



УДК 591.5:631.4 (075)

Трофометаболическая активность дождевых червей (Lumbricidae) как зоогенный фактор поддержания устойчивости рекультивированных почв к загрязнению медью

Ю.Л. Кульбачко, О.А. Дидур, А.Е. Пахомов, И.М. Лоза

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепропетровск, Украина

Рассматриваются вопросы зоогенного формирования защитных возможностей почвы к действию повышенного содержания тяжелых металлов в условиях техногенеза. Исследованы особенности трофометаболической активности дождевых червей на участке лесной рекультивации Западного Донбасса с различными вариантами насыпных почвогрунтов. Доказано, что копролиты червей активно влияют на иммобилизационную способность почвогрунтов (в частности, на буферность к тяжелым металлам на примере меди), которая увеличивается для копролитов в ряду «безгумусный лессовидный суглинок – верхний гумусированный слой чернозема обыкновенного». Эффективность иммобилизации меди копролитами дождевых червей на участке с насыпкой из чернозема статистически достоверно больше, чем эффективность иммобилизации исходного почвогрунта. Проведенные исследования позволяют рассматривать трофометаболическую активность дождевых червей как зоогенный фактор, важный для ограничения движения избыточного количества химических элементов, поддержания устойчивости и повышения защитных свойств почвогрунтов к загрязнению медью. При этом возможно ускорение натурализации искусственного лесного эдафотопы на рекультивированных землях и возрастание его экологической ценности.

Ключевые слова: беспозвоночные; сапрофаги; лесная рекультивация; буферная способность; насыпные эдафотопы

Trophic-metabolic activity of earthworms (Lumbricidae) as a zoogenic factor of maintaining reclaimed soils' resistance to copper contamination

Y.L. Kulbachko, O.A. Didur, O.Y. Pakhomov, I.M. Loza

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

Soil contamination by heavy metals, first of all, influences biological and ecological conditions, and it is able to change the conservative soil features, such as humus content, aggregation, acidity and others, leading to partial or total diminishing of soil fertility and decrease in soil economic value. Zoogenic issues of soil protective capacity formation in conditions of heavy metal content rise under technogenesis have been studied. The article discusses the features of earthworm trophic-metabolic activity in the afforested remediated site (Western Donbass, Ukraine) with different options of mixed soil bulk. Western Donbass is the large center of coal mining located in South-Western part of Ukraine. High rates of technical development in this region lead to surface subsidence, rising and outbreak of high-mineralized groundwater, and formation of dump pits of mine wastes. Remediated area is represented by the basement of mine wastes covered by 5 options of artificial mixed soil with different depth of horizons. The following tree species were planted on top of artificial soil: *Acer platanoides* L., *Robinia pseudoacacia* L., and *Juniperus virginiana* L. The main practical tasks were to define on the quantitative basis the buffer capacity of artificial mixed soil and earthworm excreta in relation to copper contamination and to compare its immobilization capacity in conditions of artificial forest plants in the territory of Western Donbass. It was proved that earthworm excreta had a great influence on soil immobilization capacity (particularly, on soil buffering to copper) which increased for excreta in the following range: humus-free loess loam – top humus layer of ordinary chernozem. Immobilization efficiency of copper by earthworm excreta from ordinary chernozem bulk compared with baseline (ordinary chernozem) was significantly higher. It should be noted that trophic-metabolic activity of earthworms plays very important role as a zoogenic factor which restricts movement of excess chemicals, maintains

stability and increases resistance to soil contamination, in particular, with copper. Besides, it is possible to accelerate the artificial forest edaphotop naturalization on reclaimed land, and to increase its ecological value.

Keywords: invertebrates; saprophages; forest remediation; buffer capacity; bulk soil

Введение

Медь наряду с такими микроэлементами как цинк, молибден, кадмий и свинец является одним из основных антропогенных загрязнителей среды (Pokarzhevskiy, 1985; Safonov, 2005). При изучении техногенного загрязнения окружающей среды встает вопрос о защитных возможностях почвы к действию повышенных концентраций тяжелых металлов. Чем выше защитные свойства почвы, тем большее количество тяжелых металлов она в состоянии переводить в малодоступные для корней растений и слабомигрирующие соединения. В результате ограничивается движение избыточного количества химических элементов по пищевым цепям и в сопредельные среды экосистемы (Pampura et al., 1993; Ilyin, 1995; Cooke and Johnson, 2002). Загрязнение почвы тяжелыми металлами влияет в первую очередь на ее биологическое и экологическое состояние, способно изменять ее консервативные признаки, такие как гумусное состояние, структуру, кислотность и другие характеристики, что приводит к частичной, а в некоторых случаях и к полной утрате почвой плодородия и снижению ее экономической ценности (Frank, 1976; Andersson, 1977; Branulou, 1984; Orlov, 1994; Motuzova and Bezuglova, 2007).

Способность животных оказывать влияние на различные свойства почв, а в некоторых случаях их оптимизирующее действие, отражено в работах многих исследователей (Kul'bachko et al., 2007; Loranger-Merciris et al., 2008; Pakhomov et al., 2009; Fonte et al., 2010; Bulakhov et al., 2003; Bulakhov and Pakhomov, 2011; Pecharová et al., 2011; Zicsi et al., 2011; Didur et al., 2013). Среди биоты важную роль в создании механизмов устойчивости эдафотопов лесных биогеоценозов играет почвенная мезофауна, в частности, представители ее сапротрофного комплекса – дождевые черви, энхитреиды, двупарноногие многоножки, мокрицы (Brygadyrenko, 2006; Bottinelli et al., 2010; Kul'bachko et al., 2011). Этих животных в последнее время называют «экосистемными инженерами» – организмами, способными посредством своей активности оказывать влияние на среду обитания и почвенные сообщества биоты, а также способными вызывать сукцессии экосистем (Lavelle et al., 2006; Bernard et al., 2009; Eisenhauer, 2010; Gutiérrez-López et al., 2010; Jouquet et al., 2014). Оценка степени их воздействия на среду, в частности, влияния трофометаболической активности дождевых червей на буферные свойства рекультивированных почв по отношению к тяжелым металлам, представляет научный и практический интерес.

Цель работы – выявить влияние трофометаболической активности дождевых червей (Lumbricidae) на поддержание устойчивости насыпных почвогрунтов участков лесной рекультивации к загрязнению тяжелыми металлами на примере меди. Для достижения поставленной цели решались следующие практические задачи: (1) количественно определить буферную емкость искусственных почвогрунтов и копролитов дождевых червей по отношению к загрязнению медью, (2) сравнить им-

мобилизационную способность копролитов червей и рекультивированных в искусственных лесных насаждениях на территории Западного Донбасса.

Материал и методы исследований

Материал отобран на участке лесной рекультивации № 1 на территории Западного Донбасса (Днепропетровская область, Павлоградский район). Западный Донбасс представляет собой крупный центр по добыче каменного угля, расположенный в юго-восточной части Украины. Высокие темпы промышленного освоения этого региона связаны с просадками территории, подъемом и выходом на дневную поверхность высокоминерализованных грунтовых вод, а также с образованием отвалов из шахтных пород. Экспериментально-производственный участок лесной рекультивации расположен на территории шахты «Павлоградская». На техническом этапе рекультивации поверх фундамента из шахтных пород создано пять вариантов искусственных эдафотопов с различной мощностью рекультивационного слоя. На биологическом этапе рекультивации были высажены древесные и кустарниковые породы, в частности, клен остролистный (*Acer platanoides* L.), робиния псевдоакация (*Robinia pseudoacacia* L.), можжевельник виргинский (*Juniperus virginiana* L.) и другие. Описание вариантов насыпных эдафотопов участка приводится ниже по литературным источникам (Tsvetkova, 1992; Zverkovskiy, 2002) и самостоятельным уточнениям.

Вариант I. Шахтная порода. В процессе многолетнего эксперимента установлено полную ее непригодность для существования и развития древесных пород. Все насаждения деревьев на этом участке рекультивации погибли по причине токсичного действия шахтной породы.

Вариант II. Стратиграфическое строение эдафотопов: лессовидный суглинок – 0–50 см, третичный песок – 50–100 см, шахтная порода – 100–700 см. Насаждения клена остролистного (*A. platanoides*) этого варианта характеризуется полутеневым типом световой структуры. Высота деревьев – 5–8 м, диаметр стволов – 100–120 мм. Подстилка из листьев клена развита слабо. Травостой отсутствует.

Вариант IV. Тип лесорастительных условий – СГ₀₋₁ (суглинок суховатый). Толща насыпных грунтов имеет следующую стратиграфию: верхний насыпной гумусированный слой чернозема обыкновенного – 0–50 см, третичный песок – 50–150 см, лессовидный суглинок – 150–200 см. Высота деревьев – 10–12 м, диаметр стволов – 100–120 мм. Насаждение характеризуется высокой жизненностью. На поверхности почвы хорошо выражена подстилка, прошлогодний лиственный опад перегнивает практически полностью. Почва влажная на ощупь, хорошо оструктурена. С глубины 30 см уплотнена, густо переплетена корнями клена до глубины 50 см. Травостой отсутствует.

Вариант V. Насыпной почвогрунт имеет следующую стратиграфию: верхний гумусированный слой чернозема обыкновенного – 0–50 см, песок – 50–100 см, лессовидный суглинок – 100–200 см, шахтная порода – 200–700 см.

Насаждение клена остролистного этого варианта характеризуется полусветленным типом световой структуры. Высота деревьев – 8–9 м, диаметр стволов – 100–120 мм. Хорошо выражена подстилка, опавшие листья почти полностью разложились. Травостой отсутствует.

С целью определения зоогенного участия в формировании устойчивости почвогрунтов к загрязнению медью нами выполнены лабораторно-аналитические исследования иммобилизации (неподвижности) – мобилизации (подвижности) ионов меди в копролитах дождевых червей и насыпных почвогрунтах; рассчитан вклад копролитов дождевых червей в устойчивость насыпных почвогрунтов к загрязнению медью.

Образцы почвогрунтов (слой 0–10 см) и свежие морфологически ненарушенные копролиты дождевых червей *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826) отобраны в различных вариантах насаждений клена остролистного (II, IV и V варианты). *A. caliginosa* относят к эндогеям почвенным червям. Это сапрофаг, вторичный деструк-

тор, нитролиберант, гумификатор, копролиты которого локализуются на поверхности почвы (Kozlovskaya, 1976; Striganova, 1980; Butt and Lowe, 2011).

Воздушно-сухие образцы копролитов и почвогрунтов взвешивали, помещали в химические стаканы и заливали в соотношении 1/10 раствором пятиводного медного купороса, содержащим медь в соответствующих концентрациях (табл. 1), взбалтывали в течение двух часов и оставляли настаиваться в течение суток. Затем суспензию взбалтывали и фильтровали, оставляя для дальнейшего анализа лишь содержимое воронки с фильтром. Оставшуюся на фильтре массу переносили в стеклянный бюкс и высушивали до воздушно-сухого состояния. Из полученных образцов брали навески для определения подвижных форм соединений меди (Truskavetskiy, 2003). В качестве экстрагента применяли аммонийно-ацетатный буфер с pH 4,8 (Arinushkina, 1970). В фильтрате анализировали содержание подвижной меди на атомном абсорбционном спектрофотометре AAS-30 (Carl Zeiss).

Таблица 1

Содержание меди в рабочих растворах для определения буферной способности рекультивизмов

Си, мг/л	5,0	10,0	15,0	20,0	25,0	30,0	35,0	40,0
Эквивалент содержания Си в растворе, мг/л	50	100	150	200	250	300	350	400
Содержание Си, выраженное по отношению к предельно допустимой концентрации (ПДК)	0,9	1,8	2,7	3,6	4,5	5,5	6,4	7,3

Примечание: ПДК валового содержания меди в почве – 55 мг/кг (Tsvetkova and Yakuba, 2007; Buskunova and Amineva, 2011).

Для количественной оценки влияния трофометаболической активности дождевых червей в поддержании устойчивости почвогрунтов к загрязнению медью как их среды обитания рассчитывали буферную емкость (площадь буферности) образцов почвы и копролитов, а также величину эффекта влияния и эффективность иммобилизации токсиканта. Эффект влияния выражается условными единицами и представляет собой разницу площадей буферности стандарта и опыта. Величина эффекта влияния свидетельствует об устойчивости почвенного материала к действию загрязнителя. Чем она выше, тем устойчивее почва к данному воздействию.

Эффективность иммобилизации (связывания) токсиканта рассчитана как отношение эффекта влияния к стандарту. Стандарт представлен кривой, образованной точками, соответствующими логарифму исходных концентраций металла в растворе. Эффективность иммобилизации выражается в относительных безразмерных единицах (%). С ее увеличением уровень устойчивости почвенных материалов к воздействию тяжелого металла повышается. Экспериментальные данные обработаны статистически. Рассчитывали среднее арифметическое, его стандартную ошибку, разницу средних по критерию Стьюдента (Van Emden, 2008).

Результаты и их обсуждение

В нативных образцах копролитов дождевых червей (вариант II, насыпка безгумусного лессовидного суглинка) в насаждении клена остролистного среднее содержание меди составляет 0,96 мг/кг, на вариантах с насыпкой верхнего гумусированного слоя чернозема обыкновенно (варианты IV и V) оно колеблется в интервале от 0,22

до 0,82 мг/кг. Количество меди в гумусированном слое чернозема обыкновенного (вариант V) составляет 2,01 мг/кг. Наблюдаемые различия в содержании подвижных форм соединений меди в копролитах и почвогрунтах (табл. 2 и 3) можно объяснить тем, что часть меди либо поглощается организмом дождевого червя и не выводится вместе с копролитами, либо связывается в слабоподвижные формы соединений.

Эффект влияния копролитов дождевых червей на лессовидном суглинке в диапазоне действующих концентраций меди от 0,9 до 7,3 ПДК уступает эффекту влияния копролитов на слое чернозема обыкновенного (197,5 ед. – лессовидный суглинок, 336,1 и 384,9 ед. – чернозем, см. табл. 4). При этом эффективность иммобилизации, отражающая степень устойчивости к загрязнению данным металлом, возрастает от 23,1% до 39,2–45,0% соответственно. Это объясняется тем, что копролиты, сформированные на лессовидном суглинке, в своей основе представлены суглинистой породой, не содержащей органическое вещество, в то время как копролиты, сформированные на насыпном черноземе, обогащены почвенным органическим веществом. То есть наличие в копролитах органического вещества является дополнительным фактором устойчивости искусственных почвогрунтов к воздействию токсических концентраций меди. При сравнении эффективностей иммобилизации токсиканта для копролитов дождевых червей черноземных вариантов с подстилающей прослойкой песка высотой 1 м (вариант В) и 0,5 м (вариант С), наблюдается увеличение этого показателя в пользу варианта С (39,2% и 44,9% соответственно, см. табл. 4).

Результаты статистической оценки разницы буферной емкости копролитов дождевых червей и почвогрунтов к загрязнению медью приведены в таблице 5.

Таблица 2

**Среднее содержание подвижных форм меди (мг/кг) в почвогрунтах и копролитах
на участке лесной рекультивации при токсической нагрузке от 0,9 до 3,6 ПДК Cu ($x \pm SE$)**

Вариант	Токсическая нагрузка				Нативный образец (контроль), мг/кг
	0,9 ПДК	1,8 ПДК	2,7 ПДК	3,6 ПДК	
A	7,14 $\pm$ 0,15	28,3 $\pm$ 0,08	45,2 $\pm$ 0,18	67,5 $\pm$ 0,32	0,960 $\pm$ 0,049
B	3,52 $\pm$ 0,03	10,3 $\pm$ 0,09	17,6 $\pm$ 0,94	28,0 $\pm$ 2,23	0,824 $\pm$ 0,049
C	1,71 $\pm$ 0,04	7,44 $\pm$ 0,11	14,3 $\pm$ 0,11	24,7 $\pm$ 0,01	0,219 $\pm$ 0,020
D	6,01 $\pm$ 0,14	6,63 $\pm$ 0,04	19,6 $\pm$ 0,87	23,3 $\pm$ 0,15	2,010 $\pm$ 0,020

Примечание: А – копролиты дождевых червей (безгумусный лессовидный суглинок), В – копролиты дождевых червей (насыпной слой чернозема обыкновенного с подстилающей прослойкой песка 1 м), С – копролиты дождевых червей (насыпной слой чернозема обыкновенного с подстилающей прослойкой песка 0,5 м), D – насыпной слой чернозема обыкновенного с подстилающей прослойкой песка 0,5 м.

Таблица 3

**Среднее содержание подвижных форм меди (мг/кг) в почвогрунтах и копролитах дождевых червей
на участке лесной рекультивации при токсической нагрузке от 4,6 до 7,3 ПДК Cu ($x \pm SE$)**

Вариант	Токсическая нагрузка				Нативный образец (контроль), мг/кг
	4,5 ПДК	5,5 ПДК	6,4 ПДК	7,3 ПДК	
A	94,0 $\pm$ 0,47	122,5 $\pm$ 0,58	149,0 $\pm$ 0,60	169,6 $\pm$ 0,48	0,960 $\pm$ 0,049
B	41,2 $\pm$ 3,63	56,0 $\pm$ 4,42	70,4 $\pm$ 3,66	82,0 $\pm$ 0,57	0,824 $\pm$ 0,049
C	38,1 $\pm$ 0,08	53,0 $\pm$ 0,14	66,0 $\pm$ 0,36	73,9 $\pm$ 0,76	0,219 $\pm$ 0,020
D	46,7 $\pm$ 1,97	53,4 $\pm$ 1,23	62,0 $\pm$ 1,10	65,0 $\pm$ 0,68	2,010 $\pm$ 0,020

Примечание: обозначения см. табл. 2.

Таблица 4

Оценка устойчивости копролитов дождевых червей и насыпных почвогрунтов к загрязнению медью

Вариант	Площадь, занимаемая стандартом, усл. ед. ($S_{ст}$)	Площадь, занимаемая опытным образцом, усл. ед. ($S_{оп}$)	Эффект влияния ($S_{ст} - S_{оп}$), усл. ед.	Эффективность иммобилизации токсиканта $\frac{S_{ст} - S_{оп}}{S_{ст}} \cdot 100, \%$
A	857,1	659,6 $\pm$ 1,55	197,5	23,0
B		521,0 $\pm$ 8,80	336,1	39,2
C		472,2 $\pm$ 0,55	384,9	44,9
D		534,5 $\pm$ 4,23	322,6	37,6

Примечание: обозначения см. табл. 2.

Таблица 5

**Статистическая оценка разницы средних площадей устойчивости
копролитов дождевых червей и почвогрунтов к загрязнению медью**

Сравниваемая пара		Увеличение силы вклада в буферность, $\Delta \%$	Уровень значимости P
Копролиты безгумусного лессовидного суглинка (вариант А)	копролиты насыпного верхнего гумусированного слоя чернозема обыкновенного с подстилающей прослойкой песка 1 м (вариант В)	+70,0	< 0,01
	копролиты насыпного верхнего гумусированного слоя чернозема обыкновенного с подстилающей прослойкой песка 0,5 м (вариант С)	+94,9	< 0,001
Копролиты насыпного верхнего гумусированного слоя чернозема обыкновенного с подстилающей прослойкой песка 1 м (вариант В)	копролиты насыпного верхнего гумусированного слоя чернозема обыкновенного с подстилающей прослойкой песка 0,5 м (вариант С)	+14,5	< 0,03
Почвогрунт: насыпной верхний гумусированный слой чернозема с подстилающей прослойкой песка 0,5 м (вариант D)	копролиты безгумусного лессовидного суглинка (вариант А)	-63,3	< 0,001
	насыпной верхний гумусированный слой чернозема обыкновенного с подстилающей прослойкой песка 1 м (вариант В)	+4,02	> 0,30
	насыпной верхний гумусированный слой чернозема обыкновенного с подстилающей прослойкой песка 0,5 м (вариант С)	+16,2	< 0,01

Найдены достоверные отличия буферной емкости между копролитами безгумусного лессовидного суглинка (вариант А) и копролитами гумусированного слоя чернозема обыкновенного (варианты В и С) в насаждениях клена остролистного. При этом сила вклада копролитов с насыпных черноземных вариантов в буферную емкость статистически достоверно больше, чем с лессовидного суглинка на 70% и 95% соответственно. Это указывает на важную роль органического вещества в копролитах дождевых червей при формировании устойчивости почвогрунтов рекультивированных территорий к загрязнению медью. Так, копролиты на черноземных насыпках имеют большую (на 16–22%) эффективность иммобилизации меди, чем копролиты безгумусного лессовидного суглинка (табл. 4).

При сравнении копролитов (варианты В и С насыпки чернозема) и почвогрунтов (вариант D) эффективность иммобилизации меди больше для копролитов и составляет соответственно 39,2%, 44,9% и 37,6% (табл. 4). Разница эффекта влияния и, соответственно, эффективности иммобилизации между копролитами (вариант С) и почвогрунтом (вариант D) статистически достоверна (16,2%, табл. 5), что также свидетельствует о положительной средопреобразующей роли трофометаболической активности дождевых червей в создании защитного буферного экрана почвогрунтов рекультивированных территорий.

Выводы

Трофометаболическая активность дождевых червей на различных вариантах участка лесной рекультивации влияет на поддержание иммобилизационной способности почвогрунтов (на буферность к тяжелым металлам). По величине буферность к повышенным концентрациям меди увеличивается для копролитов в ряду: безгумусный лессовидный суглинок – верхний гумусированный слой чернозема обыкновенного. Эффективность иммобилизации меди копролитами дождевых червей на участке с насыпкой из чернозема статистически достоверно больше, чем эффективность иммобилизации исходного почвогрунта (44,9% и 37,6% соответственно).

Проведенные исследования позволяют рассматривать трофометаболическую активность дождевых червей как зоогенный фактор, важный для ограничения движения избыточного количества химических элементов, поддержания устойчивости и повышения защитных свойств почвогрунтов к загрязнению тяжелыми металлами, в частности, медью. При этом возможно ускорение натурализации искусственного лесного эдафотоп на рекультивированных землях и возрастание его экологической ценности.

Библиографические ссылки

Andersson, A., 1977. The distribution of heavy metals and soil material as influenced by the ionic radius. *Swed. J. Agri. Res.* 7(2), 79–83.
Arinushkina, E.V., 1970. *Rukovodstvo po himicheskomu analizu pochv* [Manual on soil chemical analysis]. MSU, Moscow (in Russian).

Bernard, M.J., Neatrou, M.A., McCay, T.S., 2009. Influence of soil buffering capacity on earthworm growth, survival, and community composition in the Western Adirondacks and Central New York. *Northeast. Nat.* 16(2), 269–284.
Bottinelli, T., Henry-des-Tureaux, V., Hallaire, J., Mathieu, Y., Benard, T., Duc Tran, P., Jouquet, 2010. Earthworms accelerate soil porosity turnover under watering conditions. *Geoderma* 156(1–2), 43–47.
Branulou, A.H., 1984. *Geohimiya* [Geochemistry]. Nedra, Moscow (in Russian).
Brygadyrenko, V.V., 2006. *Vozmozhnosti ispol'zovaniya napochvennykh bespozvonochnykh dlya indikatsii gradatsiy uvlazhneniya edafotopa v lesnykh ekosistemah* [The possibility to use soil invertebrates to indicate soil moisture gradations in the forest ecosystems]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ecol.* 14(1), 21–26 (in Russian).
Bulakhov, V.L., Emel'janov, I.G., Pakhomov, O.Y., 2003. *Bio-raznoobrazie kak funktsional'naja osnova jekosistem* [Biodiversity as functional basis of ecosystems]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ecol.* 11(1), 3–8.
Bulakhov, V.L., Pakhomov, O.Y., 2011. *Funktsional'na zoologiya* [Functional Zoology]. DNU, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
Buskunova, G.G., Amineva, A.A., 2011. *Soderzhanie medi i cinka v sisteme «pochva – rastenie» v usloviyakh geohimicheskoy provincii yuzhnogo Urala (na primere *Achillea nobilis* L.)* [Copper and zinc in the "soil – plant" system in conditions of geochemical province, southern Ural (e.g. *Achillea nobilis* L.)]. *Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Centra Rossiyskoy Akademii Nauk* 13(1), 31–35 (in Russian).
Butt, K.R., Lowe, C.N., 2011. Controlled cultivation of endogenic and anecic earthworms. *Ed. A. Karaca. Soil Biology. Biology of Earthworms* 24, 107–121.
Cooke, J.A., Johnson, M.S., 2002. Ecological restoration of land with particular reference to the mining of metals and industrial minerals: A review of theory and practice. *Environ. Rev.* 10(1), 41–71.
Didur, O., Loza, I., Kul'bachko, Y., Pakhomov, O., Kryuchkova, A., 2013. Environmental impact of earthworm (Lumbricidae) excretory activity on pH-buffering capacity of remediated soil. *Visnyk of Lviv University. Series biological* 62, 140–145.
Eisenhauer, N., 2010. The action of an animal ecosystem engineer: Identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods. *Pedobiologia* 53(6), 343–352.
Fonte, S.J., Barrios, E., Six, J., 2010. Earthworm impacts on soil organic matter and fertilizer dynamics in tropical hillside agroecosystems of Honduras. *Pedobiologia* 53(5), 327–335.
Frank, R., 1976. Metals in agricultural soils of Ontario. *Can. J. Soil. Sci.* 56(3), 181–196.
Gutiérrez-López, M., Jesús, J.B., Trigo, D., Fernández, R., Novo, M., Díaz-Cosín, D.J., 2010. Relationships among spatial distribution of soil microarthropods, earthworm species and soil properties. *Pedobiologia* 53(6), 381–389.
Ilyin, V.B., 1995. *Ocenka bufernosti pochv po otnosheniyu k tiashelym metallam* [Soil buffering evaluation with respect to heavy metals]. *Agrokhimiya* 10, 109–113 (in Russian).
Jouquet, P., Blanchart, E., Capowiez, Y., 2014. Utilization of earthworms and termites for the restoration of ecosystem functioning. *Appl. Soil Ecol.* 73, 34–40.
Kozlovskaya, L.S., 1976. *Rol' pochvennykh bespozvonochnykh v transformatsii organicheskogo veshchestva bolotnykh pochv* [Role of soil invertebrates in transformation of organic matter in marsh soils]. Nauka, Leningrad (in Russian).
Kul'bachko, Y., Didur, O., Loza, I., 2007. *Ocenka vliyaniya predstaviteley dvuparnonogih mnogonozhek (Diplopoda) na emissiyu uglekislogo gaza model'nymi pochvosmesiami pri reshenii problem rekultivatsii narushennykh zemel'* [Impact assessment of centipedes millipedes (Diplopoda) effect on

- carbon dioxide emissions in the model of mixed soil to solve remediation problems]. *Problems of Ecology and Nature Protection in Technogenic Region* 7, 93–99 (in Russian).
- Kul'bachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. Behnassi, M. et al. (eds.), *Sustainable agricultural development*. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York. pp. 115–123.
- Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P., Rossi, J.-P., 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *Eur. J. Soil Biol.* 42(1), 3–15.
- Loranger-Merciris, G., Laossi, K.-R., Bernhard-Reversat, F., 2008. Soil aggregation in a laboratory experiment: Interactions between earthworms, woodlice and litter palatability. *Pedobiologia* 51(5–6), 439–443.
- Metodicheskie ukazaniya po opredeleniyu tiazhelykh metallov v pochvah sel'hozogodiy i produktsii rastenievodstva [Manual for heavy metals determination in soils and crop production] 1992. CINAO, Moscow (in Russian).
- Motuzova, G.V., Bezuglova, O.S., 2007. *Ekologicheskiy monitoring pochv* [Soil environmental monitoring]. Gaudeamus, Moscow (in Russian).
- Orlov, D.S., 1994. *Pochvenno-ekologicheskiy monitoring* [Environmental and soil monitoring]. MGU, Moscow (in Russian).
- Pakhomov, O., Kul'bachko, Y., Didur, O., Loza, I., 2009. Mining dump rehabilitation: The potential role of bigeminate-legged millipeds (Diplopoda) and artificial mixed-soil habitats. Optimization of disaster forecasting and prevention measures in the context of human and social dynamics. I. Apostol et al. (Eds.) *NATO science for peace and security series*. IOS Press, Amsterdam, Berlin, Tokyo, Washington. pp. 163–171.
- Pampura, T.V., Pinskiy, D.L., Ostroumov, V.G., 1993. Eksperimental'noe izuchenie bufernosti chernozema pri zagriaznenii med'yu i cinkom [Experimental study of chernozem buffering at copper and zinc contamination]. *Pochvovedenie* 2, 104–110 (in Russian).
- Pecharová, E., Martis, M., Kašparová, I., 2011. Environmental approach to methods of regeneration of disturbed landscapes. *Journal of Landscape Studies* 4(2), 71–80.
- Pokarzhevskiy, A.D., 1985. *Geokhimicheskaya ekologiya nazemnykh zhivotnykh* [Geochemical ecology of terrestrial animals]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Safonov, A.E., 2005. Fitogeokhimiya midi u antropogenno transformovanomu seredovishhi [Phytogeochemistry of copper in anthropogenically transformed environment]. *Problems of Ecology and Nature Protection in Technogenic Region* 5, 68–74 (in Ukrainian).
- Striganova, B.R., 1980. *Pitanie pochvennykh saprofagov* [Feeding of soil saprophages]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Truskavetskiy, R.S., 2003. *Buferna zdatnist' gruntiv ta yih osnovni funktsii* [Soil buffer capacity and its main functions]. Nove Slovo, Kharkiv (in Ukrainian).
- Tsvetkova, N.M., 1992. Osobennosti migratsii organomineral'nykh veshchestv i mikroelementov v lesnykh biogeotsenozakh stepnoy Ukrainy [Features of organic and mineral substances and trace elements migration in the forest biogeocenoses in Steppe of Ukraine]. DNU, Dnipropetrovsk (in Russian).
- Tsvetkova, N.M., Yakuba, M.S., 2007. Mid' u lisovih ekosistemah Prissamar'ya Dniprovskogo [Copper in forest ecosystems of Prysmar'ye Dnieprovskoye]. *Pitannia Stepovogo Lisoznavstva ta Lisovoy Rekul'tivatsii Zemel'*. DNU, Dnipropetrovsk. pp. 15–21 (in Ukrainian).
- Van Emden, H.F., 2008. *Statistics for terrified biologists*. Blackwell, Oxford.
- Zicsi, A., Szlavecz, K., Csuzdi, C., 2011. Leaf litter acceptance and cast deposition by peregrine and endemic European lumbricids (Oligochaeta: Lumbricidae). *Pedobiologia* 54, 145–152.
- Zverkovskiy, V.N., 2002. Osobennosti razvitiya lesnykh nasazhdeniy v mnogoletnem eksperimente po rekul'tivatsii otvala shahty "Pavlogradska" [Features of forest plantations development in the long-term experiment to dump reclamation of "Pavlogradska" mine]. *Pitannia Stepovogo Lisoznavstva ta Lisovoy Rekul'tivatsii Zemel'*. DNU, Dnipropetrovsk. pp. 21–30 (in Russian).

Надійшла до редколегії 10.07.2014



УДК 599:574.4+577.15

Вплив екскреторної функції ссавців на активність аспартатамінотрансферази в листках *Glechoma hederacea* в умовах забруднення кадмієм

О.М. Василюк, О.Є. Пахомов

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна

Проаналізовано дослідження зі впливу *Cd* на активність ферменту азотного метаболізму аспартатамінотрансферази (АСТ, КФ 2.6.1.1) і вміст водорозчинної фракції білка (альбумінів) в листках *Glechoma hederacea* L., яка домінувала на дослідній території (липово-ясеневий дібровий ліс з *Stellaria holostea* L.), де був внесений *Cd* у вигляді солі $Cd(NO_3)_2$ у спектрі концентрацій 0,25, 1,25 та 2,50 г/м², що еквівалентно включенню *Cd* 1, 5 та 10 доз ГДК. З'ясовано каталізацію ($P < 0,05$) активності АСТ у 2,6–3,0 рази (на фоні 1 та 5 ГДК) та вмісту альбумінів на 37% (на фоні 10 ГДК) відносно контролю (ділянка без забруднення *Cd* та екскреторної функції ссавців). Залучення екскретів *Capreolus capreolus* L. сприяло нівелюванню токсичної дії *Cd* та відновленню функціонального метаболізму активності АСТ на 23% (на фоні *Cd* 1 ГДК), на 34% (*Cd* 5 ГДК), що довело протекторну функцію ссавців та їх нівелювальний вплив в умовах даних концентрацій *Cd*, тоді як за умов унесення максимальної дози *Cd* (10 ГДК) активність АСТ була інгібована утричі, токсична дія металу екскреторною функцією ссавців не зменшувалась. Спостерігали нормалізацію вмісту альбумінів на 22% відповідно в умовах *Cd* 1 ГДК за умов унесення екскретів *Capreolus capreolus* L. та до контрольного рівня за умов унесення екскретів *Sus scrofa* L. на фоні *Cd* 10 ГДК, що доводить необхідність використання представників ссавців для інтегрованої та всебічної нормалізації екосистем, порушених впливом важких металів.

Ключові слова: водорозчинна фракція білка; гранично допустима концентрація; аспартатамінотрансфераза

Effect of mammals' excretory function on aspartate aminotransferase activity in *Glechoma hederacea* leaves in conditions of *Cd* pollution

O.M. Vasilyuk, O.Y. Pakhomov

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

The paper includes analysis of research of *Cd* impact on the activity of the enzyme of aspartate aminotransferase (AST) nitrogen metabolism and the content of water-soluble protein fraction (albumin) in *Glechoma hederacea* L. leaves, which dominated in the research area (in natural floodplain oak forest with *Stellaria holostea* L.). *Cd* was introduced in the form of salts of $Cd(NO_3)_2$ in the range of concentrations of: 0.25, 1.25, 2.5 g/m², equivalent to the inclusion of *Cd* in 1, 5, 10 doses of MAC. Increase ($P < 0.05$) in the activity of AST 2.6–3.0 times (with adding *Cd* salts at a dose of 1 and 5 MAC) and albumin content by 37% (with adding *Cd* salts at a dose of 10 MAC) compared to control (the area without *Cd* pollution and excretory activity of mammals) was shown. Using of excreta of some representatives of mammals (for example, *Capreolus capreolus* L.) contributed to reduction of *Cd* toxic effects and restoring of the functional metabolic activity of AST by 23% (with *Cd* 1 MAC) and by 34% (*Cd* 5 MAC). It is the evidence of protective function of mammals and their normalization effect at the above concentrations of *Cd*. Whereas the adding of *Cd* salts at a dose of 10 MAC led to 3 times' inhibition of AST activity, the toxic effect of metal by excretory function of mammals was not reduced. Observations revealed the albumin content normalization by 22% in the presence of *Cd* 1 MAC respectively (with the introduction of *C. capreolus* excreta) and to the control level (the area without *Cd* pollution and excretory activity of mammals) with the excreta of *Sus scrofa* L. in the setting of *Cd* 10 MAC. It proves the need to use the different mammal species for integrated and comprehensive normalization of ecosystems under conditions of uncontrolled anthropogenic pollution.

Keywords: water-soluble protein fraction; maximum allowable concentration; aspartate aminotransferase

Вступ

Рослинні організми в умовах впливу антропогенних чинників зазнають певного ушкодження (Pakhomov and Vasilyuk, 2011). У літературі визначено ланку сприйняття та реакції на стрес. За дії екзогенного чинника відбувається розподіл *NO* та саліцилової кислоти (СК) у напрямку: активні форми кисню – *NO* – СК – *H₂O₂* – *NO*. Сполуки СК та абсцизової кислоти (АБК) активують ферменти антиоксидантного захисту (АОЗ) та окислювального стресу. Крім того, СК сприяє експресії генів, що контролюють активність протеїнових кіназ та МАП – кіназ, чим забезпечують сигнальну стійкість систем (Musienko and Zhuk, 2009). Виявлено (Pandey et al., 2009) рівень окисного ушкодження іонів згідно з порядком: *Ni* > *Co* > *Cd* > *Cu* > *Zn* у *Spinacia oleracea* L., виявлено зміни діяльності АОЗ та перекисного окислення ліпідів (ПОЛ) у проростках пшениці за дії *Pb* і *Cd* (Dey et al., 2007), з'ясовано дію *Zn* на синтез триптофану, сумарних амінокислот і розчинних білків (Malta et al., 2002) у *Coffea arabica* L. Екзогенним додаванням *NO₂⁻* досліджувався вплив даних іонів на активність нітрат-редуктаз, ферментів первинного метаболізму, в *Anacardium occidentale* L. (Viegas and Silvera, 2002).

Визначено структурні зміни, викликані *Zn* і *Cd* у *Hordeum vulgare*, та співвідношення важких металів (ВМ) з анатомічними, фізіологічними та морфологічними змінами у рослин (Sridhar, 2007). Вивчено механізми детоксикації сполук *Cu* у *Crassula helmsii* (Kirk) Соскаупе, акумулятора *Cu* (Küpper, 2009). У літературі є дані стосовно порівняння механізмів детоксикації *Cu* і *Cd* у чутливих до цих елементів гіперакумуляторних рослин *Thlaspi caerulescens* (Mijovilovich et al., 2009), порівняно (Mesjasz-Przybyłowicz et al., 2007) механізми цитологічного розподілу *Ni* коренями гіперакумуляторів і негіперакумуляторів генотипів *Senecio coronatus* (Thunb.) Harv. досліджено базові механізми фізіологічної, молекулярної та генетичної можливості накопичення ВМ гіперакумуляторами (Kramer, 2010). Виявлено просторову організацію клітинної стінки та зміни реакцій метил-етерифікації гомогалактуронів на *Cd*-індукований стрес (Douchiche et al., 2010), з'ясовано обмін речовин рослин в умовах високої концентрації *Al*, *Cu*, *La* (Kopittke et al., 2008).

У коренях, пагонах і насінні *Thlaspi praecox* Wulfen, *Brassica napus* L. та *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. вивчено транспорт есенціальних металів (*Fe*, *Zn*, *Mn* і *Cu*) і транспорт, толерантність, вакуолярну послідовність та рівень транскрипційних реакцій за умов дії неесенціальних металів (*Cd*, *Pb*, *Cr*, *Hg* і *As*), їх токсичність на рослинний гомеостаз (Mendoza-Cózatl et al., 2011; Song et al., 2010; Takamatsu et al., 2010). Визначено вплив *Cr*, *Cd* та *Pb* на середземноморські ґрунти (Martí et al., 2013) через біодоступність *Cd*, *Pb* та *Zn* та через атмосферні емісії *Cd* та *Pb* (Roussel et al., 2010), визначено рослинний метаболізм під впливом *Cd*, *Co*, *Mn*, *Cr* (Hameed et al., 2011; Hasan et al., 2011; Ruscitti et al., 2011; Vestena et al., 2011; Becerril et al., 2013; Lefcort et al., 2013; Millaleo et al., 2013).

Ми вивчали *Cd* як токсичний елемент, один з основних полютантів довкілля. Водночас, *Cd* належить до групи «нових» мікроелементів (*Cd*, *V*, *Si*, *Sn*, *F*), за низь-

ких концентрацій *Cd* здатний стимулювати ріст деяких тварин, але його дія на вищі рослини достовірно не з'ясована, фізіологічна роль вивчена недостатньо. *Cd* знайдено у складі «металотіонеїну» – білка, для якого характерний високий вміст сульфгідрильних груп та ВМ. Функція тіонеїну полягає у зв'язуванні та транспорті ВМ та їх детоксикації. *In vitro* *Cd* активує декілька *Zn*-залежних ферментів: триптофаноксигеназу, ДАЛК-дегідратазу, карбоксипептидазу. Однак ферментів, які б активувались винятково *Cd*, не виявлено. На всмоктування *Cd* суттєво впливає наявність інших біоелементів (*Ca*, *Zn*, *Cu*), харчових волокон тощо.

Середовищевірна активність тварин – важливий чинник в умовах антропогенного впливу на довкілля. Екологічні послуги ссавців дають можливість для відновлення, збереження біорізноманіття, урегулювання довкілля (Bulakhov et al., 2003; Vasilyuk and Pakhomov, 2012, 2014). У даній роботі індикацію дії антропогенних чинників із використанням екосистемних послуг зоокомпонентів *Sus scrofa* L. та *Capreolus capreolus* L. проводили з використанням біохімічних індикаторів – ферментів азотного метаболізму та вмісту альбумінів.

Матеріал і методи досліджень

Досліди проводили в умовах Присамарського міжнародного біосферного стаціонару ім. О.Л. Бельгарда. Як контроль обрано територію, не забруднену *Cd* (липово-ясеневу діброву із зірочником ланцетolistим (*Stellaria holostea* L.) та в умовах забруднення ґрунтів солями *Cd*. Кадмій вносили у ґрунт у вигляді *Cd(NO₃)₂* у спектрі концентрацій 0,25, 1,25 та 2,50 г/м², що еквівалентно 1, 5 та 10 доз ГДК *Cd* відповідно. Для запобігання забруднення шарів ґрунту *Cd* використано ізольовані ґрунтові блоки (глибина 20 см). Під час внесення враховували кількість ГДК для *Cd* (5 мг/кг ґрунту). Визначено загальну (Polevoy and Maximov, 1978) активність аспартатамінотрансферази (АСТ, КФ 2.6.1.1; нМ піровиноградної кислоти/мл·с) і концентрацію (мг/мл) водорозчинної фракції білка (Bradford, 1976) як індикаторів екологічного стану довкілля. АСТ й аланінамінотрансфераза (АЛТ, КФ 2.6.1.2) є частиною ферментативної системи, за допомогою якої утилізується первинний продукт фотосинтезу *C₄*-групи рослин – аспартат, який синтезується у мезофілі листка та направляється до клітин обкладинки судинних пучків (Polevoy and Maximov, 1978). За допомогою АСТ у клітинах обкладинки судинних пучків листка відбувається декарбоксилювання аспартату, що утворився в мезофілі листка, до піровиноградної кислоти та діоксиду вуглецю. Піруват амінується за допомогою АЛТ до аланіну та повертається до мезофілу листка, де дезамінується за участі того самого АЛТ. У роботі достовірно вважали відмінність між дослідним варіантом та контролем за *P* < 0,05. Для кожного варіанта експерименту *n* = 3.

Біохімічні показники визначали через місяць у листках *Glechoma hederacea* L., що домінувала на даній території, за такою схемою:

1) монодія: контроль (ділянка без забруднення *Cd* та екскременти ссавців), дослід *Cd* 1, 5 та 10 ГДК;

2) комбінована дія: контроль (ділянка без забруднення *Cd* та екскременти ссавців), контроль *Cd* 1 ГДК, вплив *Cd* 1 ГДК на фоні дії екскрементів *S. scrofa*, вплив *Cd* 1 ГДК на фоні екскрементів *C. capreolus*, контроль *Cd* 5 ГДК, вплив *Cd* 5 ГДК на фоні дії екскрементів *S. scrofa*, вплив *Cd* 5 ГДК на фоні дії екскрементів *C. capreolus*, контроль *Cd* 10 ГДК, вплив *Cd* 10 ГДК на фоні дії екскрементів *S. scrofa*, вплив *Cd* 10 ГДК на фоні дії екскрементів *C. capreolus*.

Результати та їх обговорення

Визначено достовірне ($t_{0,05} = 1,98$ та $2,80$) підвищення активності АСТ в листках *G. hederacea* у 2,6–3,2 раза при збільшенні концентрації *Cd* від 1 до 5 ГДК відносно контролю (ділянка без забруднення *Cd* та екскреторної функції ссавців). Збільшення концентрації *Cd* до максимальної (10 ГДК) сприяло недостовірному ($t_{0,05} = 0,27$) зниженню активності ферменту. Вміст водорозчинної фракції білків достовірно зменшувався ($t_{0,05} = 1,64$, $1,96$ та $2,41$) при внесенні *Cd* у дозі 1 та 5 ГДК і становив 72–80% відносно контролю (ділянка без забруднення *Cd* та екскрементів ссавців). Додавання *Cd* у дозі 10 ГДК сприяло значному (на 37%) зростанню концентрації альбумінів у листках *G. hederacea* (табл. 1).

Таблиця 1

Вплив *Cd* на активність аспартатамінотрансферази та концентрацію водорозчинної фракції білків у листках *Glechoma hederacea* L.

Показники	Варіанти дослідів	$\bar{x} \pm SD$	Співвідношення дослід / контроль, %
Активність аспартатамінотрансферази	Контроль	$0,88 \pm 0,089$	100,0
	<i>Cd</i> 1 ГДК	$2,33 \pm 0,391^*$	266,2
	<i>Cd</i> 5 ГДК	$2,79 \pm 0,359^*$	317,6
	<i>Cd</i> 10 ГДК	$0,81 \pm 0,114$	91,9
Водорозчинна фракція білка	Контроль	$1,82 \pm 0,115$	100,0
	<i>Cd</i> 1 ГДК	$1,46 \pm 0,035^*$	80,2
	<i>Cd</i> 5 ГДК	$1,33 \pm 0,076^*$	72,9
	<i>Cd</i> 10 ГДК	$2,50 \pm 0,103^*$	137,2

Примітки: * – достовірність відмінності між дослідним варіантом і контролем $P < 0,05$; для кожного варіанта дослідів – триразова повторність.

За комбінованої дії екскретів ссавців і *Cd* визначено достовірне ($t_{0,05} = 2,91$ та $1,98$) підвищення відносно контролю (ділянка без забруднення *Cd* та екскретів ссавців) активності АСТ у листках *G. hederacea* на 177% (*S. scrofa*) на фоні внесення *Cd* 1 ГДК та на 151% (*C. capreolus*). При збільшенні навантаження до *Cd* 5 ГДК комбінована дія чинників сприяла достовірному підвищенню ($t_{0,05} = 9,92$ та $2,35$) нітратного обміну на 164–200% відносно контролю (ділянка без забруднення *Cd* та екскретів ссавців). При збільшенні екзогенного навантаження на біоту (*Cd* 10 ГДК) спостерігали інгібування ($t_{0,05} = 2,30$ та $1,68$) нітратного обміну на 69–71% на фоні екскретів ссавців (табл. 2).

В умовах комбінованої дії біотичних і антропогенних чинників змінювалась також концентрація водорозчинної фракції білка в листках *G. hederacea*. При внесенні *Cd* 1 ГДК на фоні дії екскреторної активності ссавців відбулось коливання (зниження чи підвищення) нітрат-

ного обміну таким чином, що екскременти *C. capreolus* сприяли відновленню АСТ до контрольних показників, відмінності між дослідним варіантом і контролем не були достовірними ($t_{0,05} = 0,10$).

Таблиця 2

Вплив комбінованої дії екскреторної функції ссавців і *Cd* на активність аспартатамінотрансферази в листках *Glechoma hederacea* L.

Варіанти дослідів	$\bar{x} \pm SD$	Співвідношення дослід / контроль, %
Контроль	$0,88 \pm 0,089$	100,0
Контроль <i>Cd</i> 1 ГДК	$2,23 \pm 0,390^*$	266,2
<i>S. scrofa</i> + <i>Cd</i> 1 ГДК	$2,43 \pm 0,276^*$	277,0
<i>C. capreolus</i> + <i>Cd</i> 1 ГДК	$2,20 \pm 0,478^*$	251,4
Контроль <i>Cd</i> 5 ГДК	$2,79 \pm 0,359^*$	317,6
<i>S. scrofa</i> + <i>Cd</i> 5 ГДК	$2,63 \pm 0,035^*$	300,0
<i>C. capreolus</i> + <i>Cd</i> 5 ГДК	$2,32 \pm 0,322^*$	264,9
Контроль <i>Cd</i> 10 ГДК	$0,81 \pm 0,114$	91,9
<i>S. scrofa</i> + <i>Cd</i> 10 ГДК	$0,34 \pm 0,088^*$	31,2
<i>C. capreolus</i> + <i>Cd</i> 10 ГДК	$0,26 \pm 0,179^*$	29,7

Примітка: див. табл. 1.

Підвищення вмісту металу до *Cd* 5 ГДК, застосування екскрементів як *S. scrofa*, так і *C. capreolus* сприяло відновленню нітратного метаболізму, наближаючи до контрольного ($t_{0,05} = 2,09$ та $2,10$), порівняно з монодією (тільки кадмій). Підвищення концентрації металу до 10 ГДК та екскреторна активність *S. scrofa* порівняно з *C. capreolus* сприяли відновленню вмісту альбумінів до контрольного ($t_{0,05} = 3,59$), тоді як *C. capreolus* не нівелював токсичну дію нікелю за даних концентрацій ($t_{0,05} = 3,59$). Це довело більшу ефективність протекторної дії *C. capreolus* порівняно з *S. scrofa* за низьких і середніх концентрацій нікелю при відновленні вмісту альбумінової фракції (табл. 3). Спостерігали кореляцію ($r = 0,86$) між активністю АСТ та вмістом альбумінів в умовах монодії *Cd* у спектрі концентрацій.

Таблиця 3

Вплив комбінованої дії екскрементів ссавців та *Cd* на вміст білків водорозчинної фракції в листках *Glechoma hederacea* L.

Варіанти дослідів	$\bar{X} \pm S_x$	Співвідношення дослід / контроль, %
Контроль	$1,76 \pm 0,011$	100,0
Контроль <i>Cd</i> 1 ГДК	$1,49 \pm 0,021^*$	84,9
<i>S. scrofa</i> + <i>Cd</i> 1 ГДК	$1,35 \pm 0,005^*$	76,6
<i>C. capreolus</i> + <i>Cd</i> 1 ГДК	$1,88 \pm 0,641$	107,0
Контроль <i>Cd</i> 5 ГДК	$1,15 \pm 0,382$	65,4
<i>S. scrofa</i> + <i>Cd</i> 5 ГДК	$1,32 \pm 0,115^*$	74,3
<i>C. capreolus</i> + <i>Cd</i> 5 ГДК	$1,37 \pm 0,098^*$	78,1
Контроль <i>Cd</i> 10 ГДК	$2,54 \pm 0,118^*$	144,5
<i>S. scrofa</i> + <i>Cd</i> 10 ГДК	$1,65 \pm 0,165$	93,8
<i>C. capreolus</i> + <i>Cd</i> 10 ГДК	$1,37 \pm 0,165^*$	77,8

Примітка: див. табл. 1.

Висновки

В умовах комбінованої дії *Cd* та екскрементів *C. capreolus* активність АСТ на фоні *Cd* 1 ГДК знижувалася на 14%, на фоні *Cd* 5 ГДК – на 53%, на фоні *Cd*

10 ГДК – утричі. Екскреторна активність *S. scrofa* сприяла підвищенню активності АСТ з 266% до 277% на фоні Cd 1 ГДК, зниженню на 17% на фоні Cd 5 ГДК, удвічі – на фоні Cd 10 ГДК.

З'ясовано каталізацію ($P < 0.05$) активності АСТ у 2,6–3,0 раза (на фоні 1 та 5 ГДК) та вмісту альбумінів на 37% (на фоні 10 ГДК) відносно контролю (ділянка без забруднення Cd та екскреторної функції ссавців). Залучення екскретів *C. capreolus* сприяло нівелюванню токсичної дії Cd та відновленню функціонального метаболізму активності АСТ на 23% (на фоні Cd 1 ГДК), на 34% (Cd 5ГДК), що довело протекторну функцію ссавців та їх нівелювальний вплив в умовах даних концентрацій Cd, тоді як за умов унесення максимальної дози Cd (10 ГДК) активність АСТ була інгібована утричі, токсична дія металу екскреторною функцією ссавців не зменшувалась. Спостерігали нормалізацію вмісту альбумінів на 22% відповідно в умовах Cd 1 ГДК за умов унесення екскретів *C. capreolus* і до контрольного рівня за умов унесення екскретів *S. scrofa* на фоні Cd 10 ГДК, що доводить необхідність використання представників ссавців для інтегрованої та всебічної нормалізації екосистем, порушених впливом важких металів.

