	Р. Суои Кок			Водохранилище Кам Лам		
	1	2	3	1	2	3
TL , мм	$62,1 \pm 1,7$	$63,9 \pm 1,2$	$90 \pm 1,4$	$61,5 \pm 1,6$	$62,0 \pm 1,0$	$91 \pm 1,2$
SL , мм	$42,7 \pm 1,4$	$45,0 \pm 0,8$	$50 \pm 1,2$	$42,9 \pm 1,3$	$44,3 \pm 0,9$	$52 \pm 1,4$
Показатель формы корпуса (Y)	$0,6 \pm 0,01^*$	$0,6 \pm 0,01$	$0,5 \pm 0,03^*$	$0,5 \pm 0,004$	$0,6 \pm 0,01$	$0,4 \pm 0,01$
Показатель обтекаемости тела (H/L)	$27,3 \pm 0,6^*$	$32,3 \pm 0,8^*$	$28,2 \pm 0,9^*$	$29,3 \pm 0,5$	$35,2 \pm 0,9$	$29,4 \pm 0,6$
Величина спинного плавника (sD)	$0,02 \pm 0,001^*$	$0,03 \pm 0,001^*$	$0,04 \pm 0,003$	$0,01 \pm 0,001$	$0,02 \pm 0,001$	$0,04 \pm 0,001$
Величина анального плавника (sA)	$0,01 \pm 0,001$	$0,01 \pm 0,001$	$0,01 \pm 0,001$	$0,01 \pm 0,001$	$0,01 \pm 0,001$	$0,01 \pm 0,001$
Длина грудного плавника (IP)	$0,16 \pm 0,004^*$	$0,18 \pm 0,005$	$0,13 \pm 0,01^*$	$0,18 \pm 0,003$	$0,18 \pm 0,003$	$0,15 \pm 0,003$
Длина брюшного плавника (IV)	$0,13 \pm 0,005^*$	$0,15 \pm 0,005^*$	$0,13 \pm 0,01^*$	$0,15 \pm 0,004$	$0,16 \pm 0,002$	$0,15 \pm 0,003$
Длина хвостового стебля (lpc)	$0,18 \pm 0,005^*$	$0,12 \pm 0,005$	$0,13 \pm 0,01^*$	$0,16 \pm 0,004$	$0,12 \pm 0,002$	$0,12 \pm 0,003$

Исследование оборонительного поведения рыб из разных местообитаний показало, что у особей *Puntius brevis* и *Osteochilus hasselti* из р. Суои Кок оборонительная реакция более эффективна по сравнению с особями из водохранилища Кам Лам (табл. 3). Речные особи данных видов в течение более длительного периода избегали 100 % элиминации хищником (в среднем от 0,5 до 1,5 ч). Обнаруженные различия в оборонительной реакции у рыб из разных мест обитания достоверны ($p < 0,05$). Речные особи *Rasbora pavi* также характеризовались более эффективной оборонительной реакцией по сравнению с озерными особями, что выявлено в результате наших предыдущих исследований [9].

Таблица 3

Оборонительная реакция рыб из лотических и лимнических местообитаний

Вид	Характеристика	р. Суои Кок ($n = 15$ экз.)	Водохранилище Кам Лам ($n = 15$ экз.)
<i>Puntius brevis</i>	время выедания хищником 100 % особей, мин	$180 \pm 45^*$	105 ± 64
	общая длина тела рыб, мм	$63,0 \pm 1,2$	$64,2 \pm 1,3$
<i>Osteochilus hasselti</i>	время выедания хищником 100 % особей, мин	$225 \pm 35^*$	191 ± 25
	общая длина тела рыб, мм	$58,2 \pm 1,1$	$59,4 \pm 1,3$

Достоверные различия отмечались и в тактике оборонительного поведения рыб из разных местообитаний. У многих видов рыб, в том числе и карповых, основными элементами оборонительного поведения являются индивидуальные механизмы защиты, то есть малая подвижность в сочетании с использованием убежищ и групповая защита – коллективное маневрирование [4; 10; 16; 23]. Ранее, в результате проведенных нами исследований, выявлено, что экспериментальная группа *Rasbora paviai* из лотических местообитаний в присутствии хищника использовала обе оборонительные тактики, но предпочтение отдавалось групповой защите [9]. Особи уходили от хищника в верхний горизонт и активно маневрировали, сохраняя стаю. Речные особи расборы сохраняли стаю на протяжении более длительного периода (78 % от общего времени эксперимента), в то время как у особей из водохранилища общее плавание рыб в стае занимало 55 % времени [9].

Тенденция к составлению в присутствии хищника характерна для рыб, обитающих в водоемах с высоким давлением хищников, а рыбы из районов с низким уровнем пресса хищников на их воздействие чаще отвечают уходом в безопасную зону [14]. Исследования, проведенные на тринидадских гуппи *Poecilia reticulata* [20] и трехиглых колюшках *Gasterosteus aculeatus* [18], показали, что особи из популяций, обитающих в местообитаниях с постоянным высоким давлением хищников, имели преимущества в эффективности избегания хищника по сравнению с особями из водоемов с низким уровнем или отсутствием пресса. При изучении сеголеток окуня из разных озер Швеции обнаружено, что величина их спинных плавников положительно коррелировала с численностью хищников – щуки [21]. Поэтому различия в оборонительной реакции (см. табл. 3) и величине непарных плавников (см. табл. 2) у речных и озерных особей *Rasbora paviai*, *Puntius brevis*, *Osteochilus hasselti* отчасти могут свидетельствовать о разном уровне нагрузки хищников в разнотипных естественных местообитаниях исследованных карповых видов рыб.

Заключение

У карповых видов рыб *Rasbora paviai*, *Puntius brevis*, *Osteochilus hasselti* из лимнических и лотических условий обитания обнаружены достоверные различия по ряду морфофункциональных и поведенческих характеристик. Прогонистая форма корпуса, а также большая площадь спинного плавника и длина хвостового стебля у рыб в речных условиях свидетельствуют об их лучших гидродинамических качествах по сравнению с особями из озерных местообитаний. Поэтому у речных рыб наблюдается высокая плавательная способность и маневренность, и, как следствие, более эффективная оборонительная реакция. Озерные особи рыб отличаются более длинными парными плавниками (грудными, брюшными) и высокотелой формой корпуса. Данные особенности внешнего строения озерных особей являются характерными для рыб, обитающих в условиях заросшего мелководья, и могут рассматриваться как адаптивный набор признаков [12; 13; 33; 34].

Выявлены различия в оборонительной реакции у *Rasbora paviai*, *Puntius brevis*, *Osteochilus hasselti* из разных экосистем. У рыб в речных условиях обитания оборонительная реакция более эффективна по сравнению с особями в прибрежье водохранилища. Наблюдаемые различия в эффективности избегания хищника у речных и озерных особей, вероятно, связаны с их морфогидродинамическими характеристиками и плавательной способностью, разным уровнем нагрузки хищников в естественных местообитаниях рыб.

Библиографические ссылки

1. **Алеев Ю. Г.** Функциональные основы внешнего строения рыбы. – М. : Изд-во АН СССР, 1963. – 247 с.
2. **Амосов В. А.** Форма тела как показатель условий жизни // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1962. – 12 с.
3. **Герасимов Ю. В.** Влияние условий среды разной обогащенности в раннем онтогенезе на пищевое и оборонительное поведение молоди леща *Abramis brama* (Cyprinidae) / Ю. В. Герасимов, И. А. Столбунов // Вопр. ихтиологии. – 2007. – Т. 47, № 2. – С. 253–261.
4. **Лещева Т. С.** Обучение рыб: Экологические и прикладные аспекты / Т. С. Лещева, А. Ю. Жуйков. – М. : Наука, 1989. – 109 с.
5. **Лягина Т. Н.** Морфоэкологические особенности плотвы при разной обеспеченности пищей: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М. : МГУ, 1976. – 21 с.
6. **Михеев В. Н.** Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. – М. : Наука, 2006. – 191 с.
7. **Сабуренков Е. В.** О скоростях движения рыб / Е. В. Сабуренков, Ю. Н. Сбикин, Д. С. Павлов // Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений. – М. : Наука, 1967. – С. 124–136.
8. **Столбунов И. А.** Морфологическая и поведенческая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) из разных биотопов Рыбинского водохранилища / И. А. Столбунов, Ю. В. Герасимов // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48, № 2. – С. 255–265.
9. **Столбунов И. А.** Морфологическая и поведенческая изменчивость *Rasbora paviei* (Cyprinidae, Cypriniformes) из лотических и лимнических местообитаний (Центральный Вьетнам) / И. А. Столбунов, Н. Т. Хай Тхань, Д. С. Павлов // Вопросы ихтиологии. – 2011. – Т. 51, № 3. – С. 389–394.
10. **Colgan P.** The motivational basis of fish behaviour // Behaviour of Teleost Fishes. – 2nd ed. – 1993. – P. 31–50.
11. **De Silva M. P. K. S. K.** Intra-specific morphological plasticity in three *Puntius* species in Sri Lanka / M. P. K. S. K. De Silva, N. P. P. Liyanage, S. Hettiarachi // Ruhuna Journal of Science. – 2006. – Vol. 1. – P. 82–95.
12. **Ehlinger T. J.** Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish / T. J. Ehlinger, D. S. Wilson // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1988. – Vol. 85. – P. 1878–1882.
13. **Ehlinger T. J.** Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: Individual differences and trophic polymorphism // Ecology. – 1990. – Vol. 71. – P. 886–896.
14. **Fraser D. F.** Feeding under predation hazard: Response of the guppy and the Hart's rivulus from sites with contrasting predation hazard / Fraser D. F., Gilliam J. F. // Behav. Ecol. Socio-biol. – 1987. – Vol. 21. – P. 203–209.
15. **Fuiman L. A.** Development of predator defences in fish / L. A. Fuiman, A. E. Magurran // Rev. Fish Biol. – 1994. – Vol. 4. – P. 145–183.
16. **Gotceitas V.** The effects of prey availability and predation risk on habitat selection by juvenile bluegill sunfish / V. Gotceitas, P. Colgan // Copeia. – 1990. – N 2. – P. 409–417.
17. **Habitat-associated** morphological divergence in two neotropical fish species / R. B. Langerhans, C. A. Layman, A. K. Langerhans, T. J. Dewitt // Biological Journal of the Linnean Society. – 2003. – Vol. 80, is. 4. – P. 689–698.
18. **Huntingford F.** Individual variation in anti-predator responses in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) / F. Huntingford, N. Giles // Ethology. – 1987. – Vol. 74, N 3. – P. 205–210.
19. **Kottelat M.** Fishes of Laos. – Sri Lanka: WHT Publications (PTE), 2001. – 198 p.
20. **Light T.** Discriminating between hungry and satiated predators; the response of guppies (*Poecilia reticulata*) from high and low predation sites // Ethology. – 1989. – Vol. 82. – P. 238–243.
21. **Magnhagen C.** Growth in length and in body depth in young-of-the-year perch with different predation risk / C. Magnhagen, E. Heibo // J. Fish Biol. – 2004. – Vol. 64, N 3. – P. 612–624.
22. **Magurran A. E.** Individual differences and alternative strategies // Behaviour of Teleost Fishes. – 2nd ed. – 1993. – P. 441–475.

23. **Milinski M.** Predation risk and feeding behaviour // Behaviour of Teleost Fishes / Ed. T. J. Pitcher. – 1993. – P. 285–305.
24. **Mina M. V.** Lake Tana large barbs: Phenetics, growth and diversification / M. V. Mina, A. N. Mironovsky, Y. Y. Dgebuadze // J. Fish Biol. – 1996. – Vol. 48. – P. 383–404.
25. **Plaut Itai** Effects of fin size on swimming performance, swimming behaviour and routine activity of zebrafish *Danio rerio* // J. Exp. Biol. – 2000. – N 4. – P. 813–820.
26. **Rainboth W. J.** Fishes of the Cambodian Mekong. — Rome : FAO, 1996. – 265 p.
27. **Schluter D.** Adaptive radiation in sticklebacks: Size, shape and habitat use efficiency // Ecology. – 1993. – Vol. 74. – P. 699–709.
28. **Schluter D.** Adaptive radiation in sticklebacks: Trade-off in feeding performance and growth // Ecology. – 1995. – Vol. 76, N 1. – P. 82–90.
29. **Schrank A. J.** Maneuverability of three species of teleostean fishes with different body and fin plans transiting bent tubes / A. J. Schrank, P. W. Webb // Amer. Zool. – 1996. – Vol. 36, N 5. – P. 89.
30. **Serov D. V.** Fishes of the River Cai / D. V. Serov, V. K. Nezdoliy, D. S. Pavlov. – Moscow: GEOS, 2003. – 164 p.
31. **Serov D. V.** The freshwater fishes of Central Vietnam / D. V. Serov, V. K. Nezdoliy, D. S. Pavlov. – M. : KMK Scientific Press Ltd., 2006. – 364 p.
32. **Stolbunov I. A.** Behavioral differences of various ecological groups of roach *Rutilus rutilus* and perch *Perca fluviatilis* / I. A. Stolbunov, D. D. Pavlov // Journal of Ichthyology. – 2006. – Vol. 46, Suppl. 2. – P. S213–S219.
33. **Webb P. W.** Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates // Am. Zool. – 1984. – Vol. 24. – P. 107–120.
34. **Webb P. W.** Functional locomotor morphology of early life history stages of fishes / P. W. Webb, D. Weihs // Transactions of the American Fisheries Society. – 1986. – Vol. 115. – P. 115–127.

Надійшла до редколегії 24.12.2011

УДК 597.34 (28) (597)+597–152.2

И. А. Столбунов, И. В. Шляпкин

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

**СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ
И ПЛОТНОСТИ СКОПЛЕНИЙ РЫБ В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ
ВОДОХРАНИЛИЩА КАМ ЛАМ И ЕГО ПРИТОКА СУОИ КОК
(ВЬЕТНАМ)**

Изучена суточная динамика видового разнообразия и плотности скоплений рыб в прибрежных биотопах разного типа водохранилища Кам Лам и устьевом участке его притока – р. Суои Кок (Центральный Вьетнам). В биотопах разного типа на протяжении суток происходило изменение числа видов рыб и перераспределение их долей в составе скоплений. В темное время суток видовое разнообразие прибрежных скоплений рыб возрастало.

