

УДК 612.33-02.44

О. О. Галінський, О. С. Трушенко, В. О. Галінський, О. В. Севериновська, А. І. Руденко

*Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара
Дніпропетровська державна медична академія, Інститут гастроентерології НАМН України*

МОТОРНА ДІЯЛЬНІСТЬ ШЛУНКА ТА ДВНАДЦЯТИПАЛОЇ КИШКИ ЗА УМОВ БЛОКУВАННЯ NO-ЕРГІЧНОЇ СИСТЕМИ

Досліджено особливості ультрадних ритмів шлунка та дванадцятипалої кишки щурів при різ-
нотривалому блокуванні NO-синтази та пов'язаного з ним порушення регуляторних механізмів.
Встановлено функціональний зв'язок між змінами МЕА шлунка та дванадцятипалої кишки, а також
морфологічним станом їх слизової оболонки під час порушення синтезу монооксиду нітрогену (NO).
Однократне блокування NO-синтаз викликало підвищення показників моторного індексу шлунка та
ДПК (16,8 та 42,4 %, $p < 0,05$). На шосту добу дефіциту NO відмічалось збільшення моторного індексу в
1,5 раза ($p < 0,05$), нав'язування ритму дванадцятипалої кишки шлунка, що супроводжувалось дуодено-
гастральним рефлюксом. На дванадцяті добу дефіциту NO відмічалось зниження моторного індексу
шлунка та ДПК порівняно з контролем, що вказує на виснаження адаптаційно-компенсаторних меха-
нізмів. Використання отриманих даних доцільне у патофізіології та у медичній практиці.

А. А. Галинский, А. С. Трушенко, В. А. Галинский, Е. В. Севериновская, А. И. Руденко

*Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара
Днепропетровская государственная медицинская академия
Институт гастроэнтерологии НАМН Украины*

МОТОРНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЖЕЛУДКА И ДВЕНАДЦАТИПЕРСТНОЙ КИШКИ ПРИ БЛОКИРОВАНИИ NO-ЭРГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Исследованы особенности ультрадных ритмов желудка и двенадцатиперстной кишки крыс
при различной продолжительности блокирования NO-синтазы и связанного с этим нарушения регу-
ляторных механизмов. Установлена функциональная связь между изменениями МЭА желудка и
двенадцатиперстной кишки, а также морфологическим состоянием их слизистой оболочки при на-
рушении синтеза монооксида азота. Однократное блокирование NO-синтазы вызвало повышение
показателей моторного индекса желудка и ДПК (16,8 и 42,4 %). На шестые сутки дефицита NO отме-
чалось увеличение моторного индекса в 1,5 раза ($p < 0,05$), навязывание ритма двенадцатиперстной
кишки желудка, что сопровождалось дуоденогастральным рефлюксом. На двенадцатые сутки дефи-
цита NO отмечалось снижение моторного индекса желудка и ДПК по сравнению с контролем, что
указывает на истощение адаптационно-компенсаторных механизмов. Целесообразно использование
полученных данных в патофизиологии и в медицинской практике.

О. О. Galyns'ky, A. S. Trushenko, V. O. Galyns'ky, O. V. Severynovs'ka, A. I. Rudenko

*Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University
Dnipropetrovsk State Medical Academy
Research Institute of Gastroenterology of Academy of Medical Sciences of Ukraine*

MOTOR ACTIVITY OF STOMACH AND DUODENUM WHILE BLOCKING NO-ERGIC SYSTEM

The features of ultradian rhythms of the stomach and duodenum of rats under different time spans of blocking *NO*-synthase and the associated disturbance of regulatory mechanisms have been investigated. The functional relationship between changes in the MEA of stomach and duodenum, as well as the morphological status of the mucous membrane under disturbance of the nitric monoxide synthesis have been established. Each time blocking *NO*-ergic system caused an increase in motor performance index of the stomach and duodenum by 16.8 % and 42.4 % respectively ($p < 0.05$). On the sixth day of the *NO* deficiency, the motor index was noted to increase 1.5 times ($p < 0.05$), the duodenum rhythm imposed on stomach. It was accompanied by the duodenogastric reflux. On the twelfth day of *NO* deficit the reduction of the stomach and duodenum motor indices was noted, as compared with a control. It indicated exhaustion of adaptive-compensatory mechanisms. It is advisable to use of data obtained in the pathophysiology and in the medical practice.

Вступ

На сучасному етапі розвитку гастроентерологічної науки механізми координації верхніх відділів шлунково-кишкового тракту залишаються остаточно не з'ясованими. Існує неоднозначність уявлень щодо ролі *NO*-ергічної ланки у регуляції періодичної діяльності даної ділянки та змін у морфофункціональному стані органів гастродуоденальної зони за умов тривалого порушення роботи *NO*-синтази, спричиненого дефіцитом монооксиду нітрогену [2; 10].

Залежно від умов навколишнього макро- та мікросередовища *NO* по-різному проявляє свою біологічну активність [7]. Доведено подвійну роль цього універсального ендогенного регулятора, здатного проявляти як захисну дію на слизову оболонку, так і пошкоджувальну, що залежить від концентрації цієї сполуки. З одного боку, оксид нітрогену має антиоксидантні властивості, регулює моторику травного тракту, шлункову секрецію, мікроциркуляцію, стимулює секрецію слизу та володіє цитопротекторною дією [5; 6; 8]. З іншого боку, оксиду азоту і його метаболітам належить значна роль у патогенезі різних захворювань, у тому числі шлунково-кишкового тракту [1; 4; 8; 9].

Для встановлення ролі *NO* у регуляції періодичної діяльності шлунка та дванадцятипалої кишки (ДПК) нами проведено дослідження міоелектричної активності цих органів в умовах дефіциту *NO*, викликаного порушенням у роботі *NO*-ергічної системи.

Тому мета цієї статті – проаналізувати зміни міоелектричної активності шлунка, дванадцятипалої кишки в нормі та при моделюванні недостатності *NO*-синтази.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проводили на 40 статевозрілих лабораторних щурах-самцях масою 250–300 г, яких утримували на стандартному раціоні віварію. Усіх тварин випадковим чином поділили на чотири групи: контрольну ($n = 10$), групу тварин, яким проводили однократне блокування *NO*-синтази ($n = 10$), та тих, яким тривало проводили блокування *NO*-синтази: 6 діб ($n = 10$) та 12 діб ($n = 10$). Як блокатор *NO*-синтази тваринам вводили внутрішньочеревно 1 % суспензію NG-нітро-L-аргінінметил (L-NNA) у дозі 40 мг/кг. Піддослідним тваринам блокатор вводили о 9 годині ранку упродовж 6 та 12 діб. Однократне введення L-NNA проводили під час запису електрогастроміограми та електродуоденоміограми. Реєстрацію міоелектричної активності гладеньких м'язів шлунка та дванадцятипалої кишки здійснювали за допомогою біполярних платинових голкових електродів, імплантованих під серозну оболонку цих органів. Електрод являє собою тонку неметалеву пластинку, в якій зафіксовані дві загнуті платинові голки діаметром 0,2 мм, міжелектродна відстань між якими – 0,25 мм [3]. Для реєстрації міоелектричної активності шлунка електрод фіксували в області антрального відділу, на ДПК електрод установлювали та фіксували на 5 мм каудальніше від пілоричного сфінктера. Дані реєстрували за допомогою поліграфа RM-86 Nihon Kohden.

Для кількісного аналізу міоелектричної активності шлунка та ДПК використовували такий показник як моторний індекс – площа обмежена проінтегрованою електрогастроіограмою та електродуоденоіограмою. Цей показник відображає загальну картину моторної активності шлунка та ДПК. Кожен з етапів оперативного втручання здійснювали під загальною анестезією (кетамін у дозі 110 мг/кг).

Ступінь ураження слизової оболонки гастродуоденальної зони оцінювали за інтенсивністю забарвлення тканин вітальним барвником нейтрального червоного [3].

Усі вихідні дані, отримані при виконанні роботи, з метою оптимізації математичної обробки вводили у базу даних, побудовану за допомогою електронних таблиць.

Всі експерименти проведені згідно з вимогами Європейської конвенції щодо використання лабораторних тварин у медико-фізіологічних дослідженнях. Отримані дані обробляли за допомогою стандартних методів математичної статистики з визначенням середніх величин, їх стандартних помилок та інтервалів вірогідності за *t*-критерієм Стюдента. Відмінності, отримані методом парних порівнянь, вважали вірогідними при $p < 0,05$. Математичні розрахунки та побудову графіків здійснювали з використанням пакетів програм Microsoft Excel 2007 та OriginLab OriginPro v 8.0.

Результати та їх обговорення

У контрольних тварин показники моторного індексу шлунка та ДПК коливались залежно від фаз і становили в середньому $4,66 \pm 1,02$ та $4,55 \pm 0,56$ мкВ/с² відповідно. Картина міоелектричної активності в гастродуоденальній зоні мала чіткий фазний характер. Після одноразового введення L-NNA у складі хвиль спостерігалось збільшення амплітуди маскувальних коливань, на тлі яких почали проявлятися поодинокі пікові потенціали. Протягом наступних 15–20 хв відбувалось поступове збільшення кількості та амплітуди вказаних маскувальних хвиль. Через 35–45 хв після введення L-NNA у більшості випадків спостерігали електричні коливання стінки шлунка, які були схожі за складом із II–III фазою міоелектричної активності; така картина зберігалась протягом наступних 75–85 хв, тобто до кінця часу реєстрації. При цьому картина електричних коливань, подібна до III фази міоелектричної активності, спостерігалась у шлунку через 80–100 хв і тривала не більше 10–15 хв. При аналізі міоелектричної активності ДПК при блокаді нітрергічних механізмів відмічене збільшення амплітуди коливань ритму за рахунок підвищення амплітуди першого висхідного коліна повільної хвилі через 15–17 хв після введення L-NNA. У подальшому (через 20 хв) спостерігали появу III фази міоелектричної активності ДПК. Важливим є те, що з 50–60-ї хв після введення L-NNA регулярна пікова активність ДПК (у вигляді спайк-потенціалів, які виникають на кожній повільній хвилі) проявлялась у вигляді відрізків по 60–120 с, які чергувались із відрізками з нерегулярною піковою активністю, а інколи з повною відсутністю спайк-потенціалів, а також відмічалось нестійке накладання на патерн міоелектричної активності дванадцятипалої кишки повільніших хвиль «шлункового походження».

Однак картина електричних коливань у шлунку, яка була подібна до III фази міоелектричної активності та спостерігалась через 80–100 хв, не супроводжувалась відповідними змінами міоелектричної активності ДПК. Остання у цей час «відповідала» фазою спокою, на тлі якої виникали неперіодичні групи пікових коливань або ж замість них – поодинокі спайк-потенціали, що зумовлювало картину переходу I фази міоелектричної активності до II фази (або початку II фази) міоелектричної активності ДПК, яка тривала до кінця реєстрації. Кількісно порівняти міоелектричну активність органів гастродуоденальної зони складно, тому що показники амплітудно-частотної характеристики міоелектричної активності цих органів спотворені тривалим

блокуванням *NO*-синтази. Вирішення цієї проблеми можливе тільки у разі використання показника моторного індексу. Нами встановлено, що моторний індекс змінювався після введення L-NNA (табл. 1).

Таблиця 1

Показники моторного індексу після різотривалого введення L-NNA

Варіант досліджу	Моторний індекс шлунка, мкВ/с ²	Моторний індекс ДПК, мкВ/с ²
Інтактна група	4,65 ± 0,23	4,55 ± 0,14
Однократне введення блокатора	5,44 ± 0,19*	6,49 ± 0,21*
Шість діб блокування	6,20 ± 1,10*	6,00 ± 0,58*
Дванадцять діб блокування	3,90 ± 1,20*	2,60 ± 1,16*

Примітка: * – $p < 0,05$.

За амплітудно-частотною характеристикою міоелектричної активності та показниками моторного індексу гастродуоденальної зони встановлено, що однократне блокування *NO*-синтази не вносить суттєвих якісних змін у картину періодичної діяльності цих органів. Збільшення активності відмічалось незалежно від того, протягом якої фази був уведений блокатор.

Після шестидобового порушення *NO*-ергічної ланки регуляції періодичної діяльності шлунка та ДПК фаза міоелектричної активності шлунка була подібною до переходу між II та III фазами, переважала пізня II та рання III фази, I фаза була не визначена протягом запису. При тривалому порушенні роботи *NO*-ергічної ланки регуляції періодичної активності гастродуоденальної зони значення моторного індексу суттєво відрізнялися від значень контрольних тварин і ці зміни залежали від тривалості блокування *NO*-синтази. Одноразове блокування *NO*-синтази, незалежно від фази періодичної діяльності шлунка та ДПК, викликало підвищення показників моторного індексу на 16,8 та 42,4 % ($p < 0,05$) відповідно. На шосту добу дефіциту *NO* відмічалось збільшення моторного індексу в 1,5 раза ($p < 0,05$), електрогастроміограма відрізняється нестабільністю періоду ритму, збільшенням показників амплітуди та збільшенням періоду коливання порівняно з інтактними показниками. Фази міоелектричної активності шлунка можливо ідентифікувати тільки на основі моторного індексу. Відбувається нав'язування ритму дванадцятипалої кишки шлунка, що супроводжується дуоденогастральним рефлюксом. На 12-ту добу дефіциту *NO* відмічалось зниження моторного індексу шлунка на 27 % ($p < 0,05$), ДПК – на 59 % ($p < 0,05$).

Вплив тривалого блокування *NO*-синтази викликав зміни тривалості фаз міоелектричної активності (табл. 2), чого не спостерігалось при одноразовому застосуванні L-NNA.

Таблиця 2

Зміни тривалості фаз міоелектричної активності шлунка та ДПК протягом двох годин запису

Варіант досліджу	Тривалість фаз шлунка, хв		Тривалість фаз ДПК, хв	
	I фаза	II та III фази	I фаза	II та III фази
Інтактна група	70–90	30–50	70–80	30–40
Шість діб блокування	40–50	70–80	50–60	60–70
Дванадцять діб блокування	20–30	80–100	не спостерігалась	120

Дані досліджень вказують на збільшення тривалості активних фаз після тривалого блокування *NO*-синтази. При тривалому порушенні *NO*-ергічної ланки регуляторних

механізмів періодичної діяльності шлунка та ДПК спостерігалась тенденція до збільшення тривалості II–III та зникнення I фази.

Морфологічних змін у тканинах слизової оболонки шлунка щурів після одноразового та шестидобового уведення L-NNA не виявлено. Перевірка морфологічного стану слизової оболонки шлунка після дванадцятидобового блокування *NO*-синтази підтвердила наявність заблокованих *NO*-синтаз. Макро- та мікроскопічний аналіз морфологічного стану слизової оболонки шлунка в цій серії експериментів виявив наявність гострих виразок (від двох до чотирьох), розташованих переважно в тілі шлунка (досягають м'язової пластинки з некрозом до середньої третини). У зоні виразки у власній пластинці слизової оболонки шлунка та у зоні шлункових залоз спостерігалась щільна нейтрофільно-еозинофільна клітинна інфільтрація з розташуванням у вигляді вузьких тяжів на обмеженій ділянці у м'язову оболонку. При цьому у віддаленій від виразки ділянці біоптату відмічено зменшення вмісту парієтальних і головних клітин із заміною їх на слизотвірні, які містили значну кількість кислих мукополісахаридів. Макро- та мікроморфологічні дослідження слизової оболонки шлунка показують наявність виразкових ушкоджень після дванадцятидобового блокування *NO*-синтази, етіологія та патогенез яких потребують подальшого дослідження з метою встановлення факторів впливу, які викликають ці порушення.

Важливе подальше дослідження особливостей перебудови місцевих нейрогуморальних механізмів регуляції при тривалій стимуляції або блокаді нитроергічних механізмів, що дозволить точніше зрозуміти взаємодію гуморальних і нервових механізмів регуляції функцій шлунково-кишкового тракту при порушенні періодичної активності травної системи. Крім того, виявлення шляхів впливу *NO*-ергічної ланки на вказані механізми дозволить удосконалити методичні підходи до діагностики захворювань шлунково-кишкового тракту.

Висновки

Однократне блокування *NO*-синтази, незалежно від фази періодичної діяльності, викликало підвищення показників моторного індексу шлунка та ДПК 16,8 та 42,4 % ($p < 0,05$). На шосту добу дефіциту *NO* відмічалось збільшення моторного індексу в 1,5 рази ($p < 0,05$), нав'язування ритму дванадцятипалої кишки шлунка, що супроводжувалось дуоденогастральним рефлюксом. На дванадцяті добу дефіциту *NO* відмічалось зниження моторного індексу шлунка та ДПК порівняно з контролем, що вказує на виснаження адаптаційно-компенсаторних механізмів. При тривалому порушенні *NO*-ергічної ланки регуляторних механізмів періодичної діяльності гастродуоденальної зони спостерігалась тенденція до збільшення тривалості II–III та зникнення I фази. Тривале блокування нитроергічних механізмів регуляції зумовлювало утворення множинних ерозій і гострих виразок округлої та овальної, рідше полігональної форм. Тривалий дефіцит *NO* призводить до дисбалансу періодичної діяльності шлунка та ДПК, порушення міоелектричної активності в напрямку декомпенсаційних проявів.

Бібліографічні посилання

1. **Абасова А. С.** Динамика содержания оксида азота в желудочном соке у больных с кислотозависимыми заболеваниями желудка и двенадцатиперстной кишки: Автореф. дисс. ... канд. мед. наук. – Махачкала, 2009. – 26 с.
2. **Ивашкин В. Т.** Клиническое значение оксида азота и белков теплового шока / В. Т. Ивашкин, О. М. Драпкина. – М. : Гэотар-Медиа, 2001. – 84 с.

3. **Трушенко О. С.** Міоелектрична активність шлунка та дванадцятипалої кишки при ушкодженні гастродуоденальної ділянки / О. С. Трушенко, О. Б. Мурзін, А. І. Руденко // *Фізіологічний журнал*. – 2006. – Т. 52, № 2. – С. 169.
4. **Щербак В. А.** Содержание метаболитов оксида азота в крови и желудочном соке у детей с хроническим дуоденитом // *Вопросы современной педиатрии*. – 2007. – Т. 6, № 6. – С. 54–57.
5. **Gastroprotective** and blood pressure lowering effects of dietary nitrate are abolished by amnuthwash / J. Petersson, M. Carlstrom, O. Schreiber et al. // *Biol. Med.* – 2009. – Vol. 46, N 8. – P. 1068–1075.
6. **Konturek J. W.** Endogenous nitric oxide in the regulation of gastric secretory and motor activity in humans / J. W. Konturek, H. Fischer, P. M. Gromotka // *Aliment Pharmacol Ther.* – 1999. – Vol. 13. – P. 1683–1691.
7. **Nitric** oxide is involved in heat-induced HSP70 accumulation / L. Y. Malyshev, E. B. Manukhina, V. D. Mikoyan et al. // *FEBS Lett.* – 1995. – Vol. 370. – P. 159–162.
8. **Nitrite** in saliva increases gastric mucosal blood flow and mucus thickness / H. Björne, J. Petersson, M. Phillipson et al. // *J. Clin. Invest.* – 2004. – Vol. 113, N 1. – P. 106–114.
9. **Ozmeric N.** Advnces in peroriodontal disease markers // *Clin. Chim. Acta.* – 2004. – Vol. 343, N 1–2. – P. 50.
10. **Sivarao D. V.** Pyloric sphincter dysfunction in nNOS-/- and W/Wv mutant mice: Animal models of gastroparesis and duodenogastric reflux / D. V. Sivarao, H. Mashimo, R. K. Goyal // *Gastroenterology*. – 2008. – Vol. 135, N 4. – P. 1258–1266.

Надійшла до редколегії 14.10.2010

УДК 616.34-002.253

М. В. Горіла, Т. І. Сергієнко, І. В. Кленіна, О. М. Стадник, Н. І. Штеменко

*Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара
Інститут гастроентерології НАМН України*

ЗМІНИ МЕМБРАННИХ БІЛКІВ ЕРИТРОЦИТІВ ПРИ БЕЗКАМ'ЯНОМУ ХОЛЕЦИСТИТІ ТА ХВОРОБИ КРОНА

Виявлено зміни білків еритроцитів крові людини при гастроентерологічних патологіях (безкам'яному холециститі та хворобі Крона). Як модель взято еритроцит. Зміни білків еритроцитів у пацієнтів із даними патологіями вивчено за допомогою електрофоретичного методу в поліакриламідному гелі за присутності додецилсульфату натрію. При захворюваннях печінки (безкам'яний холецистит) і хворобах тонкого кишечника (хвороба Крона) у групах пацієнтів відбуваються кількісні зміни мембранних білків еритроцитів. При цьому вміст високомолекулярних білків (спектрини α та β) знижується, а при хворобі Крона зміни не реєструються. Вміст низькомолекулярних білків (аніонтранспортний білок і білок смуги 4.5) значно підвищений порівняно з контролем (група практично здорових людей). Виявлено зміни у структурі мембран еритроцитів, що призводять до порушення функцій білків цитоскелета. Результати дослідження докладніше пояснюють причини виникнення цих патологій.

М. В. Горелая, Т. И. Сергиенко, И. В. Кленина, О. М. Стадник, Н. И. Штеменко

*Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара
Институт гастроэнтерологии НАМН Украины*

ИЗМЕНЕНИЯ МЕМБРАННЫХ БЕЛКОВ ЭРИТРОЦИТОВ ПРИ БЕСКАМЕННОМ ХОЛЕЦИСТИТЕ И БОЛЕЗНИ КРОНА

Виявлені зміни білків еритроцитів крові людини при гастроентерологічних патологіях (при бескаменном холециститі і хворобі Крона). В якості моделі взят еритроцит. Змінення вмісту білків еритроцитів у пацієнтів з даними патологіями вивчено з допомогою електрофоретичного методу в поліакриламідному гелі в присутності додецилсульфату натрію. При захворюваннях печінки (бескаменний холецистит) і хворобах тонкого кишечника (хвороба Крона) в групах пацієнтів відбувалися кількісні зміни мембранних білків еритроцитів. При цьому вміст високомолекулярних білків (спектрини α і β) знижувався, а при хворобі Крона зміни не реєструвалися. Вміст низькомолекулярних білків (аніонтранспортний білок і білок смуги 4.5) значно підвищувався порівняно з контролем (група практично здорових людей). Виявлені зміни в структурі мембран еритроцитів, які призводять до порушення функцій білків цитоскелета. Результати дослідження пояснюють причини виникнення цих патологій.

M. V. Gorelaya, T. I. Sergienko, I. V. Klenina, O.M. Stadnik, N. I. Shtemenko

*Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University
Research Institute of Gastroenterology of Academy of Medical Sciences of Ukraine*

MEMBRANE ERYTHROCYTE PROTEINS CHANGES UNDER NONCALCULOUS CHOLECYSTITIS AND CROHN'S DISEASE

The aim of the investigation was to reveal the changes in erythrocytes' proteins from human blood under gastroenterological pathologies, namely noncalculous cholecystitis and Crohn's disease. The erythro-

cyte was used as a model system. The PAAG electrophoresis with SDSNa method was used. Erythrocyte membrane proteins quantitative changes were observed in patient groups under liver and intestines diseases. High molecular weight proteins content (spectrines α and β) was reduced, but any changes were not registered under the Crohn's disease. Low molecular weight proteins content (anion-transporting protein and protein band 4.5) increased considerably as compared with a control (healthy people group). The structure of erythrocytes' membrane changed, that led to disturbance of function of cytoskeleton proteins. The research results give more wide explanations of the pathologies genesis.

Вступ

Сучасна гастроентерологія – наука, яка активно розвивається і за останні десятиріччя збагатилася новими принциповими відкриттями. До захворювань органів травлення відносять велику кількість функціональних захворювань стравоходу, шлунка, жовчного міхура, кишковика. На сьогоднішній день отримано багато даних щодо нових механізмів ушкодження печінки, діагностики захворювань, лікування хворих, оцінки прогнозу захворювань [1–3; 10; 13].

Досить актуальним і важливим для подальшого розвитку багатьох наук та їх напрямів є дослідження крові та її формених елементів у розвитку процесів патології. Біохімічне вивчення крові людини при різних захворюваннях дає ширші пояснення тих або інших причин виникнення цих патологій [5; 8; 9; 11; 12]. Вивчення структури мембрани еритроцита людини й, насамперед, складу білків є актуальним, оскільки ряд спадкових патологій (сфероцитарні анемії, міодистрофії, деякі захворювання центральної нервової системи) характеризуються різними порушеннями білкового складу мембрани еритроцита і, як наслідок, порушенням її структурно-функціональної організації. Мембрана еритроцита протягом тривалого часу уявлялася дослідниками лише як оболонка, що відокремлює гемоглобін від плазми. Роль мембрани у функціонуванні цієї високоспеціалізованої клітини, здавалося, обмежується тільки здатністю бути проникною для газів крові [14]. Однак успіхи, досягнуті в мембранології за останні роки й, зокрема, у вивченні мембрани еритроцита ссавців за допомогою біохімічних і біофізичних методів, змушують у цей час по-іншому поглянути на роль мембрани в роботі клітини [15]. Через свою спеціалізацію еритроцит за механічними властивостями є унікальною клітиною, тому, що на відміну від інших клітин, постійно піддається вираженим деформувальним впливам у кровоносному руслі [4].

Таким чином, у підтриманні структурної цілісності еритроцитів велике значення мають внутрішні примембранні білкові шари, структура та взаємодія яких з еритроцитарними мембранами взаємно зумовлені [6; 11]. У плазматичній мембрані еритроцитів людини ідентифіковано близько 15 головних білків із молекулярною масою від 15 тис. до 250 тис. Да. Три з них – спектрин, глікофорин, білок смуги 3 – складають у сумі за вагою понад 60 % усіх мембранних білків. Плазматичну мембрану еритроцитів треба розглядати як відкриту динамічну структуру, здатну специфічно та неспецифічно зв'язувати білки плазми крові та цитозоль еритроцитів [6; 7].

Актуальність проблеми хронічних неспецифічних захворювань кишок зумовлюється збільшенням в останнє десятиріччя захворювань осіб молодого працездатного віку (оскільки пік захворювання найвищий у віковій групі від 20 до 30 років), а також серйозними ускладненнями, які призводять до втрати працездатності та інвалідності у молодому віці [8; 10].

Актуальність проблем сучасної гастроентерології спричинена підвищенням захворюваності та поширеності патології органів травлення, їх прогресуючим перебігом, що призводить до погіршення якості життя, інвалідизації та смерті хворих.

Мета роботи полягала у з'ясуванні змін мембранних білків еритроцитів крові людей, які хворіють на безкам'яний холецистит та хворобу Крона.

Матеріал і методи досліджень

Для даного дослідження брали кров людей, хворих на безкам'яний холецистит і хворобу Крона (хвороба тонкого кишковика) та людей без синдромів даних захворювань на момент огляду. Контрольну групу складали 3 особи чоловічої статі та 3 особи жіночої статі (25–35 років). До групи людей, які хворіють на хворобу печінки (безкам'яний холецистит) входили як чоловіки, так і жінки (віком 35–50 років), 4 особи жіночої та 5 – чоловічої статі. До групи пацієнтів, які страждають на хворобу Крона, входило 2 особи жіночої та 2 – чоловічої статі (віком 35–55 років). Як об'єкт дослідження обрали форменні елементи крові – еритроцити.

З еритроцитів виділяли плазматичні мембрани. А за допомогою електрофорезу в поліакриламідному гелі за присутності додецилсульфату натрію визначали склад білків мембран еритроцитів. Потім вивчали відмінності білкових фракцій хворих людей від практично здорових. Для отримання «тіней» еритроцитів брали гепаризовану кров (6 мл) [15]. Загальний білок визначали методом Лоурі. Статистичну обробку даних проводили із використанням критерію Стюдента [7].

Результати та їх обговорення

У результаті проведення дослідів одержали електрофореграми. Основними фракціями в поліакриламідному гелі виявилися: спектрин α , спектрин β , анкірин 1, анкірин 2, білок смуги 3, білок смуги 4.5. За допомогою пристрою «Денситометр» проводили денситометрію. З аналізу денситограм отримали дані про відсотковий вміст білкових фракцій (табл. 1 та 2).

Таблиця 1

Білковий спектр (%) еритроцитів крові хворих на безкам'яний холецистит

Фракції, %	Контрольна група	Безкам'яний холецистит
Спектрин α	10,30 $\pm$ 0,70	3,38 $\pm$ 1,70 *
Спектрин β	10,30 $\pm$ 0,30	3,04 $\pm$ 1,35 *
Анкірин 1	12,60 $\pm$ 0,20	7,70 $\pm$ 0,94
Анкірин 2	18,50 $\pm$ 0,50	16,49 $\pm$ 1,28
Білок смуги 3	19,60 $\pm$ 0,70	30,81 $\pm$ 3,23 **
Інтегральний білок смуги 4.5	28,70 $\pm$ 0,40	38,74 $\pm$ 2,78 **

Примітки: * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$ – вірогідність змін між показниками хворих порівняно з групою контролю.

Таблиця 2

Білковий спектр (%) еритроцитів крові пацієнтів із хворобою Крона

Фракції, %	Контрольна група	Хвороба Крона
Спектрин α	10,30 $\pm$ 0,70	0 $\pm$ 0**
Спектрин β	10,30 $\pm$ 0,30	0 $\pm$ 0**
Анкірин 1	12,60 $\pm$ 0,20	10,30 $\pm$ 0,78
Анкірин 2	18,50 $\pm$ 0,50	20,30 $\pm$ 0,94
Аніонтранспортний білок	19,60 $\pm$ 0,70	26,80 $\pm$ 1,07*
Інтегральний білок смуги 4.5	28,70 $\pm$ 0,40	39,60 $\pm$ 0,52**

Примітки: див. табл. 1.

У хворих на безкам'яний холецистит достовірні зміни білкового спектра еритроцитів крові стосувались усіх фракцій: спектринів α та β , анкіринів 1 та 2, білків смуги 3 та 4.5. Вміст високомолекулярних пептидів (спектринів, анкіринів) значно знижувався

порівняно з контрольною групою, а низькомолекулярних – підвищувався. Слід відзначити, що у 88 % групи хворих на безкам'яний холецистит значно підвищений синтез низькомолекулярних пептидів: смуг 3 та 4.5 – в 1,4 раза до 53,4 %, що призвело до пригнічення синтезу високомолекулярних пептидів (див. табл. 2).

У хворих на хронічні неспецифічні захворювання кишок вірогідні зміни білкового спектра еритроцитів крові людини стосувались усіх фракцій. Високомолекулярні білки, спектрини α і β не визначалися, відсотковий вміст анкірину незначно знижувався. Відсотковий вміст низькомолекулярних пептидів підвищувався порівняно з контрольною групою. Слід зазначити, що у 100 % пацієнтів не визначали білки смуги 1 та 2. Також у всіх пацієнтів групи підвищувався вміст низькомолекулярних білків у 1,4 раза до 40 %.

Таким чином, для хворих на хронічні неспецифічні захворювання кишок характерна гіпопротеїнемія, викликана недостатнім надходженням білкових продуктів, а також виходом білка за межі судин (через нирки, шлунково-кишковий тракт – при гастроентеритах тощо).

У групі хворих на безкам'яний холецистит і хворобу Крона в еритроцитах порушувалося утворення двомірної сітки, до якої кріпляться актинові олігомери. Зменшення концентрації спектринів або повна їх відсутність могла призводити до змін форми клітин (еліптоцитоз, сфероцитоз) і порушувати рухливість інтегральних білків [12].

У результаті отримані дані, що свідчили про таке. Для 100 % хворих на безкам'яний холецистит характерні зміни білкового спектра еритроцитів крові стосувались усіх фракцій. Особливо помітно змінювалися білки смуг 3 та 4.5. У групі хворих на безкам'яний холецистит у 88 % пацієнтів спостерігалось підвищення вмісту білків смуги 3 та 4.5 в 1,4 раза від контрольної групи (53,4 %). У пацієнтів із хронічними неспецифічними захворюваннями кишок, на відміну від хворих на безкам'яний холецистит, високомолекулярні білки, спектрини α і β не реєструвалися, відсотковий вміст анкірину незначно знижувався. Відсотковий вміст низькомолекулярних пептидів, як і в групі хворих на безкам'яний холецистит, підвищувався порівняно з контрольною групою. Група пацієнтів із хворобою Крона характеризувалася гіпопротеїнемією, оскільки у 100 % хворих не виявлялися спектрини.

Через знижений вміст спектринів (у хворих на безкам'яний холецистит 7,0 %, у пацієнтів із хворобою Крона не реєструвався) могла змінюватися форма клітин і рухливість інтегральних білків, що, в свою чергу, порушувало транспорт аніонів, глюкози та нуклеозидів через мембрану еритроцитів.

Вміст анкіринів змінювався незначно. У групі хворих на безкам'яний холецистит спостерігалось зниження вмісту анкірину 1 на 4,9 %. Вміст анкірину 2 у групі пацієнтів із безкам'яним холециститом знизився на 2,0 %, а в групі хворих із хворобою Крона – підвищився на 1,8 %.

Вміст білків смуг 3 та 4.5 значно відрізнявся від контролю. Білок смуги 3 у групі хворих на безкам'яний холецистит підвищувався на 11,2 %, у групі із хворобою Крона також підвищувався на 7,2 %. Білок смуги 4.5 у групі хворих на безкам'яний холецистит підвищувався на 10,4 %, а в групі з хворобою Крона – підвищувався на 10,9 %.

Висновки

Для всіх хворих на безкам'яний холецистит характерне підвищення вмісту низькомолекулярних пептидів (білки смуг 3 та 4.5) і зниження вмісту високомолекулярних білків (спектринів α та β). Зменшений вміст цих білків пов'язаний із гіпопротеїнемією через недостатній синтез і надмірний вихід білків через судини. Для всіх пацієнтів із хво-

робом Крона спектрини α та β не виявлені. Тому у хворих спостерігалася гіпопротеїнемія, яка виникала в результаті значних кровотеч у кишковоки, втраті рідин. Зареєстровано також підвищений вміст низькомолекулярних білків (вміст білка смуги 3 підвищувався на 7,2 %; смуги 4.5 – на 10,9 %). Спектрини α та β на основі даного дослідження можна використовувати як білки-маркери для виявлення хвороби Крона. На підставі отриманих результатів виявлено зміни структури мембран еритроцитів, що призводять до порушення функцій білків цитоскелета клітин крові людини.

Бібліографічні посилання

1. **Воробьев Г. И.** Клинико-морфологическая характеристика сегментарного поражения при язвенном колите // Г. И. Воробьев, И. Л. Халиф, Н. С. Малахова // Клиническая медицина. – 2007. – № 1. – С. 44–47.
2. **Гончарик И. И.** Клиническая гастроэнтерология (болезни пищевода, желудка, кишечника). – Мн. : Ураджай, 2002. – 335 с.
3. **Ивашкин В. Т.** Неспецифический язвенный колит: диагностические и прогностические критерии / В. Т. Ивашкин, А. М. Осадчук // Российский журнал гастроэнтерологии, гепатологии, колопроктологии. – 2003. – Т. 11, № 5. – С. 60–66.
4. **Казеннов А. М.** Роль белков мембранного скелета безъядерных эритроцитов в функционировании мембранных ферментов / А. М. Казеннов, М. Н. Маслова, А. Д. Шагабодов // Докл. АН СССР. – 1990. – Т. 312, № 1. – С. 223–226.
5. **Камышников В. С.** Справочник по клинико-биохимической лабораторной диагностике. В 2 т. – Минск : ООО Беларусь, 2000. – 465 с.
6. **Курята А. В.** Полипептидный и пептидный состав мембран эритроцитов у пациентов с гипертонической болезнью с различной активностью Na/K -АТФазы / А. В. Курята, В. С. Недзвецкий // Український медичний часопис. – 1999. – № 3 (11). – С. 110–115.
7. **Лакін Г. Ф.** Биометрия. – М. : Высш. шк, 1990. – 352 с.
8. **Логинов А. С.** Болезни кишечника. – М. : Медицина, 2000. – 210 с.
9. **Назаренко Г. И.** Клиническая оценка результатов лабораторных исследований / Г. И. Назаренко, А. А. Кишкун. – М. : Медицина, 2002. – 541 с.
10. **Никитина Н. А.** Болезнь Крона с локализацией процесса в тонкой кишке / Н. А. Никитина, Е. А. Білоус // Врач. – 2002. – № 2. – С. 21–23.
11. **Новицкий В. В.** Физиология и патология эритроцита. – М. : Томск, 2004. – 200 с.
12. **Солодилова М. А.** Роль генетических и средовых факторов в детерминации количественного содержания основных белков мембран эритроцитов человека: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М. : 1999. – 18 с.
13. **Харченко Н. В.** Деякі проблеми сучасної гастроентерології // Український медичний часопис. – 2003. – № 5. – С. 68–73.
14. **Яковенко Э. П.** Хронические заболевания печени: диагностика и лечение / Э. П. Яковенко, П. Я. Григорьев // Рос. мед. журн. – 2003. – Т. 11, № 5. – С. 291–296.
15. **Якубова Р. Р.** Способ оценки дестабилизации мембран эритроцитов / Р. Р. Якубова, А. В. Мурин // Лаб. дело. – 1990. – № 5. – С. 26–29.

Надійшла до редакції 01.10.2010

УДК 631.4:(634.9 + 574)

С. М. Кірієнко, О. О. Дідур

Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара

ВПЛИВ РИЙНОЇ АКТИВНОСТІ МІКРОМАМАЛІЙ НА ФЕРМЕНТАТИВНУ АКТИВНІСТЬ ҐРУНТІВ В УМОВАХ МЕТАЛУРГІЙНОГО ВИРОБНИЦТВА

Вивчено вплив рийної активності мікромамалій як екологічного чинника інтенсифікації ґрунтоутворення. Розглянуто ферментативну активність ґрунту – його здатність проявляти каталітичний вплив на перетворення різних хімічних сполук під впливом ферментів, які містяться в ньому. Визначено зміни уреазної активності ґрунтів в умовах техногенезу за участю тварин. З'ясовано позитивний вплив рийної активності ссавців-ґрунторіїв на ферментативну активність досліджуваних ґрунтів. Установлено показники, які статистично достовірно впливають на зміну уреазної активності в ґрунті.

С. М. Кириенко, О. А. Дидур

Днепропетровский национальный университет им. Олесь Гончара

ВЛИЯНИЕ РОЮЩЕЙ АКТИВНОСТИ МИКРОМАММАЛИЙ НА ФЕРМЕНТАТИВНУЮ АКТИВНОСТЬ ПОЧВ В УСЛОВИЯХ МЕТАЛЛУРГИЧЕСКОГО ПРОИЗВОДСТВА

Изучалось влияние роющей активности микромаммалий как экологического фактора в интенсификации почвообразования. Рассматривалась ферментативная активность почвы – ее способность проявлять каталитическое воздействие на превращения различных соединений под воздействием имеющихся в ней ферментов. Показана изменчивость уреазной активности почв в условиях техногенеза при участии животных. Установлено ее положительное влияние на ферментативную активность исследованных почв. Определены показатели, статистически достоверно влияющие на изменение активности уреазы в почве.

S. M. Kirienko, O. A. Didur

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

INFLUENCE OF MAMMAL FOSSORIAL ACTIVITY ON THE SOIL FERMENTATIVE ACTIVITY IN CONDITIONS OF METALLURGICAL PRODUCTION

Effect of mammal fossorial activity as an ecological factor of the soil genesis intensification is studied. Enzymatic activity of soil as its ability to demonstrate a catalytic effect for various compounds transformation is examined. Variability of soil urease activity in technogenic conditions with the participation of animals is shown. The positive influence of animals' activity on the catalytic ability of the investigated soils was determined. The statistically significant characteristics which have an influence on the urease activity in soil are found out.

Вступ

Рийна активність ссавців – важлива ланка середовищевірної активності тварин, яка впливає на біогеоценотичні процеси, особливо на процеси ґрунтоутворення та біологічну активність ґрунтів [1–4; 7; 8]. Біологічна активність ґрунту як відображення процесу деструкції органічних речовин знаходить достатньо чітке вираження в екстразональних лісах у целюлозоруйнівній, каталазній, протеолітичній активності, накопиченні амінокислот, інгібіторів росту, рівні мікробного метаболізму та ґрунтовому ди-ханні [12; 13].

Ґрунтові ферменти являють собою суміш сполук, які надходять від мікро-організмів, коренів рослин, ґрунтової мезофауни. У ході виділення із живих організмів у ґрунт, а також у результаті автолізу клітин після їх смерті, частина ферментів інактивується та руйнується, решта поглинаються ґрунтовими частками та тривалий час зберігають свою активність [9–11].

Уреаза входить до групи амідаз – ферментів, які викликають гідролітичне розщеплення хімічного зв'язку між нітрогеном і карбоном у ході гідролізу сечовини. Кінцеві продукти цього процесу – аміак і вуглекислий газ. Сечовина у ґрунт потрапляє у складі рослинних залишків, перегною і як азотне добриво. Вона виникає також у са-мому ґрунті як проміжний продукт перетворення органічних сполук (білків і нук-лейнових кислот). Продукт гідролізу сечовини аміак – безпосереднє джерело азотного живлення вищих рослин [6]. Вуглекислий газ бере участь у становленні активної ки-слотності ґрунтового розчину, а також у трансформації первинних і вторинних мінералів, окисно-відновних процесах ґрунту, впливає на життєдіяльність і розвиток ґрунтових безхребетних. Наприклад, у такої групи як ґрунтові нематоди зафіксований CO_2 -таксис: джерело діоксиду карбону – коріння рослин приваблює нематод-фітофагів. Уважають, що співвідношення концентрацій кисню та вуглекислого газу у ґрунтовому повітрі регулює вихід личинок нематод зі стану спокою [5].

У регіонах з інтенсивним антропогенним впливом середовищевірну ак-тивність ссавців можна розглядати як екологічний чинник інтенсифікації ґрунтоутворення. Мета роботи – з'ясувати роль і оцінити вплив ссавців у створенні екологічного буфера проти жорсткого пресу техногенних факторів у процесі форму-вання механізмів ґрунтового гомеостазу.

Матеріал і методи досліджень

Визначення ферментативної активності ґрунтів, а саме активності уреаз, про-водили за Галстяном [6]. Активність уреаз вимірювали в міліграмах гідролізованої се-човини на 1 г ґрунту за 1 добу. Зразки ґрунту відібрані з шарів 0–5 і 5–10 см. Уміст ферментів визначали в 6-разовій повторності. Термін експериментальних польових дослідів складав 1, 3 та 12 місяців. Лабораторні досліді проводили на базі Кри-ворізького ботанічного саду НАН України в лабораторії біології ґрунтів.

Експериментальні дослідження охоплювали територію відвалів м. Кривий Ріг. Дослідні ділянки розташовані на території ВАТ “АрселорМітал Стіл Кривий Ріг”. Це найбільше підприємство гірничо-металургійного комплексу України з повним ме-талургійним циклом. Одну пробну площу закладено на території відвалу Далекий “АрселорМітал Стіл Кривий Ріг” у штучному насадженні 20–25-річного віку з кам'янистістю ґрунту менше 70 % (необхідна умова існування ґрунторіїв) [14]. У ньо-му виділили дві дослідні ділянки: із впливом рийної активності мікромамалій та без впливу порийів. Ділянки іншої пробної площі розташовані на території балки поблизу с. Латівка в 6 км від відвалу Далекий. Ділянку балки, на якій спостерігали рийну ак-

тивність мікромамалій, вибрано як варіант контролю з порием, а ділянку балки без впливу рийної активності – як варіант контролю без порию.

Результати та їх обговорення

На пробній площі відвалу рийна активність ссавців на величину активності ферменту уреазы має позитивний вплив (табл.). У період експозиції один місяць активність уреазы на глибині шару ґрунту 0–5 см на ділянці з поріями мікромамалій порівняно з ділянкою без впливу тварин в 1,8 та 1,6 раза більша, ніж на умовно чистій природній ділянці без порию (рис.).

Таблиця

Статистичні показники уреазної активності у досліджених ґрунтах

Умови досліджу		Кількість дослідів	Середня арифметична уреазної активності, мг гідролізованої сечовини на 1 г ґрунту за добу	Довірчий 95 % інтервал	
				нижня межа	верхня межа
Ділянка	природна без порию	6	9,28	8,00	10,55
	природна з порієм	6	12,99	11,72	14,26
	відвальна без порию	6	6,57	5,30	7,84
	відвальна з порієм	6	11,86	10,59	13,13
Глибина ґрунту, см	0–5	12	10,74	9,84	11,64
	5–10	12	9,61	8,71	10,51
Вік порию, місяці	1	8	11,82	10,72	12,91
	3	8	8,93	7,83	10,03
	12	8	9,78	8,68	10,87

На глибині ґрунту 5–10 см величина уреазної активності на ділянці відвалу з поріями підвищується в 1,7 раза порівняно з відвальною ділянкою без рийної активності тварин та в 1,6 раза порівняно з умовно чистою ділянкою балки без впливу рийної активності тварин. Якщо порівняти ферментативну активність уреазы на шарі 5–10 см на ділянці відвалу без поріїв із природними ділянками з впливом ґрунторіїв, то її величина зменшується в 1,78, 2,23 та 1,8 раза відповідно до періодів експозиції 1, 3 та 12 місяців.

У період експозиції 3 місяці активність уреазы на глибині ґрунту 0–5 см на відвальній ділянці з поріями порівняно з відвальною ділянкою без впливу тварин підвищується в 1,9 та 1,2 раза порівняно з природною ділянкою без поріїв. На глибині 5–10 см активність уреазы на відвальній ділянці з рийною активністю мікромамалій порівняно з ділянкою відвалу без впливу ссавців у 2,2 та 1,4 раза більша, ніж на природній ділянці без поріїв. Активність уреазы на третій місяць дослідів на відвальній ділянці без впливу тварин порівняно з природною ділянкою з поріями удвічі менша на глибині 0–5 см і в 2,2 раза менша на глибині шару 5–10 см. Отже, із часом зменшується позитивний вплив рийної активності тварин в умовах техногенно трансформованих територій (рис.).

У період експозиції 12 місяців для шару ґрунту 0–5 см уреазна активність на відвальній ділянці з поріями порівняно з ділянкою відвалу без впливу тварин підвищується в 1,8 раза, але порівняно з природною ділянкою без поріїв зменшується в 1,2 раза. На глибині 5–10 см активність уреазы на ділянці відвалу з рийною активністю порівняно з ділянкою відвалу без її впливу підвищується в 1,6 раза, а порівняно з природною ділянкою з поріями вона незначно зменшується (в 1,1 раза).

Величина уреазної активності на ділянці відвалу без впливу ссавців порівняно з природною ділянкою з впливом ссавців-грунторіїв знижується в 2,3 раза в шарі 0–5 см та 1,8 раза – у шарі 5–10 см.

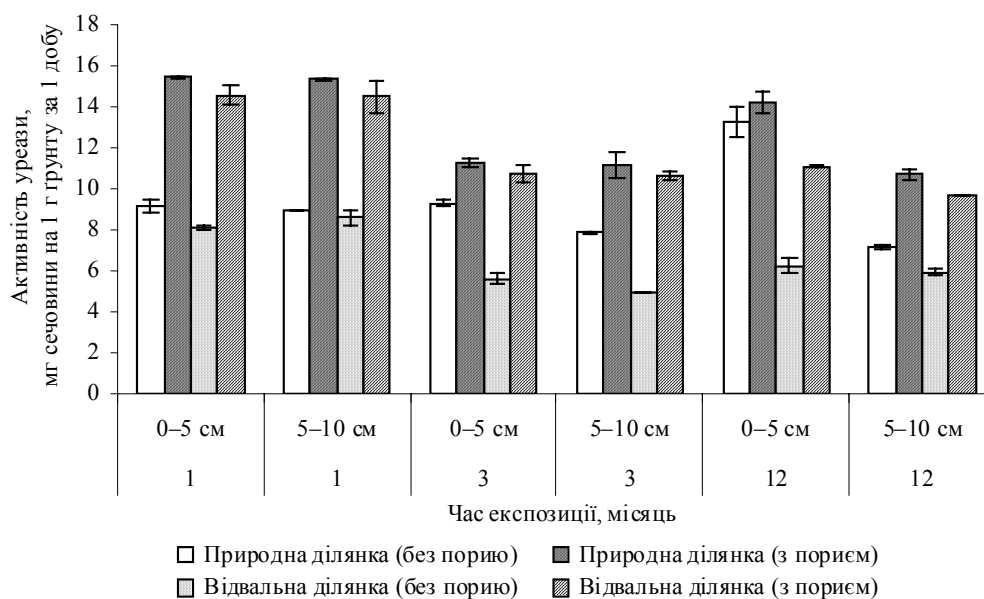


Рис. Вплив рийної активності мікромамалій на активність уреазы ґрунту

Проведений дисперсійний аналіз дозволив установити, що екологічні умови вибраних ділянок, а також вік порию статистично значуще ($p < 0,05$) впливають на уреазну активність ґрунту. Дія глибини на зміну цього показника статистично недостовірною ($p = 0,07$).

Спостерігається статистично значуща відмінність ($p < 0,05$) активності уреазы між такими ділянками: природна без порию та природна з пориєм (9,28, 12,99 мг/г), природна без порию та відвальна без порию (9,28, 6,57 мг/г), природна без порию та відвальна з пориєм (9,28, 11,86 мг/г), природна з пориєм та відвальна без порию (12,99, 6,57 мг/г), відвальна без порию та відвальна з пориєм (6,57, 11,86 мг/г). Не встановлено достовірної різниці активності уреазы між природною ділянкою з пориєм і відвальною ділянкою з пориєм (12,99, 11,86 мг/г). Статистичних відмінностей уреазної активності за глибинами ґрунту 0–5 та 5–10 см не виявлено.

Висновки

У ході ремедіації порушених земель діяльність ссавців – важливий чинник підвищення біологічної активності ґрунтів. Рийна діяльність тварин-грунторіїв має позитивний вплив на активність уреазы як одну з характеристик біологічної активності ґрунту. Визначення активності уреазы в ґрунті як однієї з діагностичних характеристик його екологічного стану дозволило встановити межі коливання цього показника на відвальних і умовно чистих (контрольних) ділянках. Тривалість експерименту та екологічні умови ділянки на високому статистичному рівні значущості впливають на варіювання величини уреазної активності.

