



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seriâ Biologiâ, ekologiâ

Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.
2013. 21(1)

ISSN 2310-0842

www.ecology.dp.ua

УДК 579.266.4

Вплив ферум (III) цитрату на АТФ-гідролази *Desulfuromonas acetoxidans* IMB B-7384

О.Д. Масловська, С.О. Гнатуш

Львівський національний університет імені Івана Франка, Львів, Україна

Досліджено вплив різних концентрацій ферум (III) цитрату на АТФ-гідролази *Desulfuromonas acetoxidans* IMB B-7384 протягом чотирьох діб культивування. Показано, що питома АТФ-гідролазна активність *D. acetoxidans* IMB B-7384 змінюється залежно від тривалості культивування та концентрації солі металу. Внесення ферум (III) цитрату у відносно низьких концентраціях (10–12 мМ) спричиняє зростання питомої АТФ-гідролазної активності клітин *D. acetoxidans* IMB B-7384 порівняно з контролем. Зі збільшенням концентрації солі металу питома АТФ-гідролазна активність *D. acetoxidans* IMB B-7384 інгібується. Зі збільшенням тривалості культивування питома АТФ-гідролазна активність знижується. Внесення ферум (III) цитрату у середовище культивування спричиняє зростання Na^+ , K^+ -АТФ-азної активності одночасно з інгібуванням активності Mg^{2+} -АТФ-гідролази протягом чотирьох діб культивування. Зміни активності АТФ-гідролаз можуть бути індикатором стресорного впливу, наприклад, токсичності важких металів.

Ключові слова: АТФ-гідролаза; ферум (III) цитрат; *Desulfuromonas acetoxidans* IMB B-7384

The influence of ferric (III) citrate on ATP-hydrolases of *Desulfuromonas acetoxidans* IMV B-7384

O. Maslovska, S. Hnatush

Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine

Desulfuromonas acetoxidans obtains energy for growth by the anaerobic oxidation of organic compounds with the carbon dioxide formation. It was found that ferrum and manganese are used as terminal electron acceptors in the processes of anaerobic respiration, such as dissimilative Fe^{3+} - and Mn^{4+} -reduction, carried out by these bacteria (Lovely, 1991). *D. acetoxidans* IMV B-7384 can be used as anode biocatalyst in microbial fuel cell with high electron recovery through acetate oxidation to the electric current as a result of electron transfer to the anode or 3d-type transition metals, such as ferrum and manganese, in the process of their reduction. Investigation of biochemical changes of *D. acetoxidans* IMV B-7384 under the influence of Fe (III) compounds is important for optimization of the process of bacterial electricity generation. ATP-hydrolase is located in cytoplasmic membrane, and its subunits are exposed to both the cytoplasm and the external environment. Therefore, the changes of that enzyme activity can be used as an indicator of various stress exposure. Presence of ferric iron ions in the bacterial growth medium could catalyze generation of organic reactive oxygen species, such as peroxyl (ROO-) and alkoxyl (RO-) radicals. Lipid peroxidation is one of the main reasons of cell damage and it's following death under the influence of reactive oxygen metabolites. It is known that lipid peroxidation and membrane transport processes are somehow interrelated, but mechanisms of such interaction are still unidentified. In our previous researches we have shown the influence of ferric (III) citrate on the intensity of lipid peroxidation of *D. acetoxidans* IMV B-7384. Significant increase of the content of lipid peroxidation products (lipid hydroperoxides, conjugated dienes and malondialdehyde) in bacterial cells has been observed under the addition of ferric (III) citrate into the cultural medium. The increase of the concentration of lipid peroxidation products in bacterial cells confirms free radical mechanism of oxidation of polyunsaturated fatty acids. Thus, for fulfilling complete analyses of cell response against oxidative stress it was reasonable to investigate the influence of ferric (III) cit-

Львівський національний університет імені Івана Франка, пр. Червоної Калини, 121/39, Львів, 79049, Україна.
Тел.: +38-098-861-60-98. E-mail: sosnovska.olga@yandex.ua

Ivan Franko National University of Lviv, Chervona Kalyna str. 121, of. 39, Lviv 79049, Ukraine.
Tel.: +380988616098. E-mail: Sosnovska.olga@yandex.ua

© О.Д. Масловська, С.О. Гнатуш

rate on specific ATP-hydrolase activity, Na^+ , K^+ -ATP-hydrolase activity and Mg^{2+} -ATP-hydrolase activity of *D. acetoxidans* IMV B-7384. Bacteria were cultivated in the modified Postgate C medium during four days under the anaerobic conditions and temperature +27°C with addition from 10 to 20 mM of ferric (III) citrate into the growth medium. Control samples didn't contain investigated metal salt. Chosen concentrations of metal salt caused inhibition of bacterial growth by 20–50%. Activities of ATP-hydrolases were investigated as described. It was shown, that specific ATP-hydrolase activity of *D. acetoxidans* IMV B-7384 is changing in dependence on duration of ferric (III) citrate exposure and concentration of the metal salt. Addition of the ferric (III) citrate in relatively low concentrations (10–12 mM) causes increasing of specific ATP-hydrolase activity of *D. acetoxidans* IMV B-7384 in comparison with control. Activity of investigated enzymes was inhibited under the increasing of metal salt concentration in bacterial growth medium. Increase of duration of *D. acetoxidans* IMV B-7384 cultivation causes decrease of ATP-hydrolase activity. Addition of ferric (III) citrate causes simultaneous increasing of Na^+ , K^+ -ATP-hydrolase activity and inhibition of Mg^{2+} -ATP-hydrolase activity during four days of bacterial cultivation.

Keywords: ATP-hydrolase activity; ferric (III) citrate; *Desulfuromonas acetoxidans* IMV B-7384

Вступ

Бактерії роду *Desulfuromonas*, подібно до інших бактерій, що відновлюють сірку, мають унікальний метаболізм. Вони використовують велику різноманітність органічних сполук для відновлення сірки до сульфиду. Бактерії *Desulfuromonas acetoxidans* одержують енергію при окисненні ацетату до діоксиду карбону за анаеробних умов (Gebhardt et al., 1985). Клітини *D. acetoxidans* швидко відновлюють розчинний Fe (III) за присутності ацетату, тоді як за його відсутності відновлення Fe (III) є незначним (Lovely, 1991). Етанол, пропанол, піруват і бутанол також є донорами електронів у процесі Fe (III)-редукції (Lovely, 1991; Barton, 2004; Lovely et al., 2004). Проблема дослідження взаємодії сірководновловальних бактерій із металами актуальна, оскільки використання цих мікроорганізмів, резистентних до високих концентрацій токсичних металів у навколишньому середовищі, дасть змогу нейтралізувати токсичність кінцевого продукту дисиміляційного відновлення сірки (гідроген сульфиду) та іонів металів унаслідок їх часткового зв'язування з утворенням нерозчинних осадів. Бактерії *Desulfuromonas acetoxidans* IMV B-7384 також розглядають як високоефективний біокатализатор для мікробно-анодних паливних елементів, що забезпечують формування електричного струму при окисненні органічного карбону, внаслідок переміщення електронів при процесах відновлення перехідних металів 3d-типу, зокрема феруму та мангану (Zhang et al., 2006; Vasylyv et al., 2012). Дослідження змін біохімічних властивостей у клітинах *D. acetoxidans* IMV B-7384 за впливу сполук Fe (III), залежно від їх концентрації у середовищі, є важливим для оптимізації процесів екзоелектрогенезу.

Аденозинтрифосфатгідролаза (АТФ-гідролаза) – один із ключових ферментів енергетичного метаболізму клітини, завдяки якому відбувається формування різниці електрохімічних потенціалів на мембрані (Yoshimura et al., 1978; Hasan et al., 1979; Kuhlbrandt, 2004). Фермент локалізується у плазматичній мембрані таким чином, що його субодиниці експоновані як до цитоплазми, так і до зовнішнього середовища, тому його активність може бути використана як індикатор будь-якого стресорного впливу. Тобто чутливість мембранних ферментних систем можна використовувати, з одного боку, як індикатор токсичності стресора до певного виду мікроорганізмів, наприклад, токсичності важких металів, а з іншого – як критерій біологічного потенціалу резистентності мікроорганізмів. Тому мета даної роботи – охарактеризувати зміни питомої АТФ-гідролазної активності, Mg^{2+} -залежної АТФ-гідролазної активності та Na^+ , K^+ -АТФ-

гідролазної активності *D. acetoxidans* IMV B-7384 за впливу різних концентрацій ферум (III) цитрату залежно від тривалості культивування.

Матеріал і методи досліджень

Для досліджень використовували бактерії *Desulfuromonas acetoxidans* IMV B-7384, виділені з озера Яворівське, одержані в чистій культурі й ідентифіковані на кафедрі мікробіології Львівського національного університету імені Івана Франка. Бактерії вирощували на модифікованому середовищі Постгейта С. Донором і акцептором електронів був фумарат (42 mM). Біомасу визначали фотометруванням (Vasylyv and Hnatysh, 2011). Для отримання мембранної фракції клітини руйнували ультразвуком і центрифугували за схемою, поданою нижче. Відмиті від культуральної рідини та ресуспендовані в буфері А (10 mM трис- HCl , pH 7,4; 4 mM MgCl_2 ; 1 mM феназинметилсульфонілфторид; 1 mM дитіотреїтол) клітини руйнували ультразвуком (дезінтегратор УЗДН – 1, 22 кГц, сила анодного струму 0,4–0,7 А, резонансні умови) 3,0–3,5 хв. Отриманий таким чином диспергат центрифугували 15–20 хв (6 000 об./хв). Осад (залишки клітин і фрагменти клітинних оболонок) відкидали, а надосадову рідину повторно центрифугували при 12–15 тис. об./хв при +4 °C 30 хв на центрифугу ЦР-2. Кількісно субклітинні препарати характеризували за наявністю в них білка, який визначали методом Лоурі (Lowry et al., 1951).