I. A. Stolbunov, I. V. Shlyapkin

Институт біології внутрішніх вод ім. І. Д. Папаніна РАН

**ДОБОВА ДИНАМІКА ВИДОВОГО РІЗНОМАНІТТЯ
ТА ЩІЛЬНОСТІ СКУПЧЕНЬ РИБ У ПРИБЕРЕЖНІЙ ЗОНІ
ВОДОСХОВИЩ КАМ ЛАМ ТА ЙОГО ПРИТОКИ СУОІ КОК
(В'ЄТНАМ)**

Досліджено добову динаміку видового різноманіття та щільності скупчень рыб у прибережних біотопах різного типу водосховища Кам Лам та вустя його притоки – р. Суої Кок (Центральний В'єтнам). У біотопах різного типу протягом доби відбуваються зміни кількості видів рыб і перерозподіл їх часток у складі скупчень. У темний період доби видове різноманіття прибережних скупчень рыб зростало.

I. A. Stolbunov, I. V. Shlyapkin

Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences

**DAILY DYNAMICS OF SPECIES DIVERSITY AND DENSITY CLUSTERS
OF FISH IN THE COASTAL ZONE OF RESERVOIR KAM LAM
AND ITS TRIBUTARY SUOI COC (VIETNAM)**

The daily dynamics of fish diversity and density aggregations in different riparian habitats of the reservoir Kam Lam and its tributary mouth – the river Suoi Coc (Central Vietnam) were studied. We found the change of species number and its percentage redistribution in the aggregations over the entire circadian period in the different types of habitats. It is noted that in the night the fish species diversity of littoral aggregations increased.

Введение

Миграции относятся к важнейшим аспектам биологии многих морских, пресноводных и проходных рыб и других водных животных. Существенное место среди различных форм миграционной активности занимают суточные горизонтальные и верти-

кальные миграции, характеризующиеся изменением местообитания гидробионтов и связанные, в большинстве случаев, с суточным циклом [2].

Материал и методы исследований

Исследовали суточную динамику видового разнообразия и плотности скоплений рыб в прибрежье водохранилища Кам Лам ($12^{\circ}06'$ с. ш., $109^{\circ}04'$ в. д.) и одного из его основных притоков – Суои Кок ($12^{\circ}05'$ с. ш., $109^{\circ}04'$ в. д.).

Рыб отлавливали пятиметровым бреднем с размером ячеи 6 мм на трех стандартных полигонах площадью 200 м^2 на глубине 0–1,5 м. Лов осуществляли на протяжении 30–45 минут в течение суток с периодичностью 3 часа. Полигон № 1 – защищенное мелководье (залив) с хорошо развитыми зарослями прибрежно-водной растительности. Стоковое течение фактически отсутствует. Преобладают ветровые течения разной скорости и направленности. Полигон № 2 – открытое мелководье без зарослей макрофитов, дно с песчаным грунтом. Полигон № 3 – устьевая зона р. Суои Кок, скорость течения 0,05–0,10 м/с, дно песчано-илистое, отдельные заросли прибрежно-водной растительности. Численность рыб рассчитывали на 1 м^2 с учетом площади притонений. Наблюдения на полигонах № 1 и 2 проводили 11–12 февраля, на полигоне № 3 – 12–13 февраля 2011 года.

При рассмотрении суточной динамики видового разнообразия скоплений рыб в прибрежье анализировали изменение числа видов рыб и перераспределение их долей. Для описания структуры прибрежных группировок рыб использовали следующие показатели: индекс биологического разнообразия (энтропия), основанный на функции Шеннона [6], показатель сложности (Hm) [1; 3], индекс относительной организации Ферстера (R) [3]. При определении видовой принадлежности рыб использовали работы Рэйнбоза [7], Коттелата [4; 5] и Серова с соавторами [8; 9].

Результаты и их обсуждение

В уловах отмечено 14 видов рыб из 8 семейств: сем. Belontiidae – *Xenentodon cancila* (Hamilton, 1822), сем. Channidae – *Channa striata* (Hamilton, 1822), сем. Chandidae – *Parambassis siamensis* (Bleeker, 1851), сем. Chichlidae – *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758), сем. Cyprinidae – *Henicorhynchus siamensis* (Sauvage, 1881), *Osteochilus hasselti* (Valenciennes, 1842), *O. lini* Fowler, 1935, *Poropuntius laoensis* (Günther, 1868), *Puntius brevis* (Bleeker, 1850), *P. rhombeus* Kottelat, 2000, *Rasbora paviei* Tirant, 1885, сем. Hemiramphidae – *Hyporhamphus limbatus* (Valenciennes, 1846), сем. Notopteridae – *Notopterus notopterus* (Pallas, 1769), сем. Siluridae – *Ompok bimaculatus* (Bloch, 1794).

Наиболее высокая частота встречаемости в проведенных обловах в разных прибрежных биотопах обнаружена у особей *Rasbora paviei* (50–100 %), *Puntius brevis* (50–75 %), *Oreochromis niloticus* (75–88 %), *Parambassis siamensis* (50 %). Особи *Puntius rhombeus* отмечены только в устьевой зоне притока (38 %). В открытом прибрежье водохранилища (преимущественно в составе ночных уловов) встречался *Hyporhamphus limbatus* (38 %). В открытом мелководье водохранилища и в устьевой зоне притока средняя численность рыб в светлое время суток (с 6 до 15 ч при освещенности $> 1 \text{ 000 лк}$) была ниже, чем в темное время суток (с 18 до 3 ч при освещенности $< 1 \text{ лк}$). В защищенной литорали средняя численность рыб в прибрежье была выше в дневные часы (рис. 1). В среднем за сутки более высокая плотность скоплений рыб отмечена в биотопах защищенного мелководья ($0,6 \text{ экз./м}^2$). В биотопах открытой литорали водохранилища и устья притока среднесуточная плотность скоплений рыб была ниже – 0,2 и $0,3 \text{ экз./м}^2$, соответственно (см. рис. 1).

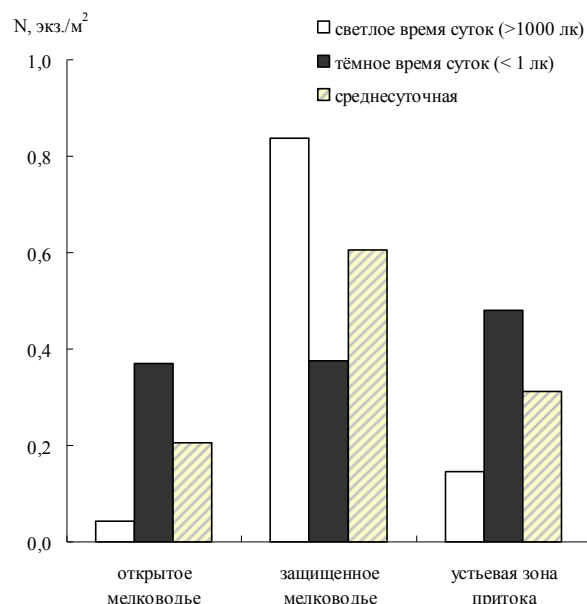


Рис. 1. Плотность прибрежных скоплений рыб (N , экз./м²) в различных биотопах водохранилища Кам Лам и р. Суои Кок в разные периоды суток

В открытой литорали водохранилища и в устьевой зоне притока наибольшая плотность прибрежных скоплений рыб (0,4 и 0,7 экз./м², соответственно) наблюдалась в 18 ч; в защищенном мелководье водохранилища пик численности рыб (2,3 экз./м²) отмечен в 9 ч утра (рис. 2).

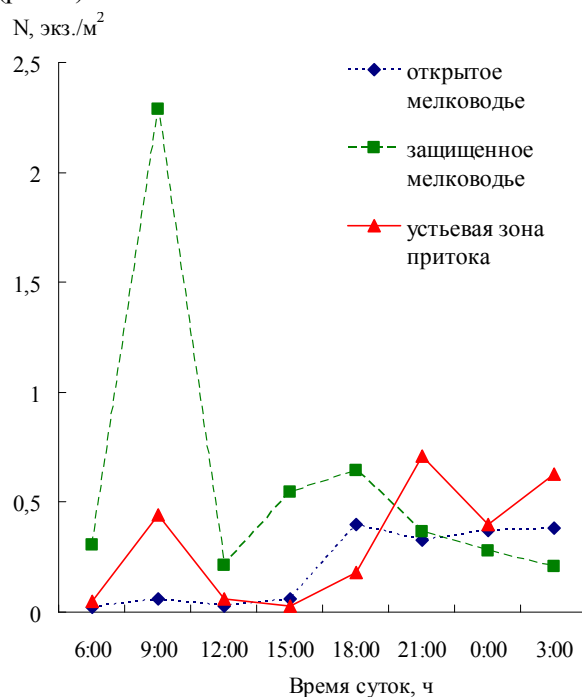


Рис. 2. Суточная динамика общей численности рыб (N , экз./м²) в прибрежных биотопах разного типа водохранилища Кам Лам и его притока – р. Суои Кок (февраль, 2011 г.)

Исследование динамики видового разнообразия прибрежных группировок рыб показало, что в биотопах разного типа на протяжении суток происходило изменение числа видов рыб и перераспределение их долей в составе скоплений. В темное время суток (с 18 до 3 ч) видовое разнообразие прибрежных скоплений рыб возрастало по сравнению со светлым периодом (с 6 до 15 ч) (рис. 3).

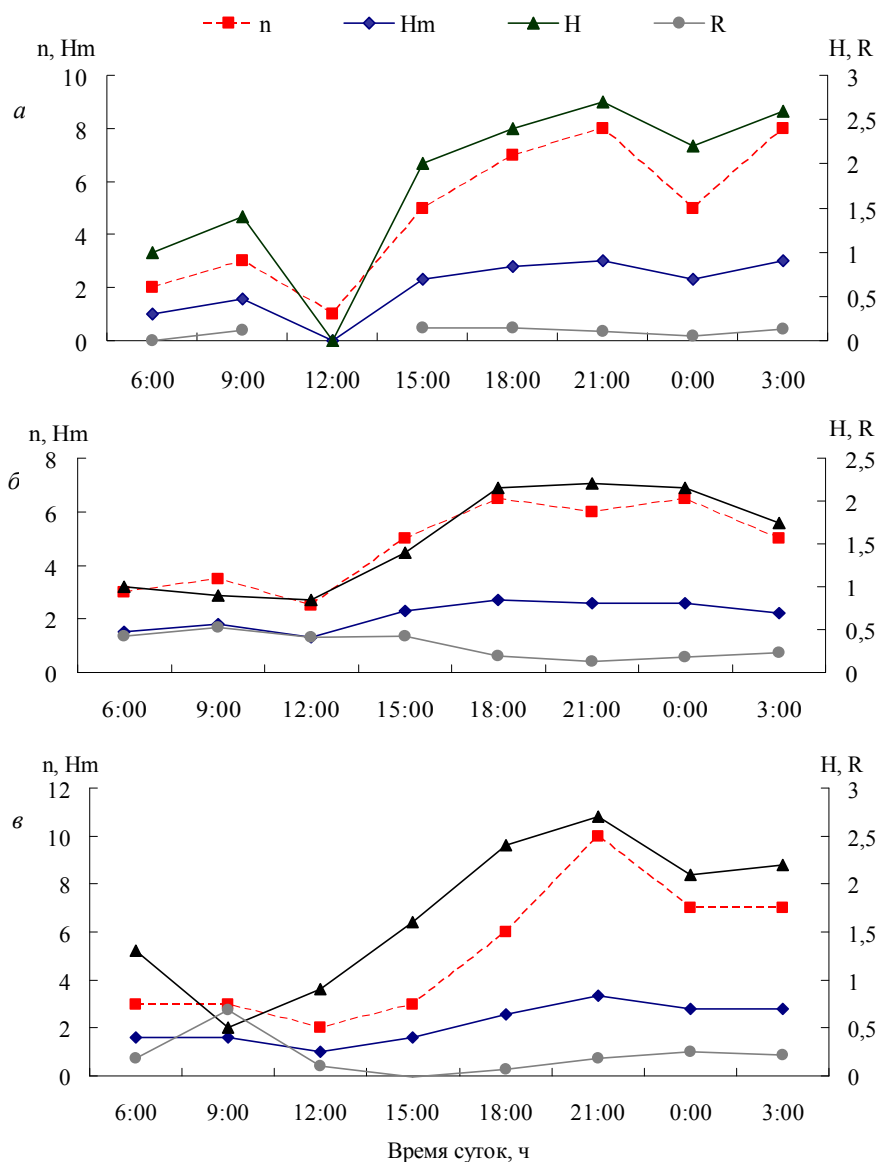


Рис. 3. Суточное изменение структуры прибрежных группировок рыб в открытой (*a*) и защищенной (*б*) литорали водохранилища Кам Лам, а также в устьевой зоне р. Суои Кок (*в*); *n* – число видов, *Hm* – показатель сложности, *H* – индекс биологического разнообразия, *R* – индекс относительной организации Ферстера

В защищенной литорали водохранилища рост индекса видового разнообразия связан как с увеличением числа видов в составе группировок рыб, так и с уменьшением показателя относительной организации (индекса Ферстера), что свидетельствует о снижении степени доминирования отдельных видов в ночных скоплениях рыб

(см. рис. 3б). В результате этого относительные вклады различных видов рыб в общую численность скопления выравнивались. В составе прибрежных группировок рыб устьевого участка притока наблюдались аналогичные изменения: возрастание показателя видового разнообразия в ночные часы, обусловленное увеличением числа видов и снижением степени доминирования отдельных видов рыб в скоплениях (см. рис. 3в). В группировках рыб открытой литорали водохранилища в темное время суток также происходило увеличение показателя видового разнообразия, однако оно было связано с увеличением числа видов в ночных скоплениях рыб. Уровень доминирования отдельных видов как в дневных, так и в ночных скоплениях рыб был низким и фактически не изменялся (рис. 3а).

Выводы

В течение суток плотность скоплений рыб в разных прибрежных биотопах водохранилища Кам Лам и р. Суои Кок изменялась. Пик численности рыб в открытом мелководье отмечен в дневные часы, в защищенной литорали и устьевой зоне притока – в ночное время. В биотопах разного типа на протяжении суток происходило изменение числа видов рыб и перераспределение их долей в составе скоплений. В темное время суток видовое разнообразие прибрежных скоплений рыб возрастало по сравнению со светлым периодом. В защищенной литорали водохранилища и устьевом участке реки рост индекса видового разнообразия обусловлен как увеличением числа видов, так и снижением степени доминирования отдельных видов в ночных скоплениях рыб. В открытой литорали водохранилища возрастание показателя видового разнообразия в ночные часы связано с увеличением числа видов в составе прибрежных группировок рыб.