Бібліографічні посилання

1. **Абатуров Б. Д.** Воздействие малых сусликов на продуктивность растительности в полупустыне / Б. Д. Абатуров, М. В. Ракова, Т. А. Середнева // Фитофаги в растительных сообществах. – М. : Наука, 1980. – С. 11–127.
2. **Абатуров Б. Д.** Деятельность животных-землероев в почвах, ее значение и основные пути изучения // Проблемы почвенной зоологии. Матер. IV Всесоюз. совещ. – М. : Наука, 1972. – С. 5.
3. **Булахов В. Л.** Характеристика средообразующей деятельности позвоночных животных в лесах степной зоны юго-востока УССР // Вопросы степного лесоведения. – Д. : ДГУ, 1973. – Вып. 4. – С. 117–125.
4. **Булахов В. Л.** Средообразующая деятельность млекопитающих как биотический фактор преждевременной деградации почвенного покрова степных лесов промышленного Приднепровья / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // Антропогенная деградация почвенного покрова и меры ее предупреждения. Тез. докл. Всерос. конф. – М., 1998. – Т. 2. – С. 220–221.
5. **Бызова Ю. Б.** Дыхание почвенных беспозвоночных. – М. : КМК, 2007. – 328 с.
6. **Галстян А. Ш.** Ферментативная активность почв Армении. – Ереван : Айстан, 1974. – 273 с.
7. **Злотин Р. И.** Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем / Р. И. Злотин, К. С. Ходашова. – М. : Наука, 1974. – 200 с.
8. **Золотун В. П.** Развитие почв юга Украины за последние 45–50 веков: Автореф. дисс. ... д-ра с.-х. наук. – К. : УСХА, 1974. – 74 с.
9. **Кірієнко С. М.** Вплив екскреторної активності ссавців на біологічну активність ґрунту в умовах Криворізького залізничного басейну // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2003. – Вип. 11, т. 1. – С. 171–174.
10. **Пахомов А. Е.** Роющая деятельность млекопитающих как фактор стабилизации лесных почв // Франция та Україна: Наук.-практ. досвід у контексті діалогу національних культур. Тези доп. Міжнар. конф. – Д., 1998. – Ч. 3. – С. 13.
11. **Пахомов О. Є.** Вплив екскреторної активності ссавців на ферментативну активність ґрунту та накопичення гумусу на відвалах гірничорудної промисловості Криворіжжя / О. Є. Пахомов, С. М. Кірієнко // Наук. вісн. Чернів. ун-ту. Біологія. – Чернівці, 2004. – С. 191–197.
12. **Kirienko S. M.** Digging activity rodents as a factor of influence on soil // “Breath” edafotop steppe woods of Ukraine 1st Fems congress of European Microbiologists. Abstract book. – Slovenia, Ljubljana, Cancarjev Dom, 2003. – P. 33.
13. **Pakhomov O. Y.** The soils remediation under effect of excretoric activity of mammals different trophic groups in artifical wood ecosystems of Ukraine industrial regions / O. Y. Pakhomov, S. M. Kirienko // ISEB 2001 Meeting “Phytoremediation” Abstracts. – Leipzig, Germany, 2001. – P. 107.
14. **Smetana M. G.** Tailing ponds of Krivij Rig are most ecological dangerous new formations / M. G. Smetana, M. O. Baranets // VI International Interdisciplinary Conference on the Environment. – Toronto, 2000. – P. 64.

Надійшла до редколегії 14.09.2010

УДК 579.61

О. В. Крисенко, Т. В. Скляр, А. І. Вінніков, А. В. Сліпецька, С. С. Куденко

Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

МІКРОБІОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ПРОБІОТИЧНИХ ПРЕПАРАТІВ

Розглянуто основні етапи виникнення та розвитку пробіотичних препаратів, загальну характеристику сучасних пробіотиків, сфери їх використання в медицині та ветеринарії. Наведено характеристику мікроорганізмів (біфідобактерій, лактобактерій, бактерій роду *Bacillus*), які використовуються у виробництві пробіотиків, основні вимоги, яким повинні відповідати ці мікроорганізми, а також перспективи розвитку застосування пробіотиків.

А. В. Крысенко, Т. В. Скляр, А. И. Винников, А. В. Слипецкая, С. С. Куденко

Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОБИОТИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ

Рассмотрены основные этапы возникновения и развития пробиотических препаратов, общая характеристика современных пробиотиков, сферы их использования в медицине и ветеринарии. Дана характеристика микроорганизмов (бифидобактерий, лактобактерий, бактерий рода *Bacillus*), используемых в производстве пробиотиков, основные требования, которым должны отвечать эти микроорганизмы, а также перспективы развития применения пробиотиков.

A. V. Krysenko, T. V. Sklyar, A. I. Vinnikov, A. V. Slipetska, S. S. Kudenko

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

MICROBIOLOGICAL ASPECTS OF PROBIOTIC PREPARATIONS

The main stages of the beginning and development of probiotic preparations, the general characteristics of modern probiotics, the scope of their use in medicine and veterinary are presented. The characteristics of microorganisms (bifidus bacteria, lactobacteria and *Bacillus* bacteria) used in the production of probiotics, the basic requirements that should be met by these organisms, as well as prospects for the development of probiotics are shown.

Вступ

Нині відзначається постійний ріст захворювань, пов'язаних із порушенням біологічної рівноваги між макроорганізмом, тобто людиною, та різноманітними популяціями мікробної флори його окремих органів і систем, що склалася в процесі еволюції [13; 15]. Загальновизнаною вважається участь нормальної мікрофлори людини у підтримці гомеостазу організму, формуванні механізмів імунітету, метаболізму. Важлива проблема сучасної медицини – дисбіотичні порушення нормальної мікрофлори людини. Вважається, що саме застосування пробіотиків – найперспективніший та найефективніший підходи до лікування дисбіозів.

Різними дослідженнями показано значну роль для здоров'я людини представників корисної мікрофлори кишечника, що входять до складу пробіотиків, біологічно

активних добавок і продуктів функціонального харчування. Використання живих культур мікроорганізмів – представників нормальної мікрофлори у складі пробіотичних препаратів для профілактики та лікування дисбактеріозів різної етіології є новим і перспективним напрямком у медицині [16; 17].

У зв'язку зі зростаючими потребами біотехнології, змінами екологічного та радіаційного фонів, широким застосуванням у практиці хімічних, цитостатичних і гормональних засобів виникає необхідність пошуку нових, ефективних, безпечних штамів мікроорганізмів, на базі яких можуть бути створені нові пробіотичні препарати.

Мета даного огляду – проаналізувати літературні дані стосовно пробіотичних препаратів та мікроорганізмів, які входять до їх складу, та визначити перспективи застосування пробіотиків.

Загальна характеристика пробіотичних препаратів

Препарати, що містять нормальну мікрофлору, з лікувальною метою використовувалися з найдавніших часів. Мечников уперше описав позитивний ефект, що спричиняється молочнокислими бактеріями на організм людини [12].

Протягом ряду років існувало декілька трактувань терміну «пробіотик». Уперше використали цей термін для позначення метаболітів, що продукують одні мікроорганізми для стимуляції росту інших [14]. Fuller трактує поняття «пробіотики» як живі мікроорганізми, що при введенні в організм хазяїна спричиняють добрий ефект за рахунок корекції кишкової мікрофлори. Раггер термін «пробіотики» запропонував для позначення природних ад'ювантів – живих мікроорганізмів, введення яких до організму сприяє підтриманню та відновленню біологічного балансу його нормофлори та справляє на нього позитивну дію [10; 14]. Gibson і Robefroid [14] називають пробіотиками живі мікроорганізми, що повинні бути присутніми у досить великій кількості, залишатися стабільними та життєздатними як при збереженні, так і після введення до організму; повинні адаптуватися в організмі хазяїна та впливати на його здоров'я.

Незважаючи на різноманітні формулювання поняття «пробіотики», більшість дослідників називають ним лікарські засоби, що містять як діючу речовину певні штами мікрофлори здорового організму людини. Відомо, що бактерії, які у нормі заселяють слизові, чинять антагоністичну дію відносно патогенної й умовно-патогенної мікрофлори, забезпечують вітамінотвірну та ферментативну функції [5].

При конструюванні пробіотичних препаратів повинні відбиратися штами мікроорганізмів, що відповідають визначеним вимогам. Вони зводяться до наступного:

- 1) безпека штамів, призначених для введення їх до складу пробіотиків;
- 2) наявність антагоністичних властивостей до патогенної та умовно-патогенної мікрофлори;
- 3) стійкість до літичних ферментів слини (лізоцим), травних ферментів (пепсин, ліпаза) і до жовчі;
- 4) стійкість до дії кислоти шлункового соку;
- 5) адгезивна активність і колонізаційна резистентність;
- 6) стійкість до антибіотиків;
- 7) вища порівняно з коменсальною мікрофлорою питома швидкість росту пробіотичних культур, що дозволяє їм швидше освоїти живильний субстрат, а отже, збільшити продуктивність клітин пробіотичних штамів;
- 8) штам повинен бути технологічним при виробництві (стабільним при культивуванні та інших стадіях технологічного процесу);
- 9) імуномодуляторна та імуногенна дія пробіотика [2; 10; 13].

Існують різні форми випуску пробіотиків, способи та схеми їх застосування. Більшість пробіотиків призначена для лікування та профілактики дисбактеріозів шлунково-кишкового тракту. Одиначні розробки пробіотиків для санації ротової порожнини та урогенітальної системи. Далі наведено перелік основних пробіотичних препаратів.

У нашої країні широко використовується препарат Лактобактерин, створений на початку 1970-х років на основі лактобактерій виду плантарум (*plantarum*). Застосовується при гострих кишкових інфекціях, а також для санації статевих шляхів.

Ацилакт застосовується при запальних захворюваннях слизової порожнини рота, а також при дисбактеріозах кишечника та піхви. Являє собою суміш живих високо-антагоністичних ацидофільних лактобактерій [4].

Аципал – комбінований препарат, що складається з ацидофільних лактобактерій та інактивованих прогріванням кефірних грибків (*Kefir greins*). Володіє високою антагоністичною та кислототвірною активністю [5].

Колібактерин – найперший вітчизняний бактеріальний препарат. Він містить антагоністично активний штам непатогенної кишкової палички М-17, застосовується в основному при хронічних захворюваннях товстої кишки у людей похилого віку [1].

Одним із перших бацилярних пробіотиків, що з'явилися на фармацевтичному ринку, є Бактисубтил. В основі препарату штам *B. cereus* 5832. Призначається при діареях різної етіології, а також при пієлонефритах, викликаних ентеробактеріями чи протеем тощо [15].

У 1989 р. створено, а в 1992 р. впроваджено у практику охорони здоров'я пробіотик – Біоспорин. До складу препарату входять два штами споротвірних бактерій – *B. subtilis* № 3 і *B. licheniformis* № 31 у вегетативній і споровій формах. Застосовують для профілактики та лікування дисбактеріозів, гострих кишкових інфекцій, гнійних ран тощо [3].

Єдиним дріжджовим препаратом на європейському фармацевтичному ринку є Ентерол-250, у якому міститься *Saccharomyces boulardii*. Має антагоністичну активність відносно патогенних клостридій, шигел, сальмонел тощо, а також найпростіших; підсилює місцевий імунний захист кишечника; збільшує активність ферментів лактози, мальтози тощо [7].

Найвідомішим і широко застосовуваним препаратом-еубіотиком є Біфідумбактерин, що містить ліофільно висушені живі клітини штамів *Bifidobacterium bifidum*. Є базовим препаратом для кореляції біоценозу кишечника у дітей. Показання до застосування біфідумбактерину дуже широкі, але основними з них є дисфункції кишечника внаслідок дисбактеріозу, гострі кишкові інфекції, застосування з профілактичною метою в ослаблених дітей з анемією, рахітом, діатезом і при ранньому переведенні дітей із грудного на штучне вигодовування тощо [5].

Біфідумбактерин-форте – комплексний препарат, що містить іммобілізовані на активованому вугіллі *B. bifidum*. Препарат має усі властивості біфідумбактерину й одночасно антитоксичну дію, властиву сорбенту. Препарат спричиняє вираженіший клінічний ефект, здатний нормалізувати порушений біоценоз кишечника у коротший термін порівняно зі звичайним біфідумбактерином [6; 11; 12].

Біфіформ – комбінований препарат, що містить *Bifidobacterium longum* і *Enterococcus faecium*. Призначений для профілактики та лікування дисбактеріозу кишечника.

Лінекс – пробіотик багатокомпонентний, який містить ліофілізат біфідобактерій, лактобактерій і фекального ентерокока. Підтримує та регулює рівновагу кишкової мікрофлори [4].

Вагілак – являє собою сконцентровані молочнокислі бактерії, що володіють пробіотичними властивостями. Використовується як вагінальний пробіотик [10].

Застосовуються і такі препарати як Біфіліз (сполучення біфідобактерій і лізоциму), Біфідин (*Bifidobacterium adolescentis*), Біфілонг (містить фізіологічні для дітей і дорослих види – *B. bifidum* і *B. longum*), Біфікол (суміш біфідобактерій і кишкової палички) [5], Лактинекс (комбінація із *L. acidophilus* і *L. bulgaricus*), Біобактон (ліофілізат ацидофільної палички штаму 12Б) [10], Біофлор (екстракт овочів, трав, прополісу, ферментований живими бактеріями *E. coli* М-17, Біококтейль НС плюс (живі клітини *E. coli* М-17 у комплексі з екстрактом сої, буряка, петрушки, м'яти, кропу, часнику та прополісу) [1], Субалін (рекомбінантний штам *Bacillus subtilis* 2335/105), Gereobiogen (*B. cereus*), Споробактерин (на основі *B. subtilis*) [18], А-бактерин (ліофілізат *Aerococcus viridians* штаму № 167, виділеного з грудного молока), біофлорин (містить *Enterococcus faecium*) [3], Біфацид (сухий комплексний препарат, що містить лікувальні дози життєздатних біфідо- та лактобактерій), Біфідофілус флора форс (біологічно активна добавка до їжі, містить *L. acidophilus* і *B. longum*), Йогурт (ліофілізат *L. acidophilus*, *L. rhamnosus*, *B. bifidum*, *L. bulgaricus* і *S. thermophilus*), Мальтидофілус (висушені холодом *L. acidophilus*, *L. bulgaricus* і *S. thermophilus* на основі козячого молока чи морквяного соку) [1].

Із метою корекції глибоких порушень мікробіоценозу кишечника, коли фіксуються нетипові форми мікроорганізмів-симбіонтів, використовуються комбіновані мікробні препарати, що містять цілий комплекс штамів, однотипних за механізмом своєї дії: Омніфлора, Тетралактан, Мутафлор, Лактобацилін, Ейглан, Любіфідус, Біфігене, Біолактиль і Нормофлор [10]. Вибір препарату для лікування конкретного хворого залежить від виразності якісних і кількісних змін мікрофлори, про що роблять висновок за результатами бактеріологічного аналізу на патогенну й умовно-патогенну мікрофлору [5].

Пробіотики знаходять застосування й у ветеринарній практиці. Перелік пробіотиків, що найчастіше застосовуються для сільськогосподарських тварин: Любіфідус, Біфідаген, Лактомікс, Пробіоз, Галако, Лактосан тощо. Одні використовуються як лікувально-профілактичні препарати, інші – рістстимулювальні [10].

Терапевтичні властивості пробіотичних препаратів безпосередньо визначаються біологічними особливостями мікроорганізмів, які є основою цих препаратів.

Мікроорганізми, які використовуються у виробництві пробіотиків

На сьогоднішній день у різних країнах створено велику кількість біологічно активних добавок і фармакологічних препаратів, основу яких складають культури представників нормальної мікрофлори людини. Як правило, використовуються різні штами біфідо- та лактобактерій, непатогенні штами кишкової палички та ентерококів [12].

Найвідоміші мікроорганізми, що використовуються як основа біопрепаратів – лактобацили. Відомо про використання *Lactobacillus plantarum*, *L. fennentum*, *L. casei*, *L. amylovorus*, *L. acidophilus*, *L. salivarius*, *L. rhamnosus*, *L. reuleri*, *L. lactis* для виробництва пробіотиків [18].

Біфідобактерії – інша група мікроорганізмів, на основі якої базуються багато пробіотиків. Застосовують *Bifidobacterium animalis*, *B. bifidum*, *B. infantis*, *B. adolescentis*, *B. longum*, *B. thermophilus* [9].

Лактобактерії разом із біфідобактеріями – основні представники нормальної мікрофлори людини. Вони домінують у кишечнику з перших днів життя [10], мають високу здатність до колонізації епітелію травного тракту, що виступає як захисний бар'єр на шляху проникнення патогенної мікрофлори й, у свою чергу, забезпечують

стабілізацію нормального складу мікробіоценозу кишечника. Завдяки цим властивостям дані мікроорганізми найчастіше використовують при створенні пробіотиків.

Кишкові палички почали вживати як основу біопрепаратів ще з 1918 року в складі Мутафлору. Ефективність препарату пов'язували зі зменшенням утворення в кишечнику токсичних речовин під впливом нормалізованої кишкової мікрофлори. У СРСР для розробки нового пробіотика застосували штами *E. coli* М-17, що вирощували на молоці. Коліпростокваша мала короткий термін зберігання й тому не одержала значного поширення. У 1961 році отриманий ліофільно висушений препарат – сухий Колібактерин, що за ефективністю не поступався рідинній молочній формі [8].

На сьогодні розроблено нові форми Колібактерину – таблетки, капсули, свічки. Кишкові палички – основа й інших препаратів: Нормофлорину, Коліфлорану, Мутафлору, Нормофлору [8].

Для розробки пробіотиків використовують й інші мікроорганізми, що належать до роду *Leuconostoc*, *Pediococcus*, *Propionibacterium*, *Aerococcus*, *Streptococcus*, *Enterococcus*. Найчастіше вони входять до складу заквасок для одержання ферментованих кисломолочних продуктів із пробіотичними властивостями (йогурти, м'які та тверді сири, кисляк тощо). Дотепер основою для виробництва йогурту є штам *S. salivarius* subsp. *termophilus*. До складу пробіотиків входять *Streptococcus faecium*, *S. lactis*, *S. cremoris*, *S. diacetylactis*, *S. intermedius* [18].

Повіdomляють також про застосування дріжджів для виробництва пробіотиків. Препарат, до складу якого входили *Saccharomyces boulardii*, виявився ефективним при лікуванні кишкових інфекцій, зумовлених *Clostridium difficile*. Виражений клінічний ефект отримано також при використанні *Saccharomyces cerevisiae* [10].

В останні роки споротвірні бактерії роду *Bacillus* як найяскравіші представники екзогенної мікрофлори привертають увагу дослідників. Досить великий арсенал видів цього роду випробували як терапевтичні засоби при лікуванні гострих і хронічних інфекцій: *B. cereus*, *B. polymyxa*, *B. coagulans*, *B. brevis*, *B. megaterium*, *B. subtilis*, *B. laterosporus* тощо. Однак найповніше вивчені види *B. subtilis* і *B. licheniformis*. Проте існує погляд, що використання грампозитивних споротвірних бактерій для розробки пробіотиків недоцільне, при цьому слід розробляти препарати на основі індигенної мікрофлори людини.

Висновки

Використання живих культур мікроорганізмів (представників нормальної мікрофлори) у складі пробіотичних препаратів для профілактики та лікування дисбактеріозів різної етіології – новий перспективний напрямок медицини. Ці дослідження вимагають поглибленого дослідження механізмів взаємин мікро- та макроорганізму. Перспективна також розробка багатокомпонентних препаратів, до складу яких, окрім мікроорганізмів, входять пребіотики.

Бібліографічні посилання

1. **Барановский А. Ю.** Дисбактериоз и дисбиоз кишечника / А. Ю. Барановский, Э. А. Кондрашина. – СПб. : Питер, 2002. – 224 с.
2. **Дубровская М. И.** Пробиотики и формирование микробиоценоза у детей первого года жизни / М. И. Дубровская, Ю. Г. Мухина, О. К. Нетребенко // Лечащий врач. – 2003. – № 5. – С. 58–60.
3. **Імунобіологічні** препарати / В. В. Смірнов, О. П. Сельнікова, В. Д. Думанский та ін. – К. : Моріон, 2001. – 200 с.

4. **Компендиум 2000/2001** – лекарственные препараты / Под ред. В. Н. Коваленко, А. П. Викторова. – К. : Морион, 2000. – 1456 с.
5. **Модифицирующее** действие *Saccharomyces boulardii* на биологические свойства энтеробактерий / Д. А. Кириллов, Н. Б. Перунова, О. Е. Челпаченко и др. // ЖМЭИ. – 2002. – № 4. – С. 57–59.
6. **Нарушение** интерферонового статуса у детей с острой респираторной инфекцией и его коррекция Бифидумбактерином-Форте / Е. А. Лыкова, А. А. Воробьев, А. Г. Боковой и др. // ЖМЭИ. – 2001. – № 2. – С. 65–67.
7. **Осипова И. Г.** Некоторые аспекты механизма защитного действия колибактерина и споровых эубиотиков и новые методы их контроля: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1997. – 25 с.
8. **Пробиотики** на основе живых культур микроорганизмов / В. В. Смирнов, Н. К. Коваленко, В. С. Подгорский и др. // Микробиол. журн. – 2002. – Т. 64, № 4. – С. 62–80.
9. **Разработка** и клиническая оценка пробиотика Бифидумбактерин Форте / А. В. Григорьев, В. М. Бондаренко, Н. А. Абрамов и др. // ЖМЭИ. – 1997. – № 3. – С. 92–96.
10. **Хорошилова Н. В.** Иммунотерапевтические аспекты применения пробиотиков в клинической практике // Лечащий врач. – 2003. – № 2. – С. 71–73.
11. **Шевелева С. А.** Пробиотики, пребиотики и пробиотические продукты. Современное состояние вопроса // Вопр. питания. – 1999. – № 2. – С. 32–40.
12. **Якушенко М. Н.** Регуляция микрoэкологических нарушений кишечника у новорожденных детей с перинатальной патологией новым антибиотиком Бифидумбактерином-Форте / М. Н. Якушенко, Ж. М. Тхалапсоева, В. М. Бондаренко // ЖМЭИ. – 1997. – № 6. – С. 18–22.
13. **Effect** of a multispecies probiotic supplement on quantity of irritable bowel syndrome-related intestinal microbial phylotypes / A. Lyra, L. Krogius-Kurikka, J. Nikkilä et al. // BMC Gastroenterol. – 2010. – N 10. – P. 110.
14. **Fuller R.** History and development of probiotics // Probiotics. The scientific basis. – London: Chapman and Hall, 1992. – P. 1–9.
15. **Petrof E. O.** Probiotics and gastrointestinal disease: Clinical evidence and basic science // Antiinflamm. Antiallergy Agents Med. Chem. – 2009. – Vol. 8, N 3. – P. 260–269.
16. **Production** of functional probiotic, prebiotic and synbiotic ice creams / T. Di Criscio, A. Fratianni, R. Mignogna et al. // J. Dairy Sci. – 2010. – Vol. 93, N 10. – P. 4555–4564.
17. **Survival** of *Lactobacillus rhamnosus* strains in the upper gastrointestinal tract / I. Pitino, C. L. Randazzo, A. Lo Curto et al. // Food Microbiol. – 2010. – Vol. 27, N 8. – P. 1121–1127.
18. **Tanaka R.** The effect of the ingestion of fermented milk with *Lactobacillus casei* shirota on the gastrointestinal microbiol ecology in healthy volunteers // Gut Flora and Health – Past, Present and Future. – London, New York : Roual Society of Medicine Press Limited, 1996. – P. 37–45.

Надійшла до редакції 12.09.2010

УДК 579[22:26:844.91]:546.3

І. В. Кушкевич, С. О. Гнатуш, Г. В. Мутенко

Львівський національний університет ім. Івана Франка

АКТИВНІСТЬ КАТАЛАЗИ ТА СУПЕРОКСИДДИСМУТАЗИ БАКТЕРІЙ *DESULFOVIBRIO DESULFURICANS* YA-11 ЗА ВПЛИВУ СОЛЕЙ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

Досліджено вплив $CdCl_2$, $Pb(NO_3)_2$, $CuCl_2$ та $ZnCl_2$ на активність каталази та супероксиддисмутази клітин *Desulfovibrio desulfuricans* Ya-11. Найвищу активність каталази ($42,67 \times 10^{-2}$ мкмоль $\times$ хв $^{-1} \times$ мг $^{-1}$ білка) спостерігали за тривалої дії $Pb(NO_3)_2$. За дії інших солей металів вона змінюється залежно від їх концентрації та тривалості росту. На основі результатів досліджень уперше побудовано ряд дії солей важких металів на активність каталази бактерій *D. desulfuricans* Ya-11: $Pb(NO_3)_2 > CuCl_2 > CdCl_2 > ZnCl_2$. Найвищу активність супероксиддисмутази ($61,52 \times 10^2$ мкмоль $\times$ хв $^{-1} \times$ мг $^{-1}$ білка) спостерігали за тривалого впливу $ZnCl_2$. Інші досліджувані солі спричиняли зростання активності даного ферменту зі збільшенням концентрації солі металу. Уперше побудовано ряд дії солей важких металів на активність каталази бактерій *D. desulfuricans* Ya-11: $ZnCl_2 > Pb(NO_3)_2 > CuCl_2 > CdCl_2$.

И. В. Кушкевич, С. А. Гнатуш, Г. В. Мутенко

Львовский национальный университет им. Ивана Франко

АКТИВНОСТЬ КАТАЛАЗЫ И СУПЕРОКСИДДИСМУТАЗЫ БАКТЕРИЙ *DESULFOVIBRIO DESULFURICANS* YA-11 ПОД ВЛИЯНИЕМ СОЛЕЙ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

Исследовано влияние $CdCl_2$, $Pb(NO_3)_2$, $CuCl_2$ и $ZnCl_2$ на активность каталазы и супероксиддисмутаза клеток *Desulfovibrio desulfuricans* Ya-11. Самую высокую активность каталазы ($42,67 \times 10^{-2}$ мкмоль $\times$ мин. $^{-1} \times$ мг $^{-1}$ белка) определили при длительном действии $Pb(NO_3)_2$. При влиянии солей других металлов она изменяется в зависимости от их концентрации и длительности роста. На основании результатов исследований впервые определен ряд действия солей тяжелых металлов на активность каталазы бактерий *D. desulfuricans* Ya-11: $Pb(NO_3)_2 > CuCl_2 > CdCl_2 > ZnCl_2$. Самая высокая активность супероксиддисмутаза ($61,52 \times 10^2$ мкмоль $\times$ мин. $^{-1} \times$ мг $^{-1}$ белка) определена при длительном влиянии $ZnCl_2$. Соли других тяжелых металлов вызывали увеличение активности исследуемого фермента с возрастанием их концентраций. Впервые определен ряд действия солей тяжелых металлов на активность каталазы бактерий *D. desulfuricans* Ya-11: $ZnCl_2 > Pb(NO_3)_2 > CuCl_2 > CdCl_2$.

I. V. Kushkevych, S. O. Hnatush, H. V. Mutenko

Ivan Franko Lviv National University

CATALASE AND SUPEROXIDDISMUTASE ACTIVITIES IN *DESULFOVIBRIO DESULFURICANS* YA-11 UNDER THE INFLUENCE OF HEAVY METALS SALTS

The highest catalase activity ($42,67 \times 10^{-2}$ μ M $\times$ min $^{-1} \times$ mg $^{-1}$ of protein) in the cells of *Desulfovibrio desulfuricans* Ya-11 has been observed under the prolonged $Pb(NO_3)_2$ influence. In the presence of other heavy metals' salts it has been changed in dependence on their concentrations and growth duration. Based on our research data the row of heavy metals' salts by its influence on *D. desulfuricans* Ya-11 catalase acti-

vity has been formed at first: $Pb(NO_3)_2 > CuCl_2 > CdCl_2 > ZnCl_2$. The highest superoxide dismutase activity ($61.52 \times 10^{-2} \mu M \times min^{-1} \times mg^{-1}$ of protein) has been observed under the prolonged $ZnCl_2$ influence. In the presence of other heavy metals' salts this enzyme's activity increased with increasing the salts' concentrations. Based on our results, the row of heavy metals' salts influence on *D. desulfuricans* Ya-11 superoxide dismutase activity has been formed at first: $ZnCl_2 > Pb(NO_3)_2 > CuCl_2 > CdCl_2$.

Вступ

Сучасний ландшафт Яворівщини сформувався внаслідок відкриття у 1956–1957 рр. Язівського та Немирівського родовищ самородної сірки, які експлуатувалися до 2005 року. Видобуток руди з кар'єру припинено в 1992 році через світову кризу сіркової промисловості.

Із 2002 року почалося затоплення сірчаного кар'єру на Яворівщині (Львівська область) водами річок поверхневого стоку з площі водозабору. Утворилося озеро Яворівське [3; 12]. Наявність високої концентрації органічних сполук і сульфатів спричинила розвиток сульфатвідновних бактерій у мулі Яворівського озера [7]. Ці мікроорганізми здійснюють дисиміляційне відновлення сульфатів до гідроген сульфіду, який є токсичною сполукою для організмів і екологічно небезпечний для довкілля [4; 5].

Бактерії *Desulfovibrio desulfuricans* здатні виживати при обмілнній водойм [15]. Це зумовлено наявністю у них ферментів антиоксидантного захисту, зокрема, каталази, супероксиддисмутази та пероксидазно-редуктазної системи глутатіону. Остання активується за дії токсичних сполук на клітини мікроорганізмів [17; 18].

Результати аналізу вмісту у воді іонів важких металів, зокрема Cd^{2+} , Zn^{2+} , Pb^{2+} та Cu^{2+} , протягом декількох останніх років показали їх швидке нагромадження у придонних відкладах, що призводить до порушень функціонування мікробіоценозів [11].

Іони важких металів негативно впливають на мікроорганізми [1; 6; 13]. Зокрема, порушують цілісність мембран, фотосинтез, процеси трансляції [14; 16; 20], впливають на структуру та функціонування багатьох ферментів [16; 24; 27]. Проте відсутні дані про їх вплив на активність каталази та супероксиддисмутази штамів сульфатвідновних бактерій, виділених із Яворівського озера.

Мета нашої роботи – оцінити вплив хлоридів Cd^{2+} , Cu^{2+} та Zn^{2+} , а також плумбум нітрату на активність каталази та супероксиддисмутази клітин *D. desulfuricans* Ya-11.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкт досліджень – сульфатвідновні бактерії *D. desulfuricans* Ya-11, виділені з Яворівського озера та ідентифіковані на кафедрі мікробіології Львівського національного університету ім. Івана Франка [13]. Для нагромадження біомаси бактерії *D. desulfuricans* Ya-11 вирощували у середовищі Постгейта С [25]. Культивування проводили за анаеробних умов протягом 8 діб при температурі $+25...+28$ °C.

Із метою дослідження впливу солей важких металів на ферменти антиоксидантного захисту бактерії вирощували протягом двох діб за різних концентрацій (0,5, 1,0, 1,5, 2,0 та 2,5 мМ) $CuCl_2$, $CdCl_2$, $Pb(NO_3)_2$, $ZnCl_2$. У контроль солей важких металів не вносили. Через кожні 24 год. відбирали клітини для подальших досліджень. Клітини відмивали від середовища 0,9 % розчином хлориду натрію.

Безклітинні екстракти одержували, руйнуючи клітини на ультразвуковому гомогенізаторі УЗДН–2Т при 22 кГц протягом 5 хв при 0 °C. Отриману суспензію перенесли до центрифужних пробірок і відокремлювали безклітинний екстракт від клітинних уламків центрифугуванням при 12–15 тис. об./хв при 4 °C протягом 30 хв на центрифугу ЦР-2.

Концентрацію білка у безклітинних екстрактах визначали методом Лоурі [21]. Активність каталази визначали спектрофотометрично за кількістю ферментованого пероксиду гідрогену [22]. Активність супероксиддисмутази визначали за ступенем інгібування нею автоокиснення кверцетину, концентрацію якого вимірювали спектрофотометрично [9].

Основні статистичні показники вираховували за безпосередніми даними (середнє арифметичне – M , стандартна похибка – m). Для оцінки достовірності різниці між статистичними характеристиками сукупностей даних обраховували коефіцієнт Стюдента. Достовірною вважалася різниця при показнику достовірності $p > 0,05$ [10]. Статистичне опрацювання результатів проводили, використовуючи програми Excel та Origin [8].

Результати та їх обговорення

Солі важких металів здатні індукувати утворення активних форм кисню за дії на біологічні системи. Щоб протидіяти оксидативному стресу та знешкоджувати негативний вплив іонів важких металів, у клітинах активуються різні ланки системи антиоксидантного захисту, а саме каталаза та супероксиддисмутаза [18]. Із метою вивчення фізіолого-біохімічних характеристик доцільно дослідити функціонування цих ферментів у клітинах *D. desulfuricans* Ya-11 за умов культивування у середовищі із солями важких металів.

Активність каталази клітин *Desulfovibrio desulfuricans* Ya-11 за впливу солей важких металів. Каталаза – це гемумісний фермент, синтез якого активується за впливу пероксиду гідрогену. Цей фермент виявлений у клітинах еукаріот і багатьох прокаріот, зокрема у бактерій, які здійснюють відновлення сульфатів і молекулярної сірки, – *Desulfotomaculum nigrificans*, *Desulfovibrio gigas*, *D. desulfuricans*, *D. kuznetsovii*. Питома активність ферменту у цих мікроорганізмів змінюється в межах 39–189 од./мг білка [2; 24; 28]. Проте відсутні дані про зміну активності каталази бактерій *D. desulfuricans* Ya-11 за впливу солей важких металів. Тому одне із завдань роботи – оцінити активність цього ферменту протягом другої – третьої діб культивування за впливу різних концентрацій $CdCl_2$, $Pb(NO_3)_2$, $CuCl_2$ та $ZnCl_2$.

Як видно з результатів наших досліджень, за впливу 0,5 мМ $CdCl_2$ на бактерії *D. desulfuricans* Ya-11 активність каталази зростала у 12 разів протягом другої доби культивування, але дещо зменшувалась зі збільшенням концентрації солі металу у середовищі (рис. 1а). За внесення до середовища 0,5–2,5 мМ $CdCl_2$ значення активності ферменту, порівняно з контролем, зменшувалося у 4–7 разів на третю добу (рис. 1б). Збільшення активності каталази на другу добу, очевидно, свідчить про індукцію синтезу ферменту за впливу утвореного у середовищі із хлоридом кадмію пероксиду гідрогену. Зменшення цього показника за дії 0,5–2,5 мМ $CdCl_2$ протягом третьої доби, можливо, вказує на зниження життєздатності бактерій у зв'язку з порушенням стеричної конформації та функціональної активності білків через конкуренцію іонів-кофакторів та іонів Cd^{2+} за транспортні системи клітини [26].

Спостерігали збільшення активності ферменту клітин *D. desulfuricans* Ya-11 за внесення солі Pb^{2+} . Так, за впливу 2,0 мМ $Pb(NO_3)_2$ вона зросла у 16 разів ($22,85 \times 10^{-2}$ мкмоль $\times$ хв $^{-1}\times$ мг $^{-1}$ білка) на другу добу (рис. 1а), та у 9 – на третю добу вирощування (рис. 1б), порівняно з варіантом без внесення солі металу. Найбільше значення активності каталази відмітили в середовищі з 2,5 мМ $Pb(NO_3)_2$ протягом третьої доби ($42,67 \times 10^{-2}$ мкмоль $\times$ хв $^{-1}\times$ мг $^{-1}$ білка). Імовірно, значне зростання активності досліджуваного ферменту протягом двох діб культивування зумовлене утворенням значної кількості H_2O_2 за наявності солі Pb^{2+} та, як наслідок, зміною стеричної конформації білка

ОхуR, який унаслідок цього сприяє зв'язуванню РНК-полімерази з промотором, що ініціює синтез каталази, як це показано для *Streptococcus faecalis* [24].

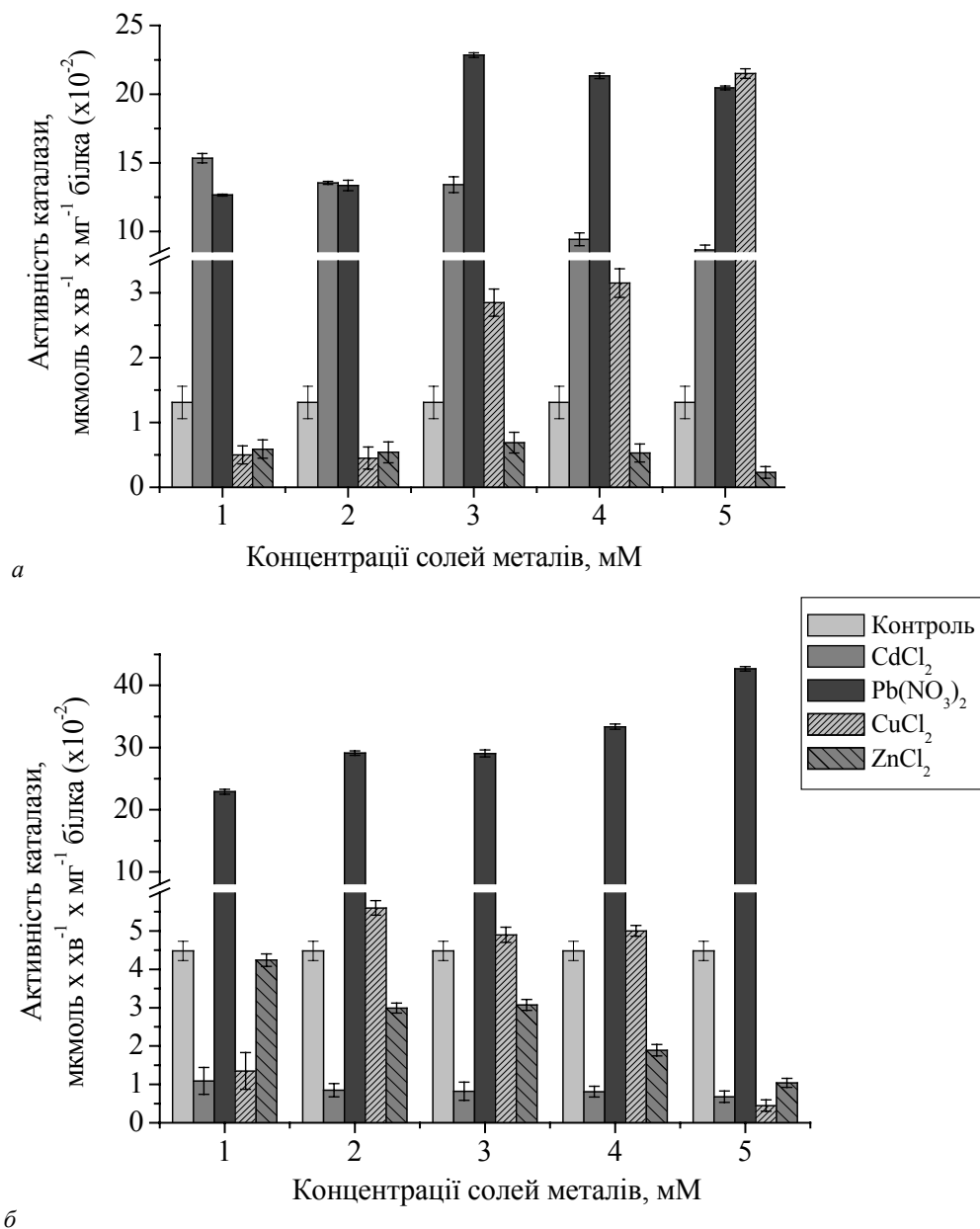


Рис. 1. Активність каталази з неклітинних екстрактів *D. desulfuricans* Ya-11 за впливу різних концентрацій солей металів: а – друга доба, б – третя доба; 1 – 0,5 мМ, 2 – 1,0 мМ, 3 – 1,5 мМ, 4 – 2,0 мМ, 5 – 2,5 мМ

За вмісту 0,5 мМ CuCl_2 у середовищі активність каталази клітин досліджуваних бактерій ($\text{мкмоль} \times \text{хв}^{-1} \times \text{мг}^{-1}$ білка) знижувалася утричі протягом другої – третьої діб вирощування, порівняно з контролем (рис. 1а, б). Це, ймовірно, зумовлено залученням іонів Cu в активні центри різних ферментів, що запобігає утворенню вільних радикалів.

Із подальшим зростанням концентрації солі металу активність ферменту збільшувалася. Значне зростання активності досліджуваного ферменту відмітили на другу добу вирощування за внесення 1,0–2,5 мМ солі *Cu*. На третю добу за впливу найбільшої досліджуваної концентрації *CuCl₂* відбулося зменшення активності каталази у 10 разів порівняно з контролем. Такий результат, можливо, зумовлений появою в клітинах вільних радикалів за впливу значних концентрацій солі металу та їх перетворенням на пероксид гідрогену, який є субстратом для каталази.

Спостерігали зниження активності каталази зі зростанням концентрації *ZnCl₂* протягом двох діб вирощування (рис. 1а, б). За вмісту 2,5 мМ *ZnCl₂* активність цього ферменту зменшилася у 6–4 рази протягом другої – третьої діб культивування, порівняно з пробою без внесення солі металу. Найвищу активність ферменту ($4,24 \times 10^{-2}$ мкмоль $\times$ хв $^{-1}\times$ мг $^{-1}$ білка) виявили за впливу 0,5 мМ солі металу на третю добу.

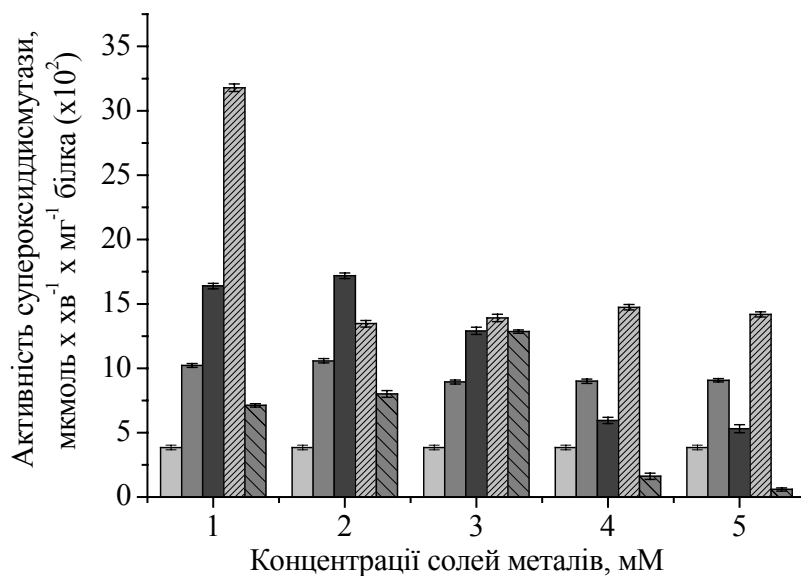
Таким чином, найвищу активність каталази визначено у середовищі з *Pb(NO₃)₂*. Очевидно, сіль цього металу спричиняє утворення великої кількості пероксиду гідрогену. Низька активність досліджуваного ферменту при тривалому витримуванні бактерій із *ZnCl₂*, імовірно, зумовлена його низькою окисдантною активністю, порівняно з іншими досліджуваними солями металів, та залученням цих іонів у активні центри деяких ферментів, що задіяні у процесах гліколізу, синтезу цитохромів, порфіринів, гемопротейнів, іРНК. Визначена активність каталази досліджуваного штаму бактерій була низькою, порівняно з іншими штамми бактерій роду *Desulfovibrio*. Це, ймовірно, зумовлює чутливість бактерій *Desulfovibrio desulfuricans* Ya-11 до окисного стресу, який виникає в клітинах за дії солей важких металів. Очевидно, для нейтралізації негативного впливу цього чинника мікроорганізми синтезують глутатіон, вміст якого буде визначено в нашій наступній роботі. На основі результатів досліджень побудовано ряд дії солей важких металів на активність каталази бактерій *Desulfovibrio desulfuricans* Ya-11: *ZnCl₂* < *CdCl₂* < *CuCl₂* < *Pb(NO₃)₂*.

Наші результати узгоджуються з даними літератури [20; 27], які вказують на збільшення активності каталази бактерій за впливу солей важких металів.

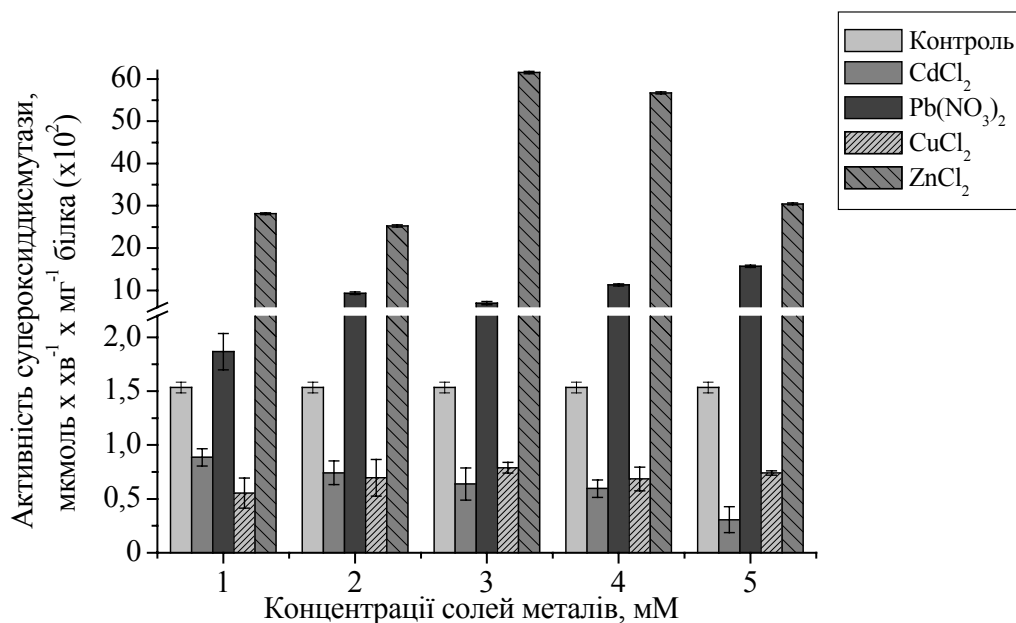
Активність супероксиддисмутази клітин D. desulfuricans Ya-11 за впливу солей важких металів. Супероксиддисмутаза – металумісний фермент, який нейтралізує супероксиданіон-радикал. У складі різних ізоформ цього білка виявлено іони *Fe*, *Zn*, *Cu*, *Mn*. Цей ензим виявлений у клітинах бактерій різних фізіологічних груп. Серед мікроорганізмів, які забезпечують кругообіг *S* у природі, супероксиддисмутази ідентифіковано у *Desulfotomaculum nigrificans*, *Desulfovibrio gigas*, *D. desulfuricans*, *D. vulgaris*, *Chlorobium thiosulfatophilum*, *Chromatium sp.* Її активність у цих бактерій коливається в межах 1–14 одиниць на 1 мг білка [2; 18; 19]. Такі показники активності визначені за умов відсутності стресових чинників. Проте немає даних про активність супероксиддисмутази бактерій *D. desulfuricans* Ya-11 за дії солей важких металів.

За внесення *CdCl₂* активність супероксиддисмутази зростала порівняно з контролем (утричі за впливу 0,5 мМ *CdCl₂*), але майже не змінювалась зі збільшенням концентрації солі металу протягом другої доби культивування (рис. 2а). Протягом третьої доби вирощування у середовищі із сіллю цього металу активність зменшувалася. Найбільше її значення ($10,58 \times 10^2$ мкмоль $\times$ хв $^{-1}\times$ мг $^{-1}$ білка) встановили за дії 1,0 мМ *CdCl₂* протягом другої доби вирощування (рис. 2а). Очевидно, збільшення активності супероксиддисмутази в середовищі з *CdCl₂* зумовлене появою захисної відповіді бактерій на дію токсичних іонів. Значне зменшення активності досліджуваного ферменту на третю добу, порівняно з другою, ймовірно, спричинене сильним порушенням процесів клітинного

метаболізму внаслідок денатурації білків, пригніченням дихання шляхом зв'язування сульфгідрильних груп ферментів, мутагенною дією солі металу [16; 19].



a



б

Рис. 2. Активність супероксиддисмутази з неклітинних екстрактів *D. desulfuricans* Ya-11 за впливу різних концентрацій солей металів: а – друга доба, б – третя доба; 1 – 0,5 мМ, 2 – 1,0 мМ, 3 – 1,5 мМ, 4 – 2,0 мМ, 5 – 2,5 мМ

Протягом двох діб культивування за внесення у середовище *Pb(NO₃)₂* активність ферменту збільшувалась порівняно з контролем. На другу добу активність супероксиддисмутази була вищою за впливу незначних концентрацій солі *Pb* (зросла учетверо при 0,5–1,0 мМ) (рис. 2а). Протягом третьої доби культивування бактерій

D. desulfuricans Ya-11 активність ферменту збільшувалась зі зростанням досліджуваних концентрацій солі металу (рис. 2б). Можливо, збільшення активності супероксиддисмутази при внесенні солі металу зумовлене індукцією її експресії *soxRS*-регулону або безпосередньо іонами ксенобіотика, або внаслідок появи в клітинах супероксиданіону [23]. Внаслідок тривалого культивування за присутності солі *Pb*, очевидно, пригнічуються процеси клітинного метаболізму через пошкодження ультраструктури мембран і органел [26] і знижується активність супероксиддисмутази, тому на третю добу середнє значення цього показника є меншим, порівняно з другою.

Внесення $CuCl_2$ спричиняло зростання активності ферменту на другу добу культивування та її зниження протягом третьої доби вирощування, порівняно з контролем (рис. 2а, б). Найвищу активність ферменту ($31,80 \times 10^2$ мкмоль $\times$ хв $^{-1}\times$ мг $^{-1}$ білка) спостерігали за впливу 0,5 мМ $CuCl_2$ на другу добу вирощування бактерій. Очевидно, збільшення активності ферменту зумовлене залученням іонів *Cu* до його складу як кофактора, що безпосередньо забезпечує здійснення дисмутації супероксиданіону. Зниження цього показника за тривалого культивування бактерій із хлоридом металу, ймовірно, спричинене його токсичним впливом на клітину, що виявляється в пригніченні метаболічних процесів у зв'язку з інактивацією ферментів (α -кетоглутаратдегідрогенази), порушенням інтактності та збільшенням проникності клітинної стінки [2; 26]. Зниження активності супероксиддисмутази з порівняно низькою активністю каталази за тривалої дії $CuCl_2$, можливо, спричинене генеруванням у клітині реакцій Фентона за умов утворення та недостатньої нейтралізації H_2O_2 , який є продуктом каталізу супероксиддисмутази.

За наявності $ZnCl_2$ активність ферменту зменшувалась протягом другої доби, але зростала на третю, порівняно з контролем (рис. 2а, б). Найвищу активність супероксиддисмутази ($61,52 \times 10^2$ мкмоль $\times$ хв $^{-1}\times$ мг $^{-1}$ білка) спостерігали за дії 1,5 мМ $ZnCl_2$ на третю добу культивування. Очевидно, її збільшення на третю добу зумовлене залученням цих іонів до складу ферменту як кофактора, який стабілізує супероксиддисмутаза, або генеруванням активних форм кисню за дії Zn^{2+} . За нетривалого впливу, ймовірно, генерується пероксидазно-редуктазна система глутатіону, яка забезпечує зв'язування іонів *Zn*. За тривалої дії стресового чинника активність цієї системи знижується і, очевидно, тому збільшується активність супероксиддисмутази [16].

Таким чином, найвищу активність супероксиддисмутази виявили за впливу солей *Pb* та *Zn*. Очевидно, це свідчить про генерацію стану сильного окисного стресу за дії $Pb(NO_3)_2$, порівняно з іншими досліджуваними солями металів. Значна активність ферменту за наявності у середовищі іонів *Zn*, ймовірно, зумовлена залученням цих іонів до складу ферменту як кофактора та стабілізацією ферменту. Значення активності супероксиддисмутази, одержані у нашій роботі для *D. desulfuricans* Ya-11, виявились більшими, порівняно з даними літератури [2; 18; 19; 23; 26]. Очевидно, це зумовлено штамоспецифічністю структури та функцій даного ферменту. Побудовано ряд дії солей важких металів на активність супероксиддисмутази бактерій *D. desulfuricans* Ya-11: $ZnCl_2 > Pb(NO_3)_2 > CuCl_2 > CdCl_2$.

Висновки

Найвищу активність каталази ($42,67 \times 10^2$ мкмоль $\times$ хв $^{-1}\times$ мг $^{-1}$ білка) спостерігали за тривалої дії $Pb(NO_3)_2$. За дії інших солей металів вона змінюється залежно від їх концентрації та тривалості росту. На основі результатів досліджень побудовано ряд дії солей важких металів на активність каталази бактерій *D. desulfuricans* Ya-11: $Pb(NO_3)_2 > CuCl_2 > CdCl_2 > ZnCl_2$.