Визначення загальної АТФ-гідролазної активності проводили у стандартному середовищі інкубації (об'єм – 0,4 мл) такого складу: 5 mM АТФ, 5 mM MgCl_2 , 50 mM NaCl , 100 mM KCl , 1 mM етиленглікольтетраацетат (ЕГТА), 20 mM трис- HCl , pH 7,4 та дигітонін 0,01%. Кількість білка мембранної фракції у пробі (у середньому) становила 25 мкг/мл, тривалість інкубації – 15 хв, температура – +27 °C. Контролем (на неферментативний гідроліз АТФ та вміст ендogenous фосфору) були проби, що за своїм складом відповідали стандартному середовищу інкубації, але містили мембранний препарат, АТФ-гідролазну активність якого попередньо інактивували 10% розчином трихлороцтової кислоти. АТФ-гідролазну реакцію ініціювали внесенням до середовища інкубації аліквоти (30 мкл) суспензії мембранного препарату, ферментативний процес гальмували додаванням до розчину 1 мл охолодженого до +8 °C 10% розчину трихлороцтової кислоти (Danilovich et al., 2004; Danilovich et al., 2007). Вміст неорганічного фосфору визначали за модифікованим методом Фіске – Суббароу (Fiske and Subbarow, 1925).

Mg^{2+} -залежну АТФ-азну активність обчислювали як різницю між загальною АТФ-азною активністю та контрольним показником. У разі використання стандартного середовища інкубації кальцієвий хелатор ЕГТА в концентрації 1 мМ, як відомо, надійно забезпечує зв'язування ендогенних іонів Ca^{2+} . Отже, за таких умов йдеться про визначення саме Ca^{2+} -незалежної Mg^{2+} -залежної АТФ-азної ферментативної активності (Danilovich et al., 2004).

Визначення активності Na^+ , K^+ -АТФ-ази базується на здатності серцевого глікозиду убаїну інгібувати цей фермент (Danilovich et al., 2004). Для цього визначали активність мембранного препарату в інкубаційному середовищі без додавання убаїну та паралельно вимірювали АТФ-азну активність за присутності глікозиду (1 мМ). Na^+ , K^+ -АТФ-азну активність визначали як різницю величини активності у середовищі з убаїном і без нього.

Статистичне опрацювання результатів проводили з використанням критерію Стюдента (Lakin, 1990).

Результати та їх обговорення

Функціональна необхідність феруму як чинника, що відіграє важливу роль в окисно-відновних процесах у ряді біохімічних реакцій, безперечна. Однак іони феруму можуть каталізувати вільнорадикальне перекисне окиснення ліпідів. Іони феруму у середовищі культивування бактерій стимулюють утворення пероксидних радикалів та органічних активних метаболітів, таких як пероксил ($ROO^{\cdot}$) та алкоксил ($RO^{\cdot}$) радикали (Papanikolaou and Pantopoulos, 2005). Однією з основних причин пошкодження та загибелі клітин унаслідок дії АМК вважають перекисне окиснення ліпідів. Перекисне окиснення ліпідів (ПОЛ) – частина метаболічних реакцій, які відбуваються у клітині; інтенсивність ПОЛ залежить від ненасиченості, в'язкості, гідрофобності ліпідів. Ці характеристики досить стаціонарні, контролюються системою антиоксидантного захисту, що включає ферментативні та неферментативні компоненти (Golovchak et al., 2012). Однак якщо генерація активних метаболітів кисню збільшується чи знижується потужність систем їх деградації або ці два процеси відбуваються одночасно, спричиняється оксидативний стрес. За цих умов відбувається підвищення стаціонарної концентрації АМК (Semchyshyn and Lushchak, 2004).

Беззаперечним є твердження про те, що процеси мембранного транспорту та процеси пероксидного окиснення ліпідів та білків певним чином взаємопов'язані, проте невстановленими залишаються механізми перебігу даних процесів (Zup, 2012). Нами досліджено вплив ферум (III) цитрату на інтенсивність перекисного окиснення ліпідів та показники системи антиоксидантного захисту клітин *D. acetoxidans* IMB B-7384 за впливу ферум (III) цитрату. За внесення солі металу в культуральне середовище спостерігали зростання вмісту гідропероксидів ліпідів, дієнових кон'югатів і малонового діальдегіду у клітинах *D. acetoxidans* IMB-B7384, що підтверджує вільнорадикальний механізм окиснення поліненасичених жирних кислот (Maslovska and Hnatysh, 2013). З огляду на вищезазначене доцільно дослідити зміни питомої АТФ-гідролазної активності, Mg^{2+} -залежної

АТФ-гідролазної активності та Na^+ , K^+ -АТФ-гідролазної активності *D. acetoxidans* IMB B-7384 за впливу ферум (III) цитрату.

Для дослідження впливу ферум (III) цитрату на активність АТФ-гідролаз *D. acetoxidans* IMB B-7384 у культуральне середовище вносили 10–20 мМ солі металу. У контроль солі металу не вносили. Ці концентрації ферум (III) цитрату спричиняють інгібування росту культури на 20–50%.

Питома АТФ-гідролазна активність *D. acetoxidans* IMB B-7384, вирощених без внесення ферум (III) цитрату, знижувалася зі збільшенням тривалості культивування (рис. 1). Так, на другу добу культивування питома АТФ-гідролазна активність становила $4,29 \pm 0,095$ мкмоль/хв/мг білка. На третю добу спостерігали зниження активності ферменту до $2,40 \pm 0,065$, а на четверту – $2,06 \pm 0,085$ мкмоль/хв/мг білка.

Внесення ферум (III) цитрату у концентрації 10 мМ на другу добу культивування зумовлювало незначне зниження питомої АТФ-гідролазної активності порівняно з контролем (рис. 1). На третю добу культивування за впливу цієї концентрації солі металу питома АТФ-гідролазна активність зростала в 1,5 раза порівняно з контролем. На четверту добу культивування спостерігали зниження активності ензиму порівняно з контролем в 1,3 раза. Подібні зміни питомої АТФ-гідролазної активності *D. acetoxidans* IMB B-7384 спостерігали і за внесення 12 мМ ферум (III) цитрату. Внесення 16 мМ ферум (III) цитрату у середовище культивування бактерій *D. acetoxidans* IMB B-7384 зумовлювало значне інгібування питомої АТФ-гідролазної активності порівняно з контролем. Вже на другу добу культивування питома активність ензиму знизилася в 2,5 раза. За збільшення тривалості культивування до чотирьох діб спостерігали інгібування АТФ-гідролазної активності утричі. Внесення 20 мМ ферум (III) цитрату на другу добу культивування зумовлювало зниження питомої АТФ-гідролазної активності *D. acetoxidans* IMB B-7384 в 1,8 раза порівняно з контролем. Однак на третю та четверту доби питома активність ферменту бактерій *D. acetoxidans* IMB B-7384, вирощених за впливу 20 мМ ферум (III) цитрату, практично не відрізнялася від контролю.

У роботі Danilovich et al. (2004) досліджено каталітичні властивості Ca^{2+} -незалежної Mg^{2+} -залежної АТФ-гідролази (Mg^{2+} -АТФ-гідролази) *Bacillus sp.* B4253. Авторами припущено, що азидчутлива компонента АТФ-гідролазної активності пов'язана з функціонуванням ланцюга транспортування електронів у бактеріальній мембрані і є АТФ-азою F_0F_1 типу, подібною до мітохондріальної H^+ -АТФ-ази. Азидрезистентний компонент АТФ-гідролазної активності притаманна базальна Mg^{2+} -АТФ-азна активність, функцію якої у клітинах прокаріотів не досліджено (Danilovich et al., 2004). У цій роботі нами досліджено вплив ферум (III) цитрату на сумарну активність Mg^{2+} -АТФ-гідролази *D. acetoxidans* IMB B-7384. Найвищу Mg^{2+} -АТФ-гідролазну активність *D. acetoxidans* IMB B-7384, вирощених без внесення ферум (III) цитрату в культуральне середовище, спостерігали на другу добу культивування. На третю та четверту доби культивування Mg^{2+} -АТФ-гідролазна активність знижувалася, порівняно з показником активності на другу добу культивування.