Библиографические ссылки

1. Антомонов Ю. Г. Моделирование биологических систем. – К. : Наукова думка, 1977. – 248 с.
2. Павлов Д. С. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб / Д. С. Павлов, А. И. Лупандин, В. В. Костин. – М. : Наука, 2007. – 213 с.
3. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М. : Наука, 1982. – 284 с.
4. Kottelat M. Fishes of Laos. – Sri Lanka : WHT Publications (PTE), 2001. – 198 p.
5. Kottelat M. Freshwater fishes of Northern Vietnam (A preliminary check-list expected to occur in northern Vietnam with comments on systematics and nomenclature). – EASES, 2001. – 123 p.
6. Pielou E. C. Mathematical Ecology. – New York, 1977. – 385 p.
7. Rainboth W. J. Fishes of the Cambodian Mekong. FAO Species Identification Field Guide for Fishery Purposes. – Rome : FAO, 1996. – 265 p.
8. Serov D. V. Fishes of the river Cai / D. V. Serov, V. K. Nezdolij, D. S. Pavlov. – Moscow : GEOS, 2003. – 164 p.
9. Serov D. V. The freshwater fishes of Central Vietnam / D. V. Serov, V. K. Nezdolij, D. S. Pavlov. – М. : KMK Scientific Press Ltd., 2006. – 364 p.

Надійшла до редколегії 08.01.2012

УДК 574.583(285.2):591

В. Н. Столбунова

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА В ПОВЕРХНОСТНОМ СЛОЕ ШЕКСНИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Приведены результаты исследования зоопланктона, собранного в поверхностном слое на разных участках Шекснинского водохранилища в начале августа 2007 года. Обнаружен 71 вид. По числу видов, численности и биомассе преобладают ракообразные. Зоопланктон в поверхностном слое распределен неравномерно, максимальные плотность и биомасса регистрируются в северо-восточной части оз. Белое (164 тыс. экз./м³ и 1,06 г/м³), в Сизьменском расширении (124 тыс. экз./м³ и 1,60 г/м³) и в Приплотинном плесе (185 тыс. экз./м³ и 1,36 г/м³). Наименьшие величины отмечаются вблизи устьев рек Ковжи Белозерской (17 тыс. экз./м³ и 0,10 г/м³) и Кемы (10 тыс. экз./м³ и 0,06 г/м³). Здесь из-за высокого содержания мелкодисперсной минеральной взвеси значительно снижается прозрачность воды, отмечается загрязнение растворенными нефтепродуктами, в планктоне преобладают коловратки – индикаторы загрязненных вод (из рода *Brachionus*). Зоопланктон поверхностного слоя воды, где концентрируются сине-зеленые водоросли, отличается от нижележащих глубоких горизонтов более низкой численностью и биомассой.

В. Н. Столбунова

Институт біології внутрішніх вод ім. І. Д. Папаніна РАН

РОЗПОДІЛ ЗООПЛАНКТОНУ У ПОВЕРХНЕВОМУ ШАРІ ВОДИ ШЕКСНИНСЬКОГО ВОДОСХОВИЩА

Наведено результати досліджень зоопланктону, зібраного у поверхневому шарі на різних ділянках Шекснинського водосховища на початку серпня 2007 року. Зареєстровано 71 вид. За кількістю видів, чисельністю та біомасою переважають ракоподібні. Зоопланктон у поверхневому шарі розподілений нерівномірно, максимальні щільність і біомаса реєструються у північно-східній частині оз. Біле (164 тис. екз./м³ і 1,06 г/м³), у Сизьменському розширенні (124 тис. екз./м³ і 1,60 г/м³) й у Приплотинному плесі (185 тис. екз./м³ і 1,36 г/м³). Найменші величини відмічаються поблизу вусть річок Ковжі Білозерської (17 тис. екз./м³ і 0,10 г/м³) та Кемі (10 тис. екз./м³ і 0,06 г/м³). Тут через високий вміст дрібнодисперсних мінеральних компонентів значно знижується прозорість води, відмічається забруднення розчинними нафтопродуктами, у планктоні переважають коловертки – індикатори забруднених вод (із роду *Brachionus*). Зоопланктон поверхневого шару води, де концентруються сине-зелені водорості, відрізняється від глибших горизонтів нижчою чисельністю та біомасою.

V. N. Stolbunova

Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences

ZOOPLANKTON DISTRIBUTION IN THE SUPERFICIAL LAYER OF THE SHEKSNA RESERVOIR

The results of the studies of zooplankton collected in the superficial layer in different parts of the Sheksna Reservoir at the beginning of the August 2007 are presented. A total of 71 species have been recorded among which crustaceans prevail in the number of species, abundance and biomass. Zooplankton

is distributed unevenly in the surface layer; the maximum density and biomass are recorded in the north-eastern part of the Lake Beloye – 164 000 ind/m³ and 1.06 g/m³, in the Sizma extension – 124 000 ind/m³ and 1.60 g/m³ and in the near-dam reach – 185 000 ind/m³ and 1.36 g/m³, respectively. The minimum values are recorded near the mouths of rivers Kovzha Belozerskaya (17 000 ind/m³ and 0.10 g/m³) and Kema (10 000 ind/m³ and 0.06 g/m³). Because of high concentration of fine-dispersed mineral suspended matter the water transparency decreases significantly. The water is polluted with the oil products and the rotifers of the genus *Brachionus* – indicators of polluted water – are dominated in the plankton. Zooplankton in the surface layer where blue-green algae are in mass differs from deeper horizons in lower abundance and biomass.

Введение

Основная проблема Шекснинского водохранилища, как и всех водохранилищ, – проблема рационального использования его водных ресурсов. Ее решение возможно при планомерном комплексном мониторинге, позволяющем охарактеризовать складывающуюся в водоеме экологическую ситуацию [8; 9; 14; 16].

Сообщество зоопланктона в структуре и функционировании водных экосистем, в том числе водохранилищ, занимает важное место. Общепризнанна роль зоопланктона в процессах самоочищения вод [15; 17]. Его используют в качестве индикатора при биологическом анализе качества воды [10–13]. Отсюда вытекает необходимость изучения таксономического состава зоопланктона, количественного развития групп и отдельных его видов, структуры, динамики и пространственного распределения. Накопленный большой материал по зоопланктону Шекснинского водохранилища можно рассматривать как одно из основных звеньев, используемых при описании и прогнозировании современного состояния водоема.

Наблюдения за зоопланктоном Шекснинского водохранилища начались в первый год его заполнения [2]. Автор отмечает, что главным источником планктона водохранилища служил зоопланктон Белого озера. В 1970-е годы проводились комплексные исследования оз. Белое. Т. С. Смирновой, И. К. Ривьер и Т. С. Пихтовой [5] выполнено наиболее полное и обстоятельное изучение зоопланктона водоема: видовой состав, уровень его развития и продукция, изменение характеристик по сезонам и в различные годы, горизонтальное и вертикальное распределение. В дальнейшем проводили исследования в связи с проблемой переброски части стока северных рек в бассейн Волги. Высказаны соображения о возможных изменениях в составе зоопланктона [3]. Изучение планктона водохранилища регулярно выполняется до настоящего времени [1; 4]. Рассматриваются вопросы функционирования зоопланктонного сообщества, анализируется состояние изменений в его отдельных звеньях, дается оценка количественных показателей. Данная работа дополняет многолетний мониторинг зоопланктона экосистемы водоема.

Цель работы – оценить состояние зоопланктона в поверхностном слое воды различных участков Шекснинского водохранилища в первой половине августа 2007 года.

Материал и методы исследований

Шекснинское водохранилище – самый крупный водоем Вологодской области. Его заполнение происходило в 1963–1964 гг. Площадь водного зеркала составляет 1669 км², длина – 167 км, средняя глубина – 3,9 м, наибольшая – 17,0 м [7]. По морфологии водохранилище разделяется на три характерных участка: речную часть (от плотины до с. Крохино), оз. Белое и Ковжинское расширение. Речной участок включает Сизьменский разлив и Приплотинный плес. После строительства Шекснинского водохранилища уровень оз. Белое поднялся на 2 м. На озеро приходится 73 % общей площади водосбора водохранилища, на речную часть – 27 %. Озеро Белое, основная часть водохранилища, отличается простой конфигурацией берегов, плоским выровненным

дном с глубинами около 6 м. Оно расположено в области повышенных скоростей ветра. Из-за частого ветрового перемешивания вода озера характеризуется высокой мутностью, низкой прозрачностью и благоприятным кислородным режимом. Степень зарастания оз. Белое крайне низкая. Преобладают воздушно-водные растения, в основном тростник. В целом в водохранилище наблюдается несоответствие между слабым его зарастанием (2,5 %) и наличием большой площади мелководий с глубинами до 2 м (20,9 %). Это объясняется географическим положением водоема, а также загрязнением тяжелыми металлами, вымываемыми из шлаковых отвалов, расположенных по его берегам. В водохранилище у г. Белозерск, дер. Нижняя Мондома, р. Ковжа Белозерская, в Сизьменском разливе и у пос. Шексна существуют локальные участки техногенного загрязнения. В целом водоем соответствует β и β - α мезосапробному уровню [6].

В работе использован материал, собранный в Шекснинском водохранилище 8–13 августа 2007 года на 21 станциях, расположенных в Ковжинском участке, в оз. Белое и в речной части водохранилища. Зоопланктон в поверхностном слое (0–1 м) собирали мерным ведром, профильтровывая 50 л воды через планктонную сеть с размером ячеек 64 мкм. Пробы фиксировали 4 % формалином. Обработку материалов производили стандартным методом. Оценивали видовой состав зоопланктона, число видов и доминантов, численность, биомассу, долю таксономических групп, рассчитывали индекс видового разнообразия Шеннона – Уивера по численности (HN) и биомассе (HB).

За исследованный период температура воды в поверхностном слое колебалась: +20,3...+22,7 °С, прозрачность изменялась в зависимости от плотности развития сине-зеленых водорослей в пределах 70–140 см. Снижение ее показателя наблюдалось вблизи устья Ковжи и истоков р. Шексна. Содержание кислорода в поверхностных слоях было относительно высоким у северо-восточного берега оз. Белое (до 10,9 мг/л). В Сизьменском расширении вблизи устья р. Ковжа Шекснинская содержание кислорода снижалось до 7,6 мг/л.

Результаты и их обсуждение

За период исследований в составе зоопланктона разных участков Шекснинского водохранилища в поверхностном слое обнаружен 71 вид, из которых Rotifera – 25, Copepoda – 10, Cladocera – 36. Из всех зарегистрированных организмов зоопланктона наибольшее видовое разнообразие наблюдалось у ветвистоусых ракообразных, за исключением Ковжинского участка, где в общем числе видов значительный процент составляли и коловратки (табл. 1).

Таблица 1

Число видов зоопланктона в поверхностном слое Шекснинского водохранилища

Группа	Участки			Всего
	Ковжинский	Белое озеро	речная часть	
Rotifera	9 (43)	19 (35)	14 (30)	25 (35)
Copepoda	3 (14)	7 (13)	8 (17)	10 (14)
Cladocera	9 (43)	28 (52)	25 (53)	36 (51)
Всего	21	54	47	71

Примечание: в скобках – % от общего количества видов.

Более разнообразный зоопланктон был в оз. Белое с максимумом видов (30) в его северо-восточной части. Здесь наибольшего развития в поверхностном слое достигал *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863) и его науплиальные и копеподитные стадии. Ветвистоусые были представлены *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848), *Chydorus*

sphaericus (O. F. Müller, 1785), *C. ovalis* Kurz, 1874, *Bosmina coregoni* (Baird, 1857), *B. longispina* Leydig, 1860, *Daphnia cucullata* Sars, 1862, а также многочисленными прибрежными формами – *Alona rectangula* Sars, 1862, *A. quadrangularis* (O. F. Müller, 1785), *Acroperus harpae* (Baird, 1837), *Disparalona rostrata* (Koch, 1841), *Rhynchotalona falcata* (Sars, 1862), *Pleuroxus truncatus* (O. F. Müller, 1785), *P. striatus* Schoedler, 1863, *Ceriodaphnia pulchella* Sars, 1862, *Sida crystallina* (O. F. Müller, 1776) и др. Среди коловраток преобладали *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832, *Polyarthra major* Burckhardt, 1900, *P. vulgaris* Carlin, 1943, *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832 и др.

Наименьшее число видов отмечено в поверхностном слое Ковжинского участка (табл. 1). В зоопланктоне доминировали не отмеченные ранее коловратки – индикаторы повышенной сапробности: *Brachionus diversicornis homoceros* (Wierzejski, 1891), *B. d. diversicornis* (Daday, 1883), *B. quadridentatus brevispinus* Ehrenberg, 1832, *B. angularis bidens* Plate, 1886. Ракообразные состояли в основном из науплиальных и копеподитных стадий *Thermocyclops oithonoides*, присутствовали ветвистоусые *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina longirostris* (O. F. Müller, 1785), *Alona rectangula* и *Disparalona rostrata*.

В речной части водохранилища зоопланктон был разнообразным. На проточных участках у сел Горицы и Топорня в поверхностном слое преобладали, главным образом, коловратки *Euchlanis dilatata*, *Polyarthra vulgaris*, *P. major*, науплиальные и копеподитные стадии веслоногого *Thermocyclops oithonoides*. Немногочисленные ветвистоусые ракообразные были представлены в основном мелкими хидоридами из родов *Alona*, *Rhynchotalona*, *Monospilus*, *Acroperus*, *Pleuroxus*, *Chydorus*. В Сизьменском расширении и Приплотинном участке в поверхностном слое зоопланктонное сообщество состояло из одних пелагических коловраток и ракообразных: *Keratella quadrata* (O. F. Müller, 1786), *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892, *Polyarthra vulgaris*, *Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863), *Arctodiaptomus laticeps* Sars, 1863, *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Daphnia galeata* Sars, 1864, *D. cucullata*, *Bosmina coregoni*, *B. c. gibbera* (Schoedler, 1866), *Limnosida frontosa* Sars, 1862, *Leptodora kindtii* (Focke, 1844), *Bythotrephes longimanus* Leydig, 1860.

Индекс видового разнообразия Шеннона, рассчитанный по численности и биомассе, в Ковжинском участке изменялся соответственно в пределах 2,93–3,09 и 2,57–3,37, в оз. Белое – 2,66–3,46 и 2,64–3,85, в речной части – 1,86–3,69 и 2,16–3,51. Его низкие величины связаны с доминированием младших возрастных стадий веслоногих ракообразных. В целом средние величины индекса Шеннона в поверхностном слое различных участков Шекснинского водохранилища не отражают степень нарушения сообщества (табл. 2).