Бібліографічні посилання

- Becerril, F.R., Juárez-Vázquez, L.V., Hernández-Cervantes, S.C., Acevedo-Sandoval, O.A., Vela-Correa, G., Cruz-Chávez, E., Moreno-Espindola, I.P., Esquivel-Herrera, A., de León-González, F., 2013. Impacts of manganese mining activity on the environment interactions among soil, plants and arbuscular mycorrhiza. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 64(2), 219–227.
- Bradford, M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilising the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.* (72), 248–254.
- Bulakhov, V.L., Emel'janov, I.G., Pakhomov, O.Y., 2003. Bio-raznoobrazie kak funktsional'naja osnova jekosistem [Biodiversity as functional basis of ecosystems]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 11(1), 3–8.
- Dey, S.K., Dey, J., Patra, S., Pothal, D., 2007. Changes in the antioxidative enzyme activities and lipid peroxidation in wheat seedlings exposed to cadmium and lead stress. *Braz. J. Plant Physiol.* 19(1), 53–60.
- Douchiche, O., Driouich, A., Morvan, C., 2010. Spatial regulation of cell-wall structure in response to heavy metal stress: Cadmium-induced alteration of the methyl-etherification pattern of homogalacturonans. *Ann. Bot. (Lond.)* 105, 481–491.
- Hameed, A., Mahmooduzzafar, T.N.Q., Siddiqi, T.O., Iqbal, M., 2011. Differential activation of the enzymatic antioxidant system of *Abelmoschus esculentus* L. under CdCl₂ and HgCl₂ exposure. *Braz. J. Plant Physiol.* 23(1), 46–54.
- Hasan, S.A., Hayat, S., Wani, A.S., Ahmad, A., 2011. Establishment of sensitive and resistant variety of tomato on the basis of photosynthesis and antioxidative enzymes in the presence of cobalt applied as shotgun approach. *Braz. J. Plant Physiol.* 23(3), 175–185.
- Kopittke, P.M., Blamey, F.P.C., Menzies, N.W., 2008. Toxicities of soluble Al, Cu, and La include ruptures to rhizodermal and root cortical cells of cowpea. *Plant Soil* 303, 217–227.
- Kramer, U., 2010. Metal hyperaccumulation in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 61, 517–534.
- Küpper, H., Götz, B., Mijovilovich, A., Küpper, F.C., Meyer-Klaucke, W., 2009. Complexation and toxicity of copper in higher plants. I. Characterization of copper accumulation, speciation, and toxicity in *Crassula helmsii* as a new copper accumulator. *Plant Physiol.* 151, 702–714.
- Lefcort, H., Wehner, E.A., Cocco, P.L., 2013. Look inside get access pre-exposure to heavy metal pollution and the odor of predation decrease the ability of snails to avoid stressors. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 64(2), 273–280.
- Malta, M.R., Furtineto, A.E., Alves, J.D., Guimaraes, P.T.G., 2002. Effect of zinc application on tryptophan synthesis, total amino acids and total soluble proteins of leaves of coffee seedlings. *Braz. J. Plant Physiol.* 14(1), 31–37.
- Martí, E., Sierra, J., Cáliz, J., Montserrat, G., Vila, X., Garou, M.A., Cruañas, R., 2013. Ecotoxicity of Cr, Cd, and Pb on two mediterranean soils. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 64(3), 377–387.
- Maruthi Sridhar, B.B., Han, F.X., Diehl, S.V., Monts, D.L., Su, Y., 2007. Effects of Zn and Cd accumulation on structural and physiological characteristics of barley plants. *Braz. J. Plant Physiol.* 19(1), 15–22.
- Mendoza-Cózatl, D.G., Jobe, T.O., Hauser, F., Schroeder, J.I., 2011. Long-distance transport, vacuolar sequestration, tolerance, and transcriptional responses induced by cadmium and arsenic. *Curr. Opin. Plant Biol.* 14(5), 554–562.
- Mesjasz-Przybyłowicz, J., Barnabas, A., Przybyłowicz, W., 2007. Comparison of cytology and distribution of nickel in roots of Ni-hyperaccumulating and non-hyperaccumulating genotypes of *Senecio coronatus*. *Plant Soil* 293, 61–78.
- Mijovilovich, A., Leitenmaier, B., Meyer-Klaucke, W., Kroneck, P.M.H., Götz, B., Küpper, H., 2009. Complexation and toxicity of copper in higher plants. II. Different mechanisms for copper versus cadmium detoxification in the copper-sensitive cadmium/zinc hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* (Ganges ecotype). *Plant Physiol.* 151, 715–731.
- Millaleo, R., Reyes-Díaz, M., Alberdi, M., Ivanov, A.G., Krol, M., Hüner, N.P.A., 2013. Excess manganese differentially inhibits photo system I versus II in *Arabidopsis thaliana* L. *J. Exp. Bot.* 64(91), 343–354.
- Musienko, M.M., Zhuk, I.V., 2009. Molekulyarni mehanizmi induktsiyi zahisnih reaktsiy roslin v umovah posuhi [Molecular mechanisms of induction of defense reactions of plants in drought conditions]. *Ukr. Bot. J.* 66(4), 580–595 (in Ukrainian).
- Pakhomov, O.E., Vasilyuk, O.M., 2011. Activity of transamination enzyme as the indicator of biological revegetation of soils Mammalia in transformed ecosystems. The abstracts NATO advanced research workshop (ARW): Environmental security for South-East Europe and Ukraine. NATO Science Series book, Dnipropetrovsk. pp. 74–75.
- Pandey, N., Pathak, G.C., Pandey, D.K., Pandey, R., 2009. Heavy metals, Co, Ni, Cu, Zn and Cd, produce oxidative damage and evoke differential antioxidant responses in spinach. *Braz. J. Plant Physiol.* 21(2), 103–111.
- Polevoy, V., Maximov, G. (eds.), 1978. *Metody biokhimicheskogo analiza rastenij* [Methods of analysis biochemically of plants]. Leningrad University Press, Leningrad (in Russian).
- Roussel, H., Waterlot, C.A., Pelfrène, A., Pruvot, C., Mazzuca, M., Douay, F., 2010. Cd, Pb and Zn oral bioaccessibility of urban soils contaminated in the past by atmospheric emissions from two lead and zinc smelters. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 58(4), 945–954.
- Ruscitti, M., Arango, M., Ronco, M., Beltrano, J., 2011. Inoculation with mycorrhizal fungi modifies proline metabolism and increases chromium tolerance in pepper plants (*Capsicum annuum* L.). *Braz. J. Plant Physiol.* 23(1), 15–25.
- Song, W.Y., Park, J., Mendoza-Cózatl, D.G., Suter-Grotemeyer, M., Shim, D., Hörtensteiner, S., Geisler, M., Weder, B., Rea, P.A., Rentsch, D., Schroeder, J.I., Lee, Y., Martinoia, E., 2010. Arsenic tolerance in *Arabidopsis* is mediated by two

- ABCC-type phytochelatin transporters. Proc Natl. Acad. Sci. USA. 107, 21187–21192.
- Takamatsu, T., Murata, T., Koshikawa, M., Watanabe, M., 2010. Weathering and dissolution rates among Pb shot pellets of differing elemental compositions exposed to various aqueous and soil conditions. Arch. Environ. Contam. Toxicol. 59(1), 91–99.
- Vasilyuk, O.M., Pakhomov, A.E., 2014. Effect of lead ions on alanine aminotransferase activity in *Glechoma hederacea* leaves subject. Scientific enquiry in the contemporary world: Theoretical basics and innovative approach. Ser. Natural sciences. Ed. 2d. Research articles. B&M Publishing San Francisco, California, USA, B&M Publishing Research and Publishing Center “Colloquium”. 1, 19–26.
- Vasilyuk, O.M., Pakhomov, O.E., 2012. Vplyvi ioniv nikelju na funkcional'nu aktyvnist' transaminaz v lystkah *Glechoma hederatia* L. v umovah ryjnoi' aktyvnosti Mammalia [Effect of nickel ions on the functional activity of enzymes in the leaves of *Glechoma hederatia* L. in digging activity of Mammalia]. Achievement of High school – 2012: Materialy VIII Mezhdunarodnoj Nauchno-Prakticheskoy Konferencii. Bjel GRAD-BG, Sofija, Bolgarija, 21, 43–49 (in Ukrainian).
- Vestena, S., Cambraia, J., Ribeiro, C., Oliveira, J.A., Oliva, M.A., 2011. Cadmium induced oxidative stress and antioxidative enzyme response in water hyacinth and salvinia. Braz. J. Plant Physiol. 23(2), 131–139.
- Viegas, R.A., Silveira, J.A.G., 2002. Activation of nitrate reductase of cashew leaf by exogenous nitrite. Braz. J. Plant Physiol. 14(1), 39–44.

Надійшла до редколегії 12.07.2014



УДК 597.2/.5(477)+591.5(59.009)

Конкуренція представників родини Бичкові (Gobiidae) з іншими видами риб водойм Придніпров'я

В.В. Хобот¹, Р.О. Новіцький¹, Д.Л. Бондарев²

¹Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна

²Природний заповідник «Дніпровсько-Орільський», Дніпропетровськ, Україна

Проаналізовано видовий склад родини Бичкові у прибережній зоні водойм Придніпров'я. Досліджено структурно-функціональні особливості організації прибережних угруповань бичкових. Проаналізовано особливості просторового розподілу Gobiidae на акваторії річок і водосховищ, їх роль у літторальних угрупованнях риб. У водоймах Дніпропетровської області зареєстровано 8 видів родини Gobiidae: *Neogobius melanostomus*, *N. kessleri*, *N. fluviatilis*, *N. gymnotrachelus*, *Mesogobius batrachocephalus*, *Proterorhinus marmoratus*, *Benthophilus stellatus*, *B. brauneri*. Бички швидко розселяються по різних водоймах. Найбільша чисельність бичкових відмічена для акваторій Дніпровського водосховища (113,8 екз./100 м²). Видом-домінантом серед Gobiidae є *N. fluviatilis*, субдомінантом – *N. melanostomus*. Головними трофічними конкурентами *N. fluviatilis* є молодь промислових риб. У р. Самара (притока Дніпровського водосховища) коефіцієнти перекриття трофічних ніш між бичком і пліткою досягають 0,95, плоскиркою – 0,91, карасем сріблястим – 0,88, краснопівкою – 0,87, лящем – 0,62. У р. Інгулець, яка впадає у Каховське водосховище, повне перекриття трофічної ніші спостерігається між *N. fluviatilis* та *Syngnathus abaster nigrolineatus* (1,0), майже повне – між бичком і новим агресивним видом іхтіофауни Придніпров'я – *Lepomis gibbosus* (0,97). Аборигенні риби водойм Дніпропетровської області (у тому числі промислові) піддаються потужному трофічному пресингу з боку малоцінних, «смітних» або чужорідних видів.

Ключові слова: трофічна конкуренція; Бичкові; водойми Придніпров'я; аборигенні види

Competitive relationship between members of the Gobiidae family and other fish species of waters of Pridneprovye region

V.V. Khotob¹, R.O. Novitskiy¹, D.L. Bondarev²

¹Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

²Natural Reserve «Dniprovsk'ko-Oriks'kiy», Dnipropetrovsk, Ukraine

The paper analyzes the species' composition of Gobiidae, their quantitative and qualitative parameters in the coastal zone of the Pridneprovye water bodies. The structural and functional features of organization of coastal Gobies groups in the explored territory have been investigated, as well as characteristics of spatial arrangement of Gobiidae family representatives in water bodies and rivers and their role in the coastal groups of fishes. In the waters of Dnipropetrovsk region there were recorded 8 species of the Gobies family: round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), big-headed goby *N. kessleri* (Gunter, 1861), monkey goby *N. fluviatilis* (Pallas, 1814), goad goby *N. gymnotrachelus* (Kessler, 1857), toad goby *Mesogobius batrachocephalus* (Pallas, 1814), tube-nosed goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814), starry goby *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874), Brauner's tadpole goby *Benthophiloides brauneri* (Beling et Iljin, 1927). The gobies are quickly settled in various water bodies. The highest numbers of Gobiidae were registered in Dneprovsky water basin – 113.8 specimens/100 m². The dominant among the Gobiidae is monkey goby, and subdominant is round goby. The main food competitor of monkey goby are juveniles of commercial fish. In Samara river the index of trophic niche overlap between goby and roach reaches 0.95, between goby and silver bream – 0.91, between goby and crucian carp – 0.88, between goby and rudd – 0.87, between goby and common bream – 0.62. The number and biomass indicators in Samara river have fallen due to trophic competition between new aggressive fish species – pumpkinseed and Gobiidae. In the Ingulets river the total overlap of trophic niches is observed between *N. fluviatilis* and black-

striped pipefish (1.0), almost complete overlap is recorded between monkey goby and pumpkinseed (0.97). It is found that native species of Dnipropetrovsk region (including commercial species) undergo intense trophic pressure on the part of low value, "weed" or alien species.

Keywords: food competition; Gobies; waters of Pridneprovye region; native species

Вступ

Останнім часом багато уваги приділяється одній із найбільших родин кісткових риб – Бичковим (Gobiidae), яка належить до ряду Окунеподібні. Нині родина включає 200 родів і понад 850 видів, які мешкають у морських, солонуватих та прісних водах (Miller et al., 1986; Charlebois et al., 1997; The Freshwater Fishes..., 2003, 2004).

Представники Бичкових зустрічаються в іхтіокомплексах різних гідросистем, у тому числі у водоймах Дніпропетровської області (Україна). Сучасний таксономічний склад круглоротих і риб області представлений 58 видами, які належать до 12 рядів, 17 родин і 47 родів. У найстарішому водосховищі дніпровського каскаду – Дніпровському (Запорізькому) – видовий склад нараховує 53 види риб, у тому числі 43 аборигенні та 10 чужорідні (саморозселенці, інтродуценти) (Bulakhov et al., 2008).

Gobiidae відіграють суттєву роль у формуванні екологічних умов і різноманітних трофічних зв'язків, що склалися у водоймах Придніпров'я. З одного боку, бички інтенсивно споживають бентосні організми, деякі – молодь риб, планктон, що негативно впливає на загальний стан іхтіокомплексу та промислових видів зокрема (Marsden and Jude, 2003; Grabowska and Grabowski, 2005), а з іншого – вони самі є об'єктом живлення інших риб (насамперед судака, окуня, минька) (Madenjian et al., 2011). І все ж, дослідженням цієї групи риб у Дніпропетровській області не приділялося відповідної уваги (Mel'nikov, 1953). До 1960-х років у наукових звітах і публікаціях родина бичкових позначалася однією групою – «бички». Часто дані подавалися сумарно в групі так званого «дріб'язку». У різних джерелах по-різному називали один і той же вид. Так, бичком-бабкою називали і головача, і пісочника, а інші види йшли в групі «бичок-бубир». Дані невідповідності заважали проведенню порівняльного аналізу стану популяцій бичків у ретроспективі (Korotkiy, 1937).

На сучасному етапі у водоймах Дніпропетровської області (водосховищах, малих річках, ставках, озерах і каналах) зареєстровано 8 видів представників родини Бичкові (Gobiidae): бичок-кругляк *Neogobius melanostomus* Pallas, 1814, бичок-головач *N. kessleri* Günther, 1861, бичок-пісочник *N. fluviatilis* Pallas, 1814, бичок-гонієць *N. gymnotrachelus* Kessler, 1857, бичок-мартовик *Mesogobius batrachocephalus* Pallas 1814, бичок-цуцик *Proterorhinus marmoratus* Pallas, 1814, бичок-пуголовок зірчастий *Benthophilus stellatus* Sauvage, 1881, бичок-пуголовочок Браунера *Benthophiloides brauneri* Beling et Pijl, 1927. Серед означених видів кругляк, гонієць, мартовик, бичок-пуголовочок Браунера є типовими саморозселенцями (Novitsky et al., 2002; Corkum et al., 2004; Copp et al., 2005; van Beek, 2006; Novitsky et al., 2008).

У деяких літературних джерелах зазначається, що у водоймах Дніпропетровської області у 1980-х роках мешкав ще один представник родини Бичкові – *Knipowitschia longicaudata* Kessler, 1877, який траплявся в каналі «Дніпро – Донбас» (Movchan et al., 2003).

Але контрольні іхтіологічні облови на каналі у 2012–2014 рр. цього виду не виявили.

Об'єктом даних досліджень є взаємовідносини між представниками родини Бичкові (Gobiidae) та іншими угрупованнями риб у водоймах Придніпров'я. Мета – аналіз конкурентних трофічних взаємовідносин Gobiidae з представниками аборигенної та неназивної іхтіофауни водойм Придніпров'я, оцінка впливу бичкових на інші види риб.

Матеріал і методи досліджень

Відбирали іхтіологічні проби в літній період 2008–2010 рр. на всій акваторії Дніпровського (Запорізького) водосховища (рис. 1), а 2012 року – на його верхній ділянці в межах природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» (за відповідним дозволом на вилучення біоматеріалу), на р. Інгулець (права притока р. Дніпро), гирловій частині р. Самара Дніпровська (ліва притока р. Дніпро).



Рис. 1. Місця відбору іхтіологічних проб на Дніпровському водосховищі: верхня (І), середня (ІІ) та нижня (ІІІ) ділянки; ● – станції відбору

Проби відбирали дрібновічковим неводом (довжиною 15,0 м, з вічком 0,7 см у крилах та 0,3 см у куті) у прибережній зоні до глибини 1,7 м, а також за допомогою дозволених аматорських знарядь лову («малявочницею» розміром 1 x 1 м). Збирання та обробку проб здійснювали за стандартними іхтіологічними методиками (Pravdin,

1966; Pakhorukov, 1980), отриманий матеріал піддано статистичній обробці методами варіаційної статистики.

Для загальної характеристики конкурентних взаємовідносин між бичковими та іншими рибами Придніпров'я використано коефіцієнти перекривання екологічних ніш (Pianka, 1973):

$$Q = \frac{\sum_i p_{ij} * p_{ik}}{\sqrt{\sum_i p_{ij}^2 * \sum_i p_{ik}^2}},$$

де Q – коефіцієнт перекривання екологічних ніш двох видів; p_{ij} , p_{ik} – співвідношення споживання i -го ресурсу, виду j відносно виду k .

Результати та їх обговорення

Дніпровське водосховище. Освоєння біотопів Дніпровського водосховища бичками відбувається швидкими темпами. У 2008–2010 рр. у прибережних стаціях водойми зареєстровано 7 видів бичків (4 роди). Чисельність бичкових на різних ділянках водойми складала 55,5–113,8 екз./100 м². У цей період біомаса представників Gobiidae в літоральних зонах водойми досягла 188,7–420,2 г/100 м². Серед бичків найпоширенішими та численними на акваторії Дніпровського водосховища є бичок-пісочник *N. fluviatilis* (чисельність якого залежно від району відбору проб варіює від 13,4 до 90,6 екз./100 м²). Видом-субдомінантом є кругляк *N. melanostomus*, чисельність якого в різних стаціях коливається від 5,0 до 19,7 екз./100 м². Значні кількісні показники притаманні також головачу *N. kessleri* та гонцю *N. gymnotrachelus*. Менш поширені мартовик *M. batrachocephalus* та цуцик *P. marmoratus*. Серед даної групи риб є такі види, що трапляються поодинокі. До них належить «червонокнижний вид» – бичок пуголовок зірчастий *B. stellatus* (табл.).

Попри досить різноманітний спектр живлення всі бички Дніпровського водосховища поділяються на дві групи. Це хижаки (головач і мартовик) і бентофаги (інші бички), які споживають водних безхребетних. В умовах водосховища практично всі види бичків інтенсивно живляться ікрою інших видів риб.

Таблиця

Розповсюдженість бичкових на мілководдях Дніпровського водосховища (частота трапляння у пробах)

Вид	Ділянка			
	верхня	середня	нижня	Самарська затока
<i>N. melanostomus</i>	++	+++	++	++
<i>N. kessleri</i>	++	+	++	+
<i>N. fluviatilis</i>	+++	+++	+++	+++
<i>N. gymnotrachelus</i>	++	++	+	+
<i>M. batrachocephalus</i>	+	+	+	–
<i>P. marmoratus</i>	++	++	+	+
<i>B. stellatus</i>	+	–	–	+

Примітки: +++ – вид-домінант (трапляється у понад 50% проб); ++ – звичайний вид (10–50% проб); + – поодинокі особини (менше 10%); – – вид не реєструється.

На мілководдях Дніпровського водосховища частка бичків-хижаків складає 46,1% за чисельністю та 48,4% за біомасою, бентофагам належить відповідно 53,9% та 51,6%. Залежно від екологічних умов проживання співвідношення основних трофічних груп бичків на різних ділянках водосховища значно варіює. На верхній ділянці домінують бички-хижаки (до 55,1% чисельності), їх домінування спостерігається і за біомасою (67,8%). На середній ділянці Дніпровського водосховища як за чисельністю, так і за біомасою домінують бички-бентофаги (за чисельністю 58,8% та 77,7% за біомасою). Нижня ділянка водойми відрізняється від інших тим, що кількісно тут переважають бентофаги (64,8%), але за біомасою домінують хижаки (60,3%). Таким чином, відмічається поступове збільшення чисельності хижаків (мартовика та головача) від нижньої (озероподібної) до верхньої (суто річкової) ділянок водойми.

У Дніпровському водосховищі головними конкурентами бичка-пісочника є молодь промислових видів риб, таких як плітка (коефіцієнт перекривання трофічних ніш із пісочником становить 0,29), головень (0,22) і лящ (0,21).

Річка Самара та Самарська затока Дніпровського водосховища. Співвідношення непромислового (35,9%) та промислового комплексу риб (38,6%) у цій водоймі вказує на сприятливі умови для розвитку промислово цінних видів риб, ніж у водосховищі. Найкращі біотопи для мешкання хижих бичків нині спостерігаються у Самарській затоці Дніпровського водосховища, саме тут відмічається найбільша частка бичків-хижаків за чисельністю та за біомасою.

Гостра конкуренція за кормові ресурси між бичковими та іншими видами риб спостерігається в р. Самара (на відстані 5–10 км від гирлової частини ріки перед впадінням у Дніпровське водосховище). Коефіцієнти перекривання трофічних ніш багатьох видів риб близькі до одиниці: між бичками та гірчаком (0,99), пліткою (0,95), сонячним окунем (0,94), окунем річковим (0,94), плоскською (0,92), карасем сріблястим (0,88), краснопіркою (0,87).

Конкуренція за кормові ресурси, стації мешкання розгортається також серед малоцінних і чужорідних риб. Наприклад, на фоні гострої трофічної конкуренції на середній ділянці р. Самара між сонячним окунем та бичковими (перш за все *N. fluviatilis* і *N. melanostomus*), чисельність та біомасові показники останніх із 2010 року різко зменшилися. На окремих біотопах Самари (за 50–60 км від гирлової ділянки) *L. gibbosus* в 2013 р. є домінантним видом в уловах (понад 50% за чисельністю), тоді як у 2009–2010 рр. домінантними видами були гірчак, амурський чебачок, деякі бички.

Річка Інгулець. У притоці Каховського водосховища спостерігається переважання непромислового комплексу риб (рис. 2). У річці Інгулець у 2012 р. було втричі більше цьогорічок, ніж у Дніпровському водосховищі. Це свідчить про сприятливі умови існування молоді риб в Інгульці та зумовлює розвиток різноманітної фауни в майбутньому. Але ці сподівання можуть бути перекреслені появою нового агресивного виду – сонячного окуня *L. gibbosus*, який є чужорідним для іхтіофауни регіону.

В Інгульці одним із головних конкурентів бичкових за трофічні ресурси також стає *L. gibbosus*. Загальне перекривання трофічних ніш бичкових із сонячним окунем сягає 0,97. З інших бичків пісочник *N. fluviatilis* конкурує з плоскиркою (Q дорівнює 0,91) та лящем (0,62). Повне перекриття трофічної ніші спостерігається у пісочника з рибою-голкою чорноморською пухлощокою *Syngnathus abaster nigrolineatus* (Q дорівнює 1,00).

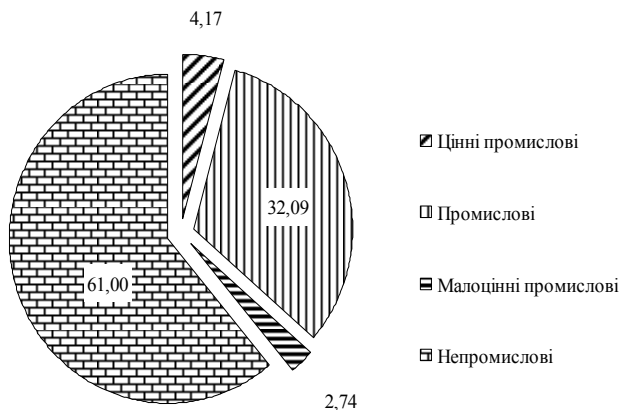


Рис. 2. Розподіл (%) екологічних груп іхтіокомплексів р. Інгулець (літо 2012 р.)

Нині аборигенні (у тому числі високоцінні промислові) види зазнають потужного тиску з боку малоцінних, «смітних» або чужорідних видів (Рапов et al., 2007). За останні 10 років провідну роль серед риб регіону починають відігравати види, які належать до непромислового комплексу (понад 63,1% риб в уловах), у тому числі бичкові.

Для підтвердження взаємозв'язків і можливого впливу Gobiidae на інших представників іхтіокомплексу в районі досліджень провели кореляційний аналіз. Головним критерієм, який визначав ступінь впливу одного виду на інший, обрано чисельність риб та її динаміку за період досліджень. У результаті виявлено, що бичкові певною мірою здійснюють вплив на весь іхтіокомплекс регіону. У більшості випадків (57%) Бичкові мають прямі, рівномірно розподілені по групах, меншою мірою (43%) – зворотні помірні та слабкі коефіцієнти кореляції, які саме і відображають негативні взаємозв'язки між видами. «Найвпливовішими» в іхтіокомплексах Придніпров'я є три види: бичок-мартовик *M. batrachocephalus*, бичок-головач *N. kessleri* та бичок-кругляк *N. melanostomus*.

Значимі коефіцієнти кореляції коливаються в межах: «*M. batrachocephalus* – інші види» 0,78–0,98 ($P < 0,05$), «*N. kessleri* – інші види» 0,84–0,95 ($P < 0,05$) та «*N. melanostomus* – інші види» 0,74–1,93 ($P < 0,05$). Таким чином спостерігається високий або дуже високий ступінь вірогідності взаємозв'язку з певною кількістю видів, які мешкають спільно з бичковими в районі досліджень: із плоскиркою *Blicca bjoerkna* (коефіцієнти кореляції 0,79, 0,84, 0,83; $P < 0,05$ відповідно), головнем *Leuciscus cephalus* (0,90, 0,85, 0,74; $P < 0,05$), білизною *Aspius aspius* (0,98, 0,93, 0,84; $P < 0,05$), а також із карасем сріблястим, коропом і деякими іншими видами.

Таким чином, нині Бичкові відіграють суттєву роль у балансі прибережних іхтіоценозів, а деякі бички-хижаки

(наприклад, мартовик *M. batrachocephalus* і головач *N. kessleri*) у випадку спалахів чисельності можуть негативно впливати на аборигенних риб водойм Дніпропетровської області, у тому на числі промислові види. Для запобігання негативного впливу бичкових на іхтіоценози водойм Придніпров'я необхідно розробляти та впроваджувати ефективні заходи щодо регуляції чисельності бичкових у природних і штучних водоймах.

Висновки

У водоймах Дніпропетровської області на сучасному етапі зареєстровано 8 видів риб родини Gobiidae: *N. melanostomus*, *N. kessleri*, *N. fluviatilis*, *N. gymnotrachelus*, *M. batrachocephalus*, *P. marmoratus*, *B. stellatus*, *B. brauneri*.

Найбільшу чисельність бичкових зареєстровано для акваторій Дніпровського водосховища (113,8 екз./100 м²). Видом-домінантом серед Gobiidae є *N. fluviatilis*, субдомінантом – *N. melanostomus*.

Головними трофічними конкурентами *N. fluviatilis* є молодь промислових видів. У р. Самара коефіцієнти перекривання трофічних ніш між бичком і пліткою досягають 0,95, плоскиркою – 0,91, карасем сріблястим – 0,88, краснопівкою – 0,87, лящем – 0,62.

На фоні гострої трофічної конкуренції на р. Самара між новим агресивним видом іхтіофауни Придніпров'я сонячним окунем *L. gibbosus* та Бичковими чисельність та біомаса останніх різко зменшилися.

У р. Інгулець, яка впадає до Каховського водосховища, повне перекриття трофічної ніші спостерігається між *N. fluviatilis* та *Syngnathus abaster nigrolineatus* (1,00), майже повне – між пісочником і *L. gibbosus* (0,97).

Аборигенні риби водойм Дніпропетровської області, у тому числі промисловоцінні види, зазнають потужного трофічного тиску з боку малоцінних, «смітних» або чужорідних видів.

Бібліографічні посилання

- Bulakhov, V.L., Novitsky, R.O., Pakhomov, O.E., Khristov, O.O. 2008. Biologichne riznomanittya Ukrainy. Dnipropetrovs'ka oblast'. Krygloroti. Ryby [Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Cyclostomes (Cyclostomata). Fishes (Pisces)]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Charlebois, P.M., Marsden, J.E., Goettel, R.G., Wolfe, R.K., Jude, D.J., Rudnika, S., 1997. The round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas), a review of European and North American literature. Illinois-Indiana Sea Grant Program and Illinois Natural History Survey. INHS Special Publication 20.
- Copp, G.H., Bianco, P.G., Bogutskaya, N.G., Erős, T., Falka, I., Ferreira, M.T., Fox, M.G., Freyhof, J., Gozlan, R.E., Grabowska, J., Kováč, V., Moreno-Amich, R., Naseka, A.M., Peñáz, M., Povž, M., Przybylski, M., Robillard, M., Russell, I.C., Stakėnas, S., Šumer, S., Vila-Gispert, A., Wiesner, C., 2005. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? J. Appl. Ichthyol. 21, 242–262.
- Corkum, L.D., Sapota, M.R., Skóra, K.E., 2004. The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean. Biol. Invasions 6(2), 173–183.
- Grabowska, J., Grabowski, M., 2005. Diel-feeding activity in early summer of racer goby *Neogobius gymnotrachelus* (Go-

- biidae): A new invader in the Baltic basin. J. Appl. Ichthyol. 21, 282–286.
- Korotkiy, I.I., 1937. Ikhtiofauna porozhistoy chastyny riky Dni-pra ta yiyi zminy pid vplyvom pobuduvannya grebli Dni-prelstanu [The ichthyofauna of rapids part of the Dnieper River and its changes as a result of the construction the Dne-prelstan dam]. Dnipropetrovsk State Univ., Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Madenjian, C.P., Stapanian, M.A., Witzel, L.D., Einhouse, D.W., Pothoven, S.A., Whitford, H.L., 2011. Evidence for predatory control of the invasive round goby. Biol. Invasions 13, 987–1002.
- Marsden, J.E., Jude, D.J., 2003. Round gobies invade North America. Ohio State University Fact Sheet. 65.
- Mel'nikov, G.B., 1953. Formirovanie i puti rekonstrykzii ikhtio-fauny Dneprovskogo vodohranilisha posle vosstanovleniya plotiny DneproGESa [The formation and the way of recon-struction of the Dnieper reservoir ichthyofauna after the DniproGES dam restoration]. Trudy Vsesoyuzn. Gidrobiol. Obshestva AS USSR 11, 163–188 (in Russian).
- Miller, P.J., 1986. Gobiidae. Fishes of the North-Eastern Atlan-tic and Mediterranean. Eds P.J.P. Whitehead, M.-L. Bau-cho, J.-C. Hureau, J. Nielsen, E. Tortonese. UNESCO, Paris. 3, 1019–1085.
- Movchan, Y.V., Manilo, L.G., Smirnov, A.I., Scherbukha, A.Y., 2003. Katalog koleksiyi zoologicheskogo myzeyu NAS Ukraine. Krugloroty i ryby [The catalogue of the collection of the Zoological Museum of NAS of Ukraine. Lamprey and Fishes]. Zoomuzey NAS Ukraine, Kyiv (in Russian).
- Novitsky, R.O., Khristov, O.O., Bondarev, D.L., 2008. Bychok pugolovka Braunera *Benthophiloides brauneri* Beling et Il-jin, 1927 (Gobiidae, Perciformes) – novyj vid ikhtiofauny Dniprovs'kogo (Zaporiz'kogo) vodoshovischa [Tadpole-goby *Benthophiloides brauneri* Beling et Iljin, 1927 (Gobiidae, Perciformes) – a new species of the ichthyofauna of Dniprovs'ke (Zaporiz'ke) Reservoir]. Vestnik Zoologii 42(6), 524 (in Ukrainian).
- Novitsky, R.O., Khristov, O.O., Kochet, V.N., Bondarev, D.L., 2002. Aspekty autaklimatizatsii ryb v Dneprovskom (Zapo-rozhskom) vodohranilische [The aspects of fish autacclima-tization in the Dneprovskoe reservoir]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 10(1), 87–90 (in Russian).
- Pakhorukov, A.M., 1980. Izuchenie raspredeleniya molodi ryb v vodohranilischah i ozerah [The study of the juvenile fish distri-bution in reservoirs and lakes]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Panov, V.E., Dgebuadze, Y.Y., Shiganova, T.A., Filippov, A.A., Minchin, D., 2007. A risk assessment of biological invasions in the inland waterways of Europe: The northern invasion corridor case study. In: Gherardi, F. (ed.) Biological invad-ers in inland waters: Profiles, distribution, and threats. Springer, pp. 639–656.
- Pianka, E.R., 1973. The structure of lizard communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4, 53–74.
- Pravdin, I.F., 1966. Rukovodstvo po izucheniyu ryb [Guidance on fish investigations]. Pischevaya Prom-st', Moscow (in Russian).
- The freshwater fishes of Europe. 2003. Ed. P.J. Miller. GmbH, AULA-Verlag. 8/I. Gobiidae 1, 157–404.
- The Freshwater fishes of Europe. 2004. Ed. P.J. Miller. GmbH, AULA-Verlag. 8/II. Gobiidae 2, 1–478.
- Van Beek, G.C.W., 2006. The round goby *Neogobius melanostomus* first recorded in the Netherlands. Aq. Inv. 1(1), 42–43.

Надійшла до редколегії 08.09.2014



УДК 598.2:591.5(477.5)

Терміни розмноження та розмір кладки у *Parus major* та *P. caeruleus* у Харківській та Сумській областях

Д.І. Бондарець, А.Б. Чаплигіна

Харківський національний педагогічний університет імені Г.С. Сковороди, Харків, Україна

Синиці починають нестися за умови стійкого переходу середньодобової температури через $+4^{\circ}\text{C}$. У синиці великої та синиці блакитної в умовах НПП «Гомільшанські ліси» максимальна кількість розпочатих кладок (середній розмір $12,3 \pm 1,50$ та $12,8 \pm 1,75$ яйця відповідно) спостерігається за $+15^{\circ}\text{C}$, зі зростанням якої розмір кладки поступово зменшується. Виявлено розмір повних кладок синиці великої ($n = 164$) та синиці блакитної ($n=38$) у Сумській та Харківській областях. У синиці великої він варіює від 5 до 15 яєць, що у середньому становить в умовах НПП «Гомільшанські ліси» (ділянка 1) $10,8 \pm 1,93$, в ур. Вакалівщина (ділянка 2) – $9,3 \pm 2,33$ та у НПП «Гетьманський» (ділянка 3) – $9,1 \pm 2,28$, а у синиці блакитної – від 5 до 15 яєць, що у середньому становить $11,4 \pm 2,09$ (1), $9,3 \pm 2,81$ (2) та $10,5$ (3) відповідно. Встановлено розмір кладок для синиці великої та синиці блакитної, який зустрічається найчастіше на кожній ділянці. У синиці великої найбільшу частку складають 11-яйцеві кладки (10,9%) (1), 11-яйцеві кладки (12,7%) (2), 9- та 10-яйцеві кладки (по 3,0%) (3). У гніздах синиці блакитної найчастіше зустрічаються 12-яйцеві кладки (21,1%) (1), на ділянках 2 та 3 не виявлено розмір кладки, який би переважав. Найбільшу кількість кладок синиця велика розпочала у другій декаді квітня ($n = 28$) (1) та у першій декаді травня ($n = 25$) (2), а синиці блакитні приступили до відкладання яєць у третій декаді квітня ($n = 17$) (1), у першій ($n = 2$) та другій ($n = 2$) декадах травня (2). У НПП «Гетьманський» перевана кількість кладок синицею великою та синицею блакитною розпочата в третій декаді квітня.

Ключові слова: синиця велика; синиця блакитна; розмір кладки; терміни розмноження

Timing of reproduction and clutch size in *Parus major* and *P. caeruleus* in Kharkiv and Sumy regions

D. Bondarets, A. Chaplygina

G.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University, Kharkiv, Ukraine

Under our supervision were on average 450 artificial nesting in different years. Studies were conducted in 2006–2014 in the conditions of oak forest in national natural park “Homilshanski forests” (Kharkiv region) ($49^{\circ}38'$ north latitude, $36^{\circ}18'$ east longitude), pine forests in National natural park “Hetmansky” ($50^{\circ}22'$ north latitude, $35^{\circ}01'$ east longitude) and broadleaf forest natural boundary Vakalivschyna (Sumy region) ($51^{\circ}01'$ north latitude, $34^{\circ}55'$ east longitude). We investigated 164 layings of great tits and 38 laying of blue tits. Terms of breeding of birds were determined by the date of laying of the first egg. It was found that tits began to lay eggs at steady transition of the average daily temperature over $+4^{\circ}\text{C}$. Maximum amount of started layings was observed in great tits and blue tits in the conditions of the national natural park “Homilshanski forests” (average size – 12.3 ± 1.50 and 12.8 ± 1.75 eggs, respectively) at $+15^{\circ}\text{C}$, with the size of laying gradually decreasing with higher temperatures. Sizes of full layings in great tits ($n = 164$) and blue tits ($n = 38$) in Sumy and Kharkiv regions were found. With regard to the great tit, it varies from 5 to 15 eggs being on average 10.8 ± 1.93 in the conditions of NNP “Homilshanski forests”, at natural boundary Vakalivschyna – 9.3 ± 2.33 and at NNP “Hetmansky” – 9.1 ± 2.28 , while for blue tits it is equal to 5–15 eggs, i.e. 11.4 ± 2.09 on average in the conditions of NNP “Homilshanski forests”, at natural boundary Vakalivschyna – 9.3 ± 2.81 and at NNP “Hetmansky” – 10.5 . Size of laying for great tits and blue tits, which prevails for each territory, has been established. The largest sizes for great tits are: 11-egg laying (10.9%) in the conditions of NNP “Homilshanski forests”, 11-egg laying (12.7%) dominating at the natural boundary Vakalivschyna and 9- and 10-egg laying (by 3.0%) at NNP “Hetmansky”. 12-egg laying (21.0%) was often found in the nests of blue tits in conditions of NNP “Homilshanski forests”, size of laying which would be dominating in blue tits at the natural boundary Vakalivschyna and NNP “Hetmansky” was not found. The largest number of laying by great tits was started at NNP “Homilshanski forests” in the second decade of

April (n = 28), at natural boundary Vakalivschyna – in early May (n = 25), while blue tits started laying eggs at NNP “Homilshanski forests” in the third decade of April (n = 17), at natural boundary Vakalivschyna – in the first (n = 2) and second (n = 2) week in May. Overwhelming number of layings were started by great tits and blue tits at NNP “Hetmansky” in the third week of April.

Keywords: great tit; blue tit; clutch size; timing of reproduction

Вступ

Ефективність розмноження птахів значною мірою визначає розмір кладки, який залежить від впливу різних факторів (Daan et al., 1990). Зі збільшенням широти відбувається зростання розміру кладки (Cardillo, 2002). У птахів-дуплогнізників кількість яєць у кладці можуть визначати параметри гніздівлі (Soler et al. 2001; Møller et al., 2014a, 2014b, 2014c), генотип самок, їх фенотипічна пластичність (Haywood, 2013) і строки розмноження птахів (Lepage, 2000; Christians et al., 2001; Tinbergen and Williams, 2002; Boulton, 2012). Наприкінці періоду гніздування перші кладки *Pica pica* (Linnaeus, 1758) можуть мати низьку фенотипічну якість (De Neve, 2004). Суперечлива інформація стосовно кількості яєць у повторних кладках. Одні дослідники описують зменшення розміру кладки, що свідчить про зниження репродуктивної функції самок протягом сезону розмноження (Hansson et al., 2000; Nilsson, 2000). Інші автори вважають, що витрати на продукування яєць є незначними: з'ясовано, що після видалення яєць із кладок куликів птахи здатні відкладати значно більше яєць (Grønstøl et al., 2006). Проте інкубація незвично великих кладок може вплинути на продуктивність після вилуплення пташенят та спричинити нижчу річну успішність розмноження у куликів (Lengyel et al., 2009).

На розмір кладки впливають сезонні коливання доступності кормових ресурсів (Clifford, 2001; Yom-Tov and Geffen, 2002). У популяціях чоботаря (*Recurvirostra avosetta* Linnaeus, 1758) кількість молоді позитивно пов'язана з наявністю достатньої кількості корму для її вирощування. Цікаво, що останні краще виживають у великих виводках (Lengyel, 2007). Проте у шпака (*Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758) додатковий корм і температура навколишнього середовища не мають статистично значимого впливу на кількість яєць у кладці (Christians, 2000; Christian, 2002). Деякі автори вважають, що остаточну роль в еволюції розміру кладок має наявність кальцію у середовищі (Patten, 2007). Крім того, відомо, що зростання тиску хижаків викликає збільшення розміру кладок (Griebeler, 2010).

У більшості публікацій показано взаємозв'язок розміру кладки з параметрами яєць, які залежать від добової кількості енергії, доступної для їх формування (Schaper, 2013), строків і періодів розмноження (Nilsson, 2000). Безумовно, розмір яйця впливає на якість нащадків (Krist, 2011).

Завданням нашої роботи було проаналізувати хронологічну та сезонну мінливість розміру кладок синиці великої та синиці блакитної для підтримання сталості їх популяцій та охорони в умовах Лівобережної України.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проведені у 2006–2014 рр. в умовах діброви нагірного типу НПП «Гомільшанські ліси» (Харківська обл.) (49°38' пн. ш., 36°18' сх. д.), субору НПП

«Гетьманський» (50°22' пн. ш., 35°01' сх. д.) і широколистяного лісу ур. Вакалівщина (Сумська обл.) (51°01' пн. ш., 34°55' сх. д.). Для вказаних територій характерний помірно континентальний клімат, який формується в результаті взаємодії трьох основних факторів: сонячної радіації, циркуляції атмосфери та характеру підстилаючої поверхні. Як об'єкт досліджень обрано два види родини Paridae – синицю велику (*Parus major* Linnaeus, 1758) та синицю блакитну (*P. caeruleus* Linnaeus, 1758).

Під нашим спостереженням у різні роки перебувало в середньому 450 штучних гніздівель (120 шт. – НПП «Гомільшанські ліси», 200 шт. – ур. Вакалівщина, 130 шт. – НПП «Гетьманський»). Їх перевірку здійснювали в період із I декади квітня по I декаду липня (у середньому до 10 разів). Штучні гніздівлі для малих горобцеподібних птахів мали стандартні розміри, були виготовлені з дощатого матеріалу з діаметром льотка 3 см. Кришка у таких гніздівель відкривається зверху або виймається спереду, що полегшує їх перевірку.

Досліджено 164 кладки синиці великої та 38 – синиці блакитної. Строки розмноження птахів визначали за датою відкладення першого яйця.

Під час розрахунку середніх температур повітря за роки дослідження використано щоденники погоди із сайту www.gismeteo.com. Статистичну обробку результатів проведено з використанням однофакторного дисперсійного аналізу (відмінності між середніми значеннями вважали вірогідними при $P < 0,05$). У статті наведено середні значення та середньоквадратичне відхилення ($\bar{x} \pm SD$).

Дані з фенології синиць ур. Вакалівщина та НПП «Гетьманський» надані та уточнені М.П. Книшом, заступником директора з наукової роботи парку, якому автори щиро вдячні.

Результати та їх обговорення

У районі досліджень синиця велика та синиця блакитна є кочовими, частково осілими, у більшості моноциклічними видами. По гніздових територіях синиці розподіляються у березні. На строки відкладання яєць впливає температурний режим навколишнього середовища, який визначає кормову базу птахів та фізіологічний стан самки у період формування яєць. Строки початку відкладання яєць у синиць залежать від середньодобової температури квітня, інколи – березня. За нашими підрахунками, синиці починають нестися за умови стійкого переходу середньодобової температури через +4 °C (рис. 1). У теплі весни 2008, 2010 та 2014 рр. температура березня поступово збільшувалася, тому синиці після розподілу по територіях одразу почали будівництво гнізд та відкладання яєць. Аналіз залежності розміру кладок від середньодобової температури упродовж періоду відкладання яєць показав, що максимальна їх кількість в умовах НПП «Гомільшанські ліси» для синиці великої та синиці блакитної (середній

розмір $12,3 \pm 1,50$ та $12,8 \pm 1,75$ яйця відповідно) спостерігається за $+15\text{ }^{\circ}\text{C}$, зі зростанням якої розмір кладки поступово зменшується.

На території НПП «Гомільшанські ліси» у гніздах синиці великої перші яйця з'являються з II декади квітня (12.04.2008, 24.04.2009, 14.04.2010, 21.04.2011, 23.04.2012, 18.04.2013, 11.04.2014), що у середньому становить $18,04 \pm 5,3$ доби (11.04 у 2014 – 24.04 у 2009 р.). Пік початку відкладання яєць у середньому за 7 років припадає на другу декаду квітня. У деяких особин зареєстровано повторні та другі кладки у III декаді травня – I декаді червня (24.05.2008; 01.06.2010; 02.06.2014), їх відсоток незначний (табл. 4). Другі кладки властиві для незначної частини популяції синиць. Гніздування відбувається, як правило, у тих самих штучних гніздівлях. У 2014 році першу кладку птахи почали 11.04, другу кладку самка почала відкладати 23.05 в оновлене старе гніздо у тій самій штучній гніздівлі, через 3 доби після того, як пташенята його залишили. У синиці блакитної перші яйця з'являються у II декаді квітня – I декаді травня (11.04.2008, 17.04.2009, 19.04.2010, 03.05.2011, 27.04.2012, 21.04.2013, 17.04.2014), що у середньому становить – $20,04 \pm 6,0$ доби (11.04 у 2008 – 03.05 у 2011 р.). Повторні та другі кладки з'являються у I – III декадах травня (25.05.2008, 10.05.2013).

У Сумській області в урочищі «Вакалівщина» більшість кладок синиці великої починають у I декаді травня, але перші яйця у гніздах з'являються протягом II декади квітня – I декади червня (21.04.2006, 16.04.2007, 11.04–29.05.2008, 20.04–27.05.2009, 17.04–3.06.2010, 24.04.2011, 20.04–30.05.2012, 23.04.2013, 19.04.2014) (табл. 5). За 7 років спостережень перше яйце самки відкладають у середньому $19,04 \pm 3,9$ доби. У синиці блакитної в урочищі перші яйця реєструються 20.04.2007, 28.04.2009, 23.04.2012, 25.04.2013, 25.04.2014 р., що у середньому становить – $24,04 \pm 2,9$ доби (23.04 у 2012 – 31.05 у 2014 р.). В умовах НПП «Гетьманський» свіжі кладки синиці великої відмічені 24.04–6.06.2011, 14.04.2012, 21.04.2013 та 16.04.2014.

Існує широкий спектр змін розміру кладок птахів. Наприклад, у синиці великої він варіює від 1 до 17 яєць у кладці (Van Noordwijk et al., 1981; Boyce and Perrins, 1987). За нашими даними, розмір кладки достовірно збільшується з $9,1 \pm 2,28$ (6–13; $n = 22$) у НПП «Гетьманський» та $9,3 \pm 2,33$ (5–14; $n = 94$) в ур. Вакалівщина (табл. 2) до $10,8 \pm 1,93$ (5–15; $n = 52$) у НПП «Гомільшанські ліси» (табл. 1). Найбільшу частку в НПП «Гомільшанські ліси» та ур. Вакалівщина складають 11-йайцеві кладки, 10,9% та 12,7% відповідно. У НПП «Гетьманський» переважають 9- та 10-йайцеві кладки, по 3,0% відповідно (рис. 2).

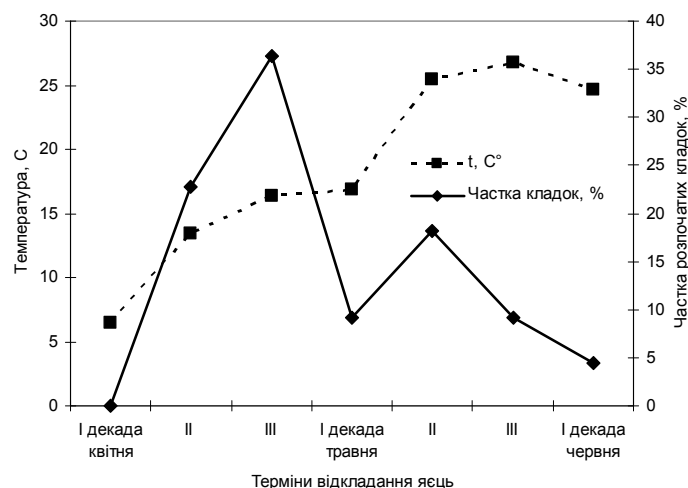


Рис. 1. Залежність частки відкладених яєць синиці великої від температури протягом періоду розмноження в НПП «Гомільшанські ліси» (2014 р.)

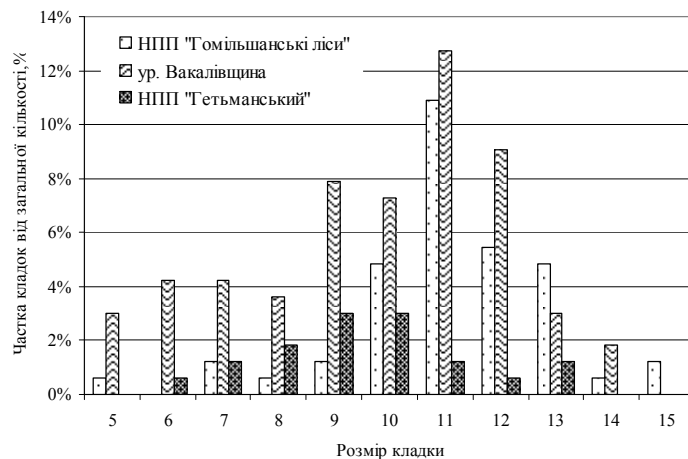


Рис. 2. Частка кладок різного розміру у синиці великої ($n = 164$) протягом 2006–2014 рр.

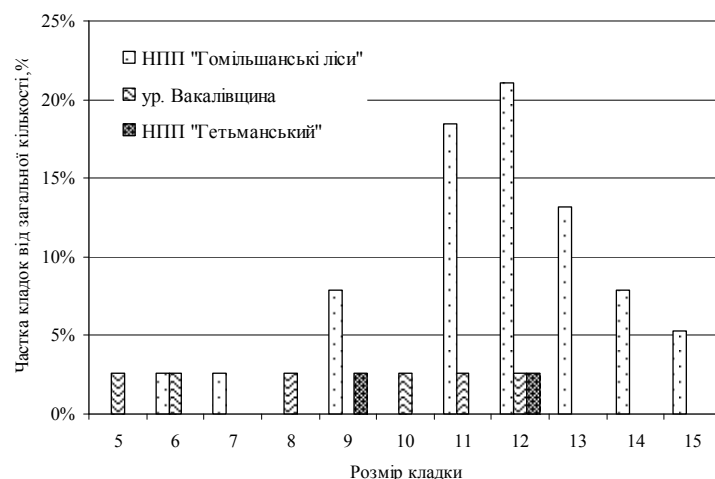


Рис. 3. Частка кладок різного розміру у синиці блакитної (n = 38) протягом 2008–2014 рр.

У синиці блакитної розмір кладок варіює від 5 до 15 яєць у кладці. Аналіз показав, що розмір кладки достовірно збільшується з $9,3 \pm 2,81$ (5–12; n = 6) в ур. Вакалівщина та $10,5$ (9–12; n = 2) у НПП «Гетьманський» до $11,4 \pm 2,09$ (6–15; n = 30) в НПП «Гомільшанські ліси» (табл. 1, 2). Найбільшу частку в НПП «Гомільшанські ліси» складають 12-йцеві кладки (21,1%). В ур. Вакалівщина та НПП «Гетьманський» розміру кладок, який би переважав, на даних територіях не виявлено (рис. 4).

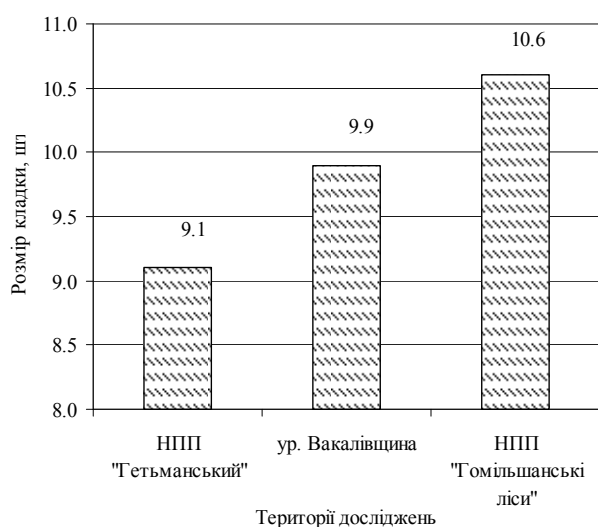


Рис. 4. Мінливість середнього розміру кладки синиці великої залежно від території дослідження (2014 р.)

Відома тенденція до збільшення розміру кладки зі збільшенням широти або з півночі на південь (Cardillo, 2002). За нашими даними, з просуванням на південь відбувається зростання середнього розміру кладок із $9,3 \pm 2,81$ (5–12; n = 6) в ур. Вакалівщина й до $11,4 \pm 2,09$ (6–15; n = 30) в НПП «Гомільшанські ліси» ($P < 0,01$), хоча широтні відмінності можуть бути пом'якшені під впливом інших факторів: особливості біотопу, щільності гніздового поселення, вікового складу популяцій.

На території Західної та Південної Європи встановлено залежності розміру перших кладок від біотопу (Artemeva, 2006). У Приладоджі подібні закономірності не виявлені (Blondel et al., 1987). У 2014 році у синиці

великої середній розмір кладки достовірно більший ($P < 0,05$) у нагірній діброві НПП «Гомільшанські ліси», на відміну від субору НПП «Гетьманський» $10,6 \pm 2,34$ проти $9,1 \pm 2,28$, відповідно.

Середній розмір кладки прямо пов'язаний із чисельністю синиці великої та синиці блакитної на контрольованій території, але не залежить від щільності гніздового населення. У Голландії, за даними Х.Н. Клуївера (Kluyver, 1951), популяційні механізми регуляції чисельності, у тому числі скорочення кількості відкладених яєць, починають діяти, якщо щільність гніздового населення становить 40 пар/км².

Таблиця 1

Хронологічна мінливість розміру кладок синиць великої та блакитної на території НПП «Гомільшанські ліси», 2008–2014 рр.