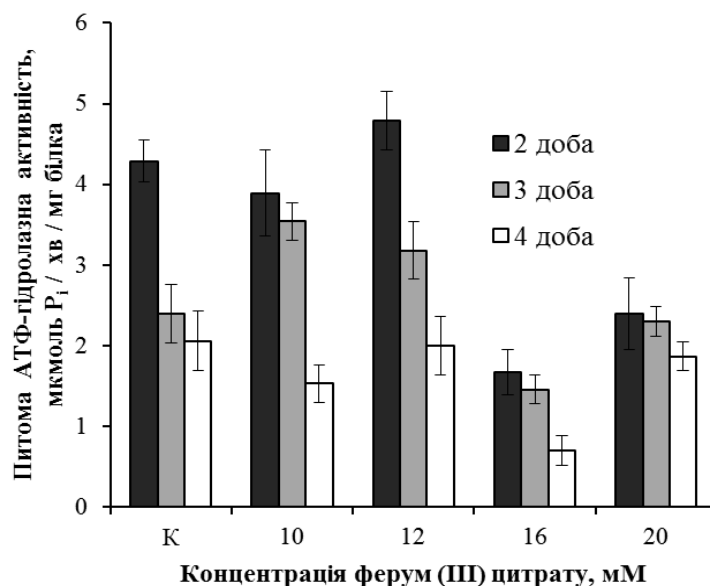


Рис. 1. Вплив ферум (III) цитрату на питому АТФ-гідролазну активність *D. acetoxidans* IMB B-7384

За впливу ферум (III) цитрату Mg^{2+} -АТФ-гідролазна активність залежала від тривалості культивування та концентрації солі металу (рис. 2). Найвищу Mg^{2+} -АТФ-гідролазну активність відмічено на другу добу культивування за усіх досліджуваних концентрацій. За збільшення тривалості культивування до чотирьох діб спостерігали зниження активності ферменту порівняно з другою добою культивування. Внесення 10 мМ ферум (III) цитрату зумовлювало зниження активності ферменту на другу добу культивування порівняно з контролем. На третю добу культивування за впливу такої концентрації солі металу спостерігали незначне зростання Mg^{2+} -АТФ-гідролазної активності порівняно з контрольним зразком. На четверту добу культивування за впливу 10 мМ ферум (III) цитрату активність Mg^{2+} -АТФ-гідролазни знижувалася порівняно з контролем на 30%. За внесення 12 мМ ферум (III) цитрату в культуральне середовище активність Mg^{2+} -АТФ-гідролазни *D. acetoxidans* IMB B-7384 на другу та третю доби культивування майже на відрізнялася від контролю. На четверту добу культивування спостерігали зниження активності ферменту на 30% порівняно з контролем.

Внесення 16 та 20 мМ ферум (III) цитрату зумовлювало значне (52 і 54% відповідно) інгібування Mg^{2+} -АТФ-гідролазної активності порівняно з контролем протягом чотирьох діб культивування. Можливо, за впливу таких концентрацій солі металу кількість утворених активних метаболітів кисню перевищує потужність систем їх деградації. У кінцевому результаті створений дисбаланс викликає підвищення стаціонарної концентрації активних метаболітів кисню, які інгібують активність Mg^{2+} -АТФ-гідролазни (Semchyshyn and Lushchak, 2004).

АТФ-ази P -типу – велика родина мультидоменних білків, які транспортують іони проти градієнта концентрації, використовуючи енергію гідролізу АТФ. Субстратами для цих АТФ-аз є катіони H^+ , Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cu^+ , Ag^+ , Zn^{2+} , Cd^{2+} , Co^{2+} і Pb^{2+} . Na^+ , K^+ -АТФ-аза є відомими представником родини АТФ-аз P -типу (Maeda

et al., 1998). Цей фермент відіграє важливу роль у регулюванні внутрішньоклітинного іонного балансу. Відомо, що активність Na^+ , K^+ -АТФ-ази змінюється за дії різних ендогенних і екзогенних факторів, таких як pH , температура, концентрація АТФ, катіонів Mg^{2+} тощо. Ці фактори впливають як на фермент на рівні самого каталітичного циклу, так і на організацію АТФ-ази (Zyn, 2012). Під час дослідження Na^+ , K^+ -АТФ-азної активності клітин *D. acetoxidans* IMB B-7384, вирощених без внесення ферум (III) цитрату у культуральне середовище, найвищу питому активність ензиму спостерігали на другу добу культивування (рис. 3).

Зі збільшенням часу культивування до чотирьох діб Na^+ , K^+ -АТФ-азна активність знижувалася. Можливо, коливання активності Na^+ , K^+ -АТФ-ази протягом клітинного циклу пов'язані також зі змінами біологічного складу плазматичної мембрани (Zyn, 2012). Внесення ферум (III) цитрату у концентраціях від 10 до 20 мМ спричиняло зростання Na^+ , K^+ -АТФ-азної активності, порівняно з контролем протягом чотирьох діб культивування. Так, за внесення ферум (III) цитрату у концентрації 10 мМ на другу добу культивування спостерігали зростання активності Na^+ , K^+ -АТФ-ази в 0,3 раза, на третю – у 2,6, а на четверту – 4,7 раза порівняно з контролем.

За внесення 20 мМ ферум (III) цитрату активність Na^+ , K^+ -АТФ-ази протягом чотирьох діб залишалася 1,12 мкмоль/хв/мг білка. Відомо, що Na^+ , K^+ -АТФ-аза дуже чутлива до окиснення вільними радикалами. У результаті атаки вільних радикалів Na^+ , K^+ -АТФ-аза уповільнює активний транспорт іонів і втрачає гідролітичну активність. Припускаємо, що зростання активності Na^+ , K^+ -АТФ-ази за впливу різних концентрацій ферум (III) цитрату може бути зумовлене змінами властивостей мембранних білків і ліпідів унаслідок дії активних метаболітів кисню. Такі зміни викликають зменшення мікров'язкості мембран, зумовлюють підвищення активності Na^+ , K^+ -АТФ-ази (Zyn, 2012).

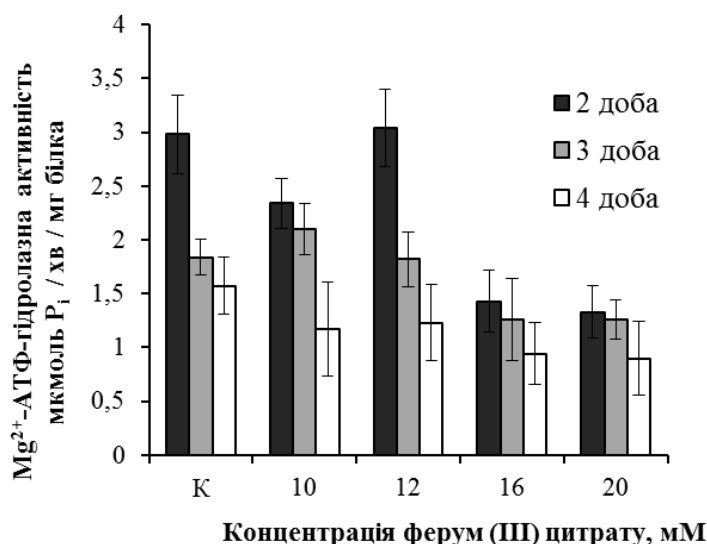


Рис. 2. Вплив ферум (III) цитрату на Mg^{2+} -АТФ-гідролазну активність *D. acetoxidans* IMB B-7384

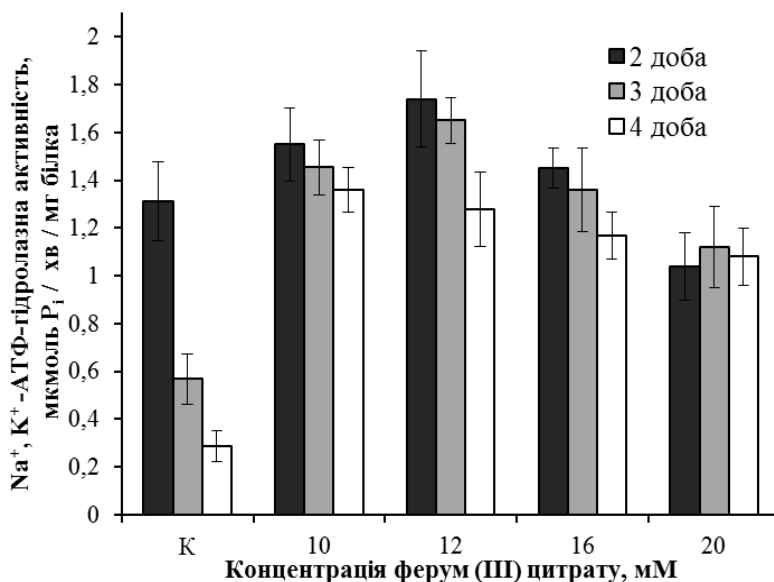


Рис. 3. Вплив ферум (III) цитрату на Na^+, K^+ -АТФ-азну активність *D. acetoxidans* IMB B-7384

Висновки

Питома АТФ-гідролазна активність *D. acetoxidans* IMB B-7384 змінюється залежно від тривалості культивування та концентрації солі металу. Внесення ферум (III) цитрату у відносно низьких концентраціях (10–12 мМ) спричиняє зростання питомої АТФ-гідролазної активності клітин *D. acetoxidans* IMB B-7384 порівняно з контролем. За збільшення концентрації солі металу питома АТФ-гідролазна активність *D. acetoxidans* IMB B-7384 інгібується. Зі збільшенням тривалості культивування питома АТФ-гідролазна активність знижується. Внесення ферум (III) цитрату у середовище культивування спричиняє зростання Na^+, K^+ -АТФ-азної активності одночасно з інгібуванням активності Mg^{2+} -АТФ-гідролази протягом чотирьох діб культивування.

Бібліографічні посилання

- Danilovich, G.V., Gruzina, T.G., Ulberg, Z.R., Kosterin, S.O., 2004. Identification and catalytic properties of Mg^{2+} -dependent ATP-hydrolase of plasmic membrane of *Bacillus sp.* B4253 capable to gold accumulation [Identifikacija ta katalitichni vlastivosti Mg^{2+} -zaleznoi ATF-gidrolazi citoplazmatichnoi membrani *Bacillus sp.* B4253, zdatnih do nakopichennja zolota]. Ukr. Biochem. J. 76(5), 45–51 (in Ukrainian).
- Danilovich, G.V., Gruzina, T.G., Ulberg, Z.R., Kosterin, S.O., 2007. Effect of ionic and colloid gold on ATP-hydrolase fermentative systems of *Bacillus sp.* B4253 and *Bacillus sp.* B4851 [Vpliv ionnogo ta koloidnogo zolota na ATF-gidrolazni fermentni sistemi v membrani mikroorganizmiv *Bacillus sp.* B4253 ta *Bacillus sp.* B4851]. Ukr. Biochem. J. 79(4), 46–53 (in Ukrainian).
- Barton, L., 2007. Sulfate-reducing bacteria: Environmental and engineered systems. New York, USA, Cambridge University Press.