Таблица 2

**Среднее значение индекса Шеннона – Уивера (H)
в поверхностном слое различных участков Шекснинского водохранилища**

Показатель	Ковжинский участок	Белое озеро	Речная часть	Среднее по водоему
H_N	3,01 ± 0,08	2,97 ± 0,12	2,84 ± 0,25	2,92 ± 0,11
H_B	2,97 ± 0,40	3,15 ± 0,19	2,83 ± 0,19	3,00 ± 0,12

Примечание: H_N и H_B – рассчитанные по численности и биомассе.

За период наблюдений минимальные величины плотности и биомассы зоопланктона в поверхностном слое и во всей толще воды водохранилища отмечены в Ковжинском участке (табл. 3). Здесь в верхнем горизонте основу численности и биомассы составляли коловратки и веслоногие ракообразные (табл. 4). Из Rotifera самым

многочисленным был вселенец, индикатор повышенной сапробности *Brachionus diversicornis*, представленный двумя формами (*B. d. homoceros* и *B. d. diversicornis*), составляющий 84 % от общей плотности коловраток. Среди Copepoda доминировали науплии и копеподиты рода *Thermocyclops* (до 74 % общей численности Crustacea). Гораздо меньшая численность отмечена у Cladocera, из них встречались ветвистоусые родов *Diaphanosoma*, *Bosmina*, *Disparalona*.

Таблица 3

**Количественные показатели зоопланктона
различных участков Шекснинского водохранилища**

Показатель	Ковжинский участок	Белое озеро	Речная часть	Средняя по водоему
Численность, тыс.экз./м ³	$\frac{13 \pm 4}{63 \pm 5^*}$	$\frac{56 \pm 21}{91 \pm 10^*}$	$\frac{85 \pm 25}{125 \pm 19^*}$	$\frac{62 \pm 15}{101 \pm 10^*}$
Биомасса, г/м ³	$\frac{0,08 \pm 0,02}{0,48 \pm 0,18^*}$	$\frac{0,35 \pm 0,13}{1,69 \pm 0,18^*}$	$\frac{0,75 \pm 0,25}{1,42 \pm 0,21^*}$	$\frac{0,48 \pm 0,13}{1,48 \pm 0,14^*}$

Примечание: среднее с его ошибкой, над чертой – горизонт 0–1 м, под чертой – вся толща воды; * – неопубликованные данные, любезно предоставленные В. И. Лазаревой (ИБВВ РАН).

Таблица 4

**Соотношение (%) основных групп зоопланктона по численности и биомассе
на разных участках Шекснинского водохранилища**

Группа	Ковжинский участок	Белое озеро	Речная часть		
			собственно речная часть	Сизьменское расширение	приплотинный плес
Rotifera	$\frac{43}{40}$	$\frac{27}{10}$	$\frac{16}{4}$	$\frac{21}{2}$	$\frac{23}{8}$
Copepoda	$\frac{41}{43}$	$\frac{64}{67}$	$\frac{77}{58}$	$\frac{56}{48}$	$\frac{54}{51}$
Cladocera	$\frac{16}{17}$	$\frac{9}{23}$	$\frac{7}{38}$	$\frac{23}{50}$	$\frac{23}{41}$

Примечание: в числителе – % по численности, в знаменателе – % по биомассе.

Наибольшие величины численности и биомассы регистрировались в оз. Белое и речной части водохранилища (см. табл. 3). В оз. Белом значительные показатели численности и биомассы в поверхностном слое отмечались у восточного берега (164 тыс. экз./м³ и 1,06 г/м³). Наиболее многочисленными по количественным величинам были науплиальные и копеподитные стадии *Thermocyclops oithonoides* и *Mesocyclops leuckarti* (86 % общей Crustacea). Взрослых особей Copepoda и ветвистоусых ракообразных было мало. Среди Cladocera заметное развитие получили ракообразные из рода *Chydorus*, связанных своей биологией с сине-зелеными водорослями. Встречались также представители из родов *Diaphanosoma*, *Disparalona*, *Rhynchotalona*, *Ceriodaphnia*, *Alona*, *Daphnia*, *Bosmina*. Их численность была незначительна. Из коловраток интенсивное развитие, непосредственно связанное с большой плотностью колоний сине-зеленых, наблюдалось у *Euchlanis dilatata*.

В речной части водохранилища в поверхностном слое зоопланктон количественно более богатый (см. табл. 3). Сизьменское расширение и Приплотинный плес отличались преобладанием по численности и биомассе представителей Crustacea (табл. 4). Среди Copepoda развивались лимнические *Eudiaptomus gracilis*, *Arctodiaptomus laticeps*, *Mesocyclops leuckarti*, из Cladocera – *Daphnia cucullata*, *D. galeata*, *Bosmina coregoni*, *B. c. gibbera*, *Limnoscida frontosa*, *Leptodora kintii*, *Bythotrephes longimanus*.

Эти виды образовывали основную биомассу зоопланктона. Из коловраток наиболее многочисленными были пелагические виды родов *Conochilus*, *Polyarthra*, *Keratella*, *Kellicottia*, *Asplanchna*. Максимальные величины плотности и биомассы в поверхностном слое речного участка отмечены в Сизьменском расширении напротив устья р. Ковжа Шекснинская (124 тыс. экз./м³ и 1,60 г/м³), у с. Аристово (185 тыс. экз./м³ и 0,71 г/м³) и в Приплотинном участке (87 тыс. экз./м³ и 1,36 г/м³).

По сравнению со средними количественными показателями зоопланктона для всей толщи воды поверхностный слой характеризуется более низкой численностью и биомассой, в 1,6 и 3,0 раза соответственно (см. табл. 3).

Выводы

В составе зоопланктона Шекснинского водохранилища в поверхностном слое воды обнаружен 71 вид из 23 семейств. Наибольшее видовое разнообразие наблюдалось у ракообразных. В 2007 г. впервые за весь период исследования водохранилища у поверхности воды обнаружены скопления южной коловратки *Brachionus diversicornis*. Минимальные численность и биомасса зоопланктона отмечены в Ковжинском участке, максимальные – в Сизьменском расширении и Приплотинном плесе водохранилища. В поверхностном слое оз. Белое в планктоне уровень развития ветвистоусых ракообразных снижен из-за частого ветрового перемешивания и высокой мутности воды. В зоопланктоне преобладали науплиальные и копеподитные стадии веслоногих Crustacea. Поверхностный слой воды, где концентрируются сине-зеленые водоросли, отличается от нижележащих горизонтов более низкой численностью и биомассой зоопланктона.

Библиографические ссылки

1. Думнич Н. В. Зоопланктон / Н. В. Думнич, А. В. Крылов // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. – Ярославль : Изд-во ЯГТУ, 2002. – С. 120–146.
2. Луферова Л. А. Формирование зоопланктона Череповецкого водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. – 1966. – Вып. 12 (15). – С. 68–74.
3. Ривьер И. К. Современное состояние зоопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем // Тр. ИБВВ АН СССР. – 1982. – Вып. 43 (46). – С. 90–103.
4. Ривьер И. К. Сравнительный анализ зоопланктона Шекснинского водохранилища в 1987 и 2001 гг. / И. К. Ривьер, А. С. Литвинов // Вод. ресурсы. – 2006. – Т. 33, № 5. – С. 615–629.
5. Смирнова Т. С. Зоопланктон / Т. С. Смирнова, И. К. Ривьер, Т. С. Пихтова // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. – Л. : Наука, 1981. – Ч. 2. – С. 77–99.
6. Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. – Ярославль : Изд-во ЯГТУ, 2002. – 368 с.
7. Экологические проблемы Верхней Волги. – Ярославль : Изд-во ЯГТУ, 2001. – 427 с.
8. Alfonso G. Does lake age affect zooplankton diversity in Mediterranean lakes and reservoirs? A case study from southern Italy / G. Alfonso, G. Belmonte, F. Marrone // Hydrobiologia. – 2010. – Vol. 653, N 1. – P. 149–164.
9. Apfelebaum S. I. Restoring ecological health to your land / S. I. Apfelebaum, A. W. Haney. – Washington: Island Press, 2010. – 264 p.
10. Biodiversity and community structure of zooplankton in the Subbasin of Rio Poxim, Sergipe, Brazil (doi: 10.4136/ambi-agua. 194) (Portuguese) / A. P. S. Pereira, A. N. do Vasco, F. B. Britto et al. // Ambiente & Agua – An Interdisciplinary Journal of Applied Science. – 2011. – Vol. 6, N 2. – P. 191–205.
11. Brito S. L. Zooplankton as an indicator of trophic conditions in two large reservoirs in Brazil / S. L. Brito, P. M. Maia-Barbosa, R. M. Pinto-Coelho // Lakes & Reservoirs: Research & Management. – 2011. – Vol. 16, is. 4. – P. 253–264.

12. **Edward J. B.** Physico-chemical parameters and plankton community of Egbe reservoir, Ekiti State, Nigeria / J. B. Edward, A. A. A. Ugwumba // Research Journal of Biological Sciences. – 2010. – Vol. 5, is. 5. – P. 356–367.
13. **Gagneten A. M.** Effects of contamination by heavy metals and eutrophication on zooplankton, and their possible effects on the trophic webs of freshwater aquatic ecosystems // Eutrophication: Causes, Consequences and Control. – Springer, Netherlands, 2011. – P. 211–223.
14. **Influence** of anomalous high water temperatures on the development of the plankton community in the Middle Volga reservoirs in summer 2010 / A. I. Kopylov, V. I. Lazareva, N. M. Mineeva et al. // Doklady Biological Sciences. – 2012. – Vol. 442, N. 1. – P. 11–13.
15. **Kryutchkova N. M.** The role of zooplankton on the self-purification in water bodies // Hydrobiologia. – 1968. – Vol. 31, N 3–4. – P. 585–595.
16. **Tilahnn Derib Asfaw** Optimal short-term cascade reservoirs operation using genetic algorithm / Tilahnn Derib Asfaw, Saied Saiedi // Asian Journal of Applied Sciences. – 2011. Vol. 4, N 3. – P. 297–305.
17. **Zooplankton** community structure within various macrophyte stands of a small water body in relation to seasonal changes in water level / N. Kuczynska-Kippen, B. Nagengast, S. Celewicz-Goldyn, M. Klimko // Oceanological and Hydrobiological Studies. – 2009. – Vol. 38, N 3. – P. 125–133.

Надійшла до редколегії 09.03.2012

УДК 591.524.12:574.5

В. М. Трохимець, М. В. Сидоренко, А. В. Подобайло

Київський національний університет ім. Тараса Шевченка

ЛИТОРАЛЬНИЙ ЗООПЛАНКТОН р. УДАЙ У РАЙОНІ НАЦІОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКУ «ПИРЯТИНСЬКИЙ»

Уперше проведено еколого-фауністичний аналіз літорального зоопланктону середньої ділянки р. Удай. Дослідження проведені як складова частина обґрунтування створення у цьому регіоні Національного природного парку «Пирятинський». Встановлено видове різноманіття літорального зоопланктону шести дослідних станцій на р. Удай. Виявлено особливості біотопічного розподілу зоопланктону влітку у денні години. Охарактеризовано біотопічний розподіл зоопланктону різних станцій, основні екологічні показники популяцій зоопланктону (щільність і біомасу).

В. Н. Трохимец, М. В. Сидоренко, А. В. Подобайло

Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко

ЛИТОРАЛЬНЫЙ ЗООПЛАНКТОН р. УДАЙ В РАЙОНЕ НАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКА «ПИРЯТИНСКИЙ»

Впервые проведен эколого-фаунистический анализ литорального зоопланктона среднего участка р. Удай. Исследования проведены как составная часть обоснования создания в этом районе Национального природного парка «Пирятинский». Установлено видовое разнообразие литорального зоопланктона шести исследованных станций на р. Удай. Выявлены особенности биотопического распределения зоопланктона в дневные летние часы. Дана сравнительная характеристика биотопического распределения зоопланктона разных станций. Охарактеризованы основные экологические показатели популяций зоопланктона (плотность и биомасса).

V. N. Trokhymets, M. V. Sydorenko, A. V. Podobaylo

Taras Shevchenko Kyiv National University

THE UDAY RIVER'S LITTORAL ZOOPLANKTON IN THE REGION OF THE NATIONAL NATURE PARK «PYRIATYNSKIY»

The ecological-faunistic analysis of the littoral zooplankton of the middle part of the Uday River has been performed for the first time. The research was conducted to confirm a reason to create the National Nature Park «Pyriatynskiy» in this region. The species diversity of the littoral zooplankton obtained from six scientific stations on the Uday River was established. The specific features of the zooplankton's distribution in biotopes in summer days were revealed. The comparative description of biotopical distribution of zooplankton of different stations is presented. The basic ecological indices of zooplankton populations (density and biomass) were determined.

Вступ

Нині все актуальнішим стає питання дослідження малих і середніх річок, які, створюючи розгалужені мережі, забезпечують надходженням водних мас великі водойми (наприклад, великі річки та водосховища). Особливу увагу привертає Пирятинський національний природний парк.

тинський район Полтавської області, через територію якого протікає р. Удай, яка вважається однією з найчистіших в Україні [6]. Проте внаслідок активної меліорації відбулось осушення заплав багатьох приток, які живили Удай. Значний вплив на екосистему річки мають інтенсивні викиди органічних забруднень. Останнє спричинило зменшення видового різноманіття, замулення та заростання річки. Вивчення зоопланктону р. Удай ще не проводили, тому всі дослідження цієї групи гідробіонтів є «піонерними». Крім того, зоопланктон належить до біоіндикаторів, його використовують для оцінки стану водойм у багатьох країнах світу [9–18]. Особливої актуальності дослідження фауни Пирятинського району набули внаслідок створення на його теренах Національного природного парку «Пирятинський» [8]. Мета цієї роботи – оцінити різноманіття та екологічні особливості літорального зоопланктону р. Удай у межах новоствореного Національного природного парку «Пирятинський».

Матеріал і методи досліджень

Об'єкт досліджень – представники основних груп зоопланктону: коловертки (клас Rotatoria), гіллястовусі ракоподібні (ряд Cladocera) та веслоногі ракоподібні (клас Copepoda). Враховували також черепашкових ракоподібних (клас Ostracoda), ідентифікацію яких проводили до класу. Матеріалом слугував зоопланктон, зібраний у серпні 2010 року в межах 6 дослідних станцій (рис. 1): околиці с. Кроти (N 50°23,412', E 32°28,358'), с. Лесяки (N 50°20,175', E 32°29,318'), с. Кейбалівка (N 50°18,387', E 32°30,089'), м. Пирятин (N 50°13,853', E 32°31,666'), о. Масальський (N 50°14,344', E 32°28,358'), с. Повстин (N 50°11.180', E 32°40.241').