Найвищу активність супероксиддисмутази ($61,52 \times 10^2$ мкмоль $\times$ хв $^{-1} \times$ мг $^{-1}$ білка) спостерігали за тривалого впливу $ZnCl_2$. Інші солі досліджуваних металів спричиняли зростання активності цього ферменту зі збільшенням концентрації солі металу. Побудовано ряд дії солей важких металів на активність каталази бактерій *D. desulfuricans* Ya-11: $ZnCl_2 > Pb(NO_3)_2 > CuCl_2 > CdCl_2$.

Бібліографічні посилання

1. **Авакян З. А.** Сравнительная токсичность тяжелых металлов для некоторых микроорганизмов // Микробиология. – 1967. – Т. 36, № 3. – С. 445–450.
2. **Брюханов А. Л.** Каталаза и супероксиддисмутаза: распространение, свойства и физиологическая роль в клетках строгих анаэробов / А. Л. Брюханов, А. И. Нетрусов // Биохимия. – 2004. – Т. 69. – С. 1170–1186.
3. **Гайдін А. М.** Яворівське озеро / А. М. Гайдін, І. І. Зозуля. – Львів : Інститут гірничо-хімічної промисловості, 2007. – 70 с.
4. **Громов Б. В.** Экология бактерий / Б. В. Громов, Г. В. Павленко. – Л. : Ленинградский ун-т, 1989. – 248 с.
5. **Галушка А. А.** Вплив гідроген сульфід на *Escherichia coli* / А. А. Галушка, Т. Б. Перетятко, С. П. Гудзь // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2008. – Вип. 48. – С. 129–134.
6. **Грузина Т. Т.** Изучение ингибирующего влияния ионов свинца на клетки некоторых штаммов бактерий рода *Pseudomonas* / Т. Т. Грузина, Т. П. Чеховская, М. Н. Баланина // Укр. біохім. журн. – 2002. – Т. 74, № 2. – С. 115–119.
7. **Динаміка** змін титру сульфатвідновлювальних бактерій та вмісту сульфатів і сірководню у водах кар'єру Яворівського сіркового родовища в процесі його затоплення / С. П. Гудзь, С. О. Гнатуш, Т. Б. Перетятко та ін. // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2004. – Вип. 37. – С. 185–189.
8. **Исакова О. П.** Обработка и визуализация данных физических экспериментов с помощью пакета Origin / О. П. Исакова, Ю. Ю. Тарасевич, Ю. И. Юзюк. – М. : Либком, 2009. – 136 с.
9. **Костюк В. А.** Простой и чувствительный метод определения активности супероксиддисмутаза, основанный на реакции окисления кверцетина / В. А. Костюк, А. И. Потапович, Ж. В. Ковалева // Вопросы медицинской химии. – 1990. – Т. 36, № 2. – С. 88–91.
10. **Лакин Г. Ф.** Биометрия. – М. : Высш. шк., 1990. – 352 с.
11. **Вплив** важких металів на ріст та відновлення сульфатів *Desulfovibrio desulfuricans* / О. М. Мороз, С. П. Гудзь, О. І. Подопрігора та ін. // Наук. вісн. Ужгородського ун-ту. Серія Біологія. – 2009. – Вип. 26. – С. 193–202.
12. **Мікрофлора** води озера Яворівське / О. М. Мороз, Я. І. Колісник, О. І. Подопрігора та ін. // Наук. вісн. Ужгородського ун-ту. Серія біологія. – 2008. – Вип. 24. – С. 131–138.
13. **Перетятко Т. Б.** Екологічне значення сульфатвідновлювальних бактерій штучних водойм (на прикладі Яворівського родовища сірки): Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.16. – К., 2007. – 140 с.
14. **Abbas A.** Effects of metals on a range of *Streptomyces* species / A. Abbas, C. Edwards // Applied and Environmental Microbiology. – 1989. – Vol. 55. – P. 2030–2035.
15. **Abdollahi H.** Effects of oxygen on the growth of *Desulfovibrio desulfuricans* / H. Abdollahi, J. W. Wimpenn // J. of General Microbiology. – 1990. – Vol. 136. – P. 1025–1030.
16. **Byeong C. J.** Localization of enzymically enhanced heavy metal accumulation by *Citrobacter sp.* and metal accumulation *in vitro* by liposomes containing entrapped enzyme / C. J. Byeong, C. Hawes, K. M. Bonthron // Microbiology. – 1997. – Vol. 143. – P. 2497–2507.
17. **Chen K.** Zinc activates the ARE – dependent antioxidant response in the RPE / K. Chen, J. Cai, P. Strenberg // Ophthalmology. – Nashville, TN: Vanderbilt University School of Medicine, 2006.
18. **Fournier M.** Function of oxygen resistance proteins in the anaerobic, sulfate-reducing *Bacterium desulfovibrio vulgaris* Hildenborough / M. Fournier, Y. Zhang, J. D. Wildschut // J. of Bacteriology. – 2003. – Vol. 185. – P. 71–79.
19. **Fridovich I.** Oxygen toxicity and the superoxide dismutase / I. Fridovich, E. M. Gregory // J. of Bacteriology. – 1973. – Vol. 114. – P. 1193–1197.

20. **Gadd G. M.** Metals and microorganisms: A problem of definition // FEMS Microbiol. Letts. – 1992. – Vol. 100. – P. 197–204.
21. **Protein** determination with the folin phenol reagent / O. H. Lowry, N. J. Rosebrough, A. L. Farr, R. J. Randall // J. Biol. Chem. – 1951. – Vol. 193. – P. 265–275.
22. **Luck H.** Catalase // Methods in enzymatic analysis / H.-U. Bergmeyer ed. – London : Academic Press, 1963. – P.855–894.
23. **McCormick M. L.** Endogenous superoxide dismutase levels regulate iron-dependent hydroxyl radical formation in *Escherichia coli* exposed to hydrogen peroxide / M. L. McCormick, G. R. Buettner, B. E. Britigan // J. of Bacteriology. – 1998. – Vol. 180. – P. 622–625.
24. **Niven C. F.** Catalase activity of two *Streptococcus faecalis* strains and its enhancement by aerobiosis and added cations // J. of Bacteriology. – 1964. – Vol. 88. – N 3. – P. 602–610.
25. **Postgate J. R.** The sulfate-reducing bacteria. – Cambridge : Cambridge University Press, 1984. – 208 p.
26. **Stuczynski T. I.** Response of soil microbiological activities to cadmium, lead, and zinc salt amendments / T. I. Stuczynski, G. W. McCarty, G. Siebielec // J. Environ. Qual. – 2003. – Vol. 32. – P. 1346–1355.
27. **Tejada M.** Application of two organic wastes in a soil polluted by lead: Effects on the soil enzymatic activities / M. Tejada, M. T. Hernandez, C. Garcia // J. Environ. Qual. – 2007. – Vol. 36. – P. 216–225.
28. **Xavier A. V.** Purification and characterization of an iron superoxide dismutase and a catalase from the sulfate-reducing bacterium *Desulfovibrio gigas* // J. of Bacteriology. – 2000. – Vol. 182. – P. 796–804.

Надійшла до редколегії 21.06.2010

УДК 631.5:581.4+58.08

Л. П. Мицик, О. В. Кузнецова

Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

МОРФОЛОГІЧНА ІНТЕГРОВАНІСТЬ ВЕГЕТАТИВНИХ ПАГОНІВ ТОНКОНОГА ВУЗЬКОЛИСТОГО (*POA ANGUSTIFOLIA*)

Показано можливість використання методу кореляційних плеяд для визначення життєвості популяції багаторічних злаків поліцентричної біоморфи. Збільшення за роками інтегрального показника плеяди свідчило про прогресуючий розвиток популяції *Poa angustifolia* L. та збігалося з інвазійним періодом її життєдіяльності. Значення цього критерію, що дорівнює 0,5 і більше, відповідало «нормальному» стану популяції. Його зменшення свідчило про початок деструктивних процесів.

Л. П. Мыцик, О. В. Кузнецова

Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИНТЕГРИРОВАННОСТЬ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ МЯТЛИКА УЗКОЛИСТОГО (*POA ANGUSTIFOLIA*)

Показана возможность использования метода корреляционных плеяд для определения жизнеспособности популяции многолетних злаков полицентрической биоморфы. Увеличение по годам интегрального показателя плеяды свидетельствовало о прогрессирующем развитии популяции *Poa angustifolia* L. и совпадало с инвазионным периодом ее жизнедеятельности. Значение этого критерия, равного 0,5 и больше, соответствовало «нормальному» состоянию популяции. Его уменьшение говорило о начале деструктивных процессов.

L. P. Mytsyk, O. V. Kuznetsova

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

MORPHOLOGICAL INTEGRITY OF VEGETATIVE SPROUTS OF JUNE GRASS (*POA ANGUSTIFOLIA*)

The possibility of use of the correlative pleiad method for vitality determination of polycentric biomorph of perennial cereals population has been shown. The increase of pleiad integrated index with each year indicated the progressive development of *Poa angustifolia* L. population and coincided with invasion period of its vital functions. Value of this criterion ≥ 0.5 corresponded to a "normal" state of population. Its decrease testified the beginning of destructive processes.

Вступ

Морфологічна структура рослини являє собою взаємопов'язані органи та їх елементи у вигляді єдиного цілого. Кореляція морфологічних ознак – інтегральний показник пов'язаності, узгодженості складових живої системи та її цілісності [14]. Вивчення внутрішніх зв'язків між окремими органами особин важливе при вирішенні багатьох теоретичних і практичних завдань екології та фітоценології [7]. Узагальнення експериментального матеріалу за допомогою математичних методів, у тому числі кореляційного аналізу, дає можливість повніше розкрити еколого-біологічні закономірності організмів і

сутність впливу зовнішніх чинників на їх життєдіяльність [9; 13]. У біологічних об'єктах внутрішні кореляції можуть визначати міру їх відповідності конкретному місцезростанню та життєвий стан організмів [12]. Переважання високих позитивних кореляцій серед функціонально важливих ознак говорить про певну узгодженість у морфогенезі, у функціонуванні й розвитку особин та їх пристосованість до умов середовища, що їх оточує; відсутність кореляцій може свідчити про дезінтеграційні процеси та являти собою ранній діагностичний сигнал деструктивних явищ [6; 13].

Спираючись на ці положення та зважаючи на складність дослідження вікової структури популяції трав'яних рослин поліцентричної біоморфи [1; 2; 11], ми мали на меті виявити можливість використання відповідних відомостей і закономірностей для індикації життєвості рослин цієї групи на прикладі типового її представника *Poa angustifolia*.

Матеріал і методи досліджень

Для оцінки життєвості та побудови прогнозу розвитку конкретної популяції часто використовують, крім інших методів, аналіз її вікової структури, з урахуванням співвідношення відповідних груп (ювенільні, іматурні, генеративні тощо). Проте застосування цього методу при вивченні видів поліцентричної біоморфи, особливо таких, що утворюють дерен, надто проблематичне. Своєрідність цих рослин – вегетативне розмноження плагіотропною пагоновою системою. При цьому одна особина розділяється на декілька клонів – окремих організмів, що перебувають на деякій відстані один від одного. У щільних травостоях, розростаючись на всі боки, вони взаємно вросли в місцеперебування сусідніх індивідів, утворюючи надзвичайно складне переплетіння. За таких обставин виокремити у рослинному угрупованні конкретні організми вкрай складно, а у більшості випадків неможливо. Саме тому у цих видів за основну структурну та облікову одиницю беруть не особину, а парціальний кущ або пагін [1; 11]. При дослідженні газонних травостоїв такими одиницями традиційно вважали тільки пагони [5; 10]. Їх, проте, використовували переважно для вивчення динаміки густоти травостою та його реакції на агротехнічні заходи. У зв'язку з викладеним ми поставили за мету спробувати виявити діагностичні та прогностичні можливості вегетативних пагонів *P. angustifolia* (типового нещільнокущово-довгокореневищного дернотвірного багаторічного злаку).

Первинні відомості отримували на ділянках, розташованих у ботанічному саду Дніпропетровського національного університету ім. Олеся Гончара. На початку експерименту одна з них являла собою природний травостій із переважною участю зазначеного вище виду. Інша – газон із домінуванням *Festuca rubra* L. та з деякою участю *P. angustifolia*. На них у травні 2002–2004 років до початку першого протягом року викошування методом рандомізації відбирали по 100 вегетативних пагонів та враховували такі біометричні ознаки: висоту пагона, довжину другого листка з морфологічно верхнього кінця пагона, запас довжини живих частин листових пластинок цього ж пагона, кількість листків, ширину листових пластинок, площу живої поверхні всіх листових пластинок пагона. Останню ознаку обраховували як добуток довжини та ширини листової пластинки, виходячи з того, що її форма у досліджуваного злаку є лінійною. Корелятивний зв'язок установлювали, використовуючи загальноприйнятий алгоритм [4; 9] і метод кореляційних плеяд [6; 13].

Інтегральний показник (критерій) плеяди (R) – це середня зважена величина всіх коефіцієнтів кореляції (r), отриманих при послідовному співставленні одна з одною шести зазначених вище ознак 100 пагонів.

Результати та їх обговорення

Зміст виявлених залежностей і можливі причини змін характеристик часі стануть зрозумілішими, коли розглядати їх на тлі динаміки фітоценотичної структури досліджених угруповань і розвитку конкретних популяцій.

На початку експерименту у складі травостою природної ділянки (що утримувалась без викошування) *P. angustifolia* перебував у статусі домінанта. Субдомінантом цієї асоціації був *Elytrigia repens* (L.) Nevski. Проте за роки спостереження перший із них із різних причин перейшов у категорію підпорядкованого виду при домінуванні *E. repens*. Потужна конкуренція за вологу, а головне – за світло призвела до зменшення чисельності *P. angustifolia* та до змін лінійних показників цих рослин (до видовження та звуження листових пластинок тощо). Це певною мірою вплинуло на взаємну пропорційність біометричних показників, а звідси – й на їх кореляційні залежності. Відповідний інтегральний критерій плеяди (R) на початку дослідження становив 0,54 (табл. 1). Далі він послідовно зменшувався до 0,50 та 0,49, сигналізуючи, певно, про деструктивні явища в популяції.

Відомості, отримані у процесі цієї роботи, дали можливість знайти й діагностичні ознаки вегетативного пагона, а отже, опосередковано, і популяції. Найвищу пов'язаність з іншими біометричними показниками на початку дослідження мала площа листової поверхні (середній коефіцієнт кореляції 0,70), хоча він із роками теж зменшувався (до 0,67 і 0,66), лишаючись, проте, головним, вищим проти інших.

Таблиця 1

Коефіцієнт кореляції (r) між ознаками вегетативних пагонів *Poa angustifolia* у варіанті без викошування

Період	Ознака пагона	Висота	Запас довжини листків	Довжина другого листка	Кількість листків	Середня ширина листка	Площа листової поверхні	Середній коефіцієнт
Травень, 2002 р.	Висота	–	0,89	0,85	0,20	0,43	0,84	0,64
	Запас довжини листків	0,89	–	0,83	0,29	0,42	0,92	0,67
	Довжина другого листка	0,85	0,83	–	0,14	0,35	0,78	0,59
	Кількість листків	0,20	0,29	0,14	–	0,12	0,26	0,20
	Середня ширина листка	0,43	0,42	0,35	0,12	–	0,72	0,41
	Площа листової поверхні	0,84	0,92	0,78	0,26	0,72	–	0,70
	Середня величина, R	0,54						
Травень, 2003 р.	Висота	–	0,82	0,62	0,19	0,31	0,73	0,53
	Запас довжини листків	0,82	–	0,74	0,45	0,43	0,92	0,67
	Довжина другого листка	0,62	0,74	–	0,27	0,23	0,63	0,50
	Кількість листків	0,19	0,45	0,27	–	0,12	0,38	0,28
	Середня ширина листка	0,31	0,43	0,23	0,12	–	0,71	0,36
	Площа листової поверхні	0,73	0,92	0,63	0,38	0,71	–	0,67
	Середня величина, R	0,50						
Травень, 2004 р.	Висота	–	0,48	0,79	0,30	0,26	0,67	0,50
	Запас довжини листків	0,48	–	0,68	0,24	0,42	0,68	0,50
	Довжина другого листка	0,79	0,68	–	0,36	0,44	0,91	0,64
	Кількість листків	0,30	0,24	0,36	–	0,03	0,27	0,24
	Середня ширина листка	0,26	0,42	0,44	0,03	–	0,76	0,38
	Площа листової поверхні	0,67	0,68	0,91	0,27	0,76	–	0,66
	Середня величина, R	0,49						

Другим за «вагою» діагностичним критерієм виявився сумарний запас довжини живих частин листових пластинок пагона. Про його значення як важливого при вивченні динаміки росту багаторічних злаків у природних умовах говорилося раніше [3]. Тепер це твердження показано у новому ракурсі та з відповідним кількісним

обґрунтуванням. Початковий середній коефіцієнт кореляції цього показника дорівнював 0,67. Проте на третій рік він знизився до 0,50, поступившись місцем довжині другого листка з морфологічно верхнього кінця пагона.

Кореляційні зв'язки останнього теж змінились, але убик зростання – з 0,59 до 0,64. Саме цей листок ми вибрали, зважаючи на його особливе положення (принаймні у багаторічних злаків). У цих рослин процес лінійного росту в системі вегетативного пагона завжди відбувається тільки у одного листка – першого зверху. Тому ці листки у конкретний момент мають у популяції найрізноманітнішу величину – від 1 мм, наприклад, до найбільшої з можливих, оскільки кожен із них перебуває на різних етапах росту. Отже, другі зверху листки є наймолодшими серед тих, що припинили свій ріст, досягши своєї остаточної величини, і тому саме їх властивості (у середньому для популяції) найточніше відповідають навколишнім умовам (у першу чергу довжиною листової пластинки), життєвості пагона та особини. На прикладі *Lolium perenne* L. показано, що цей листок у травостої розташований у середньому найвище і тому саме він, принаймні порівняно з першим і третім листками, більше піддається зовнішнім негативним чинникам [8]. Значення цього листка у *P. angustifolia* доведене й тим, що його довжина мала високу корелятивну пов'язаність із площею листової поверхні всього пагона (головного діагностичного критерію) – r від 0,63 до 0,91 при найвищому рівні вірогідності. Найнижче значення з погляду діагностичних властивостей відносно всього пагона мав показник кількості листків. Їх середній коефіцієнт кореляції був найменшим, хоча і достовірним – r від 0,26 до 0,38 (при $p < 0,05$ та $p < 0,01$).

Прямо протилежні процеси відбувались на ділянці, що викошувалась (табл. 2).

Таблиця 2

Коефіцієнт кореляції (r) між ознаками вегетативних пагонів *Poa angustifolia* у варіанті з викошуванням

Період	Ознака пагона	Висота	Запас довжини листків	Довжина другого листка	Кількість листків	Середня ширина листка	Площа листової поверхні	Середній коефіцієнт
Травень, 2002 р.	Висота	–	0,63	0,12	0,54	0,17	0,71	0,43
	Запас довжини листків	0,63	–	0,32	0,60	0,32	0,76	0,53
	Довжина другого листка	0,12	0,32	–	0,31	0,23	0,35	0,27
	Кількість листків	0,54	0,60	0,31	–	0,20	0,63	0,46
	Середня ширина листка	0,17	0,32	0,23	0,20	–	0,20	0,22
	Площа листової поверхні	0,71	0,76	0,35	0,63	0,20	–	0,53
	Середня величина, R	0,41						
Травень, 2003 р.	Висота	–	0,65	0,12	0,53	0,30	0,73	0,47
	Запас довжини листків	0,65	–	0,36	0,57	0,38	0,81	0,55
	Довжина другого листка	0,11	0,36	–	0,31	0,20	0,35	0,27
	Кількість листків	0,53	0,57	0,31	–	0,26	0,70	0,47
	Середня ширина листка	0,30	0,38	0,20	0,26	–	0,21	0,27
	Площа листової поверхні	0,73	0,81	0,35	0,70	0,21	–	0,56
	Середня величина, R	0,43						
Травень, 2004 р.	Висота	–	0,69	0,11	0,73	0,26	0,75	0,51
	Запас довжини листків	0,69	–	0,28	0,67	0,36	0,80	0,56
	Довжина другого листка	0,11	0,28	–	0,34	0,21	0,33	0,25
	Кількість листків	0,73	0,67	0,34	–	0,26	0,70	0,54
	Середня ширина листка	0,26	0,36	0,21	0,26	–	0,21	0,26
	Площа листової поверхні	0,75	0,80	0,33	0,70	0,21	–	0,56
	Середня величина, R	0,45						

На ній ще у 1989 р. було закладено газон висіванням насіння *Festuca rubra* L. Проте, крім неї, у подальшому тут самостійно з'явився, разом з іншими, переважно

«бур'янистими» видами, і *P. angustifolia*. До 2002 р. (на початок експерименту) він посів у цьому фітоценозі вже друге місце у ролі субдомінанта. Режим викошування створював, як видно, сприятливі умови для прогресуючого розвитку цього злаку та, можливо, тому протягом трьох років дослідження він із підпорядкованого виду перетворився на співдомінанта і, отже, ця популяція у той час перебувала, напевно, на завершальній фазі етапу інвазії. Ці процеси внесли деякі зміни у співвідношення біометричних величин системи пагона та його кореляційні зв'язки. Показник інтегрованості (R) тут послідовно збільшувався з початкового 0,41 до 0,43 і 0,45. Нагадаємо, що при невикосованому режимі цей коефіцієнт у ці ж роки послідовно зменшувався.

Висновки

Послідовне збільшення інтегрального показника кореляційної плеяди свідчило про прогресуючий розвиток популяції та, найімовірніше, про інвазійний період її існування. Значення цього критерію, що дорівнює 0,5 і більше, відповідало «нормальному» стану популяції та говорило про її перебування в режимі екологічної відповідності умовам місцезростання. Зменшення з роками обговорюваного критерію виявилось своєрідним діагностичним сигналом про початок дезінтеграційних процесів і регресивного стану популяції, послаблення або відсутність її екологічної відповідності умовам місцезростання. Використання методу кореляційних плеяд розширює можливості біолого-екологічних досліджень. При накопиченні відповідних відомостей напевно стане можливим, крім відомих, новий, зазначений вище, підхід до оцінки життєвого стану та прогнозу розвитку популяцій, принаймні багаторічних дернотвірних злаків поліцентральної біоморфи.

Бібліографічні посилання

1. Браун Д. Методы исследования и учета растительности. – М. : Изд-во иностр. лит., 1957. – 316 с.
2. Газоны. Научные основы интродукции и использования газонных и почвопокровных растений / Под ред. Н. В. Ципин. – М. : Наука, 1977. – 251 с.
3. Голубев В. Н. О росте вегетативных побегов злаков и осоки в условиях Южного берега Крыма // Экология. – 1971. – № 4. – С. 85–87.
4. Лакин Г. Ф. Биометрия. – М. : Высш. шк., 1990. – 368 с.
5. Лаптев А. А. Интродукция и семеноводство газонных трав на Украине / А. А. Лаптев, Е. А. Котик, Н. К. Коваленко. – К. : Наук. думка, 1978. – 178 с.
6. Литвин В. С. Внутриорганный и межорганный морфологическая интеграция при метаморфозе амфибий: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М. : Мед. ин.-т им. Н. И. Пирогова, 1989. – 18 с.
7. Любарский Е. Л. Опыт простого корреляционного анализа взаимосвязей в фитоценозе с использованием малых выборок // Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. – М. : Наука, 1972. – С. 53–59.
8. Мыщук Л. П. О холодостойкости главных побегов райграса пастбищного первого года вегетации при осеннем посеве // Экология. – 1972. – № 2. – С. 92–94.
9. Плохинский Н. А. Биометрия. – М. : Изд-во Московского ун-та, 1970. – 367 с.
10. Сигалов Б. Я. Долголетние газоны. – М. : Наука, 1971. – 311 с.
11. Смирнова О. В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М. : Наука, 1976. – С. 72–80.
12. Таршин Г. И. Подземные органы травянистых многолетников, их структура и изменчивость: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. – Свердловск, 1980. – 32 с.
13. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. – Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1959. – Вып. 9. – С. 137–141.
14. Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск : Наука, 1968. – 224 с.

Надійшла до редколегії 01.10.2010

УДК 591.185.1:595.767.29

К. О. Мороз

Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара

**ФУНКЦИОНАЛЬНА АСИМЕТРИЯ
НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ БЕЗХРЕБЕТНИХ
НА ПРИКЛАДІ ПРОСТОРОВОЇ ОРІЄНТАЦІЇ
ТВЕРДОКРИЛИХ ТРИБИ TENTYRIINI**

Досліджено прояви функціональної асиметрії нервової системи комах на прикладі двох близьких у систематичному та екологічному плані видів жуків-чорнишів: *Anatolica eremita* (Steven, 1829) та *Tentiria nomas taurica* (Pallas, 1781). Виявлено видоспецифічний прояв моторно-просторової асиметрії імаго даних видів. Досліджено просторову диференціацію напрямку руху особин на «правшів», «лівшів» і «амбидекстрів» із різним ступенем прояву ознаки. Встановлено коливання та розподіл значень коефіцієнта асиметрії для обох видів чорнишів. Проаналізовано вплив першого пріоритету напрямку локомоції на подальші орієнтаційні прояви.

Е. О. Мороз

Днепропетровский национальный университет им. Олесь Гончара

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
НА ПРИМЕРЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРИЕНТАЦИИ
ЖЕСТКОКРЫЛЫХ ТРИБЫ TENTYRIINI**

Исследованы проявления функциональной асимметрии нервной системы насекомых на примере двух близких в систематическом и экологическом плане жуков-чернотелок: *Anatolica eremita* (Steven, 1829) и *Tentiria nomas taurica* (Pallas, 1781). Выявлена видоспецифичность проявления моторно-пространственной асимметрии у имаго данных видов. Исследована пространственная дифференциация движения особей на «правшей», «левшей» и «амбидекстров» с разной степенью проявления признака. Установлены колебания и распределение значений коэффициента асимметрии для обоих видов чернотелок. Проанализировано влияние первого приоритета направления локомации на последующие ориентационные проявления.

К. О. Moroz

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

**FUNCTIONAL ASYMMETRY OF INVERTEBRATES' NERVOUS
SYSTEM ON THE EXAMPLE OF SPATIAL ORIENTATION
OF THE TENTYRIINI TRIBE BEETLES**

The functional asymmetry of the nervous system of insects was studied on an example of two taxonomically and ecologically closed darkling beetles: *Anatolica eremita* (Steven, 1829) and *Tentiria nomas taurica* (Pallas, 1781). Species-specificity of motor-spatial asymmetry is revealed for imago of these species. Spatial differentiation of specimens' movement for "right-handers", "left-handers" and "ambidexters" with different degree of the sign display was investigated. Fluctuations and distributing of values of the asymme-

try ratio for both species of the darkling beetles were determined. Influence of the first priority of the locomotion direction on further orientational manifestations was analysed.

Вступ

Функціональна асиметрія – одна з основних неспецифічних й еволюційно детермінованих властивостей нервової системи [14]. У другій половині XX ст. в окремих дослідженнях [1; 19] доведено притаманність проявів функціональної міжпівкульової асиметрії не тільки людині, а й хребетним тваринам. Тому виявлення первинних проявів асиметричності нейрофізіологічних процесів на ранніх етапах еволюції тваринного світу в останні десятиріччя постає важливою проблемою загальної біології, фізіології та медицини.

Функціональна асиметрія нервової системи у тварин має два основні прояви: сенсорна та моторна [10]. Останнім часом отримано відомості про пріоритет використання правого або лівого ока у птахів, плазунів та риб [19; 22; 25; 27] як прояв сенсорної асиметрії. Віддання переваги певному (лівому або правому) напрямку руху при орієнтуванні тварини у просторі – найвиразніший прояв функціональної міжпівкульової асиметрії хребетних [15]. Наявність просторово-орієнтаційної диференціації доведено для деяких видів хребетних: щурів [7; 8; 20], мишей [7], хом'яків [21], котів [20], а також риб [3].

Уперше наявність асиметрії локомоторної орієнтації безхребетних виявлена Х. Патнемом на прикладі *Aleochara bilineata* (Gyllenhal, 1810) [25]. Початок систематичного дослідження просторово-моторної асиметрії у безхребетних покладено у лабораторії В. Л. Біанкі у 1980-х роках як найважливіший аспект еволюції функціональної латеризації центральної нервової системи тварин [13]. На даний момент встановлено наявність проявів моторної асиметрії у планарій [16], турбеларій [2], молюсків [9], ракоподібних [4] і соціальних комах (джелів *Bombus lapidarius* (Linnaeus, 1758) та інших бджіл [17], мурах [11; 12], ос [5]).

Питання про видоспецифічність проявів функціональної асиметрії нервової системи безхребетних на теперішній час залишається відкритим. Тому мета даного дослідження – виявити та порівняти прояви моторно-просторової асиметрії на прикладі двох таксономічно та екологічно близьких видів твердокрилих: *Anatolica eremita* (Steven, 1829) та *Tentiria nomas taurica* (Pallas, 1781).

Матеріал і методи досліджень

Як об'єкт досліджень використано жуків-чорнишів (по 50 імаго кожного виду): *Anatolica eremita* (Steven, 1829) та *Tentiria nomas taurica* (Pallas, 1781), які належать до родини Tenebrionidae (Latreille, 1802). Комах збирали методом ручного розбирання підстилки у серпні 2010 року на ділянці піщаного степу природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» (Дніпропетровська обл., Царичанський і Дніпропетровський р-ни).

Безхребетних у лабораторних умовах утримували у прозорих пластикових садках розміром 20 × 30 см групами по 50 особин за однакових умов (температура повітря +25 °С, вологість – близько 70 %, субстрат – пісок, спектр живлення – однотипні органічні рештки). Перед початком експерименту кожну особину певного виду пересажували в окрему скляну пробірку з номером і утримували в них протягом 15 хв задля уникнення похибок, що могли бути викликані стресовим станом тварин.

Експеримент проводили за методикою вільного вибору напрямку локомоції у Т-подібному лабіринті [1]. Освітленість, вологість і температуру повітря протягом експерименту підтримували на постійному рівні відповідно до умов передексперимен-

тального лабораторного утримання. Комаху поміщали у стартову камеру головним кінцем у напрямку розвилки. Після вибору певного напрямку (правого – R або лівого – L) результат фіксували й тварину знову переносили у стартову камеру. Маніпуляцію проводили для кожної особини з п'ятиразовою повторністю чотири рази на добу з інтервалом 2 години.

Коефіцієнт асиметрії (K_{ac}) – показник переваги напрямку руху визначали за формулою:

$$K_{ac} = \frac{R - L}{R + L},$$

де R та L – кількість право- та лівосторонніх поворотів відповідно.

Обробку даних проводили методами варіаційної статистики та факторного аналізу.

Результати та їх обговорення

Пріоритетність вибору напрямку руху різнилась в окремих видів комах. Серед особин *A. eremita* спостерігалась тенденція до лівостороннього руху (52 %), а в імаго *T. n. taurica* – до правостороннього (52 %); 48 %, що залишилися, припадає на частку «лівішів» і «симетриків». Частота проявів амбідекстрії складала 22 та 16 % загальної кількості особин відповідно. Інтенсивність прояву ознаки (вибір пріоритетного напрямку руху) у *T. n. taurica* коливалась у межах 55–70 %, а у *A. eremita* значна кількість (11,5 %) мала 75-відсоткову вираженість асиметрії (максимальну для даної серії експериментів). Більшість особин обох видів проявили незначний ступінь диференціації певного просторового пріоритету напрямку руху – 55-відсоткова вираженість (43,7 % особин – *T. n. taurica* та 38,4 – *A. eremita*), однак обидва пікові значення спостерігалися при тенденції до лівосторонньої орієнтації (рис. 1).

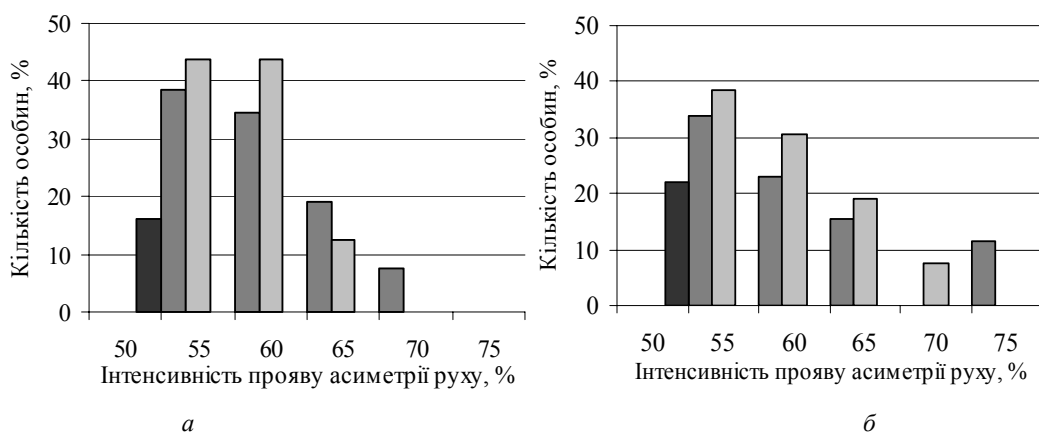


Рис. 1. Інтенсивність прояву пріоритету вибору руху комах: а – *T. n. taurica*, б – *A. eremita*; чорний колір – «правіші», сірий – «лівіші», білий колір – «амбідекстри»

Виявлено вплив першого вибору напрямку руху у кожному з п'яти дослідів на підсумковий показник асиметрії. Особини, що мали найвищі середні показники інтенсивності прояву асиметрії локомоції (60–75 %) в усіх серіях експериментів, віддавали перевагу певному напрямку руху (лівому або правому). Серед амбідекстрів впливу першого повороту на подальші виявлено не було.

Для кожної особини обох видів комах встановлено коефіцієнт асиметрії (K_{ac}) (рис. 2). Розподіл значень коефіцієнта для *T. n. taurica* виявився ненормальним ($p < 0,01$) (див. рис. 2а). Показники K_{ac} у випадку аналізу моторно-просторової орієнтації імаго *A. eremita* мали нормальний розподіл та були достовірними ($p < 0,05$) (рис. 2б).

У результаті проведення факторного аналізу (рис. 3) виявлено вплив двох основних факторів на моторно-просторову диференціацію імаго чорнишів: для *T. n. taurica* їх сумарна дисперсія становила 29,4 %, для *A. eremita* – 28,9 %. Дисперсія фактора 1 дорівнювала 16,8 та 15,9 %, фактора 2 – 12,6 та 13,0 % відповідно.

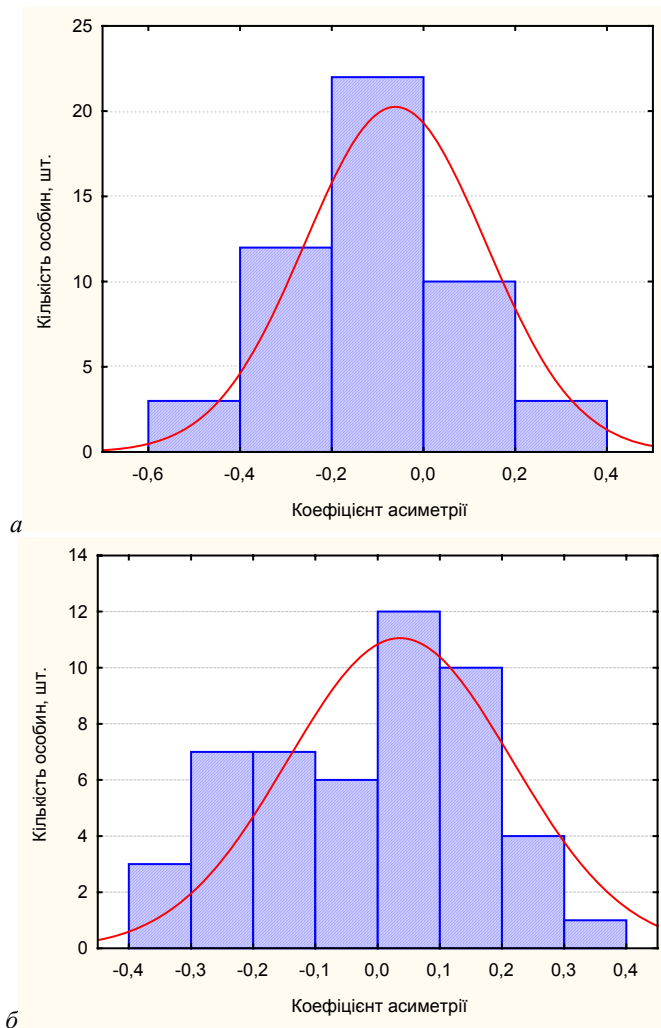


Рис. 2. Розподіл значень коефіцієнта асиметрії серед імаго жуків-чорнишів:
а – *T. n. taurica*, б – *A. eremita*

Таким чином, виявлені характеристики моторно-просторової орієнтації – один із виразних проявів асиметрії нервової системи, що детально досліджена для хребетних тварин із вираженою міжпівкульовою асиметрією. Подальші дослідження доцільно спрямовувати саме на виявлення конкретних ендо- та екзогенних факторів, що зумовлюють подібні прояви властивостей нервової системи безхребетних тварин: кореляцію між морфометричною мінливістю моторно-просторовою асиметрією; залежність локомоторних проявів властивостей нервової системи від онтогенетичного етапу та різних аспектів фізіологічного стану комах; а також можливість використання фізіологічної асиметрії як індикаторного показника ступеня ендогенного впливу характеристик середовища існування певних популяцій.

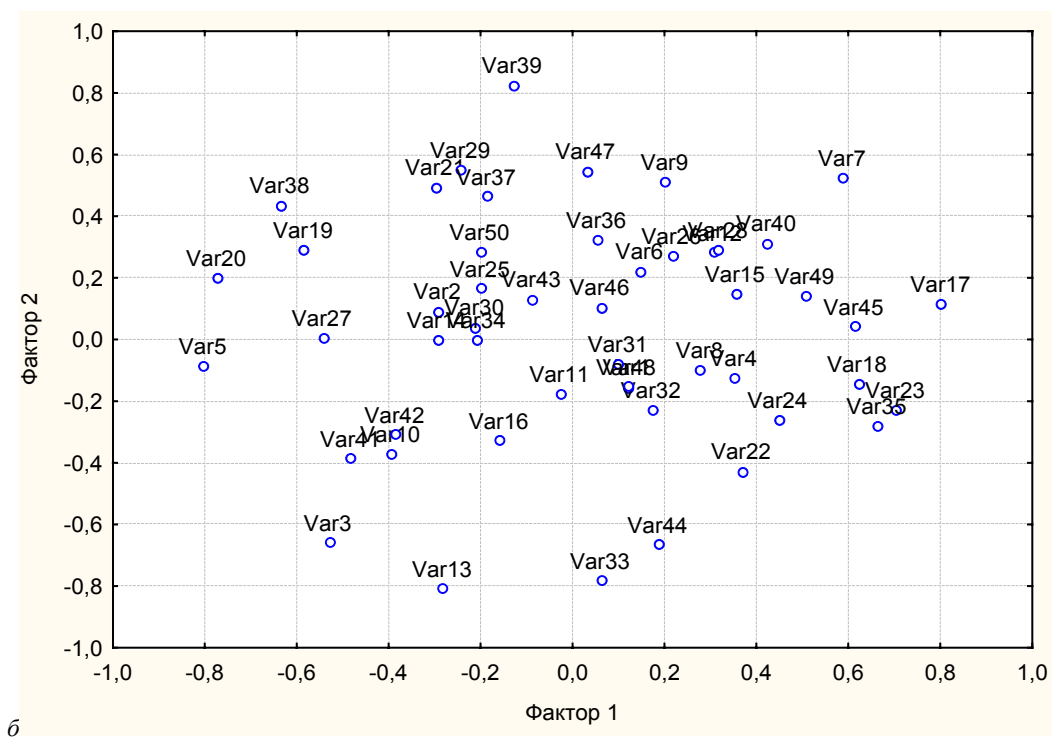
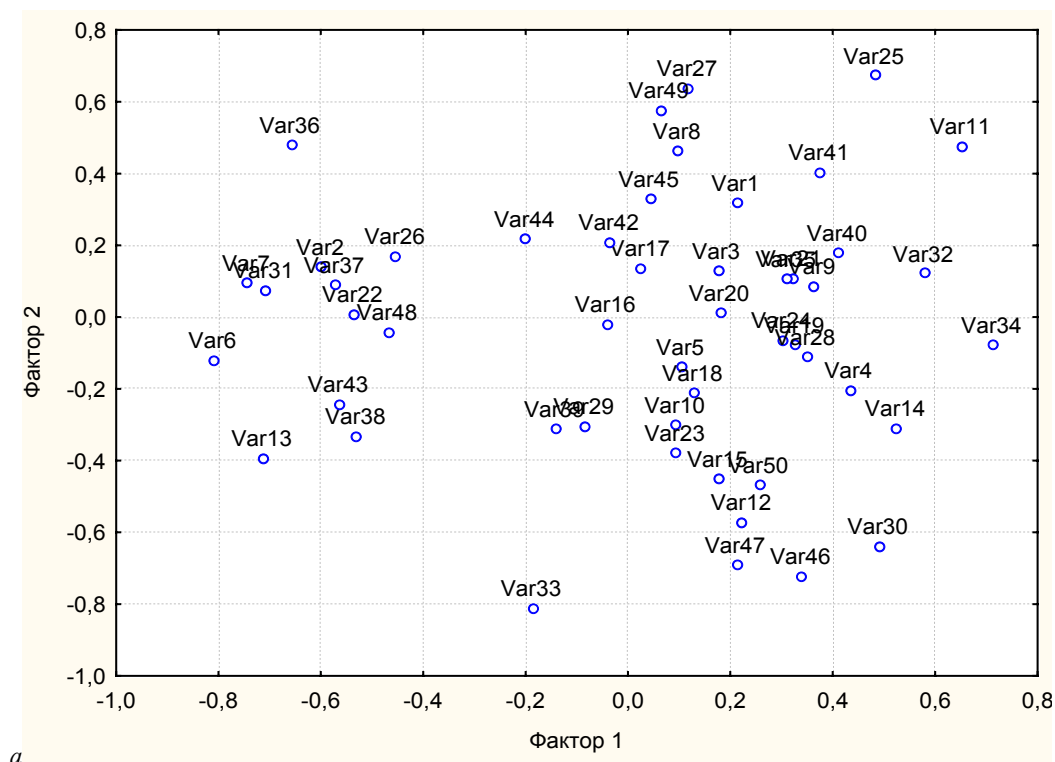


Рис. 3. Взаєморозподіл показників ступеня вираженості показників моторно-просторової асиметрії: а – *T. n. taurica*, б – *A. eremita*

Висновки

T. n. taurica та *A. eremita* проявили загальну тенденцію до асиметрії локомоторної орієнтації (52 % вираженість пріоритету вибору певного напрямку руху). Достовірними ($p < 0,05$) значеннями коефіцієнта асиметрії виявилися лише для *A. eremita*. Для обох видів комах виявлено вплив напрямку першого повороту на підсумкові показники інтенсивності вираженості проявів асиметрії руху. Факторний аналіз ілюструє гетерогенність вибірки значень і відсутність яскраво вираженого детермінувального фактора асиметрії.

Бібліографічні посилання

1. **Бианки В. Л.** Асимметрия мозга животных. – Л. : Наука, 1985. – 295 с.
2. **Богута К. К.** Некоторые морфологические принципы формирования низкоорганизованных нервных систем в онтогенезе и филогенезе // Зоол. журн. – 1985. – Т. 64, № 11. – С. 1605–1613.
3. **Глейзер С. И.** Функциональная асимметрия поведения у рыб // Журн. высш. нервн. деят. – 1981. – Т. 31, № 2. – С. 431–434.
4. **Карась А. Я.** Пространственно-моторная асимметрия у краба *Carcinus maenas* при реакции активного избегания / А. Я. Карась, Г. П. Удалова // Вестник ЛГУ. – 1988. – Сер. 3, № 2. – С. 116–119.
5. **Мазохин-Поршняков Г. А.** Изучение последовательности облета насекомыми нескольких равноценных пищевых объектов (к вопросу о стратегии их визуального поиска) / Г. А. Мазохин-Поршняков, В. М. Карцев // Зоол. журн. – 1979. – Т. 58, № 9. – С. 1281–1289.
6. **Маркина Н. В.** Межлинейные различия в поведении мышей, селектированных на большую массу мозга / Н. В. Маркина, Н. В. Попова, И. И. Полетаева // Журн. высш. нервн. деят. – 1999. – Т. 49, № 1. – С. 49–67.
7. **Рябинская Е. А.** Асимметрия направления движения у крыс линии Вистар и Крушинского-Молодкиной в радиальном лабиринте // Журн. высш. нервн. деят. – 1982. – Т. 32, № 3. – С. 566–568.
8. **Рябинская Е. А.** Асимметрия направления движения как тактика пищевого поведения у крыс / Е. А. Рябинская, Т. С. Валуйская // Журн. высш. нервн. деят. – 1983. – Т. 33, № 4. – С. 654–661.
9. **Салимова Н. Б.** Действие 5,6-окситриптамина на поведение в лабиринте улитки / Н. Б. Салимова, И. Б. Милошевич, Р. М. Салимов // Журн. высш. нервн. деят. – 1984. – Т. 34, № 5. – С. 941–947.
10. **Фокин Ф. И.** Эволюционный аспект центрально-периферической организации функциональной межполушарной асимметрии // Функциональная межполушарная асимметрия. – М. : Научный мир, 2004. – 728 с.
11. **Удалова Г. П.** Пространственно-моторная асимметрия у муравьев / Г. П. Удалова, А. Я. Карась // Нейробиология церебральной латерализации. – Л. : ЛГУ, 1989. – С. 173–198.
12. **Удалова Г. П.** Пространственно-моторная асимметрия у муравьев при множественных переделках лабиринтного навыка / Г. П. Удалова, М. И. Жуковская, А. Я. Карась // Вестник СПбГУ. – 1992. – Сер. 3, № 1 (3). – С. 67–75.
13. **Удалова Г. П.** Асимметрия направления движения у беспозвоночных / Г. П. Удалова, А. Я. Карась // Функциональная межполушарная асимметрия. – М. : Научный мир, 2004. – 728 с.
14. **Черноситов А. В.** Функциональная асимметрия и неспецифическая резистентность мозга / А. В. Черноситов, В. И. Орлов // Функциональная межполушарная асимметрия. – М. : Научный мир, 2004. – 728 с.
15. **Чуян Е. Н.** Изменение коэффициента моторной асимметрии у крыс при адаптации к гипокинетическому стрессу / Е. Н. Чуян, О. И. Горная // Физика живого. – 2009. – Т. 17, № 1. – С. 165–168.
16. **Шейман И. М.** Явление функциональной асимметрии у планарий / И. М. Шейман, Е. В. Зубина, В. Л. Бианки // Функциональная межполушарная асимметрия. – М. : Научный мир, 2004. – 728 с.

17. **Glick S. D.** Differential effects of unilateral and bilateral caudate lesions on side preferences and turning behavior in rats / S. D. Glick, R. Cox // *J. Compar. and Psychol.* – 1976. – Vol. 90. – P. 528–538.
18. **Cheverton J.** Bumblebees may use a suboptimal arbitrary handedness to solve difficult foraging decisions // *Anim. Behav.* – 1982. – Vol. 30, № 3. – P. 934–935.
19. **Denenberg V.** Lateralization of function in rats // *Amer. J. Physiology.* – 1983. – Vol. 10. – P. 245–251.
20. **Glick S. D.** Right-sides population bias and lateralization of activity in normal rats / S. D. Glick, D. A. Ross // *Brain Res.* – 1981. – Vol. 205. – P. 222–225.
21. **Glick S. D.** Amphetamine-induced rotation in normal cats / S. D. Glick, L. M. Weaner, R. C. Meibach // *Brain Res.* – 1981. – Vol. 208. – P. 227–229.
22. **Korczyn A. D.** Dopaminergic and non-dopaminergic circling activity of mice / A. D. Korczyn, Y. Eshel // *Neuroscience.* – 1979. – Vol. 4, N 8. – P. 1085–1088.
23. **Miklosi A.** Role of right hemifield in visual control of approach to target in zebrafish / A. Miklosi, R. J. Andrew, S. Gasparini // *Behav. Brain Res.* – 2001. – Vol. 122. – P. 57–65.
24. **Mosquitofish** display differential left- and right-eye use during mirror-image scrutiny and predator-inspection responses / A. De Santi, V. A. Sovrano, A. Bisazza, G. Vallortigara // *Anim. Behav.* – 2001. – Vol. 61. – P. 305–310.
25. **Putnam C.** The non-random behaviour of *Aleochara bilineata* Gyll. (Coleoptera, Staphylinidae) in a Y-maze with neither reward nor punishment in either arm // *Animal behaviour.* – 1962. – Vol. 10, N 182. – P. 118–125.
26. **Vallortigara G.** Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization / G. Vallortigara, L. J. Rogers, A. Bisazza // *Brain Res. Rev.* – 1999. – Vol. 30. – P. 164–175.
27. **How** birds use their eyes: Opposite left-right specialization for the lateral and frontal visual hemifield in the domestic chick / G. Vallortigara, C. Cozzutti, L. Tommasi, L. J. Rogers // *Curr. Biol.* – 2001. – Vol. 11, N 1. – P. 29–33.

Надійшла до редколегії 15.10.2010

УДК 574 + 504.54

Н. Н. Назаренко, И. М. Лоза

*Национальный университет биоресурсов и природопользования, г. Киев
Днепропетровский национальный университет им. Олеса Гончара*

АНАЛИЗ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КОЛКОВЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРНОЙ СТЕПИ УКРАИНЫ

Проведенный анализ растительности колковых лесных экосистем позволил выделить и уточнить их классификационные и типологические единицы, которые статистически значимо дифференцируются по экотопическим и ценоотическим параметрам. Охарактеризованы экотопические и ценоотические параметры колковых лесных экосистем, для которых обосновано наличие рядов гидрогенного и эдафогенного замещения и сукцессионных рядов. Приведена фитоиндикационная характеристика ведущих режимов экологических факторов. Ведущими факторами, определяющими характеристики, структуру и сложение колковых лесных экосистем, являются уменьшение почвенного увлажнения, рост амплитуды годовых температур и кислотность почв.

Н. М. Назаренко, І. М. Лоза

*Національний університет біоресурсів і природокористування, м. Київ
Дніпропетровський національний університет ім. Олеса Гончара*

АНАЛІЗ РОСЛИННОСТІ КОЛКОВИХ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ ПІВНІЧНОГО СТЕПУ УКРАЇНИ

Проведений аналіз рослинності колкових лісових екосистем дозволив виділити та уточнити їх класифікаційні та типологічні одиниці, які статистично значимо диференціюються за екотопічними та ценоотичними параметрами. Охарактеризовано екотопічні та ценоотичні параметри колкових лісових екосистем, для яких обґрунтована наявність рядів гідрогенного та едафогенного заміщення та сукцесійних рядів. Наведено фітоіндикаційну характеристику провідних режимів екологічних факторів. Провідні фактори, що визначають характеристики, структуру та склад колкових лісових екосистем, – зменшення ґрунтового зволоження, зростання амплітуди річних температур і кислотність ґрунтів.

N. M. Nazarenko, I. M. Loza

*National University of Bioresources and Nature Management, Kiev
Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University*

ANALYSIS OF ASPEN-AND-BIRCH SEPARATED SMALL WOODS' VEGETATION IN NORTH STEPPE OF UKRAINE

Conducted analysis of forest vegetation has allowed selecting and specifying classification and typological units of the aspen-and-birch separated small woods, which have statistically significant difference of ecotopic and coenotic parameters. Those parameters of studied forest ecosystems are characterised. Existence of the lines of hydrogenic and edaphogenic substitution, and succession rows are described. Phytoindication description of ecological factors' pivotal conditions is presented. Driving factors determining parameters, structure and composition of the aspen-and-birch forest ecosystems are diminishing soil moisture, increasing annual temperatures amplitude and soil acidity.