- Fiske, C., Subbarow, Y., 1925. The colorimetric determination of phosphorus. *J. Biol. Chem.* 66, 375–400.
- Gebhardt, N., Thauer, R., Linder, D., Kaulfers, P., Pfennig, N., 1985. Mechanism of acetate oxidation to CO₂ with elemental sulfur in *Desulfuromonas acetoxidans*. *Arch. Microbiol.* 141, 392–398.
- Golovchak, N.P., Tarnovs'ka, A.V., Kocjumbas, G.I., Sana-gurs'kij, D.I., 2012. Lipid peroxidation in living organisms [Procesy perekisnogo okisnennja lipidiv u zhivih organizmah]. Lviv, Ivan Franko Lviv National University (in Ukrainian).
- Hasan, S., Rosen, B., 1979. Properties and function of the proton-translocating adenosine triphosphatase of *Clostridium perfringens*. *J. Bacteriol.* 140(2), 745–747.
- Maeda, M., Hamano, K., Hirano, Y., 1998. Structures of P-type transporting ATP-ases and chromosomal locations. *Cell Structure and Function* 23, 315–323.
- Maslovska, O., Hnatysh, S., 2013. The influence of ferric (III) citrate on the intensity of lipid peroxidation and activity of antioxidative system of *Desulfuromonas acetoxidans* (Proc. 5th Ukrainian–Polish Weigl Conference). Chernivtsi, Ukraine, 46.
- Kuhlbrandt, W., 2004. Biology, structure and mechanism of P-type of ATP-ases. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 5, 282–295.
- Lakin, G.F., 1990. Biometrija [Biometrics]. Moscow, Vysshaja Shkola (in Russian).
- Lovely, D., Holmes, D., Nevin, K., 2004. Dissimilatory Fe (III) and Mn (IV) reduction. *Adv. Microb. Physiol.* 49, 246–259.
- Lovely, D., 1991. Dissimilatory Fe (III) and Mn (IV) reduction. *Microbiol. Rev.* 55(2), 259–287.
- Lowry, O., Rosenbrough, N., Farr, L., Randall, R., 1951. Protein measurement, with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193, 265–275.
- Papanikolaou, G., Pantopoulos, K., 2005. Iron metabolism and toxicity. *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 202, 199–211.
- Semchyshyn, H.M., Lushchak, V.I., 2004. Oxidative stress and control of catalase activity in *Escherichia coli* [Oksidativnij stres i reguljacija aktivnosti katalaz u *Escherichia coli*]. *Ukr. Biochem. J.* 76(2), 31–42 (in Ukrainian).
- Vasylyv, O., Hnatysh, S., 2011. Effect of transition metal compounds on catalase activity of sulfur-reducing bacterial *Desulfuromonas acetoxidans* cells. *Visn. Lviv Univ. Biol.* 57, 207–215.
- Vasylyv, O., Bilyy, O., Ferensovich, J., Hnatysh, S., 2012. Electric current generation by sulfur-reducing bacteria in microbial-anode fuel cell (Proc. SPIE). San-Diego, USA, 2012. 8472, 84720Z-1-7.
- Zhang, E., Xu, W., Diao, G., Shuang, C., 2006. Electricity generation from acetate and glucose by sedimentary bacterium attached to electrode in microbial-anode fuel cells. *J. Power Sources* 161, 820–825.
- Yoshimura, F., 1978. Properties of membrane adenosine triphosphatase of the obligately anaerobic bacteria *Veillonella alcalescens*. *J. Biochem.* 83, 1231–1238.
- Zyn, A., 2012. Prooxidant-antioxidant homeostasis and membrane transport in living organisms [Prooksidantno-antioksidantnij homeostaz i membrannij transport u zhivih organizmah]. *Visn. Lviv Univ. Biol.* 60, 20–39 (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 21.02.2013



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Visnik Dnipropetrovsk'skogo universitetu. Seriâ Biologiâ, ekologîâ

Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.
2013. 21(1)

ISSN 2310-0842

www.ecology.dp.ua

УДК 597.553.1:597-15(282.247.326.4+282.247.325.8)

Периодизация процесса натурализации тюльки (*Clupeonella cultriventris*) в Днепродзержинском и Кременчугском водохранилищах

В.Г. Терещенко¹, Д.С. Христенко², Л.И. Терещенко¹, А.Б. Назаров²

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Ярославская обл., Российская Федерация

²Институт рыбного хозяйства НААН, Киев, Украина

В двух водохранилищах Днепровского каскада выявлены периоды прохождения фаз натурализации массового вида рыб, что важно для изучения данного процесса у различных видов в разных регионах и для понимания роли чужеродных видов в их рыбном населении. Натурализация тюльки в рядом расположенных водоемах протекала по-разному. В акватории будущего Днепродзержинского водохранилища этот вид проник за два года до строительства плотины, а в Кременчугское он вселился через четыре года после его создания. Детализация начала фаз натурализации основана на анализе динамических фазовых портретов уловов тюльки исследовательским тралом.

Ключевые слова: тюлька; популяция; вселенец; фазы натурализации; динамический фазовый портрет; днепровские водохранилища

Periodization of the naturalization process of kilka (*Clupeonella cultriventris*) in Dneprodzerzhinsk and Kremenchug reservoirs

V.G. Tereshchenko¹, D.S. Khrystenko², L.I. Tereshchenko¹, A.B. Nazarov²

¹Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl region, Russia

²Institute of Fisheries of National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

Any species in new life conditions passes through several phases or stages of naturalization. Information about time of these phases is important for analysis of changes in invader population and understanding of the role of alien species in analysed water bodies. The aim of this work is to detect the time of occurrence of naturalization phases for the kilka in the Dneprodzerzhinsk and Kremenchug reservoirs. The analysed material includes the own data, archives of the Institute of Fisheries of the NAAS, commercial fishery statistics and literature sources. A dynamic phase portrait method was applied for detailing the time of beginning of different phases. It was established that kilka had been already present in the Dneprodzerzhinsk reservoir at the phase of II (reproduction) before its construction, and after 1967 it became the predominant pelagic species. As for the Kremenchug reservoir, kilka invaded that water body 4–5 years after its construction. It quickly passed phases I and II and by 1968 became abundant commercial species. Thus, it was found that kilka's naturalization phases occurred differently in these nearby water bodies: in the future Dneprodzerzhinsk reservoir area, this species penetrated two years before impoundment; while in the Kremenchug reservoir it penetrated four years after the construction. Four to five years were needed for passing first three phases of kilka naturalization in the studied reservoirs. Faster progression of the phases I and II of its naturalization in the Kremenchug reservoir compared to the Dneprodzerzhinsk one indicates on better life conditions in the first water body at the moment of invasion. Currently, the studied kilka populations pass the phase IV of naturalization, which is characterized by fluctuation of population abundance.

Keywords: kilka; population; invader; phase of naturalization; dynamic phase portrait; Dnieper reservoirs

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, ИБВВ РАН

²Институт рыбного хозяйства Национальной аграрной академии наук Украины, ул. Обуховская, 135, Киев, 03164, Украина. E-mail: khrystenko@ukr.net

¹Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742, Yaroslavl region, Nekouz district, Borok, IBIW RAS.

²Institute of fisheries of National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, Obukhivska str., 135, Kyiv, 03164, Ukraine. E-mail: khrystenko@ukr.net

Введение

Попав в новые условия обитания, любой вид проходит несколько фаз или стадий натурализации (Karpevich, 1975; Inderjit et al., 2005). Первая фаза, называемая фазой проникновения, определяется обнаружением особей данного вида на исследуемой территории, вторая, называемая фазой размножения, – регистрацией воспроизводства (нереста или молоди). В терминах популяционной экологии (Odum, 1975) фазу III можно охарактеризовать как фазу освоения территории и экспоненциального роста численности (Slynko and Kiyashko, 2012) или «взрыва» (Karpevich, 1975), а фазу IV – функционированием популяции в режиме флуктуации численности.

Известно, что экспансия тюльки в реки Азовско-Черноморского и Каспийского бассейнов началась после сооружения водохранилищ в низовьях рек Днепр, Дон и Волга (Sal'nikov and Suhojvan, 1959; Bulahov and Mel'nikov, 1965; Sharonov, 1971; Yakovlev et al., 2001). Этому способствовали эвригалинность вида, наличие в водохранилищах незанятой пелагиали, избыток кормового зоопланктона, малочисленность или отсутствие в водоемах аборигенных видов рыб (Kuderskiy, 1974). Первый период расширения ареала тюльки в бассейне Днепра связан со строительством Каховского водохранилища, а второй – Кременчугского и Днепродзержинского (Mel'nikov, 1955; Bulahov and Mel'nikov, 1965).

В Днепродзержинское и Кременчугское водохранилища проникли и натурализовались несколько видов рыб (Khristenko et al., 2010), но среди них стал не только массовым, но и имел промысловое значение только один – тюлька черноморско-азовская (*Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840).