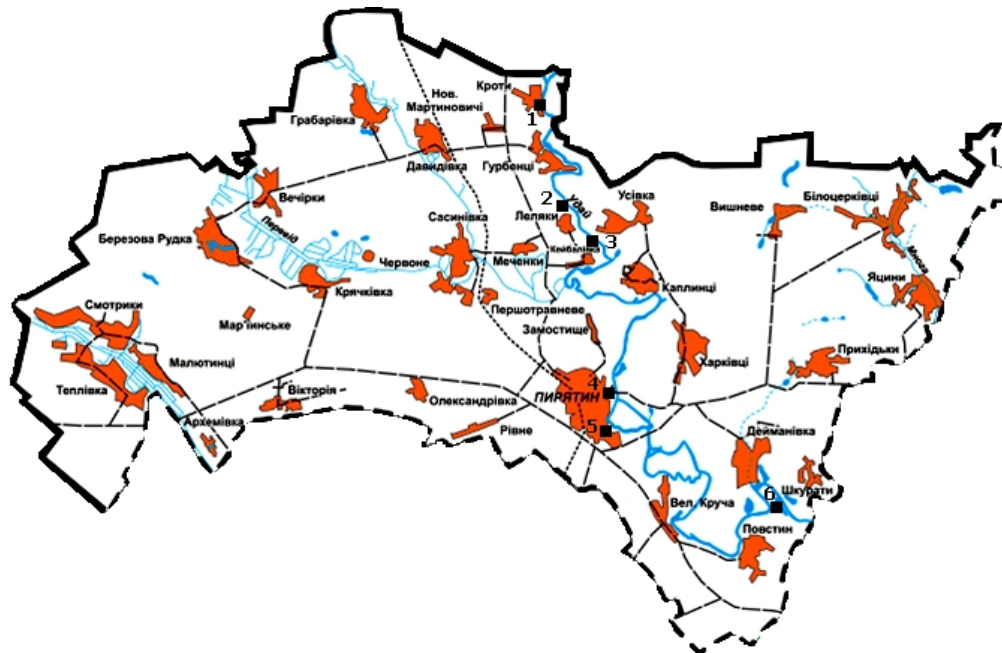


Рис. 1. Карта-схема Пирятинського району зі станціями відбору проб на річці Удай:

1 – околиці с. Кроти, 2 – с. Лесяки, 3 – с. Кейбалівка,
4 – м. Пирятин, 5 – о. Масальський, 6 – с. Повстин

Для кожної станції, за можливості, обирали по два біотопи: зарослий – із вищою водною рослинністю, незарослий – чисті від рослинності ділянки. Збирання матеріалу проводили конічною планктонною сіткою [1], а його аналіз – загальноприйнятими ме-

тодами [2–5; 7]. Слід відзначити, що показники ступеня розвитку зоопланктону, чистоти води, трофності водойм визначали за допомогою спеціальної таблиці [4] на основі отриманих показників щільності та біомаси. Наприклад, дуже низький ступінь розвитку зоопланктону: щільність – менше 5 000 екз./м³, біомаса – менше 0,3 г/м³, стан води – відмінний, ступінь чистоти – дуже чиста, трофність водойми – оліготрофна-олігомезотрофна тощо.

Результати та їх обговорення

Під час літніх досліджень у межах шести дослідних станцій на річці Удай в межах НПП «Пирятинський» у складі зоопланктону виявлено 46 видів тварин. Коловертки представлені 19 видами (41,3 % загальної кількості видів): *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Brachionus amphiceros* Ehrenberg, 1838, *B. quadridentatus* Hermann, 1783 (п'ять підвидів – *B. q. brevispinus* Ehrenberg, 1832; *B. q. quadridentatus* Hermann, 1783; *B. q. cluniorbicularis* Skorikov, 1894; *B. q. melheni* Barrois and Daday, 1894; *B. q. zernovi* Voronkov, 1907), *Cephalodella gibba* (Ehrenberg, 1830), *Colurella uncinata* (O. F. Müller, 1773), *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892, *Euchlanis deflexa* (Gosse, 1851), *E. dilatata* Ehrenberg, 1832, *E. incisa* Carlin, 1939, *Lecane bulla* (Gosse, 1851), *L. luna* (O. F. Müller, 1776), *L. quadridentata* (Ehrenberg, 1830), *L. unguolata* (Gosse, 1887), *Lepadella patella* (O. F. Müller, 1773), *Mytilina ventralis* (Ehrenberg, 1832), *Plationus patulus* (O. F. Müller, 1786), *Platylas quadricornis* (Ehrenberg, 1832), *Testudinella patina* (Hermann, 1783), *Trichocerca rattus* (O. F. Müller, 1776).

Гіллястовусі ракоподібні представлені 19 видами (41,3 %): *Acroperus harpae* (Baird 1834), *Alona rectangula* Sars, 1862, *Alonella excisa* (Fischer, 1854), *A. exiqua* (Lilljeborg 1853), *Biapertura affinis* (Leydig, 1860), *Bosmina longirostris* (O. F. Müller, 1776), *Camptocercus rectirostris* Schoedler, 1862, *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg, 1900, *Chydorus latus* Sars, 1862, *Ch. sphaericus* (O. F. Müller, 1785), *Daphnia cucullata* Sars, 1862, *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin, 1848), *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1848), *Ilyocryptus acutifrons* Sars, 1862, *Oxyurella tenuicaudis* (Sars, 1862), *Pleuroxus laevis* Sars, 1862, *Rhynchotalona rostrata* (Koch, 1841), *Sida crystallina* (O. F. Müller, 1776), *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller, 1776).

Веслоногі ракоподібні були найменш різноманітні – 8 видів (17,4 %): *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893), *A. viridis* (Jurine, 1820), *Cryptocyclops bicolor* (Sars, 1863), *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *Macrocyclops albidus* (Jurine, 1820), *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Paracyclops fimbriatus* (Fischer, 1853), *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853). За фауністичним спектром угруповання переважали представники ротаторно-кладоцерного комплексу. Враховували також молодих особин гіллястовусих ракоподібних, наупліальні та копеподитні личинкові стадії розвитку веслоногих ракоподібних, а також черепашкових ракоподібних. Проте визначення цих груп зоопланктону проводили до надвидових таксонів, а дані враховували під час аналізу показників щільності та біомаси.

Станція № 1 поблизу с. Кроти. У фауністичному спектрі угруповання літорального зоопланктону зарослого біотопу коловертки склали 43 % (9 видів) загальної кількості видів зоопланктону (21 вид), гіллястовусі ракоподібні – 24 % (5 видів), веслоногі ракоподібні – 33 % (7 видів). У незарослому біотопі (21 вид) – відповідно 38 % (8 видів), 48 % (8 видів) і 24 % (5 видів). Індeksi підтвердили високий ступінь подібності видового складу різних біотопів: *J* (індекс Жаккара) – 69; *J*_{дом.} (індекс Жаккара домінантний) – 100. Щільність літорального зоопланктону цієї станції склала (рис. 2) у зарослому біотопі 10 620 екз./м³, у незарослому – 3 060 екз./м³. Із груп

зоопланктону в межах зарослого біотопу домінували веслоногі ракоподібні – 46 % (4 860 екз./м³). У незарослому біотопі переважали коловертки – 37,3 % (1 140 екз./м³), незначно їм поступалися веслоногі ракоподібні – 29,4 % (900 екз./м³). Чітко вираженого домінанта не було, проте в межах зарослого та незарослого біотопів за щільністю переважала коловертка *Lecane luna* – 18,6 % (1 980 екз./м³) і 19,6 % (600 екз./м³) відповідно. Біомаса літорального зоопланктону цієї станції склала (рис. 3): зарослий біотоп – 0,27 г/м³, незарослий – 0,14 г/м³. За біомасою в зарослому біотопі переважали веслоногі ракоподібні – 44,6 % (0,12 г/м³), у незарослому – черепашкові – 49,5 % (0,068 г/м³) та веслоногі ракоподібні – 39,2 % (0,054 г/м³). Домінантом у межах зарослого біотопу був *Macrocyclus albidus* (17,7 %, 0,048 г/м³). У незарослому біотопі домінанта важко визначити, оскільки переважали черепашкові ракоподібні та личинкові стадії веслоногих ракоподібних. Таким чином, ступінь розвитку зоопланктону за щільністю в межах зарослого біотопу низький, а незарослого – дуже низький. Ступінь розвитку зоопланктону за біомасою в межах обох біотопів характеризувався дуже низькими показниками. Подібні показники відповідають відмінному стану дуже чистих оліготрофних-олігомезотрофних вод.

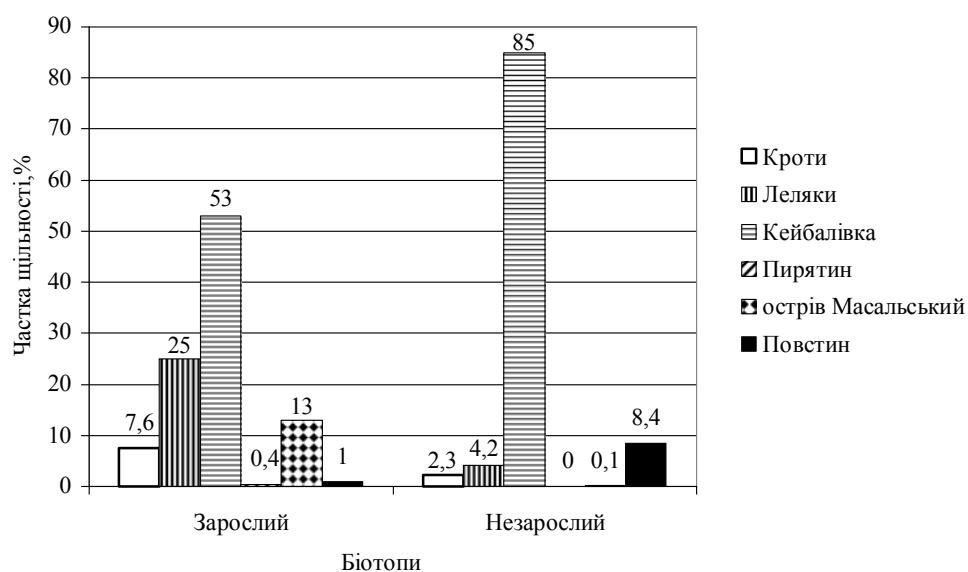


Рис. 2. Щільність зоопланктону зарослого та незарослого біотопів у межах шести базових станцій НПП «Пирятинський»

Станція № 2 поблизу с. Леляки. У фауністичному спектрі угруповання зарослого біотопу коловертки склали 28 % (5 видів) кількості видів зоопланктону (18 видів), гіллястовусі ракоподібні – 44 % (8), веслоногі ракоподібні – 28 % (5). У незарослому біотопі (9 видів) – відповідно 11 % (1 вид), 56 % (5) і 33 % (3). Індекси підтвердили низький рівень подібності видового складу різних біотопів: $J = 16$, $J_{дом.} = 0$. Щільність літорального зоопланктону цієї станції склала (див. рис. 2): зарослий біотоп – 34 840, незарослий – 540 екз./м³. У межах зарослого біотопу переважали веслоногі ракоподібні – 46,4 % (16 160 екз./м³). У незарослому біотопі, зоопланктон якого характеризувався дуже низькими кількісними показниками, переважали гіллястовусі ракоподібні – 66,7 % (360 екз./м³). Домінантом у межах зарослого біотопу був *Acroperus harpae* –

19,5 % щільності зоопланктону (6 800 екз./м³). У межах незарослого біотопу домінував за щільністю *Alona rectangula* – 33,3 % (180 екз./м³). Біомаса літорального зоопланктону цієї станції склала (див. рис. 3): зарослий біотоп – 1,360, незарослий – 0,013 г/м³. За біомасою у зарослому біотопі переважали черепашкові ракоподібні – 43,2 % (0,59 г/м³), у незарослому – гіллястовусі – 49,0 % (0,0064 г/м³) та веслоногі ракоподібні – 44,5 % (0,0058 г/м³). Для зарослого біотопу характерна мезодомінантність, коли декілька видів веслоногих ракоподібних мають приблизно однакову біомасу: *Macrocylops albidus* – 10 % (0,130 г/м³), *Acanthocyclops viridis* – 8 % (0,108 г/м³) і *Eucyclops serrulatus* – 7 % (0,101 г/м³). У незарослому біотопі вираженого домінанта не було. Ступінь розвитку зоопланктону за щільністю в межах зарослого біотопу був низький, незарослого – дуже низький. Ступінь розвитку зоопланктону за біомасою: зарослий – нижче середнього, незарослий – дуже низький. Подібні показники відповідають дуже доброму стану чистих мезотрофних вод.

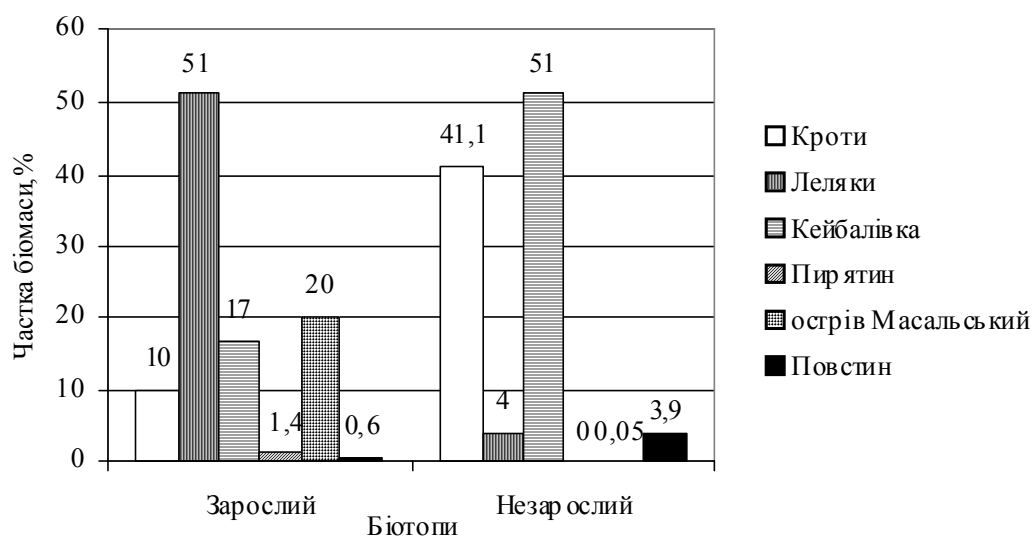


Рис. 3. Біомаса зоопланктону зарослого та незарослого біотопів у межах шести базових станцій НПП «Пирятинський»

Станція № 3 поблизу с. Кейбалівка. У фауністичному спектрі угруповання зарослого біотопу коловертки склали 29 % (5 видів) кількості видів зоопланктону (17 видів), гіллястовусі ракоподібні – 47 % (8), веслоногі ракоподібні – 24 % (4). У незарослому біотопі (8 видів) – відповідно 25 % (2 види), 38 % (3) і 38 % (3). Індекси підтвердили невисокий ступінь подібності видового складу різних біотопів: $J = 41$ і $J_{\text{дом.}} = 50$. Щільність літорального зоопланктону склала (див. рис. 2): зарослий біотоп – 74 080, незарослий – 10 880 екз./м³. За щільністю в межах зарослого біотопу переважали коловертки – 61,9 % (45 840 екз./м³). У незарослому біотопі, зоопланктон якого характеризувався значно нижчими показниками, переважали веслоногі ракоподібні – 37,7 % (4 100 екз./м³). Домінантом у межах зарослого біотопу була коловертка *Testudinella patina* – 60 % (44 520 екз./м³). У незарослому біотопі домінували коловертка *T. patina* – 27,5 % (3 000 екз./м³) і гіллястовусий рачок *Pleuroxus laevis* – 18,8 % (2 040 екз./м³). Для зарослого біотопу характерна олігодомінантність, для незарослого – мезодомінантність. Біомаса літорального зоопланктону цієї станції склала (див. рис. 3): зарослий біотоп – 0,465 г/м³, незарослий – 0,180 г/м³. За біомасою у зарослому біотопі переважали веслоногі

ракоподібні – 50,3 % (0,23 г/м³), у незарослому – гіллястовусі ракоподібні – 49,3 % (0,089 г/м³). У межах обох біотопів за біомасою домінував *P. laevis*: зарослий – 27,1 % (0,13 г/м³), незарослий – 33,8 % (0,061 г/м³). Ступінь розвитку зоопланктону за щільністю в межах зарослого біотопу був нижчий середнього, незарослого – низький. Ступінь розвитку зоопланктону за біомасою: зарослий – низький, незарослий – дуже низький. Подібні показники відповідають дуже доброму стану чистих мезотрофних вод.