Рік	<i>P. major</i>		<i>P. caeruleus</i>	
	n	середній розмір кладки	n	середній розмір кладки
2008	3	$9,3 \pm 1,16$	6	$10,7 \pm 2,66$
2009	1	9,0	7	$11,7 \pm 1,60$
2010	5	$11,6 \pm 0,89$	2	13,0
2011	6	$10,8 \pm 0,75$	2	8,0
2012	7	$12,3 \pm 1,50$	8	$12,8 \pm 1,75$
2013	11	$11,7 \pm 1,74$	3	$12,3 \pm 1,16$
2014	19	$10,6 \pm 2,34$	2	11,5
Разом	52	$10,8 \pm 1,93$	30	$11,4 \pm 2,09$

Таблиця 2

Хронологічна мінливість розміру кладок синиць великої та блакитної на території ур. Вакалівщина, 2006–2007, 2009–2014 рр.

Рік	<i>P. major</i>		<i>P. caeruleus</i>	
	n	середній розмір кладки	n	середній розмір кладки
2006	6	$8,5 \pm 2,51$	–	–
2007	3	$10,3 \pm 1,53$	–	–
2009	38	$9,5 \pm 1,97$	3	$7,3 \pm 3,22$
2010	2	$6,5 \pm 0,71$	–	–
2011	14	$10,5 \pm 2,50$	1	10,0
2012	3	$8,0 \pm 2,65$	–	–
2013	10	$11,4 \pm 1,84$	1	12,0
2014	18	$9,9 \pm 2,68$	1	8,0
Разом	94	$9,3 \pm 2,33$	6	$9,3 \pm 2,81$

На території НПП «Гомільшанські ліси» найбільша кількість кладок розпочата синицею великою у II декаді квітня ($n = 28$), а синицею блакитною – у III декаді квітня ($n = 17$) (табл. 4). В ур. Вакалівщина самки синиці великої почали відкладання яєць у I декаді травня ($n = 25$), а синиці блакитної – у I ($n = 2$) та II ($n = 2$) декадах травня (табл. 5), тобто значно пізніше, порівняно з попе-

редньою територією. У НПП «Гетьманський» більшість кладок синиць великої та блакитної розпочаті у III декаді квітня ($n = 8$ та 2 , відповідно) (табл. 6). У різні роки протягом сезону розмноження на території НПП «Гомільшанські ліси» розмір кладок синиць великої та блакитної достовірно зменшується, на це вказують також Х.К.П. Крік зі співавторами (Crick et al., 1993).

Таблиця 4

Мінливість розміру кладок синиць великої та блакитної залежно від строків початку яйцевідкладання на території НПП «Гомільшанські ліси», 2008–2014 рр.

Строки початку відкладання яєць	<i>P. major</i>			<i>P. caeruleus</i>		
	кількість кладок	кількість яєць у гніздах	середній розмір кладки	кількість кладок	кількість яєць у гніздах	середній розмір кладки
11.04–20.04	28	309	$11,2 \pm 1,77$	11	128	$11,6 \pm 1,21$
21.04–30.04	15	168	$11,2 \pm 3,17$	17	198	$11,6 \pm 4,32$
01.05–10.05	5	45	$9,0 \pm 3,94$	4	40	$10,0 \pm 2,58$
11.05–20.05	4	25	$6,3 \pm 3,30$	2	7	3,5
21.05–31.05	4	20	$5,0 \pm 2,83$	3	15	$5,0 \pm 2,65$

Таблиця 5

Мінливість розміру кладок синиць великої та блакитної залежно від строків початку яйцевідкладання на території ур. Вакалівщина, 2006–2007, 2009–2014 рр.

Строки початку відкладання яєць	<i>P. major</i>			<i>P. caeruleus</i>		
	кількість кладок	кількість яєць у гніздах	середній розмір кладки	кількість кладок	кількість яєць у гніздах	середній розмір кладки
01.04–10.04	1	11	11,0	–	–	–
11.04–20.04	9	86	$9,6 \pm 3,84$	–	–	–
21.04–30.04	19	201	$10,6 \pm 2,59$	1	12	12,0
01.05–10.05	25	214	$8,6 \pm 3,71$	2	9	4,5
11.05–20.05	15	121	$8,1 \pm 3,11$	2	18	9,0
21.05–31.05	15	64	$4,3 \pm 3,31$	1	8	8,0
01.06–10.06	1	4	4,0	–	–	–

Таблиця 6

Мінливість розміру кладок синиць великої та блакитної залежно від строків початку яйцевідкладання на території НПП «Гетьманський», 2014 р.

Строки початку відкладання яєць	<i>P. major</i>			<i>P. caeruleus</i>		
	кількість кладок	кількість яєць у гніздах	середній розмір кладки	кількість кладок	кількість яєць у гніздах	середній розмір кладки
11.04–20.04	5	58	$11,6 \pm 1,52$	–	–	–
21.04–30.04	8	75	$9,4 \pm 0,92$	2	21	10,5
01.05–10.05	2	20	10,0	–	–	–
11.05–20.05	4	27	$6,8 \pm 2,99$	1	2	2,0
21.05–31.05	2	15	7,5	–	–	–
01.06–10.06	1	7	7,0	–	–	–

Одним із важливих чинників, з яким пов'язують відкладання других кладок, є породний склад деревостану. У хвойних і вічнозелених лісах Західної Європи другий цикл гніздування птахи починають частіше, ніж у листопадних (Cramp and Perrins, 1993). За нашими даними, у 2014 році у суборі з переважанням сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) другий цикл гніздування почали 7,7% ($n = 2$) синиць, у широколистяних лісах – близько 4,2% ($n = 1$), у діброві нагірного типу – 9,5% ($n = 2$). На частоту відкладання других кладок синицею великою у Західній Європі впливає щільність гніздового населення (Kluver, 1951). Особини старших вікових груп починають другий цикл розмноження частіше, ніж особини першого року. Проте на частоту біциклії не впливають час початку розмноження популяції та весняна погода.

Дане явище, швидше, пов'язане з наявністю достатньої кормової бази у весняний період. Для частоти біциклії важлива сума середньомісячних температур грудня, січня та лютого. Тобто у тепліші сезони птахи будуть готові до розмноження раніше, ніж у холодні, оскільки зимові погодні умови впливають на динаміку чисельності комах, які створюють кормову базу для даних видів птахів. Це підтверджують результати наших досліджень у 2008 та 2014 рр., коли у зв'язку з теплими та ранніми веснами синиці почали гніздування одразу після розподілу по територіях. Своєрідний вплив на появу других кладок у гніздах синиць великої та блакитної створюють зимові погодні умови. Зокрема, у Приладж'ї після теплих зим їх кількість зростала (Artemeva, 2006).

Висновки

Синиці починають нестися за стійкого переходу середньодобової температури через +4 °C. Максимальна кількість розпочатих кладок в умовах НПП «Гомільшанські ліси» для синиці великої та синиці блакитної (середній розмір – $12,3 \pm 1,50$ та $12,8 \pm 1,75$ яєць відповідно) спостерігається за +15 °C, зі зростанням якої розмір кладки поступово зменшується.

У Сумській та Харківській областях розмір повних кладок синиці великої ($n = 164$) варіює від 5 до 15 яєць, що у середньому становить в умовах НПП «Гомільшанські ліси» $10,8 \pm 1,93$, в ур. Вакалівщина – $9,3 \pm 2,33$ та у НПП «Гетьманський» – $9,1 \pm 2,28$. Для синиці блакитної ($n = 38$) розмір повних кладок варіює від 5 до 15 яєць, що у середньому становить в умовах НПП «Гомільшанські ліси» $11,4 \pm 2,09$, в ур. Вакалівщина – $9,3 \pm 2,81$ та у НПП «Гетьманський» – $10,5$. Аналіз окремо по кожній території показав, що найбільшу частку в умовах НПП «Гомільшанські ліси» у синиці великої складають 11-яйцеві кладки (10,9%), а у синиці блакитної – 12-яйцеві кладки (21,1%), в ур. Вакалівщина у синиці великої переважають 11-яйцеві кладки (12,7%), а у НПП «Гетьманський» – 9- та 10-яйцеві кладки (по 3,0%). Для синиці блакитної в умовах ур. Вакалівщина та НПП «Гетьманський» не виявлено розмір кладки, який би переважав. На території НПП «Гомільшанські ліси» найбільша кількість кладок розпочата синицею великою у II декаді квітня ($n = 28$), а синицею блакитною – у III декаді квітня ($n = 17$). В ур. Вакалівщина самки синиці великої почали відкладання яєць у I декаді травня ($n = 25$), а синиці блакитної – у I ($n = 2$) та II ($n = 2$) декадах травня, тобто значно пізніше порівняно з попередньою територією. У НПП «Гетьманський» переважну кількість кладок синиці велика та блакитна почали у III декаді квітня.

Бібліографічні посилання

- Artemeva, M.D., 2006. Osobennosti populyatsionnoy ekologii bolshoy sinitsy v taezhnykh lesakh Priladozhya [Features of population ecology of the Great Tit in the taiga forests of Priladozhya]. Ornitologicheskoe issledovaniya v Severnoy Evrazii. Tezisy 12 Mezhdunarodnoy ornitologicheskoy konferentsii [Ornithological studies in Northern Eurasia. Theses 12th to the International ornithological conference]. Stavropol, 44–45 (in Russian).
- Blondel, J., Clamens, A., Cramm, P., Gaubert, H., Isenmann, P., 1987. Population studies on tits in the Mediterranean region. *Ardea* 75, 21–34.
- Boulton, R.L., Cassey, P., 2012. How avian incubation behaviour influences egg surface temperatures: Relationships with egg position, development and clutch size. *J. Avian Biol.* 43, 289–296.
- Boyce, M.S., Perrins, C.M., 1987. Optimizing great tit clutch size in a fluctuating environment. *Ecology* 68, 142–153.
- Cardillo, M., 2002. The life-history basis of latitudinal diversity gradients: How do species traits vary from the poles to the equator? *J. Anim. Ecol.* 71, 79–87.
- Christians, J.K., Evanson, M., Aiken, J.J., 2001. Seasonal decline in clutch size in European starlings: A novel randomization test to distinguish between the timing and quality hypotheses. *J. Anim. Ecol.* 70, 1080–1087.

- Christians, J.K., 2000. Producing extra eggs does not deplete macronutrient reserves in European starlings (*Sturnus vulgaris*). *J. Avian Biol.* 31, 312–318.
- Christians, J.K., 2002. Avian egg size: Variation within species and inflexibility within individuals. *Biol. Rev.* 77, 1–26.
- Clifford, L.D., Anderson, D.J., 2001. Food limitation explains most clutch size variation in the Nazca booby. *J. Anim. Ecol.* 70, 539–545.
- Cramp, S., Perrins, C.M. (Eds), 1993. The birds of the Western Palearctic. Vol. 7. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Crick, H.Q.P., Gibbons, D.W., Magrath, R.D., 1993. Seasonal changes in clutch size in British birds. *J. Anim. Ecol.* 63, 263–273.
- Daan, S., Dijkstra, C., Tinbergen, J.M., 1990. Family planning in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): The ultimate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour* 114, 83–116.
- De Neve, L.J., Soler, J., Soler, M., Pérez-Contreras, T., 2004. Differential maternal investment counteracts for late breeding in magpies *Pica pica*: An experimental study. *J. Avian Biol.* 35, 237–245.
- Griebeler, E.M., Caprano, T., Bohning-Gaese, K., 2010. Evolution of avian clutch size along latitudinal gradients: Do seasonality, nest predation or breeding season length matter? *J. Evol. Biol.* 23, 888–901.
- Grønseth, G.B., Blomqvist, D., Wagner, R.H., 2006. The importance of genetic evidence for identifying intra-specific brood parasitism. *J. Avian Biol.* 37, 197–199.
- Hansson, B., Bensch, S., Hasselquist, D., 2000. The quality and the timing hypotheses evaluated using data on Great Reed Warblers. *Oikos* 90, 575–581.
- Haywood, S., 2013. Origin of evolutionary change in avian clutch size. *Biol. Rev.* 88, 895–911.
- Kluyver, H.N., 1951. The population ecology of the Great Tit, *Parus major* L. *Ardea* 39, 1–135.
- Krist, M., 2011. Egg size and offspring quality: A meta-analysis in birds. *Biol. Rev.* 86, 692–716.
- Lengyel, N.L., Collie, J.S., Valentine, P.C., 2009. The invasive colonial ascidian *Didemnum vexillum* on Georges Bank: Ecological effects and genetic identification. *Aq. Inv.* 4(1), 143–152.
- Lengyel, S., 2007. Benefits of large broods by higher chick survival and better territories in a precocial shorebird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 589–598.
- Lepage, D., Gauthier, G., Menu, S., 2000. Reproductive consequences of egg-laying decisions in snow geese. *J. Anim. Ecol.* 69, 414–427.
- Møller, A.P., Adriaenssens, F., Artemyev, A., Banbura, J., Barba, E., Biard, C., Blondel, J., Bouslama, Z., Bouvier, J.-C., Camprodon, J., Cecere, F., Chaine, A., Charmantier, A., Charter, M., Cichon, M., Cusimano, C., Czeszczewik, D., Doligez, B., Doutrelant, C., Dubiec, A., Eens, M., Eeva, T., Faivre, B., Ferns, P.N., Forsman, J.T., García-del-Rey, E., Goldshtein, A., Goodenough, A.E., Gosler, A.G., Gózdź, I., Grégoire, A., Gustafsson, L., Hartley, I.R., Heeb, P., Hinsley, S.A., Isenmann, P., Jacob, S., Järvinen, A., Juškaitis, R., Kania, W., Korpimäki, E., Krams, I., Laaksonen, T., Leclercq, B., Lehikoinen, E., Loukola, O., Lundberg, A., Mainwaring, M.C., Mänd, R., Massa, B., Mazgajski, T.D., Merino, S., Mitrus, C., Mönkkönen, M., Morales-Fernaz, J., Moreno, J., Morin, X., Nager, R.G., Nilsson, J.-Å., Nilsson, S.G., Norte, A.C., Orell, M., Perret, P., Perrins, C.M., Pimentel, C.S., Pinxten, R., Priedniec, I., Quidoz, M.-C., Remeš, V., Richner, H., Robles, H., Russell, A., Rytönen, S., Senar, J.C., Seppänen, J.T., Pascoal da Silva, L., Slagsvold, T., Solonen, T., Sorace, A., Stenning, M.J., Török, J., Tryjanowski, P., van Noordwijk, A.J., von Numers, M., Walankiewicz, W., Lambrechts, M.M., 2014a. Clutch size in European secondary hole-nesting passerines in

- relation to nest-box floor area, habitat, geographic location and study year. *Methods Ecol. Evol.* 5, 353–362.
- Møller, A.P., Adriaensen, F., Artemyev, A., Bañbura, J., Barba, E., Biard, C., Blondel, J., Bouslama, Z., Bouvier, J.-C., Camprodon, J., Cecere, F., Charmantier, A., Charter, M., Cichoń, M., Cusimano, C., Czeszczewik, D., Demeyrier, V., Doligez, B., Doutrelant, C., Dubiec, A., Eens, M., Eeva, T., Faivre, B., Ferns, P.N., Forsman, J.T., García-Del-Rey, E., Goldshtein, A., Goodenough, A.E., Gosler, A.G., Gózdź, I., Grégoire, A., Gustafsson, L., Hartley, I.R., Heeb, P., Hinsley, S.A., Isenmann, P., Jacob, S., Järvinen, A., Juškaitis, R., Korpimäki, E., Krams, I., Laaksonen, T., Leclercq, B., Lehikoinen, E., Loukola, O., Lundberg, A., Mainwaring, M.C., Mänd, R., Massa, B., Mazgajski, T.D., Merino, S., Mitrus, C., Mönkkönen, M., Morales-Fernaz, J., Morin, X., Nager, R.G., A.C., Orell, M., Perret, P., Pimentel, C.S., Pinxten, R., Priedniece, I., Quidoz, M.-C., Remeš, V., Richner, H., Robles, H., Russell, A., Rytönen, S., Senar, J.C., Seppänen, J.T., Pascoal da Silva, L., Slagsvold, T., Solonen, T., Sorace, A., Stenning, M.J., Török, J., Tryjanowski, P., van Noordwijk, A.J., von Numers, M., Walankiewicz, W., Lambrechts, M.M., 2014b. Variation in clutch size in relation to nest size in birds. *Ecology and Evolution* 4(18), 3583–3595.
- Møller, A.P., Adriaensen, F., Artemyev, A., Bañbura, J., Barba, E., Biard, C., Blondel, J., Bouslama, Z., Bouvier, J.-C., Camprodon, J., Cecere, F., Chaine, A., Charmantier, A., Charter, M., Cichoń, M., Cusimano, C., Czeszczewik, D., Doligez, B., Doutrelant, C., Dubiec, A., Eens, M., Eeva, T., Faivre, B., Ferns, P.N., Forsman, J.T., García-del-Rey, E., Goldshtein, A., Goodenough, A.E., Gosler, A.G., Gózdź, I., Grégoire, A., Gustafsson, L., Hartley, I. R., Heeb, P., Hinsley, S.A., Isenmann, P., Jacob, S., Järvinen, A., Juškaitis, R., Kania, W., Korpimäki, E., Krams, I., Laaksonen, T., Leclercq, B., Lehikoinen, E., Loukola, O., Lundberg, A., Mainwaring, M.C., Mänd, R., Massa, B., Mazgajski, T.D., Merino, S., Mitrus, C., Mönkkönen, M., Morales-Fernaz, J., Morin, X., Nager, R.G., Nilsson, J.-Å., Nilsson, S.G., Norte, A.C., Orell, M., Perret, P., Pimentel, C.S., Pinxten, R., Priedniece, I., Quidoz, M.-C., Remeš, V., Richner, H., Robles, H., Rytönen, S., Senar, J.C., Seppänen, J.T., da Silva, L.P., Slagsvold, T., Solonen, T., Sorace, A., Stenning, M.J., Török, J., Tryjanowski, P., van Noordwijk, A.J., von Numers, M., Walankiewicz, W., Lambrechts, M.M., 2014c. Clutch-size variation in Western Palearctic secondary hole-nesting passerine birds in relation to nest box design. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 353–362.
- Nilsson, J.-Å., 2000. Time-dependent reproductive decisions in the Blue Tit. *Oikos* 88, 351–361.
- Patten, M.A., 2007. Geographic variation in calcium and clutch size. *J. Avian Biol.* 38, 637–643.
- Schaper, S.V., Visser, M.E., 2013. Great tits provided with ad libitum food lay larger eggs when exposed to colder temperatures. *J. Avian Biol.* 44, 245–254.
- Soler, J.J., de Neve, L., Martinez, J.G., Soler, M., 2001. Nest size affects clutch size and the start of incubation in magpies: An experimental study. *Behav. Ecol.* 12, 301–307.
- Tinbergen, J.M., Williams, J.B., 2002. Energetics of incubation. *Avian incubation: Behaviour, environment, and evolution* (ed. D.C. Deeming), 299–313.
- Van Noordwijk, A.J., Van Balen, J.H., Scharloo, W., 1981. Genetic and environmental variation in clutch size of the Great tit *Parus major*. *Neth. J. Zool.* 31, 342–372.
- Yom-Tov, Y., Geffen, E., 2002. Examining Ashmole's hypothesis: Are life-history parameters of resident passerines related to the proportion of migrants? *Evol. Ecol. Res.* 4, 673–685.

Надійшла до редколегії 23.10.2014



УДК 598.243:(591.8+591.132.5)

Гістологічна будова травного тракту куликів (Aves, Charadrii)

Л.П. Харченко, І.О. Ликова

Харківський національний педагогічний університет імені Г.С. Сковороди, Харків, Україна

Досліджено гістологічну будову травного тракту 12 видів куликів (Aves, Charadrii). Установлено, що стінка травного тракту куликів на гістологічному рівні складається із трьох оболонок: слизової (епітеліальний шар, власна пластинка слизової оболонки, підслизова основа), м'язової та серозної оболонки. У власній пластинці слизової оболонки стравоходу куликів виявлено велику кількість езофагальних залоз, які виділяють слиз і сприяють просуванню корму уздовж стравоходу. У залозистому шлунку куликів розташовані глибокі складні залози, парієтально-пептичні клітини, які продукують одночасно пепсиноген і соляну кислоту. Установлено адаптації травного тракту куликів на гістологічному рівні до далеких міграцій, пов'язані з будовою стінки кишечника: складне просторове розташування пластинок слизової оболонки та утворення лабіринтів і анастомозів, багатшарове розташування крипт у стінці тонкого кишечника та високий рівень проліферації камбіальних клітин, що забезпечує регенерацію ентероцитів. Усі вищезазначені особливості гістологічної будови стінки травної трубки сприяють інтенсифікації процесів травлення на міграційних зупинках і дозволяють кулікам засвоїти за короткий термін велику кількість доступних кормів.

Ключові слова: далекі мігранти; міграційні зупинки; стравохід; шлунок; кишечник

Histological structure of the digestive tract of waders (Aves, Charadrii)

L.P. Kharchenko, I.A. Lykova

G.S. Scovoroda Kharkiv National Pedagogical University, Kharkiv, Ukraine

Histological structure of digestive tracts of 12 species of waders (Aves, Charadrii) has been studied: *Pluvialis squatarola* (Linnaeus, 1758), *Charadrius hiaticula* (Linnaeus, 1758), *Recurvirostra avosetta* (Linnaeus, 1758), *Tringa ochropus* (Linnaeus, 1758), *T. glareola* (Linnaeus, 1758), *T. nebularia* (Gunnerus, 1767), *T. erythropus* (Pallas, 1764), *Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758), *Calidris minuta* (Leisler, 1812), *C. ferruginea* (Pontoppidan, 1763), *C. alpina* (Linnaeus, 1758) and *Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758). The features of histological structure of all parts of the digestive tract of the waders species under analysis were defined and adaptations in the structure of the digestive system to distant migrations were detected. It is determined that the histological structure of the wall of the esophagus of the studied species of waders is universal, and the relief of mucosa is folded; stratified squamous epithelium of the mucous membrane has an insignificant degree of hornification. A large number of esophagus glands is observed in the lamina propria of the mucosa; these glands secrete mucus which facilitates the movement of food along the esophagus. The muscular coat is well-developed and formed by longitudinal and circular layers of smooth muscle tissue. It is found that characteristics of histological structure of the stomach wall of the waders species under analysis are presupposed by the following functions: 1) glandular stomach wall provides secretion of digestive enzymes through active secretory activity of glands of deep complex; 2) secretion (mucus) of simple tubular glands is excreted to the surface of glandular stomach performing the protective function; 3) the wall of the muscular stomach provides mechanical treatment of food through well-developed muscle layer and solid layer of the cuticle. It is established that the waders' intestine is shortened, that is compensated by the complication of the relief of intestinal mucosa by plates that form complex mazes and anastomoses, several times increasing the absorbing surface of the intestine. The plates are covered with a single layer of prismatic bordered epithelium which includes Goblet cells, the number of which increases in the caudal direction of intestines. It is found out that the particular feature of the histological structure of the examined wall of the waders' small intestine is multi-layer location of crypts in the mucosa. A large number of cambial cells with figures of mitosis were noticed in the crypt, which indicated the intensive processes of proliferation of intestinal enterocytes. These features in the structure of the wall of the small intestine are considered as adaptations to distant migrations and are connected with waders' intense nutrition on migration stops. For the first time Meckel diverticulum has been found in waders and its histological structure has been described. It is established that waders' Meckel diverticulum is a lymphoid-epithelial organ and it serves as the immune system of waders' digestive tract. It is stated that the

wall of waders' rectum has wrinkles that contribute to its stretching; mucous membrane has the plate relief, it is lined with a single layer of epithelium bordered with many Goblet cells. It is revealed that different parts of the investigated waders' cecum have uneven development of histological structures and the presence of lymphoid tissue clusters in the lamina propria mucosa indicates the functional belonging of the cecum to the immune defense system of waders' digestive tract; the presence of mainly bordered enterocytes in the surface epithelium indicates its osmo-regulatory function.

Keywords: long-distance migrants; migration stopover; esophagus; stomach; intestine

Вступ

Травна система куликів нині залишається практично не дослідженою. Перші фрагментарні дослідження анатомічної будови травної системи куликів зустрічаються в роботах Г. Гадова (Gadov and Selenka, 1891), П. Лове (Lowe, 1931a) і Ф. Гребельса (Groebbels, 1932), але вони мають описовий характер. Анатомічна будова травної системи куликів досліджена та описана Є.В. Козловою (Kozlova, 1961), де також фрагментарно наведено результати гістологічних досліджень будови м'язового шлунка.

Дослідження більшості авторів щодо травної системи куликів як далеких мігрантів стосуються переважно адаптаційних особливостей травної системи у зв'язку з далекими трансатлантичними міграціями (Piersma et al., 1993, 1999; Piersma, 1998; Starck, 1999; Dekinga et al., 2001; Stein et al., 2005). Різка зміна кормів, різних за походженням і калорійністю, характерна для птахів – далеких мігрантів, серед яких особливе місце належить куликам. Травна система забезпечує розщеплення поживних речовин і, таким чином, поповнює енергетичні запаси організму куликів під час міграцій.

Вивчення пластичності травної системи птахів – далеких мігрантів та визначення джерел енергії для їх організму під час далеких перельотів – сучасні тенденції досліджень фізіології мігруючих птахів (McWilliams and Karasov, 2005; Bulakhov and Pakhomov, 2010; Munoz-Garcia et al., 2011; Bauchinger and McWilliams, 2012). Дослідження будови травної системи мігруючих птахів дозволить зберегти їх на території локальних біотопів, окремих регіональних утворень і держави в цілому (Pakhomov and Brygadyrenko, 2005; Bulakhov et al., 2003, 2008; Pakhomov et al., 2011; Bobyliov et al., 2014).

Основним джерелом енергії для куликів – далеких мігрантів під час перельоту є ліпіди (Guy et al., 2007; Yohannes et al., 2010), які запасуються у передміграційний період або на міграційних зупинках у вигляді абдомінального жиру у черевній порожнині. У разі нестачі жирових запасів під час міграцій як джерело енергії птахи споживають білок, у першу чергу це білок слизових оболонок органів травлення (Bauchinger and McWilliams, 2012). Для інтерпретації механізмів, які лежать в основі зазначених вище фізіологічних процесів, на нашу думку, не достатньо комплексних досліджень, у тому числі гістологічної будови стінки травного тракту птахів – далеких мігрантів. Мета даної статті – з'ясувати будову травної системи куликів – далеких мігрантів на гістологічному рівні та виявити особливості її будови, пов'язані з далекими міграціями.

Матеріал і методи досліджень

Матеріал дослідження – травні системи 12 видів куликів. Це сивка морська *Phuvialis squatarola* (Linnaeus,

1758), пісочник великий *Charadrius hiaticula* (Linnaeus, 1758), чоботар *Recurvirostra avosetta* (Linnaeus, 1758), коловодник лісовий *Tringa ochropus* (Linnaeus, 1758), коловодник болотяний *T. glareola* (Linnaeus, 1758), коловодник великий *T. nebularia* (Gunnerus, 1767), коловодник чорний *T. erythropus* (Pallas, 1764), брижач *Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758), побережник малий *Calidris minuta* (Leisler, 1812), побережник червоногрудий *C. ferruginea* (Pontoppidan, 1763), побережник чорногрудий *C. alpina* (Linnaeus, 1758), баранець звичайний *Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758).

Матеріал збирали протягом 2011–2013 рр. у спільних експедиційних виїздах з орнітологами Азово-Чорноморської орнітологічної станції до різних біотопів Азово-Чорноморського регіону. Травні системи досліджуваних видів куликів фіксували в 5–6% водному розчині нейтрального формаліну. Гістологічну будову різних відділів стінки травного тракту досліджували на поперечних і поздовжніх зрізах. Гістологічні препарати виготовляли, використовуючи загальноприйняті методики, викладені у керівництвах із гістологічної техніки (Lilli, 1969; Sarkisov and Petrov, 1986). Морфометрію оболонок стінки травного тракту проводили за допомогою окуляр-мікрометра АМ-9-2. Матеріал для ілюстрацій фотографували під тринокулярним мікроскопом XSP-139TP JNOEC (Японія) із застосуванням цифрової камери DCM300 (USB 2.0).

Результати та їх обговорення

Стравохід. Результати гістологічних досліджень будови стінки стравоходу 12 видів куликів дозволяють виділити загальні закономірності та особливості гістологічної будови стінки стравоходу даної групи птахів. У досліджених видів куликів слизова оболонка стравоходу утворює добре виражені складки, форма яких різноманітна: у більшості видів складки листкоподібної (*Ch. hiaticula*, *G. gallinago*, *T. glareola*, *C. minuta*, *C. ferruginea*, *Ph. pugnax*) або пальцеподібної (*P. squatarola*, *T. ochropus*, *T. nebularia*) форми, у *R. avosetta* складки мають витягнену клиноподібну форму. Висота складок варіює від 228 до 1119 мкм. За рахунок розтягування складок відбувається збільшення просвіту стравоходу під час проходження корму.

Слизова оболонка стравоходу досліджених куликів вистелена багатошаровим плоским епітелієм, ступінь зроговіння епітелію незначний, оскільки більшість куликів живляться безхребетними тваринами зі слабо хітинізованими покривами. Товщина епітеліального шару складає 31–93 мкм і має найбільшу товщину у птахів, корм яких складається з великої кількості представників типів членистоногих і молосків (*G. gallinago*, *T. glareola*, *T. ochropus*, *Ch. hiaticula*). У брижача, до складу корму якого входять зерна злакових культур, епітеліальний шар стравоходу також має значну товщину. У стравоході брижача виявлено псевдоволо, стінки якого мають

здатність розтягуватись, збільшуючи просвіт стравоходу у даній ділянці у 5–6 разів. Епітеліальний шар стравоходу куликів, у кормі яких переважають поліхети та хірономуси, розвинений слабо – 31–47 мкм (*R. avosetta*, *C. ferruginea*, *C. alpina*, *C. ferruginea*, *T. nebularia*).

Власна пластинка слизової оболонки стравоходу в усіх досліджених видів куликів представлена пухкою

сполучною та ретикулярною тканинами, де розміщена велика кількість езофагальних залоз. Вивідні протоки езофагальних залоз відкриваються на поверхню епітеліального шару у просвіт стравоходу. Езофагальні залози всіх досліджених куликів вистелені одношаровим призматичним епітелієм і розташовані у власній пластинці слизової оболонки (рис. 1).

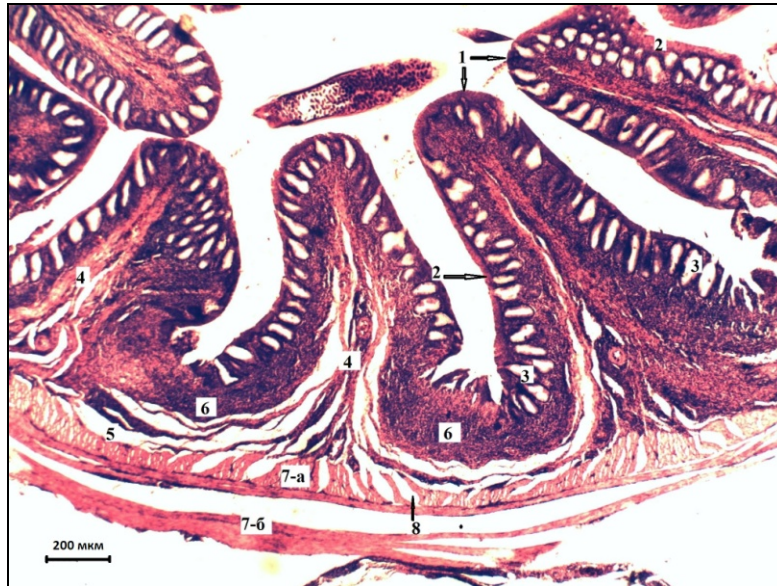


Рис. 1. Стінка стравоходу коловодника великого (*Tringa nebularia* Gun.), поперечний зріз, каудальний відділ, гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 40$):

1 – складки, 2 – епітеліальний шар, 3 – езофагальні залози, 4 – м'язова пластинка, 5 – підслизова основа, 6 – дифузно розташовані лімфоцити, 7 – м'язова оболонка (а – внутрішній поздовжній шар, б – зовнішній коловий шар), 8 – прошарки сполучної тканини

Між езофагальними залозами добре розвинена капілярна сітка судин. Навколо залоз розташовані окремі міоцити м'язової пластинки, скорочення яких сприяє виділенню секрету із залоз. У всіх досліджених куликів поблизу залоз розташовуються лімфоїдні структури, представлені лімфоїдними вузликами та дифузно розташованими лімфоцитами, що виконують захисну функцію у передньому відділі травного тракту.

М'язова пластинка слизової оболонки представлена пучками гладкої м'язової тканини, яка під час механічного подразнення кормом скорочується та сприяє розширенню просвіту стравоходу. Товщина м'язової пластинки слизової оболонки складає від 25 до 71 мкм.

Переміщенню корму до шлунка сприяють перистальтичні скорочення м'язової оболонки стравоходу, яка утворена двома шарами гладкої м'язової тканини: поздовжній шар (внутрішній), який забезпечує маятникові рухи, завдяки чому пермішується корм; коловий шар (зовнішній) виконує сфінктероподібні скорочення та переміщення корму. Узгоджені скорочення колового та поздовжнього шарів м'язової оболонки зумовлюють перистальтичні рухи, які сприяють пересуванню корму у каудальному напрямку. Шари м'язової оболонки пронизані прошарками пухкої сполучної тканини, в якій розташовані кровоносні судини та нервові сплетіння та яка сприяє розтягуванню стінки стравоходу. Крім перистальтичних скорочень для м'язової оболонки стравоходу характерні антиперистальтичні скорочення, які забезпечують викидання погадок (представники роду *Tringa*).

У *Ph. pugnax*, порівняно з іншими видами досліджених куликів, встановлено зміни взаємного розташування шарів м'язової оболонки: внутрішній шар – коловий, зовнішній – поздовжній. На нашу думку, таке розташування шарів м'язової оболонки один відносно іншого можна пояснити наявністю несправжнього вола у брижача та особливостями трофічної спеціалізації (зерна злакових культур). Зерна злакових, що накопичуються у волі, активно змочуються слизом, який виділяють езофагальні залози, а сфінктероподібні скорочення колового шару м'язової оболонки підтримують тонус стінки цієї ділянки стравоходу, утримують корм, який порційно надходить до шлунка.

У всіх досліджених куликів зовнішня серозна оболонка представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною з поздовжньо-орієнтованими кровоносними судинами та нервовими пучками.

Гістологічна будова стінки стравоходу у досліджених видів куликів універсальна, рельєф слизової оболонки – складчастий, багатошаровий епітелій слизової оболонки стравоходу має незначний ступінь зроговіння. У власній пластинці слизової оболонки відмічено велику кількість езофагальних залоз, які виділяють слиз, що сприяє пересуванню корму уздовж стравоходу. Інтенсивному пересуванню корму уздовж стравоходу до залозистого шлунка сприяє добре розвинена м'язова оболонка, утворена поздовжнім і коловим шарами гладкої м'язової тканини.

Шлунок. У зоні переходу стравоходу у залозистий шлунок епітеліальний шар слизової оболонки стає тон-

ким, багат шаровий епітелій переходить в одношаровий. У слизовій оболонці езофагальні залози зникають і з'являються глибокі складні залози (рис. 2). У всіх до-

сліджених видів куликів слизова оболонка залозистого шлунка утворює численні заглибини – прості трубчасті залози, довжина яких у різних видів складає 37–457 мкм.

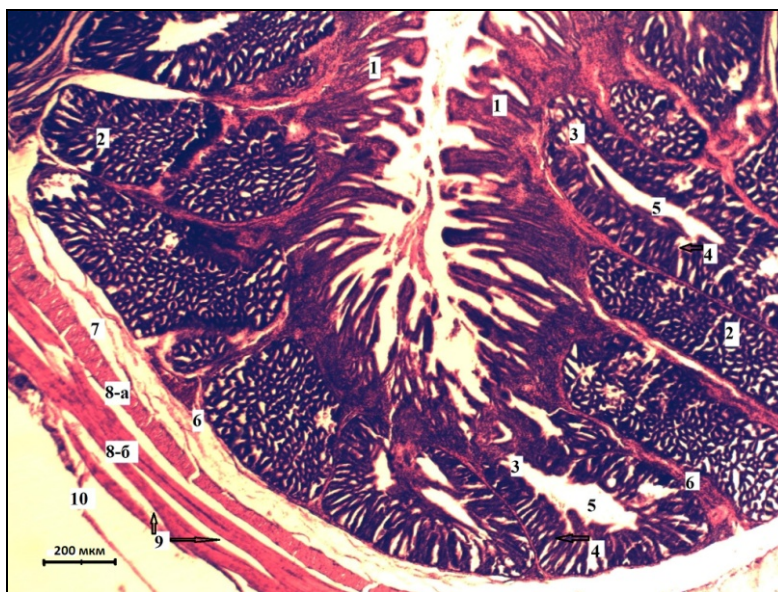


Рис. 2. Стінка залозистого шлунка коловодника великого (*Tringa nebularia* Gun.), поперечний зріз, гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 40$):

1 – трубчасті залози, 2 – глибокі складні залози, 3 – кінцеві відділи глибоких складних залоз, 4 – вторинні протоки, 5 – первинна протока, 6 – міоцити м'язової пластинки, 7 – підслизова основа, 8 – м'язова оболонка (а – внутрішній поздовжній шар, б – зовнішній коловий шар), 9 – прошарки сполучної тканини, 10 – серозна оболонка

Внутрішня поверхня слизової оболонки залозистого шлунка вистелена одношаровим призматичним залозистим епітелієм, який глибоко заходить у складки слизової та вистилає порожнини простих трубчастих залоз (рис. 2). Ядра епітеліоцитів слизової оболонки приплюснуті до базальної мембрани, на апікальному полюсі клітин виділяється секрет, який покриває поверхню залозистого шлунка шаром в'язкого слизу, до складу якого входить велика кількість кислих мукополісахаридів, що мають бактерицидні властивості (Kharchenko, 2005). Між трубчастими залозами розташовані пучки міоцитів, які забезпечують скорочення залоз і виділення у порожнину шлунка секрету.

Власна пластинка слизової оболонки залозистого шлунка представлена пухкою сполучною та ретикулярною тканинами. М'язова пластинка слизової оболонки залозистого шлунка в усіх досліджених куликів представлена окремими міоцитами гладкої м'язової тканини.

Найрозвиненішим шаром слизової оболонки залозистого шлунка є підслизова основа, в якій розташовані глибокі складні залози, парієтально-пептичні клітини яких виконують подвійну секреторну функцію, одночасно продукуючи пепсиноген і соляну кислоту. Глибокі складні залози розташовуються в один шар і мають видовжену (*T. glareola*, *T. ochropus*, *T. nebularia*, *C. ferruginea*, *G. gallinago*, *Ch. hiaticula*) або округлу (*P. squatarola*, *T. erythropus*, *R. avosetta*) форму; або у декілька шарів і мають переважно багатокутну форму (*C. alpina*, *C. minuta*, *Ph. pugnax*). У всіх досліджених куликів складні глибокі залози компактно згруповані, міжзалозиста сполучна тканина майже не розвинена.

Складні глибокі залози формуються із залозистих дольок, які не розгалужені, оскільки вони у великій

кількості не накопичують пепсин, а він постійно виділяється під час подразнення їжею слизової оболонки. Кожна залозиста долька складається з великої кількості альвеол, утворених одношаровим залозистим епітелієм стовпчастої та кубічної форми. Апікальні частини клітин не прилягають щільно одна до одної, між клітинами залишаються щілиноподібні проміжки. Ця особливість будови glanduloцитів пов'язана з тим, що ці клітини виконують функцію подвійної секреції, поєднуючи в собі секрецію пепсиногену та соляної кислоти (Batoev and Naletova, 2008). Між парієтально-пептичними клітинами у птахів є міжклітинні каналці, які дають шестиразове збільшення вільної клітинної поверхні та прискорюють виділення компонентів шлункового соку.

Пепсин, який виділяють парієтально-пептичні клітини, виводиться через третинні протоки залози в порожнини залозистих дольок. Порожнини залозистих дольок об'єднуються у вторинні вивідні протоки, які, у свою чергу, відкриваються у центральну первинну протоку, через яку пепсин виводиться на поверхню залозистого шлунка. Дольки складних залоз оточені з усіх боків сполучною тканиною, яка містить колагенові та еластичні волокна, а також пучки міоцитів, що заходять із м'язової пластинки слизової оболонки, скорочення яких сприяє виділенню пепсину (рис. 2).

М'язова оболонка залозистого шлунка в усіх видів досліджених куликів двошарова, але має різне взаємне розташування шарів один відносно іншого. У більшості досліджених видів внутрішній шар утворений поздовжньо орієнтованими пучками міоцитів, а зовнішній – коловими, в інших – навпаки (*C. ferruginea*, *C. minuta*, *Ph. pugnax*). Між шарами м'язової оболонки розташовані прошарки сполучної тканини.

Серозна оболонка залозистого шлунка складається з пухкої волокнистої сполучної тканини, вкритої простим плоским епітелієм – мезотелієм. У серозній оболонці виявлено численні кровоносні судини.

М'язовий шлунок куликів, як і інших птахів, представлений порожнистим органом, у якому створюються оптимальні умови для механічної та хімічної обробки корму. Будова стінки м'язового шлунка досліджених птахів характеризується формуванням щільної кутикули. Під шаром кутикули утворюються невеликі заглиблення – шлункові ямки, у дно яких відкриваються протоки простих трубчастих залоз, де їх секрет змішується із секретом шлункових ямок, який виділяють поверхневі епітеліоцити, твердіє та формує стовпчики кутикули (рис. 3).

Слизова оболонка м'язового шлунка досліджених птахів вистелена одношаровим призматичним залозистим епітелієм, впинання якого у власну пластинку слизової оболонки утворюють прості нерозгалужені трубча-

сті залози, розташовані щільно та паралельно одна одній, пронизуючи майже всю товщу власної пластинки слизової оболонки. Тіло та шийка залоз вистелені одношаровим кубічним епітелієм, ядра епітеліоцитів щільно прилягають до базальної мембрани, мають оксифільну цитоплазму. Середня товщина слизової оболонки разом із залозами складає 257–694 мкм.

У досліджених куликів кутикула щільно прилягає до слизової оболонки, повторюючи її рельєф, має жовто-зелене забарвлення. Забарвлення кутикули залежить від двох пігментів, що входять до складу жовчі: білірубіну та білівердіну (Naletova, 2009). Під час зворотної перистальтики пігменти разом із жовчю потрапляють у шлунок. У всіх досліджених видів куликів кутикула однорідна, середня її товщина мінлива – від 57 до 412 мкм. Найміцніша та найтовща кутикула у *G. gallinago* (412 мкм) і *Ph. pugnax* (503 мкм), що, напевно, пов'язано з великою часткою твердих кормів, які споживають ці види куликів.



Рис. 3. Стінка м'язового шлунка коловодника болотяного (*Tringa glareola* L.), поперечний зріз, гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 100$):

1 – кутикула, 2 – трубчасті залози, 3 – шлункові ямки, 4 – м'язова оболонка (а – внутрішній поздовжній шар, б – зовнішній коловий шар)

У всіх досліджених видів куликів м'язова оболонка м'язового шлунка товста, що разом із кутикулою сприяє механічній обробці корму. М'язова оболонка складається із пучків міоцитів, у саркоплазмі яких міститься велика кількість міоглобіну, що й зумовлює її темний колір. М'язова оболонка м'язового шлунка двошарова, внутрішній шар тонкий (78–158 мкм), складається з поздовжньо-орієнтованих пучків міоцитів, а зовнішній (коловий) – товстий (305–5 385 мкм). Між пучками міоцитів м'язової оболонки містяться прошарки пухкої сполучної тканини з кровоносними судинами. Коловий шар на дорсальному та вентральному боках шлунка утворює два головні трикутні м'язи, які починаються від сухожильного центра – сухожильного дзеркала, утвореного численними пучками колагенових волокон. Між головними бічними м'язами лежать проміжні м'язи, які формують стінки сліпих мішків.

Серозна оболонка м'язового шлунка представлена пухкою сполучною тканиною, вкритою мезотелієм.

Таким чином, особливості гістологічної будови стінки шлунка досліджених видів куликів зумовлені її функціональними властивостями: 1) стінка залозистого шлунка забезпечує виділення травних ферментів шляхом активної секреторної активності глибоких складних залоз; 2) секрет (слиз) простих трубчастих залоз виділяється на поверхню залозистого шлунка та виконує захисну функцію; 3) стінка м'язового шлунка забезпечує механічну обробку корму за рахунок добре розвинутої м'язової оболонки та міцного шару кутикули.

Тонкий кишечник досліджених куликів, як і інших птахів, представлений дванадцятпалою, порожньою та клубовою кишками. В усіх досліджених видів куликів встановлено ускладнення рельєфу слизової оболонки кишечника за рахунок складного просторового розташування пластинок, вкритих одношаровим призматичним облямованим епітелієм. На поверхні плазмолем облямованих ентероцитів завершуються процеси травлення (прістінне травлення) та відбувається всмоктування

поживних речовин. В епітеліальному шарі також розміщена велика кількість бокалоподібних клітин, які продукують слиз. Кількість бокалоподібних клітин в епітелії пластинок збільшується в каудальному напрямку.

Особливістю гістологічної будови слизової оболонки дванадцятипалої кишки досліджених куликів є наявність «анастомозів» між кишковими пластинками (рис. 4). У *T. erythropus*, *T. glareola*, *C. ferruginea*, *C. alpina* пластинки зростаються та утворюють практично суцільний шар; у *T. nebularia* та *T. ochropus* пластинки утворюють анастомози біля основи; у *G. gallinago*, *Ch. hiaticul*, *C. minuta*, *Ph. pugnax*, *P. squatarola* кількість анастомозів значно зменшується, рельєф слизової оболонки представлений видовженими пластинками з гладкою поверхнею або розсіченими верхівками. Висота кишкових пластинок варіює від 258 до 685 мкм.

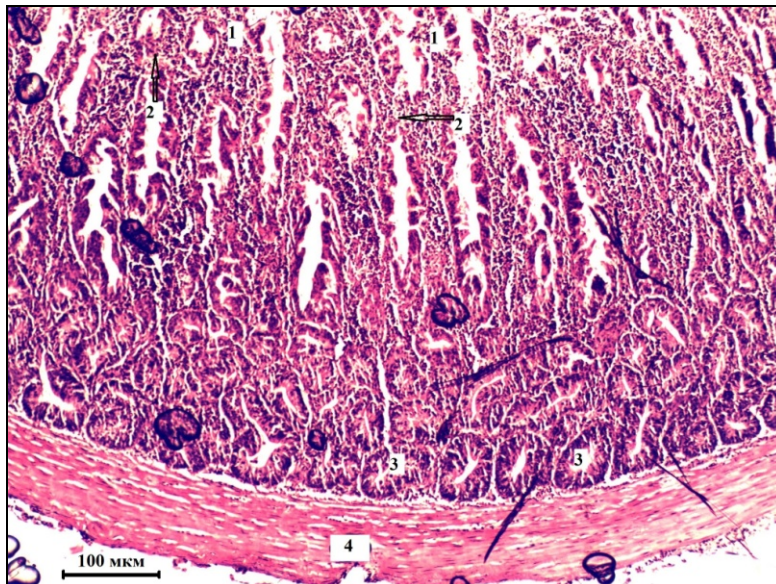


Рис. 4. Стінка дванадцятипалої кишки коловодника болотяного (*Tringa glareola* L.), поперечний зріз, краніальний відділ, гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 100$):

1 – пластинки слизової оболонки, 2 – анастомози між пластинками, 3 – кишкові крипти, 4 – м'язова оболонка

Покривний епітелій слизової оболонки дванадцятипалої кишки біля основи пластинок утворює інвагінації у власну пластинку слизової оболонки, формуючи кишкові крипти (Ліберкюнові залози). Кишкові крипти досліджених видів куликів мають дно, тіло та перешийок, вистелені циліндричним епітелієм, до складу якого входять облямовані та бокалоподібні ентероцити. Альвеолярне розширення донної частини крипти вказує на їх секреторну функцію. На дні крипти розташовані залозисті клітини Панета, які продукують компоненти кишкового соку, у тому числі пептидази.

За даними Д. Старка (Starck, 1996), проліферація ентероцитів кишечника прискорюється зменшенням інтервалу S-фази, під час якої відбувається реплікація ДНК, тим самим темпи мітотичного поділу камбіальних клітин прискорюються. У досліджених куликів в епітелії крипти виявлено значну кількість фігур мітозів у камбіальних клітинах, що свідчить про високу регенераційну активність ентероцитів (рис. 5). На нашу думку, високий мітотичний індекс камбіальних клітин на дні кишкових крипти свідчить про високу швидкість проліферації ентероцитів. Велика кількість крипти і їх багатшарове розташування у стінці тонкого кишечника досліджених куликів сприяє швидкому оновленню кишкового епітелію, що, у свою чергу, сприяє інтенсифікації процесів травлення та всмоктування поживних речовин під час коротких міграційних зупинок.

У більшості досліджених видів куликів крипти слизової оболонки дванадцятипалої кишки розташовані у 2–3 шари, мають альвеолоподібну розширену форму (*T. ne-*

bularia, *T. erythropus*, *T. ochropus*, *T. glareola*, *C. ferruginea*, *C. alpina*, *C. minuta*, *Ph. pugnax*). У *P. squatarola* і *R. avosetta* крипти розташовані в один шар. Середній діаметр крипти – 20–111 мкм.

М'язова пластинка слизової оболонки дванадцятипалої кишки у досліджених видів куликів представлена окремими міоцитами, які розташовуються між криптами. Підслизова основа слизової оболонки в усіх досліджених видів птахів слабо виражена.

М'язова оболонка стінки дванадцятипалої кишки двохшарова, утворена гладкою м'язовою тканиною. Внутрішній шар (поздовжній) – тонкий (11–14 мкм), у деяких видів представлений окремими міоцитами (*C. ferruginea*, *C. alpina*, *C. minuta*), у *Ch. hiaticula* – розвинений краще (30 мкм). Зовнішній шар (коловий) добре розвинений (78–284 мкм), забезпечує перистальтичні скорочення стінки дванадцятипалої кишки, що сприяє пересуванню хімусу в каудальному напрямку.

Гістологічна будова стінки порожньої та клубової кишок у всіх досліджених видів куликів подібна до гістологічної будови стінки дванадцятипалої кишки. Слизова оболонка вкрита одношаровим залозистим епітелієм, у якому відмічено збільшення кількості бокалоподібних клітин у каудальному напрямку. Рельєф слизової оболонки пластинчастий.

Основні особливості гістологічної будови стінки порожньої та клубової кишок пов'язані зі змінами в архітектоніці слизової оболонки, яка ускладнюється, утворюючи лабіринти та анастомози між пластинками слизової оболонки (рис. 6, 7). У краніальному відділі

порожньої кишки пластинки слизової оболонки видовжені, тому часто утворюють зигзагоподібні лабіринти, що збільшує загальну площу всисної

поверхні. Кількість анастомозів між пластинками порожньої кишки у каудальному напрямку зменшується. Ця тенденція установлена також для клубової кишки.

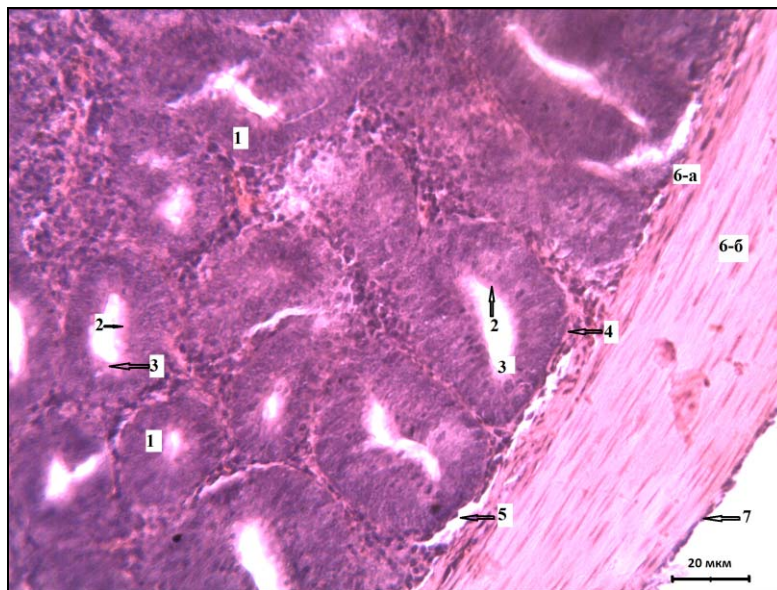


Рис. 5. Крипти у стінці дванадцятипалої кишки коловодника великого (*Tringa nebularia* Gun.), поперечний зріз, гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 250$): 1 – крипти, 2 – облямовані ентероцити, 3 – альвеолярне розширення донної частини крипт, 4 – окремі міоцити м'язової пластинки, 5 – підслизова основа, 6 – м'язова оболонка (а – внутрішній поздовжній шар, б – зовнішній коловий), 7 – серозна оболонка

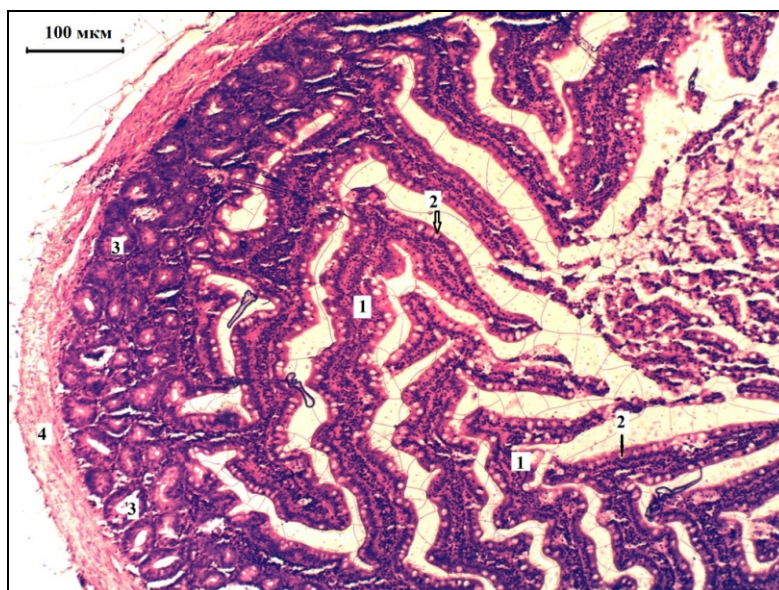


Рис. 6. Стінка порожньої кишки побережника червоногрудого (*Calidris ferruginea* Pontop.), поперечний зріз, краніальний відділ, гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 100$): 1 – пластинки слизової оболонки, розташовані зигзагоподібно, 2 – бокалоподібні клітини, 3 – кишкові крипти, 4 – м'язова оболонка

Товщина криптального шару порожньої та клубової кишок у каудальному напрямку залишається майже незмінною, а діаметр крипт зменшується (23–83 мкм), форма їх залишається альвеолоподібною. В епітелії крипт мітотичний індекс епітеліоцитів залишається високим, відмічено збільшення кількості бокалоподібних клітин при проліферації камбіального епітелію крипт. Між криптами розташовані окремі міоцити м'язової пластинки. Наявність крипт і їх висока регенераційна здатність свідчать про інтенсивні процеси травлення та всмоктування поживних речовин уздовж усього тонкого відділу кишеч-

ника досліджених куликів, що можна розглядати як адаптацію до інтенсивного живлення на міграційних зупинках.