Вновь образованные популяции тюльки отличаются от материнских популяций и между собой по линейно-весовому росту, продолжительности жизни, морфологическим и биохимическим показателям (Sharonov, 1969; Kujbyshevskoe vodohranilishhe, 1983; Shevchenko, 1991; Karabanov, 2009; Kas'janov, 2009; Slyn'ko et al., 2010). Кроме того, на разных фазах натурализации вселенца изменяются его популяционные характеристики, в том числе и динамические, от которых зависит прохождение последующих фаз и дальнейшая роль вида в экосистеме. В частности, на третьей фазе при отсутствии ограничивающего влияния среды наблюдается экспоненциальный рост численности популяции животных (Odum, 1975; Pianka, 1981; Solbrig and Solbrig, 1982). В этом случае удельная скорость роста численности популяции постоянна, максимальна и характеризует наследственно обусловленную способность вида к росту в данной среде обитания. Поскольку при натурализации вселенца имеет значение как скорость изменения численности, так и длительность каждой фазы, необходимо иметь информацию о времени начала и окончания фаз. Периодизация процесса натурализации вселенца позволит также полнее описать изменения в его популяции в процессе освоения водоема и особенности экспансии вида в бассейнах разных рек. Вместе с тем, в настоящее время информация о времени прохождения тюлькой фаз натурализации малочисленна и фрагментарна (Tereshchenko and Tereshchenko, 2010; Slynko and Kiyashko, 2012).

Цель данной работы – уточнение периодов фаз натурализации тюльки в Днепродзержинском и Кременчугском водохранилищах.

Материал и методы исследований

Материалом для исследования послужили данные уловов исследовательского трала размером $10 \times 1,5$ м с ячейей в кутке 6 мм, мальковой волокуши или «тканки» размером 10×1 м из мельничного газа № 7 и архивные материалы отдела «Изучения биоресурсов водохранилищ» Института рыбного хозяйства НААН (Otchet po NIR, 1960, 1965, 1980; Volkov, 1973). Анализировали динамику уловов отдельно по каждому орудии лова. Информацию из разных источников стандартизировали, приводя улов трала на 15 минут траления, а мальковой волокуши на облов 25 м^2 .

Динамические фазовые портреты обилия тюльки строили на основании данных улова исследовательского трала (Днепродзержинское водохранилище за 1971–1991 гг., а Кременчугское – за 1972–1991 гг.). Недостающая информация по уловам 1967–1970 гг. получена на основании предположения о постоянстве соотношения улова на усилие исследовательского трала и общего вылова тюльки по водоему. Пересчетный коэффициент для Днепродзержинского водохранилища равен 2,28, для Кременчугского – 6,9 экз./15 мин траления $\times$ год. Относительная погрешность восстановления данных составила по водохранилищам соответственно 0,2–0,5% и 7,0–7,4%. Информация промыслового вылова тюльки взята из литературы (Bulahov and Mel'nikov, 1965; Luzanskaja, 1965; Siginevich, 1968; Kovaleva, 1972; Probatov, 1973; Tanasijchuk, 1977; Shimanovskaja et al., 1977; Isaev and Karpova, 1989; Karpova et al., 1996).

Для объективизации выделения начала фаз применен метод динамического фазового портрета, который подробно описан ранее (Verbitsky and Tereshchenko, 1996). Рассматривали динамику обилия тюльки в координатах: N и dN/dt , где N – величина улова на усилие трала (экз./15 мин траления), dN/dt – скорость изменения уловов (экз./15 мин траления $\times$ год). Для исключения влияния случайных изменений данные по динамике уловов сглаживали.

Анализ основан на поиске стационарных или равновесных точек, то есть зон, в которых скорость изменения улова близка к нулю. Индикаторы реакции на возмущающее воздействие – это переход системы в другое равновесное состояние или нарушение хода (плавности) кривой фазового портрета. Ранее показано, что динамический фазовый портрет популяции и сообщества животных, далеко отстоящих от равновесного состояния, имеет вид выпуклой или вогнутой дуги от исходного состояния к новому.

В состоянии равновесия наблюдается минимальная амплитуда колебаний исследуемого параметра. При этом траектория системы на фазовом портрете имеет вид закручивающейся спирали – особая точка «устойчивый фокус», раскручивающейся спирали – особая точка «неустойчивый фокус» или эллиптической кривой – особая точка – «центр» (Verbitsky and Tereshchenko, 1996).

Результаты и их обсуждение

Продвижение тюльки вверх по Днепру началось одновременно с заполнением в 1955–1958 гг. самого нижнего в каскаде Каховского водохранилища. В нем популяция формировалась из рыб, поднимающихся ежегодно на нерест вверх по Днепру до середины будущего водохранилища (Sal'nikov and Suhojvan, 1959). В расположенном выше Днепровском (Запорожском) водохранилище, которое находится ниже исследуемых, тюлька впервые обнаружена летом 1958 г. в районе р. Орель, расположенной в верховье водоема. Промысловый вылов тюльки в нем, ведущийся ниже по течению (район сел Приветное и Андреевка), составил в 1959 г. 9 т, а в

1961 г. – более 11 т (Bulahov and Mel'nikov, 1965). Следовательно, скорее всего, в Днепровское водохранилище она проникла уже 1957 году. По данным этих же исследователей в 1961 г. отмечен нерест тюльки в устье р. Ворскла, расположенной в средней части современного Днепродзержинского водохранилища, и зарегистрированы ее единичные экземпляры в районе г. Кременчуг. Следовательно, ко времени строительства в 1963 г. плотины Днепродзержинской ГЭС (Isaev and Kargova, 1989) популяция тюльки на заливаемых акваториях прошла вторую фазу натурализации и находилась в начале третьей. Это согласуется с тем, что уже через четыре года в 1967 г. в водохранилище начался промысел тюльки, уловы которой росли до 1975 г. (рис. 1).

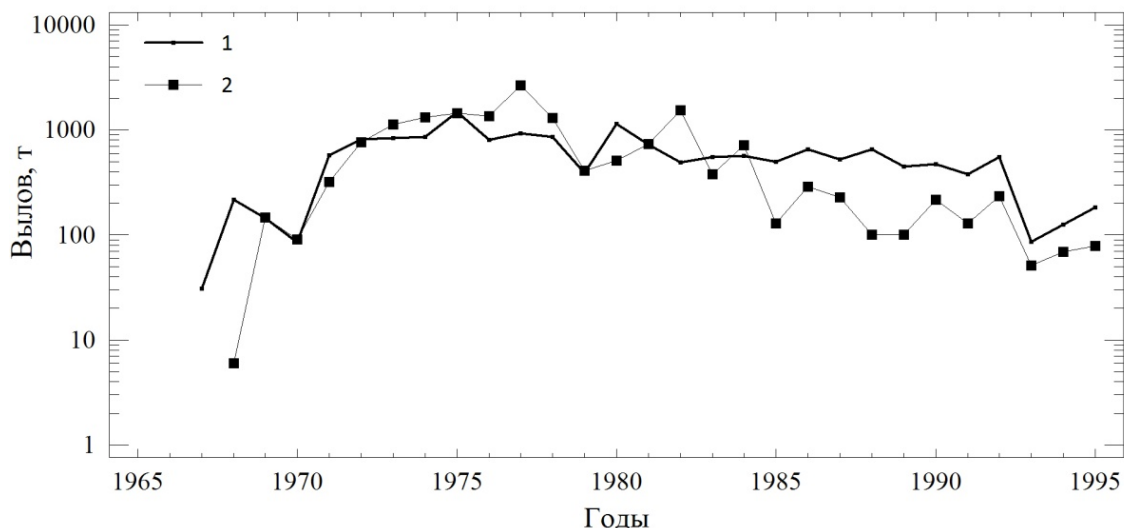


Рис. 1. Динамика вылова тюльки в Днепродзержинском (1) и Кременчугском (2) водохранилищах в полулогарифмических координатах

Таким образом, с момента создания Днепродзержинского водохранилища популяция тюльки находилась в нем на третьей фазе натурализации – освоения территории и роста численности. Увеличение уловов тюльки продолжалось с 1967 по 1975 г. (рис. 1). По данным уловов исследовательского трала, представленным в полулогарифмических координатах (рис. 2), в период 1967–1968 и 1969–1971 гг. наблюдались максимальные скорости роста численности популяции. В последующий период скорость роста численности снизилась, а к 1975 г. популяция тюльки пришла в равновесное состояние (рис. 3 а), соответствующее ее обилию 3500 экз./(15 мин траления) и величине вылова 1000–1500 т в год. Далее популяция вышла из устойчивого состояния, а динамика ее численности усложнилась; это указывает на то, что в 1975 г. в формировании популяции тюльки Днепродзержинского водохранилища закончилась третья фаза натурализации и наступила четвертая.

В Кременчугском водохранилище при его создании в 1959–1961 гг. тюльки не было. Как было показано выше, первые экземпляры тюльки впервые обнаружены ниже его плотины в 1961 г., то есть после ее строительства. В водоем, скорее всего, она попала после заполнения нижележащего водохранилища в 1965 г. Во-первых, в тот период в Днепродзержинском водохранилище популяция тюльки находилась в фазе освоения территорий и экспоненциального роста, во-вторых – ее нерест отмечался менее чем в 80 км ниже плотины Кременчугской

ГЭС, а в-третьих, после окончания заполнения лежащего ниже по течению Днепра водохранилища в 1965 г. в верхней части улучшились гидрологические условия для продвижения тюльки. Все это говорит о том, что в Кременчугское водохранилище проникло достаточное количество половозрелых особей, и популяция тюльки уже вступила в третью фазу натурализации.

С 1965 г. тюлька начала осваивать Кременчугское водохранилище (первая фаза натурализации). Со следующего года отмечено наличие молоди в уловах мальковой волокуши. С 1966 г., скорее всего, началась и третья фаза натурализации тюльки в Кременчугском водохранилище, поскольку уже в 1968 г. ее промысловый вылов составил 6 т, а далее он до 1977 г. неуклонно рос (рис. 1).

По данным уловов исследовательского трала, представленным в полулогарифмических координатах (рис. 2), в период 1968–1969 и 1970–1973 гг. наблюдались максимальные скорости роста численности популяции. Затем скорость роста численности снизилась, а к 1977 г. популяция пришла в равновесное состояние (рис. 3 б), соответствующее ее обилию 2000 экз./(15 мин траления) и вылова более 2600 т в год. Далее популяция вышла из устойчивого состояния, а динамика ее численности усложнилась. Следовательно, в 1977 г. в формировании популяции тюльки Кременчугского водохранилища закончилась третья фаза натурализации и наступила четвертая.