Введение

Состав и структура растительного покрова неразрывно связаны с экологическими факторами (в том числе антропогенными), комплекс которых исторически складывался в пределах определенной природной зоны. При этом необходимо учитывать также и наличие незональных факторов, определяющих возможность существования в пределах зоны экстра-, интра- и азональных растительных комплексов. Таким образом, формируется сложная и уникальная мозаика растительного покрова территории, в которой изучение интразональных растительных комплексов представляет особый интерес.

К интразональным лесным экосистемам, существующим на террасах малых рек в степной зоне, относятся осиновые, березовые и березово-осиновые колки поймы и арены (первой надпойменной террасы). Также необходимо отметить формирование антропогенных колков и трансформацию природных в результате оседания земной поверхности при шахтных подработках, в частности, в Западном Донбассе [4]. В результате этого образуются антропогенные и трансформированные колковые экосистемы, с характеристиками пионерных группировок, где наряду с аренным, мезогигрофильным и гигрофильным комплексами в травостое широко представлены рудеральные виды [7; 19].

Аренные и пойменные колки и условия их формирования исследованы А. Л. Бельгардом и другими авторами [1; 5; 7–10; 19]. Цель данной работы – классификация и ординация лесной растительности колков Северной Степи Украины (Днепропетровская обл.).

Материал и методы исследований

Исследования проводили на территории Самарского бора (Военлесхоз и Новомосковский гослесхоз Новомосковского р-на Днепропетровской обл.), где представлены типичные для северостепной зоны естественные колковые экосистемы, а также в Павлоградском районе Днепропетровской области (Западный Донбасс) возле сел Соновка, Богуслав и Богдановка, где в результате оседания дневной поверхности формируются антропогенные колки и трансформируются естественные.

Закладку пробных площадей проводили в рамках исследований структурных особенностей лесных интразональных экосистем [8; 9] с закладкой трансект из непрерывных площадок [6]. В пределах пробных площадей закладывали серии площадок 100 м² и проводили их геоботаническое описание. В ходе описаний определяли численность видов травянистых растений [12], кустарничков, а также самосева, всходов и подростов древесных пород, высота которых не превышала среднюю высоту травянистого яруса. В качестве учетной единицы выбирали парциальные побеги или кусты [14], особь – для моноцентрических видов и компактный клон – для плотнокустовых злаков [15]. Виды определялись по «Определителю высших растений Украины» [11] с уточнениями [16]. Анализ растительности состоял из нескольких этапов [18].

1. Предварительная классификация описаний (древесный ярус) с использованием технологии запросов базы данных.

2. Кластеризация описаний по количественным показателям видов травостоя (с учетом кустарничков, самосева, всходов и подростов древесных пород) – по матрице коэффициента Серенсена – Чекановского с кластеризацией по бета-гибкой стратегии Ланса.

3. Непрямая ординация описаний методом неметрического многомерного шкалирования (Non-metric Multidimensional Scaling – NMS) [13] с интерпретацией осей NMS [20] с использованием коэффициента тау Кэндалла.

4. Оценка выделенных групп методами MRPP [21] с оценкой выделенных единиц методами дискриминантного анализа [3].

Расчеты проводили в пакетах Statistica 6.0 и PC-ORD 5.0.

Результаты и их обсуждение

В рамках анализа растительного покрова с использованием формальных методов многомерной статистики предлагается при классификации растительного покрова использовать иерархический подход [2] с выделением следующих единиц – мезофитохор и микрофитохор. Последние соответствуют микросайтам, выделяются на основе константных видов и характеризуются площадью порядка 100 м².

Предварительная классификация описаний в базе данных выявила наличие следующих мезофитохор (выделялись по древесному пологу и локализации колков).

1. Краткопоемные осинники.
2. Аренные осинники с примесью сосны обыкновенной.
3. Аренные осинники с примесью березы бородавчатой.
4. Аренные осинники с примесью дуба черешчатого.
5. Чистые аренные осинники.
6. Антропогенные березово-осиновые колки.
7. Антропогенно-трансформированные березово-осиновые колки.

Кластеризация геоботанических описаний в целом подтвердила правильность выделения представленных выше растительных группировок, а также позволила их уточнить. Локализовано 13 групп (микрофитохор).

1. Краткопоемные чернокленовые (*Acer tataricum* L.) осинники со звездчаткой дубравной (*Stellaria holostea* L.) с примесью дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и вяза (*Ulmus laevis* Pall.) с *Euonymus europaea* L. и классическими неморальными видами в травостое.

2. Осинники с бором развесистым (*Milium effusum* L.) с примесью березы бородавчатой.

3. Осинники с бором развесистым с содоминантной *Festuca beckeri* (Hack) Trautv.

4. Осинники кипрейно-узколистномятликовые (*Epilobium hirsutum* L., *Poa angustifolia* L.).

5. Антропогенно трансформированные осинники с бором развесистым (содоминантная *Lathyrus palustris* L.).

6. Пакленовые осинники ландышевые (*Convallaria majalis* L.) с примесью дуба и *Euonymus europaea* L.

7. Пакленовые осинники развесистоборово-ландышево-земноводногорцевые (*Milium effusum* L., *Convallaria majalis* L., *Persicaria amphibia* (L.) Delabre) с примесью дуба и *Euonymus europaea* L.

8. Осинники развесистоборово-молиниевые (*Milium effusum* L., *Molinia caerulea* (L.) Moench) с примесью липы сердцелистной.

9. Осинники дубравномятликовые (*Poa nemoralis* L.).

10. Осинники с овсяницей Беккера (*Festuca beckeri* (Hack) Trautv.).

11. Осинники с вейником наземным (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth).

12. Антропогенные осинники с примесью березы и рудеральным комплексом видов в травостое.

13. Антропогенные осинники с пыреем (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) и рудеральным комплексом видов в травостое.

Проверка классификации методами MRPP показала высокую правильность выделения фитоценохор: показатель внутригруппового согласия составляет 0,87.

Оценка экотопов выделенных микрофитоценохор проводилась методами дискриминантного анализа фитоиндикационных показателей основных типов режимов – термоклимат (*Tm*), континентальность (*Kn*), омбро- (*Om*) и криоклимат (*Cr*), освещен-

ность (*Lc*), почвенное увлажнение (*Hd*), солевой (*Tr*), кислотный (*Rc*) и азотный (*Nt*) режимы, содержание гумуса (*Hm*). Дискриминантный анализ показал следующее.

1. Показатели перечисленных факторов оказались значимыми для модели переменными: различия экотопов выделенных фитоценозов проявлялись по всем факторам среды.

2. Классификационная матрица во всех случаях подтвердила правильность классификации (для 12 групп точность составила 100 %): выделенные фитоценозы статистически достоверно отличаются по характеристикам экотопов. Усредненные фитоиндикационные характеристики представлены в таблице 1.

Таблица 1

**Фитоиндикационные балльные характеристики экотопов фитоценозов
колковых лесных экосистем**

Фитоценоза*	<i>Tm</i>	<i>Kn</i>	<i>Om</i>	<i>Cr</i>	<i>Hd</i>	<i>Tr</i>	<i>Rc</i>	<i>Nt</i>	<i>Lc</i>	<i>Hm</i>
1	8,4	8,2	7,9	7,9	13,1	7,6	7,9	6,0	4,7	3,6
2	8,0	8,8	7,9	7,1	12,6	6,7	6,5	5,0	4,3	3,3
3	8,5	9,1	7,9	7,5	12,2	7,7	7,5	5,3	3,9	3,4
4	8,8	8,9	7,8	7,8	12,3	8,6	7,7	5,8	3,3	3,4
5	8,1	8,4	7,7	7,2	11,6	7,9	6,9	5,6	3,1	3,1
6	8,7	8,1	8,4	8,4	12,9	5,9	6,8	5,3	4,6	2,9
7	8,4	8,5	8,2	7,6	13,9	6,8	6,5	5,8	4,4	2,9
8	8,5	8,4	8,1	8,0	14,1	6,4	6,4	5,0	4,2	3,0
9	8,3	8,8	7,9	7,2	12,1	7,0	6,7	4,9	4,3	3,2
10	8,4	9,1	7,7	7,2	10,4	7,8	7,5	4,6	3,6	2,7
11	8,4	9,0	7,7	7,6	11,0	7,8	6,8	5,9	3,6	2,6
12	7,6	9,0	7,5	6,5	13,2	7,5	7,3	7,0	2,2	3,4
13	7,9	9,1	7,7	6,9	12,1	8,9	6,9	7,3	2,7	2,6

Примечание: * – нумерация фитоценозов соответствует приведенной выше в тексте.

Как видно из фитоиндикационных показателей, выделенные фитоценозы характеризуются резко отличными режимами климатических и эдафических факторов. Исходя из фитоиндикационных показателей экотопов можно уточнить характеристики типов лесорастительных условий для выделенных фитоценозов (табл. 2).

Таблица 2

Характеристики типов лесорастительных условий колковых лесных экосистем

Тип леса	Трофотоп	Гигротоп
Краткопосевный чернокленовый осинник со звездчаткой дубравной	<i>D</i> , кальцефильный	мезогигрофильный (3)
Березо-осинник с бором развесистым	<i>C</i> , ацидофильный	гигромезофильный (2–3)
Осинник с бором развесистым и овсяницей Беккера	<i>C</i>	мезофильный (2)
Осинник с мятликом узколистным	<i>C</i> , галофильный	мезофильный (2)
Антропогенно трансформированный осинник с бором развесистым	<i>C</i>	ксеромезофильный (1–2)
Пакленовый осинник с ландышем	<i>B</i>	мезогигрофильный (3)
Пакленовый осинник с ландышем и горцем земноводным	<i>C</i> , ацидофильный	гигрофильный (4)
Пакленовый осинник с молинией	<i>BC</i> , ацидофильный	гигрофильный (4)
Осинник с мятликом дубравным	<i>C</i> , бедный азотом	мезофильный (2)
Осинник с овсяницей Беккера	<i>C</i> , бедный азотом	ксерофильный (0–1)
Осинник с вейником наземным	<i>C</i>	мезоксерофильный (1)
Антропогенный осинник рудеральный	<i>C</i> , нитрофильный	мезогигрофильный (3)
Антропогенный осинник с пыреем	<i>C</i> , галофильный, нитрофильный	мезофильный (2)

По матрице расстояния Махаланобиса методом максимального корреляционного пути (Выханду) [17] построена дендрограмма близости экологических режимов экотопов (рис. 1). Дендрограмма по структуре напоминает «морскую звезду». Ее лучи указывают на наличие нескольких рядов гидрогенного и эдафогенного замещения, а центр образуют устойчивые группы типов лесорастительных условий. Климато-гигрогенно-эдафогенный условный центр экотопов исследованных колков формируют березо-осинники с бором развесистым и осинники с мятликом дубравным. Первые в результате антропогенной сукцессии сменяются трансформированными осинниками с бором развесистым ксеромезофильного типа. Таким образом, формируется короткий ряд гидрогенного замещения.

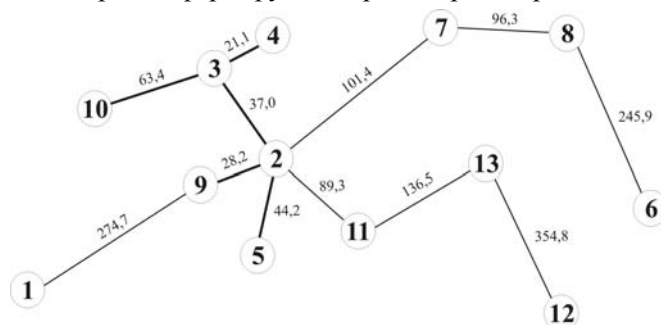


Рис. 1. Дендрограмма близости экологических режимов экотопов колковых лесных экосистем

Вторую устойчивую группу формируют мезофильные осинники с бором развесистым и овсяницей Беккера и осинники с мятликом узколистым (галофильный вариант). К первым примыкают осинники с овсяницей Беккера на почвах, бедных азотом, переходные к ксерофильным сосновым ареным борам. Здесь формируется аренный ряд трофогенно-гигрогенного замещения, характерный для небольших колков, вкрапленных в сосновые боры первой надпойменной песчаной террасы (арены).

Антропогенный ряд гидрогенного замещения, формирующийся в результате подтопления шахтными водами, представлен осинниками с вейником наземным, характерными для больших колков глубокой арены, осинниками с пыреем и осинниками с травостоем из рудеральных видов. Ацидофильно-гигрофильный ряд пакленовых осинников с ландышем и молинией характерен для колков, формирующихся в сравнительно глубоких западинах арены в окружении мезогигрофильных сосновых боров. Отдельно выделяются краткопоемные чернокленовые осинники со звездчаткой дубравной.

Результаты ординации колковых экосистем методом неметрического многомерного шкалирования (рис. 2) с одной стороны показывают выделение компактных групп. В частности четко выделяются краткопоемные чернокленовые осинники со звездчаткой дубравной и пакленовые осинники с ландышем. С другой стороны, колковые экосистемы характеризуются непрерывным варьированием вдоль основных осей ординации.

Оси NMS статистически достоверно коррелируют со следующими режимами (табл. 3).

Таблица 3

Идентификация осей NMS интразональных лесных экосистем террас малых рек*

Ось	<i>Tm</i>	<i>Kn</i>	<i>Om</i>	<i>Cr</i>	<i>Hd</i>	<i>Tr</i>	<i>Rc</i>	<i>Nt</i>	<i>Lc</i>	<i>Hm</i>
NMS-1	—	0,34	—	–0,40	–0,40	—	–0,26	–0,29	–0,21	–0,25
NMS-2	—	—	–0,20	—	–0,27	—	0,27	—	0,20	—
NMS-3	–0,33	—	–0,48	–0,26	–0,19	0,25	—	0,34	–0,24	–0,17

Примечание: * – показаны только значимые коэффициенты тау Кэндалла.

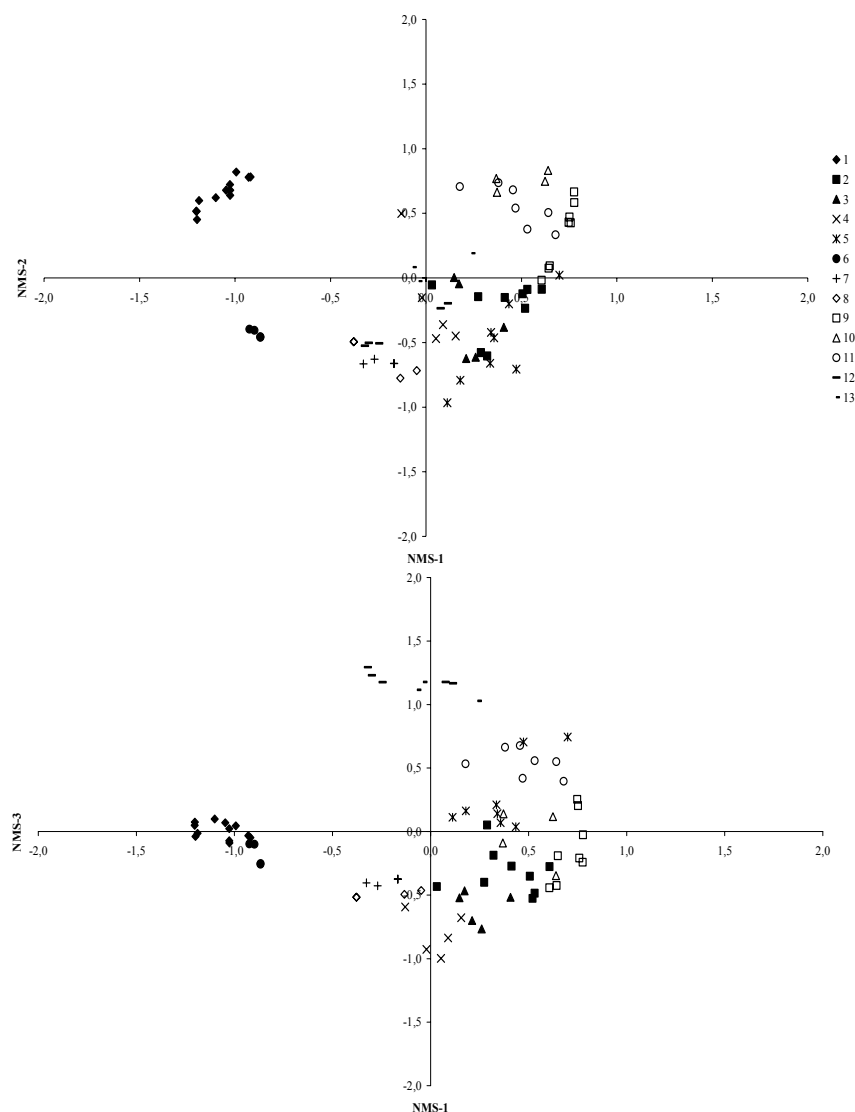


Рис. 2. Ординация фитоценозов колковых лесных экосистем в пространстве первых осей неметрического многомерного шкалирования (центроиды групп)

Прежде всего необходимо отметить, что невозможно идентифицировать оси NMS конкретным экологическим фактором. Однако следует отметить, что наиболее значимыми факторами по первой оси являются уменьшение зимних температур и уменьшение почвенного увлажнения (ксерофилизация), а также рост амплитуды годовых температур (режим континентальности); по второй оси – уменьшение почвенного увлажнения и кислотности почв, что четко связано с колебанием уровня грунтовых вод и режимом подтопления. Положение фитоценозов в эколого-ценотическом пространстве представлено на рисунке 3.

Как видно из рисунка 3, краткостойные пахленовые осинники образуют компактную группу, резко отличную от прочих. Также отдельную группу образуют пахленовые осинники с ландышем.

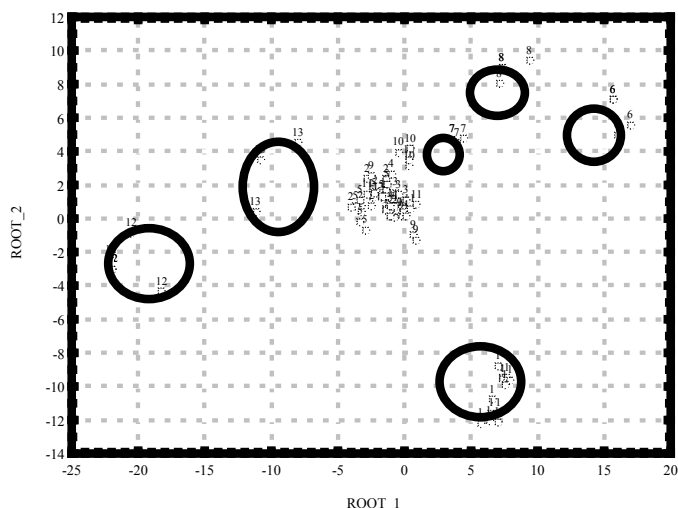


Рис. 3. Распределение колковых лесных экосистем в эколого-ценотическом пространстве (ROOT_1 и ROOT_2 – дискриминантные функции)

Прочие колковые экосистемы образуют четкий сукцессионный ряд, связанный прежде всего с изменением характера увлажнения – от антропогенных осинников с рудеральным травостоем, образующихся в понижениях в результате подтопления шахтными водами через антропогенные осинники с пыреем к природным колковым экосистемам, и далее до гигрофильных осинников с ландышем и горцем земноводным к осинникам с молинией.

Выводы

Анализ растительности колковых лесных экосистем с использованием методов многомерной статистики позволяет выделять и уточнять классификационные и типологические единицы, которые отвечают естественным лесным экосистемам. Результатом анализа явилась классификация колковых экосистем с выделением соответствующих фитоценозов и на их основе уточнение и детализация типологии колковых лесных экосистем в рамках типологии степных лесов А. Л. Бельгарда. Выделенные классификационные и типологические единицы статистически значимо дифференцируются по экологическим и ценотическим параметрам.

Охарактеризованы экологические и ценотические параметры колковых лесных экосистем, для которых обосновано наличие рядов гигрогенного и эдафогенного замещения и сукцессионных рядов. Приведена фитоиндикационная характеристика ведущих режимов экологических факторов. Ведущими факторами, определяющими характеристики, структуру и сложение колковых лесных экосистем, являются уменьшение почвенного увлажнения, рост амплитуды годовых температур и кислотность почв.

Библиографические ссылки

1. **Бельгард А. Л.** Степное лесоведение. – М. : Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
2. **Заугольнова Л. Б.** Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-Террасного заповедника) // Ботан. журн. – 1999. – Т. 84, № 8. – С. 42–56.
3. **Заугольнова Л. Б.** Анализ растительного покрова лесной катены в антропогенном ландшафте (на примере бассейна р. Жилетовки Подольский район Московской области) / Л. Б. Зауголь-

- нова, И. И. Истомина, Е. В. Тихонова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2000. – Т. 105, вып. 4. – С. 42–52.
4. **Зверковский В. Н.** Тотально-катастрофические сукцессии лесной растительности долины реки Самара в районе Западного Донбасса // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Д. : ДГУ, 1997. – С. 65–70.
 5. **Лоза І. М.** Еколого-біологічна характеристика осиково-березових колків Придніпров'я, їх охорона та раціональне використання: Автореф. дисс. ... канд. біол. наук. – Д. : ДНУ, 2000. – 17 с.
 6. **Маслов А. А.** Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. – М. : Наука, 1990. – 160 с.
 7. **Назаренко Н. М.** Фітоіндикація екологічних режимів в осиково-березових гайках, що формуються на ділянках осідання Західного Донбасу / Н. М. Назаренко, І. М. Лоза // Й. К. Пачоський та сучасна ботаніка. – Херсон : Айлант, 2004. – С. 232–237.
 8. **Назаренко Н. М.** Структурні особливості екосистем березово-осикових колків за умов шахтних підробок Західного Донбасу / Н. М. Назаренко, І. М. Лоза // Питання біоіндикації та екології. – Вип. 12, № 1. – Запоріжжя : ЗДУ, 2007. – С. 3–10.
 9. **Назаренко Н. М.** Просторова організація екосистем березово-осикових колків Присамар'я Дніпровського / Н. М. Назаренко, І. М. Лоза // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 1. – С. 158–163.
 10. **Назаренко Н. М.** Едафічні режими інтразональних лісових екосистем терас малих річок північної частини Степової зони України / Н. М. Назаренко, І. М. Лоза // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 2. – С. 105–111.
 11. **Определитель** высших растений Украины / Д. Н. Доброчаева, М. И. Котов, Ю. Н. Прокудин и др. / Под ред. Ю. Н. Прокудина. – К. : Наукова думка, 1987. – 548 с.
 12. **Понятовская В. М.** Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. – М. – Л. : АН СССР, 1969. – Т. 3. – С. 209–299.
 13. **Пузаченко Ю. Г.** Анализ организации растительного покрова методами ординации / Ю. Г. Пузаченко, А. Г. Санковский // Журнал общей биологии. – 1992. – Т. 53, № 6. – С. 757–773.
 14. **Смирнова О. В.** Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М. : Наука, 1976. – С. 72–80.
 15. **Смирнова О. В.** Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М. : Наука, 1987. – 208 с.
 16. **Тарасов В. В.** Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біолого-екологічна характеристика видів. – Д. : Вид-во ДНУ, 2005. – 276 с.
 17. **Терентьев П. В.** Метод корреляционных плеяд // Вестник Ленинград. гос. ун-та. – 1959. – № 9. – С. 137–141.
 18. **Ханина Л. Г.** Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника Калужские Засеки) / Л. Г. Ханина, В. Э. Смирнов, М. В. Бобровский // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2002 – Т. 107, вып. 1. – С. 40–47.
 19. **Loza I. M.** New wetlands formation in subsidence hollows of western Donbass, Ukraine / I. M. Loza, N. N. Nazarenko // Environmental Role of Wetlands in Headwaters / Ed. J. Krecek, M. Haight. – Netherlands : Springer, 2006. – P. 135–141.
 20. **Persson S.** Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams // Journ. of Ecol. – 1981. – Vol. 69, N 1. – P. 71–84.
 21. **Zimmerman G. M.** Use of an improved statistical method for group comparisons to study effects of prairie fire / G. M. Zimmerman, H. Goetz, P. W. Mielke // Ecology. – 1985. – Vol. 66, N 2. – P. 606–611.

Надійшла до редколегії 15.09.2010

УДК 633.21:581.12 (292.485) (477.5)

Л. Д. Орлова

Полтавський національний педагогічний університет ім. В. Г. Короленка

ІНТЕНСИВНІСТЬ ДИХАННЯ ЛУЧНИХ РОСЛИН ЛІВОБЕРЕЖНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

Досліджено інтенсивність дихання лучних представників 14 родин класу Magnoliopsida (Dycotyledones) та двох родин класу Liliopsida (Monocotyledones). Межі коливань показника – від 0,10 до 1,54 мг CO_2 /г сирої ваги за годину. З'ясовано, що однорічні види мали низькі та середні значення. У ксерофітних видів інтенсивність дихання була низька та середня. Доведено залежність показника від умов навколишнього середовища та фази онтогенезу.

Л. Д. Орлова

Полтавський национальный педагогический университет им. В. Г. Короленко

ІНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ ЛЕВОБЕРЕЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ

Изучена интенсивность дыхания луговых представителей 14 семейств класса Magnoliopsida (Dycotyledones) и двух семейств класса Liliopsida (Monocotyledones). Границы колебаний показателя – от 0,10 до 1,54 мг CO_2 /г сырой массы в час. Установлено, что однолетние виды имели низкие и средние значения. У ксерофитных видов интенсивность дыхания была низкой и средней. Доказана зависимость от условий среды и фазы онтогенеза.

L. D. Orlova

V. G. Korolenko Poltava National Pedagogical University

RESPIRATORY INTENSITY OF POIC PLANTS OF THE LEFT BANK UKRAINE FOREST-STEPPE

The intensity of respiration of poic species of Magnoliopsida 14 families (Dycotyledons) class and 2 families of Liliopsida (Monocotyledons) class was studied. The variation limits of that value were from 0.1 up to 1.54 mg CO_2 /g of wet weight per hour. The most species had the respiration intensity at a level of 0.21–0.59 mg CO_2 /g of wwt per hour. It was found that the annual species had low and medium values as well as the xerophytic species. It depends on the environmental conditions and a phase of ontogeny.

Вступ

Врожайність дикорослих і сільськогосподарських рослин формується в ході продукційного процесу, основу якого складають одні із найважливіших функцій рослин: фотосинтез, дихання та ріст. Серед факторів продуктивності диханню належить особлива роль. Будучи центральною ланкою обміну речовин, воно бере участь у створенні нових структурних елементів біомаси та забезпеченні їх функціональної цілісності, активному поглинанні елементів мінерального живлення, підтримуванні градієнтів іонів на мембранах, транспорті речовин тощо [5].

Найуніверсальнішим показником, який визначається майже в усіх комплексних фізіологічних дослідженнях, є інтенсивність дихання. Цей показник характеризує швидкість газообміну та виражається кількістю газу, який в даних умовах поглинається або виділяється за одиницю часу одиницею маси рослинного матеріалу.

О. О. Семихатова виділяє три етапи дослідження дихання дикорослих рослин різних місць зростання. Перший етап охоплює першу половину XX століття. Другий включає роботи, проведені з 1950 по 1970 рік. Третій етап починається з 1980 року. На перших етапах в основному опрацьовують ці питання у рослин пустель, жарких місць зростання, гірських районів та півночі. Доведено, що у перших дихання менш інтенсивне, ніж у других, коли виміри проводяться при однаковій температурі. Зміни дихання при втраті води дуже відрізняються навіть у рослин одного екологічного типу. Сучасний період характеризується великою кількістю праць, які встановили, що в різних умовах зростання інтенсивність дихання рослин приблизно однакова, коли її визначати при типовій для цих місць середній температурі. Зроблено висновок, що накопичені про дихання дані дозволяють оцінити адаптаційну здатність і адаптованість багатьох рослин до умов середовища і, відповідно, прогнозувати ступінь загрози для цих видів змін умов існування [24].

Класичними в цьому плані є ранні праці О. О. Семихатової [21], яка дослідила водотривку здатність листків у зв'язку зі змінами дихання та кількістю білків. Г. С. Горбунова вивчила зміни фотосинтезу, дихання та деяких інших фізіологічних процесів в онтогенезі рослин у зв'язку з різними умовами середовища [7]. Залежність фотосинтезу та дихання від фотоперіодичних умов у зв'язку з темпами їх розвитку виявив В. С. Цибулько [26]. Аналіз фотосинтетичної активності, мінерального живлення та продуктивності рослин, у тому числі дихання та дихальних ферментів, провів Д. А. Алієв [1]. Детально охарактеризовано особливості дихального газообміну рослин у різних умовах водопостачання, мінерального живлення, щільності тощо; розраховано витрати на дихання та складено баланс органічних речовин у рослин у цих умовах, обговорюється роль дихального газообміну у продукційному процесі в роботі І. А. Куперман, Є. В. Хітрово [13]. М. В. Фролова зі співавторами розглянула екологію луків західної ділянки зони БАМ, у тому числі газообмін, зокрема дихальний [27]. Цікаві спостереження провели Д. М. Гродзинський та О. І. Попович щодо виявлення інтенсивності дихання рослин різних типів стратегії [8]. Монографія О. В. Наумова присвячена виявленню дихального газообміну рослин як фактора продуктивності природних і культурних ценозів степової зони: розглянуто сезонну динаміку, зв'язок дихання з вуглеводним і білковим обміном, вплив умов зростання, проведено порівняльний аналіз участі дихання у продукційному процесі степового фітоценозу й агроценозу [17].

На 48-х Тимірязєвських читаннях О. О. Семихатова представила наслідки дослідження енергетики дихання в нормі та за дії екологічного стресу. Автор розібрала історію формування сучасних уявлень про енергетичну ефективність дихання рослин, навела показники, які характеризують відношення росту та дихання, показала, які з них можуть служити для оцінки енергетичної ефективності процесу упродовж онтогенезу та залежно від екологічного стресу: низької та високої температури, посухи, засолення [23]. Т. К. Головка [6] доведено зв'язок дихання та донорно-акцепторних відносин у рослинах. Г. Д. Леїна показала взаємозв'язок темного дихання та приросту сухої маси в окремих органах і цілій рослині упродовж репродуктивного періоду [14] та результати вивчення дихання рослин пустельних степів Монголії в період літньої посухи [15]. С. М. Дроздов зі співавторами встановили роль дихання у формуванні термо-резистентності рослин [20].

О. О. Семихатова стверджує, що антропогенний вплив на природу, можливі глобальні зміни клімату починають загрожувати людству, впливаючи на флору, у тому числі й дикорослу. Тому потрібно передбачати та простежувати зміни дикорослих видів рослин, знайти шляхи їх захисту, виявити та зберегти найвразливіші види, вивчити і по можливості збільшити адаптаційну їх здатність. Велику роль у цьому відіграють дослідження дихання, поряд із з'ясуванням проходження інших процесів, які забезпечують існування рослинного організму [24].

Останнім часом, продовжуючи тенденцію всебічного вивчення окремих представників флори та фітоценозів у цілому, досить багато публікацій присвячено дослідженню дихання сільськогосподарських рослин в умовах водної, піщаної, ґрунтової культури та на дослідних полях [3; 10; 11; 18; 28; 33]. При цьому з'ясовувався вплив як окремих факторів, так і цілого комплексу різних умов. Серед них переважають праці зі впливу високої та низької температури, надлишку та нестачі води, газового складу повітря, радіаційного фону та інші.

Разом із тим, публікації щодо дихання лучних рослин в умовах Лівобережного Лісостепу обмежені. Нами раніше це питання з'ясувалося у *Echium vulgare* L. як типового представника травостоїв, у тому числі і досліджуваних [19]. Тому основна мета нашої роботи – оцінити інтенсивність дихання лучних рослин у регіоні.

Матеріал і методи дослідження

Інтенсивність дихання визначалась у представників 16 родин лучної флори. Вони входили до відділу Magnoliophyta (Angiospermae). Серед них 14 родин належали до класу Magnoliopsida (Dycotyledones) та дві родини – до класу Liliopsida (Monocotyledones).

Вивчений показник досліджували методом Бойсена – Іенсена за кількістю виділеного CO_2 [4]. Розрахунки проводили у міліграмах CO_2 на грам свіжоподрібненого листа (мг CO_2 /г) за годину. Математична обробка результатів проводилась методами варіаційної статистики за Б. О. Доспеховим [9].

Результати та їх обговорення

Інтенсивність дихання – один із найважливіших показників, що характеризує пристосованість виду, його можливість існування разом з іншими організмами та здатність займати відповідне місце у біоценозі [8; 30; 32]. Дихання відіграє двояку роль у продукційному процесі. З одного боку, інтенсивне дихання – необхідна умова енергійного синтезу нових структур і, відповідно, високого темпу накопичення біомаси, з іншого – основний шлях (канал) втрат біомаси [13]. За нормальних умов інтенсивність дихання може розглядатися як критерій життєдіяльності рослинного організму [1].

Умови підвищеної чи зниженої активності процесів життєдіяльності рослин, необхідність адаптації до нових чи крайніх умов – причина як додаткових витрат енергії, так іноді і більш або менш тривалого зниження енергетичної ефективності дихання [23]. Виходячи з цього, необхідно досліджувати цей показник, який власне дасть можливість з'ясувати межі коливання, зміни у конкретних видів у різних умовах, а відповідно і можливість їх до пристосувань. Показники досліджених видів коливались від 0,10 до 1,54 мг CO_2 /г сирої ваги за годину. В. В. Кузнецов та Г. О. Дмитрієва наводять значно ширший інтервал: від 0,02–0,10 до 715,0 мг CO_2 /г сухої ваги за годину [12]. У степових фітоценозах О. В. Наумов дає його на рівні 0,1–8,0 мг CO_2 /г сухої ваги за годину [17].

Середня інтенсивність дихання на рівні різних систематичних груп рослин мінлива (рис.). Найбільше представників на рівні вивчених родин, родів і видів мають

середню інтенсивність дихання (0,21–0,59 мг CO_2 /г сирої речовини за годину). Невисокі показники мала приблизно однакова кількість рослин у родинях, родах і видах (відповідно 25,0, 29,0, 26,0 %). Максимальні значення виявились у вивчених представників у межах 25,0–26,0 %.

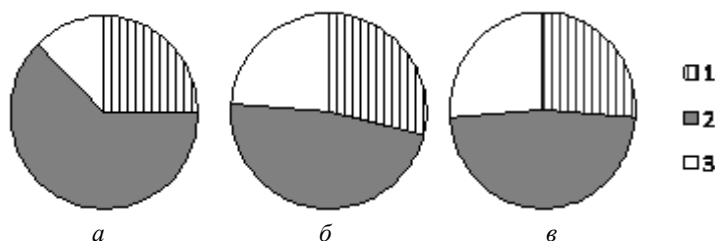


Рис. Групи лучних рослин Лівобережного Лісостепу України за інтенсивністю дихання в родинях (а), родах (б), видах (в):

1 – 0,2 і менше, 2 – 0,21–0,59, 3 – 0,6 і більше мг CO_2 /г сирої ваги за годину

Порівняння дихання на рівні представників різних родин показало таку картину. У цілому види Fabaceae мали його більшу інтенсивність, ніж Poaceae, а ті, у свою чергу, більшу, ніж Cyperaceae. Х. У. Умаров [25] також указує, що інтенсивність дихання листків представників Fabaceae була вищою, ніж у Poaceae. Він пояснює цю різницю по-перше, більшим вмістом білків у перших, по-друге, більшим накопиченням сухої речовини.

У наших дослідженнях у середньому представники родин різотрав'я мали показник у межах низьких і середніх величин.

Встановлено, що виявляється залежність показника від біоморфи (за О. Л. Бельгардом [2]). Однорічні види в середньому мали його на рівні низьких значень, а багаторічні, залежно від систематичного положення, – усіх виділених груп.

Аналіз представників залежно від їх відношення до води дозволив виявити таку залежність. Види, які мають більше ксероморфних ознак, мають низьку та середню інтенсивність. Подібні результати отримали й інші автори. Так, за даними О. О. Семихатової, рослини жарких і сухих місць зростання мають дихальну здатність меншу, ніж види помірної зони [22; 23]. Х. У. Умаров [25], аналізуючи роботи І. Є. Знаменського з порівняльного вивчення дихання ксерофітів і мезофітів, вказує, що інтенсивність дихання у перших нижча, ніж у других.

У більшості вивчених видів спостерігається підвищення інтенсивності показника з підвищенням температури навколишнього середовища. Ці дослідження продовжують серію робіт у цьому напрямку. Зокрема, праця І. А. Куперман та Є. В. Хитрово [13] належить до перших, широких досліджень із цієї проблеми. У ній відображені основні напрямки вивчення дихання у зв'язку з продукційним процесом – складання балансу сухої речовини на різних етапах і в різних умовах росту рослин; визначення дихання для виявлення оптимальних і крайніх (пошкоджувальних) величин зовнішніх факторів тощо. Основний підхід авторів до проблеми взаємозв'язку дихання та продуктивності – екологічний. Вони виявляють залежність величин дихання від основних факторів зовнішнього середовища, наводять кількісні показники дихання як окремих органів і цілих рослин, так посівів. Із останніх потрібно назвати роботу О. Д. Бикова [3], який вказує, що форма температурної кривої дихання далеко не універсальна. Вона визначається, з одного боку, генетичною природою рослинного об'єкта, з іншого – його фізіологічним станом. Г. Д. Леїна [14] вивчила дихання рослин в екстремальних умовах існування і довела, що його інтенсивність можна використовувати для оцінки ре-

акції рослин на лімітуючі фактори зовнішнього середовища. М. І. Лютова детально дослідила вплив теплового загартовування на фотосинтез і дихання. Вона отримала цікаві результати з цього питання. Зокрема, рівень дихання за дії високих температур у досліджених рослин залежав від виду: він або залишався на одному рівні, або знижувався. Також теплове загартовування рослин викликає збільшення стійкості дихання до дії перегріву [16]. О. О. Семихатова [22] з'ясувала причини високої інтенсивності дихання високогірних рослин. Вона проаналізувала праці попередників із цього питання. Зокрема, щодо особливостей обмінних процесів (азотного живлення, вуглеводного обміну), росту, репараційних реакцій тощо. Висунуто низку положень, які доводять причини підвищеного дихання цієї групи рослин. До них можна віднести збільшення швидкості обміну багатих на енергію фосфорних речовин у зв'язку з необхідністю витрат енергії на відновлення нормального функціонального стану рослин у таких умовах. Вказано особливості температурних адаптацій і акліматизаційного потенціалу при диханні листків деяких видів *Ranunculus* при нагріванні та охолодженні [31].

Інтенсивність дихання рослин, як і інші фізіологічні процеси, змінюється з віком рослин. Д. А. Алієв указав, що у вивчених культур в онтогенезі інтенсивність дихання має вигляд одновершинної кривої [1]. Він довів, що по мірі старіння показник знижується в усіх частинах рослин. У таких умовах велику роль відіграють мінеральне живлення рослин і температура. Х. У. Умаров [25] наводить наслідки своїх досліджень щодо окремих представників Fabaceae та Poaceae, які свідчать, що рослини в молодому віці мають цей показник набагато вищим, ніж у наступних фазах онтогенезу. Різке зниження інтенсивності дихання у фазі бутонізації він пов'язує з органотвірними процесами, формуванням бутонів і синтетичними перетвореннями речовин, які до них прибувають. Послаблення дихання наприкінці вегетації пояснюється, вочевидь, змінами цитоплазми у старіючих рослин, зокрема зменшенням вмісту води, що відбивається у вигляді затримки росту останніх.

У наших умовах спостерігається подібна тенденція, але вона корегується навколишнім середовищем. Серед них найважливішими були температура та опади. У цілому під час дощу показник знижувався на 10–35 %. У цей же період спостерігалось зниження температури (незначне – на 2–3 °C або досить інтенсивне – до 10 °C, особливо наприкінці травня – на початку червня). Восени залежно від погодних умов показник перебував на рівні значень молодих рослин. Але таку тенденцію виявляли молоді частини рослин (листки), старі та відмираючі мали низькі показники.

О. В. Наумов [17] указує, що дихальний газообмін – важлива ланка кругообігу речовин і потоку енергії в екосистемі. Встановлені відмінності показника дикорослих фітоценозів і агроценозів мають не тільки кількісний, а і якісний характер і повинні враховуватися при створенні високопродуктивних агроекосистем і розробці принципів раціонального використання та охорони природних рослинних ресурсів. Г. Д. Леїна [15] також доводить, що дихання є одним із найважливіших процесів життєдіяльності, що визначає адаптаційні можливості та продуктивність рослин. Саме тому дихання належить до показників, які значною мірою впливають на продуктивність основних типів рослинності, і може бути одним з інструментів для виявлення нових закономірностей при комплексній екологічній оцінці стану фітоценозів, у томі числі й лучних.

Висновки

Інтенсивність дихання лучних рослин регіону характеризується значною варіабельністю. Найбільше представників на рівні родин, родів і видів мали показник у межах 0,21–0,59 мг CO_2 /г сирої ваги за годину. В цілому однорічні види мали його на

рівні низьких значень. У ксерофітних видів інтенсивність дихання була низькою та середньою. Показник залежить від умов навколишнього середовища та змінюється упродовж онтогенезу.

Бібліографічні посилання

1. **Алиев Д. А.** Фотосинтетическая деятельность, минеральное питание и продуктивность растений. – Баку : Элм, 1974. – 335 с.
2. **Бельгард А. Л.** Лесная растительность юго-востока Украины. – К. : КГУ, 1950. – 264 с.
3. **Быков О. Д.** Температурная зависимость дыхания биологических объектов при непрерывном изменении температуры // Ботан. журн. – 2006. – Т. 91, № 4. – С. 602–614.
4. **Викторов Д. П.** Практикум по физиологии растений. – Воронеж : Изд-во Воронежского ун-та, 1991. – 174 с.
5. **Головко Т. К.** Дыхание и продуктивность клевера красного, овса и картофеля // Физиология и биохимия культурных растений. – 1987. – Т. 19, № 4. – С. 334–341.
6. **Головко Т. К.** Дыхание и донорно-акцепторные отношения в растениях // Газообмен растений в посевах и природных фитоценозах. Тез. докл. Междунар. конф. – Сыктывкар, 1992. – С. 18–20.
7. **Горбунова Г. С.** Изменение фотосинтеза и некоторых других физиологических процессов в онтогенезе растений в связи с различными условиями среды: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1953. – 18 с.
8. **Гродзінський Д. М.** Інтенсивність дихання в представників рослин різних типів стратегій / Д. М. Гродзінський, О. І. Попович // Укр. ботан. журн. – 1988. – Т. 45, № 3. – С. 21–24.
9. **Доспехов Б. А.** Методика полевого опыта. – М. : Колос, 1979. – 416 с.
10. **Кособриухов А. А.** Влияние периодического повышения концентрации углекислоты в атмосфере на CO_2 газообмен и содержание углеводов в листьях огурцов // Вестник Башкирского ун-та. – 2001. – № 2 (1). – С. 47–49.
11. **Кошкин Е. И.** Дыхание и продуктивность кукурузы при разном радиационном режиме / Е. И. Кошкин, М. В. Моторина, Н. Н. Третьяков // Физиология растений. – 1987. – Т. 34, вып. 2. – С. 276–285.
12. **Кузнецов В. В.** Физиология растений / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. – М. : Высш. шк., 2006. – 742 с.
13. **Куперман И. А.** Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений / И. А. Куперман, Е. В. Хитрово. – Новосибирск : Наука, 1977. – 183 с.
14. **Лейна Г. Д.** Взаимосвязь дыхания и прироста сухой массы у отдельных органов и целого растения *Cordamine pratensis* (Brassicaceae) в течение репродуктивного периода // Ботан. журн. – 1993. – Т. 78, № 2. – С. 39–51.
15. **Лейна Г. Д.** Темновое дыхание растений баглугово-ковылькового сообщества пустынной степи Монголии в период летней засухи // Ботан. журн. – 1994. – Т. 79, № 9. – С. 86–99.
16. **Лютова М. И.** Влияние тепловой закалики на фотосинтез и дыхание листьев // Ботан. журн. – 1962. – Т. 47, № 12. – С. 1761–1774.
17. **Наумов А. В.** Дыхательный газообмен и продуктивность степных фитоценозов. – Новосибирск : Наука, 1988. – 95 с.
18. **Обмен CO_2 у амаранта при различном водообеспечении** / К. Н. Голик, Б. И. Гуляев, А. Я. Зубцова, А. Н. Антоненц // Физиология и биохимия культурных растений. – 1993. – Т. 25, № 6. – С. 540–545.
19. **Орлова Л. Д.** Фізіологічні особливості синяка звичайного (*Echium vulgare* L.) / Л. Д. Орлова, Т. С. Двірна / Сучасні проблеми біохімії, екології та хімії. Зб. матер. Міжнар. конф., присвяч. 20-річчю біол. ф-ту ЗНУ. – Запоріжжя : ЗНУ, 2007. – С. 73–76.
20. **Роль дыхания в формировании терморезистентности растений** / С. Н. Дроздов, З. Ф. Сычева, Э. Г. Попов и др. // Физиология и биохимия культ. растений. – 2005. – Т. 37, № 1. – С. 73–78.
21. **Семихатова О. А.** Изучение водоудерживающей способности листьев в связи с изменением дыхания и количеством белка. – Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1950. – 10 с.

22. Семихатова О. А. О причине большой интенсивности дыхания высокогорных растений Памира // Ботан. журн. – 1962. – Т. 47, № 5. – С. 636–644.
23. Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений в норме и при экологическом стрессе. – Л. : Наука, 1990. – 71 с.
24. Семихатова О. А. Эколого-физиологические исследования темнового дыхания растений: прошлое, настоящее и будущее // Ботан. журн. – 2000. – Т. 85, № 4. – С. 15–30.
25. Умаров Х. У. Изменение интенсивности дыхания клевера красного и тимopheевки луговой // Ботан. журн. – 1962. – Т. 47, № 2. – С. 245–250.
26. Цибулько В. С. Фотосинтез та дихання рослин залежно від фотоперіодичних умов у зв'язку з темпами їх розвитку // Укр. ботан. журн. – 1970. – Т. 27, № 2. – С. 255–258.
27. Экология лугов западного участка зоны БАМ / М. В. Фролова, В. А. Давыдов, Н. А. Журавльов и др. – Новосибирск : Наука, 1986. – 177 с.
28. Юдина О. С. Температурная зависимость дыхания некоторых сортов яровой пшеницы Среднего Поволжья / О. С. Юдина, Г. Д. Леина // Физиология и биохимия культ. растений. – 1983. – Т. 15, № 4. – С. 315–320.
29. Amthor J. S. The role of maintenance respiration in plant growth // Plant, Cell and Enviroment. – 1984. – Vol. 7, N 7. – P. 561–569.
30. Arnon J. Temperature adaptation and acclimation potential of leaf dark respiration in two species of *Ranunculus* from warm and cold habitats // J. Arnon, C. Körner // Arct. Alp. Res. – 1977. – Vol. 29, N 1. – P. 122–125.
31. Jemm E. W. The respiration of plants and their organs // Plant Physiology. – 1965. – Vol. 4a. – P. 231–310.
32. Kallis A. Change of component of dark respiration during the growing period and their relationship with the growing of barley plants / A. Kallis, K. Kull // Produkce biomasy a tvorba vynosy polnich plodin. – Praga, 1977. – P. 81–90.

Надійшла до редколегії 20.10.2010

УДК 504.064.36:574

В. І. Парпан, М. М. Миленька

Прикарпатський національний університет ім. Василя Стефаника

МЕТОДОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ОЦІНКИ ЕКОЛОГІЧНОГО СТАНУ УРБАНІЗОВАНИХ І ТЕХНОГЕННО ЗМІНЕНИХ ТЕРИТОРІЙ

Запропоновано алгоритм здійснення біоіндикаційної оцінки екологічного стану урбанізованих і техногенно змінених територій. Виділено найінформативніші маркери урботехногенної напруги середовища на різних рівнях організації біосистем. Складено шкалу оцінки життєвості та біоіндикаційної перспективності рослин в умовах антропогенно трансформованих екотопів.

В. И. Парпан, М. М. Миленькая

Прикарпатский национальный университет им. Василия Стефаника

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОЦЕНКИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ УРБАНИЗИРОВАННЫХ И ТЕХНОГЕННО ИЗМЕНЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Предложен алгоритм проведения биоиндикационной оценки экологического состояния урбанизированных и техногенно измененных территорий. Выделены наиболее информативные маркеры урботехногенного напряжения среды на разных уровнях организации биосистем. Составлена шкала оценки жизнестойкости и биоиндикационной перспективности растений в условиях антропогенно трансформированных экотопов.

V. I. Parpan, M. M. Mylenka

Vasyl Stefanyk Precarpathian National University

METHODOLOGICAL ASPECTS OF THE EVALUATION OF ECOLOGICAL CONDITIONS OF URBANIZED AND ANTHROPOLOGICALLY ALTERED TERRITORIES

Procedure of the evaluation of ecological conditions of the urbanized and anthropogenically altered territories is suggested. The most informative markers of the urboanthropological tension of the environment at different levels of a biosystem organization are determined. Rating scale of the vital power and bioindicative prospectivity of plants under conditions of anthropologically transformed ecotopes is composed.

Вступ

Зростання антропогенного пресингу в міських екосистемах супроводжується техногенним забрудненням навколишнього середовища. Негативний вплив цього процесу проявляється деструктивними змінами у функціонуванні біотичних угруповань, деградацією природних біотопів і погіршенням здоров'я людей [3].

Управління якістю навколишнього середовища вимагає оптимізаційних заходів і можливе лише за умови адекватної оцінки екологічного стану територій. Тому вдосконалення існуючої системи моніторингу довкілля та розробка нових високоефективних

алгоритмів оцінювання рівня антропогенної трансформації екосистем – одне з актуальних завдань екології.

Багатокомпонентний характер реальних потоків забруднювачів не дозволяє об'єктивно оцінити екологічний стан урбанізованих і техногенно змінених екосистем лише на основі визначення концентрацій окремих інгредієнтів. За такого підходу не врахованими залишаються прямий кумулятивний вплив, синергічні взаємозв'язки між забруднювачами тощо. Об'єктивна оцінка можлива лише за умови поєднання класичних фізико-хімічних методів із біоіндикаційними, що є основою системного екологічного принципу [8]. Організми-біоіндикатори та біотестори інтегрують біологічно значущі ефекти забруднення, дозволяють визначити шляхи надходження та місця накопичення в екосистемах різних токсикантів [2]. Вибір методик і об'єктів для біоіндикаційних досліджень потребує диференційного підходу та залежить від фізико-географічних особливостей території; локалізації, типу та потужностей джерел техногенного впливу; рівня урбанізованості тощо.

Матеріал і методи досліджень

Матеріалом для побудови алгоритму здійснення комплексної інтегральної оцінки екологічного стану територій слугували результати попередніх моніторингових досліджень, виконаних протягом 1999–2009 рр. в умовах природних і урбопромислових екосистем Прикарпаття [8; 12]. Проведено аналіз і систематизацію існуючих методологічних підходів до оцінки рівня антропогенної трансформації екосистем [1; 2; 5; 9].