М'язова пластинка слизової оболонки порожньої та клубової кишок представлена окремими міоцитами; підслизова основа розвинена слабо. М'язова оболонка двошарова: внутрішній шар – поздовжній, тонкий і у більшості досліджених видів представлений окремими міоцитами, зовнішній шар – коловий, добре розвинений. Скорочення міоцитів колового шару стінок порожньої та клубової кишок забезпечують перистальтичні рухи, що сприяє пересуванню хімусу в каудальному напрямку.

В усіх досліджених видів куликів на антимезентеріальній поверхні каудального відділу порожньої кишки виявлено дивертикул Меккеля, який є справжнім дивертикулом. Слизова оболонка дивертикула Меккеля вкрита одношаровим циліндричним епітелієм, крипталний шар розвинений слабо. У ділянці основи дивертикула Меккеля крипти розташовані в один шар, а в середній ділянці та у верхівці – фрагментарно (рис. 8). Рельєф слизової оболонки в основі дивертикула Меккеля пред-

ставлений невисокими пластинками, а в середній ділянці та верхівці слизова оболонка щільно інфільтрована лімфоцитами. М'язова оболонка двошарова: внутрішній шар – поздовжній, тонкий, зовнішній – коловий, добре розвинений. Усі оболонки стінки дивертикула Меккеля інфільтровані лімфоїдними структурами, що дає підстави стверджувати: дивертикул Меккеля у куликів є периферичним органом імунної системи.

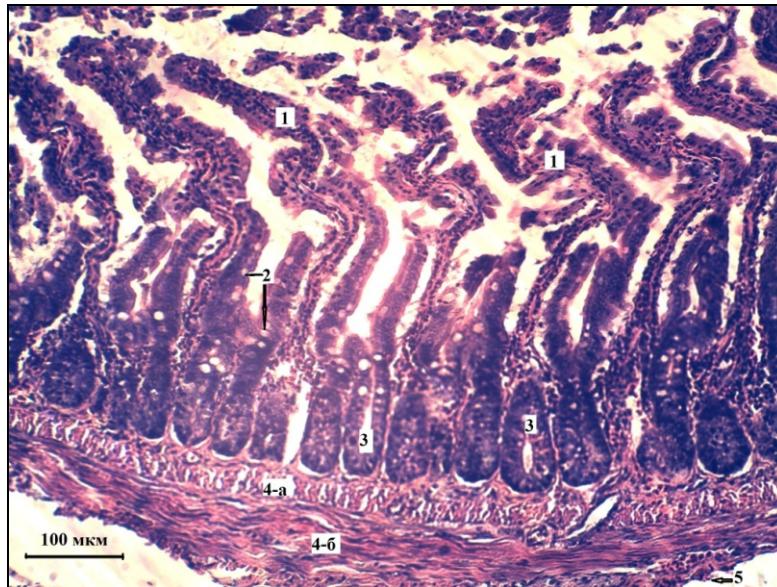


Рис. 7. Стінка клубової кишки пісочника великого (*Charadrius hiaticula* L.), поперечний зріз, краніальний відділ, гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 100$): 1 – пластинки слизової оболонки, 2 – бокалоподібні клітини, 3 – кишкові крипти, 4 – м'язова оболонка (а – внутрішній поздовжній, б – зовнішній коловий шар), 5 – серозна оболонка

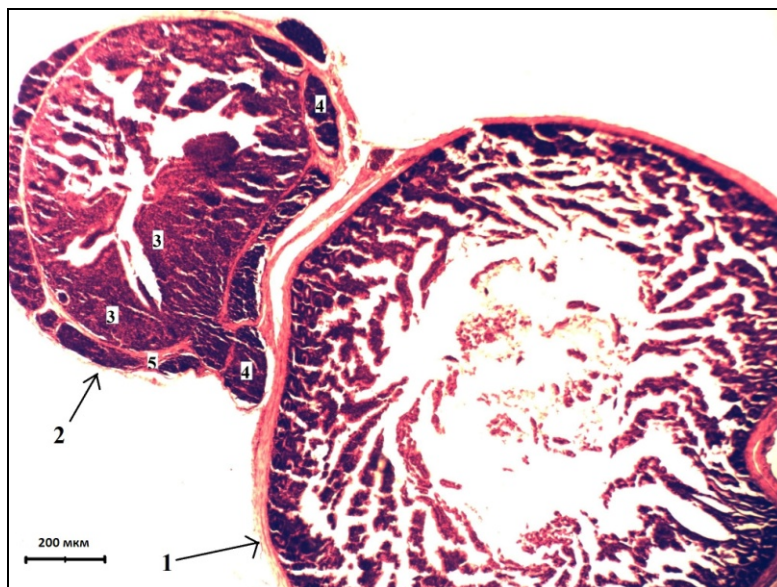


Рис. 8. Дивертикул Меккеля коловодника лісового (*Tringa ochropus* L.) у середній ділянці, поперечний зріз, гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 40$): 1 – стінка порожньої кишки, 2 – дивертикул Меккеля, 3 – лімфоїдна тканина, 4 – лімфоїдні пляшки у м'язовій оболонці, 5 – м'язова оболонка

Товстий кишечник у куликів представлений прямою кишкою. Прямка кишка у досліджених куликів складає 3–9% загальної довжини кишечника та має пластинчастий рельєф. Особливості гістологічної будови стінки прямої кишки пов'язані з її функціями. У стінці

прямої кишки для збільшення поверхні слизової оболонки утворюються складки, в які глибоко заходить м'язова пластинка слизової оболонки та сприяє інтенсивному скороченню складок (рис. 9). Висота складок у досліджених видів куликів варіює від 102 до 600 мкм.

Рельєф слизової оболонки прямої кишки – пластинчастий. Пластинки слизової оболонки прямої кишки розширюються біля основи. У більшості досліджених видів висота пластинок складає 70–141 мкм. У *R. avosetta*, *T. nebularia*, *T. erythropus*, *Ph. pugnax* пластинки високі (277–372 мкм), іноді утворюють зиви. Щільність розташування пластинок у стінці прямої кишки у переважної більшості досліджених видів зменшується, тому анастомози між пластинками не утворюються.

Слизова оболонка прямої кишки вистелена одношаровим залозистим епітелієм, у якому переважають бокалоподібні клітини. Крипти розташовуються в один шар, мають альвеолоподібну форму, діаметр крипт коливається від 12 до 88 мкм. У криптах відмічено клітини з фігурами мітозів, що свідчить про активну секреторну функцію крипт і постійні регенераційні процеси в епітелії прямої кишки.

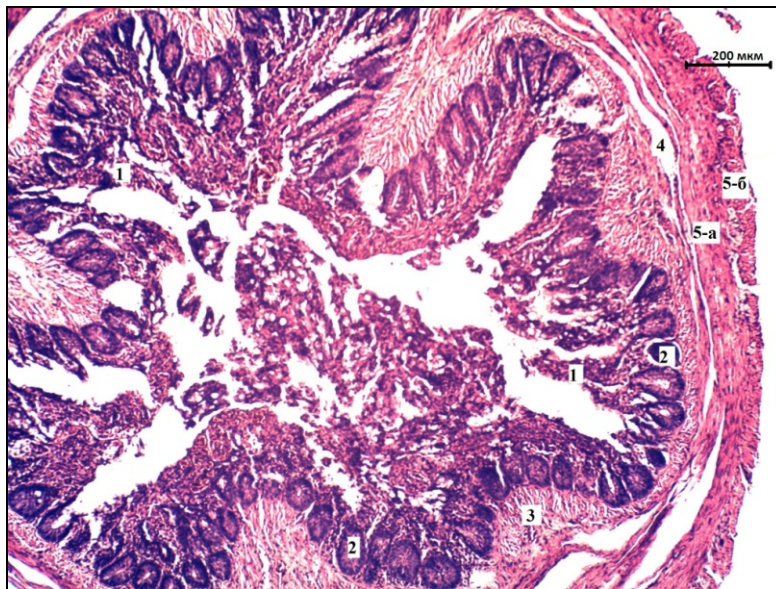


Рис. 9. Складки слизової оболонки прямої кишки пісочника великого (*Charadrius hiaticula* L.) у каудальному відділі, поперечний зріз, гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 40$):

1 – пластинки, 2 – крипти, 3 – м'язова пластинка, 4 – підслизова основа, 5 – м'язова оболонка (а – внутрішній коловий, б – зовнішній поздовжній шар)

В усіх досліджених куликів у стінці прямої кишки підслизова основа має товщину 10–25 мкм і чітко розділяє м'язову пластинку слизової оболонки та м'язову оболонку, у якій відмічено зміну взаємного розташування шарів м'язової оболонки порівняно з тонким кишечником. М'язова оболонка прямої кишки залишається двошаровою: внутрішній шар – коловий, зовнішній – поздовжній. Товщина шарів м'язової оболонки у досліджених куликів різниться. У більшості досліджених видів товщина внутрішнього колового шару коливається в межах 97–271 мкм, зовнішнього поздовжнього – 25–97 мкм. У *P. squatarola* та *C. ferruginea* зовнішній поздовжній шар складає 107–174 мкм, а товщина колового шару – 40–45 мкм. Взаємне розташування та значна товщина шарів м'язової оболонки та наявність прошарків сполучної тканини сприяють посиленню перистальтичних рухів та прискорюють виведення неперетравлених решток корму.

Зовнішня серозна оболонка представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною.

Усі оболонки прямої кишки інтенсивно інфільтровані дифузно розташованими лімфоцитами та вузликами, які виконують захисну функцію.

Сліпі кишки виявлені не в усіх досліджених куликів. У *T. nebularia* та *T. glareola* сліпі кишки редуковані, найбільші їх розміри відмічено у *Ph. pugnax*. Морфологічно сліпа кишка поділяється на шийку, основу та верхівку. Слизова оболонка сліпих кишок у всіх досліджених видів куликів вистелена одношаровим об-

лямованим епітелієм. Рельєф слизової оболонки в різних ділянках сліпої кишки неоднорідний. У ділянці шийки рельєф слизової оболонки пластинчастий, висота пластинок складає 75–307 мкм. Крипти у власній пластинці слизової оболонки розташовані переважно в один шар, діаметр крипт коливається від 22 до 85 мкм. Власна пластинка слизової оболонки у цій ділянці сліпої кишки інфільтрована лімфоцитами. М'язова пластинка слизової оболонки представлена окремими міоцитами, підслизова основа виражена слабо. М'язова оболонка двошарова, внутрішній шар – поздовжній (13–20 мкм), зовнішній – коловий (33–164 мкм). У м'язовій оболонці відмічено наявність лімфоїдних вуликів.

У ділянці тіла сліпої кишки у більшості досліджених видів куликів спостерігається нерівномірний розвиток гістологічних структур. У слизовій оболонці дорсомедіальної частини стінки сліпої кишки відмічено концентрацію лімфоїдної тканини (рис. 10). Пластинки слизової оболонки стають менш виражені, розміри крипт і щільність їх розташування зменшуються. У м'язовій оболонці у цій ділянці відмічено лімфоїдні бляшки. У складі поверхневого епітелію відмічено переважно облямовані ентероцити, кількість бокалоподібних клітин значно менша, ніж у прямій кишці. Крипти розташовані в один шар, відмічено наявність у криптах клітин із фігурами мітозів. Підслизова основа у цій ділянці менш виражена, розвиток м'язової оболонки по діаметру сліпої кишки нерівномірний. У ділянці верхівки сліпої кишки у всіх досліджених

куликів слизова оболонка заповнена лімфоїдною тканиною, крипти відсутні. М'язова оболонка тонка.

Зовнішня серозна оболонка сліпої кишки представлена одношаровим мезотелієм. Нерівномірний розвиток гістологічних структур у різних ділянках сліпої кишки дозволяє стверджувати, що наявність у власній пластин-

ці слизової оболонки скупчень лімфоїдної тканини вказує на функціональну приналежність сліпої кишки до системи органів імунного захисту травного тракту куликів, а наявність у складі поверхневого епітелію переважно облямованих ентероцитів свідчить про її осморегуляторну функцію.

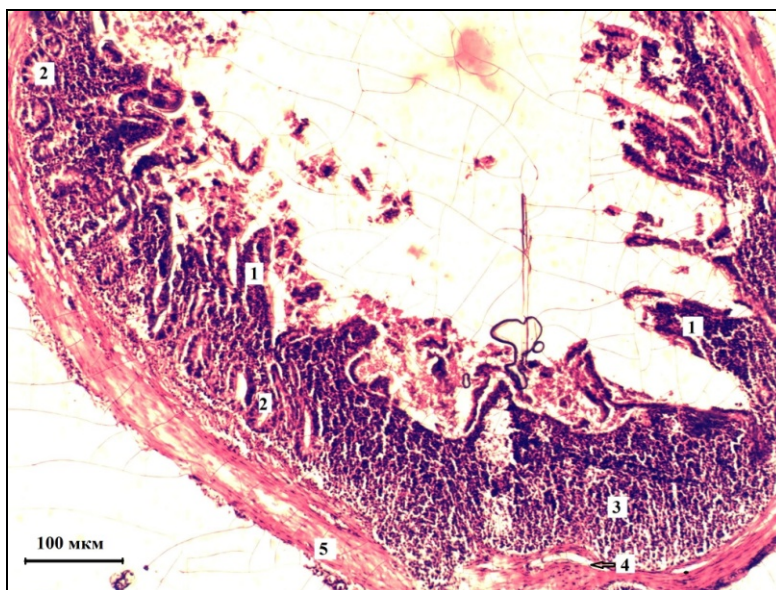


Рис. 10. Стінка сліпої кишки брижача (*Philomachus pugnax* L.) у ділянці тіла, поперечний зріз, гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 100$):

1 – пластинки, 2 – крипти, 3 – лімфоїдна тканина, 4 – підслизова основа, 5 – м'язова оболонка

Таким чином, гістологічні дослідження травного тракту куликів дозволили встановити, що у будові стінки травного тракту сформувалася низка адаптацій, пов'язаних з інтенсифікацією живлення на міграційних зупинках. Нині можна стверджувати, що пластичність травної системи є однією з адаптацій птахів до різкої зміни кормів і до тривалого голодування під час міграцій (McWilliams and Karasov, 2005; Bauchinger and McWilliams, 2012). Зміни гістологічної будови стінки травного тракту сприяють ефективності травлення птахів – мігрантів і визначають межі пластичності їх травної системи.

Висновки

Травна система куликів виконує одну з основних функцій в організмі птахів на міграційних зупинках: через травний тракт проходить велика кількість кормів, які інтенсивно розщеплюються, поживні речовини всмоктуються у кров, поповнюючи енергетичні запаси організму птахів. Для підтримання такого високого рівня метаболізму у куликів як далеких мігрантів на гістологічному рівні сформувався ряд пристосувань у стінці травної трубки:

- секреторний апарат покривного епітелію (езофагальні залози стравоходу, прості трубчасті залози залозистого шлунка, бокалоподібні ентероцити кишечника), який виконує захисну функцію стінки травної трубки куликів під час інтенсивного живлення на міграційних зупинках;

- просторове розташування пластинок слизової оболонки кишечника, які утворюють складні лабіринти та

анастомози, що збільшує поверхню травлення та всмоктування поживних речовин;

- багатшаровість криптального шару у слизовій оболонці тонкого кишечника, що сприяє виділенню великої кількості ферментів у порожнину кишечника, які забезпечують інтенсивний процес травлення та всмоктування поживних речовин на міграційних зупинках;

- високий рівень проліферації в камбіальних клітинах крипт забезпечує постійне оновлення кишкових ентероцитів та прискорює процеси травлення у куликів на міграційних зупинках;

- розвиток шарів м'язової оболонки травної трубки та зміни їх взаємного розташування уздовж травної трубки забезпечують перистальтичні та антиперистальтичні скорочення, що сприяє швидкому проходженню їжі по травному тракту та дає змогу кулікам засвоїти максимальну кількість доступних кормів.

Бібліографічні посилання

- Batoev, C.Z., Naletova, L.A., 2008. Zheludochnoe pishhevarenie u ptic [Gastric digestion in birds]. Izd-vo BGU, Ulan-Ude (in Russian).
- Bauchinger, U., McWilliams, S.R., 2012. Tissue-specific mass changes during fasting: The protein turnover hypothesis. M.D. McCue (ed.). Comparative physiology of fasting, starvation, and food limitation, 12. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. pp. 193–206.
- Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyy, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).

- Bulakhov, V.L., Emel'janov, I.G., Pakhomov, O.Y., 2003. Bio-raznoobrazie kak funkcionálnaja osnova jekosistem [Biodiversity as functional basis of ecosystems]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 11(1), 3–8.
- Bulakhov, V.L., Gubkin, A.A., Ponomarenko, O.L., Pakhomov, O.Y., 2008. Biologichne riznomanittya Ukrainy. Dnipropetrovs'ka oblast'. Ptahy: Negorobcepodibni (Aves: Non-Passeriformes) [Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Aves: Non-Passeriformes]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Bulakhov, V.L., Pakhomov, O.Y., 2010. Funkcional'na zoologija [Functional zoology]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Dekinga, A., Dietz, M., Koolhaas, A., Piersma, T., 2001. Time course reversibility of changes in the gizzards of red knots alternately eating hard and soft food. J. Exp. Biol. 204(12), 2167–2173.
- Gadov, H.U., Selenka, E., 1891. Vogel. I Anatomischer Theil. Dr H.G. Bronn's Klassen und Orduungen des Thier-Reichs, 6(4), 1–1008.
- Groebbels, F., 1932. Der Vogel. Birds. 1, 32–41.
- Guy, M.R.I., Davidson, N.C., Wilson, J.R., 2007. Survival of the fattest: Body stores on migration and survival in red knots *Calidris canutus islandica*. J. Avian Biol. 38(4), 479–487.
- Kharchenko, L.P., 2005. Gistologichna budova zalozystogo shlunku ptahiv riznoi' trofichnoi' specializacii' [Histological structure of the glandular stomach of birds of various food specialization]. Biologija ta Valeologija [Biology and Valeology] 7, 114–123 (in Ukrainian).
- Kozlova, E.V., 1961. Rzhankoobraznye. Podotrjad Kuliki [Charadriiformes. Charadrii]. Fauna SSSR. Pticy [Fauna of the USSR. Birds] 2(1), 15–17 (in Russian).
- Lilli, R., 1969. Patologicheskaja tehnika i prakticheskaja gistohimija [Pathological technique and practical histochemistry]. Mir, Moscow (in Russian).
- Lowe, P.R., 1931. On the relation of the Gruimorphae to the waders Charadriimorphae. Ibis 491–534.
- McWilliams, S.R., Karasov, W.H., 2005. Migration takes guts: Digestive physiology of migratory birds and its ecological significance. Birds of Two Worlds 6, 67–78.
- Munoz-Garcia, A., Amidor, S., McCue, M.D., McWilliams, S.R., Pinshow, B., 2012. Allocation of endogenous and dietary protein in the reconstitution of the gastrointestinal tract in migratory blackcaps at stopover sites. J. Exp. Biol. 10, 1069–1075.
- Naletova, L.A., 2009. Osobennosti kutikuly i kutikuljarnoj plastiny muskul'nogo zheludka kur i gusej [Features of cuticles and cuticular plate of a muscular stomach of hens and geese]. Vestnik Burjatskogo Gosudarstvennogo Universiteta 4, 190–192 (in Russian).
- Pakhomov, O.Y., Brygadyrenko, V.V., 2005. Koncepcija systemy zahodiv z ohorony navkolyshn'ogo pryrodnogo seredovyshha Dnipropetrovs'koi' oblasti na 2005–2015 roky [Concept of system for actions on environment protection in Dnipropetrovsk region for 2005–2015]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 13(1), 213–225.
- Pakhomov, O.Y., Gasso, V.Y., Goloborodko, K.K., Poljakov, M.V., Grycan, Y.I., Bulakhov, V.L., Brygadyrenko, V.V., Kljuchko, Z.F., Mezhhzherin, S.V., Novicky, R.O., Pysanec, Y.M., Pljushh, I.G., Ponomarenko, O.L., Puchkov, O.V., Radchenko, V.G., 2011. Chervona knyha Dnipropetrovskoi oblasti. Tvarynnyj svit [The red book of Dnipropetrovsk region. Animals]. New Print, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Piersma, T., 1998. Guts don't fly: Small digestive organs in obese Bar-tailed Godwits. Auk 115(1), 195–203.
- Piersma, T., Dietz, M., Dekinga, A., Nebel, S., van Gils, J., Bat- tley, Ph., Spaans, B., 1999. Reversible size-changes in stom- aches of shorebirds: When, to what extent, and why? Acta Ornithol. 34(2), 175–181.
- Piersma, T., Koolhaas, A., Dekinga, A., 1993. Interactions be- tween stomach structure and diet choice in shorebirds. Auk 110(3), 552–564.
- Sarkisov, D.S., Petrov, J.A., 1986. Mikroskopicheskaja tehnika [The microscopic technique]. Medicina, Moscow (in Russian).
- Starck, J.M., 1999. Phenotypic flexibility of the avian gizzard: Rapid, reversible and repeated changes of organ size in re- sponse to changes in dietary fibre content. J. Exp. Biol. 202(22), 3171–3179.
- Stein, R.W., Place, A.R., Lacourse, T., Guglielmo, C.G., Wil- liams, T.D., 2005. Digestive organ sizes and enzyme activi- ties of refueling Western sandpipers (*Calidris mauri*): Con- trasting effects of season and age. Physiol. Biochem. Zool. 78(3), 434–446.
- Yohannes, E., Valcu, M., Lee, R., Kempnaers, B., 2010. Re- source use for reproduction depends on spring arrival time and wintering area in an arctic breeding shorebird. J. Avian Biol. 41, 580–590.

Надійшла до редколегії 28.09.2014



УДК 581.522.4(292.486) (477)

Фенотипічна мінливість листків рослин роду *Acer*, інтродукованих у степову зону України

І.О. Зайцева, М.М. Поворотня

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна

Запропоновано алгоритм статистичного аналізу неоднорідності морфоструктурних ознак листя та диференціації їх величин на дискретні групи, який полягає у послідовному виділенні складових компонент нормального виду з інтегральної кривої розподілу ознаки. Досліджено особливості мінливості питомої ваги листка у видів роду *Acer* L., інтродукованих у різних районах степової зони України. Адаптація кленів до ксеротермних факторів середовища пов'язана зі змінами співвідношення груп варіювання ознаки та їх внеску до сумарної вибірки. Установлено пряму залежність щільності імовірності прояву (фенотипічної реалізації) ознаки у певному діапазоні варіювання та ступеня адаптованості, або відповідності організму певним умовам середовища. Для видів із найвираженішими ксероморфними ознаками (*A. campestre*, *A. tataricum*, *A. monspessulanum*) властиве послідовне збільшення як середньої величини одного з компонентів кривої розподілу ознаки питомої ваги листя, так і його внеску до сумарної вибірки в міру посилення гідротермічного стресу. У малостійких видів кленів імовірність прояву ознаки в різних районах степової зони практично рівнозначна для кожного з виділених компонентів сумарної вибірки, що свідчить про відсутність у цих видів адаптивного потенціалу, який може бути реалізований у даних умовах середовища. Екокліматична адаптація мезофітних видів клена проявляється у звуженні довірчих інтервалів складових компонентів сумарної кривої, зменшенні загального інтервалу варіювання питомої ваги листя та спрямована на зниження фенотипічного поліморфізму в умовах степової зони.

Ключові слова: адаптивний потенціал; ксероморфність листків; посушливі умови; питома вага листя; варіабельність ознаки

Phenotypic variability of plant leaves of *Acer* genus, introduced into steppe zone of Ukraine

I.O. Zaitseva, M.M. Povorotnaya

This paper deals with studying of the patterns of ecological adaptation of wood species of *Acer* L. genus during their introduction into steppe zone of Ukraine. Hydrothermal conditions of the growing season in steppe zone of Ukraine are particularly unfavorable for tree and shrubby plantings, comprising both native and introduced species. In the course of plants' introduction, adaptive changes occur; such changes represent the spectrum of phenotypic implementation of the definite genotype under the influence of new environmental conditions. Stress environment of the region of introduction leads to occurrence of a great variety of phenotypic forms, as the different variants of genotype implementation. Studying of phenotypic variability gives an opportunity to determine the capacity to adaptation of introduced species and ways of adaptive reactions in new conditions of living. Therefore, objective of the work consists in studying of the processes of differentiation of morphological characters in species of *Acer* genus introduced in the regions of steppe zone with varying intensity of hydrothermal factors. Studies were carried out in the central and south-eastern steppe regions, as well as in the south of steppe zone in the coastal and continental areas. Subjects of research were 9 species of maples, differing by their botanic and geographic origin and by the degree of drought resistance in the steppe zone of Ukraine. Patterns of variability of morphostructural characters of leaves were determined by the indicator of specific weight of leaves which was calculated as a ratio of weight of dry laminae to their area (mg/cm^2). Following the results of study, it was found that adaptation of maples to xerothermic factors of the environment is connected with changing of the ratio of groups of character variation and their contribution into total sample. Direct relationship is established between the probability density of expression (phenotypic implementation) of the character in the definite range of variation and degree of adaptation of the plant. Typical feature of species with the most prominent xeromorphic characters (*A. campestre*, *A. tataricum*, *A. monspessulanum*) is gradual increase in both the mean value of one of the components of the leaves' specific weight distribution curve and its contribution in the total sample with

the increasing hydrothermal stress. In maple species with low stability, probability of the character display is actually the same for each segregate component of total sample in the different regions of steppe zone, which indicates that these species has no adaptive potential to be realized in the specific environment. Eco-climatic adaptation of mesophytic maple species is displayed in reduction of confidence intervals in the segregate components of the integral curve and reduction of total interval of variation of specific weight of leaves, i.e. it is aimed at decrease in phenotypic polymorphism of introduced species of *Acer* genus in the drought conditions of steppe zone of Ukraine.

Keywords: adaptive potential; leaf xeromorphic characters; drought conditions; specific weight of leaves; character variation

Вступ

Створення в умовах степової зони штучних насаджень різного призначення – рекреаційних, захисних, лісопаркових – дозволяє ефективно виконувати завдання оптимізації якості навколишнього середовища, озеленення населених міст і рекультивації техногенних територій, сприяє підвищенню рівня біологічного різноманіття на регіональному рівні (Bulakhov et al., 2003; Pakhomov and Brygadyrenko, 2005; Pakhomov et al., 2011; Bobyliov et al., 2014). Зважаючи на те, що склад природної дендрофлори степової зони досить обмежений, а в культурі використовується невелика її частка, питання інтродукції декоративних видів і залучення їх до озеленення залишається одним із найактуальніших напрямів біоекологічних досліджень. Поряд із цим інтродукція рослин – широкий екологічний та фітогеографічний експеримент (Burda, 1991), який дозволяє виявити пристосувальні можливості рослинних організмів, їх екологічну амплітуду, структурну та функціональну мінливість.

Під впливом стресових факторів відбувається адаптація рослин до нових умов існування, відновлення або заміщення пошкоджених структур, стабілізація функціонування на новому рівні метаболічних процесів з утворенням певного фенотипу як прояву морфогенетичної адаптивної відповіді (Karustyan and Zhuk, 2009; Fang et al., 2012; Niinemets and Kull, 2003), до якої належить і регуляція проліферативних процесів у тканинах вегетативних органів і формування морфологічних ознак їх ксероморфності. В умовах водного стресу розвиток ксероморфної будови листків виступає як основний механізм посухостійкості рослин (Rum'yanov, 2009; Chen et al., 2010; Aranda et al., 2004).

Стресові умови району інтродукції викликають виникнення великого різноманіття фенотипічних форм як різних варіантів реалізації генотипу. Процес зростання поліморфності ознак інтродуцентів розглядається як фенотипічне розкриття мобілізаційних резервів мінливості (Kordyum, 2001). Оптимальними для конкретних рослин є умови, які викликають у них мінімальні зміни морфологічних ознак і фізіологічних функцій, а посилення мінливості інтродуцентів відмічається у міру віддалення інтродукційного пункту від меж природного ареалу (Shavrov, 1961). Адаптація організму в онтогенезі, яка досягається за рахунок модифікаційної мінливості ознак, зумовлює формування різних фенотипів, що спостерігається й у генетично близьких індивідів.

Статистичні показники мінливості, які застосовуються для кількісної оцінки норми реакції, ще не визначають міри її адаптивності. Тобто висока фенотипічна пластичність ознаки може підвищувати або знижувати пристосованість до умов середовища. Для кількісної оцінки динамічної норми недостатньо визначення середніх величин ознаки та її нормального відхилення, які характеризують стан рослин за умов впливу

зовнішніх факторів (Zaytcev, 1983; Brendan et al., 2006). У зв'язку із цим актуальною є розробка кількісних методів оцінки відповідності умов середовища діапазону екологічного оптимуму рослин, як власне і величини цього діапазону для різних видів інтродуцентів. Морфоанатомічні зміни слугують зовнішніми показниками шляхів адаптивних пристосувань рослин до факторів середовища (Zhuang et al., 2010). Одним із факторів, що найбільшою мірою змінюють морфологію рослин, є гідротермічний режим, а найпластичнішим з органів рослин вважається листок (його форма, розміри, а також продиховий і пластидний апарати).

Мета цього дослідження – оцінити процеси морфологічної диференціації ознак листків під впливом посушливих умов у представників роду *Acer* L., інтродукованих у різних районах степової зони України.

Матеріал і методи досліджень

Район досліджень належить до континентальної степової області з нестійким зволоженням і різним ступенем вираженості посушливо-суховійних явищ. Дослідження проводили у провідних інтродукційних осередках степової зони України – ботанічних садах і дендропарках, розташованих у районах із різною напруженістю гідротермічних умов протягом вегетаційного періоду: у Центральному Степу – Ботанічний сад Дніпропетровського національного університету та Криворізький ботанічний сад НАНУ, у південно-східній частині Степу з найвираженішою континентальністю клімату – Донецький ботанічний сад НАНУ, у південному континентальному Степу – Біосферний заповідник «Асканія-Нова» НААНУ, у південному приморському Степу – Ботанічний сад Одеського національного університету. Райони досліджень належать до різних областей і провінцій за кліматичним, фізико-географічним і геоботанічним районуванням території України. Для проведення порівняльного аналізу до вивчення залучали колекції Національного ботанічного саду НАНУ в Києві, розташованого в зоні мішаних лісів зі сприятливими для деревних порід лісорослинними умовами.

Об'єкти досліджень – дев'ять видів роду *Acer*, що різняться за посухостійкістю та природним походженням, більшість з яких інтродуковано у степову зону з різних ботаніко-географічних областей. Більшість європейських та східноазіатських видів кленів у районах природного зростання приурочені до умов помірного та досить вологого клімату, тіньовитривалі, за потребою до вологості ґрунту належать до мезофітів (Kohn, 1982). Серед них вимогливішими до умов зволоження є *A. pseudoplatanus* L. (клен явір), *A. gimala* Maxim. (клен прирічковий); менш вимогливі *A. platanoides* L. (клен гостролистий), *A. campestre* L. (клен польовий); досить посухостійкі *A. tataricum* L. (клен татарський), *A. semenovii* Rgl. et Herd (клен Семенова). Деякі північноамериканські

клени за екологічними властивостями є мезогідрофітами (*A. saccharinum* L. – клен сріблястий), середземноморські – ксеромезофітами (*A. monspessulanum* L. – клен монпельський), здатними витримувати досить сильну посуху. Високу життєздатність в умовах степової зони показав північноамериканський *A. negundo* L. (клен ясенелистий).

Закономірності змін морфоструктурних ознак листків визначали за показником питомої ваги поверхні листя, який розраховували за Н.Г. Тоомінг (1984) як співвідношення маси сухих листових пластинок до їх площі та виражали в мг/см^2 . Високі значення відношення об'єму (сухої маси) до поверхні (площі) листка є однією з найхарактерніших ознак ксероморфних листків, пов'язаних із певними внутрішніми показниками, такими як збільшення механічної міцності листків, потовщення оболонок клітин, розвиток склеренхіми та кутикули (Raskatov, 1979; Borysyuk et al., 1989; Waring, 1983; Feng et al.,

2013). Розвиток таких особливостей будови викликає збільшення сухої маси тканини листка та, відповідно, зростання відношення об'єму до поверхні.

Для статистичного аналізу отриманих даних застосовували оригінальний метод розкладання сумарних кривих щільності імовірності варіювання ознаки (Zaitseva, 2012). Показник питомої ваги листя інтродуцентів визначали у вибірці обсягом не менше 60 дат, з якої формували зважений варіаційний ряд із 15 класів та визначали частоту трапляння величини ознаки питомої ваги для кожного класу (n/N). У графічному вираженні за цими даними отримували сумарну криву розподілу величин ознаки, яка у більшості випадків помітно відхилялася від нормального розподілу та мала вигляд багатoverшинної та асиметричної кривої (рис. 1), що свідчить про неоднорідність розподілу ознаки та, у зв'язку із цим, про складовий характер кривої.

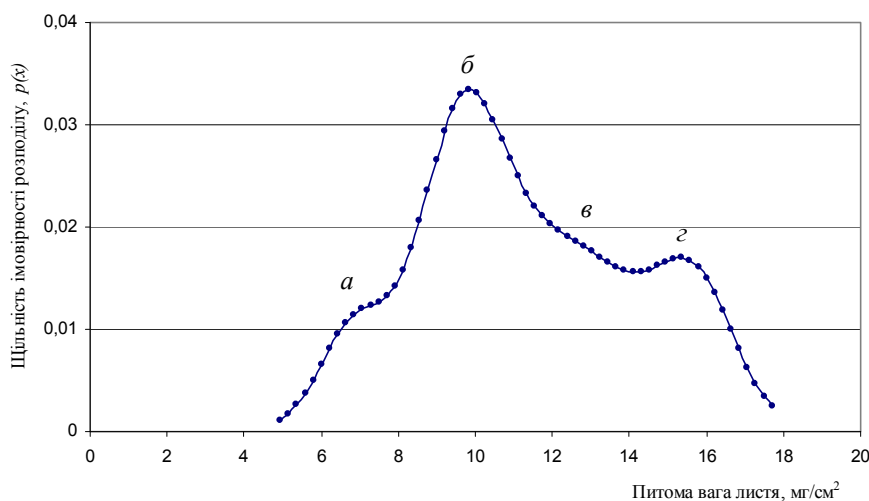


Рис. 1. Приклад сумарної кривої розподілу питомої ваги листків клена:
а – 1-й фрагмент кривої, б – 2-й фрагмент, в – 3-й фрагмент, г – 4-й фрагмент

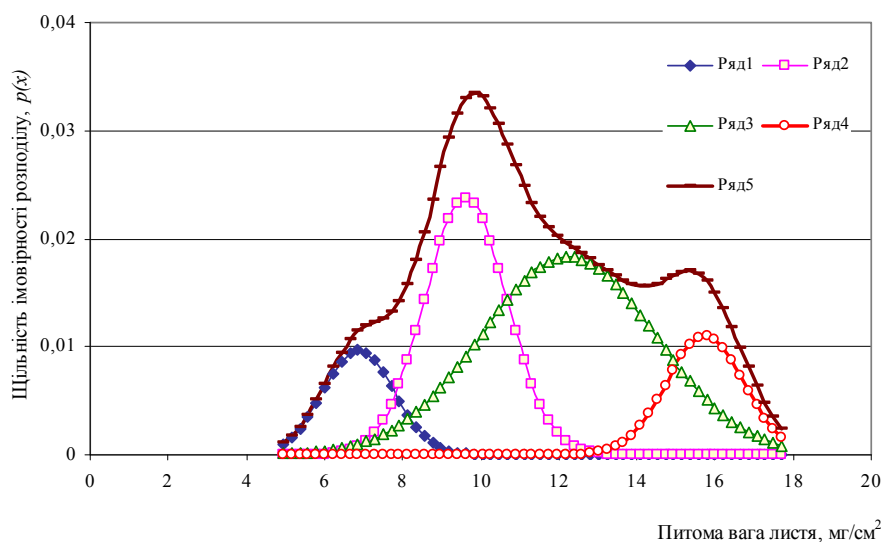


Рис. 2. Інтегральне подання розкладання сумарної кривої розподілу питомої ваги листків на складові компоненти: ряди 1–4 – компоненти сумарної кривої розподілу, ряд 5 – сумарна крива розподілу величин

Ми припустили, що сумарна крива огинає декілька складових її компонентів, кожен з яких наближається до кривої нормального розподілу та відповідає окремій групі

розподілу ознаки. Для того, щоб виявити складові компоненти сумарної кривої, значення кривої апроксимували Spline-кривою у програмі Excel. Цю комп'ютерну програму

застосовували з метою отримання додаткових проміжних точок в інтегральній кривій розподілу та проведення послідовного розкладання кривої на окремі компоненти, які описуються формалізмом нормального розподілу.

Кількість компонент звичайно дорівнювала кількості піків сумарної кривої, хоча деякі неявні піки (a і b на рис. 1) проявлялися в контурі сумарної кривої у міру видалення попередніх компонентів. Контроль достовірності виділення складових кривих проводили за нормувальним принципом: сума площ, обмежених складовими кривими, повинна дорівнювати площі, обмеженій інтегральною кривою. Даний критерій у наших розрахунках практично завжди відповідав величинам, близьким до 0,95.

Таким чином, вихідна крива розподілу морфометричних ознак листя являє собою суму складових компонентів (рис. 2), які показують окремі діапазони ознак з найбільшою імовірністю трапляння по кожному діапазону. Кількість діапазонів дорівнює кількості виділених компонентів кривої і, відповідно, кількості піків сумарної кривої. В усіх випадках при отриманні нормальних розподілів окремих компонентів сумарної кривої для них розраховували значення параметрів амплітуди (A) розподілу, середньоквадратичного відхилення (SD) та середнє значення (x).

Запропонований алгоритм виділення компонентів із сумарної кривої дозволяє установити кількісні параметри, що характеризують кожний компонент (A , σ , x), чого не можна зробити на основі традиційної кривої зваженого варіаційного ряду, а також провести порівняльний аналіз варіювання цих параметрів у рослин у різних умовах зростання. Кількість компонентів сумарної кривої свідчить про ступінь неоднорідності листкового апарату інтродукованих рослин, що дає можливість оцінити характер мінливості морфоструктурних ознак листя та диференціювати їх на окремі репрезентативні групи у різних пунктах інтродукції видів роду *Acer*.

Результати та їх обговорення

В умовах степової зони інтродуковані рослини одночасно піддаються впливу підвищеної інсоляції та складних гідротермічних факторів, що безперечно відбивається на морфоструктурних ознаках листя і, відповідно, на величині питомої ваги листя. Цей показник дозволяє

порівнювати види за ступенем ксероморфності структури листя, тобто за збільшенням сухої ваги листя, нормованої на одиницю площі листової поверхні. Дані щодо розподілу питомої ваги листя видів роду *Acer* у різних районах інтродукції у степовій зоні та у Києві наведені в таблиці, графічно відображені у сумарних кривих розподілу та їх складових компонентах на рисунках 3–8.

Аналіз статистичних параметрів сумарних вибірок (табл.) свідчить про існування достовірних відмінностей між середніми значеннями питомої ваги листя більшості видів кленів, що культивуються у ботанічних осередках двох різних природно-кліматичних зон України – степової зони та на межі лісостепової та лісової зон. В останньому випадку у сприятливіших умовах вегетації відмічаються найбільші середні значення питомої ваги листка у таких видів кленів як *A. pseudoplatanus* і *A. saccharinum*. Накопичення сухої маси листка досить активно відбувається у цих видів у ботанічних осередках Кривого Рогу та Донецька – у тих районах центрального та східного Степу, які відзначаються найменш ксеротермними умовами порівняно з південним Степом.

Таким чином, за показниками середніх значень питомої ваги листка *A. pseudoplatanus* і *A. saccharinum* характеризуються як найбільш мезофітні, у яких в умовах гідротермічного стресу у Південному Степу гальмуються процеси акумуляції органічної речовини в листках.

В іншу групу можна виділити *A. platanoides*, *A. tataricum*, *A. campestre*, *A. semenovii* та *A. ginnala*, у яких статистичні параметри сумарної вибірки питомої ваги листка досягають найбільших значень у районах Центрального та Південно-Східного Степу – у ботанічних садах Дніпропетровська, Кривого Рогу та Донецька (табл.). Перші три види природно зростають у байрачних лісах Центрального Степу, тому у сприятливих для них умовах природного ареалу активно відбуваються процеси фотосинтезу, накопичення органічної маси листка та, відповідно, зростання питомої ваги листка. Така спрямованість фізіологічних процесів, про яку ми судимо за показниками питомої ваги листка, характерна для *A. semenovii* та *A. ginnala*, інтродукованих у ці ботанічні осередки. Зниження показника питомої ваги листя у південних районах степової зони свідчить про порушення процесів обміну пластичних речовин у листках цієї групи кленів.

Таблиця

Параметри розподілу питомої ваги листя видів роду *Acer* у різних умовах інтродукції у степовій зоні

Об'єкти досліджень	Райони досліджень	Сумарна вибірка, мг/см ²	Складові компоненти сумарної кривої розподілу питомої ваги листя							
			1-й компонент		2-й компонент		3-й компонент		4-й компонент	
			$x \pm SD \cdot t_{0,05}$	n	$x \pm SD \cdot t_{0,05}$	n	$x \pm SD \cdot t_{0,05}$	n	$x \pm SD \cdot t_{0,05}$	n
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>A. platanoides</i>	Дніпропетровськ	3,17 ± 0,064*	2,47 ± 0,077	0,127	3,05 ± 0,091	0,421	3,48 ± 0,054	0,452	–	–
	Кривий Ріг	6,18 ± 0,106*	4,56 ± 0,214	0,072	6,02 ± 0,132	0,588	6,80 ± 0,086	0,339	–	–
	Донецьк	3,72 ± 0,091*	3,11 ± 0,095	0,452	4,08 ± 0,119	0,379	4,51 ± 0,175	0,168	–	–
	Асканія-Нова	4,03 ± 0,084*	3,58 ± 0,085	0,424	4,04 ± 0,120	0,289	4,42 ± 0,105	0,142	4,93 ± 0,073	0,144
	Одеса	4,06 ± 0,093*	3,67 ± 0,085	0,357	4,18 ± 0,097	0,521	4,93 ± 0,880	0,122	–	–
	Київ	5,06 ± 0,238	1,19 ± 0,541	0,062	4,79 ± 0,288	0,610	6,29 ± 0,210	0,327	–	–

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>A. pseudoplatanus</i>	Дніпропетровськ	5,09 ± 0,144*	4,55 ± 0,128	0,433	4,92 ± 0,100	0,327	6,29 ± 0,303	0,239	–	–
	Кривий Ріг	7,39 ± 0,504	1,79 ± 0,667	0,073	7,53 ± 0,749	0,593	8,35 ± 0,373	0,334	–	–
	Донецьк	4,95 ± 0,107*	4,05 ± 0,149	0,431	5,18 ± 0,132	0,291	6,56 ± 0,106	0,258	–	–
	Асканія-Нова	6,32 ± 0,165*	5,52 ± 0,218	0,562	7,18 ± 0,125	0,316	7,78 ± 0,314	0,122	–	–
	Одеса	5,00 ± 0,153*	4,59 ± 0,136	0,500	5,12 ± 0,102	0,330	6,00 ± 0,250	0,170	–	–
	Київ	7,35 ± 0,178	5,95 ± 0,211	0,307	7,80 ± 0,188	0,593	8,92 ± 0,375	0,100	–	–
<i>A. campestre</i>	Дніпропетровськ	4,51 ± 0,075*	4,12 ± 0,123	0,145	4,54 ± 0,087	0,760	4,90 ± 0,106	0,094	–	–
	Кривий Ріг	7,54 ± 0,126	6,89 ± 0,164	0,642	8,72 ± 0,126	0,358	–	–	–	–
	Донецьк	3,52 ± 0,104*	4,40 ± 0,093	0,104	4,90 ± 0,125	0,280	5,04 ± 0,164	0,336	–	–
	Асканія-Нова	6,59 ± 0,143	5,63 ± 0,229	0,184	6,69 ± 0,115	0,688	7,40 ± 0,346	0,128	–	–
	Одеса	6,12 ± 0,179	5,26 ± 0,143	0,452	6,76 ± 0,172	0,465	7,30 ± 0,330	0,083	–	–
	Київ	6,69 ± 0,162	5,46 ± 0,264	0,239	6,45 ± 0,136	0,412	7,66 ± 0,236	0,349	–	–
<i>A. tataricum</i>	Дніпропетровськ	7,78 ± 0,104*	6,89 ± 0,111	0,285	7,93 ± 0,134	0,375	8,35 ± 0,155	0,339	–	–
	Кривий Ріг	3,96 ± 0,097*	3,32 ± 0,076	0,261	3,65 ± 0,125	0,230	4,43 ± 0,123	0,508	–	–
	Донецьк	4,34 ± 0,056*	3,92 ± 0,066	0,312	4,34 ± 0,078	0,405	4,80 ± 0,039	0,283	–	–
	Асканія-Нова	5,72 ± 0,134*	5,56 ± 0,154	0,903	7,20 ± 0,317	0,097	–	–	–	–
	Одеса	7,12 ± 0,341*	6,20 ± 0,413	0,440	7,53 ± 0,309	0,272	8,14 ± 0,232	0,288	–	–
	Київ	6,41 ± 0,211	5,41 ± 0,447	0,168	6,58 ± 0,323	0,611	7,89 ± 0,288	0,221	–	–
<i>A. saccharinum</i>	Дніпропетровськ	6,21 ± 0,022*	6,08 ± 0,011	0,492	6,24 ± 0,027	0,242	6,39 ± 0,036	0,196	6,57 ± 0,045	0,070
	Кривий Ріг	6,48 ± 0,171*	5,48 ± 0,143	0,278	5,93 ± 0,237	0,306	6,97 ± 0,286	0,159	7,92 ± 0,196	0,256
	Донецьк	7,01 ± 0,079*	6,50 ± 0,088	0,229	7,03 ± 0,102	0,585	7,61 ± 0,079	0,185	–	–
	Асканія-Нова	5,21 ± 0,047*	4,69 ± 0,057	0,227	4,97 ± 0,063	0,266	5,44 ± 0,044	0,275	5,71 ± 0,051	0,232
	Одеса	5,12 ± 0,063*	4,82 ± 0,974	0,309	5,08 ± 0,051	0,257	5,36 ± 0,059	0,434	–	–
	Київ	7,79 ± 0,126	6,17 ± 0,136	0,269	6,88 ± 0,223	0,144	8,76 ± 0,140	0,586	–	–
<i>A. negundo</i>	Дніпропетровськ	4,11 ± 0,102*	3,81 ± 0,114	0,687	4,59 ± 0,138	0,237	5,27 ± 0,207	0,076	–	–
	Кривий Ріг	4,30 ± 0,293*	3,26 ± 0,297	0,239	4,26 ± 0,266	0,628	6,38 ± 0,724	0,132	–	–
	Донецьк	4,73 ± 0,148*	4,02 ± 0,205	0,364	4,99 ± 0,169	0,488	5,63 ± 0,196	0,148	–	–
	Асканія-Нова	6,49 ± 0,186*	5,47 ± 0,225	0,224	6,30 ± 0,229	0,293	6,92 ± 0,223	0,356	7,51 ± 0,26	0,123
	Одеса	6,66 ± 0,221*	5,46 ± 0,270	0,145	6,70 ± 0,193	0,374	6,99 ± 0,225	0,481	–	–
	Київ	5,49 ± 0,235	4,90 ± 0,164	0,794	7,32 ± 0,616	0,119	8,45 ± 0,437	0,086	–	–
<i>A. semenovii</i>	Дніпропетровськ	6,26 ± 0,285	4,93 ± 0,257	0,188	5,91 ± 0,400	0,584	8,23 ± 0,274	0,228	–	–
	Кривий Ріг	6,25 ± 0,084	5,77 ± 0,105	0,604	6,78 ± 0,128	0,225	7,25 ± 0,113	0,171	–	–
	Донецьк	6,54 ± 0,208	5,23 ± 0,211	0,127	6,13 ± 0,163	0,305	7,05 ± 0,290	0,568	–	–
	Асканія-Нова	6,40 ± 0,247	5,42 ± 0,240	0,324	6,41 ± 0,299	0,653	9,14 ± 0,510	0,111	–	–
	Одеса	6,15 ± 0,306	5,55 ± 0,237	0,581	6,57 ± 0,377	0,311	8,21 ± 0,395	0,108	–	–

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>A. ginnala</i>	Дніпропетровськ	3,55 ± 0,066*	2,78 ± 0,119	0,085	3,43 ± 0,075	0,638	4,09 ± 0,067	0,277	–	–
	Кривий Ріг	6,39 ± 0,205*	4,90 ± 0,307	0,196	6,54 ± 0,227	0,648	7,65 ± 0,283	0,155	–	–
	Донецьк	7,60 ± 0,294*	5,81 ± 0,296	0,245	8,01 ± 0,443	0,538	8,60 ± 0,212	0,217	–	–
	Асканія-Нова	5,59 ± 0,244*	4,94 ± 0,280	0,393	5,79 ± 0,315	0,532	7,63 ± 0,391	0,074	–	–
	Київ	2,05 ± 0,238	6,86 ± 0,387	0,299	8,29 ± 0,014	0,700	–	–	–	–
<i>A. monspessulanum</i>	Дніпропетровськ	4,25 ± 0,058*	4,07 ± 0,053	0,678	4,45 ± 0,074	0,257	5,36 ± 0,144	0,064	–	–
	Кривий Ріг	5,98 ± 0,896*	5,02 ± 0,592	0,379	6,57 ± 0,662	0,621	–	–	–	–
	Донецьк	6,73 ± 0,236*	5,60 ± 0,257	0,235	6,90 ± 0,321	0,596	7,71 ± 0,223	0,168	–	–
	Асканія-Нова	10,44 ± 0,256*	7,27 ± 0,354	0,143	8,28 ± 0,551	0,072	11,22 ± 0,260	0,784	–	–
	Одеса	9,32 ± 0,299*	7,25 ± 0,316	0,179	8,34 ± 0,293	0,195	10,22 ± 0,296	0,626	–	–
	Київ	8,58 ± 0,303	6,54 ± 0,412	0,154	8,33 ± 0,223	0,476	9,74 ± 0,518	0,369	–	–

Примітки: для *A. semenovii* порівняння сумарних вибірок здійснювали з вибіркою у Дніпропетровську, для інших видів – із вибіркою в Києві; *n* – частка компонента в сумарному розподілі, нормована до 1,0; * – $p < 0,05$.

Найвиразніший адаптивний характер змін питомої ваги листя у посушливих умовах Південного Степу відмічено для *A. negundo* та *A. monspessulanum*. У ботанічних осередках, розташованих у районах приморського (Одеса) та континентального (Асканія-Нова) Південного Степу у цих видів відмічаються найвищі середні значення питомої ваги листка, що свідчить не тільки про високу активність обміну пластичних речовин, а і про розвиток морфоанатомічних ознак ксероморфності листка. У зв'язку з цим необхідне подальше вивчення фізіолого-біохімічних і морфолого-анатомічних особливостей адаптації кленів у посушливих умовах степової зони.

Зіставлення середніх величин сумарних вибірок показників площі та питомої ваги листя у різних районах інтродукції, а також аналіз спрямованості змін морфометричних показників у міру посилення напруженості гідротермічних умов, дозволив виділити види, у яких ці зміни мають найвираженіші риси ксероморфності та полягають у зменшенні площі листя за одночасного зростання його питомої ваги (*A. campestre*, *A. tataricum*, *A. monspessulanum*, *A. negundo*). Ці види за своїми екологічними якостями, зумовленими природним походженням, належать до стійких у степовій зоні.