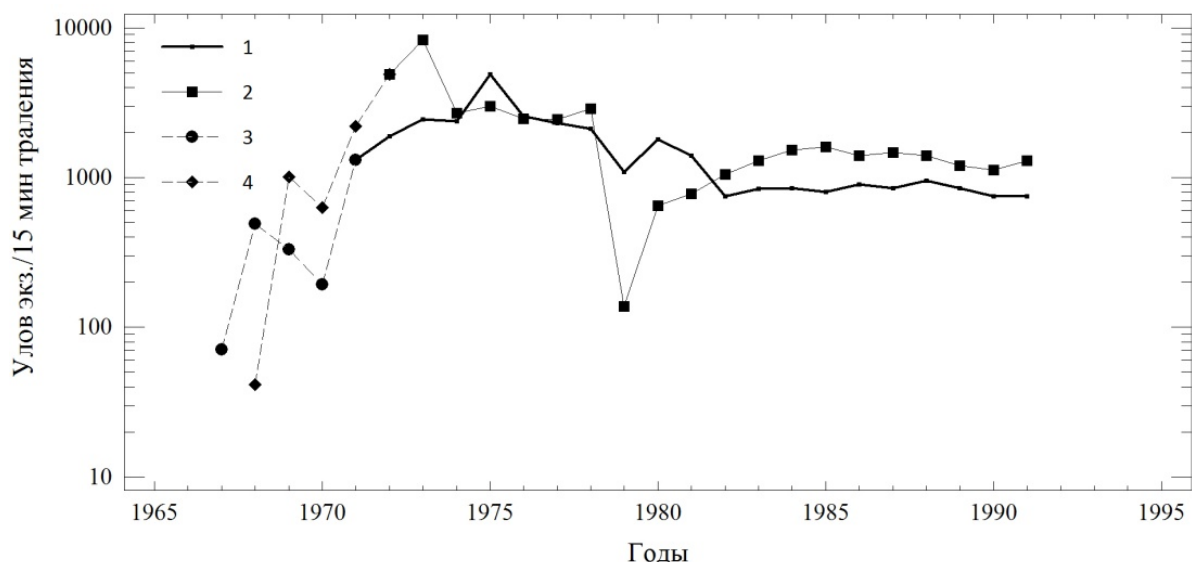


Рис. 2. Динамика обилия тюльки в исследовательском трале в полулогарифмических координатах:
 1 – обилие в Днепродзержинском водохранилище, 2 – обилие в Кременчугском водохранилище,
 3 и 4 – модельные данные экстраполяции

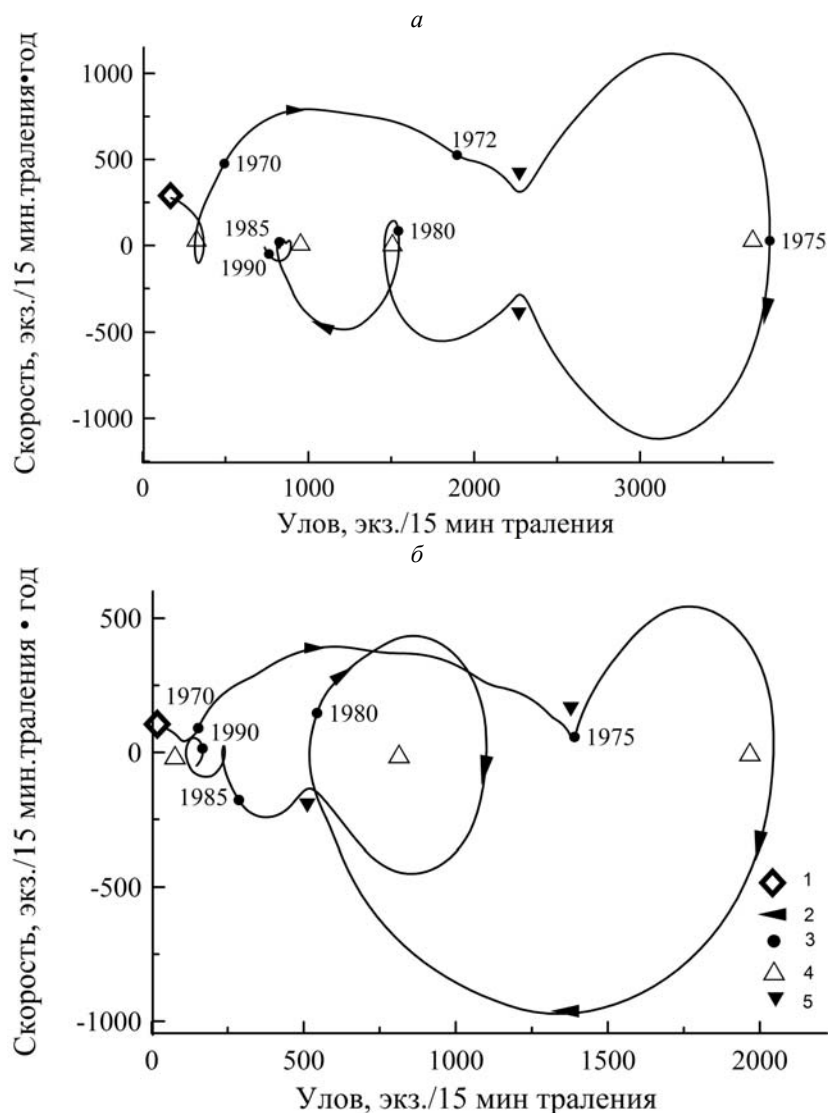


Рис. 3. Динамический фазовый портрет улова тюльки на усилие трала в Днепродзержинском (а) и Кременчугском (б) водохранилищах: 1 – начальное состояние, 2 – направление перемещения системы, 3 – состояние популяции в год, указанный рядом с кривой, 4 – устойчивое состояние, 5 – критическая точка

Таким образом, заполнение пелагиали днепровских водохранилищ короткоцикловым планктофагом (тремя) связано с наличием свободной экологической ниши, длительным периодом ее преадаптации к обитанию в пресноводных лимнических экосистемах и высокой способностью к дальним миграциям (Svetovidov, 1952).

Быстрому освоению туюлькой Днепродзержинского водохранилища способствовали благоприятные гидрологические условия. Подпор плотины у г. Запорожье простирался до середины будущего водохранилища (р. Ворскла). Кроме того, в 1959 г. на участке Днепродзержинск – Днепропетровск результатом загрязнения промышленными стоками была массовая гибель чехони (Luzanskaja, 1965), что освободило пелагиаль для исследуемого вида. Поэтому на момент строительства плотины Днепродзержинской ГЭС туюлька уже присутствовала в водоеме на начале третьей фазы натурализации. Его создание способствовало дальнейшему расширению ареала туюльки и ее появлению в Кременчугском водохранилище через несколько лет после строительства последнего. Время прохождения третьей фазы натурализации в водоемах одинаково, хотя в Кременчугском водохранилище скорость роста популяции туюльки после ее появления в водоеме была выше, чем в Днепродзержинском. Успешной натурализации туюльки в исследуемых водохранилищах способствовало и то, что доля основных пелагических хищников в составе уловов (судака и жереха) не превышала 10%, а основного пелагического планктофага (чехони) – 7% (Isaev and Karpova, 1980). Вместе с тем, кормовые условия для планктофагов были благоприятными (Otchet po NIR, 1960, 1965, 1980; Volkov, 1973).

Выводы

Процесс натурализации туюльки в исследуемых водоемах проходил различным путем. В Днепродзержинском водохранилище она была на акватории за два года до его создания, а в Кременчугском – вселялась после заполнения Днепродзержинского. Третья фаза натурализации в Днепродзержинском водохранилище проходила с 1963 по 1975 г., а в Кременчугском – с 1966 по 1977 г. Исследованные популяции туюльки на данном этапе находятся на четвертой фазе натурализации, которая характеризуется флуктуацией численности популяций.

Благодарности

Работа проведена при поддержке гранта РФФИ № 13-04-90921 «Анализ популяционных характеристик видов рыб-вселенцев Днепродзержинского и Кременчугского водохранилищ» и гранта Программы Президиума РАН № 30 «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», продпрограмма «Динамика и сохранение генофонда».

Авторы выражают глубокую благодарность зав. отделом изучения биоресурсов водохранилищ ИРХ НААН д. б. н., с. н. с. И.Ю. Бузевичу, сотрудникам отдела В.И. Полторацкой, А.Ф. Семенюку, А.А. Котовской, любезно предоставившим материалы для анализа.