Результати та їх обговорення

Першим і одним із найважливіших етапів проведення екологічного моніторингу є науково обґрунтований вибір фонові (контрольної) території та методично правильне формування мережі моніторингових ділянок. Фонові території повинні бути екологічно чистими або близькими до них і мати сприятливі умови для життєдіяльності живих істот [4]. Такими, переважно, є території з особливим режимом охорони та використання природних ресурсів. Неодмінною умовою при цьому є подібність досліджуваної та еталонної екосистем за кліматичними, едафічними та іншими особливостями. Моніторингова мережа повинна максимально репрезентувати досліджувану територію. У випадках, коли вивчається вплив конкретного підприємства на урбоекосистему, доречною є побудова ситуативних картосхем розсіювання забруднювачів і подальше складання на їх основі координатної сітки спостережень.

Для міських територій характерна просторова неоднорідність екологічної напруги [8]. Це зумовлено відмінностями якісного та кількісного складу забруднювачів у межах функціональних зон (наприклад, доріг, селитебних зон або промислових площадок). З іншого боку, окремим таксономічним одиницям міського ландшафту притаманні відмінні мікрокліматичні, фізико-географічні, архітектурно-планувальні та інші особливості, що може мати істотний вплив на процеси міграції та акумуляції екотоксикантів у довкіллі. Тому для оцінки екологічної ситуації у місті доцільне формування моніторингової мережі за функціональною класифікацією урболандшафтів. У випадку монофункціональних урбоекосистем такий підхід дозволяє врахувати внесок різних антропогенних чинників у екологічний стан території.

Характерна особливість урбопромислових екосистем – зростання генетичної напруги середовища, що зумовлено систематичним надходженням в екотопи поллютантів із вираженою мутагенною активністю. Для просторової характеристики сукупного впливу мутагенів різної етіології зручним є використання поняття «токсико-

мутагенний фон», яке враховує розповсюдженість мутагенного впливу, його тривалість і вираженість мутагенних ефектів. Ідеальною системою еколого-генетичного моніторингу є практика виявлення всіх типів мутацій в організмів на різних рівнях організації [5].

Пошук і застосування різнорівневих біомоніторів із наступною екстраполяцією отриманих результатів на популяційні процеси можна вважати найперспективнішим напрямом у системі біомоніторингу. Мутагенний фон установлюється за значенням інтегрального показника ушкодженості біоіндикаторів, який враховує часткові показники генних, хромосомних і функціональних порушень і визначає рівні екологічної небезпеки для людини та біоти. Запропонований метод покладений в основу уніфікованої оцінкової шкали, що характеризує стан об'єктів довкілля за токсикомутагенним фоном [10].

На сьогодні описано понад сотню тест-методів для виявлення генотоксичності, які проводять на біооб'єктах різних таксономічних рангів – від бактеріофагів до ссавців. Усі ці методи базуються на ідентифікації певних типів генетичних пошкоджень. Вони відрізняються чутливістю й екстраполятивністю отриманих результатів із одних тест-об'єктів на інші та людину. Останнє пов'язане з відмінностями організації спадкового апарату у різних біологічних видів [6].

При моніторингових дослідженнях важливе дотримання фундаментального принципу простоти аналізу: найефективніші методи індикації з використанням простих тестів, які дозволяють швидко оцінити екологічний стан великих територій малою кількістю людських та інших ресурсів [2; 15]. Тому у практичній роботі добре зарекомендували себе рослинні тест-системи, особливо тест з *Allium cepa*, у якому як матеріал використовують первинні або додаткові корінці ріпчастої цибулі (*Allium cepa* L.). Він дає можливість вивчити гено- та цитотоксичність середовища та документувати результати мікроскопічними дослідженнями хромосомних і ядерних аномалій [6; 13].

Урбопромислові забруднювачі не лише володіють загальнотоксичним впливом на біоту, а й здатні спричинювати так звані «віддалені наслідки», зокрема, проявляти гаметоцидну дію [1; 14]. Особливо цінні дослідження гаметоцидних властивостей полютантів виконані в умовах *in situ*, оскільки фактичний мутагенний потенціал полютантів у довкіллі може істотно відрізнятися від виявленого за допомогою лабораторного скринінгу. Тому перспективним підходом в індикації мутагенної напруженості навколишнього середовища є дослідження репродуктивних структур вищих судинних рослин, насамперед чоловічого гаметофіту. Більшість індукованих полютантами мутацій є рецесивними й проявляються в гаплоїдних пилкових клітинах чи зародках при ембріональному розвитку насіння. Мейоз виконує роль своєрідного бар'єру у передачі потомству деяких типів таких мутацій, у результаті чого утворюється стерильний пилкок і нежиттєздатне насіння [1]. Таким чином, найвагомішими критеріями в оцінці дії урботехногенних забруднювачів є кількість аномальних мейотичних клітин і стерильність пилкових зерен. Найпоширенішим методом визначення стерильності пилку є виявлення безкрохмальних пилкових зерен. Проте наявність крохмалю не гарантує життєздатності, оскільки процес інгібування проростання пилкової трубки може бути зумовлений порушенням синтезу будь-якої іншої біологічно активної речовини. З іншого боку, пилкові зерна, які несуть спермії, не завжди фертильні, навіть якщо вони містять крохмаль. Для об'єктивної оцінки гаметоцидності комплексу урботехногенних факторів, доцільним є виявлення інгібіції процесів проростання пилку та росту пилкової трубки [9]. Експериментальними дослідженнями виявлена пряма залежність між дозою ряду хімічних агентів, кількістю аберацій у мейозі та стерильністю й

діаметром пилку [1; 9]. Тому морфометричні аномалії пилкових зерен можуть слугувати інформативною додатковою біоіндикаційною ознакою при еколого-генетичних дослідженнях [16].

Отже, для характеристики екологічного стану урбоєкосистем за токсико-мутагенним фоном можна запропонувати логічну схему її здійснення (рис. 1).

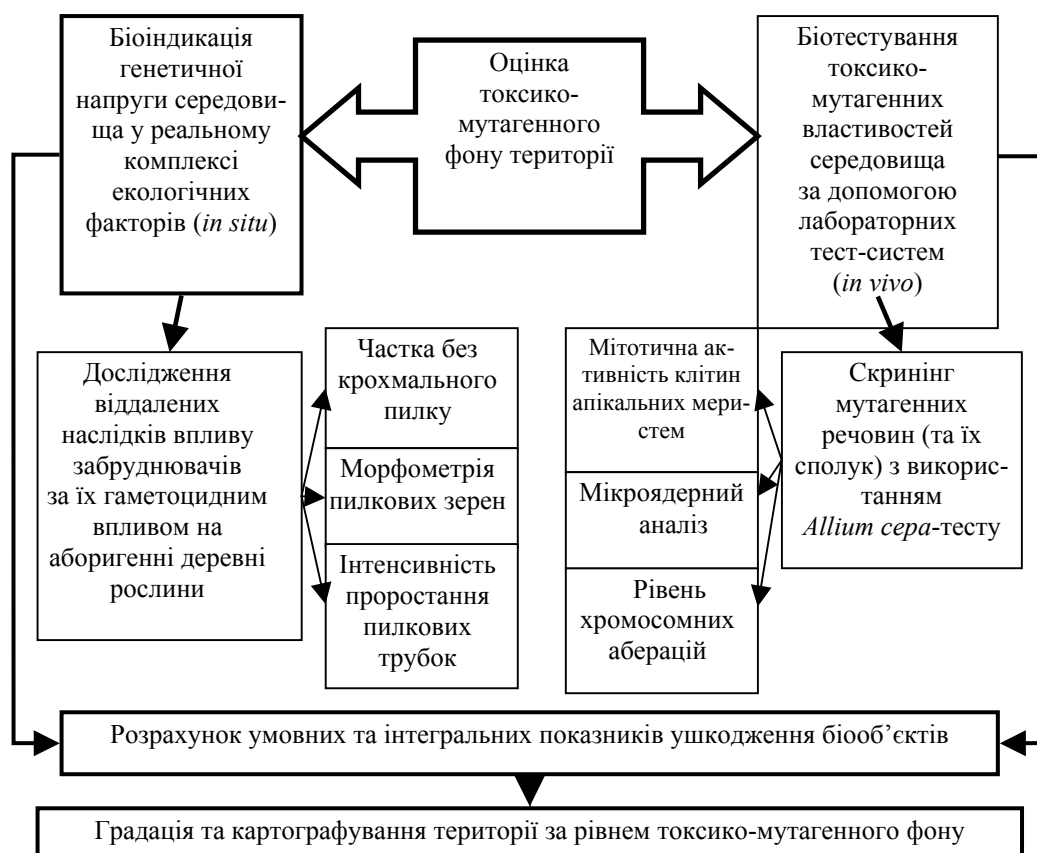


Рис. 1. Алгоритм оцінки токсико-мутагенного фону територій

Цінними індикаторними властивостями володіють деревні рослини, які входять у комплекси озеленення підприємств і міських вулиць. Унаслідок тривалої експозиції в антропогенно змінених умовах середовища існування вони здатні відображати хронічний вплив малих доз інгредієнтів промислових викидів.

Вплив урботехногенних поллютантів проявляється зміною інтегральних показників фітотівальності та формуванням пристосувально-захисних механізмів рослин. В основі адаптаційної здатності рослинних організмів до дії стресових чинників лежить зміна низки морфофізіологічних параметрів листків. Вони індикують ранні порушення біологічних систем, характеризують стан асиміляційного апарату у досліджуваних умовах і є одними з найінформативніших показників якості середовища [1].

Інтегральна оцінка екологічного стану територій повинна включати дослідження біоіндикаторів на різних рівнях організації: від молекулярного до екосистемного. Завдяки такому підходу відкриваються шляхи для виявлення й оцінки комплексних стресових впливів усіх недиференційованих факторів навколишнього середовища на

біологічні системи. Пошкоджувальні ефекти на нижчих рівнях часто нівелюються на більш високих, і тому не завжди виявляються через видимі фізіологічні реакції організмів, хоча й можуть відігравати суттєву роль у спадкових і відтворювальних процесах у віддаленіший період дії екотоксикантів [2].

За результатами попередніх досліджень виділено найінформативніші біоіндикаційні ознаки, рекомендовані до застосування при біомоніторингових дослідженнях урбанізованих і техногенно змінених екосистем (рис. 2).



Рис. 2. Біоіндикаційні ознаки деревних рослин на різних рівнях організації біосистем

Зазначені показники з успіхом можуть використовуватись також як критерії стійкості рослин до дії урботехногенних чинників при створенні екологоефективних культурфітоценозів у містах.

Оскільки кожен із рекомендованих біомаркерів – кількісна величина, можна запропонувати таку шкалу оцінки біоіндикаційної перспективності та життєвості рослин в умовах антропогенно трансформованих екотопів (табл.).

Таблиця

Шкала оцінки біоіндикаційної перспективності та життєвості рослин в умовах урбопромислових екосистем

Відхилення показника від контрольного (фонового) значення	Категорія стійкості виду	Біоіндикаційна перспективність виду
< 10 %	висока	неможливий індикатор
10–30 %		сумнівний індикатор
30–50 %	середня	допустимий індикатор
> 50 %	низька	надійний індикатор

Важливою складовою інтегральної оцінки екологічного стану урбанізованих і техногенно змінених територій є кумулятивна індикація, в основу якої покладено здатність рослин змінювати хімічний склад апроксимаційно геохімічним чи аеральним особливостям середовища існування. Акумулятивну здатність деревних рослин найкращим чином характеризує мікроелементний склад листового опаду [11; 12; 17]. Кількісною мірою рівня забруднення територій та індикаційної перспективності виду можуть слугувати коефіцієнт аномальності (відношення концентрації мікроелемента в опаді на дослідній ділянці до фонового показника) та коефіцієнт біологічного поглинання (відношення концентрації мікроелемента в опаді до його концентрації у ґрунті).

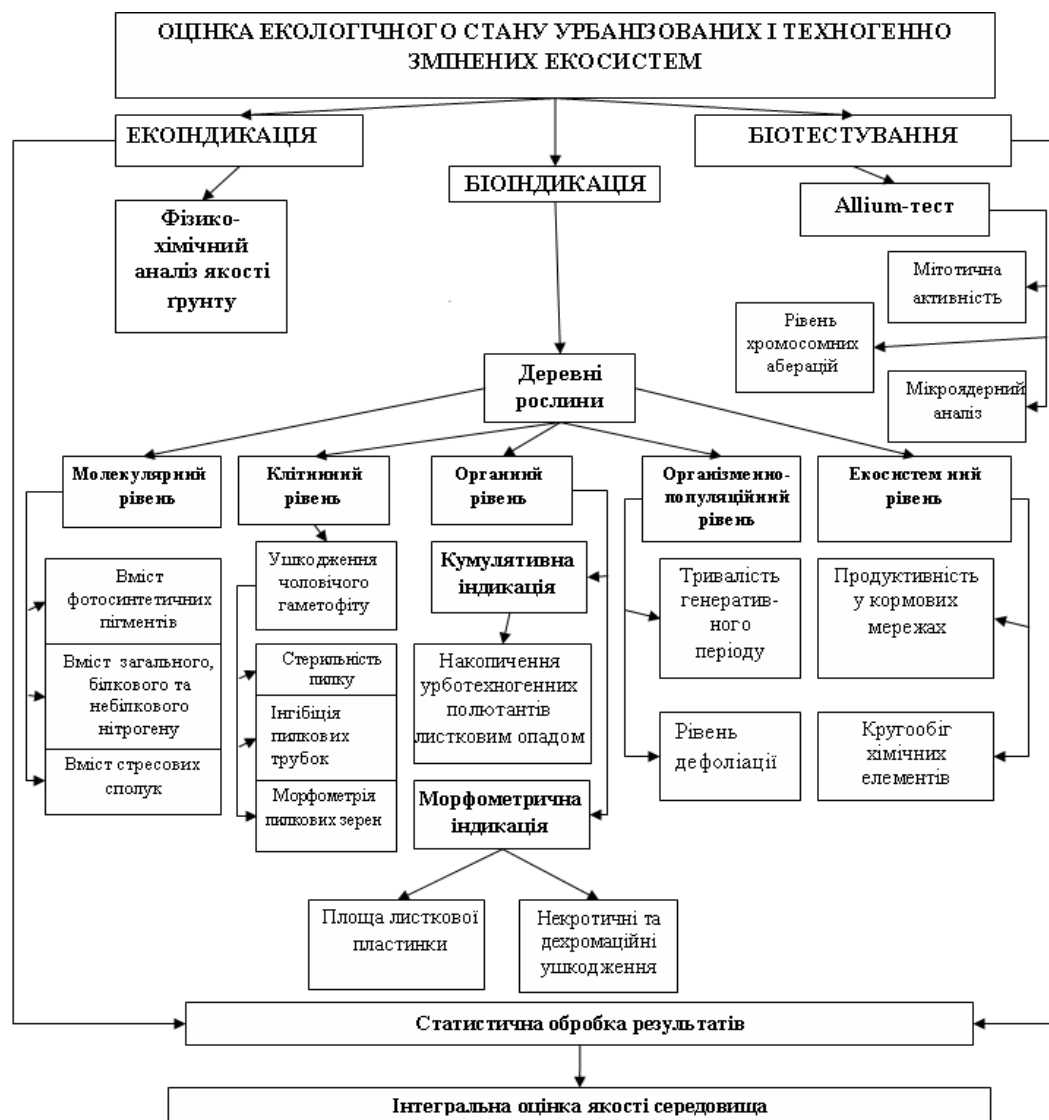


Рис. 3. Алгоритм здійснення комплексної інтегральної оцінки екологічного стану урботехногенних екосистем

Підсумковим етапом здійснення інтегральної оцінки екологічного стану територій є встановлення кореляційно-регресійних залежностей між зміною біоіндикацій-

них показників та рівнем забруднення довкілля урботехногенними поллютантами. Це дозволяє не лише виокремити найістотніший фактор впливу, а й виділити найінформативніші біоіндикаційні ознаки в умовах конкретних екосистем. Характер зв'язку між аналізованими параметрами відображають рівняння регресії, які можуть слугувати основою для моделювання та прогнозування можливих змін у біоценозах за дії урботехногенних факторів. Перспективною є, при цьому, практика побудови комп'ютерних моделей [12]. У цілому, можна запропонувати алгоритм здійснення інтегральної оцінки екологічного стану урбанізованих і техногенно змінених територій (рис. 3). Такий підхід до оцінки екологічного стану урбопромислових екосистем дозволяє врахувати комплексний вплив факторів на біотичні угруповання та може бути рекомендований для впровадження у систему екологічного моніторингу довкілля.

Висновки

Об'єктивна та повна оцінка екологічного стану урбопромислових екосистем можлива за умови поєднання класичних фізико-хімічних методів із біоіндикаційними. Застосування різнорівневих біоіндикаторів є найперспективнішим напрямом у системі екомоніторингу. На кожному рівні організації біосистем виділяються найінформативніші біоіндикаційні ознаки, які можуть слугувати критеріями стійкості рослин до дії урботехногенних чинників. Використання деревних рослин як біоіндикаторів якості довкілля та акумуляторів урботехногенних поллютантів – необхідна передумова створення екологоефективних культурфітоценозів у містах.

Оцінка токсико-мутагенного фону територій повинна включати лабораторний скринінг із використанням рослинних тест-систем і біоіндикацію генетичної напруги в умовах *in situ* шляхом установлення гаметоцидного впливу на деревні рослини.

Встановлення регресійних залежностей між зміною біоіндикаційних показників та рівнем забруднення довкілля – основа для моделювання та прогнозування можливих змін у біоценозах за дії урбогенних чинників.

Бібліографічні посилання

1. **Бессонова В. П.** Морфофункциональные исследования растений в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. – Д. : ДГУ, 1991. – 36 с.
2. **Биоиндикация** загрязнений наземных экосистем / Под ред. Р. Шуберта. – М. : Мир, 1988. – 350 с.
3. **Голубець М. А.** Екосистемологія. – Львів : Поллі, 2000. – 316 с.
4. **Горова А. І.** Про можливість використання цитогенетичних методів біоіндикації при виборі контрольних територій в системі екомоніторингу / А. І. Горова, В. Ю. Грунтова, А. В. Павличенко // Наук. вісник Чернівецького ун-ту. – 2008. – Вип. 416: біологія. – С. 3–8.
5. **Методологические** аспекты оценки мутагенного фона и генетического риска для человека и биоты от действия мутагенных экологических факторов / А. И. Гороя, Л. Ф. Бобырь, Т. В. Скворцова и др. // Цитология и генетика. – 1996. – Т. 30, № 6. – С. 78–86.
6. **Захаров В. М.** Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов / В. М. Захаров, Д. М. Кларк. – М. : Биотест, 1995. – 68 с.
7. **Козак І. І.** Екологічне моделювання із використанням програми Stella / І. І. Козак, В. І. Парпан. – Івано-Франківськ : Плай, 2009. – 214 с.
8. **Миленька М. М.** Біоіндикаційна оцінка екологічного стану Бурштинської урбоекосистеми: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Д. : ДНУ, 2009. – 23 с.
9. **Морозова Т. В.** Комплексна біоіндикаційна оцінка екологічного стану слабоурбанізованих селитебних територій Чернівецької області: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Чернівці : ЧНУ, 2004. – 25 с.

10. **Наказ МОЗ України № 116** від 13.03.2007 р. “Про затвердження методичних рекомендацій «Обстеження та районування території за ступенем впливу антропогенних чинників на стан об’єктів довкілля з використанням цитогенетичних методів»” // Офіційний вісник України. – 2007. – № 4. – С. 186–209.
11. **Парпан В. І.** Деревні рослини як кумулятивні індикатори забруднення довкілля важкими металами / В. І. Парпан, М. М. Миленька // Наук. зап. Тернопільського нац. пед. ун-ту. – 2008. – № 4 (38). – С. 93–97.
12. **Парпан В. І.** Оцінка техногенного впливу на стан природних екосистем методами інтегрального моніторингу та біогеохімічної індикації лісів на прикладі Івано-Франківської області / В. І. Парпан, Ю. С. Шпарик, М. М. Миленька // Наук. вісн. НУБіП України. Лісівництво. Декоративне садівництво. – 2009. – Вип. 135. – С. 22–31.
13. **Fiskesj G.** Allium test // Methods in Molecular Biology – 43. *in vitro* Toxicity Testing Protocols / Ed. S. o’Hare, C. K. Atterwill. – Totowa, NJ : Humana Press Inc., 1995. – P. 119–127.
14. **Johnson F. M.** The genetic effects of environmental lead // Mutat. Res. – 1998. – Vol. 410, N 2. – P. 123–129.
15. **Müller M.** Die Anwendung der «Cytogenetischen Bioindication» zur Früherkennung von Vegetationsschädens in der Steiermark / M. Müller, H. Guttenberg, D. Grill // Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark. – 1991. – B. 121. – S. 43–50.
16. **Mylenka M.** The woody plants pollen anomaly under the conditions of the urbotechnogenic ecosystem / M. Mylenka, V. Parpan // XII Dni Alergii Pyrkowej w Krakowie. Konferencija Naukowo-Szkoleniowa. – Krakow, 2010. – S. 21–24.
17. **Chemical** and morphological changes in Carpatian mountains trees caused by air pollution / V. Parpan, B. Maňkowska, M. Černý et al. // Effects of Air Pollution on Forest Health and Biodiversity in Forests of the Carpatian Mountains. NATO Science Series: Life and Behavioural Sciences. – 2002. – Vol. 345. – P. 173–213.

Надійшла до редколегії 12.09.2010

УДК 582.35+582.325:502.72(292.452)

І. С. Позинич, А. Г. Савицька

Державний природознавчий музей НАН України

**ОСОБЛИВОСТІ ФЛОРИ СУДИННИХ І МОХОПОДІБНИХ РОСЛИН
ЛАНДШАФТНОГО ЗАКАЗНИКА “ГРОФА”
(Українські Карпати, масив Горгани)**

Наведено відомості про ландшафтний заказник загальнодержавного значення “Грофа”. Досліджено флористичний склад лісових і лучних угруповань заказника. Виявлено типові та рідкісні види для цих угруповань. Доповнено список рідкісних і червонокнижних видів рослин. Вивчено бріофлору заказника, що нараховує 117 видів мохоподібних (87 мохів і 30 печіночників). Охарактеризовано видове представництво мохоподібних у поширених у заказнику рослинних угрупованнях.

И. С. Позыныч, А. Г. Савицкая

Государственный природоведческий музей НАН Украины

**ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ
И МОХООБРАЗНЫХ РАСТЕНИЙ ЛАНДШАФТНОГО ЗАКАЗНИКА
“ГРОФА” (Украинские Карпаты, массив Горганы)**

Приводятся сведения о ландшафтном заказнике государственного значения «Грофа». Исследован флористический состав лесных и луговых сообществ заказника. Выявлены типичные и редкие виды для этих фитоценозов. Описаны редкие и краснокнижные виды растений. Изучена бриофлора заказника – 117 видов мохообразных (87 мхов и 30 печеночников). Охарактеризовано видовое представительство мохообразных в распространенных в заказнике растительных сообществах.

I. S. Pozynych, A. G. Savitska

State Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine

**CHARACTERISTICS OF VASCULAR AND BRYOPHYTE FLORA
IN THE LANDSCAPE RESERVE «GROFA»
(The Ukrainian Carpathians)**

Information about the landscape reserve of statewide value «Grofa» is presented. The floristic composition of forest and meadow associations of the reserve has been investigated. Typical and rare species for these phytocenoses have been revealed. The rare species and plants from the Red Data Book have been described. As a results of our investigation 117 species (87 Bryophyta and 30 Marshantiophyta) have been recorded. Species representation of bryophytes in widespread communities has been described.

Вступ

Флора та рослинність відносно невеликих природоохоронних об'єктів (таких як заказники, урочища тощо) України часто практично не вивчена, хоча вони можуть відігравати важливу роль у побудові повноцінної екологічної мережі регіону. Ландшафтний заказник загальнодержавного значення «Грофа» (надалі заказник) площею

2 553 га створений у 1996 році на північно-східному макросхилі Українських Карпат у Горганах (Рожнятівський р-н Івано-Франківської обл.) у верхів'ї басейну р. Лімниці, а саме її приток Чорна Річка, Петрос та Котець. Його територія охоплює верхні частини масивів гір Кінь, Паренки, Попадя, Петрос, Великий Канусяк, Малий Канусяк і Грофа, яка є найвищою (1 748 м н. р. м.) (рис.). У заказнику охороняються унікальні лісові та субальпійські ландшафти Горган з оригінальним комплексом рослинного світу, зокрема гірське озеро та масиви смерекових пралісів із домішкою сосни кедрової (512 га), криволісся сосни гірської, популяції багатьох рідкісних рослин, які досі є мало-дослідженими [4]. Оскільки у заказнику зосереджено велику кількість цінних лісових угруповань, він може стати важливою частиною екологічної мережі України [5].

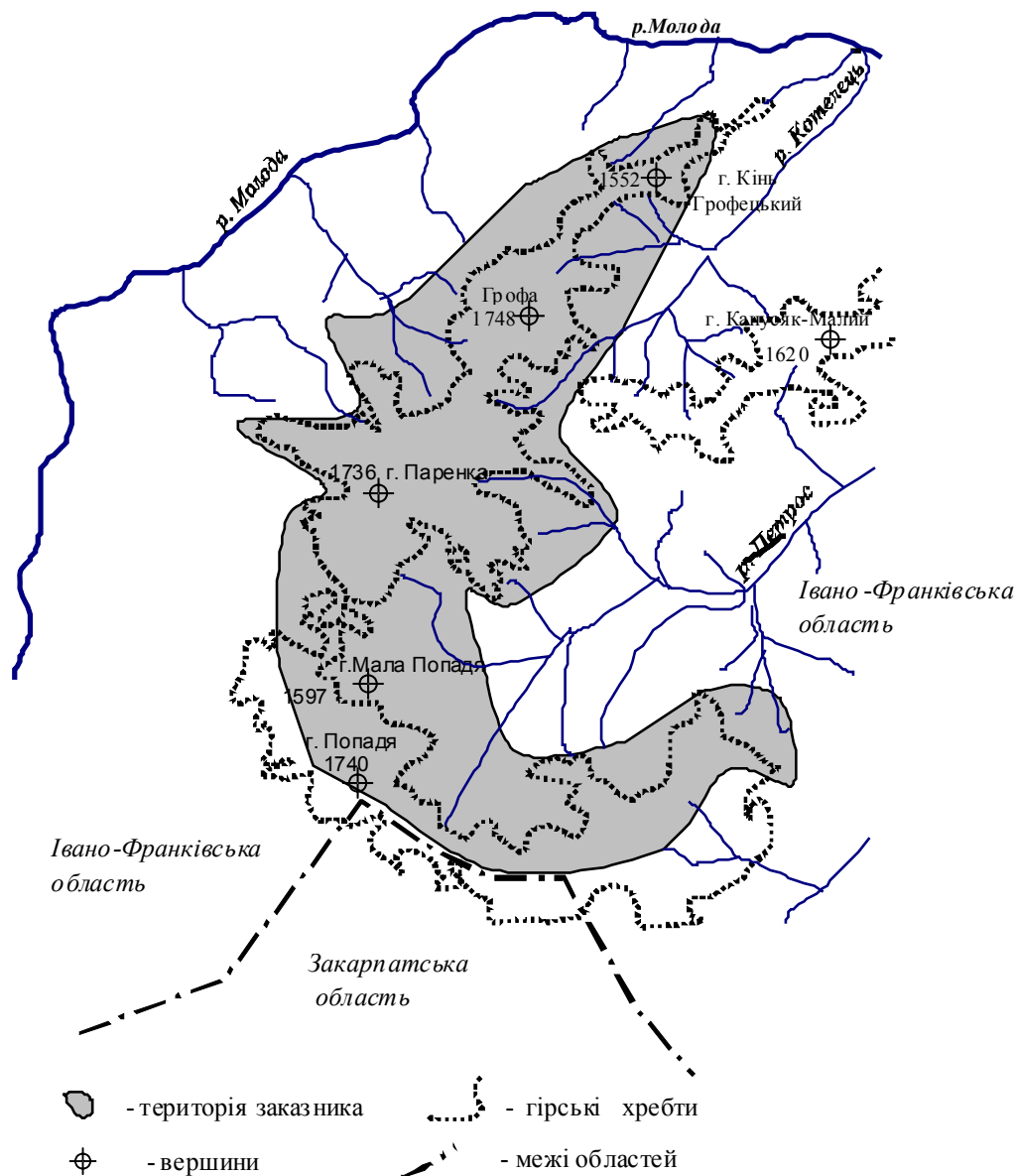


Рис. 1. Картохема заказника "Грофа"

Після створення заказника його територія комплексно не вивчалася, публікацій з описом флори, рослинності чи їх окремих компонентів знайти не вдалось. Першочергово детального інвентаризаційного вивчення потребують рослинні комплекси заказника та їх окремі компоненти, до чого зобов'язує природоохоронне законодавство України. Тому подаємо початковий опис досліджених рослинних угруповань. Бріофлора в Українських Карпатах вивчається на рівні великих природоохоронних об'єктів і в межах усіх Карпат [2]. Бріофлора заказників часто залишається невивченою. Тому у нашому дослідженні особливу увагу приділено комплексу бріофітів, невід'ємним компонентам рослинного покриву лісів, які відіграють важливу роль у кругообігу хімічних елементів, утворенні біомаси, захисту ґрунту від ерозії [1; 15].

Мета статті – охарактеризувати флору та рослинність заказника, інвентаризувати бріологічні компоненти рослинних угруповань.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проводили у 2008–2010 рр. маршрутним методом у басейні р. Котелець і на схилах г. Грофа та Паренка. Досліджували лісові угруповання різного складу, віку, походження та стану антропогенної трансформації. На луках і кам'яних розсипах досліджували едифікаційні синузії трав'яних і чагарничкових рослин. Складено геоботанічні описи різних рослинних угруповань. В описах інвентаризовано видове наповнення у деревному, чагарниковому, чагарничковому, трав'яному та моховому ярусах. Характеризуючи ценопопуляції, вказували їх біометричні показники (проективне покриття, рясність за Друде, висоту, діаметр) а також походження, поширення тощо. Місця досліджень фіксували у координатах за допомогою GPS-навігатора у базі даних геоінформаційної системи GoogleEarth, а також описували топологічні характеристики дослідних ділянок.

Назви вищих рослин подаємо за «Определителем высших растений Украины» [3]. Синтаксономію рослинності опрацьовували на основі узагальнень В. Матушкевича [14]. Систематику мохів і печіночників, видові назви подано за сучасними джерелами [9–11]. Проаналізовано також зразки гербарію несудинних рослин Державного природознавчого музею НАН України, зібрані на цій території іншими дослідниками, зокрема М. П. Слободяном [8] та К. О. Уличною у 1950–1960 роках.

Результати та їх обговорення

Рослинність заказника представлена гірськими смерековими лісами, які, за даними проектної документації зі створення заказника, є похідними угрупованнями, що за структурою наближаються до лісів пралісового характеру, змішаними буково-ялицево-смерековими лісами, угрупованнями сосни гірської, смеречинами із сосною кедровою, гірськими луками та кам'янистими розсипами.

Лісові угруповання, представлені на території заказника, у типологічному плані характерні для Горган. Монодомінантні смерекові ліси розташовані суцільною смугою у діапазоні від 1000–1200 до 1400–1500 (1600) м н. р. м. Деревний ярус представлений *Picea abies* L., середня висота деревостанів сягає 19 м, діаметр – 25 см, вік – 115–120 років, зімкнутість крон – 0,8–0,9, найбільшого розвитку досягає на висоті 1000–1200 м н. р. м. на слабкощербенистих добре дренованих ґрунтах. Зі збільшенням висоти зменшується повнота насаджень (до 0,5–0,6). Під наметом смеречників спостерігається значна кількість до 10–15 % підросту ялиці, бука, горобини та явора. Чагарничковий покрив представлений: *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. (10–20 %). Трав'яний ярус смерекових лісів заказника «Грофа» утворений близько 50 видами вищих судин-

них рослин, проективне покриття 60–80 %, серед яких найвищою константністю відзначаються *Oxalis acetosella* L. (10 %), *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin, *Asarum europaeum* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkis et Jermy, *D. austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell., *Gentiana asclepiadea* L., *Stellaria holostea* L., а також *Carex sylvatica* Huds., *Doronicum austriacum* Jacq., *Soldanella montana* Willd., *Epilobium montanum* L., *Homogyne alpina* (L.) Cass. та інші. Такі фітоценози асоціації *Dryopterido dilatatae* – *Piceetum*.

Змішані буково-ялицево-смерекові ліси займають велику частину заказника. У першому ярусі краще представлена ялина та ялиця і рясніший їх підріст (до 10 %), у другому ярусі менше бука, краще розвинений підлісок. Наземне покриття представлене невеликою кількістю видів, притаманних корінним хвойним угрупованням: *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *D. austriaca*, *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt, багато *Senecio fuchsii* C. C. Gmel., *Doronicum austriacum*, трапляються *Rubus caesius* L., *Carex brizoides* L., часто у описах переважають види широколистяних лісів: *Dentaria bulbifera* L., *D. glandulosa* Waldst. et Kit., *Dryopteris filix-mas*, *Galeobdolon luteum* Huds., *Impatiens noli-tangere* L., *Mercurialis perennis* L., *Prenanthes purpurea* L. тощо. У даному фітоценозі ми описали види, внесені до Червоної книги України: *Lycopodium annotinum* L., *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.

Вологі гірськососнові субори чорнишеві, висотою до 3 м, займають переважно кам'янисті крутосхили, де умови не сприятливі для росту ялинових, букових, ялицевих і змішаних із цих порід лісів. Угруповання формації сосни гірської – *Pineta mugii* входить до Зеленої книги України. На невеликих субальпійських луках серед криволісся можна зустріти нечисленні групи особини *Gentiana punctata* L. та *Pulsatilla alba* Reichenb. Деревний ярус утворює сосна звичайна з невеликою домішкою *Betula pendula* Roth. Підріст сосни з'являється на прогалинах і в розколинах між камінням. У перші роки він має добрий ріст, пізніше (унаслідок збільшення обсягу кореневої системи) вона використовує весь дрібнозем, після чого приріст сосни різко гальмується і стає дуже повільним. Підлісок складається з поодиноких екземплярів ялівцю та крушини ламкої, також зустрічаються поодинокі екземпляри ялини висотою 2–3 м. У суцільному чагарничковому ярусі із загальним покриттям 80–90 % домінує чорниця (60–70 %) із домішками брусниці та водянки чорної. У трав'яному ярусі трапляються *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Gentiana asclepiadea* L., *Scorzonera rosea* Waldst. et Kit. тощо.

На кам'янистих розсипах місцями зустрічаються фрагментарні трав'янисті та чагарникові дифузні угруповання, які заслуговують особливої уваги. Нами описано угруповання звичайно соснових лісів із домінуванням у травостой водянки чорної на розлогих схилах північно-західної експозиції крутизною до 5° на висоті 1 000 м н. р. м. Деревостан одноярусний із зімкненістю крон 0,4–0,5. Його формує сосна звичайна, яка у віці 90–100 років має висоту 8–10 м. Трапляється у деревостані також береза повисла (*Betula pendula*). У чагарничковому ярусі (80 %) домінує водянка чорна (40 %) з участю чорниці (*Vaccinium myrtillus*) (20 %), брусниці (*Rhodococcum vitis-idaea*), баранця звичайного (*Huperzia selago*). Часто уламки пісковики вкриті моховим покривом із видів роду сфагнум (*Sphagnum*), який створює суцільні подушки товщиною 15–25 см.

Рослинність полонин представлена переважно післялісовими *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Calamagrostis villosa* (Chaix.) J. F. Gmel. і луками з *Nardus stricta* L. У них зустрічаються такі червонокнижні види як *Crocus heuffelianus* Herb, *Arnica montana* L. та *Pulsatilla alba* Reichenb. Території заказника, де відбувалося випасання худоби приблизно 40 років тому, зараз представлені угрупованнями *Rumex confertus* Willd.

(40 %) та *Deschampsia caespitosa* (40 %) та *Senecio fuchsii* C. C. Gmel. (10 %), також трапляється *Stellaria nemorum* L. (25 %), *Galeopsis speciosa* Mill., *Solidago virgaurea* L.

У березні 2009 року зі східного схилу г. Грофа зійшла велика снігова лавина (урочище Засови). Вона перекрыла русло р. Котелець величезним конусом виносу (до 10 м зверху). Разом із масами снігу принесене каміння, ґрунт, стовбури дерев, вирвані з корінням, гілки гірської сосни тощо. У 2010 році на цій території виявлено початкові стадії формування оригінального дифузного трав'янисто-чагарникового рослинного угруповання. Його видовий склад виявився надзвичайно багатим, оскільки містить елементи різних типів рослинності всіх висотних поясів. Зокрема виявлено *Aconitum bucovinense* Zapal., *A. moldavicum* Hacq., *Angelica sylvestris* L., *Betonica officinalis* L., *Calamagrostis villosa* (Chaix.) J. F. Gmel., *Carex sylvatica*, *Chamaemerion angustifolium* (L.) Scop., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *C. oleraceum* (L.) Scop., *C. waldsteinii* Rouy, *Dactylis glomerata* L., *Daphne mezereum* L., *Deschampsia caespitosa*, *Digitalis grandiflora* Mill., *Dryopteris expansa*, *D. filix-mas*, *Epilobium montanum* L., *Euphorbia amygdaloides* L., *Festuca rubra* L. s. str., *Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch, *Heracleum sphondylium* L., *Galeopsis speciosa* Mill., *Gentiana asclepiadea*, *Geranium robertianum* L., *Geum rivale* L., *Gnaphalium sylvaticum* L., *Hypericum maculatum* Crantz, *H. perforatum* L., *Melandrium dioicum* (L.) Coss. et Germ., *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., *Phyteuma spicatum* L., *Prenanthes purpurea*, *Ranunculus platanifolius* L., *Rumex acetosa* L., *R. acetosella* L., *Scabiosa arvensis* L., *Silene vulgaris* (Moench) Garcke, *Stachys sylvatica* L., *Stellaria holostea*, *Solidago virgaurea*, *Senecio fuchsii*, *Tussilago farfara* L., *Lamium purpureum* L., *Galium mollugo* L., *Sedum carpaticum* G. Reuss, *Urtica dioica* L.

Біологічний компонент займає важливе місце у флористичній картині, адже домінує у рослинному покриві значної частини фітоценозів заказника. Найбільше проєктивне покриття мають широко розповсюджені бореальні види, характерні для Передкарпаття та Карпат.

На основі власних гербарних зборів і матеріалу фондів гербарію складено конспект видів заказника, що налічує 117 видів мохоподібних, із них 87 видів мохів та 30 печіночників. Мохи належать до 27 родин, 49 родів, 10 порядків, 5 класів (*Andreaeopsida*, *Bryopsida*, *Polytrichopsida*, *Sphagnopsida*, *Tetraphidopsida*), а печіночники – до 13 родин, 20 родів, 4 порядків, класу *Jungermannnopsida*.

До 10 провідних родин належить 61 % видів мохів (табл.). Родини *Plagiomniaceae* та *Lepidoziaceae* містять по три види. Решта родин, представлених у бріофлорі заказника, репрезентовані одним або двома видами.

У руслі потоків і по берегах формуються сприятливі умови для гігрофітних та гідро-гігрофітних мохоподібних. Зокрема, на каменях у протічній воді трапляються *Hygrohypnum duriusculum* (De Not.) D. W. Jamieson, *Scapania undulata* (L.) Dumort. По берегах трапляється *Pellia endiviifolia* (Dicks.) Dumort., *Palustriella commutata* (Hedw.) Ochyra. Гігрофітні та мезогігрофітні мохоподібні спостерігались на заболочених ділянках лісу та у сідловинних галявинах, що також бувають перезволоженими. У таких місцях моховий покрив становить майже 100 % і найчастіше представлений *Polytrichum commune* Hedw. та сфагновими мохами (переважно секція *Acutifolia*). На сухіших підвищеннях ґрунту на заболочених ділянках трапляються *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. та *Polytrichastrum formosum* Hedw. G. L. Sm.

За даними проєктної документації зі створення заказника близько 40 % лісових земель зайняті монодомінантними гірськими смеречинами та смеречинами з реліктовою сосною кедровою (*Pinus cembra* L.). Такі фітоценози формуються на кам'янистих схилах, де моховий покрив відзначається високими показниками проєк-

тивного покриття, інколи досягаючи 80–100 %. Видовий спектр у хвойних лісах може бути достатньо багатим [14]. Мохові синузії на ґрунті таких лісів представлені бореальними видами *Dicranum scoparium* Hedw., *D. fuscescens* Sm., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. та неморальними – *Plagiothecium undulatum* (Hedw.) Schimp., *Thuidium tamariscinum* (Hedw.) Schimp., які характерні для шпилькових лісів у Ґорґанах. Тут зафіксований один червонокнижний вид – *Plagiothecium neckeroideum* Schimp. Через переважання хвойних видів дерев у заказнику епіфітна група мохоподібних представлена відносно невеликою кількістю видів. Мохоподібні займають найчастіше основи стовбурів та виступаючі частини коренів. Часто трапляється *Ptilidium pulcherrimum* (G. Web.) Vainio, *Dicranum montanum* Hedw., *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Homomallium incurvatum* (Schrader ex Brid.) Loeske.

Таблиця

Перелік родин мохоподібних ландшафтного заказника “Ґроґа”

Родина	Роди*	Види**	Родина	Роди	Види
Scapaniaceae	7 (10,1 %)	12 (10,2 %)	Pottiaceae	1 (1,4 %)	2 (1,7 %)
Polytrichaceae	4 (5,8 %)	8 (6,8 %)	Ptilidiaceae	1 (1,4 %)	2 (1,7 %)
Amblystegiaceae	7 (10,1 %)	8 (6,8 %)	Myliaceae	1 (1,4 %)	2 (1,7 %)
Brachytheciaceae	5 (7,2 %)	8 (6,8 %)	Calypogonaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Dicranaceae	2 (2,9 %)	7 (5,9 %)	Cephaloziellaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Hypnaceae	3 (4,3 %)	6 (5,1 %)	Aulacomniaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Hylocomiaceae	4 (5,8 %)	6 (5,1 %)	Aneuraceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Plagiotheciaceae	2 (2,9 %)	6 (5,1 %)	Andreaeaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Sphagnaceae	1 (1,4 %)	6 (5,1 %)	Ditrichaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Grimmiaceae	2 (2,9 %)	5 (4,3 %)	Frullaniaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Plagiomniaceae	1 (1,4 %)	3 (2,5 %)	Leucodontaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Lepidoziaceae	2 (2,9 %)	3 (2,5 %)	Lophocoleaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Leucobryaceae	2 (2,9 %)	2 (1,7 %)	Mielichhoferiaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Orthotrichaceae	1 (1,4 %)	2 (1,7 %)	Mniaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Cephaloziaceae	1 (1,4 %)	2 (1,7 %)	Pelliaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Cinclidaceae	1 (1,4 %)	2 (1,7 %)	Pseudolepicolaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Thuidiaceae	1 (1,4 %)	2 (1,7 %)	Pterigynandraceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Neckeraceae	1 (1,4 %)	2 (1,7 %)	Rhabdoweisiaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Jungermanniaceae	1 (1,4 %)	2 (1,7 %)	Tetraphidaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)
Bryaceae	1 (1,4 %)	2 (1,7 %)	Leskeaceae	1 (1,4 %)	1 (0,8 %)

Примітка: відсоткове значення від загальної кількості родів (*) або видів (**).

Сфагни (*Sphagnum girgensohnii* Russow, *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *S. quinquefarium* (Braithwaite) Warnst. тощо) найчастіше трапляються у вологих смерекових суборах.

Криволісся сосни гірської, що займають кам’янисті розсипи схилів гір на висоті переважно від 1 400 м н. р. м., формують мікроклімат, сприятливий для розвитку мохового вкриття. Під наметом сосни мохові синузії мають вигляд суцільних килимів, представлених значним відсотком сфагнових мохів і характерними видами для комплексу шпилькових лісів Карпат [6]. Мохи кам’янистих осипів представлені комплексом світлолюбних, ксерофітних і ксеромезофітних видів: *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid., *Schistidium apocarpum* (Hedw.) Bruch & Schimp., *Diplophyllum albicans* (L.) Dumort.

Печіночники також досить широко представлені на території заказника. Часто в наземному покриві та на камінні трапляються *Bazzania trilobata* (L.) Gray, *Jungermannia leiantha* Grolle. Найширше репрезентовані печіночники, що ростуть на гнилій деревині. Окрім поширених у Передкарпатті та Карпатах епіксильних видів (*Lepidozia reptans* (L.) Dumort., *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort., *Cephalozia connivens* Dicks.) за-

реєстровано види, що трапляються досить рідко в Горганах: *Lophozia incisa* (Schrad.) Dumort. та *Barbilophozia attenuata* (Mart.) Loeske.

Висновки

На території заказника «Грофа» формуються типові смерекові, ялицево-смерекові, буково-ялицево-смерекові ліси та угруповання сосни гірської, фітоценози за участю сосни кедрової. Тут поширені популяції рідкісних видів судинних рослин і мохоподібних, занесених до Червоної книги України. Моховий покрив розвинений практично в усіх угрупованнях у різних екотопічних умовах і представлений широким спектром таксонів, що свідчить про складність структури біокомпонента флори заказника. З огляду на це територія заказника цікава та унікальна у флористичному та екологічному аспектах. Результати досліджень підтверджують природну цінність і доцільність збереження цього природоохоронного об'єкта, а також перспективність розширення його території.

Бібліографічні посилання

1. **Баишева Э. З.** Разнообразие мохообразных естественных экосистем, подходы к изучению и особенности охраны // Успехи современной биологии. – 2007. – Т. 127, № 3. – С. 316–333.
2. **Лобачевська О. В.** Мохоподібні (Bryophyta) Українських Карпат // Праці НТШ: Екологічний збірник; Екологічні проблеми Карпатського регіону. – Т. 12. – Львів : Наукове товариство ім. Шевченка, 2003. – С. 158–170.
3. **Определитель** высших растений Украины / Д. М. Доброчаева, М. И. Котов, Ю. А. Прокудин и др. – К. : Наук. думка, 1987. – 548 с.
4. **Пацура І. М.** Малопоширені лісові природні комплекси карпатської частини басейну Дністра: Автореф. дис. ... канд. с.-г. наук. – Л. : Укр. держ. лісотехн. ун-т, 2003. – 15 с.
5. **Петрова Л. М.** Проблеми охорони біорізноманіття на лісових територіях екологічної мережі / Л. М. Петрова, П. Р. Третяк // Лісівнича академія наук України: Наукові праці. – Вип. 4. – Л. : Вид-во НУ «Львівська політехніка», 2005. – С. 119–123.
6. **Позинич І. С.** Трав'яний та моховий покрив фітоценозів за участі сосни гірської (*Pinus mugo* Turpa) у високогір'ї верхів'я басейну р. Лімниця / І. С. Позинич, А. Г. Савицька // Матер. доп. IV Міжнар. конф. молодих науковців «Біологія: від молекули до біосфери». – Харків, 2009. – С. 254–255.
7. **Природно-заповідні** території та об'єкти Івано-Франківщини / М. М. Приходько, У. М. Абрам'юк, І. І. Бойчук та ін. – Івано-Франківськ : Таля, 2000. – 272 с.
8. **Слободян М. П.** Лиственные мхи Советских Карпат: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Львов : Львовский научно-природоведческий музей, 1950. – 15 с.
9. **An annotated checklist** of the mosses of Europe and Macaronesia / M. O. Hill, N. Bell, M. A. Bruggeman-Nannenga et al. // Journal of Bryology. – 2006. – Vol. 28. – P. 198–267.
10. **Bryophyte Biology** (2nd ed.) / Ed. B. Goffinet, A. J. Shaw. – Cambridge : Cambridge University Press, 2009. – 565 p.
11. **Crandall-Stotler B.** Morphology and classification of the Marchantiophyta / B. Crandall-Stotler, R. E. Stotler // Bryophyte Biology. – Cambridge: Cambridge University Press, 2000. – P. 21–70.
12. **Frego K. A.** Bryophytes as potential indicators of forest integrity // Forest Ecology and Management. – 2007. – Vol. 242, is. 1. – P. 65–75.
13. **Ground-layer** bryophyte communities of post-adelgid *Picea abies* forests / S. E. Stehn, C. R. Webster, J. M. Glime, M. A. Jenkins // Southeastern Naturalist. – 2010. – Vol. 9, N 3. – P. 435–452.
14. **Matuszkiewicz W.** Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. – Warszawa : Wydawnictwo Naukowe PWN, 2001. – 537 s.
15. **Turetsky M. R.** Bryophytes in carbon and nitrogen cycling. Invited essay for new frontiers in bryology and lichenology // The Bryologist. – 2003. – Vol. 106. – P. 395–409.

Надійшла до редколегії 12.09.2010

УДК 582.795:502.084

О. А. Пономарьова, В. П. Бессонова

Дніпропетровський державний аграрний університет

**АНАЛІЗ ВІДНОВЛЕННЯ КРОНИ
У РОСЛИН *TILIA PLATYPHYLLOS* ТА *T. CORDATA*
ПІСЛЯ ГЛИБОКОГО ОМОЛОДЖУВАЛЬНОГО ОБРІЗУВАННЯ**

Розглянуто вплив глибокого омолоджувального обрізування на відновлення крони дерев роду *Tilia* L. в умовах антропогенного забруднення. В омолоджених дерев спостерігається інтенсивніший і триваліший ріст пагонів, на них формується більша кількість листків порівняно з рослинами, що не зазнали процедури. Спостерігали майже повне відновлення крони у омолоджених дерев через декілька років.

О. А. Пономарева, В. П. Бессонова

Днепропетровский государственный аграрный университет

**АНАЛИЗ ВОССТАНОВЛЕНИЯ КРОНЫ
У РАСТЕНИЙ *TILIA PLATYPHYLLOS* И *T. CORDATA*
ПОСЛЕ ГЛУБОКОЙ ОМОЛАЖИВАЮЩЕЙ ОБРЕЗКИ**

Рассмотрено влияние глубокой омолаживающей обрезки на восстановление кроны деревьев рода *Tilia* L. в условиях антропогенного загрязнения. У омоложенных деревьев наблюдается более интенсивный и длительный рост побегов, на них формируется большее количество листьев по сравнению с необрезанными растениями. Наблюдали почти полное восстановление кроны у омоложенных деревьев через несколько лет.

О. А. Ponomaryova, V. P. Bessonova

Dnipropetrovsk State Agrarian University

**ANALYSIS OF CROWNS RENEWAL OF *TILIA PLATYPHYLLOS*
AND *TILIA CORDATA* AFTER DEEP REJUVENATED PRUNING**

Influence of deep rejuvenated pruning on renewal of trees' crowns of the genus *Tilia* L. in conditions of pollution has been studied. The more intensive and prolonged growth of sprouts in rejuvenated trees was accompanied by more number of leaves in comparison with uncut trees. The almost full regeneration of the crown of rejuvenated trees is observed in several years.

Вступ

Один з основних заходів догляду за надземною частиною дерев у міських умовах є обрізування крони, яку необхідно проводити з урахуванням біологічних особливостей їх росту та розвитку. Його проводять для омолодження, надання декоративності кроні [3], у роду *Populus* – для зменшення плодоношення у жіночих рослин із метою зниження забруднення навколишнього середовища [5]. У деяких країнах (Іран і Середземноморські країни) дерева обрізують з метою отримання фуражу вже тривалий час і 30–40 років тому полярдування застосовували саме для цього [10].

Останнім часом широкого розповсюдження набуло одноразове сильне обрізування дерев із видаленням усіх гілок поблизу їх відходження від стовбура, а у деяких випадках – з одночасним укороченням стовбура. Важливо при цьому врахувати специфіку виду та умови його життєдіяльності, характер прояву реакції на стресові чинники й, особливо, забруднення довкілля. Актуальним є вивчення впливу глибокого омолоджувального обрізування на стан рослин за умов забруднення навколишнього середовища, у першу чергу, викидами автотранспорту, оскільки рослини, що зазнають їх впливу, часто фізіологічно ослаблені, ростові процеси пригнічені. Протікання процесів репаративної регенерації рослин при відновленні крони у декоративних дерев за умов урбанізованого середовища майже не досліджене.