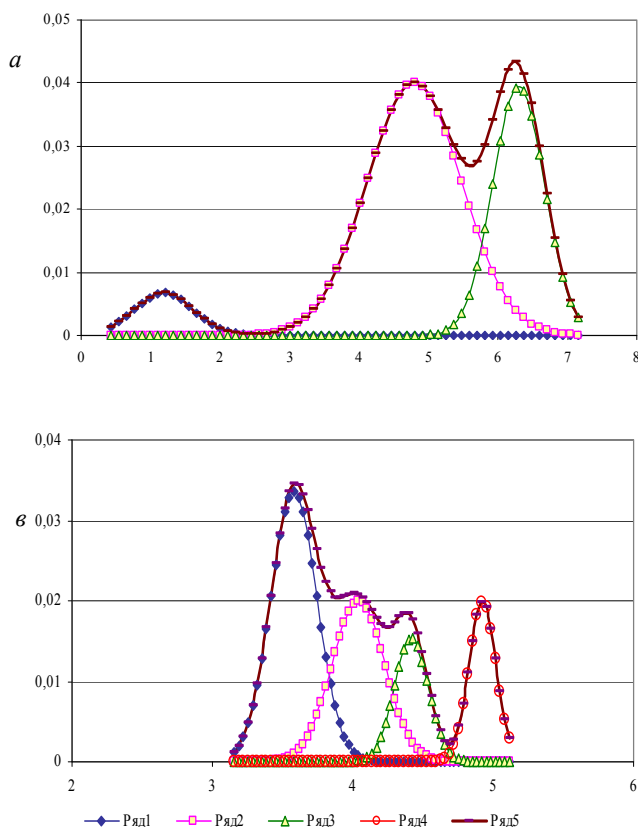
A. semenovii, інтродукований із Середньої Азії, також показав високу стійкість, однак у наших дослідженнях у цього виду спостерігається тільки скорочення площі листка при просуванні на південь, тоді як питома вага залишається незмінною. Напевно, анатомічна структура листка *A. semenovii*, сформована у жорстких умовах природного ареалу, виявилася адаптованою і до умов інтродукції у степовій зоні України, тому вона не піддалася помітним змінам. Стосовно *A. negundo* можна зазначити, що, за результатами наших досліджень водообмінних процесів (Zaitseva, 2004), цей вид належить до типових мезофітів, тому морфоструктурні зміни, які мають ксероморфну спрямованість, є одним із механізмів адаптації *A. negundo* до посушливих умов.

У решти видів адаптивні зміни морфоструктурних показників виражені незначно або проявляються по одному з показників. У *A. platanoides* і *A. pseudoplatanus* при зменшенні площі листка питома вага майже не змінюється, досягаючи максимуму у Кривому Розі та Києві. Напевно, у південніших районах умови несприятливі для повноцінної фотоасиміляції та накопичення органічної речовини в листках *A. platanoides* і *A. pseudoplatanus*. З іншого боку, часто не спостерігається прояву всіх ознак ксероморфності у рослин за посушливих умов. Ще В.Р. Заленський, який на початку минулого століття вперше глибоко вивчив ці ознаки та виявив закономірності їх формування, дійшов висновку, що у результаті розвитку одного різко вираженого пристосувального показника можуть бути послаблені або зовсім не виражені інші ознаки. Значних змін досліджуваних показників не відмічено і для *A. ginnala*, хоча вони мають адаптивний характер в умовах Донецька й Асканії-Нови. Позитивне значення стосовно адаптації цього виду має також стійке переважання імовірності трапляння одного з компонентів сумарної вибірки (від 0,532 до 0,648 у відносних одиницях, нормованих до 1,0) у різних районах степової зони.

В *A. saccharinum* зміни площі листка також мало виражені, а питома вага листка у Південному Степу навіть знижується, що свідчить про порушення фотоасиміляції та інших обмінних процесів. Низька стійкість у степовій зоні *A. saccharinum* відбивається на характері диференціації листя за величиною питомої ваги: у більшості випадків (крім Донецька) щільність імовірності практично рівнозначна для кожного з виділених компонентів сумарної вибірки (0,159–0,306), що говорить про відсутність у цього виду адаптивного потенціалу, який може бути реалізований у даних умовах середовища. Подібний характер диференціації листя за питомою вагою відмічено в *A. platanoides* і *A. pseudoplatanus*, що підтверджує недостатній ступінь адаптованості морфоструктурних ознак у цих видів.

Для видів із найвиразнішими ксероморфними ознаками (*A. campestre*, *A. tataricum*, *A. monspessulanum*) характерне послідовне збільшення як середньої величини одного з компонентів питомої ваги листа, так і його внеску до сумарної вибірки у міру посилення гідротермічного стресу в різних районах інтродукції у степовій зоні (табл.). Чим більша величина щільності імовірності прояву (фенотипічної реалізації) ознаки у певному діапазоні варіювання, тим вищий ступінь адаптованості, або відповідності організму даним умовам середовища.

Цей висновок, отриманий за результатами статистичного аналізу масиву експериментальних даних питомої ваги листків кленів, підтверджується також показниками статистичного розподілу площі листків видів роду *Acer*. Для *A. campestre* максимальна величина одного з компонентів кривої розподілу площі листків та його питома вага складала у Дніпропетровську $4,54 \pm 0,08 \text{ cm}^2$ (0,760), у Кривому Розі – $6,89 \pm 0,16 \text{ cm}^2$ (0,642), в Асканії-Нові – $6,69 \pm 0,11 \text{ cm}^2$ (0,688). В *A. tataricum* і *A. monspessulanum* у найжорсткіших умовах Південного Степу значно зростає внесок до сумарної вибірки одного з компонентів.



У *A. tataricum* відносна частка, нормована до 1,0, для компонента $5,56 \pm 0,15 \text{ cm}^2$ складає 0,903; в *A. monspessulanum* для компонента з максимальною величиною $11,22 \pm 0,26 \text{ cm}^2$ – 0,784. Для *A. negundo*, в якого виявлено адаптивний характер змін обох показників, найбільший ступінь диференціації одного з компонентів сумарної вибірки спостерігається в Києві (0,794), причому це компонент із найменшою середньою величиною ($4,90 \pm 0,16 \text{ cm}^2$), що говорить про нестійкий характер пристосувальних морфоструктурних реакцій, пов'язаних із мезофільною спрямованістю фізіологічних процесів водообміну.

Як загальна відповідна реакція на ксеротермні умови районів інтродукції для всіх досліджуваних видів роду *Acer*, можна відмітити звуження довірчих інтервалів складових компонентів сумарної кривої, а також зменшення загального інтервалу варіювання питомої ваги листа. Ця особливість відмічена у степовій зоні для таких видів як *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. campestre*, *A. ginnala*, *A. negundo* (рис. 3–8), що є проявом адаптивних реакцій, спрямованих на зниження фенотипічного поліморфізму у жорстких умовах середовища.

Рис. 3. Групи варіювання та сумарна крива розподілу питомої ваги листа *A. platanoides*:
а – Київ, б – Кривий Ріг, в – Асканія-Нова;
ряди 1–4 – складові сумарної кривої розподілу,
ряд 5 – сумарна крива розподілу питомої ваги листа;
за віссю абсцис – питома вага листа, mg/cm^2 ,
за віссю ординат – щільність імовірності розподілу

У таких видів як *A. semenovi* та *A. monspessulanum*, що показали високу стійкість у степовій зоні, звуження діапазону варіювання ознаки в одному з районів досліджень є лише додатковим механізмом стійкості після адаптивних морфоструктурних перебудов. Для *A. tataricum*, напевно, це один з основних механізмів стійкості поряд з іншими морфоструктурними змінами, оскільки звуження діапазону варіювання спостерігається в усіх районах степової зони, а в Асканії-Нові залишається тільки два компоненти з трьох, причому один із них абсолютно переважає.

Для місцевого посухостійкого *A. tataricum*, напевно, це один з основних механізмів стійкості поряд з іншими морфоструктурними змінами, оскільки звуження діапа-

зону варіювання спостерігається в усіх районах степової зони, а в найстресовіших умовах Південного Степу залишається тільки два компоненти з трьох, причому один із них абсолютно переважає (рис. 4).

Аналогічний характер мінливості питомої ваги листа спостерігається у досить посухостійких інтродуцентах *A. monspessulanum* із посушливих районів Середземномор'я (рис. 5) та *A. semenovii* із Середньої Азії (табл.). В останнього виду питома вага залишається майже незмінною при просуванні інтродукованих рослин у південні райони степової зони. Напевно, анатомічна структура листка *A. semenovii*, сформована у жорстких умовах природного ареалу, виявилася адаптованою і

тому не піддається помітним змінам в умовах інтродукції у степовій зоні України.

Значних змін досліджуваних показників не відмічено і для *A. ginnala*, хоча вони мають адаптивний характер в умовах Донецька та Асканії-Нови (табл.). Позитивне значення стосовно адаптації цього виду має також стійке переважання імовірності трапляння одного з компонентів сумарної вибірки (від 0,532 до 0,648 у відносних одиницях, нормованих до 1,0) у різних районах степової зони. В *A. saccharinum* питома вага листка у Південному

Степу навіть знижується, що свідчить про порушення фотоасиміляції та інших обмінних процесів. Низька стійкість у степовій зоні *A. saccharinum* відбивається на характері диференціації листя за величиною питомої ваги (рис. 6): у більшості випадків, крім Донецька, щільність імовірності прояву ознаки практично однакова для кожного з виділених компонентів сумарної вибірки (0,159–0,306), що свідчить про відсутність у цього виду адаптивного потенціалу, який може бути реалізований у даних умовах середовища.

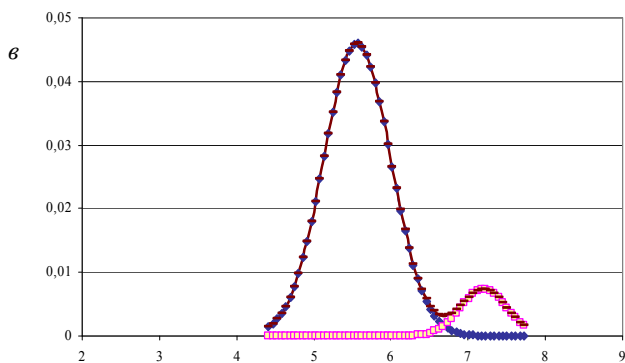
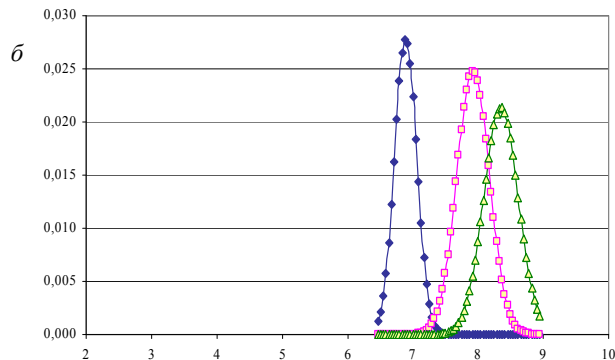
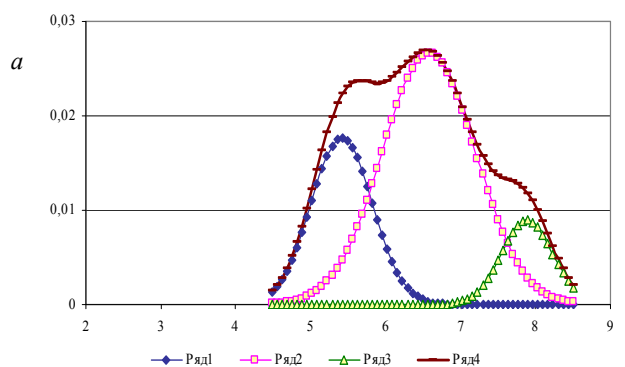


Рис. 4. Групи варіювання та сумарна крива розподілу питомої ваги листя *A. tataricum*:
а – Київ, б – Дніпропетровськ, в – Асканія-Нова;
ряди 1–3 – складові сумарної кривої розподілу,
ряд 4 – сумарна крива розподілу питомої ваги листя;
за віссю абсцис – питома вага листя, мг/см²,
за віссю ординат – щільність імовірності розподілу

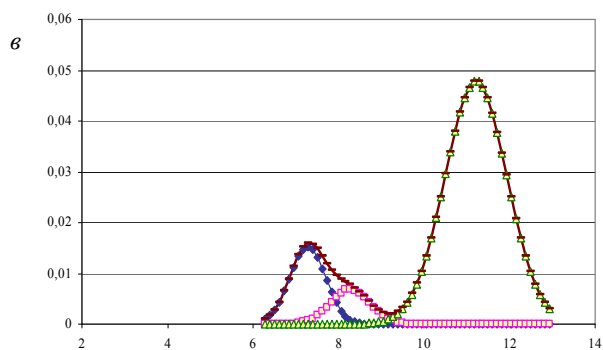
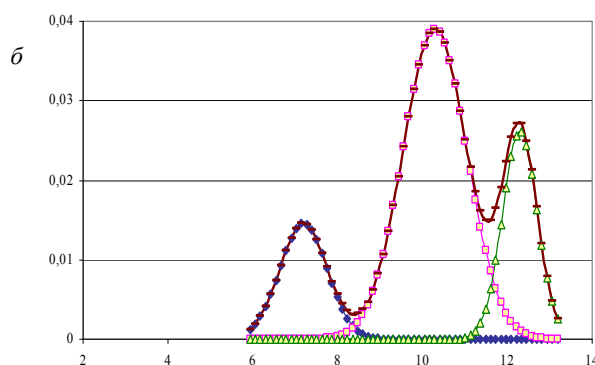
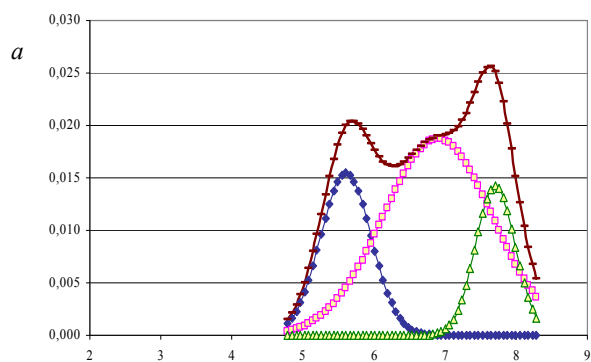


Рис. 5. Групи варіювання та сумарна крива розподілу питомої ваги листя *A. monspessulanum*:
а – Донецьк, б – Одеса, в – Асканія-Нова;
ряди 1–3 – складові сумарної кривої розподілу,
ряд 4 – сумарна крива розподілу питомої ваги листя;
за віссю абсцис – питома вага листя, мг/см²,
за віссю ординат – щільність імовірності розподілу

Відмічена для всіх видів кленів особливість звуження діапазону варіювання питомої ваги листа найбільшою мірою проявляється у малостійкого у степовій зоні *A. saccharinum*. У цього виду за більшої кількості компонентів сумарної кривої розподілу (до 4 компонентів у Дніпро-

петровську, Кривому Розі, Асканії-Нові) (рис. 6), що ми трактуємо як ознаку нестійкого стану, спостерігаються певні характеристики кривої, які мають пристосувальні риси: дуже вузькі діапазони варіювання, а також чітке відокремлення кожного компонента.

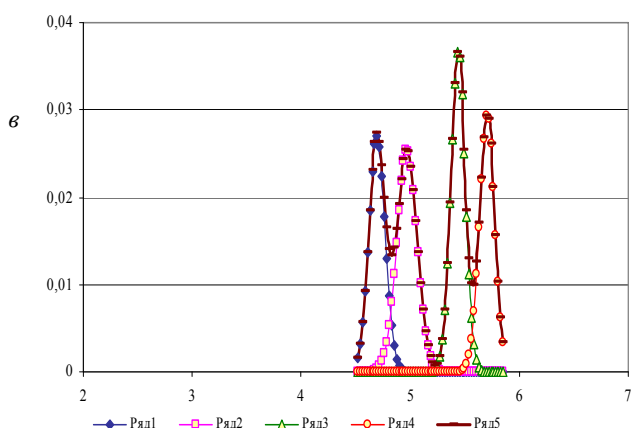
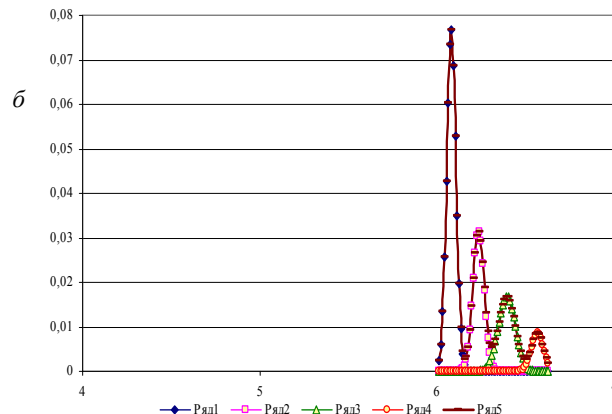
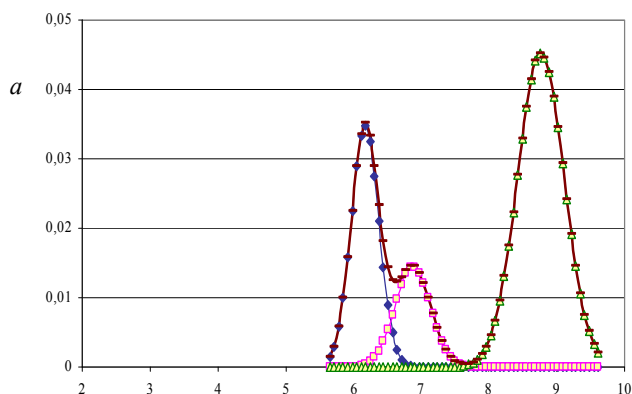


Рис. 6. Групи варіювання та сумарна крива розподілу питомої ваги листа *A. saccharinum*:
а – Київ, б – Дніпропетровськ, в – Асканія-Нова;
ряди 1–4 – складові сумарної кривої розподілу,
ряд 5 – сумарна крива розподілу питомої ваги листа;
за віссю абсцис – питома вага листа, мг/см^2 ,
за віссю ординат – щільність імовірності розподілу

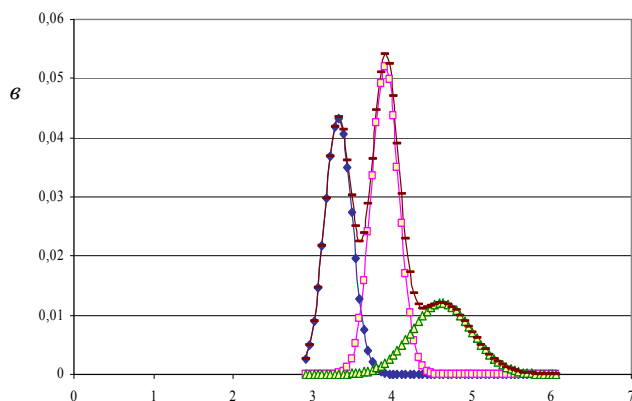
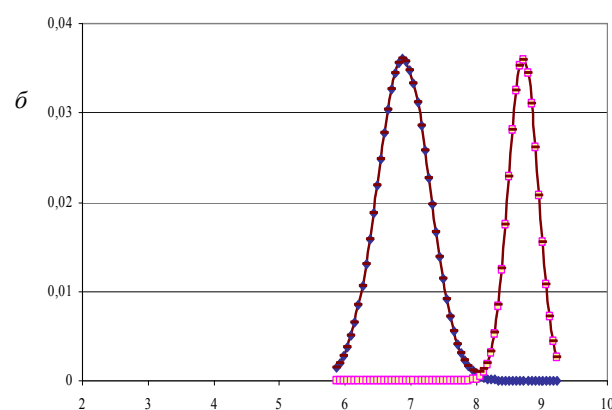
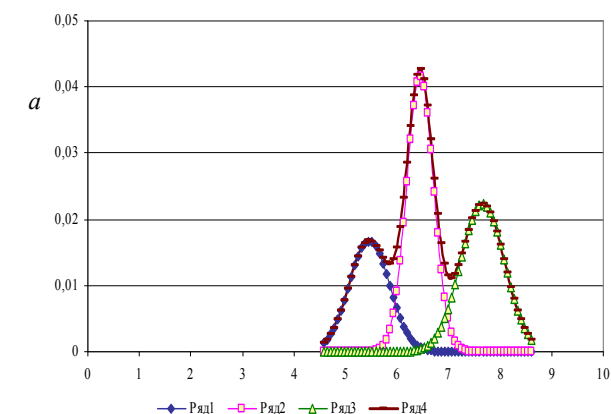


Рис. 7. Групи варіювання та сумарна крива розподілу питомої ваги листа *A. campestre*:
а – Київ, б – Кривий Ріг, в – Одеса;
ряди 1–3 – складові сумарної кривої розподілу,
ряд 4 – сумарна крива розподілу питомої ваги листа;
за віссю абсцис – питома вага листа, мг/см^2 ,
за віссю ординат – щільність імовірності розподілу

Подібний характер диференціації листя за питомою вагою відмічено в *A. platanoides* і *A. pseudoplatanus*, що підтверджує недостатній ступінь адаптованості морфоструктурних ознак у цих видів. Так, у *A. platanoides* і *A. pseudoplatanus* питома вага листка майже не змінюється, досягаючи максимуму в Києві (рис. 3, табл.). Напевно, у південніших районах гідротермічні умови несприятливі для повноцінної фотоасиміляції та накопичення органічної речовини в листках *A. platanoides* і *A. pseudoplatanus*.

Для видів із найвиразнішими ксероморфними ознаками (*A. campestre*, *A. tataricum*, *A. monspessulanum*) властиве послідовне збільшення як середньої величини одного з

компонентів питомої ваги листя, так і його внеску до сумарної вибірки у міру посилення гідротермічного стресу в різних районах інтродукції у степовій зоні. Для *A. campestre* максимальні величини одного з найвагоміших компонентів склали в Києві $6,38 \pm 0,08 \text{ мг/см}^2$ (0,760), у Кривому Розі – $6,85 \pm 0,06 \text{ мг/см}^2$ (0,642), в Одесі – $6,98 \pm 0,12 \text{ мг/см}^2$ (0,588) (рис. 7). В *A. tataricum* і *A. monspessulanum* у найжорсткіших умовах Південного Степу значно зростає внесок у сумарну вибірку одного з компонентів (рис. 4, 5). В *A. tataricum* відносна частка, нормована до 1,0, для компонента $5,56 \pm 0,15 \text{ мг/см}^2$ складає 0,903; в *A. monspessulanum* для компонента з максимальною величиною $11,22 \pm 0,26 \text{ мг/см}^2$ – 0,784.

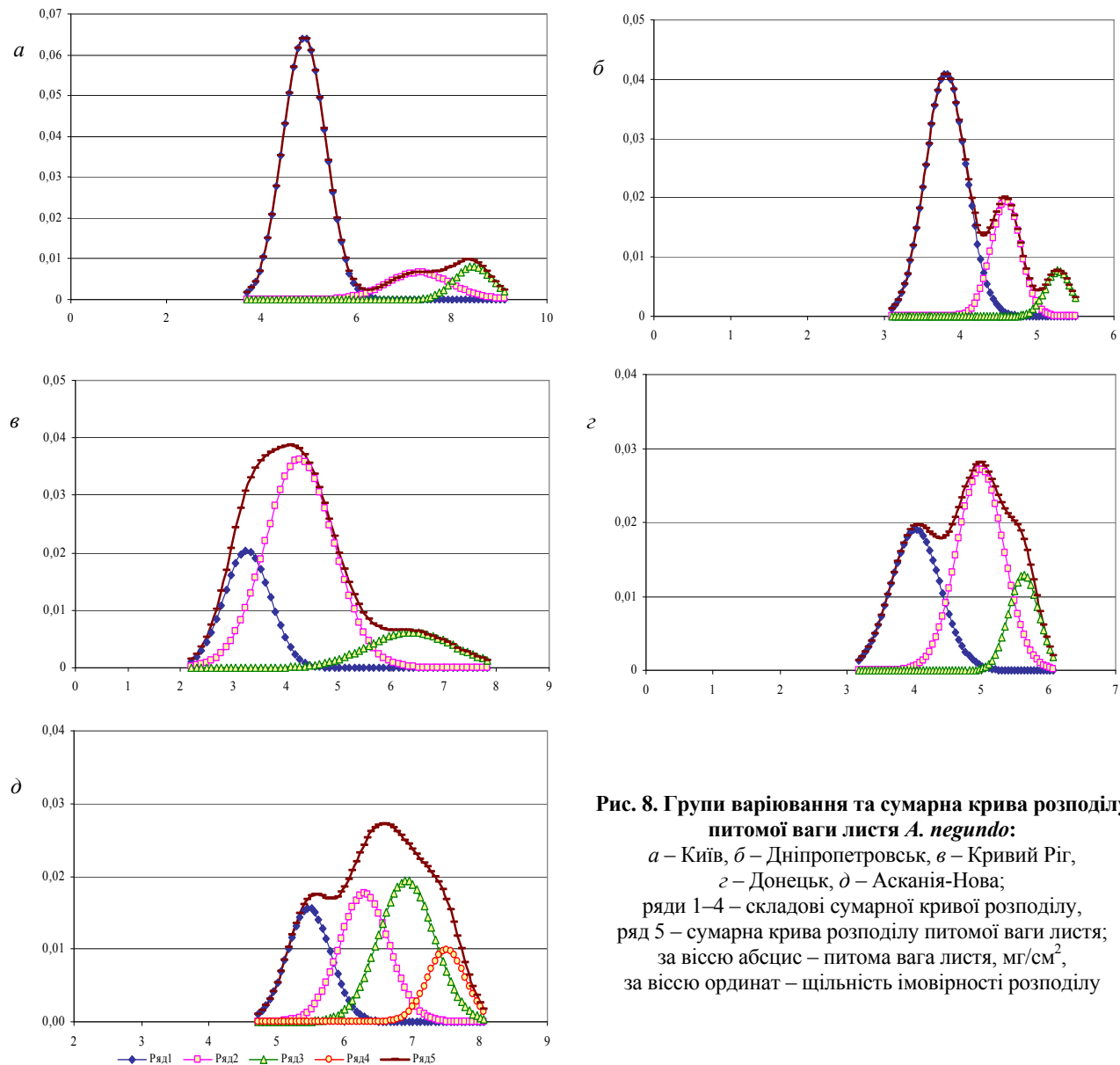


Рис. 8. Групи варіювання та сумарна крива розподілу питомої ваги листя *A. negundo*:

a – Київ, *б* – Дніпропетровськ, *в* – Кривий Ріг,

г – Донецьк, *д* – Асканія-Нова;

ряди 1–4 – складові сумарної кривої розподілу, ряд 5 – сумарна крива розподілу питомої ваги листя; за віссю абсцис – питома вага листя, мг/см^2 , за віссю ординат – щільність імовірності розподілу

Для *A. negundo*, у якого виявлено адаптивний характер змін ознаки, найбільший ступінь диференціації одного з компонентів сумарної вибірки спостерігається у Києві ($0,794$), причому це компонент із найменшою середньою величиною ($4,90 \pm 0,16 \text{ мг/см}^2$) (рис. 8), що говорить про нестійкий характер пристосувальних морфоструктурних реакцій, пов'язаних із мезофільною спрямованістю фізіологічних процесів водообміну. У центральних та південно-східних районах степової зони при переважанні

цього компонента в сумарному розподілі питомої ваги листя *A. negundo*, суттєво зростає вагомість компонентів із більшими та меншими величинами ознаки, тобто збільшується фенотипічне різноманіття, яке досягає максимуму в найжорсткіших гідротермічних умовах Південного Степу.

У континентальному Південному Степу в Асканії-Нові виокремлюється 4-й компонент кривої з найбільшою питомою вагою листя $7,51 \pm 0,26 \text{ мг/см}^2$, частка

якого в сумарному розподілі досить велика (0,123), що свідчить про пристосувальний характер мінливості морфоструктурних ознак листя *A. negundo* у посушливих умовах. Це підтверджується характером розподілу ознаки в іншому інтродукційному пункті у приморському Південному Степу. В Одесі максимуми двох переважаючих компонентів зсуваються у бік високих значень питомої ваги – $6,70 \pm 0,193$ і $6,99 \pm 0,225$ мг/см², частка яких складає 0,374 та 0,481 від сумарного розподілу ознаки. Стосовно *A. negundo* можна зазначити, що за результатами наших досліджень водообмінних процесів цей вид належить до типових мезофітів, тому морфоструктурні зміни, які мають ксероморфну спрямованість у різних районах степової зони, є одним із механізмів адаптації *A. negundo* до посушливих умов.

Таким чином, результати досліджень показали, що зміни показника питомої ваги листя кленів у посушливих умовах зростання мають різну спрямованість залежно від адаптивного потенціалу того чи іншого виду. Висновки, отримані для видів роду *Acer*, які відрізняються ступенем мезо- та ксерофітності, у цілому підтверджуються даними щодо морфоструктурних особливостей і питомої ваги листків інших рослинних культур, у тому числі господарськи цінних. Slabbert and Krüger (2014) пов'язують зниження площі та ваги листка з посухостійкістю видів амаранту, поряд із такими фізіологічними ознаками як осморегуляція, накопичення проліну та стабільність клітинних мембран в умовах водного стресу. Анатомічні ознаки листків, спрямовані на зменшення розмірів і збільшення щільності клітин мезофілу, і, відповідно, усього листка, Bosabalidis and Kofidis (2002) відмічають на прикладі різних сортів деревних рослин *Olea L.*, які культивуються у посушливих районах і піддаються хронічному впливу водно-температурного стресу.

Установлене нами звуження довірчих інтервалів компонентів кривих розподілу питомої ваги листя кленів у ході пристосування до умов степової зони можна розглядати як додатковий фактор оцінки адаптивності морфоструктурних змін у посушливих умовах культивування інтродукованих деревних рослин. Зменшення інтервалу варіювання свідчить про те, що реалізовані у певних умовах фенотипічні прояви генотипічно зумовленої норми реакції є оптимальними для підтримання стійкого стану інтродуцентів у стресових умовах.

Висновки

У результаті застосування послідовних диференціальних статистичних розподілів нормального виду усієї області варіювання ознаки встановлено її розподіл на дискретні компоненти з відповідними максимумами імовірності, що свідчить про диференціацію листків у кроні дерева за питомою вагою на групи, кожна з яких характеризується певною середньою величиною та амплітудою коливання ознаки біля середнього значення.

У більшості мезофітних видів кленів адаптивні реакції спрямовані на зниження фенотипічного поліморфізму в умовах степової зони, що проявляється у звуженні довірчих інтервалів складових компонентів

сумарної кривої, а також зменшенні загального інтервалу варіювання питомої ваги листя.

У процесі онтогенетичної адаптації кленів до посушливих умов степової зони змінюється ступінь неоднорідності прояву морфоструктурних ознак листя. У стійких видів зростає величина щільності імовірності прояву (фенотипічної реалізації) ознаки у певному діапазоні варіювання з вищою питомою вагою листка, тобто збільшується ксероморфність і ступінь адаптованості, або відповідності рослинного організму даним умовам середовища.

Бібліографічні посилання

- Aranda, I., Pardo, F., Gil, L., Pardos, J.A., 2004. Anatomical basis of the change in leaf mass per area and nitrogen investment with relative irradiance within the canopy of eight temperate tree species. *Acta Oecol.* 25(3), 187–195.
- Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyi, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. *Ekologija [Ecology]*. Folia, Kharkiv (in Ukrainian).
- Borisjuk, V.A., Kljachenko, V.I., Tretjak, T.V., 1989. Anatomomorfologicheskie i fiziologo-biohimicheskie testy pri izuchenii selekcionnyh materialov saharnoj svekly [Anatomical-morphological, physiological and biochemical tests in the study of sugar beet breeding materials]. *Kolos*, Moscow (in Russian).
- Bosabalidis, A.M., Kofidis, G., 2002. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Sci.* 163(2), 375–379.
- Bulakhov, V.L., Emel'janov, I.G., Pakhomov, O.Y., 2003. Bio-raznoobrazie kak funkcional'naja osnova jekosistem [Biodiversity as functional basis of ecosystems]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 11(1), 3–8.
- Burda, R.I., 1991. Antropogennaja transformacija flory [Anthropogenic transformation of the flora]. *Naukova Dumka*, Kyiv (in Russian).
- Chen, X.-H., Gao, Y.-B., Zhao, T.-T., Zhu, M.-J., Ci, H.-C., Xiao-Yan, S., 2010. Morphological variations of *Caragana microphylla* populations in the Xilingol steppe and their relationship with environmental factors. *Acta Ecol. Sin.* 30(2), 50–55.
- Choat, B., Ball, M.C., Luy, J.G., Donnelly, C.F., Holtum, J.A.M., 2006. Seasonal patterns of leaf gas exchange and water relations in dry rain forest trees of contrasting leaf phenology. *Tree Physiol.* 26, 657–664.
- Fang, J., Wu, F., Yang, W., Zhang, J., Cai, H., 2012. Effects of drought on the growth and resource use efficiency of two endemic species in an arid ecotone. *Acta Ecol. Sin.* 32(4), 195–201.
- Feng, R., Zhang, Y., Yu, W., Hu, W., Wu, J., Ji, R., Wang, H., Zhao, X., 2013. Analysis of the relationship between the spectral characteristics of maize canopy and leaf area index under drought stress. *Acta Ecol. Sin.* 33(6), 301–307.
- Kapustjan, A., Zhuk, O., 2009. Morfogenetychna adaptivna vidpovid' roslin na stres [Morphogenetic adaptive response of plants to stress]. *Visnyk Kyi'vs'kogo Nac. Univ. Serija «Introdukciya ta zberezheniia roslinnogo riznomanittja»* 26, 79–81 (in Ukrainian).
- Kohno, N.A., 1982. *Kleni Ukrainy [Maples of Ukraine]*. *Naukova Dumka*, Kyiv (in Russian).
- Kordjum, J.L., 2001. Fenotypichna plastychnist' u roslin: Stan problemy ta perspektyvy [Phenotypical plasticity in plants:

- Problems and prospects of state]. Materialy IX Z'izdu Ukr. Bot. Soc. Harkiv 180–181 (in Ukrainian).
- Niinemets, Ü., Kull, K., 2003. Leaf structure vs. Nutrient relationship vary with soil conditions in temperate shrubs and trees. *Acta Oecol.* 24(4), 209–219.
- Pakhomov, O.Y., Brygadyrenko, V.V., 2005. Koncepcija systemy zahodiv z ohorony navkolyshn'ogo pryrodnoho seredovyshha Dnipropetrovs'koi oblasti na 2005–2015 roky [Concept of system for actions on environment protection in Dnipropetrovsk region for 2005–2015]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 13(1), 213–225.
- Pakhomov, O.Y., Gasso, V.Y., Goloborodko, K.K., Poljakov, M.V., Grycan, Y.I., Bulakhov, V.L., Brygadyrenko, V.V., Kljuchko, Z.F., Mezhzherin, S.V., Novicky, R.O., Pysanec, Y.M., Pljushh, I.G., Ponomarenko, O.L., Puchkov, O.V., Radchenko, V.G., 2011. Chervona knyha Dnipropetrovskoi oblasti. Tvarynnyj svit [The red book of Dnipropetrovsk region. Animals]. New Print, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Raskatov, P.B., 1979. *Ekologicheskaja anatomija vegetatyvnyh organov derev'ev y kustarnykov* [Ecological anatomy of vegetative organs of trees and shrubs]. Voronezh University Press, Voronezh (in Russian).
- Rum'jankov, J., 2009. Anatomico-morfologichni oznaky kseromorfnosti lystkiv vydiv rodu *Celtis* L. v umovah Nacionalnogo dendroparku "Sofii'vka" NAN Ukrainy [Anatomical and morphological characteristics of leaves kseromorphy in species of *Celtis* L. in the National park "Sofiyivka", NAS Ukraine]. *Introdukciya ta Zberezhennja Roslynnogo Riznomannittja* 27, 143–144 (in Ukrainian).
- Shavrov, L.A., 1961. *Jekologo-geograficheskaja zakonomernost' strukturnoj izmenchivosti introducirovannyh rastenij* [Ecological and geographical pattern of structural variability of introduced plants]. *Botanicheskij Zh.* 46(3), 328–336.
- Slabbert, M.M., Krüger, G.H.J., 2014. Antioxidant enzyme activity, proline accumulation, leaf area and cell membrane stability in water stressed. *South Afr. J. Bot.* 95, 123–128.
- Tooming, H.G., 1984. *Ekologicheskiye pryncypi maksimal'noj produktyvnosti posevov* [Ecological principles of maximum productivity of crops]. *Gidrometeoizdat, Leningrad* (in Russian).
- Waring, R.H., 1983. Estimating forest growth and efficiency in relation to canopy leaf area. *Adv. Ecol. Res.* 13, 327–354.
- Zaitseva, I.A., 2004. *Dynamika vodoobminnyh procesiv vydiv rodu Acer L. u zv'jazku z i'h posuhostijkistju* [Waterprocesses dynamics for species of the *Acer* L. genus due to their drought]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 12(1), 54–62 (in Ukrainian).
- Zaitseva, I.A., 2012. *Izmenchivost' morfostrukturnykh priznakov list'ev drevesnyh introducentov roda Acer L. v stepnoj zone Ukrainy* [Variability of morphostructural signs of leaves of *Acer* L. genus woody introducents in the steppe zone of Ukraine]. *Visti Biosfernogo Zapovidnyka "Askanija-Nova"* 14, 106–111 (in Russian).
- Zajcev, G.N., 1983. *Optimum i norma v introdukcii rastenij* [Optimum and the norm in plant introduction]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Zhuang, L., Li, W.-H., Yuan, F., Gong, W.-C., Tian, Z.-P., 2010. Ecological adaptation characteristics of *Populus euphratica* and *Tamarix ramosissima* leaf microstructures in the lower reaches of Tarim River. *Acta Ecol. Sin.* 30(2), 62–66.

Надійшла до редколегії 25.10.2014



УДК 581.1.03+631.531.173

Дослідження функціонального стану рослин під час імпульсної світлової стимуляції

Д.В. Чернетченко, М.П. Моцний, Н.П. Боцьва, О.В. Єліна

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна

Контроль розвитку рослин у штучних умовах – досить актуальна проблема на сьогоднішній день, при цьому реєстрація біоелектричних потенціалів, що генерує листя рослини, залишається найадекватнішим способом оцінки та діагностики функціонального стану рослини. Важливу роль відіграє можливість безперервного та автоматизованого контролю параметрів підтримання життєдіяльності. У даній роботі використано апаратно-програмний комплекс автоматизованої системи реєстрації біоелектричних потенціалів на базі USB-пристрою з подальшою обробкою оцифрованих сигналів на ПК. Запропоновано універсальну схему реєстрації біопотенціалів, яка дозволяє проводити експериментальні дослідження впливу на досліджуваний об'єкт фотостимуляції. Засобами комплексної автоматизованої системи зафіксовано біоелектричні потенціали з поверхні листка перцю у відповідь на світлові стимули. Упродовж дослідів змінювалися два головні параметри: довжина хвилі та інтенсивність освітлення. Охарактеризовано отриману динаміку викликаних біопотенціалів, а також кількісно оцінено рівень інтенсивності та характер освітлення, при якому спостерігається найбільша та найменша чутливість до інтенсивності освітлення. На базі отриманих експериментальних даних визначено можливі механізми та математичні параметри процесів, що лежать в основі генерації світлоіндукованих потенціалів.

Ключові слова: реєстрація біоелектричних потенціалів; автоматизація фізичного експерименту; математична модель клітини; біопотенціали листя перцю; світлоіндуковані біопотенціали

Research of the plant's functionality state during pulsed light stimulation

D.V. Chernetchenko, M.P. Motsnyj, N.P. Botsva, O.V. Elina

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

Effective and controlled plants development in artificial conditions today represents an urgent problem. Registration of bioelectrical potentials of the plants is still the best way of evaluation and diagnostics of the physiological functionality state of the biosystem. Very important role is played by an opportunity of continuous and automated control of parameters of vital activity support. This work employs hardware and software system for automated recording of bioelectrical potentials on the basis of USB-device with subsequent processing of signals on PC. We proposed the universal pattern of bioelectrical potentials' recording which allowed to detect the response of the biological object to photo-stimulation. It can be used for the deeper understanding and investigation of biological mechanisms of electrical potentials' generation in cells. During the experiments, we change two main parameters: the wavelength and intensity of light. System for bioelectrical potentials' recording consists of hardware and software parts. Integrated system of recording and biometrical processing was used for analysis of the leaves' electrical responses to photo stimuli. The dynamics of these potentials was studied, with the quantitative analysis of intensity of light level, where we obtained the minimum and maximum of sensitivity to the light intensity. As a result of modeling, we determined that electrical response of cells to photo-stimulation was based on selective conductivity of cell membrane for H^+ ions. Therefore, we showed the biophysical relation of plant light-induced potentials to the intracellular biophysical mechanisms.

Keywords: bioelectrical potentials' recording; automated physical experiment; mathematical cell model; light-induced biopotentials

Вступ

Сучасні методи електрофізіологічної діагностики життєдіяльності рослин поки що перебувають на стадії експериментальних розробок, але зацікавленість цими методами зростає все більше, у міру того, як з'являється необхідність вирощування рослин у штучно створених умовах. Оптимізація умов вирощування ставить важливе завдання безперервного контролю розвитку рослин та підтримання нормальних процесів їх життєдіяльності.

Для виконання цього завдання найдоцільніше оцінювати біоелектричні показники, які реєструються з різних органів рослин. Сучасні електровимірювальні методи здатні забезпечити контактну або дистанційну реєстрацію біопотенціалів із подальшою математичною обробкою отриманих результатів. Головною проблемою є визначення ефективних у діагностичному відношенні біоелектричних показників і встановлення їх відповідності процесам життєдіяльності рослин. Для цього застосовували світлоіндуковані електростимуляції (ЕС) зеленої поверхні рослин, зокрема листя. Це пов'язано з тим, що життєдіяльність рослин зумовлена фотосинтезом і, за відсутності хлорофілу та сформованого апарату хлоропластів, ЕС не спостерігається зовсім. Іншою суттєвою перевагою ЕС у діагностичному плані є досить низький поріг їх виникнення, у середньому, він становить 23 лк, що на порядок нижче за компенсаційний вплив фотосинтезу (Hit et al., 1972).

Інтерес до світлозалежних біоелектричних потенціалів зумовлений не тільки перспективою їх використання для діагностичних цілей. Особливої уваги потребує питання щодо функціональної ролі рослинних біоелектричних потенціалів. Зважаючи на це, необхідно визначити, чи є світлозалежні зміни електричних потенціалів листка рослини фізіологічним наслідком фотосинтезу, або це, безпосередньо, електрофізіологічна функція. Раніше було зроблено припущення (Skulachev et al., 1972), що енергетична роль біопотенціалів не обмежується дією мембран органел клітини, які беруть участь у генеруванні клітинної енергії, а також є універсальним шляхом енергозабезпечення біосистем. Наведена функція біопотенціалів у рослинних тканинах може бути досить важливою для організації життєдіяльності рослинного організму.

Матеріал і методи досліджень

Для дослідження біоелектричних потенціалів рослин застосовано універсальну автоматизовану установку реєстрації біопотенціалів рослин (Chernetchenko et al., 2013). Дослідження проводили на добре розвинених проростках перцю (сорт «Дарунок Молдови» *in vivo*). Застосована методика дозволила проводити експерименти на одній і тій самій рослині, у серії експериментів реєстрацію проводили на одній і тій самій ділянці листа, що значно зменшує помилку отриманих даних.

Блок вимірювання (1) містить екрановану камеру для дослідженого об'єкта та електроди ЕВЛ-1М, що не поляризуються (рис. 1). Блок реєстрації (2) забезпечує можливість одночасного надходження підсиленого сигналу на самописець Endim і на вхід пристрою оцифру-

вання даних із подальшою обробкою у ПК. Для калібрування самописця застосовано підсилений сигнал синусоїдальної форми частотою 1 Гц від калібруатора. Оцифровування даних здійснювали двоканальним USB-осцилографом IRIS із частотою дискретизації 100 Гц, при цьому похибка вимірювань складала не більше ніж 2–3% у будь-якому з досліджуваних діапазонів вхідного сигналу. USB-осцилограф дозволяв проводити вимірювання та запис сигналу протягом декількох десятків годин.

Листок рослини, пророщений у горщику із землею, розташовували в екранованій камері на активній поверхні фотостимулятора зі спеціальним тепловим фільтром для максимального зменшення теплового впливу. У центрі світлової плями розташовували активний неполяризовувальний електрод, пасивний електрод – на неосвітленій частині листа. Між електродами упродовж експерименту реєстрували різницю потенціалів.

Тривалість світлового імпульсу задавали за допомогою реле часу. Освітленість регулювали за допомогою сили струму через фотостимулятор, значення якого контролювали за допомогою цифрового міліамперметра. Освітленість вимірювали люксометром Ю-116.

Фотостимулятор (3) містить блок світлодіодів чотирьох кольорів: білого, синього ($\lambda = 470$ нм), зеленого ($\lambda = 540$ нм), червоного ($\lambda = 690$ нм). Для зменшення нагрівання досліджуваного об'єкта під час фотостимуляції світлодіоди закривали спеціальним інфрачервоним фільтром. Освітленість, створену діодами, регулювали силою струму в них, контролювали фотометром. Розроблена схема системи реєстрації є універсальною, вона дозволяє проводити експериментальні дослідження біопотенціалів в умовах світлової стимуляції за різних значень інтенсивності освітлення та зміни довжини хвилі світла.

Обробку, аналіз і подальшу візуалізацію зареєстрованих у процесі експерименту оцифрованих біопотенціалів проводили оригінальними програмними засобами. Для поєднання USB-осцилографа з персональним комп'ютером розроблено універсальний драйвер пристрою. Окрема програма забезпечує автоматичне збереження у пам'яті отриманих у цифровому форматі через USB-порт ПК даних про динаміку зміни потенціалу у відповідних файлах формату *.dat.

Клієнтська частина програмного забезпечення розроблена на базі візуального середовища програмування Lab-View (Ogren and Jones, 2006). У вікні клієнтської програми відбувається представлення та кількісний аналіз отриманих даних. Програма також дозволяє визначати та зберігати у базі даних експерименту такі головні показники зареєстрованих сигналів як амплітуди піків холодкових (теплових або інших) потенціалів із відповідними часовими відмітками; відсоткові співвідношення амплітуд піків відведених потенціалів, що характеризують динаміку перебігу процесу; поточні налаштування часових і амплітудних параметрів для калібрування та кількісної оцінки отриманих сигналів та візуалізації шкал графічної залежності «потенціал – час».

Статистичний аналіз масивів отриманих даних та визначення параметрів математичної моделі проводили з використанням математичного пакета Matlab.

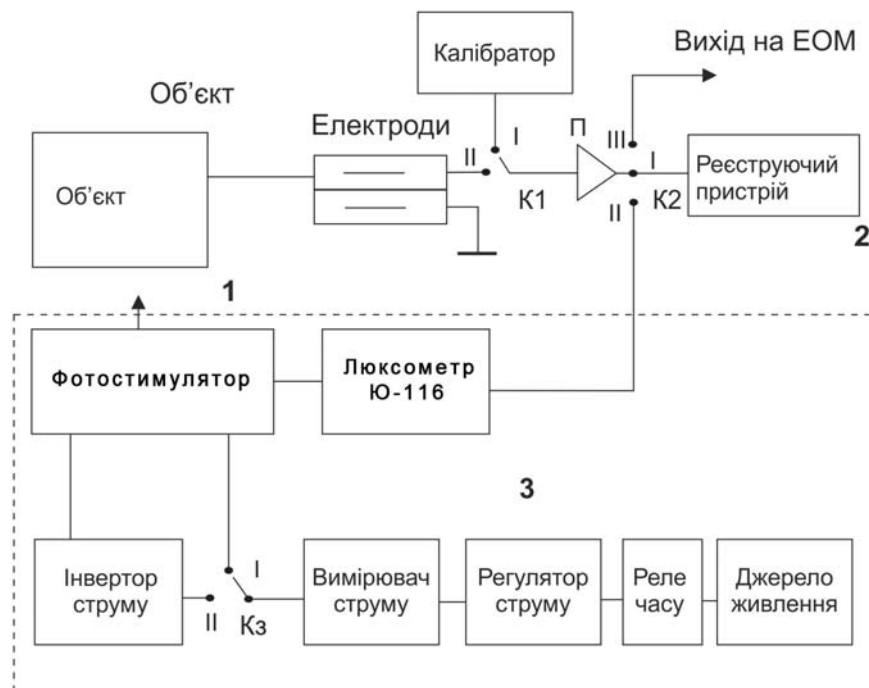


Рис. 1. Блок-схема системи реєстрації біоелектричних потенціалів:

1 – блок вимірювання; 2 – блок реєстрації, 3 – блок фотостимуляції; П – підсилювач; К1, К2, К3 – перемикачі

Результати та їх обговорення

За допомогою автоматизованої системи реєстрації біоелектричних потенціалів досліджено вплив фотостимуляції на біоелектричну реакцію листя кукурудзи за методикою, описаною Davies (2004). При цьому здійснено як цифровий запис і програмну обробку зареєстрованих потенціалів, так і їх фіксацію на самописці для контролю та порівняння. Запис біопотенціалів рослини у відповідь на ритмічне холодове подразнення («одиначний світловий імпульс») без застосування згладжувального фільтра за даними з вікна клієнтської програми на ПК наведено на рисунку 2.

У першій серії дослідів спостерігали світлоіндуковані потенціали, викликані одиничними світловими стимулами тривалістю $t_1 = 30$ с. Його аналіз показує, що одиничні світлові подразнення викликають чітко виражені деполяризаційні потенціали. На рисунку 2 а наведено біопотенціали, викликані стимуляцією листка синім світлом із довжиною хвилі $\lambda_1 = 475$ нм змінної інтенсивності. На рисунку 2 а освітленість (I) становила $I_1 = 50$ лк. За вказаної освітленості зареєстровано потенціали дзвоноподібної форми, загальною тривалістю близько 55 с і середньою амплітудою 6 мВ. За збільшення освітленості удвічі динаміка суттєво не змінюється, амплітуда збільшується в середньому до 8 мВ.

У разі застосування для стимулювання зеленого світла з довжиною хвилі $\lambda_2 = 550$ нм (рис. 2 б). Форма потенціалів відповіді зберігається, але при цьому значно зменшуються амплітуда та тривалість відповіді. За освітлення листка червоним світлом із довжиною хвилі $\lambda_3 = 700$ нм і малою інтенсивністю $I_1 = 50$ лк потенціали практично не реєструються. За збільшення освітленості до $I_2 = 100$ лк спостерігаються потенціали тривалістю до 40 с й амплітудою до 4 мВ.

За результатами проведеної серії експериментів побудовано графіки залежності середньої амплітуди отриманих потенціалів від довжини хвилі стимулювального світла (рис. 3). Виходячи з отриманої залежності для біопотенціалів мембрани, можна зробити висновок, що максимальна деполяризація спостерігається як для малих, так і для великих значень інтенсивності випромінювання в області найкоротших довжин хвиль випромінювання ($\lambda_1 = 475$ нм). У зеленій області спектра деполяризація значно знижується ($\lambda_2 = 550$ нм), а у червоній ($\lambda_3 = 700$ нм) рівень деполяризації залежить від інтенсивності стимуляції.

Після налаштування фільтра запис електричних відповідей від електродів із поверхні рослини повторювали 20 разів для отримання заданої точності вимірювання. За результатами окремих експериментів із вивчення впливу фотостимуляції, збережених у файлах бази даних, спеціальною програмою комплексу розраховано необхідні значення та побудовано графік залежності середньої амплітуди отриманих потенціалів від довжини хвилі стимулювального світла (рис. 3).

Отримані із застосуванням автоматизованого програмно-апаратного комплексу результати у цілому добре узгоджуються з результатами попередніх експериментів із реєстрації потенціалів листя кукурудзи під час термічної стимуляції, отриманими за допомогою лише аналогових пристроїв (Davies, 2004). Перевірка відповідності отриманих в експерименті та оброблених цифрових даних записам, одночасно зафіксованим самописцем, свідчить про високу точність роботи автоматизованої системи. Похибка, що накопичується через обмеження вимірювального USB-пристрою та наявність зовнішніх завад, перебуває в допустимих межах 2–5% і практично не впливає на характеристики вихідного сигналу.