Библиографические ссылки

- Bulahov, V.P., Mel'nikov, G.B., 1965. About the conditions of kilka *Clupeonella delicatula* (Nordmann) in the Leninsky reservoir [Ob uslovijah razvitiya tjuľ'ki [*Clupeonella delicatula* (Nordmann) v Leninskom vodohranilishhe]. Vopr. Ihtologii 5(3), 560–563 (in Russian).
- Inderjit, C.M.W., Colautti, R.I., 2005. The ecology of biological invasions: Past, present and future. Invasive plant: Ecological and Agricultural Aspects. Basel, Birkhäuser Verlag, Switzerland, 19–43.
- Isaev, A.I., Karpova, E.I., 1989. Rybnoe Hozjajstvo Vodohranilishh [Fisheries of Reservoirs]. Moscow, Pishhev. Prom. (in Russian).
- Karabanov, D.P., 2009. Genetiko-biohimicheskie adaptacii chernomorsko-kaspijskoj tjuľ'ki *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) pri rasshirenii areala [Genetic and biochemical adaptation of the kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840), with greater range]. Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. Moscow, IIEP RAS (in Russian).
- Karpevich, A.F., 1975. Teorija i praktika akklimatizacii vodnyh zhivotnyh [Theory and practice of aquatic animals acclimatization]. Moscow, Pishhev. Prom. (in Russian).
- Karpova, E.I., Petr, T., Isaev, A.I., 1996. Reservoir Fisheries in the Countries of the Common Wealth of Independent States. Rome.
- Kas'janov, A.N., 2009. The study of some meristic characters in the Black Sea-Caspian sprat *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae), I will dwell in the Volga reservoir [Izuchenie nekotoryh meristicheskikh priznakov u chernomorsko-kaspijskoj tjuľ'ki *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae), vselivshejsja v Volzhskie vodohranilishha]. Vopr. Ihtologii 49(5), 661–668 (in Russian).
- Khristenko, D.S., Rudik-Leuskaya, N.Y., Kotovskaya, G.O., 2011. Atlas of an Adventivny Fish Fauna of the Basin of the Dnepr River [The Atlas of Adventives Fish Fauna of the Dnieper River Basin]. Kyiv, Fitosotsiotsentr (in Ukrainian).
- Kovaleva, M.P., 1972. Catches of fish productivity of the USSR reservoirs [Ulovy i ryboproduktivnost' vodohranilishh SSSR]. Rybohoz. Izuchenie Vnutr. Vodoemov 11, 38–68 (in Russian).
- Kuderskij, L.A., 1974. Ways of development of fisheries in inland waters [O putjah razvitiya rybnogo hozjajstva na vnutrennih vodoemah]. Rybohozjajstvennyj Fond Vnutrennih Vodoemov (Ozera, Reki, Vodohranilishha) i Perspektivy Povyshenija ih Ryboproduktivnosti [Fisheries Fund Inland Water Bodies (Lakes, Rivers, Reservoirs) and Prospects for Increasing Their Fish Production] 87, 94–102 (in Russian).
- Kujbyshevskoe Vodohranilishhe, 1983. [Kuibyshev reservoir]. Leningrad, Nauka (in Russian).
- Luzanskaja, D.I., 1965. Rybohozjajstvennoe Ispol'zovanie Vnutrennih Vodoemov SSSR. Spravochnik [Fishery Use of Inland Water Bodies of the USSR. Handbook]. Moscow, Pishhev. Prom. (in Russian).
- Mel'nikov, G.B., 1955. The composition of fish fauna and the way of rational development of Lenin lake and small reservoirs in Ukraine [Sostav ihtiofauny i puti racional'nogo osvoenija ozara Lenina i malyh vodohranilishh Ukrainy]. Voprosy Ihtologii 3, 32–49 (in Russian).
- Odum, J., 1975. Osnovy Jekologii [Basic Ecology]. Moscow, Mir (in Russian).
- Otchet po NIR, 1960. Issledovanie ihtiofauny Kahovskogo vodohranilishha v svyazi s osushhestvleniem rybohozjajstvennyh meroprijatij po napravlenному formirovaniju ego rybnyh zapasov [Report on research. Investigation of fish fauna Kahovska reservoir in connection with the implementation of fisheries management measures aimed at

- the formation of its fish stocks]. Kyiv, UkrNIIRH (in Russian).
- Otchet po NIR, 1965. Rybohozhajstvennoe osvoenie Kakhovskogo vodohranilishha [Report on research. Kakhovka reservoir fisheries mastering], Kyiv, UkrNIIRH (in Russian).
- Otchet po NIR, 1980. Razrabotat' nauchnye osnovy racional'nogo ispol'zovaniya zapasov ryb Kremenchugskogo vodohranilishha [Report on research. Develop a scientific basis for the rational use of Kremenchug reservoir fish stocks]. Kyiv, UkrNIIRH (in Russian).
- Pianka, J., 1965. Jevoljucionnaja Jekologija [Evolutionary Ecology]. Moscow, Mir (in Russian).
- Probatov, S.N., 1973. Kakhovka reservoir as a fishery water body [Kakhovskoe vodohranilishhe kak rybohozhajstvennyj vodoem]. Rybnoe Hozhajstvo 16, 92–97 (in Russian).
- Sal'nikov, N.E., Suhojvan, P.G., 1959. Kilka in the Kakhovka reservoir [Tjul'ka v Kakhovskom vodohranilishhe]. Zool. Zh. 38(9), 1375–1382 (in Russian).
- Sharonov, I.V., 1969. Expansion of the northern boundary of kilka [Rasshirenie severnyh granic areala tjul'ki]. Biol. Vnutr. Vod 4, 15–19 (in Russian).
- Sharonov, I.V., 1971. The expansion of the areal of some fish due to the damming of the Volga [Rasshirenie areala nekotoryh ryb v svyazi s zaregulirovaniem Volgi]. Volga – 1. Problemy izuchen. i racion. ispol'z. biol. resursov vodoemov. [Volga – 1. The problems of the study and management of biological resources, of water bodies]. Kujbyshev, 226–232 (in Russian).
- Shevchenko, P.G., 1991. Jekologo-morfologicheskaja harakteristika tjul'ki *Clupeonella cultriventris cultriventris* (Normann) i ee rol' v jekosisteme dneprovskih vodohranilishh [Ecological and morphological characteristics of anchovy *Clupeonella cultriventris cultriventris* (Normann) and its role in the ecosystem of the Dnieper reservoirs]. Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk., Kyiv, In-t Hidrobiologii NANU (in Russian).
- Shimanovskaja, L.N., Chistobaeva, R.J., Tanasijchuk, L.N., Novikova, G.A., 1977. Fishery development of inland water bodies of the USSR during 1971–1975 [Rybohozhajstvennoe osvoenie vnutrennih vodoemov SSSR v 1971–1975 gg.]. Sostojanie rybnogo hozhajstva vnutrennih vodoemov i metody prognozirovaniya rybnih zapasov [The state Inland Fisheries and methods for predicting fish stocks]. L., GosNIORH, 3–62.
- Siginevich, G.P., 1968. Stock assessment of kilka and the extent of its use of zooplankton in Kakhovka reservoir [Ocenka zapasov tjul'ki i stepeni ispol'zovaniya eju zooplanktona Kakhovskogo vodohranilishha]. Hidrobiol. Zh. 8(5), 46–54 (in Russian).
- Slyn'ko, J.V., Karabanov, D.P., Stolbunova, V.V., 2010. Genetic analysis of intraspecific structure of Black Sea-Caspian kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae) [Geneticheskij analiz vnutrividovoj struktury chernomorsko-kaspijskoj tjul'ki *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae)]. Doklady Akademii Nauk RAN 433(2), 283–285.
- Slynko, Y.V., Kijashko, V.I., 2012. The analysis of effectiveness invasions of pelagic species of fishes in Volga river reservoirs. Russian Journal Biological Invasion 3(2), 129–138.
- Solbrig, O., Solbrig, D., 1982. Populjacionnaja Jekologija i Jevoljucija [Population Ecology and Evolution]. Moscow, Mir (in Russian).
- Svetovidov, A.N., 1952. Ryby. Sel'devye (Clupeidae). Fauna SSSR [Fish. Herrings (Clupeidae) Fauna of the USSR]. Moscow, L., Izd-vo AN SSSR (in Russian).
- Tanasijchuk, L.N., 1977. Kilka of the Kremenchug reservoir and the ability to predict its stock [Tjul'ka Kremenchugskogo vodohranilishha i vozmozhnost' prognozirovaniya eju zapasov]. Izv. GosNIORH 126, 134–137 (in Russian).
- Tereshchenko, L.I., Tereshchenko, V.G., 2010. About the itristic grow rate of kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) populations in the reservoirs conditions. The III Intern. Symposium "Invasion of alien species in Holartic. Borok-3". Progr. and Book of Abstracts. October 5–9th 2010, Borok-Myshkin, Russia, 87–88.
- Verbitsky, V.B., Tereshchenko, V.G., 1996. Structural phase diagrams of animal communities in assessment freshwater ecosystem conditions. Hydrobiologia 322, 277–282.
- Volkov, A.N., 1973. The value of the Kremenchug reservoir areas in the total harvest of juvenile fish [Znachenie rajonov Kremenchugskogo vodohranilishha v obshhem urozhae molodi ryb]. Rybnoe Hozhajstvo 16, 47–53 (in Russian).
- Yakovlev, V.N., Dgebuadze, J.J., Kijashko, V.I., Slyn'ko, J.V., 2001. Morphological and biological changes in the population of the Caspian kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) during the expansion of the reservoirs on the Upper Volga [Morfo-biologicheskie izmenenija v populjácii kaspijskoj kil'ki *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) v hode jekspansii po vodohranilishham Verhnej Volgi]. Amerikano-Rossijskij simpozium po invazionnym vidam. 27–31 avgusta 2001 g., Borok, Rossija: Tez. dokl. [US-Russian Invasive Species Wqrkshop. 27–31th August 2001, Borok, Russia: Book of Abstracts]. Jaroslavl', 256–257 (in Russian).