Мета даної роботи – з'ясувати характер змін морфометричних показників відновлення крони після глибокого омолоджувального обрізування рослин, що зростають поблизу автошляху з інтенсивним рухом автомобільного транспорту.

Матеріал і методи досліджень

Як об'єкти досліджень використовували 30-річні дерева лип широколистої (*Tilia platyphyllos* Scop.) і серцелистої (*T. cordata* Mill.). Досліджені рослини зростали безпосередньо поблизу автодорожного полотна з інтенсивністю автомобільного руху 1300 автомобілів за годину. Одні рослини підлягали глибокому омолоджувальному обрізуванню (варіант 2), інші – ні (варіант 1). Досліди почали проводити на другий рік після обрізування.

Здійснювали вимірювання довжини пагонів, міжвузлів, площі листків. Морфометричні вимірювання виконували за загальноприйнятими методиками [7]. Площу листків визначали ваговим методом [2]. Результати досліджень оброблені статистично [9].

Результати та їх обговорення

У рослин із глибоким омолоджувальним обрізуванням уже через місяць почали відростати нові пагони. Значно більша їх довжина порівняно з варіантом без обрізування пояснюється не тільки інтенсивнішим ростом, а й суттєвим подовженням тривалості ростових процесів. У липи широколистої на другий рік після обрізування перевищення довжини однорічних пагонів над такими у неушкоджених рослин становить 445 %, на третій – 205 %, на четвертий – 104 %, у липи серцелистої – дорівнюють відповідно 510, 225 та 132 %.

Отже, у липи дрібнолистої річний приріст пагонів після глибокого обрізування відносно необрізаних дерев більший, ніж у липи широколистої. Як видно з таблиці 1, кожного наступного року інтенсивність росту пагонів омолоджених дерев у обох видів стає меншою.

Збільшення довжини пагонів може відбуватися як за рахунок зміни довжини міжвузлів, так і їх кількості. У дерев обох досліджуваних видів на другий рік після обрізування порівняно з деревами, що не зазнали омолодження, кількість міжвузлів збільшується набагато більше, ніж їх довжина. Перший показник на другий рік становить у *T. platyphyllos* 285 % до нього у необрізаних дерев, а другий – 176 %, у *T. cordata* – 293 та 203 %. На третій рік досліджень різниця у рівні збільшення кількості міжвузлів та їх довжини стає значно меншою (190 і 162 % відповідно у *T. platyphyllos* та 200 і 181 % у *T. cordata*). На четвертий рік, навпаки, зростання довжини міжвузлів у пагонів *T. platyphyllos* дещо перевищує збільшення їх кількості у однорічних пагонів рослин, що зазнали омолоджувального обрізування, стосовно неушкоджених рослин, а у *T. cordata*, як і у попередні роки, сильніше змінюється кількість міжвузлів (див. табл. 1).

До пріоритетних функціональних структур дерев і деревостанів відносять листву. При цьому площу її поверхні слід визнати найінформативнішою екологічною характеристикою [4]. На річних пагонах, які відростають після обрізування гілок обох видів лип, формується більша кількість листків (табл. 2). На другий рік вона зростає порівняно з необрізаними деревами набагато більше, ніж на третій і, особливо, на четвертий рік після омолодження. Кількість листків на однорічних пагонах у *T. platyphyllos* становить 215, 167, та 131 % до пагонів неущоджених рослин за роками досліджень. У *T. cordata* ці показники дорівнюють – 281, 199 та 147 %. Збільшується також і середня площа листків, найбільше на другий рік після омолодження. У *T. platyphyllos* ступінь зростання цього показника відносно рослин, що не були обрізані, значніша, ніж у *T. cordata*.

Таблиця 1

Вплив омолоджувального обрізування на ріст пагонів *Tilia platyphyllos* і *T. cordata*

Показники	Вид		Роки після обрізування					
			другий	<i>t</i>	третій	<i>t</i>	четвертий	<i>t</i>
Довжина пагона, см	липа широколиста	без обрізування	18,61 ± 1,31	30,24	23,41 ± 1,05	19,14	22,80 ± 3,77	4,02
		з обрізуванням	101,30 ± 2,40		71,28 ± 2,27		46,41 ± 4,50	
	липа серцелиста	без обрізування	15,69 ± 2,30	18,39	19,21 ± 1,90	9,37	18,41 ± 2,50	5,76
		з обрізуванням	95,80 ± 3,70		62,42 ± 4,20		42,72 ± 3,40	
Довжина міжвузлів, см	липа широколиста	без обрізування	3,40 ± 0,20	9,95	3,72 ± 0,17	6,61	3,41 ± 0,21	4,73
		з обрізуванням	6,51 ± 0,24		6,00 ± 0,30		5,22 ± 0,32	
	липа серцелиста	без обрізування	3,50 ± 0,17	9,44	3,57 ± 0,21	5,30	3,60 ± 0,28	4,54
		з обрізуванням	7,09 ± 0,34		5,80 ± 0,37		5,19 ± 0,21	
Кількість міжвузлів	липа широколиста	без обрізування	5,47 ± 0,30	15,91	6,32 ± 0,47	4,91	6,70 ± 0,32	2,47
		з обрізуванням	15,58 ± 0,56		11,88 ± 1,03		8,92 ± 0,84	
	липа серцелиста	без обрізування	4,61 ± 0,27	6,80	5,38 ± 0,25	6,71	5,11 ± 0,32	4,35
		з обрізуванням	13,49 ± 1,28		10,75 ± 0,76		8,54 ± 0,72	

Примітка: $t_{\phi} = 2,008$.

Таблиця 2

Вплив омолоджувального обрізування на ріст листків на відростаючих пагонах *Tilia platyphyllos* і *T. cordata*

Показники	Вид		Роки після обрізування					
			другий	<i>t</i>	третій	<i>t</i>	четвертий	<i>t</i>
Кількість листків на річному пагоні, шт.	липа широколиста	без обрізування	6,80 ± 0,36	7,03	7,20 ± 0,42	3,92	7,01 ± 0,32	4,23
		з обрізуванням	14,6 ± 0,52		12,0 ± 1,15		9,21 ± 0,41	
	липа серцелиста	без обрізування	5,07 ± 0,32	7,9	5,52 ± 0,24	5,26	6,22 ± 0,51	2,93
		з обрізуванням	14,25 ± 1,12		11,00 ± 1,02		9,15 ± 0,84	
Площа листка, см ²	липа широколиста	без обрізування	70,40 ± 2,11	20,01	77,50 ± 1,12	15,22	91,89 ± 2,91	14,0
		з обрізуванням	145,60 ± 3,11		127,80 ± 3,11		157,61 ± 3,69	
	липа серцелиста	без обрізування	30,27 ± 1,21	13,67	29,16 ± 1,34	5,78	31,24 ± 1,56	3,26
		з обрізуванням	56,72 ± 1,51		43,91 ± 2,17		40,67 ± 2,44	
Питома вага листка, мг·см ⁻¹	липа широколиста	без обрізування	6,52 ± 0,26	8,64	6,72 ± 0,14	6,97	6,34 ± 0,18	5,41
		з обрізуванням	8,57 ± 0,11		8,15 ± 0,15		7,51 ± 0,12	
	липа серцелиста	без обрізування	5,84 ± 0,15	8,88	6,21 ± 0,12	5,21	5,42 ± 0,11	4,61
		з обрізуванням	7,44 ± 0,10		7,47 ± 0,21		6,24 ± 0,14	

Питома щільність листків у рослин омолоджених пагонів значно вища, ніж у рослин, що не зазнали обрізування, особливо на другий рік після (див. табл. 2). Це свідчить про збільшення одиниці маси листків відростаючих пагонів. Відомо, що величина питомої щільності залежить від потовщення листової пластинки, співвідно-

шення об'єму і площі поверхні листків – міри їх заповнення паренхімними та механічними тканинами, посилення ксероморфності в анатомічній структурі, віку листків.

Збільшення питомої щільності листків, що відростають після омолоджувальної процедури, зумовлене, як встановлено нами, потовщенням листової пластинки. Інші фактори, вказані вище, не можуть бути у даному досліді факторами збільшення величини питомої щільності, оскільки вік листків був однаковим, а структура листків у обрізаних дерев набувала рис мезоморфності, а не ксероморфності.

В омолоджених дерев загальна асиміляційна поверхня листків на річному пагоні більша, ніж у рослин варіанта без обрізування (табл. 3). У *T. platyphyllos* вона становить на другий рік 444 %, третій – 275 %, четвертий – 226 % відносно показників варіанта 1. У *T. cordata* ці значення дорівнюють відповідно 527, 300, 196 %.

Отже, пагони, що утворюються на обрізаних деревах унаслідок репаративної регенерації, характеризуються інтенсивнішим ростом, ніж пагони неушкоджених дерев, і на них формується значно більша асиміляційна поверхня, як через збільшення кількості листків на пагоні, так і їх площі.

Посилаючись на роботу К. Е. Бахтадзе [1], який вивчав вплив підрізування чайних кущів на величину листків новоутворених пагонів, Н. П. Кренке [8] з погляду теорії циклічного старіння та омолодження в онтогенезі вказував, що збільшення довжини та ширини листків – вираження омолодження пагонів. При цьому ступінь збільшення розмірів листків відростаючих пагонів різниться як у рослин певних видів, так і одних і тих самих видів різного віку [8]. Але перевищення площі листків у омолоджених деревних рослин відносно неомолоджених може бути зумовлене також і тим, що глибоке обрізування дерев порушує співвідношення надземної маси та кореневої системи.

Ще К. П. Кренке [8] вказував, що у вивченні процесу репродуктивної регенерації великий інтерес становить оцінка кореляційних відношень окремих частин індивідуума. Відомо, що існує щільна кореляція між процесами росту листків і коренів цих органів. Встановлено, що за будь-яких умов існування ріст і функціонування цих органів тісно пов'язані. Листкова поверхня формується відповідно до потужності всмоктувальних коренів, а їх утворення, у свою чергу, залежить від величини асиміляційного апарату [6].

Таблиця 3

Вплив глибокого обрізування на площу асиміляційного апарату річного пагона, см²

Вид		Роки після обрізування					
		другий рік	<i>t</i>	третій рік	<i>t</i>	четвертий рік	<i>t</i>
<i>Tilia platyphyllos</i>	без обрізування	2125 ± 35,6	42,49	1534 ± 42,1	20,67	1452 ± 51,6	13,38
	з обрізуванням	479 ± 5,3		558 ± 21,3		643 ± 31,4	
<i>Tilia cordata</i>	без обрізування	808 ± 27,1	22,61	483 ± 25,6	10,72	372 ± 21,3	6,30
	з обрізуванням	153 ± 10,2		161 ± 15,7		194 ± 18,5	

Формування крони у дерев із сильним обрізуванням відбувається значно швидше, ніж у висаджених на місці загиблих молодих рослин. Омолоджені дерева вже через 3–4 роки мають крону переважно кулеподібної форми з великою кількістю скелетних гілок і пагонів і добре сформованим асиміляційним апаратом. Вже через три роки відновлення крони площа листової поверхні у липи широколистої у 8,1, а у липи серцелистої у 7,2 раза більше, ніж у п'ятирічних рослин цих же видів, посаджених замість загиблих дерев. На третій рік середня кількість скелетних гілок омолоджених дерев у *T. platyphyllos* становить 71,3, на четвертий – 46,4, а у *T. cordata* – 62,4 і 42,7 відповідно.

Отже, вони формують зелену смугу, здатну успішно виконувати санітарно-гігієнічні функції у відносно короткий термін.

Висновки

1. Пагони, що утворюються на деревах *T. platyphyllos* і *T. cordata* після глибокого омолоджувального обрізування, характеризуються інтенсивнішим і тривалішим ростом порівняно з пагонами необрізаних дерев. Ці показники знижуються з кожним наступним роком спостережень.

2. На річних пагонах гілок, що утворюються на деревах *T. platyphyllos* і *T. cordata* внаслідок репаративної регенерації, формується більша кількість листків і вони значно крупніші, ніж на пагонах рослин, що не зазнали омолоджувальної процедури. Найбільші листки та найбільша їх кількість на річному пагоні утворюються на другий рік після обрізування, найменша величина перевищення над контролем виявлена в останній рік дослідження (четвертий).

3. Сформовані на пагонах омолоджених дерев листки мають вищу питому щільність, ніж листки рослин, що не зазнали процедури.

4. На 3–4-й роки після омолоджувального обрізування у обох видів формується крона, що значно перевищує її розміри у п'ятирічних дерев, висаджених у цих же умовах після видалення окремих рослин у придорожній смузі.

Бібліографічні посилання

1. Бахтадзе К. Е. Биология побегообразования у чайного растения // Бюлл. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та чая и субтропических культур. – 1948. – № 4. – С. 83–87.
2. Бессонова В. П. Практикум із фізіології рослин. – Д. : Вид-во ПП Свідлера, 1996. – 315 с.
3. Брикелл К. Обрезка растений. – М. : Мир, 1992. – 198 с.
4. Ермолова Л. С. Удельная листовая поверхность основных лесообразующих пород России / Л. С. Ермолова, А. И. Уткин // Экология. – 1998. – № 3. – С. 178–183.
5. Казанцева М. Н. Экологические последствия радикальной обрезки крон тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.) в городских насаждениях / М. Н. Казанцева, А. А. Соловьева // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2009. – № 9. – С. 192.
6. Казарян В. О. Старение высших растений. – М. : Наука, 1969. – 314 с.
7. Клейн Р. М. Методы исследования растений / Р. М. Клейн, Д. Г. Клейн. – М. : Колос, 1974. – 527 с.
8. Кренке Н. П. Регенерация растений. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1950. – 675 с.
9. Лакин Г. Ф. Биометрия. – М. : Высшая школа, 1990. – 352 с.
10. Papanastasis V. P. Effects of age and frequency of cutting on productivity of Mediterranean deciduous fodder tree and shrub plantations / V. P. Papanastasis, P. D. Platis, O. Dini-Papanastasi // Forest Ecology and Management. – 1998. – № 110. – С. 283–292.

Надійшла до редколегії 14.09.2010

УДК 595.762.12(477)

В. С. Пушкар

Прикарпатський національний університет ім. Василя Стефаника

ЖИТТЄВІ ФОРМИ ЕНДЕМІЧНИХ ВИДІВ ЖУКІВ-ТУРУНІВ (COLEOPTERA, CARABIDAE) У ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ ГОРГАН

У лісових екосистемах Горган виявлено 11 ендемічних видів жуків-турунів, що склали 12,2 % усієї фауни турунів дослідженого регіону. У результаті морфометричного аналізу визначено екоморфи ендемічних видів карабід і доповнено систему життєвих форм І. Х. Шарової (1981). Усіх ендеміків віднесли до класу зоофаги, підкласів епігеобіос і стратобіос, п'яти життєвих форм. Аналіз спектрів життєвих форм ендеміків лісових екосистем Горган вказує на широке освоєння ними екологічних ніш у дослідженому регіоні.

В. С. Пушкар

Прикарпатский национальный университет им. Василия Стефаника

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ЭНДЕМИЧЕСКИХ ВИДОВ ЖУКОВ-ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ГОРГАН

В лесных экосистемах Горган выявлено 11 эндемических видов жуков-жужелиц, которые составили 12,2 % всей фауны жужелиц исследованного региона. В результате морфометрического анализа определены экоморфы эндемических видов карабид и дополнена ими система жизненных форм И. Х. Шаровой (1981). Всех эндемиков отнесли к классу зоофаги, подклассов епигеобиос и стратобиос, пяти жизненных форм. Анализ спектров жизненных форм эндемиков лесных экосистем Горган указывает на широкое освоение ими экологических ниш в исследованном регионе.

V. S. Pushkar

Vasyl' Stefanyk Precarpathian National University

LIFE FORMS OF ENDEMIC CARABID BEETLES (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN THE FOREST ECOSYSTEMS OF GORGANY MOUNTAINS

In the forest ecosystems of Gorgany Mountains 11 endemic carabids are found. It is about 12.2 % of all ground-beetles fauna of the investigated region. As a result of the morphometric analysis the life forms of endemic carabids are determined. The system of ground beetles' life forms developed by I. Sharova (1981) is supplemented. All endemics we have rated among 1 class (Zoophages), 2 subclasses (Epigeobionts, Strato-bionts) and 5 life forms. The analysis of the carabid beetles' life form spectrum in the forest ecosystems of Gorgany mountains attests to their broad settlement of ecological niches in the investigated region.

Вступ

Відомості про жуків-турунів природного заповідника «Горгани» і його найближчих околиць містяться у багатьох працях [10–15]. Список ендемічних видів жуків-турунів Горган знаходимо у праці В. Різуна [13; 15]. Дослідження життєвих форм ту-

рунів в Українських Карпатах дотепер не проводилися. Хоча цій темі присвячено чимало праць [1–3; 9; 18–22].

Туруни – один із найчисленніших, обов’язкових і незмінних компонентів наземних екосистем Українських Карпат, водночас, компонент чи не найменше досліджений з позицій синекології. Комплексний аналіз видового складу, чисельності, щільності, структури домінування, спектрів життєвих форм і екологічних груп карабідогруповань дає змогу оцінити вимогливість конкретних видів до умов середовища, а також пізнати закономірності формування та розвитку угруповань турунів у природних лісових екосистемах Ґорґан. У цьому аспекті смерекові ліси Ґорґан – зручний об’єкт еколого-фауністичних досліджень, оскільки тут збереглися природні ліси та праліси, які відрізняються високою стійкістю та стабільністю [17].

Більшість турунів – мешканці поверхні ґрунту, де протікають найважливіші для біогеоценозів процеси трансформації органічних речовин. Для кожного типу біоценозу характерний специфічний спектр життєвих форм турунів. Спектри життєвих форм турунів за видовим різноманіттям можуть служити індикаторами стану ґрунтово-рослинних умов у різних біогеоценозах [18].

Знання спектрів життєвих форм, що є одними з компонентів структури угруповань, дозволяє оцінити ступінь заповненості екологічних ніш. Використання максимально великої кількості можливих ніш підвищує загальне різноманіття, що веде до збільшення стабільності всього угруповання [7].

Актуальності роботі додає той факт, що ендемічні види турунів Українських Карпат не внесені до системи життєвих форм імаго турунів І. Х. Шарової [18]. Провідні позиції ендеміків у структурі домінування карабідофауни лісових екосистем Ґорґан викликали необхідність представити їх у системі для розуміння повноти використання ними максимальної кількості можливих ніш.

Тому мета даної роботи – визначити життєві форми ендеміків лісових екосистем Ґорґан і доповнити ними систему життєвих форм імаго турунів.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження угруповань турунів проводили упродовж 2004–2008 років. Закладено чотири стаціонарні ділянки, які репрезентують основні типи лісових екосистем Ґорґан: буково-ялицево-смерекові, смерекові, кедрово-смерекові та гірськососнове криволісся [4; 6; 8; 16]. Морфометричні дослідження ендемічних карабідів проводили згідно з методичними рекомендаціями І. Х. Шарової [18]. Заміри жуків проводили за 25 розмірними ознаками з метою отримати вичерпні дані про пропорції відділів тіла та кінцівок. При цьому використовували бінокляр МБС-10 з окуляр-мікрометром.

Заміри довжини відділів тіла (голова, передньоспинка, надкрила) проводили по середній лінії між границями їх зчленувань. Довжину голови заміряли без мандибул і верхньої губи (від переднього краю наличника до заднього краю голови). Загальну довжину тіла вираховували як суму довжини голови, передньоспинки та надкрил. Заміри ширини передньоспинки і надкрил проводили в найширшому місці, а голови – перед очима, на ділянці причленування мандибул, тому що ця ознака характеризує масивність головної капсули та мандибул у зв’язку з трофічною спеціалізацією чи рийною активністю.

Ширину тіла вираховували як середнє арифметичне ширини голови, передньоспинки та надкрил. Висоту тіла заміряли на ділянці задньогрудей між середніми лініями цього сегмента. У зв’язку з тим, що висота тіла на ділянці задньогрудей залеж-

но від екологічних умов існування змінюється більше, ніж висота інших частин тіла, цей показник був вибраний для характеристики життєвих форм.

Величину очей заміряли за двома показниками: довжиною від переднього до заднього краю ока та висотою від верхнього краю до центру кривизни. Довжину вусиків обчислювали як суму довжин усіх члеників. Довжину мандибул заміряли від дорзального виступу до вершини. Заміри кожної з трьох пар ніг проводили по трьох відділах: стегна, гомілки та лапки (без кігтиків). Довжину відділів ніг заміряли від зчленування до зчленування. Ширину стегна заміряли в найширшому місці, а гомілки – у її вершині. Загальну довжину ноги вираховували як суму довжин стегна, гомілки та лапки. Середню довжину ніг вираховували як середнє арифметичне довжин трьох пар ніг.

Вираховано 35 індексів пропорцій тіла та кінцівок. Найпоказовішими виявилися 10 індексів: 1) S_r/L_r – відношення ширини голови перед очима до довжини голови без верхньої губи; 2) S_T/L_T – відношення середнього арифметичного від ширини голови перед очима, передньоспинки та надкрил у найширшому місці до довжини тіла (від переднього краю наличника до кінця черевця); 3) H_T/L_T – відношення висоти тіла в ділянці задньогрудей до довжини тіла; 4) $L_{2r}/\sqrt{L_T}$ – відношення довжини тіла від переднього до заднього краю до квадратного кореня від довжини тіла (найоб'єктивніше відображає кореляційну залежність між величиною очей і довжиною тіла); 5) $L_H^2/L_T S_T$ – відношення квадрата середнього арифметичного довжини трьох пар ніг (стегно + гомілка + лапка) до добутку довжини та ширини тіла (цей індекс об'єктивніше характеризує довгоногість, ніж просте відношення довжини ноги до довжини тіла, тому що останні часто корелятивно пов'язані між собою); 6) L_{H1}/L_{H3} – відношення довжини ніг I і III пар; 7) L_{L3}/L_T – відношення довжини лапки III пари ніг до довжини тіла; 8) S_{61}/L_{61} – відношення ширини стегна I пари ніг до його довжини; 9) S_{201}/L_{201} – відношення ширини гомілки передньої ноги у її вершині до довжини гомілки; 10) L_y/L_T – відношення довжини вусика до довжини тіла.

Результати та їх обговорення

У масиві Горган виявлено 16 ендемічних для Карпат видів турунів із 27 зареєстрованих в Українських Карпатах (табл. 1). У природному заповіднику «Горгани» знайдені 11 із них (*N. heegeri*, *N. reitteri*, *N. transsylvanica*, *C. obsoletus*, *C. zawadzkii*, *D. subterraneus*, *T. latus*, *P. quadricollis*, *D. carpathicus*, *P. foveolatus*, *P. pilosus*), з яких 3 – загальнокарпатські (*T. latus*, *P. foveolatus*, *P. pilosus*), 2 – західно-східнокарпатські (*C. obsoletus*, *D. subterraneus*), 3 – південно-східнокарпатські (*N. heegeri*, *N. transsylvanica*, *C. zawadzkii*) і 3 – східнокарпатські (*N. reitteri*, *P. quadricollis*, *D. carpathicus*) ендеміки. Серед ендеміків заповідника 6 видів гігрофіли (*N. heegeri*, *N. reitteri*, *T. latus*, *D. subterraneus*, *P. quadricollis*, *D. carpathicus*), а 5 можна віднести до мезофілів (*N. transsylvanica*, *C. obsoletus*, *C. zawadzkii*, *P. foveolatus*, *P. pilosus*) [13].

Виявлені на території природного заповідника «Горгани» карпатські ендеміки становлять 59 % від їх загальної кількості в Українських Карпатах. Найбільшою кількістю особин представлений загальнокарпатський ендемік *P. pilosus*, що виявився еудомінантом у структурі домінування карабідоугруповань лісових екосистем Горган (див. табл. 1).

Зокрема, *P. pilosus* еудомінував у смерековій (21,2 %) і кедрово-смерековій лісових екосистемах (20,8 %), натомість в екосистемі буково-ялицево-смерекового лісу даний вид проявляв ознаки рецедента (0,6 %). Дещо меншою кількістю особин представлений ще один загальнокарпатський ендемік *T. latus*, який разом із *P. pilosus* еудомінував в екосистемі кедрово-смерекового лісу (12,3 %) та гірськососновому кри-

волісці. Натомість на нижчих висотних профілях даний вид проявляв властивості субдомінанта та субрецидента. Загальнокарпатський ендемік *P. foveolatus* домінував тільки в кедрово-смерековій лісовій екосистемі (6,4 %).

Таблиця 1

Ендемічні види жуків-турунів у лісових екосистемах Горган

Види	Лісові екосистеми							
	буково-ялицево-смерекова		смерекова		кедрово-смерекова		гірськососнове криволісся	
	<i>S</i>	<i>Is</i> , %	<i>S</i>	<i>Is</i> , %	<i>S</i>	<i>Is</i> , %	<i>S</i>	<i>Is</i> , %
<i>Nebria heegeri</i> Dej.	16	1,0	2	0,2	—	—	—	—
<i>N. reitteri</i> Ryb.	1	0,1	36	3,1	19	4,3	—	—
<i>N. transsylvanica</i> Germ.	—	—	—	—	—	—	3	15,8
<i>Carabus obsoletus</i> (Stm.)	1	0,1	4	0,3	—	—	—	—
<i>C. zawadzki</i> Kraatz	3	0,2	1	0,1	—	—	—	—
<i>Duvalius subterraneus</i> (Mill.)	—	—	1	0,1	—	—	—	—
<i>Trechus latus</i> Putz.	7	0,4	23	2,0	54	12,3	3	15,8
<i>Patrobus quadricollis</i> Mill.	—	—	1	0,1	8	1,8	—	—
<i>Deltomerus carpathicus</i> (Mill.)	1	0,1	14	1,2	8	1,8	—	—
<i>Pterostichus foveolatus</i> (Duft.)	25	1,5	44	3,8	28	6,4	—	—
<i>P. pilosus</i> (Host)	10	0,6	246	21,1	91	20,8	—	—
Разом:	64	3,8	372	32,0	208	47,5	6	31,6

Примітка: *S* – кількість особин; *Is* – частка особин у зборах, %.

Для визначення належності ендеміків до тієї чи іншої життєвої форми, нами проведений морфометричний аналіз жуків. Отримані індекси пропорцій кінцівок і тіла жуків (табл. 2) дозволили порівняти їх із морфометричними характеристиками життєвих форм І. Х. Шарової. Відмінностей між ними не виявлено. На основі отриманих розрахунків індексів і морфометричних характеристик життєвих форм імаго турунів, а також короткого визначника екоморф вдалося визначити життєві форми жуків. За винятком *D. subterraneus*, що трапився в одиничному екземплярі, для решти видів об'єм вибірки виявився достатнім для проведення морфометрії.

У результаті досліджень визначено життєві форми ендемічних видів турунів лісових екосистем Горган, доповнено ними систему життєвих форм. Усіх ендеміків віднесено до класу зоофаги, підкласів епігеобіос або стратобіос, п'яти життєвих форм (табл. 3).

Таблиця 2

Значення морфометричних параметрів пропорцій тіла і кінцівок ендемічних видів турунів Горган

Вид	Індекси пропорцій тіла і кінцівок*									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Nebria heegeri</i> Dej.	1,04	0,30	0,21	0,41	0,22	2,19	0,64	0,24	0,39	0,27
<i>N. reitteri</i> Ryb.	0,86	0,27	0,23	0,45	0,23	2,20	0,61	0,22	0,44	0,31
<i>N. transsylvanica</i> Germ.	1,03	0,29	0,23	0,72	0,24	2,31	0,67	0,28	0,37	0,21
<i>Carabus obsoletus</i> (Stm.)	1,11	0,27	0,23	0,55	0,24	2,36	0,70	0,29	0,37	0,23
<i>C. zawadzki</i> Krtz.	1,27	0,27	0,24	0,63	0,24	2,29	0,63	0,26	0,36	0,22
<i>Duvalius subterraneus</i> (Mill.)	1,06	0,27	0,26	0,63	0,18	2,43	0,63	0,24	0,43	0,25
<i>Trechus latus</i> Putz.	1,10	0,26	0,22	0,47	0,24	1,93	0,61	0,25	0,23	0,16
<i>Patrobus quadricollis</i> Mill.	1,35	0,28	0,19	0,56	0,25	1,87	0,63	0,24	0,24	0,13
<i>Deltomerus carpathicus</i> (Mill.)	1,06	0,26	0,25	0,53	0,22	2,09	0,62	0,20	0,38	0,21
<i>Pterostichus foveolatus</i> (Duft.)	1,05	0,23	0,27	0,79	0,21	2,37	0,61	0,26	0,36	0,22
<i>P. pilosus</i> (Host)	0,94	0,29	0,28	0,54	0,21	2,39	0,63	0,27	0,31	0,23

Примітка: * – пояснення до табл. наведено у розділі «Матеріал і методи досліджень».

Представленість ендемічних видів турунів Горган у системі життєвих форм

Клас	Підклас	Життєва форма	Вид
Зоофаги	епігеобіос	епігеобіонти, що ходять, великі	<i>Carabus obsoletus</i> (Strm.) <i>C. zawadzki</i> Kraatz
		епігеобіонти, що бігають	–
		епігеобіонти, що літають	–
	стратобіос	серія стратобіонти поверхневі поверхнево-підстилкові	<i>Nebria heegeri</i> Dej. <i>N. reitteri</i> Ryb. <i>N. transsylvanica</i> Germ.
		підстилкові	<i>Patrobus quadricollis</i> Mill. <i>Deltomerus carpathicus</i> (Mill.)
		підстилково-тріщинні	–
		ендогеобіонти	<i>Duvalius subterraneus</i> (Mill.) <i>Trechus latus</i> Putz.
		серія стратобіонти, що зариваються, підстилково-грунтові	<i>Pterostichus foveolatus</i> (Duft.) <i>P. pilosus</i> (Host)

Як видно з таблиці 3, ендемічні види турунів розподілились до різних груп екоморф за типом ярусного розподілу. Зоофаги включають широкий діапазон представників, що спеціалізуються до існування як на поверхні ґрунту, так і до прихованого способу життя.

Висновки

У лісових екосистемах Горган виявлено 11 ендемічних видів турунів, частка яких склала 12,2 % усієї фауни турунів лісових екосистем Горган. Спостерігається залежність між висотними рослинними поясами та кількістю ендемічних видів (чисельністю їх особин) турунів.

Спектр життєвих форм ендеміків лісових екосистем Горган вказує на широке освоєння ними екологічних ніш у дослідженому регіоні, що дозволяє уникати конкуренції між домінуючими видами та підвищує загальне різноманіття, веде до збільшення стабільності цих угруповань.

Біоіндикаційні властивості екоморф турунів в умовах лісових природних екосистем Горган визначають актуальність подальших досліджень карабідоугруповань із застосуванням екоморфного аналізу.

Бібліографічні посилання

1. **Александрович О. Р.** Жуки жужелицы (Coleoptera, Carabidae) фауны Белоруссии // Фауна и экология жесткокрылых Белоруссии. – Мн. : Навука і тэхніка, 1991. – С. 37–78.
2. **Бригадиренко В. В.** Возможности использования напочвенных беспозвоночных для индикации градаций увлажнения эдафотопы в лесных экосистемах // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2006. – Вип. 14, т. 1. – С. 21–26.
3. **Бригадиренко В. В.** Екоморфна структура карабідофауни навколоводних амфіценозів Дніпропетровської області // Екологія та ноосферологія. – 2009. – Т. 20, № 3–4. – С. 110–116.
4. **Геоботаничне** районування УРСР. – К. : Наук. думка, 1977. – 304 с.
5. **Голубец М. А.** Геоботаническое районирование Украинских Карпат / М. А. Голубец, К. А. Малиновский, С. М. Стойко // Докл. и сообщения Львов. отд. географ. о-ва за 1964 г. – Львов, 1965. – С. 10–13.
6. **Малиновский К. А.** Рослинність високогір'я Українських Карпат. – К. : Наук. думка, 1980. – 280 с.
7. **Одум Ю.** Основы экологии. – М. : Мир, 1975. – 740 с.

8. **Песенко Ю. А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М. : Наука, 1982. – 287 с.
9. **Приставко В. П.** Жизненные формы насекомых как критерий при отборе видов-индикаторов для экологического мониторинга (на примере жужелиц – Coleoptera, Carabidae) // Энтомологическое обозрение. – 1981. – Т. 63, № 4. – С. 63–89.
10. **Різун В. Б.** Видове багатство та висотний розподіл карабідофауни // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. – К., 1997. – С. 307–308.
11. **Різун В. Б.** Біорізноманіття і висотний розподіл турунів (Coleoptera, Carabidae) Свидовецького хребта // Карпатський регіон і проблеми сталого розвитку. Матер. міжнар. наук.-практ. конф. – Рахів, 1998. – Т. 2. – С. 275–280.
12. **Різун В. Б.** Угрупування турунів (Coleoptera, Carabidae) вторинних ялинових лісів Бескид (Українські Карпати) // Вестн. зоол. – 2000. – Отд. вып. № 14, ч. 1. – С. 67–78.
13. **Різун В. Б.** Ендемічні види турунів (Coleoptera, Carabidae) на території Карпатського національного природного парку // Національні природні парки: проблеми становлення і розвитку. – Яремче, 2000. – С. 242–247.
14. **Різун В. Б.** Жуки-туруни (Coleoptera, Carabidae) природного заповідника “Горгани” // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2002. – Т. 17. – С. 63–80.
15. **Різун В. Б.** Туруни Українських Карпат. – Львів, 2003. – 207 с.
16. **Фасулати К. К.** Полевое изучение наземных беспозвоночных. – М. : Высш. шк., 1971. – 424 с.
17. **Чернявский Н. В.** Природные и преобразованные буково-пихтово-еловые леса Украинских Карпат // Научн. труды Харьковск. с.-хоз. ин-та. – Харьков, 1975. – Т. 210. – С. 102–107.
18. **Шарова И. Х.** Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). – М. : Наука, 1981. – 360 с.
19. **Шарова И. Х.** Экология жужелиц лесов в дельте Северной Двины / И. Х. Шарова, Б. Ю. Филиппов. – Архангельск : Изд-во Помор. ун-та, 2004. – 116 с.
20. **Sharova I.** Adaptive radiation of carabid larvae (Coleoptera, Carabidae) // Proceedings of the XIII European Carabidologists Meeting. – Blagoevgrad, 2007. – P. 285–304.
21. **Šustec Z.** Changes in representation of carabid life forms along an urbanization gradient (Coleoptera, Carabidae) // Biologia (Bratislava). – 1992. – Vol. 47. – P. 417–430.
22. **Wellera B.** Carabid beetle community composition, body size, and fluctuating asymmetry along an urban-rural gradient / B. Wellera, J. U. Ganzhorn // Basic and Applied Ecology. – 2004. – Vol. 5, is. 2. – P. 193–201.

Надійшла до редколегії 12.09.2010

УДК 595.762.12(477)

В. С. Пушкар, В. І. Парпан

Прикарпатський національний університет ім. Василя Стефаника

СТРУКТУРА УГРУПОВАНЬ ТУРУНІВ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ ГОРГАН

Досліджено структуру угруповань жуків-турунів лісових екосистем Горган. Оцінено видову, екоморфічну структури, структури домінування, охарактеризовано екологічні групи турунів. Син-екологічний аналіз виявив особливості формування видового складу та структури угруповань турунів у лісових екосистемах Горган. Виявлено стабільні та нестабільні карабідогруповання.

В. С. Пушкар, В. И. Парпан

Прикарпатский национальный университет им. Василия Стефаника

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ГОРГАН

Исследована структура сообществ жуков-жужелиц лесных экосистем Горган. Оценены видовая, экоморфическая структуры, структура доминирования, охарактеризованы экологические группы жужелиц. Синэкологический анализ выявил особенности формирования видового состава и структуры сообществ жужелиц в лесных экосистемах Горган. Выявлены стабильные и нестабильные карабидосообщества.

V. S. Pushkar, V. I. Parpan

Vasyl' Stefanyk Precarpathian National University

STRUCTURA OF CARABID-BEETLES COMMUNITIES (COLEOPTERA, CARABIDAE) OF THE FOREST ECOSYSTEMS IN THE GORGANY MOUNTAINS

The structure of carabid communities of the forest ecosystems in the Gorgany Mountains was studied. The study of dominance structure as well as species and ecomorphic structures, and analysis of ecological groups of carabid communities were carried out. A synecological analysis detected the features of forming species composition and communities' structure of carabids in the forest ecosystems of Gorgany Mountains. Stable and unstable carabid communities were detected.

Вступ

Ялинові ліси Українських Карпат займають понад 46 % вкритої лісом площі і ростуть у межах 700–1670 м н. р. м. (у середньому 1 030–1 470 м). Для природного заповідника «Горгани» характерні хвойні та мішані ліси з кам'янистими розсипами та заростями сосни гірської [4].

Загалом, карабідофауна Українських Карпат вивчена досить добре. Перші згадки про турунів, зібраних із Чорногори, знаходимо ще у працях М. Ломницького [24].

Після нього тут працювало багато дослідників [23; 25]. Найширші дослідження фауни турунів Горган і прилеглих територій висвітлені в працях В. Різуна [9–15].

Туруни – один із найчисленніших, обов'язкових і незамінних компонентів лісових екосистем Українських Карпат, водночас – компонент чи не найменше досліджений із позицій синекології. Комплексний аналіз видового складу, показників чисельності й щільності, структури домінування, спектрів життєвих форм та екологічних груп карабідоугруповань дає змогу оцінити вимогливість конкретних видів до умов середовища, а також пізнати закономірності формування та розвитку угруповань турунів у природних лісових екосистемах Горган. У цьому аспекті смерекові ліси Горган – зручний об'єкт еколого-фауністичних досліджень, оскільки тут збереглися природні ліси та праліси, які відрізняються високою стійкістю та стабільністю [18].

Тому тема цієї роботи – з'ясувати синекологічні особливості структури карабідоугруповань лісових екосистем Горган.

Матеріал і методи досліджень

Закладено чотири стаціонарні облікові ділянки в типових лісових екосистемах Горган: буково-ялицево-смерековій, смерековій, кедрово-смерековій та гірськососновому криволіссі. Характеристику ділянок, на яких закладено пробні площі, взято з лісовпорядних книг (табл. 1).

Таблиця 1

Таксаційна характеристика пробних площ

Пробна площа	Опис дослідженої території
A	Горганське лісництво, кв. 13, вид. 5 (9,9 га). Склад – 7ЯЛЕ2ЯЦБ1БКЛ, елемент лісу – ЯЛЕ. Вік – 58 р. Тип лісу – С3БкЯцЯл. Схил західний, 33°. Висота – 900 м н. р. м. Загальна характеристика ґрунту: бурий гірсько-лісовий середньопотужний суглинковий середньоскелетний опідзолений на елюво-делювії карпатського флішу. Лісова підстилка типу “муль”. Формация: <i>Piceeta abietis</i> ; субформация: <i>Fageto (sylvaticae) – Abieto (albae) – Piceetum (abietis)</i> ; асоціація: <i>Fageto (sylvaticae) – Abieto (albae) – Piceetum (abietis) rubosum (hirtae)</i> .
B	Горганське лісництво, кв. 44, вид. 6 (2,2 га). Склад – 10ЯЛЕ, елемент лісу – ЯЛЕ. Вік – 100 р. Тип лісу – С3Ял. Схил північний, 25°. Висота – 1180 м н. р. м. Загальна характеристика ґрунту: бурий гірсько-лісовий середньопотужний суглинковий опідзолений середньоскелетний у комплексі із сильно-скелетним на елюво-делювії карпатського флішу. Лісова підстилка типу “муль”. Формация: <i>Piceeta abietis</i> ; субформация: <i>Piceetum (abietis)</i> ; асоціація: <i>Piceetum (abietis) vaccinioso (myrtilli) – hylocomiosum</i> .
C	Черніківське лісництво, кв. 20, вид. 5 (12 га). Склад – 7КДР3ЯЛЕ+С3, елемент лісу – КДР (вік 150 р.), ЯЛЕ (вік 90 р.). Тип лісу – А3КдЯл. Схил південно-східний, 32°. Підлісок – ГРЗ, розріджений. Висота – 1380 м н. р. м. Загальна характеристика ґрунту: торфувато-гірсько-підзолистий малопотужний суглинковий середньоскелетний на елюво-делювії карпатського флішу. Лісова підстилка типу “муль”. Формация: <i>Piceeta abietis</i> ; субформация: <i>Pineto (cembrae) – Piceetum (abietis)</i> ; асоціація: <i>Pineto (cembrae) – Piceetum (abietis) vaccinioso (myrtilli) – hylocomiosum</i> .
D	Черніківське лісництво, кв. 21, вид. 1 (23 га). Кам'янисті розсипи. Схил південно-східний, 30°. Висота – 1550 м н. р. м. Загальна характеристика ґрунту: кам'янистий із виходом каміння на поверхню. Формация: <i>Pineta mugii</i> ; асоціація: <i>Pinetum (mugii) vaccinioso (myrtilli) – sphagnosum</i> .

За геоботанічним районуванням України [2], територія дослідження розташована у Горганському районі смерекових лісів у поєднанні з кам'яними розсипами та заростями сосни гірської Гірськокарпатського (Вишківсько-Гринявського) округу. Переважний тип рослинності – лісовий, який займає 86 % площі заповідної території Горган. Понад 11 % території зайнято кам'яними розсипами, які поширені переважно у верхніх частинах схилів і на гребенях хребтів. Серед лісів переважають фітоценози формации *Piceeta abietis*, які займають 99 % вкритої лісовою рослинністю площі, решта –

зайнято фітоценозами формацій *Alneta incanae*, *Fageta sylvaticae*, *Abieta albae*, *Pineta sylvestris*, *Pineta cembrae*, *Pineta mugi* [3].

Збір матеріалу проводили у 2006–2008 рр. у Горганському та Черниківському лісництвах природного заповідника «Горгани». Збирання турунів проводили за загальноприйнятими методиками [8; 17]. Для обліку карабід використовували пастки Барбера (стандартні скляні банки об'ємом 0,5 л із вхідним отвором 72 мм). Пастки закладали по 5 шт. у лінію, лінії розміщували на відстані 10 м одна від одної. Фіксувальною речовиною слугував 4 % розчин формаліну. Для оцінки сезонної динаміки пастки функціонували з 16 квітня по 15 жовтня. Матеріал із пасток вибирали подекадно. Зібраний матеріал визначали за допомогою біокуляра МБС-10 із використанням визначників [20; 21].

Для встановлення показників домінування застосоване відсоткове співвідношення кількості екземплярів даного виду до загальної кількості зібраних особин на пробній площі. Рівень домінування виду оцінювали за такими класами: еудомінанти – $> 10,0\%$ (ED), домінанти – $5\text{--}10\%$ (D), субдомінанти – $1\text{--}5\%$ (SD), рецеденти – $0,5\text{--}1\%$ (R), субрецеденти – $< 0,5\%$ (SR).

Для порівняння карабід фауни окремих угруповань досліджених територій використали коефіцієнт фауністичної подібності Серенсена (CN). Для аналізу особливостей угруповань використовували показники видового багатства (індекс Маргалефа та Менхініка), різноманіття (індекс Шеннона), рівномірності розподілу видів (індекс вирівняності) [7].

Біотопічну приуроченість, гігропреферендуми та фенологію турунів оцінювали за оригінальними та літературними даними [1; 5; 10–13; 16; 19; 22]. Характеристика спектрів життєвих форм турунів складена за І. Х. Шаровою [19]. Ареалогічний аналіз фауни турунів здійснювали за О. Л. Крижановським [6].

Результати та їх обговорення

В екосистемі вологих буково-ялицевих суялинників структура домінування турунів налічує 6 домінантів *N. rufescens* (Stroem), *B. ascendens* (Dan.), *B. varicolor varicolor* (F.), *B. millerianum* Heyd., *B. atrovioleaceum* Duf., *P. assimile* (Payk.) та 18 субдомінантів, що разом складають 44,7 % усієї фауни турунів пробної площі. На частку рецедентів припадає 6,8 % усіх турунів, на субрецедентів, представлених найбільшою кількістю видів (48), – 7,7 %.

Структура домінування турунів у екосистемі вологих чистих суялинників включає одного еудомінанта – *P. pilosus* (Host) та 3 домінантів *B. geniculatum* (Heer), *B. tibiale* (Duft.), *B. millerianum* Heyd. До субдомінантів належить 18 видів карабід, що разом складають 45,6 %. На частку рецедентів припадає 6,4 % усіх турунів, на субрецедентів, представлених найбільшою кількістю видів (25) – 5,7 %.

Структура домінування турунів у вологому кедрово-ялиновому борі налічує 3 еудомінанти – *P. pilosus* (Host), *T. latus* Putz., *P. cupreus* (L.) та 3 домінанти: *T. pulchellus* Putz., *P. foveolatus* (Duft.), *P. jurinei heydeni* Heer. До субдомінантів належить 13 видів карабід, що разом складають 36,1 %. На даній пробній площі не виявлено жодного рецедента.

У гірськососновому криволіссі за чисельністю переважав *C. fabricii* Duft. – 36,8 %. Решта видів траплялася поодинокі.

Аналізуючи структуру домінування карабід у угруповань лісових екосистем Горган, відмічаємо домінування гігрофільних видів літорального комплексу. Макси-

мальні значення показників видового різноманіття виявлені в угрупованнях турунів буково-ялицево-смерекової екосистеми (табл. 2).

Таблиця 2

Ступінь таксономічної пов'язаності карабідокомплексів за індексами біорізноманіття

Показники	Лісові екосистеми Горган			
	буково-ялицево-смерекова	смерекова	кедрово-смерекова	гірськососнове криволісся
S	81	56	23	6
D_{Mn}	1,98	1,65	1,10	1,37
D_{Mg}	10,78	7,79	3,62	1,7
H'	3,508	3,176	2,662	1,634
JA	0,798	0,789	0,849	0,912

Примітки: S – кількість видів, D_{Mn} – індекс Менхініка, D_{Mg} – індекс Маргалефа, H' – індекс Шеннона, JA – індекс вирівняності.

Із підвищенням висоти над рівнем моря спостерігаємо зниження показників видового різноманіття. Найнижчими значеннями характеризується карабідоугруповання гірськососнового криволісся. Збіднення видового багатства пояснюється висотним профілем і едафо-кліматичними умовами, характерними для даної екосистеми.

Найбільшу подібність угруповань турунів виявлено в екосистемі буково-ялицево-смерекового лісу та смерекового лісу, коефіцієнт якої склав 57,5 %. Спільні для них 50 видів. Найменшу – в карабідоугрупованнях гірськососнового криволісся та буково-ялицево-смерекового лісу.

Карабідоугруповання буково-ялицево-смерекового лісу характеризується найвищим різноманіттям життєвих форм – 13 (рис. 3). За трофічною спеціалізацією зоофаги домінують над міксофітофагами (80,3 % проти 19,8 %). За типом ярусного розподілу турунів серед зоофагів переважають стратобіонти поверхнево-підстилкові, епігеобіонти, що ходять, і стратобіонти підстилково-грунтові, представлені переважно видами родів *Bembidion*, *Nebria*, *Carabus*, *Pterostichus*. Серед міксофітофагів превалюють геохортобіонти гарпалоїдні – 11,1 %. За чисельністю частка зоофагів складає 92,4 % усієї фауни турунів даної пробної площі. Серед зоофагів за кількістю особин переважають стратобіонти поверхнево-грунтові та стратобіонти поверхнево-підстилкові, ядро яких складають *Pterostichus oblongopunctatus*, *P. niger*, *Poecilus cupreus*, *Nebria rufescens*, *Bembidion ascendens*, *B. varicolor varicolor*. Міксофітофаги представлені геохортобіонтами гарпалоїдними – 6,6 %.

За трофічною спеціалізацією в угрупованні турунів чистого смерекового лісу домінують зоофаги (89,3 %). За типом ярусного розподілу карабід серед зоофагів переважають стратобіонти поверхнево-грунтові та стратобіонти поверхнево-підстилкові, що формуються представниками родів *Bembidion*, *Nebria*, *Pterostichus*. Серед міксофітофагів превалюють геохортобіонти гарпалоїдні – 5,4 %. За чисельністю частка зоофагів складає 96,9 % усієї фауни турунів екосистеми смерекового лісу і кількісно представлена стратобіонтами поверхнево-підстилковими (44,6 %) та стратобіонтами поверхнево-грунтовими (36,8 %), міксофітофаги – геохортобіонтами гарпалоїдними – 7,0 %. На даному висотному та геоботанічному профілі спостерігається випадіння окремих життєвих форм турунів. Зокрема, порівняно з екосистемою буково-ялицево-смерекового лісу, тут відсутні представники стратобіонтів поверхнево-тріщинних, геобіонтів рийних і геохортобіонтів заброїдних. Це, ймовірно, пояснюється відсутністю мікростаційних неоднорідностей для даних екоморф.

Таблиця 3

Якісний склад життєвих форм імаго турунів у лісових екосистемах Горган

Життєві форми імаго турунів	Лісові екосистеми							
	буково-ялицево-смерекова		смерекова		кедрово-смерекова		гірсько-соснове криволісся	
	<i>S</i>	<i>Is</i> , %	<i>S</i>	<i>Is</i> , %	<i>S</i>	<i>Is</i> , %	<i>S</i>	<i>Is</i> , %
Зоофаги	65	80,3	50	89,3	22	95,7	6	100,0
епігеобіонти, що ходять	11	13,6	9	16,1	1	4,4	2	33,3
епігеобіонти, що бігають	1	1,2	1	1,8	—	—	—	—
епігеобіонти, що літають	1	1,2	2	3,6	2	8,7	1	16,7
стратобіонти поверхнево-підстилкові	23	28,4	18	32,1	6	26,1	2	33,3
стратобіонти підстилкові	10	12,4	6	10,7	5	21,7	—	—
стратобіонти підстилково-тріщинні	2	2,5	—	—	—	—	—	—
стратобіонти ендегеобіонти	3	3,7	3	5,4	2	8,7	1	16,7
стратобіонти підстилково-грунтові	11	13,6	11	19,6	6	26,1	—	—
геобіонти рийні	3	3,7	—	—	—	—	—	—
Міксофітофаги	16	19,7	6	10,7	1	4,4	—	—
стратобіонти-щільники	2	2,5	1	1,8	—	—	—	—
стратохортобіонти	4	4,9	2	3,6	—	—	—	—
геохортобіонти гарпалоїдні	9	11,1	3	5,4	1	4,4	—	—
геохортобіонти заброїдні	1	1,2	—	—	—	—	—	—
Співвідношення зоофагів і міксофітофагів	4,1		8,3		22,0		—	
Кількість життєвих форм, <i>L</i>	13		10		7		4	
Кількість видів, <i>S</i>	81		56		23		6	
<i>S/L</i>	6,2		5,6		3,3		1,5	

Примітки: *S* – кількість видів, *Is* – частка видів у зборах, %.

При аналізі життєвих форм імаго турунів кедрово-смерекового лісу за трофічною спеціалізацією зоофаги домінують над міксофітофагами (95,6 % проти 4,4 %). За ярусним розподілом турунів серед зоофагів переважають стратобіонти поверхнево-грунтові, стратобіонти поверхнево-підстилкові та стратобіонти підстилкові, що пояснюється добре розвинутою лісовою підстилкою та верхнім шаром ґрунту. Серед міксофітофагів превалюють геохортобіонти гарпалоїдні – 4,4 %. За чисельністю частка зоофагів складає 98,7 % усієї фауни турунів пробної площі, зокрема найчисленніші стратобіонти поверхнево-грунтові (44,8 %), однаковою часткою особин представлені стратобіонти поверхнево-підстилкові та стратобіонти ендегеобіонти (по 19,6 %). Серед міксофітофагів переважають геохортобіонти гарпалоїдні – 1,4 %.