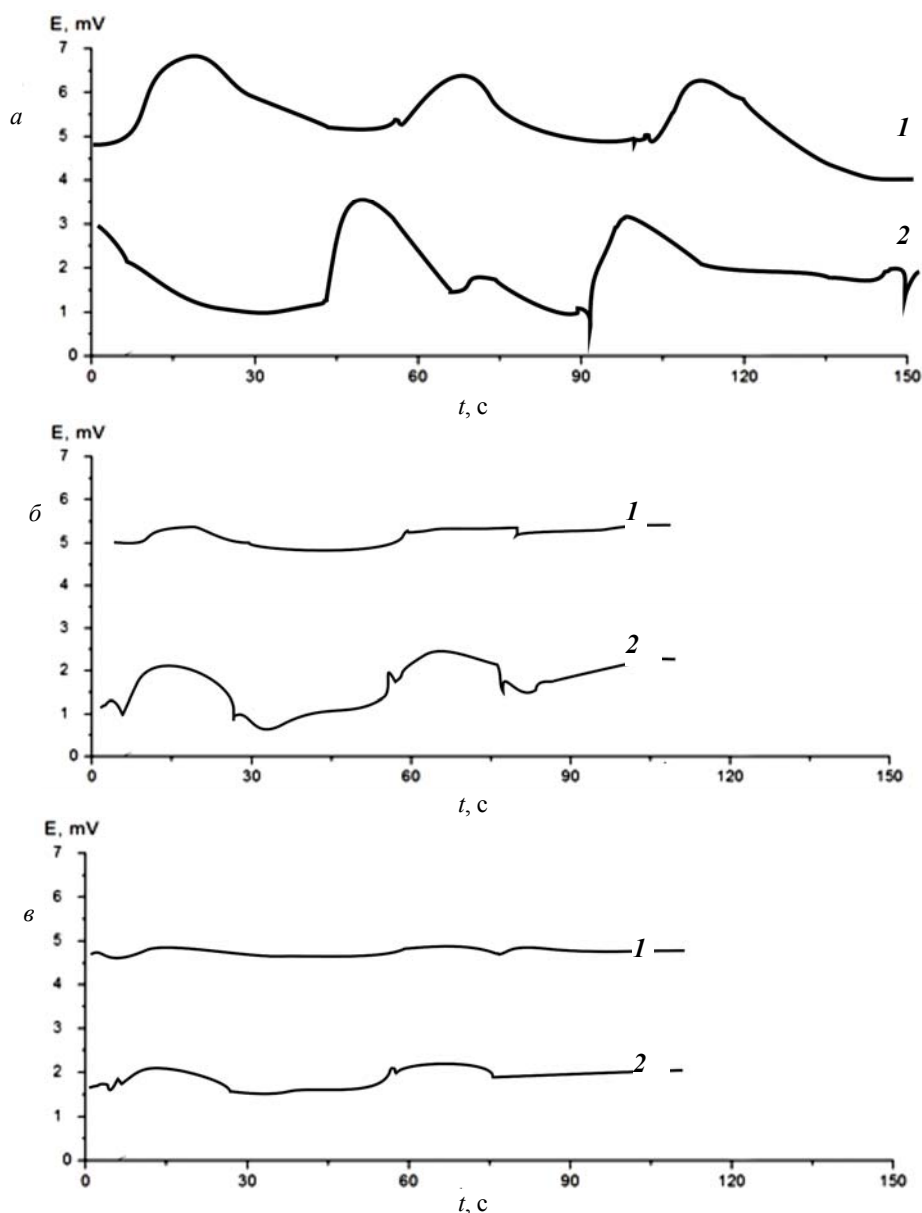


Рис. 2. Електричні потенціали листа перцю під час одиноїсвітлової стимуляції тривалістю 30 с:
а – світлом із довжиною хвилі $\lambda_1 = 475$ нм, б – $\lambda_2 = 550$ нм, в – $\lambda_3 = 700$ нм;
I – освітленість $I_1 = 50$ лк, II – освітленість $I_2 = 100$ лк

Для аналізу можливих внутрішньоклітинних механізмів виникнення та динаміки зареєстрованих біоелектричних потенціалів розроблено математичну модель клітини зі здатністю генерації активних електричних потенціалів. Запропоновано пояснення механізму утворення електричної реакції перцю на світло, пов'язане із сумарним потоком іонів водню H^+ із зовнішнього середовища у клітину. Виникнення потоку H^+ після короткого імпульсу освітлення може бути зумовлене низкою факторів: збільшенням швидкості пасивного потоку H^+ до цитоплазми, гальмуванням активного транспорту CO_2 із середовища в темнових реакціях фотосинтезу, а також можливістю поглинання світла хлоропластами з наступною активацією іонних каналів H^+ та подальшою зміною pH на поверхні клітини.

Для опису динаміки іонних струмів I_H та потенціалу на мембрані V_m під час світлового стимулювання на основі трансмембранного транспорту застосовано формулу:

$$I_H(V_m, t) = (V_m - E_H)g_H, \quad (1)$$

де E_H – потенціал рівноваги іонних каналів H^+ , g_H – електрична провідність каналів.

Зміни загального мембранного потенціалу описуються рівнянням із моделі Ходжкіна – Хакслі (Hodjkin et al., 1952):

$$\frac{dE_m}{dt} = \frac{1}{C} \sum i_r, r \in (K^+, Cl^-, H^+, Ca^{2+}) \quad (2)$$

де E_m – мембранний потенціал, i_r – густина струму через мембрану іона сорту r , C – питома ємність мембрани.

Системи первинного (протонна й кальцієва АТФази) і вторинного ($2H^+/Cl^-$ – симпортер і H^+/K^+ – антипортер) транспорту описуються як системи, які можуть перебувати у двох станах (вільному та зв'язаному з іоном). Потік через них знаходиться як стаціонарний розв'язок системи рівнянь:

$$j_r^p = E_0 \frac{k_{+1}k_{+2} - k_{-1}k_{-2}}{k_{+1} + k_{-1} + k_{+2} + k_{-2}}, \quad (3)$$

де E_0 – загальна концентрація ферменту, k_{+1} , k_{-1} , k_{+2} , k_{-2} – константи прямих (+) і зворотних (–) переходів у вільний стан з іоном (k_{+1} , k_{-1}) і пов’язане з іоном – вільний (k_{+2} , k_{-2}) стан. Для протонної помпи k описується рівняннями (4):

$$\begin{cases} k_{+1} = k_1 [H^+]_{in}, \\ k_{-1} = k_1 \exp(-\Delta G_{ATP}), \\ k_{+2} = k_2 \frac{FE_m}{RT} \frac{1}{1 - \exp(-\frac{FE_m}{RT})}, \\ k_{-2} = k_2 [H^+]_{out} \frac{FE_m}{RT} \frac{\exp(-\frac{FE_m}{RT})}{1 - \exp(-\frac{FE_m}{RT})}, \end{cases} \quad (4)$$

де k_1 й k_2 – не залежні від мембранного потенціалу та концентрації протонів константи, $[H^+]_{in}$ і $[H^+]_{out}$ – концентрації протонів у цитоплазмі й апопласті, ΔG_{ATP} – енергія, що звільняється під час гідролізу АТФ.

Система реєстрації потенціалів дозволяє визначати параметри моделі, що характеризують характер генерації потенціалу на мембрані клітини у реальному часі із застосуванням апроксимації вхідних даних значень потенціалів рослини.

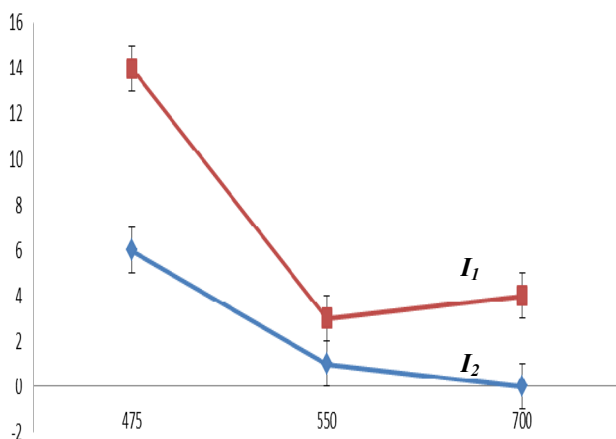


Рис. 3. Залежність амплітуди біопотенціалів від довжини хвилі стимулювального світла при одиничній імпульсації за освітленості 50 (I_1) та 100 (I_2) лк: по осі абсцис довжина хвилі λ (нм), по осі ординат – амплітуда потенціалу A (мВ)

Відношення концентрацій іонів H^+ визначали за зміною трансмембранного потенціалу, виходячи з рівняння (4), та обчислювали за експериментальними даними у середовищі математичного пакета Matlab. Для отриманих експериментальних даних провідність іонних каналів мембрани клітин дорівнювала $g_H = 32,5$, що близько до теоретичних значень провідності протонних каналів рослин. Це достатньо достовірно вказує на походження зареєстрованих потенціалів. Періодичні дзвоноподібні відповіді, що спостерігалися в експериментах (рис. 2 а, б, в), є активною електричною відповіддю клітини на подразник – потенціали дії, в основі яких лежить транспорт іонів H^+ . Деяке відхилення розрахованих під час моделювання електричних провідностей від табличних значень для відповідних іонів спостерігається через наявність у

клітині струмів інших типів, а також пасивного струму витоку іонів із клітини.

Висновки

Для підвищення ефективності методик електрофізіологічної діагностики стану та розвитку рослин під час безперервного прижиттєвого контролю показників їх життєдіяльності використовували розроблену автоматизовану систему реєстрації та обробки біопотенціалів із застосуванням сучасних комп’ютерних технологій. Універсальний апаратно-програмний комплекс реєстрації біоелектричних потенціалів на базі USB-пристрою з подальшою обробкою оцифрованих сигналів на ПК дозволяє проводити експериментальні дослідження в умовах змінної фотостимуляції (зміна інтенсивності та довжини хвилі). Програма забезпечує фільтрацію зовнішніх перешкод, візуалізацію, кількісний аналіз і збереження отриманих результатів у базі даних.

Завдяки проведеній серії експериментів із вивчення світлоіндукованих потенціалів рослин встановлено: за меншої інтенсивності (50 лк) деполяризаційні потенціали не реєструються, за більшої (100 лк) – виникають деполяризаційні потенціали амплітудою 4 мВ, що суттєво перевищує рівень деполяризації, викликану зеленим світлом.

Аналізуючи отримані дані, слід відмітити загальний вигляд біопотенціалів, індукованих світловими імпульсами: вони мають коротку латентну фазу світлоіндукованої реакції, яка, за сучасними даними, характеризує активність фотохромної системи (Lyalin et al., 1967), після чого настає фаза деполяризації та, нарешті, глибока та тривала фаза гіперполяризації (Motsnj et al., 2004).

Отримані результати показують, що головні відмінності СЕ закінчуються, в основному, фазою деполяризації. Викликає інтерес той факт, що головні відмінності параметрів початкової фази СЕ спостерігаються в червоній області спектра та значною мірою залежать від значення освітленості.

Засобами комплексної автоматизованої системи виконано реєстрацію та обробку визваних біоелектричних потенціалів листя перцю у відповідь на світлові стимули. За результатами кількісного аналізу динаміки отриманих потенціалів встановлено оптимальні параметри освітлення для ефективного стимулювання та підтримання розвитку рослини. Ці результати можуть бути застосовані для регулювання спектрального складу світла під час вирощування рослин в умовах штучного освітлення.

Для аналізу можливих внутрішньоклітинних механізмів виникнення та динаміки зареєстрованих біоелектричних потенціалів розроблено математичну модель клітини зі здатністю генерації активних електричних потенціалів. У результаті визначення параметрів моделі встановлено, що в основі електричної відповіді клітини на фотостимули лежить селективна зміна електричної провідності клітинної мембрани для іонів H^+ . Встановлено зв’язок між потенціалами активності, що реєструвалися з поверхні рослини, та внутрішньоклітинними процесами.

Бібліографічні посилання

- Chernetchenko, D.V., Motsnyj, M.P., Botsva N.P., Elina, E.V., 2013. Avtomitizovana systema reestracyi bioelectrichnih potentsialiv [Automated experiment fot bioelectrical potentials registration]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 21(2), 70–75 (in Ukrainian).
- Motsnyj, M.P., Elina, E.V., Vlasova, S.V., 2004. Issledovanie reakcii rasteniy, vizvannoї ritmicheskoy stimulyaciei [The study plants responses induced by repetitive stimulation]. *Nauka ta osvita, Odessa*, 55, 37–38 (in Russian).
- Hit, O., 1972. Fotosintez [Photosynthesis]. *Mir, Moscow* (in Russian).
- Skulachev, V.P., 1972. Transformaciya energii v biomembranah [Transformation of energy in biological membranes]. *Nauka, Moscow* (in Russian).
- Lyalin, O.O., 1967. Bioelektricheskie perehodnye processy, vznikajushhie v liste rastenij pri svetovom vozeistvii [Bioelectric transients occurring in plant leaves with light vozeistvii]. *Kibernetika v rastenievodstve. Izd-vo VINGUSH MOX SSSR* (in Russian).
- Davies, E., 2004. New functions for electrical signals in plants. *New Phytol.* 161, 607–610.
- Davies, E., 1987. Action potentials as multifunctional signals in plants – a unifying hypothesis to explain apparently disparate wound responses. *Plant Cell Environ.* 10, 623–631.
- Eccles, J., 1966. Fiziologija sinapsov [Physiology of synapses]. *Mir, Moscow* (in Russian).
- Friesen, W.O., Friesen, J.A., 1994. *NeuroDynamix: Computer models for neurophysiology*. Oxford University Press, New York.
- Goldman, D.E., 1943. Potential, impedance, and rectification in membranes. *J. Gen. Physiol.* 27(1), 37–60.
- Hodgkin, A.L., Huxley, A.F., 1952. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.* 117, 500–544.
- Hoppensteadt, F.C., 1986. *An introduction to the mathematics of neurons*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hille, B., 2001. *Ionic channels of excitable membranes*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Huguenard, J., McCormick, D.A., 1994. *Electrophysiology of the neuron: An interactive neuron*. Oxford University Press, Oxford.
- Heldt, H.W., 1997. *Plant biochemistry & molecular biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Koch, C., Segev, I., 1989. *Methods in neuronal modeling: From synapses to networks*. Bradford Book, The MIT Press, Cambridge.
- Lysikov, V.N., 2001. Studying some features of maize genetics and developmental biology using electrophysiological techniques. Action potentials in maize sieve tubes change phloem translocation. *J. Exp. Bot.* 45(4), 463–469.
- Muyskens, M.A., Glass, S.V., Wietsma, T.W., Gray, T.M., Mark, A., 2007. Data acquisition in the chemistry laboratory using LabVIEW software. *J. Chem. Educ.* 73(12), 1112–1114.
- Ogren, P.J., Jones, T.P., Paul, J., 2006. Laboratory interfacing using the LabVIEW software package. *J. Chem. Educ.* 73(12), 1115–1116.

Надійшла до редколегії 11.10.2014



УДК 581.1.03+631.531.173

Моделювання внутрішньоклітинних механізмів виникнення біоелектричних потенціалів рослин під час комбінованої стимуляції

Д.В. Чернетченко, М.П. Моцний, Н.П. Боцьва, О.В. Єліна

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна

На листі кукурудзи проводили дослідження біоелектричних реакцій рослини за дії окремих стимуляторів, а також у разі їх комбінування. Як стимулятор обрано вплив холодової, теплової, фото- та електростимуляції. Для автоматизації дослідження біопотенціалів застосовано універсальний програмно-апаратний комплекс на базі ПК та камери з електродами. Запропоновано універсальну схему реєстрації біопотенціалів, яка дозволяє проводити експериментальні дослідження в умовах як окремого впливу на досліджуваний об'єкт стимулів, так і їх комбінацій. У ході дослідження зафіксовано біоелектричні потенціали листя кукурудзи у відповідь на термічні стимули. Проаналізовано динаміку вказаних потенціалів, оцінено потенціали стабілізації, а також відповідні значення порогу чутливості рослини до вказаних стимулів. На базі експериментальних даних визначено параметри еквівалентної моделі генерації електричних імпульсів у клітині у відповідь на подразники різної фізичної природи.

Ключові слова: реєстрація біоелектричних потенціалів; математична модель клітини; біопотенціали листя; стимуляція рослин; теплові та холодові стимули рослин

Models of intracellular mechanisms of plant bioelectrical potentials caused by combined stimulation

D.V. Chernetchenko, M.P. Motsnyj, N.P. Botsva, O.V. Elina

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

This paper deals with bioelectrical potentials of the plants recorded during different types of stimuli and combined stimulus as well. All registrations were observed on the leaves of the corn. We used different stimuli, such as cold, heat, photo- and electrical stimulation, and certain combination of this stimuli. Hardware and software system for automated recording of bioelectrical potentials has been successfully used in this work. We proposed the universal pattern of bioelectrical potentials' recording which allowed to detect the response of the biological object to different stimuli and various combinations of these stimuli. This pattern can be used for the deeper understanding of biological mechanisms of electrical potentials' generation in cells and discovering of processes of accommodation of whole organisms to these stimuli. Integrated system of recording and biometrical processing was used for analysis of corn leaves electrical responses to the thermal stimuli. The dynamics of these potentials was studied, with the quantitative analysis of the potential level stabilization. We calculated the ratio of amplitude of response potentials to the first response amplitude. Mathematical models of the plant cell were used for studying of intracellular mechanisms of biopotentials generation. As a result of modeling, we revealed that electrical response of the cells was based on selective conductivity of cell membrane for H^+ and Ca^{2+} ions. Therefore, we showed the biophysical relation of plant potentials to underlying intracellular biophysical mechanisms during thermal and combined stimulation.

Keywords: bioelectrical potentials' recording; mathematical cell model; leaves' biopotentials; combined stimulation of plants; heat and cold stimuli

Вступ

У сучасних умовах для оцінки функціонального стану рослин, поряд з іншими, широко застосовуються біофізичні методи, одним з яких є метод аналізу біоелектричної активності, зокрема, біопотенціалів рослин, викликаних різними подразнювальними факторами. Найбільше поширення отримали методи, пов'язані з термостимуляцією, тому що стимули цієї природи найменш травматичні та адекватні для рослин. На практиці частіше зустрічаються методики з пониженням температури, які дозволяють використовувати великі перепади температур. Методи теплової стимуляції, а також процеси, що проходять у рослині при такій стимуляції, вивчені недостатньо. Варто зазначити, що майже немає праць, які б поєднували холодове та теплове стимулювання, що зумовило дані дослідження.

Актуальним є питання вирощування рослин у штучних контрольованих умовах. Оптимізація кліматичних і енергетичних характеристик середовища у такому процесі потребує безперервного прижиттєвого контролю показників життєдіяльності рослин, який ускладнюється необхідністю уникнення їх можливих пошкоджень. За таких умов стають актуальними методики електрофізіологічної діагностики стану та розвитку рослин (Motsnyj et al., 2004).

Будь-який, навіть найпримітивніший, організм може відповісти на різноманітні зміни навколишнього середовища певною дією, причому ця дія буде в тому або іншому відношенні корисною для організму, вона буде спрямована на підтримання його існування. У рослин виділяють декілька типів електричних сигналів – потенціал дії (ПД), варіабельний потенціал (ВП), перехідні зміни потенціалу, ритміки або потенціал спокою (ПС).

Електричне збудження та відповідь вищих рослин зазвичай пов'язані зі швидкими відповідями на зовнішній стимул (Davies, 2004). Останні дослідження з електрогенезу рослин показують, що існує дуже велике різноманіття форм електричних відповідей (Fromm et al., 2007), навіть на стандартні зовнішні подразники: механічні, фото- чи теплові стимули.

Слід зазначити, що рослини виростають у мінливих температурних умовах, тому здатність відповідати на зміну температури необхідна для пристосування організму до певних умов середовища. Одним із ранніх відгуків рослин на зміну температури є генерація електричних реакцій. Відповідна електрична реакція на швидке охолодження являє собою імпульс, а отже, аналіз біоелектричної активності може дати діагностично важливу інформацію щодо розвитку рослини в цілому, а також щодо конкретного впливу одного з факторів.

Нині достатньо описано електрогенез рослин: види їх електричної активності у відповідь на різні подразнення та роль клітинної мембрани у процесах генерації біоелектричних потенціалів (Davies, 1987, 2004). Але роль внутрішньоклітинних процесів, міра та механізм їх впливу на динаміку біоелектричних реакцій окремих клітин та системи в цілому розкриті недостатньо. Відповіді клітин рослини на різні подразники значно різняться, що створює деякі труднощі для розуміння механізмів, що лежать за цими потенціалами, але

відіграють дуже важливу роль, дозволяючи аналізувати та контролювати кожен із параметрів (світло, температура, електростимуляція) окремо.

Узагалі, теплові потенціали відповіді рослини зумовлені сильним локальним зменшенням концентрації CO_2 , який активно поглинається електронним мембранним транспортом (Kaziolek et al., 2004) фотосистеми II (PS II). Детальніше це питання розглянуто у праці Lautner et al. (2005), в якій досліджено відповіді на тепловий подразник *Populus trichocarpa* та показано, що сигнал залежить від наявності у клітинах рослин іонів кальцію. Так само, як і потенціали дії клітин тварин, поширення електричних сигналів у рослинах відбувається завдяки іонним каналам. Слід зазначити, що іонні механізми збудливості клітин у тварин зазвичай пов'язані з потоками іонів Na^+ та K^+ , у той час, як для рослин головну роль у формуванні потенціалів дії відіграють іони Ca^{2+} , Cl^- та K^+ (Samejima and Sibaoka, 1980; Felle and Zimmermann, 2007). Транспорт H^+ крізь плазматичну мембрану також може мати значення для потенціалів дії (Oprittov and Pyatygin, 2002; Vodeneev et al., 2006) та їх поширення. Під час нагрівання листка рослини спостерігали електричне збудження, що супроводжувалося активними H^+ -потоками у плазматичній мембрані та розпадом Р-тип H^+ -АТФ-ази (Stahlberg et al., 2006). Ензими клітинної стінки, плазматичної мембрани та цитоплазми змінюють свою активність під час локальних змін концентрації іонів (Davies, 1987). Внесок H^+ -потоків встановлено завдяки факту локального підкислювання цитоплазми клітини (Bulychev and Kamzolkina, 2006; Vodeneev et al., 2006; Grams et al., 2009) під час зростання потенціалів дії. Покладаючись на факти щодо іонної динаміки під час зростання електричного збудження клітин, можна побудувати еквівалентну математичну модель для детальнішого вивчення цих процесів та визначення внеску описаних електрохімічних механізмів у процес електрогенезу.

Опис динаміки електричних процесів на клітинному рівні після публікації відомої роботи А. Ходжкіна та А. Хакслі (Hodgkin et al., 1952), де започатковано такий підхід для нервової клітини, традиційно здійснюється із застосуванням методу математичного моделювання. Розробка та перевірка адекватності подібної моделі для опису електродинаміки рослинної клітини потребують накопичення значного обсягу експериментальних даних, зокрема, в умовах різних способів подразнення рослин і комбінацій таких подразнень.

Сучасні електронно-вимірювальні прилади здатні забезпечити реєстрацію біоелектричних потенціалів рослин як контактно, так і дистанційно, з високою чутливістю та малою інерційністю (Zhu, 2002). Але при цьому як для наукових досліджень, так і для виконання практичних завдань актуальною залишається комплексна автоматизація процесу реєстрації та обробки біопотенціалів із застосуванням сучасних комп'ютерних технологій (Hoppensteadt et al., 1986).

Мета цієї роботи полягає в оцінюванні реакції рослин на окремі теплові та холодні подразники, а також біоелектричної активності під час комбінованої стимуляції та встановленні можливих внутрішньоклітинних механізмів за допомогою моделювання цих процесів.

Результати та їх обговорення

Схема апаратно-програмного комплексу, за допомогою якого проводились дослідження, описана у праці Chernetchenko et al. (2013). У досліджах проводили реєстрацію біоелектричних потенціалів під впливом холодкових і теплових стимулів на листя кукурудзи за методикою, описаною Davies (2004). При цьому здійснено цифровий запис і програмну обробку зареєстрованих потенціалів.

Спочатку досліджено окремі параметри теплового та холодкового імпульсу, які брали за еталон для стандартної температури охолодження (нагрівання). Температуру стимулу визначали за допомогою термометри та мікрровольметра (у досліджах вона складала $t^- = +6^\circ\text{C}$, $t^+ = +9,5^\circ\text{C}$). Після цього подразнювали холодом листок кукурудзи. Стимул таких параметрів викликає деполяризаційний імпульс (рис. 1 а). Загальна тривалість імпульсу – 28 с, амплітуда – 42 мВ, швидкість наростання імпульсу – приблизно 10 мВ/с. Фаза деполяризації триває 4 с, вона набагато коротша за фазу реполяризації, яка триває 24 с.

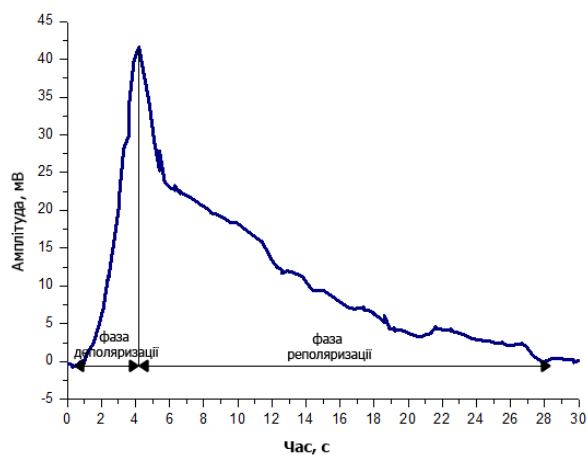
Якщо змінити полярність батареї, то як подразник можна подавати тепловий стимул. Теплова стимуляція викликає потенціал відповіді типу гіперполяризації (рис. 1 б). Загальна тривалість імпульсу становить 15 с, амплітуда відповіді на подразнення – 8 мВ, швидкість наростання

імпульсу – 1,6 мВ/с. Тривалість фази гіперполяризації – 5 с, реполяризації – 10 с.

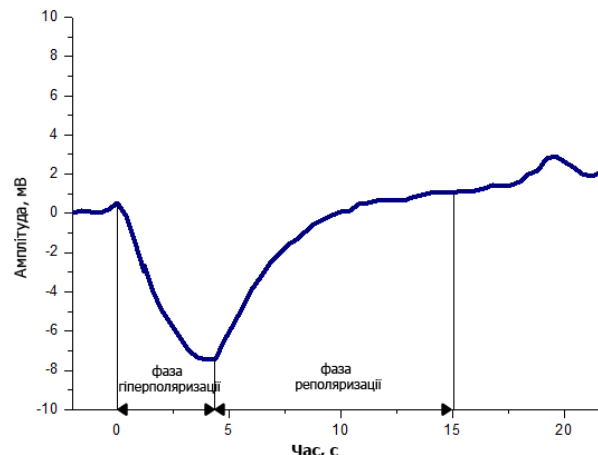
Після цього визначали взаємовплив теплових і холодкових потенціалів (наслідок дії комбінованих стимулів). Із цією метою застосовано методику комбінації подразників. Спочатку наносили подразник однієї модальності, за ним – іншої. У першій групі дослідів кондиціонувальний (К) тепловий імпульс передував холодковому – тестувальному (Т).

Спочатку тепловий стимул тривав 5 с. Після завершення дії теплового стимулу та релаксації рослини через час t здійснювали холодковий стимул, також тривалості 5 с. Значення параметра становило $t = 3, 5, 7, \dots, 23$ с. При цьому вимірювали амплітуду відповіді на холодковий стимул (A_1) (рис. 1 в). Після релаксації (5 хв) проводили 10 вимірювань для кожного значення змінного параметра, після завершення експериментів дані усереднювали.

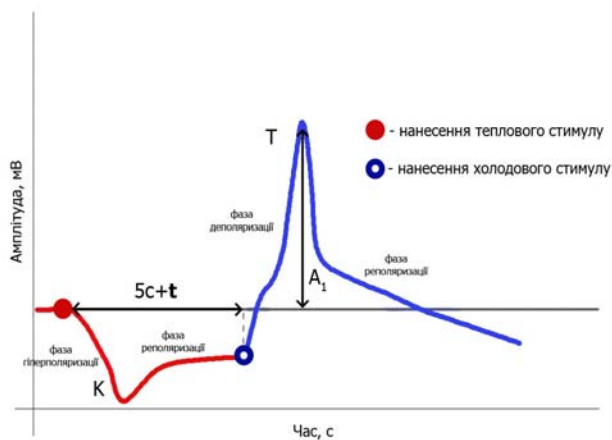
За великих інтервалів між К і Т (понад 21 с) імпульси відповідей практично не взаємодіють. Амплітуда відповіді складає 37 мВ, що становить 90% значення еталонної амплітуди (42 мВ), тривалість імпульсу дорівнює 27 с, що практично відповідає значенню еталону. Фаза реполяризації теплового імпульсу закінчилася, і пригнічення наступного холодкового імпульсу практично відсутнє (рис. 1 г).



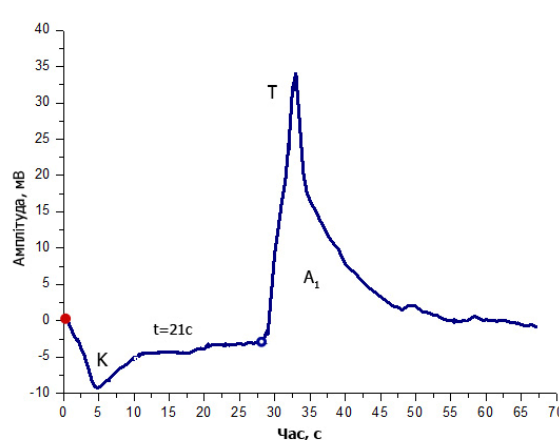
а



б



в



г

Рис. 1. Термічні потенціали під час одиночної стимуляції:

а – одиночний тепловий потенціал, б – одиночний холодковий потенціал, в – комбінована стимуляція (t – час між нанесенням стимулів, змінний параметр $t = 3, 5, 7, \dots, 23$ с, A_1 – амплітуда холодової відповіді), г – тепловий стимул, який передує холодковому (час між стимулами 21 с)

Під час скорочення інтервалу спостерігається виражена депресія тестувального потенціалу. Наприклад, для значення параметра $t = 3$ с, амплітуда холодового імпульсу складає 9 мВ (20% еталонного значення амплітуди), а для $t = 7$ с – 20 мВ (45% еталону). Скорочується також тривалість імпульсу: 6 і 15 с, відповідно (рис. 2 а, б).

Після накопичення достатньої кількості експериментальних даних і проведення усереднення аналізували отримані результати. Наступні потенціали мають меншу амплітуду відносно першого (рис. 3). Зі збільшенням часу між тепловим і холодовим стимулами амплітуда холодової відповіді A поступово збільшується та наближається

до значення одиночного холодового стимулу. Тобто зі збільшенням часу зменшується вплив попереднього теплового стимулу на наступний холодовий.

Результати, отримані із застосуванням автоматизованого програмно-апаратного комплексу, у цілому добре узгоджуються з результатами попередніх експериментів із реєстрації потенціалів листя кукурудзи під час термічної стимуляції та комбінованих подразників. Похибка, яка накопичується через обмеження точності вимірювальних пристроїв і наявність зовнішніх завад, перебуває в межах 2–3% і практично не впливає на характеристики вихідного сигналу.

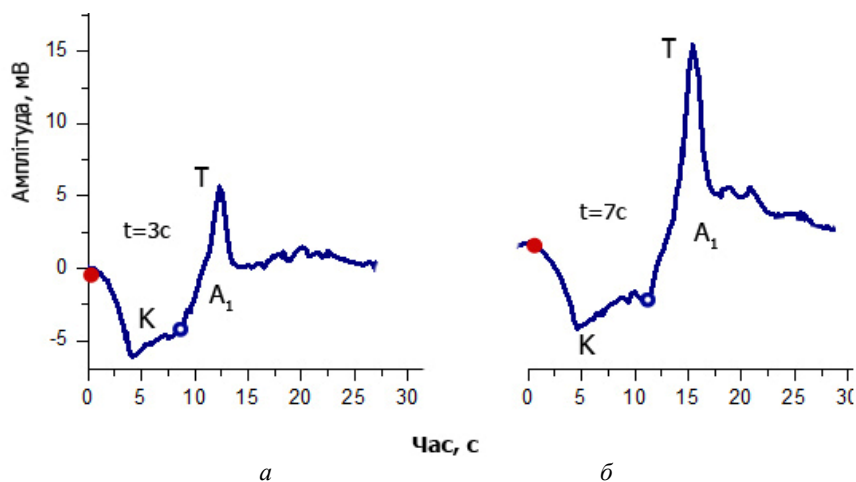


Рис. 2. Реакції під час комбінованих стимуляцій, тепловий потенціал передуює холодовому: а – час між стимулами $t = 3$ с, б – час між стимулами $t = 7$ с

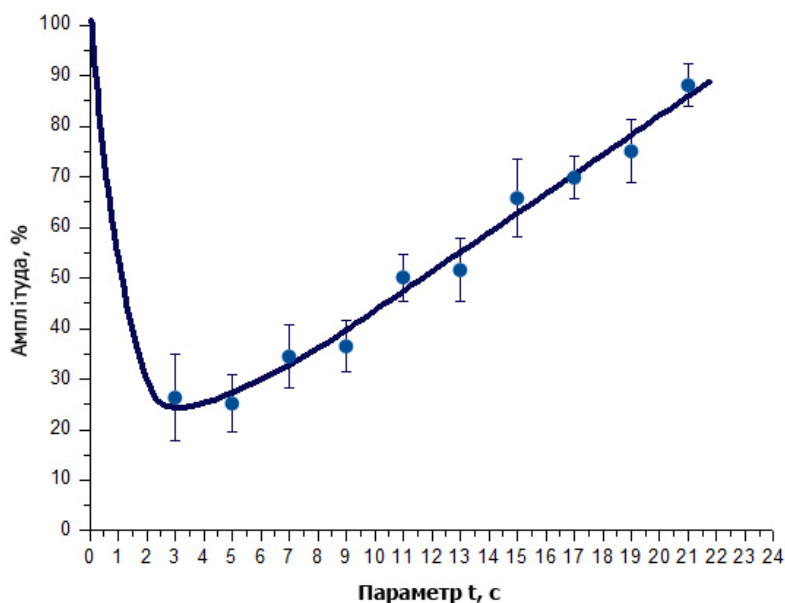


Рис. 3. Зміна амплітуди біопотенціалів залежно від параметра t : по осі абсцис – інтервал часу (с) між кондиціонувальним і тестувальним подразненнями; по осі ординат – амплітуда імпульсу (%) відносно першого

Для аналізу внутрішньоклітинних механізмів виникнення та динаміки зареєстрованих біоелектричних потенціалів використано математичну модель клітини зі здатністю генерації активних електричних потенціалів.

Для опису динаміки іонних струмів I_i та потенціалу на мембрані V_m на основі механізму Ходжкіна – Хакслі (Hodgkin et al., 1952) використано формулу:

$$I_i(V_m, t) = (V_m - E_i)g_i \quad (1)$$

Як показали Chernetchenko et al. (2013), визначення параметрів моделі на підставі експериментальних даних під час реєстрації біоелектричних потенціалів та із застосуванням програмної апроксимації вхідних даних дає досить точні результати. Для отриманих експериментальних залежностей провідності іонних каналів мають значення відповідно $g_1 = 32,6$ та $g_2 = 70,1$, близькі до значень провідностей протонних каналів і каналів Ca^{2+} L-типу. Це досить достовірно вказує на походження

зареєстрованих потенціалів. Періодичні осцилятивні відповіді, що спостерігалися в експериментах (рис. 1 а), є активними електричними відповідями клітини на подразник, в основі яких лежить взаємодія іонів H^+ та Ca^{2+} . Деяке відхилення розрахованих під час моделювання електричних провідностей від табличних значень для відповідних іонів спостерігається через наявність у клітині струмів інших типів і шунтувального струму витоку іонів із клітини.

Висновки

Аналіз дослідів показує, що попереднє теплове подразнення на малих інтервалах 0–3 с на 75% гальмує «холодову» тестувальну відповідь, а починаючи з 4-ї по 24-ту секунду амплітуда потенціалу повільно відновлюється. Таке явище пояснюється тим, що попереднє теплове подразнення підвищує поріг збудливості клітин, які генерують тестувальний «холодовий» потенціал. При цьому на фоні фази реполяризації «холодового» потенціалу тепловий сприймається як надпороговий і спостерігається початкова фаза варіабельного потенціалу, за яким розвивається класичний «тепловий» потенціал гіперполяризаційного типу. Отже, можна зробити висновок, що попереднє теплове подразнення зумовлює підвищення порогу генерації ПД, а попереднє холодове подразнення викликає утворення двофазного «теплого» потенціалу, перша фаза якого – варіабельний потенціал.

Для аналізу можливих внутрішньоклітинних механізмів виникнення та динаміки зареєстрованих біоелектричних потенціалів розроблено математичну модель клітини зі здатністю до генерації активних електричних потенціалів. У результаті визначення параметрів моделі на базі отриманих експериментальних даних установлено, що в основі електричної відповіді клітини лежить селективна зміна електричної провідності клітинної мембрани для іонів H^+ і Ca^{2+} . Таким чином, показано зв'язок між потенціалами активності, що реєстрували з поверхні рослини, та внутрішньоклітинними процесами. Отримані результати можуть бути покладені в основу нової методики для визначення функціонального стану рослини.

Бібліографічні посилання

Chernetchenko, D.V., Motsnyj, M.P., Botsva N.P., Elina, E.V., 2013. Avtomitizovana systema reestracyi bioelectrichnih potencialiv [Automated experiment for bioelectrical potentials registration]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 21(2), 70–75 (in Ukrainian).

Davies, E., 1987. Action potentials as multifunctional signals in plants – a unifying hypothesis to explain apparently disparate wound responses. *Plant Cell Environ.* 10, 623–631.

Davies, E., 2004. New functions for electrical signals in plants. *New Phytol.* 161, 607–610.

Eccles, J., 1966. *Fiziologija sinapsov* [Physiology of synapses]. Mir, Moscow (in Russian).

Friesen, W.O., Friesen, J.A., 1994. *NeuroDynamix: Computer models for neurophysiology*. Oxford University Press, New York.

Goldman, D.E., 1943. Potential, impedance, and rectification in membranes. *J. Gen. Physiol.* 27(1), 37–60.

Grams, T.E.E., Lautner, S., Felle, H.H., Matyssek, R., Fromm, J., 2009. Heat-induced electrical signals affect cytoplasmic and apoplastic pH as well as photosynthesis during propagation through the maize leaf. *Plant Cell Environ.* 32(4), 319–326.

Heldt, H.W., 1997. *Plant biochemistry & molecular biology*. Oxford University Press, Oxford.

Hille, B., 2001. *Ionic channels of excitable membranes*. Sinauer Associates, Sunderland.

Hodgkin, A.L., Huxley, A.F., 1952. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.* 117, 500–544.

Hoppensteadt, F.C., 1986. *An introduction to the mathematics of neurons*. Cambridge University Press, Cambridge.

Huguenard, J., McCormick, D.A., 1994. *Electrophysiology of the neuron: An interactive neuron*. Oxford University Press, Oxford.

Koch, C., Segev, I., 1989. *Methods in neuronal modeling: From synapses to networks*. Bradford Book, The MIT Press, Cambridge.

Lysikov, V.N., 2001. Studying some features of maize genetics and developmental biology using electrophysiological techniques. Action potentials in maize sieve tubes change phloem translocation. *J. Exp. Bot.* 45(4), 463–469.

Motsnyj, M.P., Elina, E.V., Vlasova, S.V., 2004. Issledovanie reakcii rastenij, vizvannoi ritmicheskoj stimulyacii [The study plants responses induced by repetitive stimulation]. *Nauka ta osvita, Odessa* 55, 37–38 (in Russian).

Muyskens, M.A., Glass, S.V., Wietsma, T.W., Gray, T.M., Mark, A., 2007. Data acquisition in the chemistry laboratory using LabVIEW software. *J. Chem. Educ.* 73(12), 1112–1114.

Ogren, P.J., Jones, T.P., Paul, J., 2006. Laboratory interfacing using the LabVIEW software package. *J. Chem. Educ.* 73(12), 1115–1116.

Rinzel, J., Ermentrout, G.B., 1989. *Analysis of neural excitability and oscillations*. The MIT Press, Cambridge.

Roblin, G., 1985. Analysis of the variation potential induced by wounding in plants. *Plant Cell Physiol.* 26, 255–261.

Rosljakova, T.V., Molchan, O.V., Vasekina, A.V., Lazareva, E.M., Sokolik, A.I., Jurin, V.M., de Bur, A.H., Babakov, A.V., 2011. Soleustojchivost' jachmenja: Vzaimosvjaz' jekspressii izoform vakuoljarnogo Na^+/H^+ -antiportera s nakopleniem $^{22}Na^+$ [Salt tolerance of barley: The relationship isoform expression vacuolar Na^+/H^+ -antiporter with accumulation of $^{22}Na^+$]. *Fiziologija Rastenij* 58(1), 28–39 (in Russian).

Stankovic, B., Witters, D.L., Zawadzki, T., Davies, E., 1998. Action potentials and variation potentials in sunflower: An analysis of their relationships and distinguishing characteristics. *Physiol. Plantarum* 103, 51–58.

Thiel, G., Homann, U., Plieth, C., 1997. Ion channel activity during the action potential in *Chara*: A new insight with new techniques. *J. Exp. Bot.* 48, 609–622.

Zhu, J.K., 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.*, 53, 247–273.

Надійшла до редколегії 11.10.2014



УДК 567.5(477.63)

Остатки рыб из раскопок кургана эпохи бронзы около с. Марьянское (Днепропетровская область, Украина)

А.Н. Ковальчук

Національний науково-природознавчий музей НАН України, Київ, Україна

Представлены результаты определения остатков рыб, обнаруженных в сосуде при раскопках одного из позднеямных погребений в кургане эпохи бронзы, расположенном в окрестностях с. Марьянское Апостоловского района Днепропетровской области. Установлено наличие 11 видов, относящихся к 9 родам 5 семейств 5 отрядов (Acipenseriformes, Cypriniformes, Siluriformes, Esociformes, Perciformes). Установлено, что карповые рыбы преобладают по количеству видов. Большинство костных остатков в сборах принадлежит судаку, сому и щуке, в то время как плотва, вырезуб и лещ идентифицированы по немногочисленным костям. Это может свидетельствовать о различной роли этих видов в рационе местного населения. Соотношение элементов скелета в сборах свидетельствует о разделке рыбы непосредственно на месте. Для 64 особей рыб по целым костям реконструированы длина тела и масса. Установлено, что все они были половозрелыми и, за исключением сома, щуки и судака, имели небольшие размеры. Учитывая особенности погребальной обрядности населения ямной культуры, кости рыб из курганного погребения около с. Марьянское можно рассматривать в качестве остатков напутственной еды.

Ключевые слова: ихтиофауна; эпоха бронзы; Марьянское; напутственная еда

Fish remnants from the excavations of the Bronze Age barrow near Maryanskoe village (Dnepropetrovsk region, Ukraine)

O.M. Kovalchuk

National Museum of Natural History NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine

The Bronze Age mound (2.5–2.3 kya BC) is located near the Maryanskoe village (Apostolovskyi district, Dnepropetrovsk region) and was excavated in 1953. The results of determination of the fish remnants, which were found during the excavation, are presented in the paper. Eleven species belonging to 9 genera, 5 families and 5 orders (Acipenseriformes, Cypriniformes, Siluriformes, Esociformes, Perciformes) were identified: russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833, stellate sturgeon *A. stellatus* Pallas, 1771, common ide *Idus idus* (Linnaeus, 1758), common roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), pontic roach *R. frisii* (Nordmann, 1840), common bream *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), common carp *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, tench *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), european catfish *Silurus glanis* Linnaeus, 1758, northern pike *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), and zander *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758). Most of them are quite common in the Dnieper river basin. It was found that carp fishes predominate in the number of species. Most of the bone remnants in the collection belong to zander, catfish and pike, while common roach, pontic roach and common bream are identified by the few bones. This may indicate a different role of these species in the diet of the local population. The ratio of skeletal elements in the collection is the evidence of the fish cutting on the site. Body length and weight was reconstructed for 64 fish specimens. It was found that they were mature and small-sized, except for catfish, pike and perch. Taking into account the characteristics of the funeral rituals of the Yamna culture population, fish bones from the mound near Maryanskoe can be remnants of the parting meal.

Keywords: ichthyofauna; Bronze Age; Maryanskoe; parting meal

Національний науково-природознавчий музей Національної академії наук України, ул. Богдана Хмельницького, 15, Київ, 01601, Україна

National Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine, Bohdan Khmelnytsky Str., 15, Kyiv, 10601, Ukraine
Tel.: +38-050-16-61-795. E-mail: Biologist@ukr.net

Введение

Остатки рыб, находимые при археологических раскопках, являются важным источником информации о хозяйственной деятельности людей, а также позволяют установить закономерности изменений, произошедших в составе ихтиофауны того или иного водоема (Svetovidov, 1948; Lebedev, 1960; Makowiecki, 2003). В отдельных случаях находки рыбьих костей проливают свет на слабоизученные аспекты духовной жизни человека прошлых эпох. В этом отношении особый интерес приобретает изучение остатков рыб из погребений, датируемых эпохой бронзы (IV–II тыс. до н. э.).

В ходе работы Марьянского отряда Никопольско-Гавриловской экспедиции Института археологии АН УССР под руководством А.И. Фирманской в 1953 г. произведены раскопки кургана № 1, расположенного на берегу высохшей р. Терновка в окрестностях с. Марьянское Апостоловского района Днепропетровской области (Firmanskaja et al., 1953). Всего обнаружены 28 разновозрастных погребений, часть из которых находилась в материке и датирована позднемедным временем (2,5–2,3 тыс. л. до н. э.). Двойное погребение 23, расположенное в юго-восточном секторе кургана, содержало погребальный инвентарь в виде трех длинных сосудов. Один из них был заполнен костями рыб и млекопитающих (Firmanskaja et al., 1953), которые до настоящего времени не были обработаны.

Целью данной работы является установление видового состава и реконструкция длины тела и массы рыб, остатки которых были обнаружены в заполнении ямы при раскопках позднемедного погребения в кургане эпохи бронзы (III–II тыс. до н. э.) около с. Марьянское Днепропетровской области.

Материал и методы исследований

Общее количество обработанных остатков составляет 118 экземпляров. 108 костей (91,5%) определены до вида, остальные 10 (8,5%) представлены разрозненными элементами скелета без диагностирующих признаков (обломками ребер и позвонками). Определение систематической принадлежности автор проводил по общепринятой методике с использованием сравнительной ихтиологической коллекции отдела палеозоологии позвоночных Национального научно-природоведческого музея НАН Украины. В статье принята ихтиологическая систематика, приведенная в работе Ю.В. Мовчана (Movchan, 2011). Наименование элементов скелета согласованы с номенклатурой И. Лепиксаара (Lepiksaar, 1994) и В. Радю (Radu, 2005). Измерения сделаны штангенциркулем с точностью 0,1 мм. Для установления размеров рыб составляли пропорцию, куда подставляли данные о размере идентичных костей исследуемой и современной рыб, для которой известны длина тела и масса (Lebedev, 1960). При подсчетах одна кость рыбы считалась эквивалентной одной особи, поскольку, как было доказано ранее (Lebedev, 1960; Yanish and Antipina, 2013), возможность сохранения двух и более костей от одной рыбы в культурном слое крайне мала. Сведения

об индивидуальном возрасте, а также о современной представленности отдельных видов в водоемах Украины и их экопических предпочтениях почерпнуты из специальной литературы (Makowiecki, 2003; Movchan, 2011).

Результаты и их обсуждение

В материалах из раскопок погребения присутствуют 11 видов, относящихся к 9 родам 5 семейств (табл. 1): русский осетр – *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833, севрюга – *A. stellatus* Pallas, 1771, язь – *Idus idus* (Linnaeus, 1758), обыкновенная плотва – *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), вырезуб – *Rutilus frisii* (Nordmann, 1840), лещ – *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), сазан – *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, линь – *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), европейский сом – *Silurus glanis* Linnaeus, 1758, обыкновенная щука – *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), обыкновенный судак – *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758).

Карповые рыбы преобладают по количеству идентифицированных видов ($n = 6$, или 54,5%), в то время как другие семейства представлены единичными таксонами видового ранга (табл. 1). Наибольшее количество остатков в сборах принадлежит судаку ($n = 29$, или 26,8%), сому ($n = 22$, или 20,3%) и севрюге ($n = 16$, или 14,8%). Очевидно, эти виды играли значительную роль в питании местного населения. Плотва, вырезуб и лещ представлены немногочисленными костями (табл. 1). Такое распределение мы, вслед за Е.Ю. Яниш и Е.Е. Антипиной (Yanish and Antipina, 2013), объясняем естественной малочисленностью этих видов в водоемах исследуемого региона в указанное время.

В сборах присутствуют разрозненные кости различных отделов краниального (CRA) и посткраниального скелета (PCRA), при небольшом численном преобладании элементов посткраниума. Доля последних составляет 52,6%, отношение PCRA к CRA – 1,1 (табл. 2). Наличие значительного количества костей черепа свидетельствует о том, что пойманную рыбу, вероятнее всего, разделяли непосредственно на месте. Среди остатков осетровых рыб в сборах наиболее часто встречаются фрагменты I луча грудного плавника, отдельные «жучки», реже – cleithrum, supracleithrale и parasphenoideum. Для костистых рыб характерно гораздо большее разнообразие различных костей (табл. 2). Среди них численно преобладают позвонки, cleithrum и элементы оперкулярного аппарата. Различие в относительном количестве конкретных элементов связано с прочностью самих костей, и в меньшей степени зависит от традиционных способов разделки тушек (Yanish and Antipina, 2013). Наибольшим разнообразием различных костей в сборах характеризуются судак, сом и щука (табл. 2). Среди карповых разнообразными костными остатками представлены сазан и язь.

На основании детального изучения остеологического материала из кургана около с. Марьянское для 64 экземпляров реконструированы длина тела и масса (табл. 3). Рыбы, которым принадлежали остатки, отличались небольшими размерами. Длина тела язя ($n = 5$) колеблется в пределах 32–37 см при массе 0,68–0,80 кг. Плотва представлена мелкоразмерными особями (длина тела

25–26 см, масса 0,24–0,25 кг). Несколько крупнее были выловленные сазан (длина тела 33 и 55 см, масса 1,29 и 2,15 кг) и линь (34 и 42 см, 0,21 и 0,26 кг). Остатки сомов, щук и судаков из заполнения погребальной ямы

принадлежат довольно крупным особям (табл. 3). Длина тела сома находится в диапазоне 98–240 см при массе 1,60–3,98 кг (возможно, вес отдельных особей был гораздо большим).

Таблица 1

**Таксономическая структура рыб по материалам раскопок
около с. Марьянское Днепропетровской области (n – количество идентифицированных остатков)**

Семейство	Род	Вид	Количество идентифицированных остатков, n	%
Осетровые – Acipenseridae Bonaparte, 1831	<i>Acipenser</i> Linnaeus, 1758	<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	5	4,6
		<i>A. stellatus</i>	16	14,8
Карповые – Cyprinidae Fleming, 1822	<i>Idus</i> Heckel, 1843	<i>Idus idus</i>	9	8,3
	<i>Rutilus</i> Rafinesque, 1820	<i>Rutilus rutilus</i>	2	1,9
		<i>R. frisii</i>	2	1,9
	<i>Abramis</i> Cuvier, 1816	<i>Abramis brama</i>	2	1,9
	<i>Cyprinus</i> Linnaeus, 1758	<i>Cyprinus carpio</i>	7	6,5
	<i>Tinca</i> Cuvier, 1816	<i>Tinca tinca</i>	7	6,5
Сомовые – Siluridae Cuvier, 1816	<i>Silurus</i> Linnaeus, 1758	<i>Silurus glanis</i>	22	20,3
Щуковые – Esocidae Cuvier, 1816	<i>Esox</i> Linnaeus, 1758	<i>Esox lucius</i>	7	6,5
Окуновые – Percidae Cuvier, 1816	<i>Sander</i> Oken, 1817	<i>Sander lucioperca</i>	29	26,8

Таблица 2

Распределение обработанного остеологического материала по элементам скелета

Элемент скелета	<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	<i>A. stellatus</i>	<i>Idus idus</i>	<i>Rutilus rutilus</i>	<i>Rutilus frisii</i>	<i>Abramis brama</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	<i>Tinca tinca</i>	<i>Silurus glanis</i>	<i>Esox lucius</i>	<i>Sander lucioperca</i>	Teleostei incertae sedis	Σ	
													n	%
Кости краниального скелета (CRA)														
Praevomer	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	0,8
Parasphenoideum	–	1	–	–	–	–	–	–	1	1	2	–	5	4,2
Basioccipitale	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1	0,8
Praemaxillare	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	2	–	3	2,6
Maxillare	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	3	–	4	3,4
Quadratum	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1	0,8
Articulare	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5	–	5	4,2
Dentale	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	4	–	7	6,0
Hyomandibulare	–	–	3	–	–	–	–	–	–	1	1	–	5	4,2
Epihyale	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	0,8
Praeoperculare	–	–	1	1	–	1	2	–	–	–	2	–	7	6,0
Operculare	–	–	5	–	–	–	3	2	1	–	1	–	12	10,2
Interoperculare	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1	0,8
Suboperculare	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	1	–	3	2,6
Кости посткраниального скелета (PCRA)														
Ceratobranchiale	–	–	–	1	1	–	1	3	–	–	–	–	6	5,1
Dentes pharyngiales	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	2	1,7
Ребра	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	2	1,7
Позвонки	–	–	–	–	–	–	–	–	13	–	6	4	23	19,5
Cleithrum	–	10	–	–	–	–	–	–	2	1	–	–	13	11,1
Supracleithrale	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,8
Pinna pectoralis I	3	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	5	4,2
Pinnae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4	4	3,4
Marginalia	2	4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6	5,1

Реконструированная длина тела 6 экземпляров щук составляет 36–72 см, масса – 0,87–1,76 кг. Для судаков эти показатели составляют, соответственно, 33–77 см и 1,04–2,40 кг (табл. 3). Учитывая размеры тела и массу отдельных особей, они являлись половозрелыми и были способны к нересту.