Станція № 4 поблизу м. Пирятин. Необхідно відзначити, що це єдина станція, де вдалось виділити тільки зарослий біотоп. У фауністичному спектрі угруповання коловертки склали 50 % (1 вид) кількості видів (2 види), гіллястовусі ракоподібні – 50 % (1 вид), серед веслоногих ракоподібних наявні лише копеподитні личинкові стадії. Кількісні показники характеризувалися як дуже низькі [5]: щільність – 500 екз./м³, біомаса – 0,037 г/м³. Переважали черепашкові ракоподібні – 72,0 % (360 екз./м³) і 96,4 % (0,036 г/м³). Домінантів важко виділити, оскільки зоопланктон представлений лише двома видами. Ступінь розвитку зоопланктону за щільністю та біомасою дуже низький. Подібні показники відповідають відмінному стану дуже чистих оліготрофних-олігомезотрофних вод.

Станція № 5 поблизу о. Масальський. У фауністичному спектрі угруповання зарослого біотопу коловертки склали 40 % (6 видів) кількості видів зоопланктону (15 видів), гіллястовусі ракоподібні – 40 % (6 видів), веслоногі ракоподібні – 20 % (3 види). У незарослому біотопі відсутні статевозрілі представники всіх трьох груп зоопланктону, спостерігалися лише личинкові стадії *Cyclopoida* juv. Індекси підтвердили повну відсутність подібності: $J = 0$ і $J_{\text{дом.}} = 0$. Щільність літорального зоопланктону цієї станції складала (див. рис. 2): зарослий біотоп – 19 000 екз./м³, незарослий – 20 екз./м³. За щільністю в межах зарослого біотопу переважали веслоногі ракоподібні – 63,2 % (12 000 екз./м³). Домінант не виражений. Біомаса літорального зоопланктону цієї станції складала (див. рис. 3): зарослий біотоп – 0,64 г/м³, незарослий – 0,0002 г/м³. За біомасою в межах зарослого біотопу переважали гіллястовусі ракоподібні (рис. 3) – 49 % (0,31 г/м³). Чітко вираженим домінантом був *Sida crystallina* – 47 % (0,3 г/м³) сумарної біомаси зоопланктону. Ступінь розвитку зоопланктону за щільністю в межах зарослого біотопу низький, незарослого – дуже низький. Ступінь розвитку зоопланктону за біомасою: зарослий – низький, незарослий – дуже низький. Подібні показники відповідають відмінному стану дуже чистих оліготрофних-олігомезотрофних вод.

Станція № 6 поблизу с. Повстин. У фауністичному спектрі угруповання зарослого біотопу коловертки склали 50 % (4 види) кількості видів зоопланктону (8 видів), гіллястовусі ракоподібні – 38 % (3 види), веслоногі ракоподібні 12 % (1 вид). У незарослому біотопі коловертки склали 50 % (3 види) кількості зоопланктону (6 видів), гіллястовусі ракоподібні – 50 % (3 види), серед веслоногих ракоподібних наявні лише личинкові стадії. Індекси підтвердили невисоку подібність видового складу різних біотопів: $J = 31$ і $J_{\text{дом.}} = 100$. Щільність літорального зоопланктону цієї станції складала (див. рис. 2): зарослий біотоп – 1 340, незарослий – 1 200 екз./м³. За щільністю в межах зарослого біотопу незначно переважали коловертки – 34,3 % (460 екз./м³). У незарослому біотопі переважали веслоногі ракоподібні – 43,3 % (520 екз./м³). Домінантом у межах зарослого та незарослого біотопів – *Bosmina longirostris* – 22 % (300 екз./м³) і 28 % (300 екз./м³). Біомаса літорального зоопланктону складала (див. рис. 3): зарослий біотоп – 0,021, незарослий – 0,013 г/м³. За біомасою у зарослому біотопі переважали черепашкові ракоподібні – 47,5 % (0,010 г/м³), у незарослому – гіллястовусі ракоподібні – 44,4 % (0,006 г/м³). Виражених домінантів за біомасою не виділили, оскільки показники її в окремих видів дуже низькі. Ступінь розвитку зоопланктону за

щільністю та біомасою дуже низький у межах обох біотопів. Подібні показники відповідають відмінному стану дуже чистих оліготрофних-олігомезотрофних вод.

Висновки

За фауністичним спектром угруповання (46 видів) переважали представники роторно-кладоцерного комплексу (коловертки – 19 видів, гіллястовусі – 19 і веслоногі ракоподібні – 8 видів).

Порівняльний аналіз видового складу зоопланктону різних біотопів підтвердив для майже всіх станцій низький рівень подібності між зарослим і незарослим біотопами – $J = 0-41$. Виняток становила тільки станція в околицях с. Кроти ($J = 69$), що можна пояснити розміщенням біотопів на близькій відстані один від одного.

Щільність і біомаса дуже низькі (менше 5 000 екз./м³ і менше 0,3 г/м³) чи низькі (5 000–50 000 екз./м³ і 0,3–1,0 г/м³) для різних біотопів майже всіх станцій. Показники розвитку зоопланктону, нижчі за середні (51 000–250 000 екз./м³ і 1,1–5,0 г/м³), характерні для зарослих біотопів станції в околицях с. Кейбалівка (74 080 екз./м³), біомаси в межах зарослого біотопу с. Лесяки (1,36 г/м³).

Аналіз літорального зоопланктону дає підстави стверджувати, що вода в межах різних біотопів більшості досліджених станцій характеризується відмінним або добрим станом, за ступенем чистоти – дуже чиста або чиста, за трофістю належить до оліготрофних, олігомезотрофних або мезотрофних водойм.

Бібліографічні посилання

1. **Жадин В. Н.** Методы гидробиологического исследования. – М. : Высшая школа, 1960. – 192 с.
2. **Кутикова Л. А.** Коловертки фауны СССР. – Л. : Наука, 1970. – 744 с.
3. **Мануйлова Е. Ф.** Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. – М.-Л. : Наука, 1964. – 327 с.
4. **Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод** / О. М. Арсан, О. А. Давидов, Т. М. Дьяченко та ін. – К. : ЛОГОС, 2006. – 408 с.
5. **Монченко В. І.** Щелепнороті циклоподібні, циклопи / Фауна України. – Т. 27, вип. 3. – К. : Наукова думка, 1974. – 450 с.
6. **Оцінка** якості води річки Удай у межах національного природного парку «Пирятинський» / М. В. Сидоренко, Р. С. Світін, В. Б. Катрій, А. В. Подобайло // Роль національного природного парку «Пирятинський» в природно-заповідній та екологічній мережах Полтавщини: Матер. Вуєкр. екол. наук.-практ. конф. – К. : Просвіта, 2011. – С. 57–62.
7. **Песенко Ю. А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М. : Наука, 1982. – 287 с.
8. **Шевчик В. Л.** Наукове обґрунтування створення Національного природного парку «Пирятинський» / В. Л. Шевчик, А. В. Подобайло, О. О. Сенчило. – К., 2009. – 23 с.
9. **Bio-survey** of Plankton as indicators of water quality for recreational activities in Calabar River, Nigeria / E. C. Uttah, C. Uttah, P. A. Akpan et al. // J. Appl. Sci. Environ. Manage. – 2008. – Vol. 12, N 2. – P. 35–42.
10. **Ceirans A.** Zooplankton indicators of trophy in Latvian lakes // Acta Universitatis Latviensis. – 2007. – Vol. 723. – P. 61–69.
11. **Lake ecosystems** health assessment: Indicators and methods / Xu Fu-Liu, Tao Shu, R. W. Dawson et al. // Wat. Res. – 2001. – Vol. 35, N 13. – P. 3157–3167.
12. **Lougheed V. L.** Development and use of a zooplankton index of wetland quality in the Laurentian Great Lakes basin / V. L. Lougheed, Chow-Fraser // Ecological Applications. – 2002. – Vol. 12, N 2. – P. 474–486.

13. **Monitoring** water quality using zooplankton organisms as bioindicators at the Dubica fish farm, Serbia / Z. Dulic, V. Mitrovic-Tutundzic, Z. Marcovic, I. Zivic // Arch. Biol. Sci. – 2006. – Vol. 58 (4). – P. 245–248.
14. **Nikleka E.** Zooplankton species as biological indicators of the water of Bovilla reservoir / E. Nikleka, S. Shumka, S. Mali // Natura Montenegrina, Podgorica. – 2006. – Vol. 7, N 2. – P. 253–259.
15. **Nogueira M. G.** Zooplankton assemblages (Copepoda and Cladocera) in a cascade of reservoirs of a large tropical river (SE Brazil) / M. G. Nogueira, P. C. R. Oliveira, Y. Tenorio de Britto // Limnetica. – 2008. – Vol. 27, N 1. – P. 151–170.
16. **Paturej E.** A zooplankton-based study of coastal lakes // Baltic Coastal Zone. – 2009. – N 13. – P. 25–32.
17. **Shayestehfar A.** Environmental factor effects on the seasonally changes of zooplankton density in Parishan Lake (Khajoo Spring site), Iran / A. Shayestehfar, M. Noori, F. Shirazi // Asian J. Exp. Biol. Sci. – 2010. – Vol. 1, N 4. – P. 840–844.
18. **Study of Zooplankton Diversity of Nira Left Bank Canal Shardanagar Tal Baramati dist Pune with Reference to Physico Chemical Parameters** / U. S. Ghantaloo, J. P. Sarwade, A. F. Gaikwad, S. M. Kamble // Recent Researchin Science and Technology. – 2011. – Vol. 3, N 3. – P. 125–128.

Надійшла до редколегії 23.12.2011

УДК 544.075.8

Д. В. Щур¹, З. А. Матисіна², С. Ю. Загинайченко¹, Н. П. Боцьва², О. В. Єліна²

¹Інститут проблем матеріалознавства НАН України ім. І. М. Францевича

²Дніпропетровський національний університет ім. Олеса Гончара

ФУЛЕРЕНИ: ПЕРСПЕКТИВИ ПРАКТИЧНОГО ЗАСТОСУВАННЯ В МЕДИЦИНІ, БІОЛОГІЇ ТА ЕКОЛОГІЇ

Узагальнено результати власних досліджень і дані наукової літератури останнього десятиліття про властивості фулеренів і вуглецевих нанотрубок. Хімічна стабільність структури та низька токсичність фулеренів визначають їх застосування у медичній хімії, фармакології, косметології. Завдяки механічній міцності нанотрубки стали основою екологічно чистих конструкційних і захисних матеріалів. На основі фулериту C_{60} можна отримати матрицю, що дозволяє накопичувати до 7,7 мас. % водню з утворенням гідрофулериту $C_{60}H_{60}$. Застосування фулеренів для накопичення та збереження водню перспективне для розвитку екологічно чистої водневої енергетики.

Д. В. Щур¹, З. А. Матисіна², С. Ю. Загинайченко¹, Н. П. Боцьва², Е. В. Еліна²

¹Інститут проблем матеріалознавства НАН України ім. І. М. Францевича

²Дніпропетровський національний університет ім. Олеса Гончара

FULLERENES: PROSPECTS OF PRACTICAL USE IN MEDICINE, BIOLOGY AND ECOLOGY

Обобщены результаты собственных исследований и данные научной литературы последнего десятилетия о свойствах фуллеренов и углеродных нанотрубок. Химическая стабильность структуры и низкая токсичность фуллеренов определяют их использование в медицинской химии, фармакологии, косметологии. Благодаря механической прочности нанотрубки стали основой экологически чистых конструкционных и защитных материалов. На основе фуллерита C_{60} можно получить матрицу, которая позволяет накапливать до 7,7 мас. % водорода с образованием гидрофуллерита $C_{60}H_{60}$. Использование фуллеренов для накопления и хранения водорода расширяет перспективы развития экологически чистой водородной энергетики.

D. V. Schur¹, Z. A. Matysina², S. Y. Zaginichenko¹, N. P. Botsva², O. V. Elina²

¹Frantsevich Institute for Problems of Materials Science

²Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

FULLERENES: PROSPECTS OF USING IN MEDICINE, BIOLOGY AND ECOLOGY

Results of our own research and academic literature data on the properties of fullerenes and carbon nanotubes are analysed and summarized. Chemical stability of the structure and low toxicity of fullerenes determine their usage in medical chemistry, pharmacology and cosmetology. Due to its mechanical strength the nanotubes have become the basis of clean construction and barrier materials. It is shown that a matrix based on fullerite C_{60} can be obtained. It allows to store up to 7.7 wt. % hydrogen with formation of hydrofullerite $C_{60}H_{60}$. The usage of fullerenes for accumulation and storage of hydrogen enhances the prospects of clean hydrogen energy development.