Карабідоугруповання гірськосооснового криволісся – найбільше за різноманіттям життєвих форм, що зумовлено насамперед біогеоценотичною структурою висотного поясу. За трофічною спеціалізацією всі виявлені види турунів виявилися зоофагами. За ярусним розподілом турунів переважають епігеобіонти, що ходять, і стратобіонти поверхнево-підстилкові. За чисельністю превалюють епігеобіонти, що ходять (53,6 %).

Хорологічна структура карабідоугруповань представлена переважно трьома комплексами: середньоевропейським, європейсько-кавказьким і палеарктичним.

Досліджені території мають значний рівень ендемізму. Залежно від геоботанічного та висотного профілів частка ендеміків у фауні турунів Горган складає 32–47 %.

При аналізі екологічних груп карабідокомплексів пробних площ переважали гігрофільні види літорального комплексу та мезофільні лісові евритопи.

За сезонними типами розмноження превалюють туруни з весняним типом. Із підвищенням висоти над рівнем моря туруни з весняним типом заміщуються турунами з осіннім типом розмноження.

Висновки

Синекологічний аналіз виявив особливості формування видового складу та структури угруповань турунів лісових екосистем Горган. Нами виявлено стабільні та нестабільні карабідоугруповання. До першої групи належать угруповання турунів субформацій буково-ялицево-смерекового, смерекового та кедрово-смерекового лісів, які відзначаються високими значеннями індексів видового різноманіття та вирівняності. Видовий склад формується переважно євритопними видами, тут відмічене високе видове багатство та полідомінантність. Збільшення кількості субдомінантних, рецедентних і субрецедентних видів вказує на стійкість і лабільність цих угруповань. До другої групи належить угруповання турунів формації гірськососнового криволісся. Видовий склад утворений переважно пластичними видами турунів із сусідніх лісових біотопів і стенотопними видами. Для цього угруповання виявлені низькі індекси різноманіття та високі індекси домінування.

Бібліографічні посилання

1. **Воронин А. Г.** Фауна и комплексы жуелиц (Coleoptera, Trachypachidae, Carabidae) лесной зоны Среднего Урала (эколого-зоогеографический анализ). – Пермь : Изд-во Перм. ун-та, 1999. – 244 с.
2. **Геоботаничне районування УРСР.** – К. : Наук. думка, 1977. – 304 с.
3. **Голубец М. А.** Геоботаническое районирование Украинских Карпат // М. А. Голубец, К. А. Малиновский, С. М. Стойко / Докл. и сообщения Львов. отделения географ. о-ва за 1964 г. – Львов, 1965. – С. 10–13.
4. **Голубец М. А.** Ельники Украинских Карпат. – К. : Наук. думка, 1978. – 264 с.
5. **Грюнталь С. Ю.** Ландшафтно-зональные особенности распределения жуелиц (Coleoptera, Carabidae) в центральных районах Европейской части СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1985. – Т. 90, № 5. – С. 15–25.
6. **Крыжановский О. Л.** Жуки подотряда Aderphaga семейства Rhysodidae, Trachypachidae; семейство Carabidae (вводная часть, обзор фауны СССР) / Фауна СССР. Жесткокрылые. – Л. : Наука, 1983. – Т. 1, вып. 2. – 341 с.
7. **Мэггеран Э.** Экологическое разнообразие и его измерение. – М. : Мир, 1992. – 173 с.
8. **Песенко Ю. А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М. : Наука, 1982. – 287 с.
9. **Різун В. Б.** Біорізноманіття і висотний розподіл турунів (Coleoptera, Carabidae) Свидовецького хребта // Карпатський регіон і проблеми сталого розвитку. Матер. міжнар. наук.-практ. конф. – Рахів, 1998. – Т. 2. – С. 275–280.
10. **Різун В. Б.** Угруповання турунів (Coleoptera, Carabidae) вторинних ялинових лісів Бескид (Українські Карпати) // Вестн. зоол. – 2000. – Отд. вып. № 14, ч. 1. – С. 67–78.
11. **Різун В. Б.** Ендемічні види турунів (Coleoptera, Carabidae) на території Карпатського національного природного парку // Національні природні парки: проблеми становлення і розвитку. – Яремче, 2000. – С. 242–247.
12. **Різун В. Б.** Жуки-туруни (Coleoptera, Carabidae) природного заповідника «Горгани» // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2002. – Т. 17. – С. 63–80.
13. **Різун В. Б.** Туруни Українських Карпат. – Львів, 2003. – 207 с.
14. **Різун В. Б.** Угруповання турунів (Coleoptera, Carabidae) букових пралісів Українських Карпат / В. Б. Різун, В. О. Чумак // Вестник зоологии. – 2003. – Отд. вып. № 16. – С. 114–120.

15. **Різун В. Б.** Угруповання жуків-турунів (Coleoptera, Carabidae) букових та ялицевих лісів Карпатського національного природного парку / В. Б. Різун, В. Б. Тимочко, В. О. Чумак // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біологія. – 2004. – Вип. 14. – С. 34–43.
16. **Сегіда С. И.** Ландшафтно-биотопическое распределение и экологическая характеристика жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Предкавказья и северных склонов Центрального Кавказа // С. И. Сегіда // Энтомол. обозр. – 1993. – Т. 72, № 1. – С. 11–38.
17. **Фасулати К. К.** Полевое изучение наземных беспозвоночных. – М. : Высш. шк., 1971. – 424 с.
18. **Чернявский Н. В.** Природные и преобразованные буково-пихтово-еловые леса Украинских Карпат // Научн. труды Харьковск. с.-хоз. ин-та. – Харьков, 1975. – Т. 210. – С. 102–107.
19. **Шарова И. X.** Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). – М. : Наука, 1981. – 360 с.
20. **Freude H.** Die Käfer Mitteleuropas. Adephaga 1 / H. Freude, K. W. Harde, G. A. Lohse. – Krefeld : Goecke & Evers Verlag, 1976. – Bd. 2. – 302 p.
21. **Hůrka, K.** Carabidae of the Czech and Slovak Republics. – Kabourek, 1996. – 565 p.
22. **Larsson S. G.** Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden // Entomologiske Meddelelser. – 1939. – Bd. 20. – P. 277–560.
23. **Lazorko W.** Die Koleopterologische Fauna des Berges “Jajce Perehinske” und der Umgebung (Ukraine, Karpathen-Gorgany Kette) // Proc. of Shevshenko Scient. Soc. Math. phys. and med. section. – 1953. – P. 24–28.
24. **Łomnicki M.** Wycieczka na Czarnogòre // Sprawozdanie Komisji Fizyjograficznej. – Kraków, 1868. – Vol. 2. – S. 132–152.
25. **Rybiński M.** Coleopterorum species novae, minusve cognitae, in Galicia inventae // Seorsum impressum ex 42, ser. B, dissertationum math. et phys. Acad. litt. Cracoviensis. – Cracoviae, 1902. – P. 1–8.

Надійшла до редколегії 12.09.2010

УДК 599.742.1 (210.7) (477.7)

І. О. Смірнова, В. І. Домніч, А. А. Нікольченко

Запорізький національний університет

ВОБК (*CANIS LUPUS*) НА ТЕРИТОРІЇ КРИМСЬКОГО ПІВОСТРОВА

Наведено результати досліджень *Canis lupus* L. на території Кримського півострова. Проаналізовано історичні та сучасні характеристики кількісного складу поголов'я виду. Визначено основні центри концентрації вовків. Досліджено раціон вовка, розглянуто умови, що впливають на поширення виду. З'ясовано, що у наш час вовк у Криму вже досяг території передгір'я.

И. А. Смирнова, В. И. Домнич, А. А. Никольченко

Запорожский национальный университет

ВОЛК (*CANIS LUPUS*) НА ТЕРРИТОРИИ КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Приведены исследования появления *Canis lupus* L. на территории Крымского полуострова. Проанализированы исторические и современные характеристики количественного состава поголовья вида. Определены основные центры концентрации волка. Исследован рацион, рассмотрены условия, влияющие на распространение вида. Выяснено, что в настоящее время волк в Крыму достиг территории предгорий.

I. A. Smirnova, V. I. Domnich, A. A. Nicolchenko

Zaporizhzhya National University

WOLF (*CANIS LUPUS*) ON THE TERRITORY OF THE CRIMEAN PENINSULA

Research of *Canis lupus* L. appearance on the territory of the Crimean peninsula is carried out. Historical and modern descriptions of quantitative composition of the population are analysed. The basic centers of wolves concentrations are determined. The food ration and conditions influencing on the species distribution are investigated. It is proved that wolf in the Crimea has spread up to the territory of foothills.

Вступ

В останні десятиріччя вовк (*Canis lupus* L. Linnaeus, 1758) активно заселяє нові території й там, де раніше, ще на початку 1980-х років вид був відсутній або його чисельність була мінімальною [2]. На даний момент поголов'я хижака на Україні значно збільшилося [1]. У першу чергу це стосується степових регіонів [4]. На тлі поступового збільшення чисельності цілком закономірною є поява виду на території, де він був відсутній майже сторіччя – на Кримському півострові.

Дослідження поголов'я вовка у Криму проводили до початку XX ст., коли був знищений останній кримський вовк [7; 9–11]. Але у більшості випадків ці спостереження мали вибірковий характер тому, що вони проводилися як частина комплексного

дослідження загальних особливостей фауністичного складу. Не було акцентовано уваги на конкретному виді. Сучасні дослідники мали змогу лише аналізувати дані своїх попередників і фіксувати поодинокі заходи вовків на території півострова [5; 6].

Мета цієї роботи полягає у висвітленні факту появи вовка в Криму та формування його постійного поголів'я. Не менш важливе визначення таких основних показників як характер заселення видом різних територій із дослідженням причин, що спрямовують їх вибір, оцінка основних характеристик, притаманних виду як постійному мешканцю півострова. Процес появи й освоєння вовком Криму цікавий не тільки з причини географічної ізоляції даного місцеперебування, а й тому, що з початку XX століття умови мешкання значно змінилися.

Матеріал і методи досліджень

Для дослідження історії появи вовка на території Кримського півострова проведено аналіз статистичних даних щодо чисельності й здобичі вовка за 1990–2009 роки. У результаті польових спостережень протягом 2009–2010 рр. (70 год.), у тому числі в осінній (34 год.) і весняний періоди (36 год.). Також проведено 110 км відсліджувань. При визначенні кількісного складу враховано та проаналізовано 84 подометричні показники. Статеві-вікова структура визначена у результаті аналізу даних подометрії. В осінній період проведено облік кількісного складу шляхом вокалізації.

Для дослідження раціону вовка зібрано та проаналізовано 25 куп його екскрементів. Також проведено опитування місцевих мешканців і працівників КТМР і Лісгоспу.

Результати та їх обговорення

Кримський півострів являє собою різноманітні ландшафти, представлені степовими та гірськими угіддями. Гірські масиви на території півострова відмінні як за висотою, так і за облісненістю території [12–14], відрізняються також флористичний і фауністичний склад ландшафтів. Поголів'я диких копитних сконцентроване в гірській частині Кримського півострова, покритій лісом [8; 12–14]. Основну біомасу степової частини становлять сільськогосподарські тварини: вівці та велика рогата худоба. Значні скупчення худоби також сконцентровані на яйлах у гірській частині півострова.

За результатами аналізу статистичних відомостей чисельності та здобування вовка з'ясовано, що процес становлення його постійного поголів'я в Криму починається в середині першого десятиріччя XXI століття. І хоча ще в 1994 році мисливцями було відстріляно дві особини виду, систематичне добування хижака починається з 2005 р., коли було впольовано 9 особин. У 2006 р. показник досяг 12 особин, а через 3 роки (у 2009 році) добуто 24 особини. У статистичних відомостях щодо чисельності у цьому році не було враховано жодного вовка.

Розглядаючи аспекти існування поголів'я вовка, що населяв Кримський півострів у минулому, відзначимо, що за даними І. Пузанова, в 1916 р. на території заповідника був убитий останній місцевий вовк, а в 1922 р. ще одна особина була добута в районі Ангартського перевалу [11]. Після війни вовки знову з'явилися на території степової частини півострова і за період 1946–1951 рр. у Чорноморському й Сакському районах було добуто 20 дорослих і 15 вовчат [6]. За даними того ж автора, усього за повоєнний час на півострові добуто понад 76 вовків, а останній раз хижака бачили у 1972 році. Хоча А. А. Дуліцький вказує, що в 1975 р. також був відзначений одиночний захід вовка [5].

Аналізуючи дані щодо здобування вовків за період 2005–2009 рр., можна відмітити центри концентрації виду. Найбільша кількість тварин, добутих за період аналізу, відзначена на сході півострова, у Ленінському районі (28,7 % від загальної кількості вовків, добутих на території різних районів Криму, або 25 особин за період 2005–2009 рр.) (рис. 1). Наступним за кількістю вилучених звірів є Чорноморський і Джанкойський райони, розташовані у західному та північному напрямках (16,1 та 13,8 %, або 14 та 12 особин відповідно). Значні показники також характерні для Роздольненського та Первомайського районів, де процентне відношення добутих звірів варіює від 9,2 до 10,3 % відповідно. Коливання в межах 3,4–5,7% властиві для Красноперекіпського, Кіровського та Бахчисарайського районів. Найменші значення відмічені у Нижньогірському, Білогірському, Советському та Сакському районах (від 1,1 до 2,3 %) (рис. 1).

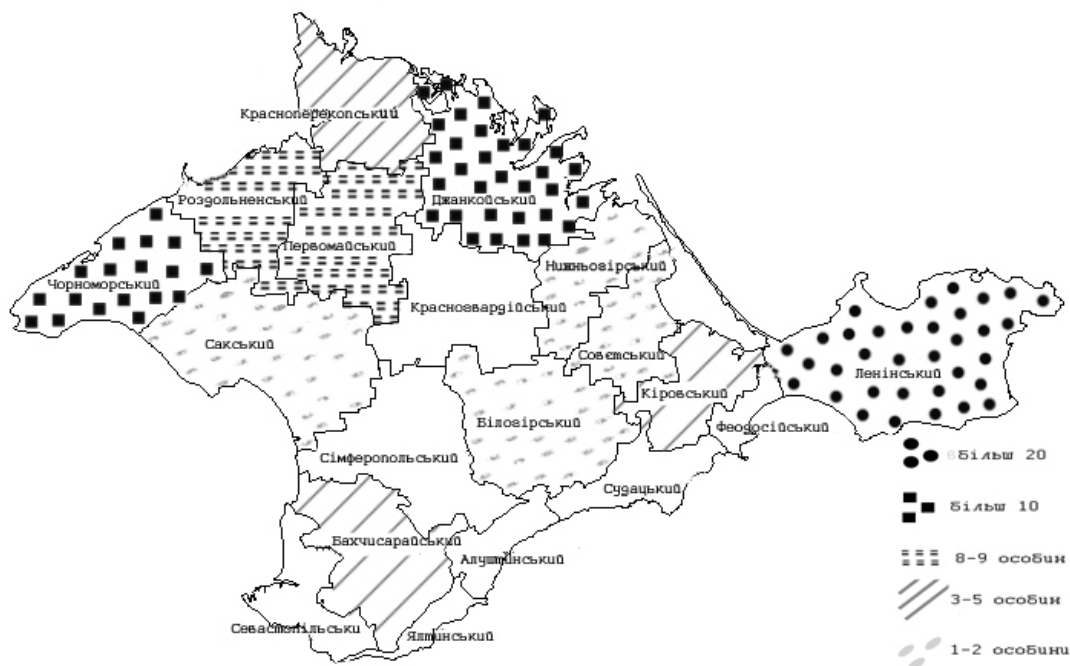


Рис. 1. Добування вовка на території Криму у 2005–2009 роках

У 1990-х роках багато вовків спостерігалось в Севастопольському районі [11]. За даними того ж автора, на початку XX ст. у степовій частині Кримського півострова вовк зустрічався рідко. Основне його поголів'я було сконцентроване в горах і передгір'ях, і особливо багато було вовків у скелястих ущелинах під Чатирдагом. І. М. Коваленко [6], посилаючись на Є. Л. Маркова, вказує, що зграї вовків досягали 20 особин. Це було викликано надмірною концентрацією багатотисячних отар овець у даній місцевості.

Наприкінці XIX – на початку XX ст. вовки віддавали перевагу лісовим ущелинам і яйлам гірського Криму, у першу чергу через відсутність у степовій частині водних джерел [6]. Але в наш час завдяки наявності Північно-Кримського каналу, побудованого в 1960-х роках, відсутність води не є чинником, що лімітує чисельність виду.

У результаті наших досліджень у Джанкойському районі Кримського півострова з'ясовано, що у весняний період на території мешкало дві зграї вовків (4 і 5 особин) і 1–2 одиночні особини. На початку вересня в угіддях, що межують із Сивашем, відмічена зграя, що складалася з 15 особин, і включала 6 прибулих і 7 переярків та 2 дорослі особини.

У результаті проведених опитувань з'ясовано, що вовк з'явився на території Джанкойського району в середині 1990-х років. У першу чергу хижак заселив північну частину району. До початку 2000-х напади на худобу були вкрай рідкісні, але приблизно 5–7 років тому, ситуація змінилася. Вовки стали постійно нападати на сільсько-господарських тварин, а в окремі періоди ця тенденція може набувати значних обсягів. Так, на кошарі «Алгази» у 2008 р. кількість овець, зарізаних хижак за один раз, досягла 120 голів. Причому напади відмічалися як у денний, так і в нічний час. У першому випадку основна кількість відбувалася на випасі, у другому – в загоні.

Постійно відмічається присутність вовків на о-ві Руський у Джанкойському районі. Це місце хижак часто використовують для відходів при переслідуванні. В осінній період (вересень 2010 р.) на ділянці, відділеній від о-ва Руський протокою Сиваша, яка повністю пересихає у літній період, виявлено виводок (6 прибулих). На сусідній території (мис, що значно видається у затоку Сиваша), відзначено 7 переярків. Сиваш на цій ділянці у даний період повністю пересихає, що дає вовкам можливість спокійно переміщуватися. У результаті опитування місцевого населення з'ясовано, що раніше тут також спостерігалися вовчі виводки.

Згідно з даними копрологічного аналізу ($n = 25$) виявлено, що до весняного раціону вовка степової частини Кримського півострова входять 6 компонентів, які трапляються найчастіше. Максимальні вагові характеристики має вміст мишоподібних гризунів (60,8 г, 35 %) (рис. 2). Вміст часток великої рогатої худоби та овець складає приблизно 18 і 14 % відповідно. Нижчі показники ваги відмічені для такого компонента як собака домашній (9 %) і мінімальні – кіт домашній (2 %). Крім того, в екскрементах визначено наявність решток дрібних птахів, видову належність яких не встановлено.

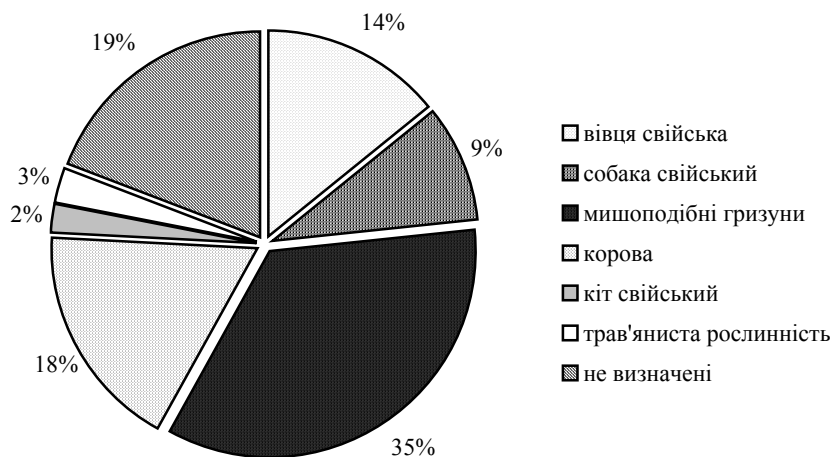


Рис. 2. Компоненти раціону в екскрементах вовка (суха вага)

Трав'яниста рослинність, так само як і в проведених нами раніше дослідженнях [3], була представлена незначною кількістю, що дає підставу припустити її випадкове

трапляння до харчового тракту при поїданні основного корму. Зі сторонніх предметів були знайдені залишки тавра з жовтого пластику від сільськогосподарських тварин, а також поліетилен (2 г).

Таким чином, у раціоні вовка Джанкойського району у весняний період відмічено перевагу мишоподібних гризунів і, меншою мірою, сільськогосподарських тварин. Наприкінці літа – на початку осені, період натаскування молодняку, збільшується кількість нападів на сільськогосподарських тварин. Відмітимо, що у Джанкойському районі ведеться інтенсивне розведення сільськогосподарських тварин, у першу чергу овець і великої рогатої худоби. На території дослідження розташовано 10 кошар. У 2010 р. загальне поголів'я овець становило близько 4 тис. голів.

У районі досліджень тричі спостерігалися виводки вовків. В 2005 р., коли вилучено 5 вовчєнят, у 2008 р. – добуто 5 вовчєнят і ще двоє прибулих пішли з дорослою самкою. У 2009 р. виявлено лігвище з 4 вовчєнятами, але самиці вдалося перенести виводок в інше місце й удруге він виявлений не був.

Передумовою для розселення вовка у Криму служить збільшення його чисельності в цілому по Україні. Перекопський перешийок – найширший сухопутний шлях, що поєднує Кримський півострів із материковою частиною. Він розташований на території Красноперекопського району. Таким чином, ця ділянка – найреальніше місце переходів, але кількість вовків, що добуваються, тут не максимальна. Можливо, це пов'язано з використанням даного району як коридору розселення. Крім того, нами неодноразово відзначено випадки, коли вовки використовують Сиваш для переходів, як у посушливий період, так і в ті моменти, коли він заповнений водою. Цей факт значно утруднює переслідування хижака при полюванні на нього, тому що донні відклади Сиваша являють собою непереборну перешкоду для автомобілів. Здатність перетинати й ширші водні перешкоди – характерна риса вовків [15].

Раніше дослідники вказували, що вовки попадають на територію Криму з Кубані по льоду Керченської протоки, як це було відзначено у 1925 р. [11]. Про поодинокі випадки проникнення вовка на півострів через Перекопський перешийок і узимку по льоду через Керченську протоку згадують Ю. Р. Шеляг-Сосонко та інші [12]. Але згідно з опитувальними відомостями, протока в наш час замерзає вкрай рідко, приблизно один раз на 10 років. Також відзначимо, що, у післявоєнні роки вовк у першу чергу з'явився на території степового Криму [6].

На початку ХХІ століття на території Кримського півострова існує три вогнища найбільшої концентрації виду: східне (Ленінський р-н), північно-східне (Чорноморський) і північне (Роздольненський, Первомайський, Джанкойський р-ни) (рис.). На цих територіях сконцентрована максимальна кількість худоби (вівці та молодняк великої рогатої худоби).

Важливо відзначити, що в цей час вовк уже досяг передгір'я Криму. Для виду властиві високі адаптаційні можливості до місць мешкання, змінених людиною [17], особливо при помірному антропогенному навантаженні [16]. Поширенню вовка сприяють умови передгір'я. Наприклад, Білогірський район, розташований у центральній частині Криму, характеризується поступовим переходом від степової частини до горбкуватого ландшафту, де випасається худоба й, завдяки рельєфу місцевості, складаються сприятливі захисні умови. Далі починається гірський масив, де вовк скоріше буде вибирати більш кормні місця (яйли з розташованими на них пасовищами). Сприятливі умови є й у Бахчисарайському районі, розташованому на південному заході півострова, що має різні ландшафти (гори, степ, передгір'я).

А на території Судакського району вовк відмічений не був, що було з'ясовано в результаті аналізу статистичних відомостей і опитування працівників лісомисливського господарства. При тому, що в лісових масивах живе козуля й періодично заходить кабан, а максимальна висота на східній частині Кримської гряди становить лише 570 м над рівнем моря і яйли тут відсутні [14]. Тому сусідні регіони, де є можливість випасу худоби, мають перевагу для живлення вовка.

Можна відзначити, що вовк на даний момент активно заселяє свої споконвічні місця перебування на Кримському півострові, використовуючи при цьому найдоступніші джерела корму. Ми вважаємо, що степова частина буде заселена щільніше, ніж це спостерігалось в ХІХ ст., тому що зник такий важливий фактор, що лімітує поширення вовка, як наявність водного ресурсу (Північно-Кримський канал).

Висновки

1. За останні 5 років чисельність вовка на території Кримського півострова має тенденцію до поступового збільшення. У 2005 р. добуто 9, а в 2009-му – 24 особини.

2. Основні центри концентрації виду: східний (Ленінський р-н), північно-східний (Чорноморський, Джанкойський р-ни) та північний (Роздольненський, Первомайський р-ни).

3. У цей час вовк проникнув на територію передгір'їв Криму.

4. У раціоні вовка степового регіону у весняний період відмічено такі компоненти: мишоподібні гризуни (34,7 %), сільськогосподарські тварини (вівці – 14,2 %, велика рогата худоба – 17,7 %), собака (9,2 %) і кіт домашні (2,3 %). Наприкінці літа – на початку осені, період натаскування молодняку, збільшується кількість нападів на сільськогосподарських тварин.

Бібліографічні посилання

1. **Волох О. М.** Великі ссавці Південної України в ХХ ст. (динаміка ареалів, чисельності, охорона та управління). – Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. – К., 2004. – 35 с.
2. **Гурский И. Г.** Численность и особенности образа жизни по регионам: Украина, Молдавия // Волк / Под ред. Д. И. Бибикова. – М.: Наука, 1985. – С. 487–492.
3. **Домнич В. И.** Пищевое поведение волка при увеличении его численности в антропогенных ландшафтах юго-востока Украины / В. И. Домнич, И. А. Смирнова, В. Е. Вовченко // Вісник Донецького ун-ту. Сер. А: Природничі науки. – 2008. – Вип. 1. – С. 306–310.
4. **Изменение численности Cervidae и Canidae под влиянием охоты и браконьерства** / В. И. Домнич, И. А. Смирнова, А. Н. Шадура, А. В. Домнич // Сб. XXIX Междунар. конгр. биологов-охотоведов IUGB-2009. – М., 2009. – С. 306–307.
5. **Дулицкий А. А.** Млекопитающие: История, состояние, охрана, перспективы. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – 208 с.
6. **Коваленко И. М.** Волк в Крыму // Таврический нац. ун-т им. В. И. Вернадского. Общество геоэкологов. – Вып. 2. – Симферополь, 2000. – С. 28–33.
7. **Мокржецкий С. А.** Фауна Крыма / Крым. Путеводитель. Издание Крымского о-ва естествоиспытателей. – Ч. 1. Очерки Крыма. – Симферополь: Типография Тавр. губ. земства, 1914. – С. 73–103.
8. **Молчанов Е. Ф.** Заповедник Мыс Мартыан / Е. Ф. Молчанов, А. К. Ющенко // Заповедники СССР: заповедники Украины и Молдавии. – М.: Мысль, 1987. – С. 186–195.
9. **Никольский А. М.** Позвоночные животные Крыма. – СПб, 1891. – 484 с.
10. **Пузанов И. И.** Предварительные итоги изучения фауны позвоночных Крымского заповедника // Сб. работ по изучению фауны Крымского заповедника. – М., 1931. – С. 5–38.
11. **Пузанов И.** Крымская охота: современное состояние и перспективы. – Симферополь: Крымское гос. изд-во, 1932. – 124 с.

12. **Шеляг-Сосонко Ю. Р.** Ялтинский заповедник / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух, А. К. Ющенко // Заповедники СССР: заповедники Украины и Молдавии. – М. : Мысль, 1987. – С. 196–210.
13. **Крымское** заповедно-охотничье хозяйство / П. И. Шлапаков, А. И. Дулицкий, В. П. Костина, Н. А. Тарина // Заповедники СССР: заповедники Украины и Молдавии. – М. : Мысль, 1987. – С. 210–225.
14. **Ющенко А. К.** Карадагский заповедник / А. К. Ющенко, Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух // Заповедники СССР: заповедники Украины и Молдавии. – М. : Мысль, 1987. – С. 226–241.
15. **Blanco J. C.** Wolf response to two kinds of barriers in an agricultural habitat in Spain / J. C. Blanco, Y. Cortes, E. Virgos // Can. J. Zool. – 2005. – Vol. 83. – P. 312–323.
16. **Habitat** selection by wolves *Canis lupus* in the uplands and mountains of southern Poland / W. Jedrzejewski, M. Niedzialkowska, R. W. Myslajek et al. // Acta Theriologica. – 2005. – Vol. 50, N 3. – P. 417–428.
17. **Mech L. D.** The challenge and opportunity of recovering wolf populations // Conserv. Biol. – 1995. – N 9. – P. 270–278.

Надійшла до редколегії 12.09.2010

УДК 574.583(285.2):591

В. Н. Столбунова

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

ЗООПЛАНКТОН оз. ЯХРОБОЛЬСКОЕ (Ярославская обл.)

Изучен зоопланктон оз. Яхробольское (Ярославская обл.) в заросшей макрофитами литорали и открытом плесе водоема в период активного функционирования сообщества. Небольшая глубина и близкие экологические условия в разных частях озера определяют слабо выраженную специфичность видовой структуры зоопланктонных комплексов. Максимум плотности и биомассы зоопланктона прослеживается в заросшем мелководье. Значительную часть численности составляют младшие возрастные стадии Соперода, кормовые объекты молоди рыб-планктофагов. Озеро Яхробольское характеризуется как эвтрофный водоем.

В. Н. Столбунова

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

ЗООПЛАНКТОН оз. ЯХРОБОЛЬСЬКЕ (Ярославська обл.)

Досліджено зоопланктон оз. Яхробольське (Ярославська обл.) у зарослій макрофітами літоралі та відкритому плесі водойми у період активного функціонування угруповання. Невелика глибина та близькі екологічні умови в різних частинах озера визначають слабо виражену специфічність видової структури зоопланктонних комплексів. Максимум щільності та біомаси зоопланктону прослідковується у зарослому мілководді. Значну частину чисельності складають молодші вікові стадії Соперода, кормові об'єкти молоді риб-планктофагів. Озеро Яхробольське характеризується як евтрофна водойма.

V. N. Stolbunova

Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences

ZOOPLANKTON IN YAKHROBOLSKOYE LAKE (Yaroslavl province)

Zooplankton in the Lake Yakhrobolskoye was studied in the littoral overgrown with macrophytes and in the open part of the lake during the period of active functioning of zooplankton. The lake is not deep and has similar ecological conditions in its different parts that determine its weakly expressed specificity of the species composition of zooplankton complexes. The maximal density and biomass of zooplankton were recorded in the overgrown shallow part. Juvenile stages of copepods as food objects of plankton feeding fish are the most abundant in the lake. The lake is characterized as a eutrophic water body.

Введение

Озеро Яхробольское находится в пределах Некрасовской поймы Ярославской области. С севера в озеро впадают реки Исада и Сохма, с северо-востока – ручей Мутоловский, который берет начало в оз. Шачебольское. Вытекает из озера р. Рыбинка, впадающая в Горьковское водохранилище. Площадь водоема составляет около 400 га, наибольшая глубина – 2 м, основные глубины – 1,0–1,3 м. Озеро сильно заросшее, свободна от водной растительности только небольшая часть плеса. Из макрофитов наиболее характерен двукисточник тростниковидный, камыш озерный, хвощ приречный,

осоки, рдесты и др. Почти всю площадь дна покрывает сапропелевый ил. Взмучивание и обильное развитие фитопланктона обуславливают малую (до 60 см) прозрачность воды этого обширного и очень мелководного водоема. Воду озера следует относить к гидрокарбонатному классу [4].

Первые сведения о зоопланктоне оз. Яхробольское чрезвычайно незначительны и относятся к сентябрю 1963 г. [5]. По данным авторов, численность зоопланктона в водоеме составляла 47 тыс. экз./м³, биомасса – 0,21 г/м³. Преобладали Rotifera, плотность и биомасса которых достигали соответственно 90 и 98 % от общей. Из руководящих коловраток указывался *Brachionus diversicornis*. Среди Cladocera в незначительном числе встречалась *Bosmina longirostris*, из Copepoda – науплиальные стадии Cyclopoida.

Ввиду того, что оз. Яхробольское часто используется в качестве рекреационных угодий, в основном для спортивного и любительского лова рыбы, в 2009 г. проанализированы состояние кормовой базы и состав ихтиофауны данного водоема.

Цель настоящей работы состояла в выяснении видового состава и количественной характеристики зоопланктона как кормовой базы рыб-планктофагов в заросших макрофитами мелководьях и открытом плесе оз. Яхробольское.

Материал и методы исследований

Материалом послужили сборы зоопланктона, проведенные в начале августа 2009 года в заросшей высшей водной растительностью литорали (станции 1, 3–10) и открытом плесе озера (станция 2). Зоопланктон собирали фильтрованием 50 л воды через планктонную сеть с ячейей 64 мкм. Пробы фиксировали 4 % формалином. Камеральную обработку материала проводили по стандартной методике [2]. Зоопланктон оценивали по видовому составу, числу видов и доминантов, численности (N), биомассе (B), средней индивидуальной массе зоопланктона ($W_{cp.}$), соотношению между различными таксономическими группами [1]. Использовали показатели биоразнообразия [3]: D_{Mg} – видовое богатство по Маргалефу, H , бит/экз. – индекс видового разнообразия Шеннона (H_N – по численности, H_B – по биомассе), индекс доминирования d Бергера – Паркера, а также индекс трофности Мязметса (E). В период исследований температура воды колебалась в пределах +21,1...+25,2 °С, глубина исследованных станций изменялась от 0,5 до 2 м.

Результаты и их обсуждение

В ходе исследований обнаружено 62 вида организмов зоопланктона, из которых Rotifera – 35, Copepoda – 8, Cladocera – 19 (табл. 1). Наиболее широко представлены коловратки. Среди них на всех станциях преобладал *Brachionus diversicornis homoceros*. Из ракообразных менее разнообразны Copepoda. Наибольшее число видов отмечено в заросшей макрофитами литорали. Благодаря тому, что условия обитания зоопланктона ограничены незначительными глубинами и близкими экологическими условиями в разных частях озера, качественный состав зоопланктона литорали сходен с открытым плесом. Однако в заросшем мелководье наблюдается значительно большее разнообразие Crustacea, особенно ветвистоусых (см. табл. 1). Основу численности и биомассы на всех станциях, за исключением ст. 7 у д. Яхробол, где в массе развивался *Brachionus* (показатель загрязнения), составляли младшие возрастные стадии веслоногих ракообразных *Thermocyclops oithonoides*, *Eucyclops macruroides* и *Mesocyclops leuckarti*. Несмотря на то, что доля Cladocera мала (см. табл. 1), все же просматривалась тенденция к преобладанию мелкой *Bosmina longirostris*.

Таблица 1

Видовой состав зоопланктона на исследованных станциях оз. Яхробольское

Вид	Станция									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ROTIFERA										
Сем. Trichocercidae										
<i>Trichocerca cavia</i> (Gosse, 1886)	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>T. capucina</i> (Wierzejski et Zacharias, 1893)	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>T. iernis</i> (Gosse, 1887)	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>T. inermis</i> (Linder, 1904)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>T. tenuior</i> (Gosse, 1886)	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>T. similis</i> (Wierzejski, 1893)	–	–	+	–	–	+	+	+	–	+
Сем. Synchaetidae										
<i>Polyarthra major</i> Burckhardt, 1900	–	+	+	–	+	+	+	+	–	–
<i>P. minor</i> Voigt, 1904	+	+	+	–	+	+	+	–	+	+
<i>P. vulgaris</i> Carlin, 1943	+	+	–	+	+	–	–	+	–	–
Сем. Asplanchnidae										
<i>Asplanchna herricki</i> Guerne, 1888	+	+	–	–	–	+	+	–	–	–
<i>A. priodonta</i> Gosse, 1850	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Сем. Mytilinidae										
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1832)	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Сем. Euchlanidae										
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	+	–	+	+	–	–	–	–	+	–
Сем. Brachionidae										
<i>Anuraeopsis fissa</i> Gosse, 1851	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Brachionus angularis bidens</i> Plate, 1886	–	+	+	+	+	–	+	+	+	+
<i>B. diversicornis diversicornis</i> (Daday, 1883)	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+
<i>B.d. homoceros</i> (Wierzejski, 1891)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>B. leydigii</i> Cohn, 1862	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>B. quadridentatus</i> Hermann, 1783	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+
<i>B. q. melheni</i> Barrois et Daday, 1894	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>B. q. brevispinus</i> Ehrenberg, 1832	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>B. q. ancylognathus</i> Schmarda, 1859	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–
<i>B. q. cluniorbicularis</i> Skorikov, 1894	+	–	+	+	+	+	–	–	–	–
<i>B. urceus</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Platylas quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	–	–	–	+	+	–	–	+	–	–
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	–	+	–	–	+	+	–	+	+	–
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–
<i>K. c. tecta</i> (Gosse, 1851)	–	+	+	+	+	–	+	+	+	+
<i>K. quadrata</i> (O. F. Müller, 1786)	+	+	–	–	+	+	+	+	–	–
Сем. Conochilidae										
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	–	–	–	+	–	–	+	+	–	–
Сем. Testudinellidae										
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885	–	–	+	–	–	–	+	+	–	–
<i>Testudinella caeca</i> (Parsons, 1892)	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>T. patina</i> (Hermann, 1783)	–	–	+	–	–	+	–	+	–	–
Сем. Filiniidae										
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	–	–	+	+	–	–	–	+	–	–
Сем. Collothecidae										
<i>Collotheca mutabilis</i> (Hudson, 1885)	–	+	–	–	+	+	+	+	+	–
COPEPODA										
Сем. Cyclopidae										
<i>Macrocylops albidus</i> (Jurine, 1820)	–	–	–	–	+	+	+	+	–	–
<i>M. fuscus</i> (Jurine, 1820)	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Eucyclops macruiroides</i> (Lilleborg, 1901)	+	–	–	+	+	–	+	+	–	–
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Сем. Diaptomidae										
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	–	–	–	–	–	–	+	–	–	+
Сем. Ameiridae										
<i>Harpacticoida</i> sp.	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
CLADOCERA										
Сем. Sididae										
<i>Sida crystallina</i> (O. F. Müller, 1776)	+	–	–	+	+	+	–	+	–	–
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)	+	+	+	+	+	+	–	+	+	+
Сем. Daphniidae										
<i>Daphnia cucullata</i> Sars, 1862	+	+	–	+	+	+	+	+	+	+
<i>D. cristata</i> Sars, 1862	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862	+	–	–	+	+	+	+	+	–	–
Сем. Chydoridae										
<i>Euryercus lamellatus</i> (O. F. Müller, 1785)	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	+	–	+	+	+	+	+	+	+	–
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	–	–	+	–	+	–	–	+	–	–
<i>A. rectangula</i> Sars, 1862	–	–	+	+	+	–	–	+	–	–
<i>A. costata</i> Sars, 1862	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1837)	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1848)	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Сем. Bosminidae										
<i>Bosmina longirostris</i> (O. F. Müller, 1785)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–
<i>B. coregoni</i> (Baird, 1857)	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Сем. Polyphemidae										
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1778)	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
Сем. Cercopagidae										
<i>Bythotrephes cederströmii</i> Schoedler, 1877	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+
Сем. Leptodoridae										
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	+	–	–	–	–	–	–	–	+	+
Число видов Rotifera	10	16	16	14	15	12	16	18	12	9
Число видов Copepoda	3	2	2	3	5	3	5	5	2	3
Число видов Cladocera	9	3	6	9	12	8	5	8	6	4
Суммарное число видов	22	21	24	26	32	23	26	31	20	16

Таблица 2

Процентное соотношение основных групп зоопланктона

Станция	По численности			По биомассе		
	Rotifera	Copepoda	Cladocera	Rotifera	Copepoda	Cladocera
1	9	86	5	5	91	4
2	46	52	2	38	61	1
3	25	72	3	23	74	3
4	32	65	3	29	63	8
5	21	76	3	12	82	6
6	5	94	1	5	92	3
7	65	34	1	61	38	1
8	51	47	2	28	66	6
9	14	85	1	16	82	2
10	18	80	2	5	92	3

Относительно открытой части озера зоопланктон заросшей литорали отличался высокими показателями численности, биомассы, индекса удельного видового богатства, отношения B_{Crust}/B_{Rot} (табл. 3).

Таблица 3

Характеристика зоопланктона различных участков оз. Яхробольское

Показатель	Заросшая макрофитами литораль				Центральная открытая часть			
	Rotifera	Copepoda	Cladocera	Общая	Rotifera	Copepoda	Cladocera	Общая
N , тыс. экз./м ³	333	1207	34	1574	240	273	12	525
B , г/м ³	1,06	5,59	0,22	6,87	0,75	1,19	0,03	1,97
H_N , бит/экз.	—	—	—	2,26	—	—	—	3,09
H_B , бит/экз.	—	—	—	2,33	—	—	—	2,70
D_{Mg}	—	—	—	1,68	—	—	—	1,52
d	—	—	—	0,51	—	—	—	0,37
B_{Crust}/B_{Rot}	—	—	—	7,13	—	—	—	1,62
W_{cp} , мг	—	—	—	0,0043	—	—	—	0,0037

Величины индексов Шеннона и доминирования свидетельствовали о заметном снижении выравненности видов в заросшем макрофитами мелководье. Средняя индивидуальная масса зоопланктона для озера в целом составляла 0,004 мг, что характерно для водоемов эвтрофного типа [1]. Все участки водоема по величине индекса трофности ($E_{cp} = 4,0$) также характеризовались как эвтрофные.

Выводы

Количественные показатели зоопланктона говорят о значительных трофических ресурсах оз. Яхробольское, особенно в заросшей макрофитами литорали. По рассмотренным структурным показателям озеро можно отнести к эвтрофному типу. Как указывает И. Н. Андроникова [1], большое распространение в планктоне коловраток, характеризующихся короткими и более простыми жизненными циклами, а также доминирование и высокие количественные величины младших возрастных стадий ракообразных в период активного функционирования сообщества характеризуют водоем как эвтрофный. Преобладание в составе зоопланктона β и α - β -мезосапробов, особенно многочисленных брахионусов, свидетельствует о загрязнении водоема.

Библиографические ссылки

1. Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. — СПб. : Наука, 1996. — 189 с.
2. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. — М. : Наука, 1975. — 240 с.
3. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. — М. : Мир, 1992. — 182 с.
4. Фортунатов М. А. Озера Ярославской области: Кадастровое описание и краткие лимнологические характеристики. VII. Озера, расположенные в левой пойме Волги в пределах Костромской низины / М. А. Фортунатов, Б. Д. Московский // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. — Ярославль : Яросл. гос. пед. ин-т, Яросл. отд. Геогр. о-ва СССР, 1970. — С. 106–160.
5. Цихон-Луканина Е. А. О зоопланктоне и зообентосе некоторых озер Ярославской области / Е. А. Цихон-Луканина, З. Н. Чиркова // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. — Ярославль : Яросл. гос. пед. ин-т, Яросл. отд. Геогр. о-ва СССР, 1970. — С. 319–325.

Надійшла до редколегії 18.09.2010

УДК 574.583(285.2):591

В. Н. Столбунова, И. А. Столбунов

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

ЗООПЛАНКТОН КАК КОРМОВОЙ РЕСУРС МОЛОДИ РЫБ В ПРИБРЕЖНОМ МЕЛКОВОДЬЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Исследованы видовой состав, доминантные виды и количественные характеристики зоопланктона в разных биотопах прибрежного мелководья Рыбинского водохранилища в конце августа 2009 года. В составе зоопланктонных сообществ выявлено 75 таксонов, среди которых преобладают ракообразные. Большинство из них относится к прибрежным формам. Наибольшие величины численности и биомассы зоопланктона, а также плотности скоплений молоди рыб отмечены в устьевых участках рек – притоков водохранилища.

В. Н. Столбунова, I. A. Stolbunov

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

ЗООПЛАНКТОН ЯК КОРМОВИЙ РЕСУРС МОЛОДІ РИБ У ПРИБЕРЕЖНОМУ МІЛКОВОДДІ РИБІНСЬКОГО ВОДОСХОВИЩА

Досліджено видовий склад, домінантні види та кількісні характеристики зоопланктону в різних біотопах прибережного мілководдя Рибінського водосховища наприкінці серпня 2009 року. У складі зоопланктонних угруповань виявлено 75 таксонів, серед яких переважають ракоподібні. Більшість із них відносять до прибережних форм. Найбільші величини чисельності та біомаси зоопланктону, а також щільності скупчень молоді риб відмічені в устьових ділянках річок – приток водосховища.

V. N. Stolbunova, I. A. Stolbunov

Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences

ZOOPLANKTON AS A FOOD RESOURCE OF JUVENILE FISH IN THE LITTORAL SHALLOWS OF THE RYBINSK RESERVOIR

Species composition, dominant species and quantitative characteristics of zooplankton in different habitats of the littoral shallow part of the Rybinsk Reservoir were studied at the end of august 2009. In the structure of zooplankton community 75 taxa have been found among which crustaceans are prevailed. The most of them belong to littoral forms. The highest values of abundance and biomass of zooplankton and density accumulation of young fish are recorded in mouth parts of rivers inflowing the reservoir.

Введение

Рыбинское водохранилище расположено в южной части Молого-Шекснинской низины. Это один из крупнейших искусственных водоемов, третий в каскаде волжских водохранилищ после Ивановского и Угличского. Площадь его водного зеркала при нормальном подпорном уровне воды составляет 4 550 км², средняя глубина – 5,6 м, максимальная – 30,4 м. Более 20 % занимают мелководья с глубинами до 2 м [8]. В водохранилище выделяют три речных плеса – Волжский, Шекснинский, Моложский – и один

озеро-видный – Главный [6]. Располагаясь внутри каскада водохранилищ Волги, Рыбинское водохранилище принимает сток из Шекснинского, Угличского и Ивановского.

С точки зрения оценки биоресурсов водоема зоопланктон – кормовая база молоди и планктоноядных рыб. Он состоит из видов, населяющих глубоководные участки и прибрежные мелководья – открытые без зарослей макрофитов и заросшие защищенные участки. Состав сообществ открытых мелководий менее устойчив, чем в глубоководных акваториях. При волновом воздействии зоопланктон открытого побережья представляет трансформированное сообщество пелагиали. Песчаные открытые мелководья, как нагульные участки, малоценны. Слабо заросшая макрофитами литораль, доступная волновому перемешиванию, немного богаче открытых участков мелководья. Ценными биотопами для нагула молоди и рыб-планктофагов являются зарастающие высшей водной растительностью участки литорали, защищенные от волнобоя [7].

В зоопланктоне, состоящем из организмов трех групп (Rotifera, Copepoda, Cladocera), численность и биомасса коловраток увеличивается и снижается скачкообразно, что связано с их непродолжительным жизненным циклом (меньше месяца). У ракообразных жизненный цикл длится от нескольких месяцев до года. Для многих видов рыб и молоди гораздо более привлекательны как пищевые объекты ракообразные. Их массовыми потребителями в Рыбинском водохранилище являются синец, окунь, плотва и др. В конце 1990-х годов произошло вселение в водохранилище и массовое развитие нового планктофага – черноморско-каспийской тюльки [8]. С 2000 г. вид стал доминирующим планктофагом [1]. Тюлька потребляет те же планктонные организмы, что и молодь местных видов, конкурируя с ними за ресурсы планктона [4].

В прибрежной зоне Рыбинского водохранилища скопления молоди рыб распределены неравномерно. Уход молоди с мест нагула на другие участки происходит только при резком ухудшении условий и не связан с наступлением определенного покатного этапа развития [2]. В отличие от дельты Волги в Рыбинском водохранилище молодь разных видов нагуливается на нерестилищах все лето и отходит от берегов лишь с наступлением осеннего похолодания и падением уровня воды [3].

Цель настоящей работы состояла в выяснении видового состава, доминантов и количественной характеристики зоопланктона как кормовой базы молоди рыб в прибрежных мелководьях разного типа Рыбинского водохранилища.

Материал и методы исследований

Материалом послужили сборы зоопланктона, проведенные 24–29 августа 2009 года в прибрежной мелководной зоне во всех плесах Рыбинского водохранилища. Работы велись на 30 станциях в различных биотопах прибрежных мелководий, охватывая открытые участки, побережье с зарослями макрофитов и устья рек-притоков водохранилища. Зоопланктон собирали мерным ведром, профильтровывая 30 л воды через планктонную сеть с ячейей 64 мкм. Пробы фиксировали 4 % формалином. Камеральную обработку материала проводили по стандартной методике [3]. Зоопланктон оценивали по видовому составу, числу видов и доминантов, численности (N), биомассе (B), средней индивидуальной массе зоопланктона (W_{cp}), индексу видового разнообразия Шеннона–Уивера (H_N – по численности, H_B – по биомассе). В период исследований температура воды колебалась в пределах +14,2...+19,0 °С, глубина станций изменялась от 0,5 до 0,8 м.

Молодь рыб отлавливали 5-метровой волокушей из капроновой дели с размером ячеей 4 мм, а также 25-метровым мальковым неводом с размером ячеей в кутке 6 мм.

Численность молоди рыб рассчитывали на 1 м² с учетом площади облова и количества притонений.

Результаты и их обсуждение

В составе зоопланктона исследованных мелководий разного типа за период наблюдений выявлено 75 видов, из которых 36 – Rotifera, 10 – Copepoda, 29 – Cladocera и личинки дрейссены. Наибольшим разнообразием характеризовались ракообразные, составляющие 54–79 % всех отмеченных видов (табл. 1).

Таблица 1

Число видов зоопланктона
в прибрежном мелководье Рыбинского водохранилища за период наблюдений

Плес	Группа			Весь зоопланктон
	Rotifera	Copepoda	Cladocera	
Волжский	$\frac{10}{27}$	$\frac{2}{24}$	$\frac{18}{49}$	37
Главный	$\frac{30}{46}$	$\frac{2}{14}$	$\frac{26}{40}$	65
Шекснинский	$\frac{5}{21}$	$\frac{6}{25}$	$\frac{13}{54}$	24
Моложский	$\frac{16}{36}$	$\frac{6}{14}$	$\frac{22}{50}$	44

Примечание: в числителе – число видов, в знаменателе – то же (%).

Среди них по числу видов преобладали Cladocera (40–50 %). На долю Copepoda приходилось 6–24 %. Число видов коловраток варьировало от 21 до 46 %. Более высокое видовое богатство наблюдалось в мелководье Главного плеса, менее разнообразен зоопланктон побережья в Шекснинском плесе (см. табл. 1).

Список видов молоди в различных биотопах прибрежной зоны Рыбинского водохранилища и его основных боковых притоков включает 24 вида из 10 семейств рыб: балиторовые (Balitoridae), сельдевые (Clupeidae), вьюновые (Cobitidae), сиговые (Coregonidae), керчаковые (Cottidae), карповые (Cyprinidae), щуковые (Esocidae), тресковые (Gadidae), бычковые (Gobiidae), окуневые (Percidae). Наиболее разнообразно (12 видов) семейство карповых рыб: синец *Abramis ballerus* (Linnaeus, 1758), лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), уклейка *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), обыкновенный жерех *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758), густера *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758), пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), голавль *Leuciscus cephalus* (Linnaeus, 1758), язь *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758), обыкновенный елец *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758), обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758); семейство окуневые представлено 3 видами: обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, обыкновенный судак *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758); семейство щуковые – обыкновенная щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758; семейство вьюновые – обыкновенная щиповка *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758, вьюн *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758); семейство балиторовые – усатый голец *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758); семейство керчаковые – обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* Linnaeus, 1758; семейство бычковые – бычок-цуцик *Proterhinus marmoratus* (Pallas, 1814); семейство тресковые – налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758); семейство сельдевые – черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840); семейство сиговые – европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758).