Все виды рыб, остатки которых были обнаружены при раскопках, встречаются в составе современной пресноводной ихтиофауны Украины (Movchan, 2011). Большинство из них, за исключением осетровых и вырезуба, являются довольно обычными для бассейна Днепра.

Важными в контексте сравнения являются сведения о находках рыбных костей и предметов рыболовного промысла в близких по возрасту археологических памятниках Украины и сопредельных территорий. При раскопках поселения ямной культуры Михайловка II у с. Михайловка Ново-Воронцовского района Херсонской области собраны 236 костей от 120 особей рыб не-

установленного таксономического состава (Bibikova, 1963). В материалах раскопок поселения VIII в. до н. э. около с. Балабанешты (Республика Молдова) идентифицированы остатки сазана (Voronenkova, 1964). Л.Д. Житенева (Zhiteneva, 1964) сообщает о находках костей вырезуба, леща, сазана, сома и щуки при раскопках трипольского поселения (III тыс. до н. э.) в долине Днестра.

Таблица 3

Реконструированные значения длины тела и массы рыб из раскопок около с. Марьянское Днепропетровской области, полученные путем экстраполяции данных

Вид	Элемент скелета	n	Длина тела, см		Масса тела, кг	
			R (min-max)	M	R (min-max)	M
<i>Idus idus</i>	praeoperculare	1	–	31	–	0,68
	operculare	1	–	37	–	0,80
	hyomandibulare	3	32–35	33	0,70–0,77	0,72
<i>Rutilus rutilus</i>	praeoperculare	1	–	26	–	0,25
	ceratobranchiale	1	–	25	–	0,24
<i>Cyprinus carpio</i>	praeoperculare	2	33; 55	–	1,29; 2,15	–
<i>Tinca tinca</i>	ceratobranchiale	2	34; 42	–	0,21; 0,26	–
<i>Silurus glanis</i>	pinna pectoralis I	2	98; 111	–	1,60; 1,80	–
	cleithrum	2	176; 190	–	3,06; 3,20	–
	vertebra	13	108–240	130	1,78–3,98	2,13
<i>Esox lucius</i>	parasphenoideum	1	–	43	–	1,06
	hyomandibulare	1	–	65	–	1,60
	dentale	3	36–72	51	0,87–1,76	1,24
	cleithrum	1	–	52	–	1,25
<i>Sander lucioperca</i>	praemaxillare	2	35; 40	–	1,10; 1,24	–
	maxillare	3	67–69	68	2,10–2,16	2,13
	quadratum	1	–	45	–	1,45
	articulare	5	44–55	51	1,37–1,73	1,61
	dentale	4	58–77	69	1,82–2,40	2,10
	hyomandibulare	1	–	52	–	1,64
	suboperculare	1	–	48	–	1,50
	interoperculare	1	–	56	–	1,76
	vertebra	6	33–66	50	1,04–2,06	1,55

Глоточные кости карповых рыб обнаружены в заполнении ямы одного из погребений в кургане эпохи бронзы около с. Кондратовка Константиновского района Донецкой области (Kul'baka and Kachur, 1998). Остатки сазана, линя, сома, щуки и судака получены из слоев VIII–V вв. до н. э. поселения Чобручи на обширном мысу левого берега р. Днестр (Kishljaruk, 2011). Население степной Скифии (VII–III вв. до н.э.) оставило после себя рыболовные крючки и многочисленные кости рыб в жертвенных постройках (Ol'hovskij, 1991).

Кочевые племена, жившие на территории Украины в эпоху бронзы, употребляли в пищу уху из речной рыбы, причем погребальная (т. н. напутственная) еда во многом совпадала с обычными повседневными блюдами. Обряд приготовления подношений, которые клались в погребальную яму вместе с телом усопшего, был повсеместно распространен на протяжении III–II тыс. до н. э. (Smirnov, 1996). Обработанные кости рыб из погребения, очевидно, можно рассматривать в качестве остатков напутственной еды.

Выводы

В материалах раскопок одного из позднемедных погребений (2,5–2,3 тыс. л. до н. э.) в кургане около

с. Марьянское Днепропетровской области установлено наличие 11 видов 9 родов рыб, относящихся к 5 семействам. Карповые рыбы преобладают по количеству видов и представлены в сборах 6 видами. Большинство остатков принадлежит судаку, сому и щуке. Соотношение элементов скелета в сборах свидетельствует о разделке рыбы непосредственно на месте. Учитывая особенности погребальной обрядности населения ямной культуры, кости рыб из погребения являются остатками напутственной еды.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам научного архива Института археологии НАН Украины (Киев) за предоставленную возможность работы с отчетом о раскопках, произведенных Никопольско-Гавриловской экспедицией в 1953 г.

Библиографические ссылки

Bibikova, V.I., 1963. Iz istorii izuchenija golocenovoj fauny pozvonochnyh v Vostochnoj Evrope [From the history of the study of Holocene vertebrate fauna in the Eastern Europe]. Prirodnaia Obstanovka i Fauna Proshlogo 1, 119–146 (in Russian).

- Firmanskaja, A.I., Pokrovskaja, E.F., Berezovets, D.T., 1953. Otchet o rabote Mar'janskogo otrjada Nikopol'-Gavrilovskoj ekspedicii za 1953 g. [Report on the work of Maryanskyi unit of the Nikopol-Gavrilovskyi expedition for 1953]. Scientific Archive of the Institute of Archaeology NAS of Ukraine, No. 2078–2079 (in Russian).
- Kishljaruk, V.M., 2011. Rybnyj promysel kak strategija zhizneobespechenija drevnih poselenij Nizhnego Pridnestrov'ja [Fishing as livelihood strategies of ancient settlements of Lower Transnistria]. Ecology of Ancient and Traditional Societies. Tjumen', 173–176 (in Russian).
- Kul'baka, V., Kachur, V., 1998. Somatychni kul'ty bronzovogo viku pivdnja Shidnoi' Jevropy [Bronze age somatic cults in Southeastern Europe]. Mariupol, VPC PDTU (in Ukrainian).
- Lebedev, V.D., 1960. Presnovodnaja chetvertichnaja ihtiofauna Evropejskoj chasti SSSR [Freshwater Quaternary Ichthyofauna of the European part of USSR]. MGU, Moscow (in Russian).
- Lepiksaar, J., 1994. Introduction to osteology of fishes for palaeozoologists. Göteborg.
- Makowiecki, D., 2003. Historia ryb i rybolówstwa w holocene na Nizu Polskim w świetle badań archeoichthyologicznych [History of fishes and fishing in Holocene on Polish Lowland in the light of archaeoichthyological studies]. IAI PAN, Poznań (in Polish).
- Movchan, Y.V., 2011. Ryby Ukrainy [Fishes of Ukraine]. Zoloti Vorota, Kyiv (in Ukrainian).
- Ol'hovskij, V.S., 1991. Pogrebal'no-pominal'naja obrjadnost' naselenija stepnoj Skifii [Funerary and memorial rites of the steppe Scythia population (VII–III cent. BC)]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Radu, V., 2005. Atlas for the identification of bony fishes from archaeological sites. Editura Contrast, Bucureşti.
- Smirnov, A.M., 1996. Kurgany i katakomby epohi bronzy na Severskom Donce [Mounds and the catacombs of the Bronze Age on the Seversky Donets]. Dissertation for obtaining the scientific degree Cand. Hist. Sci. Moscow (in Russian).
- Svetovidov, A.N., 1948. K istorii ihtiofauny r. Dona [On the history of fish fauna of the Don River]. Materialy i issledovaniya po arheologii SSSR 8, 124–127 (in Russian).
- Voronenkova, L.D., 1964. O rybolovstve drevnih poselenij Podnestrov'ja (III–I tys. l. do n.je.) [On fishing of ancient settlements on the Dniester river (III–I kya BC)]. Voprosy Ihtiologii 4(3), 599–602 (in Russian).
- Yanish, E.Y., Antipina, E.E., 2013. Promyslovye ryby drevnej Ol'vii (I–III vv. n.e.) i ee okrestnostej [Commercial fish from Ancient Olbia (1–3rd centuries AD) and its neighborhood]. Zoologicheskij Zh. 92(9), 1190–1200 (in Russian).
- Zhiteneva, L.D., 1964. Promyslovaja fauna ryb i rybolovstvo bassejna Chernogo morja po arheologicheskim materialam [Fishing and fish fauna of the Black Sea fisheries on archaeological materials]. Dissertation for obtaining the scientific degree Cand. Biol. Sci., Moscow (in Russian).

Надійшла до редколегії 11.10.2014



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seriâ Biologiâ, ekologiâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 2014. 22(2), 161–168.

doi:10.15421/011423

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 631.445

Територіальна структура та класифікація ґрунтів Криворізького залізорудного басейну

О.О. Долина, О.М. Сметана

Криворізький ботанічний сад НАН України, Кривий Ріг, Україна

Створена класифікація ґрунтів, адаптована до умов індустріального регіону, яка стала основою для визначення ступеня трансформації ґрунтового покриву Криворізького залізорудного басейну під дією техногенезу. Розроблена класифікація є ієрархічною системою об'єктів різних таксономічних рівнів, визначає зв'язки між об'єктами та їх властивості. Визначено закономірності розподілу структур ґрунтового покриву території досліджень, створена карта структури ґрунтового покриву як основа для класифікації ґрунтів. Класифікація адаптована для умов утворення ґрунтів у регіоні з потужним техногенним навантаженням. Для цього до неї включено специфічні класифікаційні рівні та одиниці, що забезпечують детальнішу диференціацію ґрунтів. Запропоновано розділяти ґрунти за ступенем реалізації потенціалу ґрунтоутворення на рівні надвідділів. Поділ ґрунтів за потенціалом ґрунтоутворення є основою для прогнозування результату ґрунтоутворення та виявлення масштабів перетворення структури ґрунтового покриву регіону. Виявлено, що основу структури ґрунтового покриву техногенно порушених територій складають примітивні ґрунти, які виділено як окремий тип. Вони є динамічними елементами у структурі ґрунтового покриву техногенно порушених територій. Наявність структур ґрунтового покриву з домінуванням ґрунтів техногенного походження, зокрема посттехногенних ґрунтів, є маркером ґрунтового покриву Криворізького залізорудного басейну.

Ключові слова: класифікація ґрунтів; структура ґрунтового покриву; потенціал ґрунтоутворення; ієрархія

Territorial pattern and classification of soils of Kryvyi Rih Iron-Ore Basin

O.O. Dolina, O.M. Smetana

Kryvyi Rih Botanical Garden of NAS of Ukraine, Kryvyi Rih, Ukraine

The authors developed the classification of soils and adapted it to the conditions of Kryvyi Rih industrial region. It became the basis for determining the degree of soil cover transformation in the iron-ore basin under technogenesis. The classification represents the system of hierarchical objects of different taxonomic levels. It allows determination of relationships between objects and their properties. Researched patterns of soil cover structures' distribution were the basis for the relevant mapping and classification of soils. The classification is adapted to highly-influential industrial conditions of soils formation in the region. The adaptation measures were specific classification levels and units, which provided more detailed differentiation of soils. The authors proposed to separate the soils by the degree of soil formation potential realization for super-divisions. The potential determination allowed predicting the outcome of soil formation and identification of transformation degree of soil cover structures in the region. The results indicated that the main type of soil structures in the industrial region was represented by primitive soils (indicated as a separate type). These soils were determined as dynamic elements in the structure of industrial region soil cover. The article indicated that presence of soil cover structures with the domination of technogenic soils, particularly post-technogenic soils, was the marker of the soil cover in Kryvyi Rih Iron-Ore Basin.

Keywords: soil classification; soil cover structure; soil formation potential; hierarchy

Криворізький ботанічний сад НАН України, ул. Маршак, 50, Кривий Ріг, 50089, Україна
Kryvyi Rih Botanical Garden of NAS of Ukraine, ul. Marshaka, 50, Kryvyi Rih, 50089, Ukraine
Tel.: +38-093-455-21-03. E-mail: dolinaalexandr@gmail.com

Найважливішим завданням ґрунтознавства є класифікація ґрунтів, тобто поєднання їх у таксономічні групи за будовою, складом, властивостями, походженням, родючістю тощо. Класифікація – система ієрархічних підлеглих понять і об'єктів, здатна фіксувати закономірні зв'язки між об'єктами різних таксономічних рівнів, визначати місце об'єкта в системі та його відповідні властивості (Ranghanatan, 1970). Направлена вона на збереження та пошук інформації, яка міститься в ній самій, а також на вираження системи закономірностей, властивих категоріям, що відображаються.

Для розробки класифікації ґрунтів індустріального регіону проаналізовано актуальні розробки попередніх років і сучасні вітчизняні та зарубіжні класифікаційні системи, використано деякі застосовані в них засади класифікації ґрунтів. Нині велика увага приділяється кореляції існуючих класифікаційних систем із місцевими розробками (Shi et al., 2010; Zádorová and Penížek, 2011; Baida et al., 2013; Esfandiarpour et al., 2013; Madarász et al., 2013). За основу взято праці вітчизняних вчених – О.А. Демидова (Demidov, 2014), М.І. Полупана (Polupan, 1988; Polupan et al., 2001, 2002, 2005), І.І. Назаренка (Nazarenko et al., 2004), Д.Г. Тихоненка (Tihonenko, 2001), а також іноземні розробки (World Reference base..., 1994; Shishov et al., 1997, 2005; Breure et al., 2005; Keys..., 2006; Phillips and Marion, 2007; Bockheim, 2014).

Для диференціації ґрунтів Криворізького залізрудного басейну ми адаптували генетичну класифікацію. Основною класифікаційною одиницею виділено тип ґрунту, що є загальноприйнятим у сучасних класифікаціях. Ґрунтові типи традиційно виділяються за основним ґрунотвірним процесом, який є відображенням характерного поєднання факторів ґрунтоутворення. Вищі ієрархічні одиниці запроваджені для узагальнення таксонів спорідненого походження. Виділення нижчих таксономічних рангів класифікації базується на структурно-генетичних параметрах ґрунтового профілю.

Для створення класифікації ґрунтів проаналізовано структури ґрунтового покриву Криворізького залізрудного басейну. Найвідомішими працями з аналізу структури ґрунтового покриву вважаються розробки С.В. Буола (Buol et al., 1973), а також В.М. Фрідланда (Fridland, 1984), які стали базою для виконання досліджень у регіоні. Аналіз проводили на різних рівнях деталізації, відповідно виділено ґрунтові мікрокомбінації (у межах одного або декількох ландшафтних елементів – від метрів до десятків метрів), мезокомбінації (у межах одного ландшафту – від сотні метрів до декількох кілометрів) та макрокомбінації (рівень басейну – десятки кілометрів). У статті наведено структуру ґрунтового покриву Криворізького залізрудного басейну на рівні макрокомбінацій.

Мета роботи – розробити генетико-функціональну класифікацію ґрунтів Криворізького залізрудного басейну, проаналізувати структуру ґрунтового покриву регіону для визначення масштабів його трансформації за дії техногенних чинників.

Описано ґрунтовий покрив Криворізького залізрудного басейну (8023,28 км²), зокрема детальну увагу приділено непорушеним ділянкам балкових систем і корінних берегів річок, посттехногенним і техногенним територіям. Із меншою детальністю висвітлено структуру ґрунтового покриву сільськогосподарських угідь.

Класифікація ґрунтів базується на ієрархічному методі та передбачає поділ множини за певною ознакою на підпорядковані групи, в яких поступово конкретизується об'єкт класифікації. При цьому сукупність отриманих груп утворює своєрідну деревоподібну структуру – ієрархічну. Під час вибору класифікаційних параметрів (критеріїв) враховується вірогідність залучення до класифікації тієї чи іншої ознаки. Застосування цього методу передбачає такі вимоги до розробки класифікації:

- класифікаційні групи не повинні перетинатися (не можуть включати аналогічних понять);
- для кожного таксономічного порядку класифікатора можна використовувати тільки одну ознаку для поділу вищого таксона;
- сума підмножин повинна завжди давати поділену множину об'єктів (не повинно бути таких об'єктів, які не входять до складу класифікаційної групи) (Polupan et al., 2005).

Як доповнення до ієрархічного методу для пластичності класифікації на нижчих таксономічних рівнях можна застосувати також і фасетний метод, згідно з яким класифікаційні групи утворюються шляхом комбінацій значень, узятих із відповідних фасеток (Samoilova and Tolchelnikov, 1991; Polupan et al., 2005; Ranganathan, 2006).

Для визначення масштабів трансформації територій виконано картографування ґрунтового покриву та створено карту розподілу структур ґрунтового покриву масштабом 1 : 50 000. Деталізацію ґрунтових структур проведено на рівні комплексів за домінантними типами ґрунтів. Площі ґрунтових контурів визначали за допомогою програми Sigma Scan Pro 5.0.

Результати та їх обговорення

Криворізький залізрудний басейн – регіон, де інтенсивно ведеться видобуток і переробка рудних корисних копалин. Розробка рудних родовищ відкритим способом і збагачення залізних руд передбачає виймання, переміщення та складування значних мас гірських порід та відходів переробки корисних копалин. Утворюються техногенні об'єкти: кар'єри, відвали та хвостосховища. Зазначені території, виведені з експлуатації, описані в літературі як посттехногенні ландшафти (Prilipko and Smetana, 2006).

Ґрунтовий покрив техногенних територій (діючих відвалів і кар'єрів, хвостосховищ і промислових ділянок підприємств) представлений строкатими структурами, утвореними елементарними ґрунтовими ареалами різного генезису. Результат ґрунтоутворення в такому випадку залежить від домінантного процесу техногенної трансформації едафотопу (Prilipko and Smetana, 2006).

Досить інтенсивно процеси відновлення ґрунтів відбуваються на посттехногенних територіях, що залишаються після проходження техногенного етапу. У результаті «спонтанного» ґрунтоутворення у посттехногенних ландшафтах (у межах зон зрушення та зсувів шахтних полів, на відвалах, кар'єрах, де завершено гірничі роботи, та хвостосховищах, що вже не експлуатуються) відбувається формування специфічних структур ґрунтового покриву. Домінантними у таких структурах є елементарні ґрунтові ареали своєрідних примітивних ґрунтів, субстратів з ознаками та без ознак ґрунтоутворення. Природні аналогі таких ґрунтів зазвичай приурочені до оголень відшарувань кристалічних порід. Для морфології ґрунтів посттехногенних об'єктів властиві певні закономірності: вкорочений профіль, порівняно мала потужність генетичних горизонтів, значна частка кам'янистих уламків, своєрідний мінеральний склад.

Аналіз генезису ґрунтів природного та техногенного походження – досить складне наукове завдання, виконання якого дозволяє дослідити історію та спрогнозувати напрям розвитку для ґрунтів із нереалізованим потенціалом ґрунтоутворення, що виникли внаслідок індустріального впливу. Виходячи з вищевказаного, ми створили карту розподілу структур ґрунтового покриву регіону на рівні комплексів для виявлення масштабів його трансформації у результаті антропогенного та техногенного впливу, а також для зручності виділення класифікаційних рівнів та одиниць (рис.).

На картосхемі розподілу структур ґрунтового покриву регіону виділено 9 основних ґрунтових комплексів (рис.). Структура ґрунтового покриву для природних ділянок висвітлена у великій кількості робіт (Buol et al., 1973; Fridland, 1984), тому найбільшу увагу приділено структурам, які формуються в умовах техногенного перетворення ґрунтів. Незважаючи на те, що за площами домінують комплекси орних чорноземів звичайних та південних, у регіоні яскраво виражена індустріальна трансформація, яка проявляється у формуванні таких структур ґрунтового покриву:

- комплексів екраноземів, переущільнених ґрунтів і субстратів без ознак ґрунтоутворення (автомобільні та залізничні шляхи). На рівні мезоструктур дані комплекси представлені ланцюгами ґрунтів із неконтрастними відмінностями – варіаціями. На мікрорівні виражені мікрокомплекси екраноземів та примітивних ґрунтів;

- комплексів техногенних седиментаційно-поліциклічних, еолово-седиментаційних ґрунтів та примітивних ґрунтів із різним ступенем розвитку (хвостосховища гірничозбагачувальних комбінатів). Мезоструктури, що входять до складу даних комплексів, являють собою мозаїки примітивних та седиментаційних ґрунтів, ташети примітивних ґрунтів на різних ґрунотвірних породах. Мікроструктура представлена ланцюгами примітивних ґрунтів різного ступеня розвитку – плямистостями, а також комплексами седиментаційних ґрунтів різного генезису;

- комплексів антропогенно трансформованих ґрунтів і техногенних ґрунтів (промислові ділянки підприємств гірничо-металургійної галузі). Дані комплекси характеризуються значною строкатістю на рівні мезо- та мікроструктур. Це пояснюється контрастністю умов генезису ґрунтів. Мезоструктура ґрунтового покриву являє

собою переважно мозаїки антропогенно трансформованих ґрунтів природного походження, ристоземів, екраноземів та техногенно створених ґрунтів. На мікрорівні виділяються ґрунтові комплекси;

- комплекси примітивних ґрунтів із різним ступенем розвитку, примітивних фрагментарних ґрунтів, субстратів з ознаками та без ознак ґрунтоутворення (кар'єрно-відвальні комплекси). Ключовий фактор для розподілу структур усередині даних комплексів – значна строкатість мікрорельєфу та гірських порід, на яких відбувається формування ґрунтів. Відповідно ґрунтові структури на мезорівні представлені переважно мозаїками та ташетами примітивних ґрунтів на різних ґрунотвірних породах, на мікрорівні – комплексами примітивних ґрунтів із субстратами з ознаками та без ознак ґрунтоутворення.

- комплексів екраноземів, ристоземів, урбаноземів і антропогенно трансформованих ґрунтів (селитебні території). Мезоструктури, з яких складаються дані комплекси, являють собою сполуки – ланцюги ґрунтів із щільними генетичними зв'язками, на мікрорівні вони представлені плямистостями мало-контрастних за генезисом ґрунтів (наприклад, чорноземи звичайні переущільнені різної потужності у парковій зоні). Також широко представлені мозаїки та ташети – ряди контрастних елементів (наприклад, ристоземів та екраноземів). У мікроструктурі ґрунтового покриву відповідно переважають комплекси контрастних за походженням елементарних ґрунтових ареалів і структур.

Як відомо, основним показником швидкості формування ґрунтового профілю є інтенсивність накопичення гумусу (Nazarenko, 2004). Початкові стадії ґрунтоутворення характеризуються високою інтенсивністю накопичення гумусу, перетворення материнської породи та, як наслідок, формування ґрунтових горизонтів. Кардинальною відмінною посттехногенних територій від природних ділянок є домінування площ із ґрунтами, які характеризуються високими динамічними показниками. У ґрунтах природних територій процеси накопичення органічної речовини збалансовані з процесами мінералізації гумусу, зазвичай мають незначну швидкість і характеризуються здебільшого флуктуаційними коливаннями. На підставі цих міркувань ми пропонуємо диференціювати ґрунти ініціальних стадій ґрунтоутворення з ґрунтами, які перебувають у стані динамічної рівноваги, та відповідно виділяти ґрунти з реалізованим і нереалізованим потенціалом ґрунтоутворення.

Запропонована класифікація дає можливість простежити шлях розвитку того чи іншого ґрунтового тіла залежно від умов його формування, зокрема:

- ступеня реалізації потенціалу ґрунтоутворення;
- походження;
- гідрологічного режиму;
- генетичного типу профілю;
- геохімії ґрунотвірних процесів;
- основного ґрунотвірного процесу;
- за специфікою прояву основного процесу ґрунтоутворення;
- за рівнем диференціації профілю;
- за наявністю та властивостями морфонів;
- за гранулометричним складом;
- за мінеральним складом.

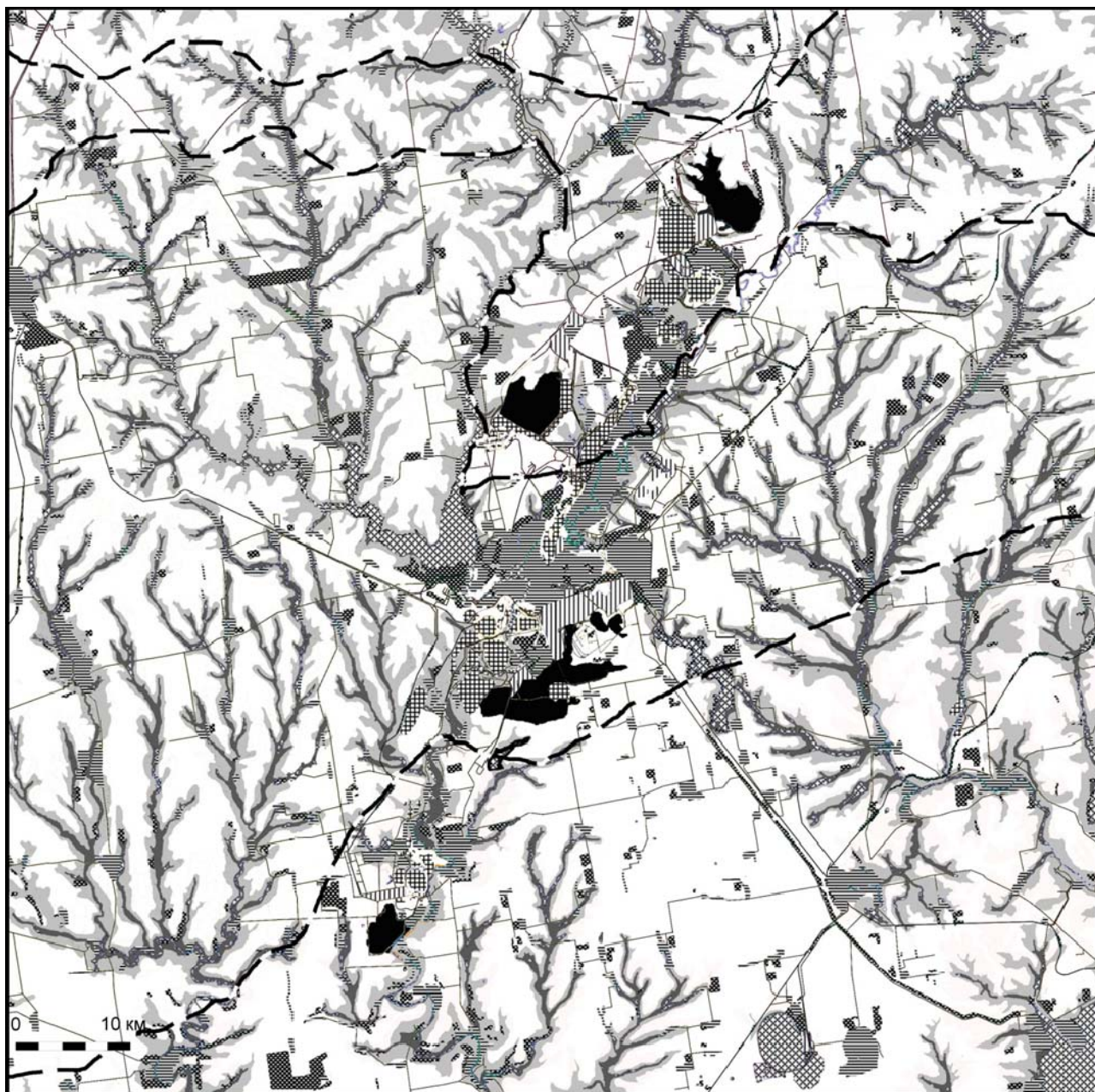


Рис. Карта структури ґрунтового покриву Кіровоградського залізорудного басейну:



Кожен із цих критеріїв відображений на певному таксономічному рівні класифікаційної схеми.

Надвідділи виділяються за ступенем реалізації ґрунтоутвірної потенції, а отже, до ґрунтів із реалізованим потенціалом належать ті, що у своєму розвитку досягли клімаксового або квазіклімаксового стану. Процеси ґрунтоутворення в них характеризуються невеликими коливаннями балансу речовин – флуктуаціями. Найхарактерніші для цього надвідділу чорноземи, каштанові, дерново-степові ґрунти тощо.

Баланс речовин і енергії у ґрунтах із нереалізованим потенціалом описується логарифмічною функцією. Це ґрунти, які розвиваються і не досягли екстремуму розвитку в даних умовах. Переважно це ґрунти, які виникають під час знищення або порушення цілісності первинного ґрунтового покриву території. Зокрема домінуванням ґрунтів із нереалізованим потенціалом характеризується ґрунтовий покрив на кар'єрно-відвальних ділянках. На природних територіях ґрунти з нереалізованим потенціалом трапляються коли порушується цілісність ґрунтових тіл (змивання поверхневого шару, зсуви тощо).

Ґрунтові відділи виділено за детермінантом генезису. Під дефініцією «детермінант генезису» ми розуміємо домінуючий тип господарського використання території, а також ступінь його вираженості. Виходячи з цього підходу та спираючись на класифікаційну схему ґрунтів, запропоновану Д.Г. Тихоненко (Tychonenko, 2001), ми виділяємо такі відділи ґрунтів: природні, природні посттехногенні, антропогенні та техногенні. У відділі природних об'єднано ґрунти, що у своєму генезисі не зазнавали значних антропогенних або техногенних впливів або трансформації. Виділення відділу природних посттехногенних ґрунтів зумовлене тим, що ґрунти, які починають формуватись на промислових об'єктах, виведених з експлуатації, розвиваються за зональним типом ґрунтоутворення, починаючи з його ініціальних стадій. До відділу антропогенних належать орні ґрунти сільськогосподарських угідь. Техногенний відділ об'єднує ґрунти, в яких формування специфічного профілю йде за рахунок дії промислових факторів та об'єктів.

Ґрунтові ряди виділено за властивостями гідрологічного режиму. За цим параметром ґрунти поділено на ксероморфні, мезоморфні, напівгідроморфні та гідроморфні. Варто зазначити, що на території регіону найбільшу площу займають ґрунти ксероморфного ряду, що зумовлено переважанням випаровування над кількістю опадів. Мезоморфний ряд ґрунтів приурочений до умов збалансованого зволоження (кількість опадів дорівнює випаровуванню). Напівгідроморфні та гідроморфні ґрунти в регіоні приурочені до понижених елементів рельєфу та річкових заплавл. Для них властиве періодичне та постійне обводнення відповідно. Накопичення речовин відбувається за рахунок привнесення її транзитними потоками. Ці ґрунти часто бувають засоленіми.

Ґрунтові асоціації виділено за типом профілю. Біогенно-аккумулятивні ґрунти формуються під час інтенсивного накопичення речовин і утворення ґрунтового профілю за рахунок активної взаємодії біоти з мінеральною речовиною. Профіль гідро-аккумулятивних ґрунтів – результат постійного намівання ґрунтового матеріалу.

Еолово-аккумулятивні – ґрунти, профіль яких утворюється внаслідок еолової седиментації. Результатом метаморфізації ґрунтів є оглеєння, монтморилонітизація, олівізація, а також структуроутворення та затвердіння (Shishov et al., 2005). На нашу думку, метаморфічні процеси притаманні всім ґрунтам, які у своєму генезисі пройшли ініціальну стадію, а отже, виділення асоціації метаморфічних ґрунтів недоцільне. Тому дану асоціацію ми достеменно не розглядаємо. Елювіальні ґрунти характеризуються винесенням матеріалу з поверхневого горизонту ґрунту. Елювіально-аккумулятивні ґрунти накопичують вимиті з поверхневого горизонту речовини в одному з нижніх горизонтів. Асоціація мозаїчних (змішано-багаточленних) ґрунтів включає ґрунти, що піддалися фізичному перемішуванню внаслідок природних або антропогенних процесів. Деструкційні ґрунти утворюються внаслідок дії процесів руйнування ґрунтового профілю. Поліциклічні ґрунти – формуються в умовах періодичного перевідкладення техногенного матеріалу, яке зумовлює періодичне циклічне чергування горизонтів із різним умістом гумусу, а інколи з різним гранулометричним та мінеральним складом (ґрунти хвостосховищ, берегів ставків оборотного водопостачання тощо).

Класифікаційною одиницею більш низького рангу є родини. Вони виділяються за геохімічними особливостями генезису тих чи інших ґрунтів: кислотністю, лужністю, засоленістю, домінуючими іонами ґрунтового поглинального комплексу. Зокрема, виділено такі родини ґрунтів: нейтральні *Ca*-ґрунти, лужні *Ca*-ґрунти, нейтральні *Ca*-ґрунти засолені, лужні *Ca*-ґрунти засолені, кислі *H*-ґрунти, нейтральні *Fe*-ґрунти, нейтральні *Fe*-ґрунти засолені, кислі *Fe*-ґрунти, лужні *Na*-ґрунти, лужні *Na*-ґрунти засолені, нейтральні *Mn*-ґрунти, нейтральні *Mn*-ґрунти засолені, кислі *Mn*-ґрунти, нейтральні *Mg*-ґрунти, лужні *Mg*-ґрунти, нейтральні *Mg*-ґрунти засолені, лужні *Mg*-ґрунти засолені.

На основі вчення В.В. Докучаєва (Dokuchaev, 1951) основною класифікаційною одиницею ґрунтів вважається тип. За твердженням І.І. Назаренка (Nazarenko, 2004) «тип ґрунту – велика група ґрунтів, що розвиваються в однотипних біологічних, кліматичних, гідрологічних умовах і характеризуються яскравим проявом основного процесу ґрунтоутворення за можливого поєднання з іншими процесами». У даній роботі на рівні типу ґрунти виділені відповідно до загальноприйнятих класифікацій (Polupan et al., 2005; Keys..., 2006). На території Криворізького залізничного басейну у відділі природних ґрунтів ми описали такі типи ґрунтів: чорноземи, дерново-степові, дерново-борові, лучні, делювіальні чорноземоподібні, болотні, солончаки, солонці, лишайникові, мохові, примітивні, субстрати з ознаками ґрунтоутворення, делювіальні, седиментаційні.

Антропогенний відділ представлений орними варіантами природних ґрунтів. Також до нього входять меліоративні ґрунти, які є результатом проведення заходів, направлених на перетворення ґрунтів відповідно до потреб сільськогосподарського виробництва.

У техногенному відділі виділено такі типи ґрунтів:

– урбоземи – штучно створені у процесі формування міського середовища ґрунти, що мають дещо змінені властивості порівняно з природними аналогами, зокре-

ма, за хімізмом, водно-фізичними властивостями та щільністю;

– ристоземи являють собою насипні ґрунти, зазвичай не диференційовані на горизонти, або перемішані. Даний тип, зокрема, приурочений до штучно створених газонів, квітників тощо.

Суттєвою ознакою ґрунтів посттехногенного відділу є проходження техногенного етапу розвитку, що зумовлює специфічність виділених ґрунтових типів.

Підтип ґрунту виділяється для ґрунтів зі специфічним проявом основного процесу ґрунтоутворення, накладанням додаткового процесу, географічними або кліматичними особливостями розташування у ґрунтовій зоні, зміною деяких типових ознак. Дана таксономічна одиниця виділяється тільки в разі потреби. Прикладом можуть слугувати чорноземи типові, звичайні та південні, лучні ґрунти – алювіальні, делювіальні, лучно-чорноземні, чорноземно-лучні тощо.

ґрунти на рівні роду диференціюються за глибиною профілю, ступенем еродованості, суцільністю або фрагментарністю ґрунтових утворень. На родовому рівні виділяють потужні, середньопотужні, малопотужні, короткопрофільні, неповнопрофільні, еродовані, з похованими горизонтами, фрагментарні ґрунти.

Вид ґрунту виділяється за наявністю в ньому морфонів, зокрема, включень і новоутворень. Новоутворення у ґрунтах зазвичай поділяють на хімічні та

біологічні. Вони являють собою нагромадження речовин певного складу та форми, що формуються та відкладаються в горизонтах ґрунту. Хімічні новоутворення диференціюються за формою та складом. Вони можуть поділятися на борошністо-карбонатні, карбонатно-міцелярні, з вицвітами солей, кіркові, примазкові, білозіркові, затьоківі тощо. Серед біологічних новоутворень виділяють копроліти, кротовини, кореневини, червоточини, дендрити. Доцільно зазначити, що у ґрунтах із примітивним типом профілю виділення видових ознак у вигляді морфонів дуже складне, що зумовлено слабкою розвиненістю ґрунтового профілю.

На рівні ґрунтових різновидів відображено їх гранулометричний склад. Зокрема, за різновидами виділено такі ґрунти: глинисті, суглинисті, супіщані, піщані, кам'яністі, щебеністі. Належність ґрунту до певного різновиду визначається домінуванням у структурі ґрунту фракції певного розміру.

Літологічна серія визначається приуроченістю ґрунтів до тих чи інших гірських порід (Reddi et al., 2012). Відповідно, за мінеральним складом виділено силікатні, карбонатні, сульфатні, мергелеві, сланцеві, кварцево-польовошпатові, поліміктові, вапнякові, кварцитові, залізо-каолінітові, монтморилонітові ґрунти тощо.

Узагальнено систему класифікації можна подати у вигляді фасетної схеми (табл.).

Таблиця

Фасетна частина схеми класифікації ґрунтів індустріального регіону

Таксономічний рівень	Критерій диференціації	Класифікаційні одиниці
Надвідділ	за ступенем реалізації ґрунотвірним потенціалом	із реалізованим ґрунотвірним потенціалом, із нереалізованим ґрунотвірним потенціалом
Відділ	за походженням	природні, природні посттехногенні, антропогенні, техногенні
Ряд	за гідрологічним режимом	ксеноморфні, мезоморфні, напівгідроморфні, гідроморфні
Асоціація	за типом профілю	біогенно-аккумулятивні, гідро-аккумулятивні, еолово-аккумулятивні, метаморфічні, елювіальні, ілювіально-аккумулятивні, мозаїчні (змішано-багаточленні), поліциклічні, деструкційні
Родина	за геохімічними особливостями формування	нейтральні <i>Ca</i> -ґрунти, лужні <i>Ca</i> -ґрунти, нейтральні <i>Ca</i> -ґрунти засолені, лужні <i>Ca</i> -ґрунти засолені, кислі <i>H</i> -ґрунти, нейтральні <i>Fe</i> -ґрунти, нейтральні <i>Fe</i> -ґрунти засолені, кислі <i>Fe</i> -ґрунти, лужні <i>Na</i> -ґрунти, лужні <i>Na</i> -ґрунти засолені, нейтральні <i>Mn</i> -ґрунти, нейтральні <i>Mn</i> -ґрунти засолені, кислі <i>Mn</i> -ґрунти, нейтральні <i>Mg</i> -ґрунти, лужні <i>Mg</i> -ґрунти, нейтральні <i>Mg</i> -ґрунти засолені, лужні <i>Mg</i> -ґрунти засолені
Тип	за типом основного процесу ґрунтоутворення	чорноземи, дерново-степові, дерново-борові, лучні, делювіальні чорноземоподібні, болотяні, солончаки, солонці, солоді, субстрати з ознаками ґрунтоутворення, примітивні, седиментаційні, делювіальні, меліоративні, урбоземи, ристоземи
Підтип	за специфікою прояву основного процесу ґрунтоутворення	чорноземи типові, звичайні та південні, алювіально-лучні ґрунти, алювіальні, примітивні делювіальні, лучно-чорноземні, чорноземно-лучні, примітивні мохові, лишайникові, лісозмінені, переущільнені
Рід	за рівнем диференціації профілю	потужні, середньопотужні, малопотужні, короткопрофільні, неповнопрофільні, еродовані, з похованими горизонтами (сіропіщані), фрагментарні
Вид	за наявністю та властивостями морфонів	хімічні: борошністо-карбонатні, карбонатно-міцелярні, з вицвітами солей, кіркові гіпсові, примазкові, білозіркові, затьоківі; біологічні: копролітові, кротовинні, кореневинні, із ходами хробаків, дендритні
Різновид	за гранулометричним складом	мулові, глинисті, суглинисті, супіщані, піщані, кам'яністі, щебеністі
Літологічна серія	за мінеральним складом	силікатні, карбонатні, сульфатні, мергелеві, сланцеві, кварцево-польовошпатові, кварцитові, поліміктові, вапнякові, залізо-каолінітові, монтморилонітові

Загальна територія регіону складає 8023,3 км². У ході аналізу ґрунтового покриву регіону виявлено, що найбільші площі зайняті ґрунтами з реалізованим потенціалом ґрунтоутворення – 6945,59 км².

У Криворізькому залізорудному басейні ми описали ґрунти, які належать до 2 надвідділів, 4 відділів, 4 рядів, 9 асоціацій, 17 родин, 14 типів, 11 підтипів, 8 родів, 12 видів, 7 різновидів та 11 літологічних серій ґрунтів.

Співвідношення площ ґрунтів по відділах має такий характер. Площа структур ґрунтового покриву з домінуванням ґрунтів антропогенного відділу складає 4487,6 км² (55,9% території Криворізького залізорудного басейну). Відділ природних ґрунтів переважно представлений ґрунтами балкових систем, тому що території вододілів найчастіше розорані. Площа структур ґрунтового покриву з домінуванням ґрунтів природного відділу складає 2197,9 км² (27,4%). Посттехногенні ґрунти приурочені до кар'єрно-відвальних комплексів і провальних зон, представлені переважно примітивними, примітивними фрагментарними ґрунтами, а також субстратами з ознаками та без ознак ґрунтоутворення. Площа структур з їх домінуванням складає 86,0 км² (1,1%). Ґрунти техногенного відділу займають території промислових ділянок підприємств, а також хвостосховищ. Площа даних об'єктів у регіоні складає 117,3 км² (1,5%). До техногенного відділу належать також ґрунти урбанізованих територій, автомобільних та залізничних шляхів. Переважну частку на цих ділянках складають екрановані, переущільнені ґрунти та техногенно трансформовані ґрунти.

Розроблено класифікацію ґрунтів Криворізького залізорудного басейну, аналіз структури його ґрунтового покриву – базис для оцінки ступеня трансформації ґрунтового покриву як складової біогеоценотичного покриву.

Висновки

Запропонована класифікаційна схема адаптована до опису різноманіття ґрунтів індустріального регіону. Основною відмінністю її від інших класифікацій є введення специфічних класифікаційних рівнів і одиниць – надвідділів, що дають змогу детальніше диференціювати ґрунти індустріального регіону.

На основі класифікації та аналізу структури ґрунтового покриву визначено масштаби трансформації ґрунтового покриву під впливом техногенних чинників, а також відмічено можливість прогнозування результату ґрунтоутворення для реалізації ґрунтовірного потенціалу.

Примітивні ґрунти, які складають основу ґрунтового покриву порушених територій, виділено в окремий тип. До даного таксона віднесено ґрунти з недиференційованим ґрунтовым профілем, які зазвичай складаються з одного гумусового горизонту та материнської породи. У природних умовах вони приурочені до ділянок, де неможливе формування складних типів ґрунтів. На техногенних і посттехногенних територіях такі ґрунтові тіла виступають у ролі динамічних (проміжних) стадій під час формування складніших ґрунтів.

«Маркером» ґрунтового покриву Криворізького залізорудного басейну можна вважати ґрунтові структури з домінуванням ґрунтів техногенного походження, а також ґрунтів посттехногенних територій.

Бібліографічні посилання

- Badía, D., Martí, C., Aznar, J.M., León, J., 2013. Influence of slope and parent rock on soil genesis and classification in semiarid mountainous environments. *Geoderma* 193–194, 13–21.
- Bockheim, J.G., 2014. Soil geography of the USA. A diagnostic-horizon approach. Dordrecht, Springer.
- Breure, A.M., Mulder, C., Römke, J., Ruf, A., 2005. Ecological classification and assessment concepts in soil protection. *Ecotox. Environ. Safe.* 62(2), 211–229.
- Buol, S.W., Hole, F.D., McCracken, R.J., 1973. Soil genesis and classification. Iowa State Univ. Press, Ames.
- Demidov, O.A., 2014. Udoshkonalennya klasyfikatsiy rekultivovanyh gruntiv [Improving of recultivated soils classification] [Electronic resource]. *Naukovi Dopovidi Natsionalnogo Universitetu Bioresursiv i Pryrodokoristuvannya Ukrainy* 1, 1–8 (in Ukrainian).
- Dokuchaev, V.V., 1951. Preobrazovanie prirody stepей: Raboty po issledovaniju pochv i ocenke zemel, uchenie o zonalnosti i klassifikatsiya pochv [Steppes nature transformation: Soil study and land evaluation works, soil zones learning and soil classification]. USSR Academy of Science, Moscow (in Russian).
- Esfandiarpour, I., Salehi, M.H., Karimi, A., Kamali, A., 2013. Correlation between Soil Taxonomy and World Reference Base for Soil Resources in classifying calcareous soils: (A case study of arid and semi-arid regions of Iran). *Geoderma* 197–198, 126–136.
- Fridland, V.M., 1984. Struktury pochvennogo pokrova mira [Patterns of the soil cover of the world]. Mysl', Moscow (in Russian).
- Keys to Soil Taxonomy. Tenth Edition, 2006. United States Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service.
- Madarász, B., Németh, T., Jakab, G., Szalai, Z., 2013. The erubáz volcanic soil of Hungary: Mineralogy and classification. *Catena* 107, 46–56.
- Nazarenko, I.I., Polchina, S.M., Nikorych, V.A., 2004. Gruntoznavstvo [Soil Science]. Knygi-XXI, Chernivtsy (in Ukrainian).
- Phillips, J.D., Marion, D.A., 2007. Soil geomorphic classification, soil taxonomy, and effects on soil richness assessments. *Geoderma* 141, 89–97.
- Polupan, M.I., Solovey, V.B., Velichko, V.A., 2002. Klasifikatsiya gruntiv Ukrainy [Soil classification of Ukraine]. *Agrochemistry and Soil Science, Spec. Issue* 129–138 (in Ukrainian).
- Polupan, M.I., Velichko, V.A., Solovey, V.B., 2001. Metodychny pidhody do stvorennya genetychno-substantivnoy klasifikatsiy gruntiv Ukrainy na parametrychnij osnovi [Parametric based methods of development of Ukrainian genetic-substantive soil classification]. *Visnyk Agrarnoy Nauky* 11, 14–21 (in Ukrainian).
- Polupan, M.I., Velichko, V.A., Solovey, V.B., 2005. Klasifikatsiya gruntiv Ukrainy [Soil classification of Ukraine]. *Agrarna Nauka*, Kyiv (in Ukrainian).
- Polupan, M.I., Velichko, V.A., Solovey, V.B., 2008. Rodjuchist' gruntiv ta gruntovogo pokryvu Stepu Pivdenного i Suhogo za agropotencialamy sil'skogospodars'kyh kul'tur ta bonitetnymi kryterijamy [Fertility of soils and ground cover of South and Dry Steppe after agropotential of agricultural cultures and bonitetnimi criteria]. *Visnyk Agrarnoy Nauky* 2, 18–25 (in Ukrainian).
- Polupan, N.I., 1988. Klassifikatsiya pochv [Soil classification]. Soils of Ukraine and Soil Diversity Increase. B. 1. Urozhaj, Kyiv, pp. 116–127 (in Russian).

- Prilipko, V.V., Smetana, O.M., 2006. Biogeocenotychniy pokryv landshaftno-technogennykh sistem Krivbasu [Biogeocenosis cover of landscape-technogenic systems of Krivbas]. Vidavnychij Dim, Kryviy Rih (in Ukrainian).
- Ranganathan, S.R., 2006. Colon classification. Ess Ess Publications. New Dehli, India.
- Reddit, L.N., Jain, A.K., Yun, H.-B., 2012. Soil materials for earth construction: Properties, classification and suitability testing. Modern Earth Buildings, pp. 155–171.
- Samoilova, E.M., Tolchelnikov, J.S., 1991. Evolutsiya pochv [Evolution of soils]. Moscow State University Press, Moscow (in Russian).
- Shi, X.Z., Yu, D.S., Xu, S.X., Warner, E.D., Wang, H.J., Sun, W.X., Zhao, Y.C., Gong, Z.T., 2010. Cross-reference for relating Genetic Soil Classification of China with WRB at different scales. Geoderma, 155, 344–350.
- Shishov, L.L., Lebedeva, I.I., Tonkonog, V.D., 2005. Klassifikatsiya pochv Rossii i perspektivy ee razvitiya [Russian soil classification and its perspective development]. Nauka, Moscow. pp. 272–279 (in Russian).
- Shishov, L.L., Tonkonogov, V.D., Lebedeva, I.I., 1997. Klassifikatsiya pochv Rossii [Russian soil classification]. Dokuchaev soil institute Press, Moscow (In Russian).
- Tychonenko, D.G., 2001. Do pytannya pro klasifikatsiju gruntiv Ukrainy [To soil classification of Ukraine]. Gruntoznavstvo 1(1–2), 15–22 (in Ukrainian).
- World Reference base for Soil Resources. Draft. ISSS\ISRIC\FAO, Wageningen/Rome, 1994.
- Záadorová, T., Penížek, V., 2011. Problems in correlation of Czech national soil classification and World Reference Base 2006. Geoderma, 167–168, 54–60.

Надійшла до редколегії 14.10.2014



УДК 616.37-002+616.881/589.1+51.082+599.288

Содержание NCAM в головном мозге и поджелудочной железе крыс в условиях эндогенной интоксикации при экспериментальном хроническом панкреатите

В.А. Макаrchук¹, Г.А. Ушакова²

¹ГУ «Институт гастроэнтерологии НАМН Украины», Днепропетровск, Украина

²Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепропетровск, Украина

В эксперименте на лабораторных крысах воспроизведена модель хронического панкреатита. Оклюзия панкреатического протока привела к значительной атрофии ацинарных клеток, развитию фиброза поджелудочной железы, нарушению функции данного органа и снижению антиоксидантной защиты организма животных. У экспериментальных крыс развивалась эндогенная интоксикация, проявившаяся достоверным увеличением в плазме крови животных концентрации молекул средней массы вследствие активации процессов липопероксидации. В результате развития моделируемой патологии поджелудочной железы происходит достоверное перераспределение содержания растворимой и мембранной форм нейрональной молекулы клеточной адгезии (NCAM), наиболее выраженное в мозжечке и таламусе экспериментальных животных, что влечет за собой изменение межклеточной адгезии в указанных отделах мозга. Разнонаправленный характер распределения NCAM в мозжечке и таламусе свидетельствует о специфической адаптации нейропластичности в условиях эндотоксикации при развитии хронического панкреатита в зависимости от функциональной нагрузки отделов мозга.

Ключевые слова: молекулы средней массы; ТБК-активные соединения; хронический панкреатит; головной мозг; поджелудочная железа; нейрональная молекула клеточной адгезии

Content of NCAM in the brain and pancreas of rats in response to endointoxication under conditions of experimental chronic pancreatitis

V.A. Makarchuk¹, G.A. Ushakova²

¹SI «Institute of Gastroenterology of the National Academy of Medical Sciences of Ukraine», Dnipropetrovsk, Ukraine

²Oles Gonchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

The study was undertaken to examine the influence of chronic pancreatitis on the distribution of neuronal cell adhesion molecule (NCAM) in the pancreas and various brain regions of rats under the conditions of endogenous intoxication. The study was conducted using 36 white nonlinear male rats (6 months old, 190–220 g). To develop the state of chronic pancreatitis, animals were subjected to laparotomy under general anesthesia and prolonged occlusion of the pancreatic duct. The morphological examination of pancreatic tissue has been performed to confirm the chronic pancreatitis development in animals. Biochemical evaluation of the pancreatic fibrosis has been performed by measuring plasma levels of hyaluronic acid, hydroxyproline and protein-free hydroxyproline. The intensity of free radical oxidation has been assessed by the change in the concentration of TBA-active products in plasma. The level of endotoxemia has been determined by the content of average weight molecules in plasma. Protein fractions were extracted from the pancreas and various parts of the rat brain and the

¹ГУ «Институт гастроэнтерологии НАМН Украины», пр. имени Газеты «Правда», 96, Днепропетровск, 49074, Украина

SI «Institute of Gastroenterology of National Academy of Medical Sciences of Ukraine», Gazety «Pravda» Ave., 96, Dnipropetrovsk, 49074, Ukraine

²Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, пр. Гагаріна, 72, Дніпропетровськ, 49010, Україна
Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University, Gagarin Ave., 72, Dnipropetrovsk, 49010, Ukraine

Tel.: +38-067-966-48-43, E-mail: viktoriam7@gmail.com

levels of soluble (sNCAM) and membrane (mNCAM) proteins were studied with the use of the competitive ELISA. Total protein in the obtained fractions was measured by the Bradford assay. Occlusion of the pancreatic duct resulted in significant atrophy of acinar tissue, fibrosis and disfunction of the pancreas along with the decreasing in the antioxidant defense of animals. The present study shows developing of endointoxication in experimental rats, signified by considerable increase of molecules with average weight in plasma due to the activation of lipid peroxidation. It was established that, as a result of the experimental pancreas dysfunction, significant redistribution of soluble and membrane forms of NCAM took place, more especially in the cerebellum and thalamus of rats; it caused changing of cell-cell adhesion in these brain regions. Multidirectional NCAM distribution in the cerebellum and thalamus gives evidence of neuroplasticity as specific adaptation under conditions of chronic pancreatitis.

Keywords: molecules with average weight; TBA-active products; chronic pancreatitis; brain; pancreas; neuronal cell adhesion molecule

Введение

Во всем мире возрастает распространенность и заболеваемость панкреатитами, что связано с увеличением потребления алкоголя, ростом частоты курения, широким распространением ожирения среди населения развитых стран (Gubergrits, 2013). Хронический панкреатит является воспалительным заболеванием, которое характеризуется прогрессирующим разрушением ткани поджелудочной железы и приводит к ее экзокринной и эндокринной недостаточности (Grigsby et al., 2012).