Вступ

Фулерени – нова алотропна форма вуглецю, знайдена Г. Крото, Р. Керлом і Р. Смоллі у 1985 році. Відкриття, за яке вченим присуджена Нобелівська премія 1996 року, стало початком нового наукового напрямку – фулеренового матеріалознавства – та поштовхом до масштабних досліджень властивостей нових матеріалів і можливостей їх застосування у різних галузях науки, техніки та виробництва. Щороку у світі реєструється понад 100 патентів, видається багато книг і статей [2; 6–8; 11–13; 15; 38; 42; 45], у яких описано методи отримання, структуру та властивості фулеренів та їх похідних, напрями та переваги їх практичного застосування.

Припущення, що низка неідентифікованих смуг у спектрі оптичного поглинання та розсіювання міжзіркового пилу зумовлена саме фулеренами, дозволяє отримати додаткові відомості про еволюцію Всесвіту. Виявлення фулеренів у природних мінералах має велике значення для розвитку науки про Землю. Унікальні фізичні та хімічні властивості вуглецевих наноструктурних матеріалів відкривають принципово нові можливості їх застосування у медицині, фармакології, екології.

Дані, отримані у різних країнах різними дослідниками, є різнорідними, дещо суперечливими. Аналіз і узагальнення результатів власних досліджень і даних наукової літератури останнього десятиліття про властивості фулеренів і вуглецевих нанотрубок, проведений у статті, дозволить чіткіше визначити перспективи застосування вуглецевих наноматеріалів.

Матеріал і методи досліджень

Фулерен – сферичний або сфероїдальний молекулярний комплекс із 60 та більше атомів вуглецю (рис. 1а, б, в). Сукупність таких комплексів може сформуватися в молекулярний кристал – фулерит із прямокутною кубічною (ПК), об'ємноцентрованою кубічною (ОЦК) або гранецентрованою кубічною (ГЦК) кристалічною ґраткою.

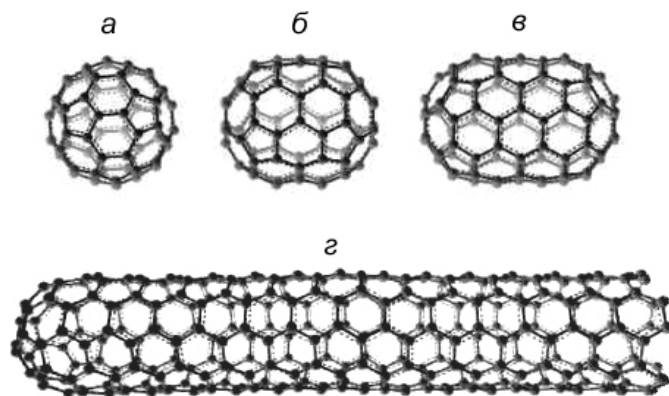


Рис. 1. Фулерени та вуглецева нанотрубка: а – C_{60} , б – C_{72} , в – C_{84} , г – вуглецева нанотрубка

Оболонка фулерена C_{60} складається з 12 п'ятикутних молекул з атомів вуглецю та 20 шестикутних порожнин, подібних міжвузлям в атомарному кристалі, в яких можуть розміщуватися, наприклад, атоми гідрогену по три в кожній (рис. 2).

Зі збільшенням кількості атомів вуглецю у фулереновій молекулі збільшується одна з її осей, і у такому процесі фулерен може переформуватися на вуглецеву нанотрубку (рис. 1г). Довжина нанотрубки (1–50 мкм) може на порядки перевищувати діаметр (1–2 нм), кінці можуть бути як відкритими, так і закритими, а форма – як пря-

мою, так і вигнутою. Фулерени та нанотрубки формуються одно-, двох- або багатостінними. Так, наприклад, у молекулі C_{560} може міститись молекула C_{240} , а в останній – фулерен C_{60} . Вуглецеві нанотрубки займають проміжне положення між фулереновою молекулою та графеном. Саме це зумовлює їх особливості [6–8; 15; 38; 42; 45].

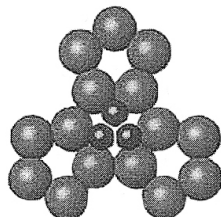


Рис. 2. Розташування трьох атомів гідрогену над шестигуною порожниною у молекулі фулерена

Зв'язок між атомами вуглецю у фулереновій молекулі здійснюється електронами. Залежно від термодинамічних умов зв'язок між одними і тими ж атомами вуглецю може бути одинарним або подвійним. При зміні зовнішніх умов (температура, тиск) у п'ятиатомній вуглецевій молекулі фулерена кількість одинарних і подвійних зв'язків може змінюватися (рис. 3). Це, у свою чергу, стимулює фазові переходи у фулериті: за низьких температур у п'ятиатомних молекулах існують два подвійні зв'язки, із таких фулеренів формується фулерит із ПК ґраткою; із підвищенням температури, коли у п'ятиатомній молекулі залишається один подвійний зв'язок, фулерени утворюють фулерит з ОЦК ґраткою; за достатньо високих температур усі зв'язки у п'ятиатомній молекулі стають одинарними, і фулерит набуває ГЦК структури.

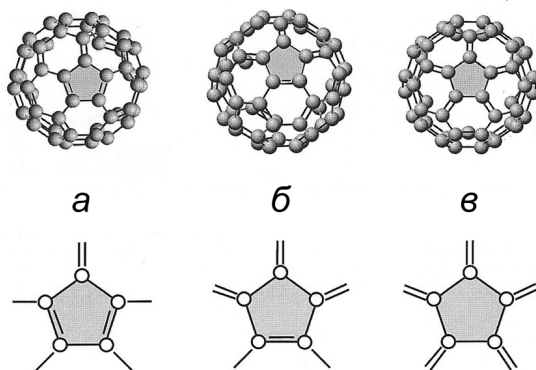


Рис. 3. Фулерени C_{60} із різною кількістю подвійних зв'язків у п'ятиатомних молекулах:
а – два подвійні зв'язки, *б* – один подвійний зв'язок, *в* – усі зв'язки одинарні

Фулерени та нанотрубки мають унікальні фізичні та хімічні властивості, які протягом останнього десятиліття інтенсивно вивчаються з метою розширення сфери практичного застосування даних матеріалів [2; 12; 14; 30; 43; 45].

Результати та їх обговорення

Хімічна стабільність структури та низька токсичність фулеренів, нанотрубок та їх похідних стимулюють роботи в галузі медичної хімії, фармакології, косметології та дозволяють перейти до нових технологій [17; 19; 24; 26; 29; 35–37; 44].

На основі фулеренів розробляються високоефективні сорбенти для стаціонарних захисних систем медичного призначення, сорбенти у біологічно активних середовищах, препарати – «пастки» для радіонуклідів, каталізatori реакцій за участю синглетного кисню, а також матеріали для ефективного діалізу, оксиметрії та фотодинамічної терапії. Окремо необхідно відзначити засоби швидкого виведення з організму отруйних речовин, зокрема у польових умовах [10; 25; 27; 28; 34; 41].

На базі фармацевтичних фірм США, Канади, Японії та Північної Кореї ще у 2000 році створено консорціум для розробки на основі фулеренів нових сполук із керованою фармакокінетикою для застосування у терапії. Знайдено умови синтезу антибактеріальних, антигрибкових і противірусних препаратів [20; 39].

Обговорюється ідея створення протиракових медичних препаратів на основі водорозчинних ендоедральних сполук фулеренів із радіоактивними ізотопами – молекул фулеренів, усередині яких розміщений один або більше атомів іншого елемента.

Застосування фулеренів і нанотрубок у медицині ускладнюється їх гідрофобністю. Однак їх функціоналізація з перетворенням на позитивно заряджений комплекс дозволяє керувати розчинністю у рідинах і створювати водорозчинні нетоксичні сполуки фулеренів, які можна вводити в організм людини та доставляти з кров'ю до органа, якому необхідний терапевтичний вплив. Приєднання до зарядженого комплексу аніонів Cl , Br , I , CH_3COO , NO_3 , SO_4 , SO_3 та інших кислотних залишків неорганічних кислот надає комплексу гідрофільних властивостей. При необхідності розчинення нанотрубок в органічних розчинниках або збільшення розчинності фулеренів у них до створених електропозитивних комплексів приєднують ClO_4 , BF_4 , PF_6 , $(CF_3SO_2)N$ та інші іони. Однак функціоналізація та наступна модифікація як фулеренів, так і нанотрубок може зумовити втрату їх індивідуальних властивостей і створення нових сполук, які за хімічними властивостями відрізняються (інколи суттєво) від своїх попередників.

Одним із методів синтезу гідрофільних похідних фулерена для створення біологічно активних речовин для застосування у біології та медицині є введення гідроксильних груп і утворення фулеренолів або фулеронів, які містять до 26 груп OH , а також, імовірно, оксигенові містки, подібні до тих, які спостерігаються в оксидах. Такі сполуки добре розчиняються у воді [46].

Вода із вбудованими фулеренами нейтралізує вільні радикали, тобто є антиоксидантом, у багато разів ефективнішим за звичайні антиоксиданти, оскільки діє на весь організм. Завдяки значній концентрації вуглецю фулерени можуть функціонувати як стимулювальні антиоксиданти, які підтримують активність нейронів головного мозку, допомагають при лікуванні розсіяного склерозу [16; 18; 23; 40; 48].

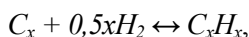
Установлено [1; 5], що здавна відомі лікувальні властивості мінералу шунгіту, аналога якого не існує, зумовлені наявністю у кристалі фулеренів. У Росії та Україні пробують застосовувати шунгітову воду при лікуванні захворювань шкіри та в косметології. У Японії фулеренові складові використовуються в косметології з 2005 року.

Унікальні механічні властивості вуглецевих наноматеріалів дозволяють на порядок збільшити термін використання протезів у травматології та ортопедії та поліпшити їх зносостійкість [3; 4].

За механічними властивостями нанотрубки вигідно відрізняються від інших вуглецевих матеріалів. Теоретичні розрахунки показують значну міцність на розрив і високе значення модуля Юнга – визначають і галузі застосування нанотрубок в екології [42]. Вуглецеві та полімерні волокна, модифіковані нанотрубками, є основою нових конструкційних і тканих матеріалів спеціального призначення: стрічок, полотен,

надміцних ниток тощо. Легкі радіозахисні та ущільнювальні матеріали на основі графітів, модифікованих фулеренами, використовуються при виготовленні засобів індивідуального захисту нового покоління, а також мікрозондів для забору проб. Високоєфективні каталізatori, покриття та захисні матеріали з підвищеною адгезією та вологозахисними властивостями на основі нанотрубок дозволяють зміцнити і стабілізувати полімери та перейти до низки екологічно чистих технологій у різних галузях хімічної промисловості [2; 8; 10; 28].

Актуальне для розвитку екологічно чистої енергетики застосування фулеренів для накопичення та збереження водню. Теоретично перспектива створення нових матеріалів уже обґрунтована та є оптимістичною [6; 9; 21; 22; 31–33; 47]. У разі розміщення над кожною шестикутною порожниною у фулерені C_{60} по три атоми водню (рис. 2) (що є повністю ймовірним) існує можливість на основі таких матеріалів отримати матрицю, що дозволить накопичувати до 7,7 мас. % водню з утворенням гідрофулериту $C_{60}H_{60}$. Розробка технології реверсивного та повного проведення реакції:



де $x = 60, 72, 84$, з урахуванням будови та властивостей системи дозволила б використати фулерени як системи накопичення водню у багатьох галузях техніки та технологій. Відсутність матеріалів такого класу стримує широке використання водню як палива та енергоносія.

Висновки

Аналіз даних наукової літератури останнього десятиліття показав суттєве розширення сфери практичного застосування фулеренів і нанотрубок.

Хімічна стабільність структури та низька токсичність фулеренів та їх похідних дозволили перейти до нових технологій у сфері медичної хімії, фармакології та косметології, створити на базі вуглецевих наноматеріалів високоефективні сорбенти, стимулювальні антиоксиданти, а також противірусні та протиракові препарати.

Механічна міцність нанотрубок і волокон, модифікованих фулеренами, визначила застосування нових конструкційних матеріалів при виготовленні засобів індивідуального захисту, а захисні матеріали на основі фулеренів стали основою екологічно чистих технологій у хімічній промисловості.

Застосування фулеренів для накопичення та збереження водню розширює перспективи розвитку екологічно чистої водневої енергетики.

Поширення фулеренових матеріалів сьогодні дещо стримується їх високою вартістю, яка складається із трудомісткості отримання фулеренової суміші та виділення з неї окремих компонентів. Але перспективи вуглецевих наноматеріалів оптимістичні. Актуальним є завдання розробки технологій виготовлення фулеренових матеріалів із заздалегідь визначеними властивостями.

Бібліографічні посилання

1. **Ветров С. И.** Шунгит – российский минерал здоровья / С. И. Ветров, Н. И. Ленкова, М. Е. Харчевников. – М. : Москва, 2010. – 47 с.
2. **Витязь П. А.** Фуллеренсодержащие структуры для практических приложений / П. А. Витязь, С. А. Жданок, Э. М. Шпилевский // Углеродные наноструктуры. – Минск : Ин-т тепло- и массообмена НАН Беларуси, 2006. – С. 3–15.
3. **Возможности** использования материалов с фуллереновым покрытием в эндопротезах суставов / В. В. Лашнева, Ю. Г. Ткаченко, Д. В. Щур, Л. А. Матвеева // Фуллерены и фуллеренопо-

добные структуры в конденсированных средах: Тез. докл. II Междунар. симпоз. – Минск : Технопринт, 2002. – С. 202–203.