В боковых притоках второго и третьего порядка отмечена молодь карповых видов рыб – русской быстрянки *Alburnoides bipunctatus rossicus* Berg, 1924 и верховки *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843).

Наиболее распространенной в составе прибрежных группировок рыб в прибрежной зоне водохранилища являлась молодь плотвы, окуня, густеры, уклейки, леща, щуки, язя. Наиболее редко в прибрежных биотопах встречалась молодь ерша, жереха, обыкновенного подкаменщика, ряпушки и тюльки. Отмечены гибридные особи плотвы и леща, а также плотвы и густеры.

В зоопланктоне мелководий разного типа во всех плесах водохранилища в период исследования наиболее многочисленными были науплиальные и копеподитные стадии *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863), *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Eucyclops macrurus* (Sars, 1863), *E. macruioides* (Lilljeborg, 1901) и *Paracyclops fimbriatus* (Fischer, 1853), достигающие соответственно 89 и 35 % общей численности.

Среди коловраток только в Волжском плесе в открытом мелководье доминировали *Brachionus diversicornis homoceros* (Wierzejski, 1891) – до 27 % и *B. d. diversicornis* (Daday, 1883) – до 18 % общей плотности зоопланктона. В заросшем макрофитами побережье в нижнем течении р. Латка (Волжский плес) зоопланктон состоял исключительно из одних ракообразных с преобладанием кладоцер *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller, 1785), *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1778), *Alona rectangula* Sars, 1862. Основу биомассы составлял здесь полифемус (до 77 %); H_B по сравнению с H_N (3,12) был низким – 1,48. На остальных участках побережья Волжского плеса показатель Шеннона H_N изменялся в пределах 2,45–3,19, H_B – 1,97–3,05.

В Шекснинском речном плесе в побережье из коловраток преобладали *Polyarthra maior* Burckhardt, 1900 (до 33 % общей плотности) и *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832 (до 44 %). Из Crustacea в зарослях макрофитов регистрировались хидориды родов *Pleuroxus*, *Chydorus*, *Monospilus*, *Alona*. В открытых мелководьях встречалась пелагическая *Daphnia galeata* Sars, 1864, из Copepoda – *Mesocyclops leuckarti* и *Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863). H_N колебался от 2,09 до 2,93, H_B – 3,11–3,47.

Мелководья речного верховья Моложского плеса были бедны зоопланктоном, возможно, в результате воздействия проточности. На станции р. Молога, у пос. Устюжна плотность зоопланктона даже в зарослях макрофитов была невелика (7 тыс. экз./м³), биомасса – 0,08 г/м³. В планктоне присутствовали из коловраток *Testudinella patina* (Hermann, 1783) и *Lecane luna* (O. F. Müller, 1776), среди ракообразных – хидориды родов *Rhynchotalona*, *Pleuroxus*, *Chydorus*. В Восьегонском расширении у г. Восьегонск численность зоопланктона резко повысилась до 186 тыс. экз./м³ за счет массового развития науплиальных стадий *Thermocyclops oithonoides* (до 89 % общей плотности). Основу биомассы зоопланктона составляли науплии и копеподиты Cyclopoida. Здесь наблюдались минимальные величины H_N – 0,73 и H_B – 1,30.

Наибольшим видовым разнообразием и обилием отличались прибрежные мелководья Главного плеса, особенно устьевые участки рек-притоков. В устье р. Ухра количественные показатели зоопланктона достигали 186 тыс. экз./м³ и 1,08 г/м³, в устье р. Маткома – 154 тыс. экз./м³ и 0,45 г/м³, в устье р. Редьма – 75 тыс. экз./м³ и 0,38 г/м³. В состав зоопланктона входили как прибрежные формы (в основном хидориды), так и пелагические виды родов *Daphnia* и *Bosmina*. Из коловраток доминировали *Polyarthra maior*, *Euchlanis dilatata*, *Synchaeta oblonga* Ehrenberg, 1831, *S. pectinata* Ehrenberg, 1832. Величины H_N изменялись от 1,29 до 3,46, H_B – 1,60–3,64, что свидетельствует о значительном снижении выравниваемости видов в заросшем макрофитами мелководье.

В устьевых участках рек-притоков наблюдалась тенденция к повышению среднего веса зоопланктона. В устьях рек Согожа, Конгора, Оченино, Юхоть W_{cp} изменялся в пределах 0,0079–0,0088 мг, тогда как в открытых мелководьях W_{cp} ниже (0,0033–0,0060).

Средние величины численности и биомассы зоопланктона и его таксономических групп прибрежной мелководной зоны отдельных плесов Рыбинского водохранилища представлены в таблице 2.

Таблица 2

Средние численность (N , тыс. экз./м³) и биомасса (B , г/м³) зоопланктона прибрежной мелководной зоны Рыбинского водохранилища 24–29 августа 2009 года

Группа	Плес							
	Волжский		Главный		Шекснинский		Моложский	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Rotifera	4,5 ± 1,6	0,02 ± 0,008	22,2 ± 7,3	0,05 ± 0,02	9,4 ± 1,1	0,01 ± 0,003	6,1 ± 1,4	0,01 ± 0,004
Copepoda	12,5 ± 6,9	0,10 ± 0,05	39,5 ± 9,6	0,22 ± 0,06	11,8 ± 8,5	0,08 ± 0,04	36,5 ± 20,8	0,15 ± 0,06
Cladocera	3,3 ± 0,9	0,07 ± 0,04	5,5 ± 1,2	0,09 ± 0,02	3,0 ± 2,3	0,04 ± 0,03	4,5 ± 2,0	0,06 ± 0,02
Veliger <i>Dreissena</i>	1,0 ± 0,5	0,002 ± 0,001	0,1 ± 0,08	0,0	0,2 ± 0,2	0,0	0,2 ± 0,1	0,0
Общая	21,3 ± 7,8	0,19 ± 0,07	67,3 ± 14,3	0,36 ± 0,10	24,4 ± 7,6	0,14 ± 0,001	47,3 ± 20,5	0,22 ± 0,05

По средним показателям зоопланктона в конце лета в прибрежной зоне водохранилища преобладали веслоногие ракообразные. Средние величины численности и биомассы были несколько выше в мелководьях Главного плеса за счет большего развития зоопланктона в устьях рек Ухра и Маткома. В целом биомасса зоопланктона в прибрежной мелководной зоне водохранилища в конце августа 2009 года была незначительной.

Наибольшая плотность скоплений молоди рыб отмечалась в устьевых участках притоков (0,8 экз./м²) и защищенном мелководье водохранилища (0,6 экз./м²). В открытой литоральной зоне плотность скопления молоди рыб была значительно ниже – 0,07 экз./м².

Выводы

За период наблюдений в видовом составе зоопланктона прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища преобладали Crustacea. Наибольшее число видов отмечалось в группе Cladocera. Более высокое видовое богатство наблюдалось в мелководьях Главного плеса, особенно в устьевых участках рек-притоков водохранилища. Здесь количественные показатели зоопланктона были выше, чем на других мелководных участках. Однако средняя биомасса зоопланктона в прибрежной зоне во всех плесах была невысокой, поскольку прошел весенне-летний пик, а второй летне-осенний максимум не наступил. Участки с повышенной плотностью группировок молоди рыб приурочены в основном к устьевым зонам притоков и заросшему мелководью. Таким образом, низкие величины биомассы зоопланктона, видимо, связаны с периодом летнего спада размножения зоопланктеров, а также, возможно, и с выеданием их молодью рыб и планктофагами.

Библиографические ссылки

1. **Герасимов Ю. В.** Динамика распределения рыб в Рыбинском водохранилище // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. – Рыбинск : Рыбинский Дом печати, 2005. – С. 46–58.
2. **Захарова Л. К.** Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище // Тр. Биол. станции “Борок” АН СССР. – 1958. – Вып. 3. – С. 304–320.
3. **Ильина Л. К.** Местные перемещения и структура стай молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. – 1968. – Вып. 16 (19). – С. 182–201.
4. **Кияшко В. И.** О суточном ритме и элективности питания тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище / В. И. Кияшко, Н. А. Халько, В. И. Лазарева // Вопросы ихтиологии. – 2007. – Т. 4, № 3. – С. 389–398.
5. **Методика** изучения биогеоценозов внутренних водоемов. – М. : Наука, 1975. – 240 с.
6. **Рыбинское** водохранилище и его жизнь. – Л. : Наука, 1972. – 364 с.
7. **Столбунова В. Н.** Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971–1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. – Ярославль : Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1976. – С. 170–212.
8. **Экологические** проблемы Верхней Волги. – Ярославль : Изд-во ЯГТУ, 2001. – 427 с.

Надійшла до редколегії 18.09.2010

УДК 581.5+581.1(477.63)

І. О. Філонік, Л. Ф. Заморуєва, А. А. Кисла

Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

СКЛАД ЛІПІДІВ У НАСІННІ ГІРКОКАШТАНА ЗВИЧАЙНОГО, КЛЕНА ГОСТРОЛИСТОГО ТА ДУБА ЗВИЧАЙНОГО В УМОВАХ ДНІПРОПЕТРОВСЬКОГО РЕГІОНУ

Досліджено показники ліпідного обміну (рівень загальних ліпідів та їх склад, компонентний склад вільних жирних кислот) у насінні гіркокаштана звичайного, клена гостролистого та дуба звичайного з різних ділянок техногенного забруднення м. Дніпропетровськ. Виявлено зниження вмісту загальних ліпідів у насінні гіркокаштана звичайного та клена гостролистого з більшості промислових територій та збільшення вмісту ліпідів у насінні дуба звичайного; відмічено редукцію фракції вільних жирних кислот у насінні трьох видів дерев. Вивчені зміни показників вмісту та складу ліпідів у деревних культур свідчать про їх адаптивні можливості при антропогенному забрудненні у промисловому регіоні.

И. А. Филоник, Л. Ф. Заморуева, А. А. Кислая

Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара

СОСТАВ ЛИПИДОВ В СЕМЕНАХ ГОРЬКОКАШТАНА ОБЫЧНОГО, КЛЕНА ОСТРОЛИСТОГО И ДУБА ОБЫЧНОГО В УСЛОВИЯХ ДНЕПРОПЕТРОВСКОГО РЕГИОНА

Изучены показатели липидного обмена (уровень общих липидов и их состав, компонентный состав свободных жирных кислот) в семенах горькокаштана обыкновенного, клена остролистого и дуба обыкновенного с различных площадок техногенного загрязнения г. Днепропетровск. Выявлено снижение содержания общих липидов в семенах горькокаштана обыкновенного и клена остролистого с большинства промышленных территорий и увеличение общих липидов в семенах дуба обыкновенного; отмечена редукция фракции свободных жирных кислот в семенах трех видов деревьев. Найденные изменения показателей содержания и состава липидов в древесных культурах свидетельствуют об их адаптивных возможностях при антропогенном загрязнении в промышленном регионе.

I. O. Filonik, L. F. Zamorueva, A. A. Kisla

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

COMPOSITION OF LIPIDS IN CHESTNUT, MAPLE AND OAK SEEDS IN CONDITIONS OF THE DNIPROPETROVSK CITY

Parameters of lipids metabolism such as a level of total lipids and their composition, and composition of free fatty acids in the chestnut, maple and oak seeds from several polluted sites of Dnipropetrovsk were investigated. The decrease of the content of total lipids in chestnut and maple seeds and increase in the oak seeds under conditions of industrial pollution have been found. The reduction of free fatty acids fraction in seeds of all studied trees is recorded. The revealed changes in the content of total lipids and their composition in trees' seeds may reflect the adaptation possibilities to anthropogenic pollution in industrial region.

Вступ

Висока концентрація промислових підприємств на урбанізованих територіях, особливо в Дніпропетровському регіоні, призводить до значного техногенного забруднення навколишнього середовища. Поряд із промисловими підприємствами та автомагістралями періодично утворюються високі концентрації токсичних сполук, що спричинює комплексне забруднення атмосфери, поверхневих і ґрунтових вод, погіршення фізико-хімічних властивостей ґрунтів, завдає вагомої шкоди природним рослинним екосистемам і штучним насадженням [3].

У великих промислових центрах домінуючим чинником, що впливає на інтенсивність ростових процесів рослин, стає забруднення середовища токсичними сполуками промислового походження, що підсилює або зменшує дію всіх інших факторів. Різні за хімічним складом емісії промислових виробництв і вихлопні гази автотранспорту викликають подібні симптоми пошкодження рослин [9]. Стійкість деревних рослин до зовнішніх антропогенних чинників значною мірою визначається біоекологічними особливостями виду, умовами росту та розвитку, ступенем генетичної здатності видів до адаптації в умовах навколишнього середовища, що постійно змінюється [11].

Високий сорбційний ефект до забруднення важкими металами відмічено у деревних культур: черемхи, тополі корейської, осики, клена дрібнолистого та прирічкового. Каштан посівний був стійкішим за інші лісові види до забруднення сіркою, він показав кращі результати на ґрунтах середнього механічного складу, але на глинистих ґрунтах його ріст був помірним, відмічено високий вміст сірки в його листі на всіх ділянках [12]. Клен явір, тополя канадська проявляли високу стійкість до вихлопних газів, у той час, як клен гостролистий і каштан кінський звичайний дуже чутливі до їх дії [10]. При накопиченні важких металів різними органами сіянців каштана кінського та дуба звичайного відбувалось підвищення вмісту вільних амінокислот у листі та корінні обох видів, яке було суттєвішим у менш стійкого каштана кінського.

Дія сірчаного газу на каштан кінський і дуб звичайний приводила до пригнічення біосинтезу білка у каштана та активації його у стійкого дуба. Показано, що під впливом емісії промислових підприємств у листі берези повислої та гледичії звичайної відбувалась активація гідролітичних ферментів, яка могла бути наслідком руйнування клітин у рослин [9]. В умовах промплощадок коксохімічних підприємств виявлено пошкодження листя клена гостролистого некрозом (від 30 до 40 %). Під впливом важких металів відбувалось інгібування синтезу хлорофілу, яке часто візуально виражалось у вигляді хлорозу [14].

На територіях, які зазнають впливу емісій промислових підприємств, важливо використовувати породи, перспективні для створення у степу штучного лісу [2]. Вони повинні бути стійкі до того чи іншого типу інгредієнтів промислових викидів і мати високий репродуктивний потенціал, що необхідно для формування стійких і тривало існуючих екосистем. Показники плодоношення деревних рослин можна використовувати у моніторингу забруднення і стану деревних фітоценозів захисних зон підприємств важкої металургії [4].

Насіння містить різну кількість поживних речовин у формі вуглеводів, білків і жирів. Характерною особливістю зрілого насіння каштана кінського звичайного було те, що по завершенні дозрівання в них не формувались білкові тіла і містилась незначна кількість запасних ліпідів, які розміщувались уздовж плазмалеми. Методом тонкошарової хроматографії в ліпідній фракції зародкових осей зрілого насіння *Aesculus hippocastanum* виявлено значні кількості вільних поліненасичених жирних кислот –

лінолевої та полілінолевої (R_f 0,49). Встановлено наявність двох речовин R_f 0,93 R_f 0,82, що поглинали ультрафіолет. Можна припустити, що це ефіри окиснених похідних поліненасичених жирних кислот [1].

У зав'язях каштана звичайного (І, контроль) і з морфологічними змінами плодів (ІІ, порожня шкірка) визначали вміст гормонів і поживних речовин через 5–105 діб після цвітіння. Вміст відновних цукрів, крохмалю, білка, амінокислот у зав'язях (І) підвищувався та тримався на високому рівні в указаний період, а у ІІ варіанті – знижувався та зберігався на низькому рівні. Вважають, що аномальний розвиток плодів у ІІ варіанті пов'язаний із зазначеними змінами вмісту та співвідношення фітогормонів і вмісту поживних речовин. Під впливом важких металів відбуваються структурні зміни біомембран рослин [16]. Дія кадмію викликала різкі зміни ліпідного складу мембран, де в усіх класах ліпідів знайдено підвищення кількості пальмітинової кислоти, а вміст лінолевої та ліноленової кислот був зменшений [12]. Наслідком цього могли бути зміни проникності біомембран, що поряд з інгібуванням мембранних ферментів, можливо, викликало зміни іонного балансу в цитоплазмі. Кадмій і свинець викликали зміни ліпідного складу мембран тилакоїдів [13; 15], а також розширення тилакоїдних мембран, що, на думку деяких авторів, є результатом безпосереднього впливу кадмію на розвиток пластид [14].

Рослини використовують різні механізми для адаптації в умовах антропогенного навантаження за дії полютантів, які необхідно досліджувати, щоб зменшити рівень порушень у рослинному організмі, а саме у деревних культур.

Мета роботи – оцінити вміст і склад ліпідів, вільних жирних кислот у насінні клена гостролистого, каштана кінського та дуба звичайного з різних промплощадок і автомагістралей Дніпропетровська для з'ясування впливу техногенного забруднення на стан деревних рослин.

Матеріал і методи досліджень

Досліджували вплив техногенного навантаження у Дніпропетровському регіоні (2009 р.) на фізіолого-біохімічні показники ліпідного обміну у насінні гіркого каштана звичайного, клена гостролистого та дуба звичайного; проведено моніторинг цих показників деревних рослин із промислових зон і автомагістралей м. Дніпропетровськ.

Виділення сумарних ліпідів проводили за модифікованою методикою Блайя – Дайєра [8]. Тонкошарову хроматографію загальних ліпідів, їх поділ на основні фракції з кількісним денситометруванням проводили за [5; 7]. Компонентний склад вільних жирних кислот визначали методом газорідної хроматографії на хроматографі «Хром-5» (Чехія) за [7]. Одержані експериментальні дані статистично оброблені за [6], біологічні дослідження та біохімічні аналізи проводили у триразовій повторності, у таблицях наведені середні дані.

Результати та їх обговорення

Ліпіди відіграють важливу роль у рослинному організмі, виконують запасні та захисні функції, ферменти ліпідного обміну ліпази, які розщеплюють жири на вільні жирні кислоти та тригліцериди, сприяють накопиченню вільних жирних кислот, склад яких змінюється під впливом стресових факторів. Тому вивчення вмісту та фракційного складу ліпідів, а також компонентного складу вільних жирних кислот у насінні деревних культур із різних ділянок техногенного навантаження є актуальним і необхідним у наш час. У насінні гіркого каштана звичайного виявлено підвищення вмісту загальних ліпідів на деяких ділянках (парк ім. Гагаріна, парк ім. Шевченка, район

річкового порту), тоді як у насінні клена гостролистого збільшення вмісту загальних ліпідів спостерігалось і поблизу заводів (металургійний завод ім. Леніна, ОАО “Дніпрошина”, парк ім. Шевченка). У насінні дуба звичайного виявлено підвищення вмісту загальних ліпідів (до 11 %) на території ОАО “Дніпрошина”. Зареєстровано зниження вмісту загальних ліпідів у насінні гіркогоаштана звичайного та клена гостролистого на ділянках антропогенного навантаження поблизу промислових підприємств (завод пресів, завод ім. Карла Лібкнехта) та перехрестя доріг (від 7 до 29 %) (табл. 1).

Таблиця 1

Вміст загальних ліпідів у насінні гіркогоаштана звичайного, клена гостролистого та дуба звичайного, зібраному на промислових ділянках Дніпропетровського регіону

Зразок, район відбору	Вміст загальних ліпідів, %	
	відношення до наважки	відношення до контролю
Насіння гіркогоаштана звичайного:		
– ботанічний сад, контроль	7,0*	100
– парк ім. Гагаріна	9,0	129
– парк ім. Шевченка	8,0	114
– перехрестя доріг	6,0	86
– проспект ім. Карла Маркса	5,0	71
– район ЦУМу	6,5	93
– район річкового порту	7,0	100
– завод пресів	6,5	93
– завод ім. Карла Лібкнехта	6,0	86
– завод ім. Леніна	5,5	79
– ОАО “Дніпрошина”	6,0	86
Насіння клена гостролистого:		
– ботанічний сад, контроль	14,5	100
– парк ім. Гагаріна	11,5	79
– парк ім. Шевченка	16,0	110
– перехрестя доріг	13,5	93
– проспект ім. Карла Маркса	13,0	90
– район річкового порту	10,5	72
– завод пресів	14,5	100
– завод Леніна	18,0	124
– ОАО “Дніпрошина”	16,0	110
Насіння дуба звичайного:		
– ботанічний сад, контроль	4,5	100
– парк ім. Шевченка	4,5	100
– ОАО “Дніпрошина”	5,0	111
– м. Синельникове	4,5	100

Знайдене збільшення вмісту ліпідів у насінні досліджуваних деревних рослин на забруднених ділянках можна розглядати як адаптивну реакцію рослин на дію техногенного забруднення навколишнього середовища.

При вивченні фракційного складу загальних ліпідів виявлено редукцію вмісту вільних жирних кислот у насінні трьох досліджуваних рослин; зниження вмісту фосфоліпідів у відібраних зразках насіння клена гостролистого та гіркогоаштана звичайного з різних ділянок техногенного забруднення. Фосфоліпіди – одні з основних компонентів біомембран клітин рослинних організмів, тому зменшення їх вмісту може свідчити про пошкодження біомембран деревних рослин за дії стресових факторів. Крім цього, у насінні клена гостролистого та гіркогоаштана звичайного відмічалось підвищення вмісту ефірів стеринів і фракції стеринів, тоді як у насінні дуба звичайного вміст стеринів дещо знижувався (табл. 2).

Таблиця 2

**Компонентний склад загальних ліпідів у насінні гіркокаштана звичайного, клена
гостролистого та дуба звичайного, зібраному на промислових ділянках м. Дніпропетровськ**

Зразок, район відбору	Вміст фракцій загальних ліпідів, %					
	ФЛ	ДГ	С	ВЖК	ТГ	ЕС
Насіння гіркокаштана звичайного:						
– ботанічний сад, контроль	19,93	16,15	15,46	16,16	16,84	15,46
– парк ім. Гагаріна	19,08	18,75	18,09	15,79	16,12	12,17
– парк ім. Шевченка	17,05	15,91	16,29	17,42	17,80	15,53
– перехрестя доріг	17,85	16,48	16,11	17,23	16,48	15,85
– проспект ім. Карла Маркса	17,42	17,81	17,42	15,90	16,29	15,16
– район ЦУМу	18,92	17,76	16,60	15,83	15,06	15,83
– район річкового порту	20,15	17,45	17,44	15,12	15,50	14,34
– завод пресів	19,05	17,46	16,67	16,27	15,08	15,47
– завод ім. Карла Лібкнехта	17,79	17,39	16,60	15,81	16,20	16,21
– завод ім. Леніна	19,12	17,13	16,33	15,94	15,94	15,54
– ОАО «Дніпрошина»	19,84	17,91	16,73	15,95	15,17	14,40
Насіння клена гостролистого:						
– ботанічний сад, контроль	20,10	16,97	17,43	16,97	15,14	13,39
– парк ім. Гагаріна	19,45	18,18	17,72	17,27	14,09	13,29
– парк ім. Шевченка	19,48	18,57	17,61	16,67	14,76	12,91
– перехрестя доріг	19,09	18,18	17,23	16,27	14,83	14,40
– проспект ім. Карла Маркса	20,21	17,68	17,17	16,16	14,65	14,13
– район річкового порту	19,70	18,69	18,18	15,66	14,14	13,63
– завод пресів	20,98	18,32	15,71	16,25	14,66	14,08
– завод ім. Леніна	19,50	17,00	17,50	16,00	15,00	15,00
– ОАО «Дніпрошина»	19,87	17,48	16,02	16,50	15,05	15,08
Насіння дуба звичайного:						
– ботанічний сад, контроль	16,47	17,10	18,41	19,07	15,79	13,16
– парк ім. Шевченка	17,26	16,61	18,32	18,66	15,93	13,22
– ОАО «Дніпрошина»	17,59	17,26	18,24	17,59	16,62	12,70
– м. Синельникове	18,03	17,71	18,03	17,38	15,41	13,44

Примітка: ФЛ – фосфоліпіди, ДГ – дигліцериди, С – стерини, ВЖК – вільні жирні кислоти, ТГ – тригліцериди, ЕС – ефіри стеринів.

За складом вільних жирних кислот відмічено зростання вмісту олеїнової кислоти $C_{18:1}$ у насінні всіх трьох деревних культур із більшості промислових ділянок. У насінні гіркокаштана звичайного виявлено підвищення вмісту $C_{18:1}$ (на 5–11 %: завод ім. Карла Лібкнехта, завод ім. Леніна, ОАО «Дніпрошина», парк ім. Гагаріна), тоді як у насінні клена гостролистого збільшення вмісту $C_{18:1}$ спостерігалось (на 2–7 %) на території заводу пресів та заводу ім. Леніна і зменшення на 7 % поблизу ОАО «Дніпрошина». У насінні дуба звичайного підвищення вмісту $C_{18:1}$ (на 11–17 %) на ділянках ОАО «Дніпрошина» та м. Синельникове. Вміст лінолевої та ліноленової кислот зменшувався в усіх деревних культурах (на 1–16 %) (завод ім. Леніна, завод ім. Карла Лібкнехта, завод пресів, ОАО «Дніпрошина», парк ім. Гагаріна, м. Синельникове), за винятком насіння дуба звичайного з ділянки парку ім. Шевченка, де виявлено підвищення вмісту цих ненасичених жирних кислот (табл. 3). Підвищення сумарного рівня ненасичених жирних кислот свідчило про адаптивні процеси у різних деревних культур до дії техногенного пресу.

Зменшення вмісту загальних ліпідів, стеринів і фосфоліпідів під впливом техногенного пресу може свідчити про пошкодження захисних функцій деревних рослин на

рівні організму та на мембранному рівні з промислово-забруднених ділянок м. Дніпропетровськ.

Таблиця 3

Компонентний склад вільних жирних кислот у насінні гіркогоаштана звичайного, клена гостролистого та дуба звичайного, зібраному на промислових ділянках Дніпропетровського регіону

Зразок, район відбору	Вміст вільних жирних кислот, %										
	C _{12:0} – C _{15:0}	C _{16:1}	C _{16:0}	C _{17:0}	C _{18:1}	C _{18:0}	C _{18:2,3}	C _{19:0} – C _{25:0}	Σ _{ненас.}	Σ _{нас.}	K _{не- нас.}
Насіння гіркокаштана:											
– ботанічний сад, контроль	0,84	0,08	8,74	1,35	51,35	4,72	21,30	11,62	72,73	27,27	2,67
– парк ім. Гагаріна	0,32	0,04	7,91	0,14	62,60	5,09	13,30	9,15	75,94	24,06	3,16
– завод пресів	0,69	0,04	16,06	1,97	47,51	5,16	18,68	7,28	66,23	33,77	1,96
– завод ім. Карла Лібкнехта	0,18	0,04	8,55	0,24	63,59	4,75	7,92	11,98	71,55	28,45	2,51
– завод ім. Леніна	0,43	0,03	8,62	0,46	59,18	6,91	9,20	13,79	68,41	31,59	2,17
– ОАО “Дніпрошина”	0,36	0,01	8,95	0,73	57,81	6,90	14,24	8,97	72,06	27,94	2,58
Насіння клена гостролистого:											
– ботанічний сад, контроль	0,07	0,01	7,51	0,80	45,91	3,20	22,83	16,32	68,75	31,25	2,2
– парк ім. Гагаріна	0,04	0,01	7,55	0,56	45,47	3,65	22,17	17,28	67,65	32,35	2,1
– завод пресів	0,07	0,01	7,41	0,44	47,63	4,12	16,46	19,21	64,10	35,90	1,8
– завод ім. Леніна	0,07	0,01	8,80	0,58	52,85	2,88	14,14	17,46	67,0	33,0	2,0
– ОАО “Дніпрошина”	1,20	0,01	15,91	2,88	38,74	16,35	12,81	9,04	51,56	48,44	1,1
Насіння дуба звичайного:											
– ботанічний сад, контроль	0,12	0,01	12,35	1,85	49,26	4,63	27,41	4,28	76,68	23,32	3,3
– парк ім. Шевченка	0,17	0,01	15,68	4,02	31,07	1,76	43,40	3,78	74,48	25,52	2,9
– ОАО “Дніпрошина”	0,26	0,01	16,04	1,29	66,93	1,96	11,05	2,42	77,99	22,01	3,5
– м. Синельникове	0,10	0,01	15,27	3,00	61,70	2,57	15,78	1,55	77,49	22,51	3,4

Зниження рівня вільних жирних кислот за дії техногенного навантаження може свідчити також про прискорення реакцій перекисного окиснення ліпідів у процесах адаптації рослин до забруднення навколишнього середовища в умовах тенденції потепління клімату.

Висновки

Виявлено підвищення вмісту загальних ліпідів у насінні гіркогоаштана звичайного з ділянок парку ім. Гагаріна, парку ім. Шевченка та зниження у забруднених зонах поблизу заводів (завод пресів, завод ім. Леніна, завод ім. Карла Лібкнехта, ОАО “Дніпрошина”) та автомагістралей. У насінні клена гостролистого відмічене зменшення показників вмісту сумарних ліпідів майже на всіх техногенно-забруднених ділянках, проте поблизу заводів (металургійний завод ім. Леніна, ОАО “Дніпрошина” та парк ім. Шевченка) спостерігалось його збільшення. У насінні дуба звичайного виявлене підвищення вмісту загальних ліпідів на території ОАО “Дніпрошина”.

Відмічено редукцію вмісту вільних жирних кислот у насінні трьох досліджуваних рослин, зниження вмісту фосфоліпідів у відібраних зразках насіння клена гостролистого та гіркогоаштана звичайного та підвищення їх у насінні дуба звичайного з різних ділянок техногенного забруднення.

При дослідженні компонентного складу вільних жирних кислот виявлено зниження коефіцієнта ненасиченості жирних кислот (сума ненасичених / сума насичених) у насінні гіркогоаштана звичайного та клена гостролистого, але підвищення цього коефіцієнта у насінні дуба звичайного.

Виявлено зміни вмісту сумарних ліпідів, їх фракційного складу та компонентного складу вільних жирних кислот у насінні гіркокаштана звичайного, клена гостролистого та дуба звичайного з різних ділянок техногенного забруднення Дніпропетровського регіону, що свідчать про адаптивні процеси в усіх видах деревних рослин до промислового навантаження та можуть бути використані для оцінки стану дерев на забруднених територіях. За цими показниками дуб звичайний – найстійкіша, а клен – найменш стійка і найчутливіша до техногенного забруднення культура.

Бібліографічні посилання

1. **Бабенко Л. М.** Структурно-функціональні особливості проростаючого насіння *Aesculus hippocastanum* L. / Л. М. Бабенко, Г. Г. Мартин, Л. І. Мусатенко // Доповіді НАН України. – 2002. – № 6. – С. 163–166.
2. **Безсонова В. П.** Насіннева продуктивність деревних рослин в умовах забруднення довкілля хлором та його сполуками / В. П. Безсонова, С. О. Яковлева-Носар // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т. 64, № 1. – С. 115–121.
3. **Бессонова В. П.** Цитофизиологические эффекты воздействия тяжелых металлов на рост и развитие растений. – Запорожье : ЗГУ, 1999. – 380 с.
4. **Бессонова В. П.** Влияние загрязнения природной среды на плодоношение древесных растений / В. П. Бессонова, Т. И. Юсипова // Лесн. хоз-во. – 1998. – С. 39–40.
5. **Вплив гербіцидного фону на загальний ліпідний склад та фосfolіпіди в зерні кукурудзи гібриду Дніпровський 284** / Л. Ф. Заморуєва, В. М. Глибока, І. О. Філонік, О. М. Вінниченко // Вісник Дніпропетр. ун-ту, Біологія. Екологія. – 2002. – Вип. 10, т. 1. – С. 194–197.
6. **Доспехов Б. А.** Методика полевого опыта. – М. : Агрохимиздат, 1985. – 351 с.
7. **Жирные кислоты** поверхностных липидов зерна кукурузы обычных и высоколизиновых форм / А. Н. Винниченко, Н. И. Штеменко, Л. Ф. Заморуева и др. // Химия природных соединений. – 1990. – № 3. – С. 262–264.
8. **Кейтс М.** Техника липидологии. – М. : Мир, 1975. – 320 с.
9. **Коршиков И. И.** Адаптация растений к условиям техногенно загрязненной среды. – К. : Наукова думка, 1996. – 238 с.
10. **Коршиков И. И.** Взаимодействие растений с техногенно загрязненной средой. – К. : Наукова думка, 1995. – 190 с.
11. **Коршиков И. И.** Популяционно-генетические проблемы дендро-техногенной интродукции / И. И. Коршиков, Н. С. Терлыга, С. А. Бычков. – Донецк : Лебедь, 2002. – 326 с.
12. **Cadmium and copper-induced changes in tomato membrane lipids** / O. Ouairiti, N. Boussama, M. Zarrouk et al. // Phytochemistry. – 1997. – Vol. 45. – P. 1343–1350.
13. **Effect of lead on the lipid metabolism in spinach leaves and thylakoid membranes** / K. L. Stefanov, S. D. Pandev, K. A. Seizova et al. // Biol. Plant. – 1995. – Vol. 37. – P. 251–256.
14. **Ernst W. H. O.** Effects of heavy metals in plants at the cellular and organismic level // Ecotoxicology. Ecological fundamentals, chemical exposure and biological effects / Eds. G. Schuurman, B. Markert. – Heidelberg : Wiley and Sons Inc., 1999. – P. 587–620.
15. **Malik D.** Lipid composition of thylakoid membranes of cadmium treated wheat seedlings / D. Malik, I. S. Sheoran, R. Singh // Indian J. Biochem. Biophys. – 1992. – Vol. 29. – P. 350–354.
16. **Mehard A. A.** The role of plasmalemma in metal tolerance in angiosperms // Physiol. Plant. – 1993. – Vol. 88. – P. 191–198.

Надійшла до редколегії 30.09.2010

УДК 577.115.3:591.13

В. В. Цюпко

Інститут тваринництва УААН

СКЛАД МОЛОЧНОГО ЖИРУ КОРІВ У РІЗНІ СТРОКИ ПІСЛЯ ОТЕЛЕННЯ

Проаналізовано експериментальні дані щодо вмісту основних жирних кислот у молоці корів залежно від стадії лактації. Показано, що стадія лактації більше впливає на вміст біологічно цінних ненасичених міристолеїнової, лінолевої та ліноленової кислот. Інша частина жирних кислот має порівняно сталу конфігурацію.

В. В. Цюпко

Інститут животноводства УААН

СОСТАВ МОЛОЧНОГО ЖИРА КОРОВ В РАЗНЫЕ СРОКИ ПОСЛЕ ОТЕЛА

Проанализирован жирнокислотный состав молока коров в зависимости от стадии лактации. Показано, что влиянию стадии лактации более подвержены биологически ценные ненасыщенные жирные кислоты: миристолеиновая, линолевая и линоленовая. Остальная часть кислот в разные сроки после отела имеет относительно постоянную конфигурацию.

V. V. Tsyupko

Institute of Animal Husbandry, UAAS

COMPOSITION OF COWS' BUTTERFAT IN DIFFERENT TERMS AFTER CALVING

Influence of the lactation stage on cow milk's fatty acids composition has been studied. The lactation stage has influence on the content of biologically valuable unsaturated myristoleic, linoleic and linolenic acids. Other fatty acids are relatively stable.

Вступ

У сучасних умовах все підвищуються вимоги не тільки до рівня продуктивності молочного стада, а і до вмісту в молоці основних компонентів (жиру, білка та лактози). Передусім це пов'язано з направленістю використання молока як сировини. При виготовленні вершків або вершкового масла необхідне молоко з високим умістом жиру. Для виготовлення сиру бажаним є високий вміст білка, а для виготовлення кисломолочних продуктів необхідний високий рівень лактози, що забезпечує в результаті процесу бродіння достатній рівень молочної кислоти в кінцевому продукті.

Крім даних щодо складу та співвідношення жиру, білка та лактози молока, все більша увага приділяється жирнокислотному складу молочного жиру, особливо вмісту життєво необхідних, есенціальних жирних кислот, що визначають дієтичні властивості молока. Основна маса ліпідів молока представлена тригліцеридами жирних кислот.

Актуальність вивчення складу молочного жиру пов'язана, головним чином, із суттєвим впливом вмісту та співвідношення жирних кислот на технологічні якості молока як сировини та його дієтичні властивості. У наш час проводиться багато дискусій щодо впливу жирнокислотного складу на стан серцево-судинної системи та захворювань серця, на виникнення та хід онкологічних захворювань людини. Встановлено, що поліненасичені жирні кислоти (ПНЖК) попереджують розвиток серцево-судинних розладів шляхом впливу на мембрани клітин [6]. З іншого боку, деякі ненасичені жирні кислоти попереджують розвиток діабету. У зв'язку з актуальністю даної проблеми ведуться пошуки шляхів отримання бажаного жирнокислотного складу молока шляхом корекції раціонів [2; 3; 5]. Встановлено, що кон'югована лінолева кислота гальмує канцерогенез [4]. Також велике значення має з'ясування взаємозв'язку між окремими компонентами молока, що дозволяє оцінювати направленість і взаємозалежність процесів синтезу [1].

У молочному жирі виявлені жирні кислоти, що належать до різноманітних гомологічних рядів: насичені та ненасичені (різною мірою). Більшість із них представлена в малих кількостях, і лише концентрація 15–16 кислот перевищує 0,6–1,0 % за масою. У цілому молочний жир за різноманітністю жирних кислот і тригліцеридів значно переважає всі відомі жири тваринного походження та рослинні олії.

На жирнокислотний склад молока впливають різні чинники, такі як рівень годівлі, структура та склад раціону, метаболізм шлунково-кишкового тракту тварин тощо. Слід визначити, що далеко не все відомо про вміст і співвідношення окремих жирних кислот молока корів, їх зв'язок з основними компонентами молока, вплив на його дієтичні якості. Тому мета цього дослідження – визначити жирнокислотний склад молока залежно від стадії лактації.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проводили на коровах ДП «Кутузівка» Харківського району Харківської області. Відібрано тварин із середнім добовим надоем 15–28 кг молока. Порода корів – українська чорно-ряба. Досліди проведено при зимовому типі годівлі тварин. Молоко відбирали під час контрольного доїння. Аналізи були проведені в лабораторії екологічного моніторингу та якості продуктів тваринного походження Інституту тваринництва УААН. Вміст жиру, білка та лактози визначали на приладі «Бентлі», а жирнокислотний склад – методом газорідинної хроматографії на хроматографі «Хром-5» з полум'яно-іонізаційним детектором.

Результати та їх обговорення

Відібране молоко поділили на три групи (залежно від стадії лактації тварин). За даними, отриманими хроматографічно, визначали та розраховували співвідношення жирних кислот: каприлової ($C_{8:0}$), капринової ($C_{10:0}$), капринолеїнової ($C_{10:1}$), лауринової ($C_{12:0}$), лауролеїнової ($C_{12:1}$), міристинової ($C_{14:0}$), міристолеїнової ($C_{14:1}$), пальмитинової ($C_{16:0}$), пальмитолеїнової ($C_{16:1}$), стеаринової ($C_{18:0}$), олеїнової ($C_{18:1}$), лінолевої ($C_{18:2}$), ліноленої ($C_{18:3}$). У таблиці 1 наведено вміст жирних кислот, відсоток жиру, білка, лактози та сухої речовини молока корів залежно від стадії лактації.

До першої групи віднесено 5 зразків молока корів, що перебували на першій стадії лактації (у середньому 84 доби), до другої – 37 зразків корів другої стадії лактації (у середньому 122 доби), до третьої групи – 19 зразків молока корів третьої стадії лактації (у середньому 170 діб). Показники вмісту жиру, білка, лактози, сирої речовини та надою за одне доїння за групами не мають достовірних відмінностей.

Таблиця 1

Вміст жирних кислот молока корів залежно від стадії лактації

Показники	I група (n = 5)	II група (n = 37)	III група (n = 19)
Днів після отелення	84 ± 4,53	122 ± 3,00	170 ± 9,81
Середньодобовий надій, кг	18,10 ± 1,63	16,5 ± 0,94	17,5 ± 1,03
Вміст жиру, %	3,96 ± 0,15	4,41 ± 0,37	3,41 ± 0,28
Вміст білка, %	3,35 ± 0,20	3,31 ± 0,11	3,31 ± 0,06
Вміст лактози, %	4,86 ± 0,18	4,80 ± 0,04	4,89 ± 0,06
Вміст жирних кислот			
C _{8:0}	0,82 ± 0,06	2,46 ± 0,58**	1,09 ± 0,57
C _{10:0}	4,53 ± 0,90	4,88 ± 0,48	5,49 ± 0,82
C _{10:1}	0,04 ± 0,03	0,52 ± 0,16	не ідентифіковано
C _{12:0}	4,81 ± 0,80	4,13 ± 0,43	3,95 ± 0,53
C _{12:1}	не ідентифіковано	1,33 ± 0,41	2,43 ± 0,90
C _{14:0}	9,78 ± 0,92	10,72 ± 0,76	9,19 ± 1,11
C _{14:1}	1,22 ± 0,33	4,50 ± 0,78*	5,94 ± 1,20*
C _{16:0}	36,81 ± 2,85	32,96 ± 2,01	31,67 ± 3,50
C _{16:1}	не ідентифіковано	не ідентифіковано	0,73 ± 0,49
C _{18:0}	11,37 ± 1,42	10,39 ± 1,44	12,87 ± 3,18
C _{18:1}	26,86 ± 0,99	22,72 ± 1,48	20,31 ± 2,60
C _{18:2}	3,11 ± 0,57	5,98 ± 1,24*	6,04 ± 1,31**
C _{18:3}	0,99 ± 0,45	1,88 ± 0,33**	1,87 ± 0,51**

Примітки: * – $p < 0,05$ – порівняно з першою групою, ** – $p < 0,01$.

Отримані дані показують, що існує достовірна різниця за вмістом деяких жирних кислот залежно від стадії лактації. Вміст C_{8:0} суттєво вищий у молоці корів II та III груп порівняно з I, а саме, у II – на 66 % ($p < 0,01$), у III – на 25 % (різниця на рівні тенденції). Суттєва різниця встановлена за концентрацією міристолеїнової кислоти (C_{14:1}). Вона нижча на 73 % у першу стадію лактації порівняно з другою, та на 80 % порівняно з третьою стадією ($p < 0,001$).

Для молочного жиру властивий досить високий (порівняно з іншими жирами) вміст поліненасичених довголанцюгових жирних кислот (лінолевої C_{18:2} та ліноленової C_{18:3}), які не синтезуються в організмі людини та тварини. У таблиці показано, що вміст лінолевої кислоти C_{18:2} у другу стадію лактації вищий на 48 % ($p < 0,01$), ніж у першу; у третю стадію лактації – на 49 % ($p < 0,05$) вищий порівняно з першою. Таку ж закономірність виявлено стосовно вмісту ліноленової кислоти C_{18:3}: як у другу, так і в третю стадії її концентрація була на 47 % ($p < 0,05$) вищою, ніж у першу.

Незалежно від стадії лактації основна частка жирних кислот (до 80 %) представлена чотирма кислотами: C_{14:0} – 10, C_{16:0} – 34, C_{18:0} – 11, C_{18:1} – 24 %.

Кореляційним аналізом встановлено позитивний зв'язок жирної кислоти C_{14:0} з C_{16:0} ($r = 0,46$) і C_{18:0} ($r = 0,48$), і негативний із C_{18:1} ($r = -0,65$). Між кислотами C_{16:0} і C_{18:0} зв'язок негативний ($r = -0,67$). Кореляційний зв'язок жирних кислот із надосм недостовірний на даному інтервалі молочної продуктивності.

Вивчення кореляційних зв'язків між основними компонентами молока корів ДП «Кутузівка» показало, що між надосм і вмістом жиру значимий негативний зв'язок ($r = -0,29$). У дослідях на коровах фізіологічного двору встановлено існування позитивного зв'язку між вмістом жиру та білка в молоці ($r = 0,51$).

Таким чином, у дослідях на коровах фізіологічного двору та ДП «Кутузівка» встановлено, що незалежно від стадії лактації основна частка жирних кислот (до 80 %) представлена чотирма кислотами: C_{14:0} – 9–10, C_{16:0} – 34–39, C_{18:0} – 8–11, C_{18:1} – 24–26 %.

Доведено, що вміст лінолевої та ліноленової кислот, які визначають дієтичні властивості молока корів, вищий після 100 діб лактації.

Висновки

1. Кількість лінолевої кислоти $C_{18:2}$ на 48 % ($p < 0,01$) вища в другу стадію, та на 49 % ($p < 0,05$) – у третю стадію лактації порівняно з першою.
2. Кількість ліноленової кислоти $C_{18:3}$ на 47 % ($p < 0,05$) вища в другу та третю стадію лактації порівняно з першою.
3. Порівняно з першою стадією лактації у складі жирних кислот відмічено достовірну різницю за вмістом каприлової кислоти $C_{8:0}$ (він вищий у другу стадію на 66 %, $p < 0,01$). На рівні тенденції у третій стадії її концентрація була вищою на 25 %.
4. Суттєва різниця встановлена за концентрацією міристолеїнової кислоти $C_{14:1}$. Вона на 73 % нижча у першу стадію лактації порівняно з другою, та на 80 % порівняно з третьою стадією.
5. Незалежно від стадії лактації основна частка жирних кислот (до 80 %) представлена чотирма кислотами: міристиною $C_{14:0}$ – 9–10 %, пальмитиновою $C_{16:0}$ – 34–39 %, стеариною $C_{18:0}$ – 8–11 %, олеїною $C_{18:1}$ – 24–26 %.

Бібліографічні посилання

1. **Вудмаска І. В.** Метаболізм у рубці та його вплив на жирнокислотний склад ліпідів молока корів за різного вуглеводного і ліпідного складу раціону. Автореф. дис. ... д-ра с.-г. наук. – Львів : УААН, Інститут біології тварин, 2008. – 38 с.
2. **Мартин М. Т.** Молочна продуктивність і жирнокислотний склад ліпідів молока за використання у раціонах корів рослинно-олійних добавок / М. Т. Мартин, С. О. Вовк, С. Я. Павлович // Корми і кормовиробництво. – 2004. – Вип. 54. – С. 191–195.
3. **Мартин М. Т.** Жирнокислотний склад ліпідів плазми крові і молока при використанні у раціонах корів жирових добавок рослинного походження. Автореф. дис. ... канд. с.-г. наук. – Львів : УААН, Інститут біології тварин, 2006. – 18 с.
4. **Belury M. A.** Dietary conjugated linoleic acid in health: physiological effects and mechanisms of action // Annu. Rev. Nutr. – 2002. – Vol. 22. – P. 505–531.
5. **Composition** of fatty acid in cow's milk fat produced in the lowlands, mountaints and highlands of Switzerland using high-resolution gas chromatography / M. Collomb, U. Bitikofer, R. Sieber et al. // International Dairy Journal. – 2002. – Vol. 12, N 8. – P. 649–659.
6. **Okuyama H.** High n-6 to n-3 ratio of dietary fatty acids rather than serum cholesterol as a major risk factor for coronary heart disease // European Journal of Lipid Science and Technology. – 2001. – Vol. 103. – P. 418–422.

Надійшла до редколегії 12.09.2010

ЗМІСТ

Галінський О. О., Трушенко О. С., Галінський В. О., Севериновська О. В., Руденко А. І. Моторна діяльність шлунка та дванадцятипалої кишки за умов блокування <i>NO</i> -ергічної системи	3
Горіла М. В., Сергієнко Т. І., Кленіна І. В., Стадник О. М., Штеменко Н. І. Зміни мембранних білків еритроцитів при безкам'яному холециститі та хворобі Крона	9
Кірієнко С. М., Дідур О. О. Вплив рийної активності мікроамалій на ферментативну активність ґрунтів в умовах металургійного виробництва	14
Крисенко О. В., Скляр Т. В., Вінніков А. І., Сліпецька А. В., Куденко С. С. Мікробіологічні аспекти пробіотичних препаратів	19
Кушкевич І. В., Гнатуш С. О., Мутенко Г. В. Активність каталази та супероксиддисмутази бактерій <i>Desulfovibrio desulfuricans</i> Ya-11 за впливу солей важких металів	25
Мицик Л. П., Кузнецова О. В. Морфологічна інтегрованість вегетативних пагонів тонконога вузьколистого (<i>Poa angustifolia</i>)	34
Мороз К. О. Функціональна асиметрія нервової системи безхребетних на прикладі просторової орієнтації твердокрилих триби Tentyriini	39
Назаренко Н. Н., Лоза І. М. Анализ растительности колковых лесных экосистем Северной Степи Украины	46
Орлова Л. Д. Інтенсивність дихання лучних рослин Лівобережного Лісостепу України	54
Парпан В. І., Миленька М. М. Методологічні аспекти оцінки екологічного стану урбанізованих і техногенно змінених територій	61
Позинич І. С., Савицька А. Г. Особливості флори судинних і мохоподібних рослин ландшафтного заказника "Грофа" (Українські Карпати, масив Горгани)	69
Пономарьова О. А., Бессонова В. П. Аналіз відновлення крони у рослин <i>Tilia platyphyllos</i> та <i>T. cordata</i> після глибокого омолоджувального обрізування	76
Пушкар В. С. Життєві форми ендемічних видів жуків-турунів (Coleoptera, Carabidae) у лісових екосистемах Горган	81
Пушкар В. С., Парпан В. І. Структура угруповань турунів (Coleoptera, Carabidae) лісових екосистем Горган	87
Смірнова І. О., Домніч В. І., Нікольченко А. А. Вовк (<i>Canis lupus</i>) на території Кримського півострова	94
Столбунова В. Н. Зоопланктон оз. Яхробольское (Ярославская обл.)	101
Столбунова В. Н., Столбунов И. А. Зоопланктон как кормовой ресурс молоди рыб в прибрежном мелководье Рыбинского водохранилища	106
Філонік І. О., Заморуєва Л. Ф., Кисла А. А. Склад ліпідів у насінні гіркокаштана звичайного, клена гостролистого та дуба звичайного в умовах Дніпропетровського регіону	112
Цюпко В. В. Склад молочного жиру корів у різні строки після отелення	119
ЗМІСТ	123

**ВІСНИК ДНІПРОПЕТРОВСЬКОГО
УНІВЕРСИТЕТУ**

Біологія. Екологія

Заснований у 1993 р.

Випуск 18, том 2

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 25.11.10. Формат 70×108 ¹/₁₆. Папір друкарський. Друк плоский.
Ум. друк. арк. 10,85. Ум. фарбовідб. 10,86. Обл.-вид. арк. 11,0. Тираж 100 пр. Вид. № 1511.
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

УДК 57+574.581
ББК 28

*Друкується за рішенням вченої ради
Дніпропетровського національного університету ім. Олеса Гончара
згідно з планом видань на 2010 рік*

Приведены результаты научных исследований, посвященных актуальным проблемам экологии, зоологии, геоботаники, почвоведения, биохимии, микробиологии, физиологии человека и животных, физиологии растений, медицины. Раскрывается роль растений, животных, микроорганизмов в формировании нарушенных и естественных экосистем.

Для широкого круга научных сотрудников, преподавателей, аспирантов, студентов, работников здравоохранения.

Наведено результати наукових досліджень, присвячених актуальним проблемам екології, зоології, геоботаніки, ґрунтознавства, біохімії, мікробіології, фізіології людини та тварин, фізіології рослин, медицини. Розкривається роль рослин, тварин, мікроорганізмів у формуванні порушених і природних екосистем.

Для широкого кола науковців, викладачів, аспірантів, студентів, працівників охорони здоров'я.

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. Травлєєв**; 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**.