Свободнорадикальное окисление, с одной стороны, является неотъемлемой частью нормальной жизнедеятельности организма, а с другой – нарушение этих процессов служит ранним неспецифическим фактором повреждения, лежащим в основе развития различных заболеваний, в том числе острого и хронического панкреатита. Если учитывать, что уровень антиоксидантной активности ткани поджелудочной железы один из самых низких в организме, то высвобождение в кровь продуктов свободнорадикального окисления и эндотоксинов будет способствовать формированию синдрома эндогенной интоксикации (Tropina et al., 2010; Çöl et al., 2010).

В настоящее время все большее значение приобретает изучение маркеров эндотоксикоза различного происхождения (Eleeva, 2013). Основная часть эндогенных токсинов принадлежит к молекулам средней массы (MCM), повышение которых в крови, а также продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) при снижении активности системы биотранспорта и биотрансформации эндотоксинов является неспецифическим тестом эндогенной интоксикации (Eleeva, 2013; Shklovsky et al., 2011; Nikolskaya et al., 2013). Под MCM следует понимать пул веществ со средней молекулярной массой от 300 до 5000 Да (фрагменты нуклеиновых кислот и ароматические аминокислоты). Накопление их происходит при нарушении функциональной активности систем детоксикации и усиленном катаболизме белков. Нарушение физико-химических свойств клеточных мембран делает их более доступными для разного рода повреждающих воздействий, включая процессы ПОЛ (Eleeva, 2013). Многие компоненты из MCM проявляют нейротоксическую активность, способны присоединяться к рецепторам и блокировать их, неадекватно изменяя метаболизм и функции клетки. Они вызывают изменение проницаемости гематоэнцефалического барьера, ингибируют митохондриальное окисление, нарушают процессы транспорта аминокислот, ионов калия и натрия в центральную нервную систему, связанные с ингибированием Na^+, K^+ -АТФ-азы, структурно-функциональную организацию мембран клеток крови и эндотелия сосудов, угнетают фагоцитоз и др. (Krotenko et al., 2012;

Catala, 2009; Tereshenko et al., 2012). Так как MCM способны приобретать свойства вторичных токсинов и оказывать влияние на жизнедеятельность всех систем и органов, их накопление в дальнейшем усугубляет течение патологического процесса (Tereshenko et al., 2012). В результате многочисленных исследований установлено, что повышение уровня MCM в крови наблюдается при патологических состояниях различной этиологии и степени тяжести, в том числе при остром панкреатите, панкреонекрозе, ряде хирургических заболеваний (Nikolskaya et al., 2013).

Ранним и тяжелым осложнением острого панкреатита является панкреатическая энцефалопатия, патогенез и механизм которой по-прежнему исследуются. В результате ее развития может изменяться проницаемость гематоэнцефалического барьера (Zhen et al., 2012). Патологические изменения в тканях головного мозга при панкреатической энцефалопатии связаны в основном с отеками нейронов и геморрагическими очагами. Li et al. (2003) предполагают, что липаза и фосфолипаза A_2 могут привести к повреждению структуры центральной нервной системы и играют важную роль в патологическом процессе панкреатической энцефалопатии, а низкое содержание натрия и фосфора, гипоксия, азотемия, нарушение углеводного обмена в крови и инфекции могут быть триггерами. Патогенез данной патологии остается до конца не ясен (Xi-Ping and Hua, 2007). Вопрос о развитии панкреатической энцефалопатии при хроническом панкреатите на сегодняшний день недостаточно освещен и представляет значительный интерес для исследователей.

Нейрональная молекула клеточной адгезии (NCAM) является членом суперсемейства иммуноглобулинов, представляет собой гликопротеин, который опосредует гомофильное взаимодействие между соседними клетками и гетерофильное – между клетками и компонентами внеклеточного матрикса (Campodonico et al., 2010). Развитие и поддержание морфологии нейронов имеет большое значение для нормального развития и функционирования мозга. NCAM играет важную роль в этих процессах, участвуя в регуляции миграции нейронов и их дифференциации, принимает участие в механизме регулирования мембранного потенциала, который определяет возбудимость этих клеток (Campodonico et al., 2010; Kleene et al., 2010), взаимодействует с факторами роста и рецепторами факторов роста (Hübschmann and Skladchikova, 2010). NCAM помимо участия в развитии нервной системы также в значительной степени вовлечен в синаптическую пластичность и в когнитивные процессы в зрелом мозге. NCAM принимает участие как в кратковременной пластичности при уже существующих синапсах, так и в длительной пластичности, связан-

ной с синаптическим образованием или элиминацией. По современным представлениям о функциональной роли NCAM, блокировка функций данного белка может привести к когнитивным нарушениям и эмоциональным изменениям, в том числе нарушению пространственного восприятия и памяти, нарушению слуха, усилению тревожности, нарушению восприимчивости запаха и др. (Bisaz et al., 2009).

NCAM существует в трех основных изоформах (NCAM-180, NCAM-140 и NCAM-120), отличающихся по молекулярному весу, а также по распределению и функциям (Bisaz et al., 2011). В то время как NCAM-120 не имеет цитоплазматического домена и прикрепляется к мембране посредством ковалентно связанного фосфатидилинозитол-закоривающего соединения, NCAM-140 и NCAM-180 представлены трансмембранными и интрацитоплазматическими доменами (Campodonico et al., 2010).

Целью нашего исследования была оценка влияния хронического панкреатита на распределение NCAM в поджелудочной железе и различных отделах головного мозга крыс в условиях эндогенной интоксикации.

Материал и методы исследований

В работе использовали альбиан голубой (Fluka, Швейцария), гиалуроновую кислоту (Sigma, США), моноспецифические поликлональные антитела против NCAM, очищенные антигены NCAM (Santa Cruze, США), вторичные антитела, меченные пероксидазой хрена (Sigma, США).

Эксперимент проводили на белых лабораторных крысах-самцах (6 месяцев, 190–210 г) согласно Закону Украины № 3447-IV от 21.02.06 г. «О защите животных от жестокого обращения». Крысы находились в стандартных условиях с естественной сменой освещения и соблюдением общего рациона вивария. За сутки до эксперимента крыс не кормили, доступ к воде оставался свободным. Для моделирования хронического панкреатита животным под наркозом (кетамин гидрохлорид, 110 мг/кг) проводили лапаротомию и окклюзию протока поджелудочной железы лигатурой «Prolene» 5/0 (Page et al., 2000).

Экспериментальных животных разделили на две группы: I группа (n = 6) – ложнооперированные крысы, которым проводили лапаротомию и сразу же разрез кожного покрова на брюхе зашивали (контрольная группа); II группа (n = 6) – крысы с хроническим панкреатитом. После окончания эксперимента животных на 30-е сутки декапитировали после предварительного введения наркоза (110 мг/кг). Гепаринизированную кровь разделяли на плазму и эритроциты.

Для подтверждения развития у животных хронического панкреатита проводили морфологическое исследование ткани поджелудочной железы, включающее стандартную фиксацию кусочков ткани в жидкости Бюена, проводку и заливку их в парафиновые блоки, приготовление срезов и окраску гематоксилином-эозином (по общепринятому в гистологии методу), 2% кислым пикрофуксином и трехцветную качественную окраску по Маллори – Слинченко (Sapozhnikov and Dorosevich, 2000) с последующим изучением препаратов с помощью

светового микроскопа XSP-139TP и фотографированием фотоаппаратом Canon A630 (Japan).

Концентрацию гиалуроновой кислоты оценивали по оптической плотности раствора, содержащего комплекс, образованный этим гликозаминогликаном (ГАГ) с красителем альбианом голубым (Gold, 1981). Щелочной раствор (pH 8,6), который используется для окраски несульфатированных ГАГ, содержит 0,5 М CH_3COONa и 1% раствор альбиана голубого. Микрометод определения гиалуроновой кислоты: 20 мкл пробы приливают в лунку планшета и добавляют 200 мкл красителя. Через 15 мин. проводят измерение на спектрофотометре «Anthos 2010» (Финляндия) при 480 нм. Концентрацию оксипролина белковосвязанного и свободного определяли по методу М.А. Осадчук (Osadchuk, 1979).

Интенсивность свободнорадикального окисления оценивали по изменению концентрации ТБК-активных продуктов в плазме крови. Последнюю определяли по методу Л.М. Овсянниковой и соавт. (Ovsyannikova et al., 1999). Уровень эндотоксемии определяли по содержанию МСМ в плазме крови в соответствии со стандартизированной методикой, предложенной В.В. Николайчиком (Nykolaychik et al., 1991). Концентрацию МСМ по белку определяли по методу Лоури (Lowry et al., 1951). Результаты определения МСМ по белку представлены в мг/л, результаты для каждой длины волны – в опт. ед.

Для получения белковых фракций из поджелудочной железы и мозга крыс мозг очищали от поверхностной пленки и капилляров, изымали отдельно мозжечок, гиппокамп и таламус. Гомогенизацию ткани поджелудочной железы и отделов мозга проводили в буфере А, который содержал трис- HCl – 25 мМ (pH 7,4), ЭДТА – 1 мМ, β -меркаптоэтанол – 2 мМ, фенилметилсульфонилфторид – 0,2 мМ, мертиолят – 0,01%, в соотношении 1:10 при +4 °С. В ходе последовательных стадий центрифугирования (I стадия – центрифугирование 60 мин. при 20 000 g, II стадия – инкубация осадка 24 часа после первого центрифугирования в буфере А, который дополнительно содержал Тритон X-100 – 2%, и центрифугирование 90 мин. при 100 000 g) выделены фракции, содержащие растворимые NCAM (soluble – sNCAM, выделенные на I стадии центрифугирования) и мембранные NCAM белки (membrane – mNCAM, выделенные на II стадии центрифугирования).

Полученные фракции белков использовали для количественного определения содержания в них NCAM методом твердофазного иммуноферментного анализа (Ngo et al., 1988) с использованием моноспецифических поликлональных антител против NCAM, а также вторичных антител против IgG кроликов, меченых пероксидазой хрена. Для построения калибровочных кривых использовали очищенные антигены NCAM. Оценку результатов проводили в спектрофотометре «Anthos 2010» при длине волны 492 нм. Содержание NCAM определяли как отношение его количества в пробе к количеству общего белка (ОБ) в данной пробе (мкг NCAM/мг ОБ). Количество общего белка в полученных фракциях мозга определяли методом Бредфорд (Bradford, 1985).

Статистическую обработку результатов осуществляли методами вариационной статистики с использованием стандартного пакета прикладных программ SPSS 13.0 for Windows. Для показателя определяли выборочное

среднее значение (M) и ошибку среднего (m). Исследуемые соотношения считали достоверными при $P < 0,05$, $P < 0,01$ и $P < 0,001$. Корреляционный анализ проводили по Пирсону (для данных, выраженных в интервальной шкале) (Petri and Sabin, 2003).

Результаты и их обсуждение

Морфологический анализ. Развитие хронического панкреатита у животных с 30-суточной окклюзией панкреатического протока подтверждалось морфологическим анализом ткани поджелудочной железы. С помощью окраски по Ван-Гизону в образцах из хвостовой части органа, где и осуществлялась окклюзия панкреатического протока, был выявлен междольковый и внутридольковый фиброз, а также внутридольковая фибробластическая

реакция в виде узких и широких разветвленных междольковых тяжей вокруг сосудов. Хронизация панкреатита сопровождалась значительной атрофией ацинарной ткани поджелудочной железы и замещением ее фиброзной тканью. Мелкие протоки органа расширены, наблюдались признаки гиперплазии эпителия. В сохранившейся части протоковой структуры имела место парциальная атрофия ацинарных клеток. Вокруг магистральных и внутридольковых протоков наблюдалась плотная фиброзная ткань, а рыхлая фиброзная ткань заполняла междольковое пространство и содержала остатки разрушенных частиц островков, протоки и сосуды (рис. 1 а, б). Анализ образцов из железы контрольных крыс изменений не выявил: среди экзокринной ткани находились островки Лангерганса различной формы и размера, ацинарная ткань без особенностей (рис. 1 в).

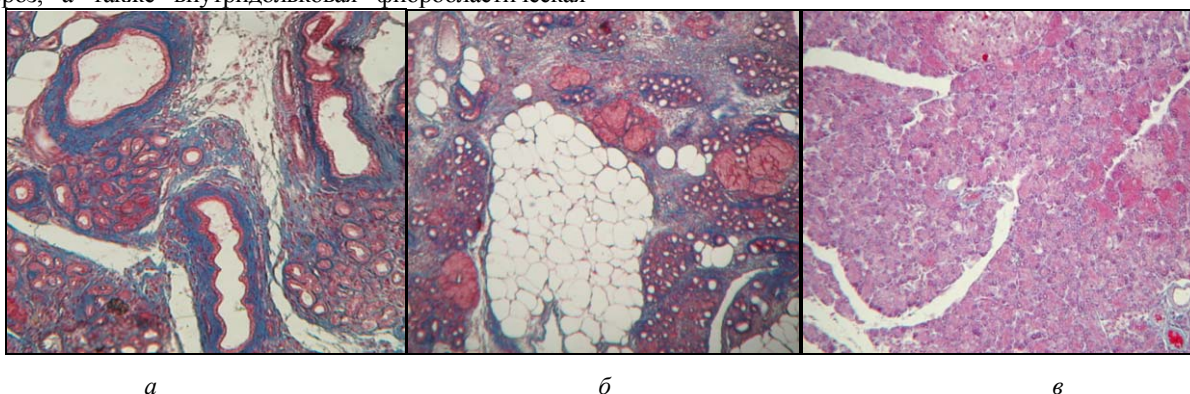


Рис. 1. Образцы ткани поджелудочной железы крыс при экспериментальном хроническом панкреатите (30 суток): атрофия ацинарной ткани, гиперплазия островков, рыхлый (а) и плотный (б) вокругдольковый и внутридольковый фиброз; образец ткани нормальной структуры поджелудочной железы (в); окраска по Маллори – Слинченко, $\times 40$

Анализ содержания маркеров фиброза. К малоинвазивным методам диагностики фиброза поджелудочной железы следует отнести определение молекулярных соединений, участвующих в патогенезе процесса образования внеклеточного матрикса, в том числе гиалуроновой кислоты. Содержание ее в плазме крови отражает степень прогрессирования фиброза органа при хроническом панкреатите. В опытной группе крыс содержание гиалуроновой кислоты в крови увеличилось на 46,9% ($P < 0,001$) по сравнению с контролем. Изменение в плазме крови концентрации оксипролина белковосвя-

занного и оксипролина свободного рассматривается как показатель метаболизма коллагена и дает важную информацию о биохимических и патологических особенностях фиброгенеза. С прогрессированием панкреатита и фиброзной трансформацией данного органа концентрация оксипролина белковосвязанного увеличилась на 38,5% ($P < 0,001$) при одновременном снижении концентрации оксипролина свободного на 30,0% ($P < 0,01$) относительно контроля, что свидетельствует о нарушении метаболизма коллагена в сторону фиброгенеза (табл.).

Таблица

Значения биохимических показателей крови экспериментальных крыс

Показатель	Контрольная группа, n = 6	Хронический панкреатит, n = 6
Гиалуроновая кислота, мкг/мл	$1,28 \pm 0,06$	$1,88 \pm 0,10^{***}$
Оксипролин белковосвязанный, мкмоль/л	$166,7 \pm 9,2$	$230,8 \pm 8,8^{***}$
Оксипролин свободный, мкмоль/л	$9,96 \pm 0,60$	$6,97 \pm 0,39^{**}$
ТБК-активные продукты, нмоль/мл	$4,50 \pm 0,23$	$6,16 \pm 0,18^*$
МСМ, мг/л	$781,3 \pm 31,7$	$1228,3 \pm 109,5^{**}$
МСМ-230, опт. ед.	$0,394 \pm 0,012$	$0,647 \pm 0,070^{**}$
МСМ-254, опт. ед.	$0,031 \pm 0,004$	$0,039 \pm 0,002$
МСМ-280, опт. ед.	$0,042 \pm 0,002$	$0,062 \pm 0,003^{***}$

Примечание: * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ – различия достоверны по сравнению с группой контроля.

Анализ показателей перекисного окисления липидов и эндотоксикации. Деструктивный процесс в поджелудочной железе сопровождался увеличением в плазме крови концентрации ТБК-активных продуктов на

36,9% ($P < 0,05$) по сравнению с контрольным значением (табл.). Проведенные исследования позволили установить, что при развитии патологии поджелудочной железы у крыс определяется статистически значимое увели-

чение концентрации МСМ в плазме крови (на 57,2%, $P < 0,05$) относительно группы контроля (табл.). При определении взаимосвязи между процессами избыточной липопероксидации и образованием продуктов распада протеинов в группе крыс с хроническим панкреатитом выявлена умеренная положительная корреляционная связь между соответствующими показателями (уровнем ТБК-активных продуктов и МСМ, $r = 0,529$, $P < 0,05$), которая не отмечалась в контроле.

Анализ спектров поглощения света кислоторастворимой фракции сыворотки крови в диапазоне 230–280 нм показал, что все исследованные фракции МСМ в опытной группе крыс превышали контрольные показатели. Средняя концентрация МСМ-230, содержащая преимущественно эндогенные патогены в виде белков-гистонов, продуктов разрушения ДНК, вышедшими из цитозоля в межклеточную среду, лимфоток и кровь при нарушении целостности клеточных мембран (нуклеарная фракция) и измеряемая при длине волны 230 нм, увеличивалась в группе крыс с хроническим панкреатитом на 63,5% ($P < 0,01$) относительно контрольной группы. Токсическая фракция, определяемая при длине волны 254 нм, состоит из гидрофобных токсинов, обладающих высоким сродством к биологическим структурам, находящимся в плазме в практически полностью связанном состоянии в виде комплексов с альбумином или липопротеинами низкой плотности, изменяется в меньшей степени. Концентрация пептидной фракции МСМ-254 в группе крыс с окклюзией панкреатического протока имела тенденцию к увеличению на 25,8% по сравнению с контролем. Средняя концентрация МСМ-280 (фракция ароматических хромофоров, которая измерялась при длине волны 280 нм) у группы крыс с

хроническим панкреатитом на 47,6% ($P < 0,001$) превышала таковую контрольной группы (табл.).

Анализ содержания нейрональной молекулы клеточной адгезии NCAM во фракциях поджелудочной железы и отделов мозга. Количественный анализ нейрональной молекулы клеточной адгезии NCAM в ткани поджелудочной железы и различных отделах мозга исследуемых крыс показал специфичность перераспределения растворимой и мембранной форм NCAM только в мозге при развитии хронического панкреатита.

На 30-е сутки окклюзии панкреатического протока у крыс не происходит достоверного изменения концентрации как растворимой, так и мембранной форм исследуемого нейроспецифического белка в экстракте из поджелудочной железы относительно контрольной группы. При развитии хронического панкреатита наблюдалось наиболее выраженное изменение уровня данного белка в мозжечке: увеличение растворимой sNCAM на 19,7% ($P < 0,05$) до $2,18 \pm 0,14$ мкг/мг ОБ по отношению к контрольной группе животных $1,75 \pm 0,14$ мкг/мг ОБ (рис. 2 а) и достоверное снижение содержания mNCAM (на 46,0%, $P < 0,01$) с $212,5 \pm 29,2$ мкг/мг ОБ (контроль) до $114,8 \pm 9,5$ мкг/мг ОБ (рис. 2 б).

В таламусе отмечено противоположно направленное изменение уровня NCAM по сравнению с мозжечком. Отмечена тенденция к снижению sNCAM (но не достоверно значимая) и увеличение mNCAM на 34,2% ($P < 0,05$) с $153,8 \pm 7,6$ мкг/мг ОБ (контрольная группа) до $206,5 \pm 21,7$ мкг/мг ОБ (рис. 2 а, б). В гиппокампе исследуемых крыс достоверных различий в содержании как растворимой, так и мембранной формы NCAM при панкреатите не установлено.

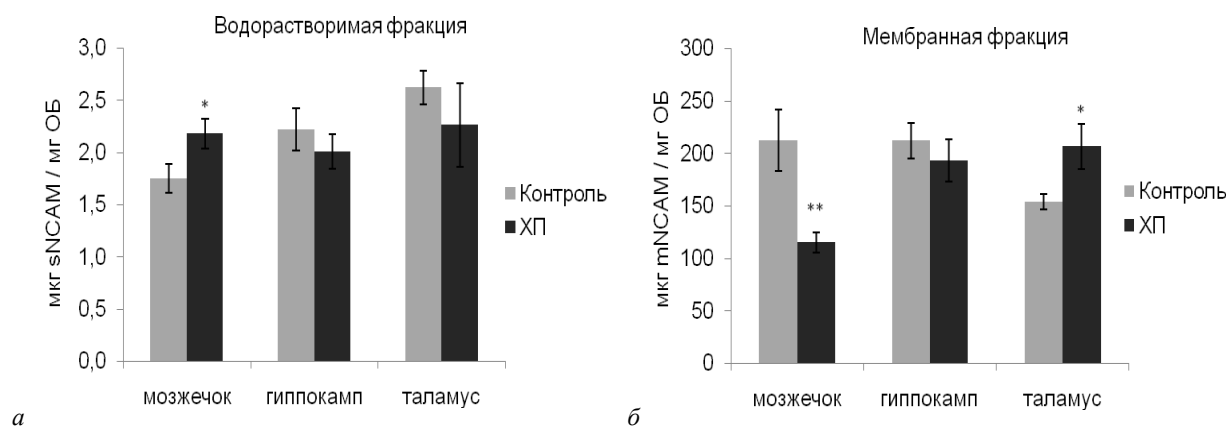


Рис. 2. Концентрация NCAM в водорастворимой (а) и мембранной (б) фракциях, экстрагированной из различных отделов головного мозга крыс: контроль – псевдооперированные крысы, ХП – крысы с экспериментальным хроническим панкреатитом, * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$ – различия достоверны по сравнению с группой контроля, $n = 6$

Корреляционный анализ в группе крыс с хроническим панкреатитом показал высокую положительную связь между концентрациями sNCAM в экстракте из мозжечка и МСМ-230 в плазме крови ($r = 0,943$, $P < 0,01$) и между mNCAM в экстракте из таламуса и МСМ-280 в плазме крови ($r = 0,829$, $P < 0,05$), а также отрицательную среднюю связь между содержанием mNCAM в экстракте из мозжечка и МСМ в плазме крови ($r = -0,600$, $P < 0,05$). Отмечена обратная связь между уровнем растворимой и

мембранной фракции NCAM, которые экстрагированы из мозжечка, sNCAM/mNCAM ($r = -0,886$, $P < 0,05$).

Таким образом, в данном эксперименте у животных наблюдались признаки хронического панкреатита, развитие которого подтверждалось морфологическими и биохимическими исследованиями. На 30-е сутки исследования происходило замещение ацинарных структур соединительной тканью, поджелудочная железа уменьшалась в размере и становилась более плотной. Ранее

нами было показано, что с потерей значительной части паренхимы поджелудочной железы и развитием в ней фиброза у крыс с экспериментальным хроническим панкреатитом происходит нарушение внешнесекреторной функции органа (Makarchuk et al., 2013).

При панкреатите происходит изменение содержания гиалуроновой кислоты в экстрацеллюлярном матриксе (Masamune et al., 2009; Madro et al., 2011; Venkatasubramanian, 2012). Рост концентрации данного ГАГ в плазме крови обусловлен увеличением его продукции панкреатическими звездчатыми клетками и нарушением деградации гиалуронидазой (El-Shabrawi Mortada et al., 2012; Duterme et al., 2009). Высокое содержание гиалуроновой кислоты, которое определялось в крови крыс на 30-е сутки эксперимента, свидетельствует о значительной степени фиброзной трансформации поджелудочной железы при хроническом панкреатите. Еще один малоинвазивный метод оценки фиброза ткани – определение концентрации оксипролина свободного и белковосвязанного в плазме крови – подтвердил развитие фиброза. Достоверное повышение концентрации оксипролина белковосвязанного и снижение содержания оксипролина свободного в опытной группе крыс означало, что на стадии хронизации панкреатита превалируют процессы активного коллагенообразования над его деградацией.

Интегральная оценка выраженности эндогенной интоксикации получена с помощью комплекса биохимических тестов, включающих определение МСМ и ТБК-активных продуктов. По уровню ТБК-активных продуктов в плазме крови можно косвенно судить о степени риска мембранной патологии клеток при хроническом панкреатите. В эксперименте нами установлено достоверное увеличение ($P < 0,05$) данного показателя в плазме крови крыс с длительной лигатурой панкреатического протока, свидетельствующее об активации процессов липопероксидации у этих животных, что может вызвать окислительное повреждение мембран ацинарных клеток поджелудочной железы.

Реактивные кислородные метаболиты являются редокс-активными соединениями, и в зависимости от их концентрации они могут оказывать как положительный (пролиферация клеток), так и отрицательный (остановка клеточного роста, клеточная гибель) эффект на нервные клетки (Dugaskova, 2010). Активные формы кислорода увеличивают реактивность нейрональной ткани в отношении возбуждающих нейротрансмиттеров. Эти молекулы атакуют глиальные клетки и нейроны, а последние, являясь постмитотическими клетками, оказываются особенно уязвимыми к действию свободных радикалов (Gomazkov, 2011).

Высвобождение в системный кровоток продуктов свободнорадикального окисления и эндотоксинов способствует развитию эндогенной интоксикации, которая, вызывая дисбаланс многочисленных биохимических и нейрофизиологических процессов, может влиять на течение течения заболевания (Tropina et al. 2010; Alfuyorova et al., 2011). Накопление МСМ и ТБК-активных продуктов в плазме крови крыс с хроническим панкреатитом, вероятно, является взаимосвязанным процессом, что подтверждается положительной корреляционной связью ($r = 0,529$, $P < 0,05$).

Анализ результатов показал определяющее влияние поражения поджелудочной железы на уровень МСМ, что выражалось достоверным увеличением данного показателя ($P < 0,01$) в плазме крови крыс с хроническим панкреатитом и свидетельствовало о высоком уровне эндотоксикации организма. Не исключено, что изменение фракций МСМ имеет непосредственное отношение к развитию патологического процесса. Поэтому спектр МСМ-230, МСМ-254 и МСМ-280 можно рассматривать в качестве объективного критерия метаболических нарушений при хроническом панкреатите. В ходе исследования МСМ у опытных крыс выявлено достоверное увеличение ($P < 0,05$) нуклеарной фракции МСМ-230 относительно контроля. Возможно, повышение содержания данной фракции МСМ вызвано увеличением в крови остатков нуклеиновых кислот, что связано с усилением апоптоза панкреатитов, которому в последние годы отводится существенная роль в патогенезе хронического панкреатита (Merinova, 2013). Наблюдалась тенденция увеличения токсической фракции МСМ-254, состоящей из гидрофобных токсинов, и достоверно повышался ($P < 0,001$) уровень фракции ароматических хромофоров МСМ-280.

Многие компоненты из МСМ характеризуются нейротоксической активностью, вызывают изменение проницаемости гематоэнцефалического барьера (Krotchenko et al., 2012). По данным клинических исследований, увеличение МСМ в плазме крови при различной соматической патологии, а также при ряде заболеваний центральной нервной системы является неблагоприятным прогностическим признаком. Корреляцию увеличения МСМ и неблагоприятного исхода заболевания связывают с выраженным цито- и нейротоксическим действием МСМ (Uzbekov et al., 2010).

На сегодняшний день имеется очень мало информации о перераспределении NCAM в различных отделах головного мозга при хронических заболеваниях внутренних органов. В нашем исследовании проанализировано распределение растворимой и мембранной формы NCAM в поджелудочной железе, мозжечке, гиппокампе и таламусе крыс с экспериментальным хроническим панкреатитом в условиях эндогенной интоксикации. Сбалансированное содержание трансмембранных и растворимых изоформ данного белка имеет большое значение для нормального развития и функционирования мозга (Fogel et al., 2011; Mao et al., 2012; Hinkle et al., 2006).

Полученные данные указывают на зависимость распределения исследуемых адгезивных молекул в мозжечке от увеличения концентрации эндотоксинов в крови, вызванное развитием патологии поджелудочной железы, что выражалось отрицательной корреляционной связью между содержанием mNCAM в экстракте из данного отдела мозга и содержанием МСМ в плазме крови ($r = -0,600$, $P < 0,05$) и положительной корреляционной связью между концентрацией sNCAM в экстракте из мозжечка и концентрацией МСМ-230 в плазме крови ($r = 0,943$, $P < 0,01$). Мишенью негативного влияния эндотоксинов в головном мозге в первую очередь являются мембраносвязанные белки, в том числе NCAM, что проявилось достоверным снижением концентрации этих молекул ($P < 0,01$) во фракции, выделенной из мозжечка.

Параллельно с этим наблюдалось достоверное увеличение ($P < 0,05$) в мозжечке относительно контроля содержания растворимой формы NCAM за счет энзиматического расщепления мембраносвязанных NCAM, «срезания» этих молекул с мембраны клеток. Эти результаты в группе крыс с хроническим панкреатитом подтверждались высокой обратной корреляционной связью между концентрациями растворимой и мембранной формы NCAM в экстрактах из мозжечка ($r = -0,886$, $P < 0,05$). Развитие данной патологии приводит к снижению межклеточной адгезии в мозжечке, который имеет огромное значение для координации и регуляции двигательной активности, поддержания равновесия тела и его ориентации в пространстве.

Основная функция растворимой формы NCAM заключается в регуляции внеклеточного сигнализирования (Hagiya et al., 2009). NCAM регулирует межклеточную адгезию, миграцию нейронов (Zecchini et al., 2011). Трансмембранные адгезивные молекулы не только являются посредниками в процессе распознавания между клетками, но еще и могут преобразовывать сигналы внутри клетки и таким образом вызывать клеточный ответ, регулирующий онтогенез и синаптическую пластичность (в том числе при обучении и памяти) (Kleene et al., 2010, Nielsen et al., 2009). Поэтому в результате перераспределения NCAM между фракциями при экспериментальном хроническом панкреатите, когда в мозжечке наблюдалось увеличение количества растворимых и снижение мембранных молекул, нарушается нормальное функционирование как sNCAM, так и mNCAM.

Чувствительная реакция таламуса, принимающего ноцицептивные сигналы, на токсикацию организма вследствие заболевания поджелудочной железы поддерживалась прямой корреляционной связью между содержанием mNCAM в данном отделе и MCM-280 в плазме крови ($r = 0,829$, $P < 0,05$) и выражалась достоверным ($P < 0,01$) ростом концентрации mNCAM относительно контроля. Содержание sNCAM во фракции, экстрагированной из этого же отдела, имело тенденцию к снижению. Определенный дисбаланс содержания NCAM в мозжечке и таламусе свидетельствует о перераспределении этого протеина между указанными отделами головного мозга, благодаря чему, возможно, обеспечивается пластичность нервной системы в условиях развития хронического панкреатита у крыс. Концентрация как mNCAM, так и sNCAM во фракциях, выделенных из гиппокампа, имела только тенденцию к снижению, что свидетельствует о нормальном функционировании отдела мозга, ответственного за познавательную деятельность. Как видно из представленных результатов, развитие хронического панкреатита наиболее существенно влияет на функционирование мозжечка и таламуса.

Мы также определяли концентрацию sNCAM и mNCAM в экстракте из поджелудочной железы крыс с экспериментальным хроническим панкреатитом. Достоверных различий в концентрации как растворимой, так и мембранной форм NCAM не наблюдалось по сравнению с контрольными животными.

Выводы

У крыс с экспериментальным хроническим панкреатитом происходит достоверное увеличение в плазме крови уровня ТБК-активных продуктов ($P < 0,05$) и MCM ($P < 0,01$), свидетельствующее о развитии неспецифической эндогенной интоксикации, и наблюдается достоверное увеличение нуклеарной фракции MCM-230 ($P < 0,01$) и фракции ароматических хроматофоров MCM-280 ($P < 0,001$). В результате эндогенной интоксикации при развитии хронического панкреатита происходит достоверное противоположно направленное перераспределение растворимой и мембранной форм NCAM в мозжечке и таламусе экспериментальных крыс, что свидетельствует о пластичности центральной нервной системы при данных условиях.

Библиографические ссылки

- Alfyorova, V.V., Uzbekov, M.G., Misionzhnik, E.Y., Loukyanyuk, E.V., Geht, A.B., Shklovsky, V.M., Shikhov, S.N., 2011. Serologicheskie markeri endogennoj intoksikacii v kompleksnoj ocenke reabilitacionnogo potenciala bol'nyh, perenessih ishemiceskij insyl't [Serological markers of endogeneous intoxication in determining rehabilitation potential for the patients after ischemic stroke]. Soc. Klin. Psihiatriia 11(3), 54–57 (in Russian).
- Bisaz, R., Conboy, L., Sandi, C., 2009. Learning under stress: A role for the neural cell adhesion molecule NCAM. Neurobiol. Learn. Mem. 91, 333–342.
- Bisaz, R., Schachner, M., Sandi, C., 2011. Causal evidence for the involvement of the neural cell adhesion molecule, NCAM, in chronic stress-induced cognitive impairments. Hippocampus 21, 56–71.
- Bradford, M., 1985. Rapid and sensitive methods for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Anal. Biochem. 72, 248–254.
- Campodonico, P.B., Bal de Kier Joffe, E.D., Urtreger, A.J., Lauria, L.S., Lastiri, J.M., Puricelli, L.I., Todaro, L.B., 2010. The neural cell adhesion molecule is involved in the metastatic capacity in a murine model of lung cancer. Mol. Carcinog. 49, 386–397.
- Catalá, A., 2009. Lipid peroxidation of membrane phospholipids generates hydroxy-alkenals and oxidized phospholipids active in physiological and/or pathological conditions. Chem. Phys. Lipids 157, 1–11.
- Çöl, C., Dinler, K., Hasdemir, O., Büyükaşık, O., Buğdayci, G., 2010. Oxidative stress and lipid peroxidation products: Effect of pinealectomy or exogenous melatonin injections on biomarkers of tissue damage during acute pancreatitis. Hepatobiliary Pancreat. Dis. Int. 9(1), 78–82.
- Ding, Z., Liu, J., Lin, R., Hou, X.H., 2012. Experimental pancreatitis results in increased blood-brain barrier permeability in rats: A potential role of MCP-1. J. Dig. Dis. 13, 179–185.
- Đurackova, Z., 2010. Some current insights into oxidative stress. Physiol. Res. 59, 459–469.
- Duteme, C., Mertens-Strijthagen, J., Tammi, M., Flamion, B., 2009. Two novel functions of hyaluronidase-2 (Hyal2) are formation of the glycocalyx and control of CD44-ERM interactions. J. Biol. Chem. 284(48), 33495–33508.
- Eleeva, M.A.-K., 2013. Sostojanie prooksidantnoj sistemi krvi i uroven' molekul srednej massi u bol'nyh s insul'tom [The condition of prooxidant blood system and medium mass molecules level in the patients under insult]. Vestnik Novih Med. Tehnologij (Elektronnij Zh.) 1 (in Russian).

- El-Shabrawi Mortada, H.F., Zein El Abedin, M.Y., Omar, N., Kamal, N.M., Elmakarem, A.S., Khatlab, S., El-Sayed, H.M., El-Hennawy, A., Ali Ali, S.M., 2012. Predictive accuracy of serum hyaluronic acid as a non-invasive marker of fibrosis in a cohort of multi-transfused Egyptian children with β -thalassaemia major. *Arab J. Gastroenterol.* 13, 45–48.
- Fogel, A.I., Stagi, M., Arce, K.P., Biederer, T., 2011. Lateral assembly of the immunoglobulin protein SynCAM 1 controls its adhesive function and instructs synapse formation. *EMBO J.* 30(23), 4728–4738.
- Gold, E.W., 1981. The quantitative spectrophotometric estimation of total sulfated glycosaminoglycan levels. *Biochem. Biophys. Acta* 673, 408–415.
- Gomazkov, O.A., 2011. Starenie mozga i neyrotroficheskaya terapiya [The aging of the brain and neurotrophic therapy]. Izdatel'stvo ICAR, Moscow (in Russian).
- Grigsby, B., Rodriguez, H., Khan, K., 2012. Antioxidants and chronic pancreatitis: Theory of oxidative stress and trials of antioxidant therapy. *Dig. Dis. Sci.* 57, 835–841.
- Gubergits, N.B., 2013. Sovremennye dostizheniya evropejskoj pancreatologii [Modern achievements of european pancreatology]. *Gastroenterologija* 47(1), 65–71 (in Russian).
- Hagiya, M., Ichiyana, N., Kimura, K.B., Murakami, Y., Ito, A., 2009. Expression of a soluble isoform of cell adhesion molecule 1 in the brain and its involvement in directional neurite outgrowth. *Am. J. Pathol.* 174(6), 2278–2289.
- Hinkle, C.L., Diestel, S., Lieberman, J., Maness, P.F., 2006. Metalloprotease-induced ectodomain shedding of neural cell adhesion molecule (NCAM). *J. Neurobiol.* 66, 1378–1395.
- Hübschmann, M.V., Skladchikova, G., 2010. The role of ATP in the regulation of NCAM function. Ed. V. Berezin. Springer Science + Business Media, LLC, 663, pp. 81–89.
- Kleene, R., Cassens, C., Bahring, R., Theis, T., Xiao, M.-F., Dityatev, A., Schafer-Nielsen, C., Doring, F., Wischmeyer, E., Schachner, M., 2010. Functional consequences of the interactions among the neural cell adhesion molecule NCAM, the receptor tyrosine kinase TrkB, and the inwardly rectifying K⁺ channel KIR3.3. *J. Biol. Chem.* 285(37), 28968–28979.
- Kleene, R., Mzoughi, M., Joshi, G., Kalus, I., Bormann, U., Schulze, C., Xiao, M.-F., Dityatev, A., Schachner, M., 2010. NCAM-induced neurite outgrowth depends on binding of calmodulin to NCAM and on nuclear import of NCAM and fak fragments. *J. Neurosci.* 32(30), 10784–10798.
- Krotenko, N.M., Poiko, A.S., Yepanchintseva, Y.M., Ivanova, S.A., 2012. Pokazateli oksidativnogo stressa i endogennoj intoksikacii v perifericheskoj krvi u bol'nyh s ekzogenno-organicheskimi rasstrojstvami v dinamike farmakoterapii [Parameters oxidative stress and endogenous intoxication of peripheral blood in patients with exogenous organic disorders in dynamic of the pharmacotherapy]. *Bjulleten' Sibirskoj Medicini* 1, 179–185 (in Russian).
- Loury, O.H., Rosenbrough, N.J., Farr, R.L., Randall, R.J., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193(2), 265–275.
- Madro, A., Slomka, M., Celinski, K., 2011. Can we expect progress in the treatment of fibrosis in the course of chronic pancreatitis? *Adv. Med. Sci.* 56, 132–137.
- Makarchuk, V.A., Ushakova, G.A., Krylova, O.O., 2013. Stan sistemii glutationu in krvi shchuriv ta osoblivosti morfologichnih zmin tkanini pidshlunkovoi zalozi za umov eksperimentalnogo gostrogo ta hronichnogo pancreatitu [The state of glutathione system in the rat blood and peculiarities of morphological changes of the pancreas under experimental acute and chronic pancreatitis]. *Ukr. Biohim. Zh.* 85(1), 45–52 (in Ukrainian).
- Mao, X., Schwend, T., Conrad, G.W., 2012. Expression and localization of neural cell adhesion molecule and polysialic acid during chick corneal development. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 53(3), 1234–1243.
- Masamune, A., Watanabe, T., Kikuta, K., Shimosegawa, T., 2009. Roles of pancreatic stellate cells in pancreatic inflammation and fibrosis. *Clin. Gastroenterol. Hepatol.* 7, 48–54.
- Merinova, N.I., Kozlova, N.M., Kolsnichenko, L.S., Suslov, A.I., Leonov, Z.A., 2013. Pokazateli perekisnogo oksisenija lipidov i glutationovoj antioksidantnoj zaschiti u bol'nyh s obostreniem chronicheskogo pankreatita [Indicators of lipid peroxidation and glutathione antioxidant defense in patients with exacerbation of chronic pancreatitis]. *Saratov J. Med. Sci. Res.* 9(2), 259–262 (in Russian).
- Ngo, T.T., Lenhoff, H.M., Yaklich, A., 1988. Immunofermentnij analiz [Enzyme immunoassay]. Ed. T.T. Ngo, G. Lenhoff. Mir, Moscow (in Russian).
- Nielsen, J., Gotfryd, K., Li, S., Kulahin, N., Soroka, V., Rasmussen, K.K., Bock, E., Berezin, V., 2009. Role of glial cell line-derived neurotrophic factor (GDNF)–neural cell adhesion molecule (NCAM) interactions in induction of neurite outgrowth and identification of a binding site for NCAM in the heel region of GDNF. *J. Neurosci.* 36(29), 11360–11376.
- Nikolskaya, V., Danilchenko, U., Memetova, Z., 2013. Biohimicheskij aspekt rassmotrenija roli molekul srednej massi v organizme [Biochemical aspects of the consideration of the role of high molecular mass in the body]. *Uchenie Zapiski Tavricheskogo Nac. Univ. im. V.I. Vernadskogo Serija Biologija, Himija* 26(1), 139–145 (in Russian).
- Nykolaychik, V.V., Moyn, V.M., Kirkovskiy, V. Mazur, L.I., Lobacheva, G.A., Bychko, T.N., 1991. Sposob opredelenija «Srednih molekul» [Method for determining «average molecules»]. *Lab. Delo* 10, 13–18 (in Russian).
- Osadchuk, M.A., 1979. Metodi issledovanija oksiprolina v krvi i moche [Methods of hydroxyproline in blood and urine]. *Lab. Delo* 8, 456–458 (in Russian).
- Ovsyannikova, L.M., Alekhin, S.M., Drobinska, A., 1999. Biohimichni i biofizichni metodi ocinky porushen' oksisljuval'nogo gomeostazu v osib, scho zaznali radiacijnogo vplivu vnaslidok avarii na ChAES [Biochemical and biophysical methods for assessing violations of oxidative homeostasis in individuals exposed to radiation exposure due to the Chernobyl accident]. *Chornobilinterinform*, Kyiv (in Ukrainian).
- Page, B.J., Toit, D.F., Muller, C.J.F., Mattysen, J., Lyners, R., 2000. An immunocytochemical profile of the endocrine pancreas using an occlusive duct ligation model. *Journal of the Pancreas* 4(1), 191–203.
- Petri, A., Sabin, K., 2003. Nagljadnaja statistika v medicine [Visual statistics in medicine]. Geotar-Med, Moscow (in Russian).
- Sapozhnikov, A.G., Doroshevich, A.E., 2000. Histologicheskaja i mikroskopicheskaja tehnika [The histological and microscopic technique]. Izdatel'stvo SAU, Smolensk (in Russian).
- Shklovsky, V.M., Alfiorova, V.V., Misionzhnik, E.Y., Krasnov, V.N., Gusev, E.I., Uzbekov, M.G., Gekht, A.B., Lukyanuk, E.V., 2011. Znachenie sindroma endogennoj intoksikacii dlja vosstanovlenija narushennih funkcij posle ishemicheskogo insulta [The role of autointoxication in functional rehabilitation after ischemic stroke]. *Nevrologija* 63(4), 27–30 (in Russian).
- Tereshenko, O.A., Botashev, A.A., Pomeshik, Y.V., Petrosyan, E.N., Sergienko, V.I., 2012. Sindrom endogennoj intoksikacii i sistemnoj vospalitel'noj reakcii pri zhelchnom peritonite, oslozhnennom abdominal'nim sepsisom [Endogenous intoxication syndrome and system inflammatory reaction in choleperitonitis, complicated by abdominal sepsis]. *Vestnik Eksp. i Klin. Hirurgii* 5(4), 722–726 (in Russian).
- Tropina, I.V., Morozov, S.V., Dolgih, V.T., Poluektov, V.L., Ershov, A.V., 2010. Endogennaja intoksikacija u bol'nyh s postnekroticheskimi kistami podzheludochnoj zhelezi [En-

- ogenous intoxication in patients with postnecrotic pancreatic cysts]. Vestnik VolGMY 33(1), 97–98 (in Russian).
- Uzbekov, M.G., Alferova, V.V., Gekht, A.B., Misionzhnik, E.Y., 2010. K voprosu o patohimicheskikh izmeneniyah sistemi metabolicheskogo gomeostaza v ostrom periode ishemicheskogo insyl'ta [About pathochemical changes of the system of metabolic homeostasis in acute period of ischemic stroke]. Ross. Mediko-Biologicheskij Vestnik im. I.P. Pavlova 3, 72–76 (in Russian).
- Venkatasubramanian, P.N., 2012. Imaging the pancreatic ECM. Ed. P.J. Grippo, H.G. Munshi. Transworld Research Network, pp. 11–27.
- Zecchini, S., Bombardelli, L., Decio, A., Bianchi, M., Mazzarol, G., Sanguineti, F., Aletti, G., Maddaluno, L., Berezin, V., Bock, E., Casadio, C., Viale, G., Colombo, N., Giavazzi, R., Cavallaro, U., 2011. The adhesion molecule NCAM promotes ovarian cancer progression via FGFR signaling. EMBO Mol. Med. 3(8), 480–494.
- Zhang, X.-P., Hua, T., 2007. Pathogenesis of pancreatic encephalopathy in severe acute pancreatitis. Hepatobiliary Pancreat. Dis. Int. 6(2), 134–140.

Надійшла до редколегії 23.08.2014



Зміст

Кульбачко Ю.Л., Дидур О.А., Пахомов А.Е., Лоза И.М. Трофометаболическая активность дождевых червей (Lumbricidae) как зоогенный фактор поддержания устойчивости рекультивированных почв к загрязнению медью	99
Васильок О.М., Пахомов О.Є. Вплив екскреторної функції ссавців на активність аспартатамінотрансферази в листках <i>Glechoma hederacea</i> в умовах забруднення кадмієм	105
Хобот В.В., Новіцький Р.О., Бондарев Д.Л. Конкуренція представників родини Бичкові (Gobiidae) з іншими видами риб водойм Придніпров'я	110
Бондарець Д.І., Чаплигіна А.Б. Терміни розмноження та розмір кладки у <i>Parus major</i> та <i>P. caeruleus</i> у Харківській та Сумській областях	115
Харченко Л.П., Ликова І.О. Гістологічна будова травного тракту куликів (Aves, Charadrii)	122
Зайцева І.О., Поворотня М.М. Фенотипічна мінливість листків рослин роду <i>Acer</i> , інтродукованих у степову зону України	133
Чернетченко Д.В., Моцний М.П., Боцьва Н.П., Єліна О.В. Дослідження функціонального стану рослин під час імпульсної світлової стимуляції	145
Чернетченко Д.В., Моцний М.П., Боцьва Н.П., Єліна О.В. Моделювання внутрішньоклітинних механізмів виникнення біоелектричних потенціалів рослин під час комбінованої стимуляції	151
Ковальчук А.Н. Остатки рыб из раскопок кургана эпохи бронзы около с. Марьянское (Днепропетровская область, Украина)	156
Долина О.О., Сметана О.М. Територіальна структура та класифікація ґрунтів Криворізького залізорудного басейну	161
Макарчук В.А., Ушакова Г.А. Содержание NCAM в головном мозге и поджелудочной железе крыс в условиях эндогенной интоксикации при экспериментальном хроническом панкреатите	169



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seriâ Biologiâ, ekologiâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 2014. 22(2).

ISSN 2310-0842 print

ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

Content

Kulbachko Y.L., Didur O.A., Pakhomov O.Y., Loza I.M. Trophic-metabolic activity of earthworms (Lumbricidae) as a zoogenic factor of maintaining reclaimed soils' resistance to copper contamination	99
Vasilyuk O.M., Pakhomov O.Y. Effect of mammals' excretory function on aspartate aminotransferase activity in <i>Glechoma hederacea</i> leaves in conditions of <i>Cd</i> pollution	105
Khobot V.V., Novitskiy R.O., Bondarev D.L. Competitive relationship between members of the Gobiidae family and other fish species of waters of Pridneprovye region	110
Bondarets D., Chaplygina A. Timing of reproduction and clutch size in <i>Parus major</i> and <i>P. caeruleus</i> in Kharkiv and Sumy regions	115
Kharchenko L.P., Lykova I.A. Histological structure of the digestive tract of waders (Aves, Charadrii)	122
Zaitseva I.O., Povorotnaya M.M. Phenotypic variability of plant leaves of <i>Acer</i> genus, introduced into steppe zone of Ukraine	133
Chernetchenko D.V., Motsnyj M.P., Botsva N.P., Elina O.V. Research of the plant's functionality state during pulsed light stimulation	145
Chernetchenko D.V., Motsnyj M.P., Botsva N.P., Elina O.V. Models of intracellular mechanisms of plant bioelectrical potentials caused by combined stimulation	151
Kovalchuk O.M. Fish remnants from the excavations of the Bronze Age barrow near Maryanskoe village (Dnepropetrovsk region, Ukraine)	156
Dolina O.O., Smetana O.M. Territorial pattern and classification of soils of Kryvyi Rih Iron-Ore Basin	161
Makarchuk V.A., Ushakova G.A. Content of NCAM in the brain and pancreas of rats in response to endointoxication under conditions of experimental chronic pancreatitis	169

Друкується за рішенням вченої ради Дніпропетровського національного університету ім. Олесь Гончара
згідно з планом видань на 2014 рік (прот. № 6 від 19.12.2013 р.)

Редакційна колегія (Editorial Board)

Голова редакційної колегії:

Пахомов Олександр Євгенович – Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара, декан ф-ту біології екології та медицини; д-р біол. наук, проф.

Заступники голови редакційної колегії:

Wasser Solomon P. – University of Haifa, Institute of Evolution, International Centre for Biotechnology and Biodiversity of Fungi, Haifa, Israel; Dr., Prof.;

Tchounwou Paul B. – Jackson State University, College of Science, Engineering & Technology, NIH-RCMI Center for Environmental Health, Associate Dean & Presidential Distinguished Professor, Jackson, USA; Sc. D.;

Fedak George – Agriculture and Agri-Food Canada (AAFC), Eastern Cereal and Oilseed Research Centre (ECORC), Canada; Dr., Prof.

Науковий секретар редакційної колегії:

Бригадиренко Віктор Васильович – Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара, доцент каф. зоології та екології; канд. біол. наук, доц.

Члени редакційної колегії:

Bedő Zoltán – Agricultural Research Institute of the Hungarian Academy of Sciences, Hungary; D. Sc.;

Balázs Sándor – Bessenyei György College, Hungary; Prof.;

Barabasz Wiesław – Agricultural University of Krakow, Department of Microbiology; Dr hab., Prof.;

Demberel Shirchin – The Mongolian Academy of Agricultural Science, Project Director of LAB Research, Mongolia; Sc. D, Prof.;

Kozłowska S. – Institut fuer Molekulare Infektionsbiologie, Universitaet Wuerzburg, Deutschland; Dr.;

Kuschik Peter – Helmholtz Centre for Environmental Research – UFZ, Department of Environmental Biotechnology, Leipzig, Germany; Dr.;

Pierzynowski Stefan G. – Lund University, Dept of Biology, Lund, Sweden; PhD, Prof.;

Vološčuk Ivan – Technická univerzita vo Zvolene, Fakulta Ekologie a Environmentalistiky, Slovak Republic; Prof., DrSc.;

Вінніков Альберт Іванович – Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара, завідувач каф. мікробіології, вірусології та біотехнології; д-р біол. наук, проф.;

Гаско Віктор Якович – Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара, завідувач каф. зоології та екології; канд. біол. наук, доц.;

Дгебуадзе Юрій Юліанович – Інститут проблем екології та еволюції ім. О. М. Северцова РАН, заступник директора; академік РАН, д-р біол. наук;

Лихолат Юрій Васильович – Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара, завідувач каф. фізіології та інтродукції рослин; д-р біол. наук, проф.;

Мицик Леонід Павлович – Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара, завідувач каф. геоботаніки, ґрунтознавства та екології; д-р біол. наук, проф.;

Недзвецький Віктор Станіславович – Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара, проф. каф. біофізики та біохімії; д-р біол. наук, проф.;

Сатарова Тетяна Миколаївна – Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара, проф. каф. мікробіології, вірусології та біотехнології; д-р біол. наук, проф.;

Северинівська Олена Вікторівна – Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара, завідувач каф. фізіології людини та тварин; д-р біол. наук, проф.;

Семенченко Віталій Павлович – ГНПО «НПЦ НАН Білорусі по біоресурсам», заступник генерального директора з наукової роботи, завідувач лабораторії гідробіології; член-кор. НАН Білорусі, д-р біол. наук.;

Травітєв Анатолій Павлович – Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара, проф. каф. геоботаніки, ґрунтознавства та екології; член-кор. НАН України, д-р біол. наук, проф.;

Федоненко Олена Вікторівна – Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара, завідувач каф. загальної біології та водних біоресурсів; д-р біол. наук, проф.;

Штеменко Наталія Іванівна – Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара, завідувач каф. біофізики та біохімії; д-р біол. наук, проф.

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія

Заснований у 1993 р.

Том 22(2)

Українською, російською та англійською мовами

Свідоцтво державної реєстрації серія КВ № 7898 від 17.09.2003 р.

Редактор В.Д. Маловик
Оригінал-макет виготовив В.В. Бригадиренко

Підписано до друку 21.11.2014. Формат 60×84 ¹/₁₆. Папір друкарський. Друк плоский. Ум. друк. арк. 10,2. Ум. фарбовідб. 10,2. Обл.-вид. арк. 10,2. Тираж 100 пр. Вид. № 1827. Замовлене

Свідоцтво державної реєстрації № ДК – 289 від 21.12.2000 р.

Видавництво Дніпропетровського університету,
пр. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, 49010