4. **Износостойкость** фуллеренового покрытия C_{60} в модельной жидкости организма / В. В. Лашнева, В. А. Дубок, Ю. Г. Ткаченко, Л. А. Матвеева // Водородное материаловедение и химия углеродных наноматериалов. – К. : АНУ, 2005. – С. 802–803.
5. **Калинин Ю. К.** Экологический потенциал шунгита // Шунгит и безопасность жизнедеятельности человека. Матер. I Всеросс. научно-практ. конф. – Петрозаводск, 2007. – С. 5–10.
6. **Матысина З. А.** Водород и твердофазные превращения в металлах, сплавах и фуллеритах / З. А. Матысина, Д. В. Щур. – Днепропетровск : Наука и образование, 2002. – 420 с.
7. **Матысина З. А.** Углеродные наноматериалы и фазовые превращения в них / З. А. Матысина, Д. А. Щур, С. Ю. Загинайченко. – Днепропетровск : Наука и образование, 2007. – 678 с.
8. **Нанонауки** и нанотехнологии: современные достижения, перспективы, проблемы и задачи развития / Н. А. Азаренков, В. Д. Орлов, Н. И. Слипченко и др. // Физическая инженерия поверхности. – 2005. – Т. 3, № 1–2. – С. 127–146.
9. **Тарасов Б. П.** Водородосодержащие углеродные наноструктуры: синтез и свойства / Б. П. Тарасов, Н. Г. Гольдшлегер, А. П. Моравский // Усп. химии. – 2001. – Т. 70, № 2. – С. 149–166.
10. **Фуллереновые** микрокристаллы как адсорбенты химических соединений / В. И. Березкин, И. В. Викторовский, А. Я. Вуль и др. // ФТП. – 2003. – Т. 37, вып. 7. – С. 802–810.
11. **Фуллерены** / Л. Н. Сидоров, М. А. Юровская и др. – М. : Экзамен, 2005. – 688 с.
12. **Фуллерены** – основа материалов будущего / В. И. Трефилов, Д. В. Щур, Б. П. Тарасов и др. – К. : АДЕФ, 2001. – 408 с.
13. **Шимановский Н. Л.** Нанотехнологии в современной фармакологии // Межд. мед. журн. – 2009. – Т. 15, № 1. – С. 131–135.
14. **Шпилевский Э. М.** Современные методы и технологии создания и обработки материалов / Э. М. Шпилевский, С. А. Жданок. – Минск : Экоперспектива, 2007. – Т. 1. – С. 9–16.
15. **Щур Д. В.** Наноструктурные модификации углерода / Д. В. Щур, Ю. М. Шульга, С. Ю. Загинайченко // Неорганическое материаловедение. Основы науки о материалах. – К. : Наукова думка, 2009. – С. 437–458.
16. **Andrievsky G. V.** Hydrated C_{60} fullerenes as versatile bio-antioxidants, which in biological systems regulate free-radical processes by the "wise" manner / G. V. Andrievsky, I. S. Burenin // Nano Conference. – St. Gallen, Switzerland, 2004. – Abs. 261.
17. **Andrievsky G. V.** Is C_{60} fullerene molecule toxic? / G. V. Andrievsky, V. K. Klochov, L. I. Derevyanchenko // Full. Nanotub. Carb. Nanostruct. – 2005. – Vol. 13, N 4. – P. 363–376.
18. **Avdeev M. V.** Structural features of molecular-colloidal solutions of C_{60} fullerenes in water by small-angle neutron scattering / M. V. Avdeev, A. A. Khokhryakov, T. V. Tropin // Langmuir. – 2004. – Vol. 20. – P. 4363–4368.
19. **Biologically** effective fullerene (C_{60}) derivative with superoxide dismutase mimetic properties / S. S. Ali, J. I. Hardt, K. L. Quick et al. // Free Radical Biology and Medicine. – 2004. – Vol. 37, N 8. – P. 1191–1202.
20. **Bosi S.** Antimycobacterial activity of ionic fullerene derivatives / S. Bosi, T. Da Ros, S. Castaliano // Bioorg. Med. Chem. Lett. – 2000. – Vol. 10. – P. 1043–1045.
21. **Carbon** nanomaterials in clean energy hydrogen systems / B. Baranowski, S. Y. Zaginaichenko, D. V. Schur et al. – Netherlands, Dordrecht: Springer, 2008. – 907 p.
22. **Carbon** nanomaterials in clean energy hydrogen systems – II / S. Y. Zaginaichenko, D. V. Schur, V. V. Skorokhod et al. – Netherlands, Dordrecht: Springer, 2011. – 540 p.
23. **Carboxyfullerenes** as neuroprotective agents / L. L. Dugan, D. M. Turetsky, C. Du et al. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1997. – Vol. 94. – P. 9434–9439.
24. **Comparative** pulmonary toxicity assessments of C_{60} water suspensions in rats: Few differences in fullerene toxicity *in vivo* in contrast to *in vitro* profiles / C. M. Sayes, A. A. Marchione, K. L. Reed et al. // Nano Lett. – 2007. – Vol. 7, N 8. – P. 2399–2406.
25. **Evaluation** of the fullerene compound DF-1 as a radiation protector / A. P. Brown, E. J. Chang, M. E. Urlick et al. // Radiation Oncology. – 2010. – Vol. 5. – P. 34–37.

26. **Fullerene** derivatives: An attractive tool for biological applications / S. Bosi, T. Da Ros, G. Spalluto, M. Prato // *Eur. J. Med. Chem.* – 2003. – Vol. 38, N 11–12. – P. 913–923.
27. **Fullerene** nanomaterials inhibit the allergic response / J. J. Ryan, H. R. Bateman, A. Stover et al. // *J. Immunology.* – 2007. – Vol. 179. – P. 665–672.
28. **Fullerenes** as a new class of radioprotectors / H. S. Lin, T. S. Lin, R. S. Lai et al. // *Int. J. Radiat. Biol.* – 2001. – Vol. 77, N 2. – P. 235–239.
29. **Fullerenes** for applications in biology / P. Anikumar, F. Lu, L. Cao et al. // *Curr. Med. Chem.* – 2011. – Vol. 18, N 14. – P. 2045–2059.
30. **Fullerenes**: from carbon to nanomedicine / P. Chawla, V. Chawla, R. Maheshwari et al. // *Mini. Rev. Med. Chem.* – 2010. – Vol. 19, N 8. – P. 662–667.
31. **Hircher M.** Hydrogen storage in carbon nanotubes / M. Hircher, M. Becher // *J. Nanosci. Nanotechn.* – 2003. – Vol. 3, N 1/2. – P. 3–17.
32. **Hydrogen** in fullerites / D. V. Schur, B. P. Tarasov, Y. M. Shulga et al. // *Carbon.* – 2003. – Vol. 41, N 7. – P. 1331–1342.
33. **Hydrogen** materials science and chemistry of carbon nanomaterials / D. V. Schur, S. Y. Zaginai-chenko et al. – K. : AHEU, 2009. – 1168 p.
34. **In vivo** radioprotection by the fullerene nanoparticle DF-1 as assessed in a zebrafish model / B. Daroczi, G. Kari et al. // *Clin. Cancer. Res.* – 2006. – Vol. 12, N 3. – P. 7086–7091.
35. **Krokosz A.** Fullerene in biology // *Postepy Biochem.* – 2007. – Vol. 53, N 1. – P. 91–96.
36. **Lens M.** Recent progresses in application of fullerenes in cosmetics // *Recent Pat. Biotechnol.* – 2011. – Vol. 5, N 2. – P. 67–73.
37. **Medical** applications of fullerenes / R. Bakry, R. V. Vallant, M. Najamul-Haq et al. // *Int. J. Nano-medicine.* – 2007. – Vol. 2, N 4. – P. 639–649.
38. **Melinon P.** From small fullerenes to superlattices: Science and applications / P. Melinon, B. Masenelli. – Stanford : Pan Stanford Publishing, 2012. – 350 p.
39. **Piotrovsky L. B.** Fullerenes and viruses / L. B. Piotrovsky, O. I. Kiselev // *Full. Nanotub. Carb. Nanostruct.* – 2004. – Vol. 12, N 1–2. – P. 397–403.
40. **Reversal** of axonal loss and disability in a mouse model of progressive multiple sclerosis / A. S. Basso, D. Frenkel, F. J. Quitana et al. // *J. Clin. Invest.* – 2008. – Vol. 118, N 4. – P. 1532–1543.
41. **Safety** evaluation of highly purified fullerenes (HPFs) based on screening of eye and skin damage / H. Aoshima, Y. Saitoh, S. Ito et al. // *J. Toxicol. Sci.* – 2009. – Vol. 34, N 5. – P. 555–562.
42. **Saito R.** Physical properties of carbon nanotubes / R. Saito, G. Dresselhaus, M. S. Dresselhaus. – London : Imperial College Press, 2009. – 258 p.
43. **Synthesis**, structure and biological activity of nitroxide malonate mechanofullerenes / A.T. Gubaidullin, I. I. Faingold et al. // *Org. Biomol. Chem.* – 2007. – Vol. 5. – P. 976–981.
44. **Tagmatarchis N.** Fullerenes in medical chemistry and their biological applications / N. Tagmatarchis, H. Shinohara // *Mini. Rev. Med. Chem.* – 2001. – Vol. 1, N 4. – P. 339–348.
45. **Tagmatarchis N.** Advances in carbon nanomaterials: Science and applications. – Stanford : Pan Stanford Publishing, 2011. – 400 p.
46. **Tissue-protective** effects of fulleranol $C_{60}(OH)_{24}$ and amifostine in irradiated rats / S. Trajkovic, S. Dobric, V. Jacevic et al. // *Colloids Surf. Biointerfaces.* – 2007. – Vol. 58, N 1. – P. 39–43.
47. **The prospects** using of carbon nanomaterials as hydrogen storage systems / D. V. Schur, S. Y. Zaginai-chenko, Y. M. Shul'ga et al. // *Int. J. of Hydrogen Energy.* – 2002. – Vol. 27. – P. 1063–1069.
48. **Weiner H. L.** A shift from adaptive to innate immunity: A potential mechanism of disease progression in multiple sclerosis // *J. Neurology.* – 2008. – Vol. 255, Suppl. 1. – P. 3–11.

Надійшла до редколегії 12.02.2012

ЗМІСТ

Бригадиренко В. В., Фали Л. І., Якимець К. Г. Різноманіття угруповань герпетобію балки Тунельна м. Дніпропетровськ	3
Воробей Є. С., Воронкова О. С., Вінніков А. І. Бактеріальні біоплівки. Quorum Sensing – «відчуття кворуму» у бактерій в біоплівках	12
Демченко В. О. Багаторічна динаміка уловів риби в Азовському морі за умов гідроекологічних змін	22
Джуртубаєв Ю. М., Джуртубаєв М. М. Макрозообентос придунайського оз. Кривое в умовах антропогенного впливу	27
Карбовська В. М., Костіков І. Ю. <i>Chlorella sphaerica</i> та її місце у системі роду <i>Diplosphaera</i> (Chlorophyta, Trebouxiophyceae)	34
Коба В. П. Мониторинг хромосомних аберацій в природних популяціях <i>Pinus pallasiana</i>	43
Корольов О. В., Бригадиренко В. В. Трофічні зв'язки <i>Pterostichus melanarius</i> (Coleoptera, Carabidae) із домінуючими видами безхребетних лісових екосистем степового Придніпров'я	48
Крисенко О. В., Скляр Т. В., Вінніков А. І., Прищеп М. В. Вплив іонів важких металів і цинкового комплексу на динаміку росту бактерій роду <i>Pseudomonas</i>	55
Легета У. В., Гаврилюк Д. Г. Сезонна динаміка кисневого режиму лотичної екосистеми (на прикладі р. Малий Сірет)	60
Назаренко Н. Н., Дидур О. А. Ценоморфы естественных лиственных лесов северной степи Украины	66
Приймак О. П. Фітотоксичний вплив SO_2 , NO_2 та іонів свинцю на вегетативні органи декоративних рослин	78
Симчук А. П., Івашов А. В. Генетика екосистем: расширенный фенотип и проблема его наследуемости	84
Скворцова Д. В., Трохименко Г. Г. Використання мікробіологічного препарату «Тамір» для очищення комунально-побутових стічних вод	92
Скляр В. Г. Морфологічні параметри дрібного підросту клена гостролистого в лісах Новгород-Сіверського Полісся	100
Столбунов І. А. Ихтиофауна водохранилищ Центрального В'єтнама	107
Столбунов І. А. Морфофункціональні та поведінкові розбіжності деяких тропічних карпових видів риб (Cyprinidae) із різноманітних місцевостей	112
Столбунов І. А., Шляпкин І. В. Суточна динаміка видового різноманіття і щільності скоплень риб в прибережній зоні водохранилища Кам Лам і його притока Суои Кок (В'єтнам)	119
Столбунова В. Н. Распределение зоопланктона в поверхностном слое Шекснинского водохранилища	124
Трохимець В. М., Сидоренко М. В., Подобайло А. В. Літоральний зоопланктон р. Удай у районі Національного природного парку «Пирятинський»	131
Щур Д. В., Матисіна З. А., Загинайченко С. Ю., Боцьва Н. П., Єліна О. В. Фулерени: перспективи практичного застосування в медицині, біології та екології	139
ЗМІСТ	146

**ВІСНИК ДНІПРОПЕТРОВСЬКОГО
УНІВЕРСИТЕТУ**

Біологія. Екологія

Заснований у 1993 р.

Випуск 20 том 1

Українською, російською та англійською мовами

Свідоцтво державної реєстрації серія КВ № 7898 від 17.09.2003 р.

Редактор В. Д. Маловик
Технічний редактор В. А. Усенко
Коректор В. Д. Маловик
Оригінал-макет виготовив В. В. Бригадиренко

Підписано до друку 12.04.2012. Формат 70×108 ¹/₁₆. Папір друкарський. Друк плоский.
Ум. друк. арк. 12,95. Ум. фарбовідб. 12,95. Обл.-вид. арк. 14,0. Тираж 100 пр. Вид. № 1737.
Замовлене

Свідоцтво державної реєстрації № ДК – 289 від 21.12.2000 р.

Видавництво Дніпропетровського університету,
пр. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, 49010
Друкарня ДНУ, вул. Наукова, 5, м. Дніпропетровськ, 49050

*Друкується за рішенням вченої ради
Дніпропетровського національного університету ім. Олеся Гончара
згідно з планом видань на 2012 рік*

Редакційна колегія:

д-р біол. наук, проф. О. Є. Пахомов (відп. редактор); канд. біол. наук, доц. В. В. Бригадиренко (відп. секретар); чл.-кор. НАНУ, д-р біол. наук, проф. А. П. Травлеєв; д-р біол. наук, проф. Н. А. Білова; д-р біол. наук, проф. О. М. Вінниченко; д-р біол. наук, проф. А. І. Вінніков; канд. біол. наук, доц. В. Я. Гассо; д-р біол. наук, проф. Ю. І. Грицан; д-р біол. наук, проф. А. І. Дворецький; д-р біол. наук, проф. Л. Г. Долгова; д-р біол. наук, проф. В. М. Зверковський; канд. біол. наук, ст. н. с. А. Ф. Кулик; д-р біол. наук, проф. В. П. Ляшенко; д-р біол. наук, проф. Ю. В. Лихолат; канд. біол. наук, проф. О. Б. Мурзін; д-р біол. наук, проф. Л. П. Мицик; д-р біол. наук, проф. Г. О. Ушакова; канд. с.-г. наук, доц. О. В. Федоненко; д-р біол. наук, проф. Н. М. Цветкова; д-р біол. наук, проф. Н. І. Штеменко; д-р біол. наук, проф. О. О. Шугуров.