Надійшла до редколегії 05.03.2013



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Visnik Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

2013. 21(1)

ISSN 2310-0842

www.ecology.dp.ua

УДК 639.3.07:639.212(470+571)

Аналіз рибоводно-біологічних результатів роботи з плідниками російського осетра на базі ОРЗ «Лебяжий» (Астраханська обл., Російська Федерація)

Р.В. Кононенко

Національний університет біоресурсів і природокористування України, Київ, Україна

Проведено аналіз рибоводно-біологічних результатів, отриманих під час роботи з плідниками російського осетра у 2011 р. на ОРЗ «Лебяжий». У результаті аналізу отримано інформацію про стан запасів осетрових видів у Волго-Каспійському басейні. Наведено порівняльні результати роботи з плідниками російського осетра в період нерестової кампанії, яка проводилась у два тури. Використання синтетичного препарату сурфагон для стимуляції статеві активності плідників забезпечує майже 100% відповідь самок. У результаті проведення нерестової кампанії отримано 170 кг ікри, при цьому середня робоча плодючість самок першого туру складала 198,2 тис. ікринок, а самок другого туру – 184, 6 тис. ікринок, що відповідає нормативам.

Ключові слова: російський осетр; осетровий рибоводний завод; domestikовані плідники; статеві продукти

Analysis of piscicultural-biological results of works with Russian sturgeon brood fish at the sturgeon hatchery “Lebyazhy” (Astrakhan region, Russia)

R. Kononenko

National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

The state of world stocks of sturgeons is on the edge of catastrophe. These species are either extinct or under threat of extinction under human impacts. At the same time, there are enterprises, fish hatcheries, which deal with restoration and replenishment of natural stocks with of endangered fish species. One of such hatcheries is the sturgeon hatchery “Lebyazhy” (Astrakhan region, Russian Federation). The aim of the study was an analysis of piscicultural-biological features of the Russian sturgeon brood fish. During the study, which was conducted in April–May 2011, 34 Russian sturgeon females were used in two rounds, 17 individuals each. For stimulating gametes maturation, the Derzhavin’s physiological method was used. Caviar was obtained by stripping the eggs under strict hygienic and sanitary norms. Eggs fertilization with the semi-dry method used the male milt that bought at the “Raskat” LLC. Egg stickiness elimination was performed with the aid of talc and apparatuses for the egg stickiness elimination. Eggs incubation was performed in the “Osetr” apparatuses until yolk-sac larvae hatching. The domesticated fish were subjected to bonitation for determining their readiness for spawning. As a result of this bonitation, the brood fish were separated into two groups: first round of rearing works: females with mean weight of 34.8 kg and age of 9 years; second round: females with mean weight of 32.3 kg and the same age. Among injected females of the first round, 100% positive reaction for the stimulating injection was observed, but 95% – among females of the second round. Maturation time of females of both rounds varied from 25 to 30 hours. The maturation state of gametes of sturgeon females or males was determined based on samples obtained. 90.2 kg of eggs were obtained from females of the first round. At the same time, the maximum quantity was observed in the female of 50.5 kg – 9.2 kg of caviar, and the least quantity was obtained from the 27.8 kg female – 2.8 kg. On average, 5.3 kg of eggs were obtained per one female of the first round. The obtained quantity of eggs in one gram did not exceed 48 eggs that are considered to be within normal limits. 79.8 kg of eggs were

*Національний університет біоресурсів і природокористування України, вул. Героїв Оборони, 15, Київ, 03041, Україна.
Тел.: +38044-527-85-56, +38067-766-43-36. E-mail: ruslan.kononenko@rambler.ru*

*National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, vul. Herojiv Oborony, 15, Kyiv, 03041, Ukraine.
Tel.: +38044-527-85-56, +38067-766-43-36. E-mail: ruslan.kononenko@rambler.ru*

© Р.В. Кононенко, 2013

obtained from females of the second round of rearing works that is 10.4 kg less in comparison with the results of the first round. On average, 5.0 kg of eggs were obtained from one female that is related to less mature fish used in the second tour. At the same time, the maximum quantity of eggs, 7.9 kg, was obtained from a 32.5 kg female, while the minimum quantity, 2.6 kg, from a 20.7 kg female. The obtained quantity of eggs in one gram did not exceed 44 eggs. Mean working fecundity of females of the first round was 198.2 thousand eggs, while it was somewhat less in the second round – 184.6 thousand eggs that did not exceed the normative values.

Keywords: Russian sturgeon; sturgeon hatchery; domesticated brood fish; reproduction

Вступ

Останніми роками інтерес до осетрівництва у світі набув реального змісту. Він орієнтований на створення відповідних підприємств різних форм власності. У першу чергу це вирощування товарної продукції з використанням відповідних технологій. Такі підприємства представлені достатньо широко, але переважна кількість із них використовує рибопосадковий матеріал, вирощений в інших господарствах. Менша частина припадає на відтворювальні комплекси, орієнтовані на штучне відтворення осетроподібних і вирощування життєстійкої молоді (Detlaf et al., 1981).

До сьогодення часу основна частина світових запасів осетрових риб (понад 90%) зосереджена в басейні Каспійського моря. Але останніми роками вилови цих цінних видів риб значно скоротилися. Наприклад, якщо наприкінці 1980-х рр. тільки у Волзі добували 20–22 тис. т осетрових, то останніми роками вони не перевищують 0,5–1,0 тис. т (Knodorevskaya et al., 2012). Відомо, що до початку 1970-х рр. найбільші концентрації осетра спостерігались восени поблизу північно-західного узбережжя Середнього Каспію (Knodorevskaya et al., 2009).

Основними причинами зниження чисельності популяцій осетрових у Каспійському морі є втрати значної частини природних нерестовищ після побудови Волгоградської ГЕС, біологічно необґрунтована інтенсифікація офіційного промислу в 1970–1980-ті рр. та особливо різкий ріст за останній час масштабного вилову браконьєрами, як у морях, так і на шляхах нерестових міграцій плідників. Інтенсивне забруднення нерестових річок і Каспію токсичними відходами промисловості та сільського господарства спричинило комплексну дію всіх цих факторів, що в результаті відбилося на чисельності та фізіологічному стані риб, вплинуло на ефективність природного відтворення (Gerbil'skii, 1951; Levin, 1995).

На сучасному етапі найбільшим джерелом поповнення чисельності популяцій каспійських осетрових риб є штучне відтворення. З 1953 р. на Нижній Волзі для компенсації зменшення чисельності побудовано 8 осетрових рибоводних заводів (ОРЗ) (Peredera, 2009). Тому наша мета – оцінити ефективність штучного відтворення російського осетра в умовах ОРЗ «Лебяжий» та провести аналіз рибоводно-біологічних результатів двох турів нерестової кампанії шляхом їх порівняння.

Матеріал і методи досліджень

Роботу проведено на осетровому рибному заводі «Лебяжий» у квітні – травні 2011 р. Об'єкт досліджень – російський осетр (*Acipenser gueldenstaedti*). Предмет дослідження – нерестова кампанія з плідниками російського осетра. Об'єктами дослідження стали самці та самки російського осетра, заготовлені навесні 2010 р. та

використані в нересті вже не вперше. Для отримання статевих продуктів у 2011 р. на ОРЗ «Лебяжий» у двох турах використано 34 самки російського осетра по 17 екземплярів у кожному турі.

Всі плідники прочіповано шляхом підшкірного ін'єкційного введення чіпів марки IKON з індивідуальним шифром для того, щоб краще вивчити особливості кожної самки під час нерестових кампаній. Зимове утримання плідників проходило у пластикових великогабаритних басейнах ($V = 36 \text{ м}^3$) із круговим потоком води. Підготовку до нерестової кампанії на ОРЗ «Лебяжий» розпочато ранньою весною, за температури $+10,1 \text{ }^\circ\text{C}$: здійснено розвантаження зимувалів та весняне бонітування. Кожну із самок піддавали ретельному огляду та з метою профілактики обробляли 5% дезінфекційним розчином перманганату калію.

Переднерестове витримування плідників здійснювали у ставах Казанського типу. Стави розташовані під навісом (щоб запобігти потраплянню прямих сонячних променів) і розділені бетонними перегородками на три частини. Джерелом водопостачання безпосередньо є р. Волга, рівень води у переднерестових ставах регулювали шандорами. Для скидання води встановлено спеціальні труби. Для стимуляції дозрівання статевих продуктів використано еколого-фізіологічний метод А.Н. Державіна (Derzhavin, 1947). Одержання статевих продуктів здійснювали способом відщипування за дотримання всіх гігієнічно-санітарних норм. Отриману ікру від кожної самки відбирали в окремі тази, зважували та визначали кількість ікринок в одному грамі. Після отримання статевих продуктів плідників висаджували у ті ж басейни, де проводилася їх зимівля.

Запліднювання ікри здійснювали напівсухим методом В.П. Враського з використанням молок від власних і закуплених у ВАТ «Раскат» самців. Знеклеювання ікри робили за допомогою тальку та апаратів знеклеювання ікри (АЗІ). Інкубували ікру в апаратах «Осетер» до виплуплення передличинки. Перед закладанням ікри на інкубацію її профілактично обробляли в інкубапаратах 0,5% розчином перманганату калію.

Результати та їх обговорення

Осетровий рибоводний завод «Лебяжий» збудований із метою штучного відтворення осетрових порід риб у Волго-Каспійському басейні.

Анадромні міграції російського осетра в Каспійському та Чорноморському басейнах дуже схожі. Залежно від періоду міграції можна виділити яру та озиму раси. Яра раса розпочинає нерестову міграцію рано навесні, нерест її відбувається у квітні – червні. У середині або наприкінці літа нерестова міграція досягає піку (до нерестових річок заходить озима раса літнього ходу) та остаточно спадає пізно восени. Озима раса не нерестує у рік заходу до річки, а зимує в ній і розмножується на-

ступного року. Припускають також наявність неанадромної прісноводної форми російського осетра. Інші автори вважають, що на даний час ця форма вимерла (Aleksandrova, 1984).

У 2011 р. для отримання статевих продуктів російського осетра на заводі сформовано domestиковане стадо плідників, яке включало особин, які брали участь у нересті вдруге, та екземпляри, які використовувалися вже не одноразово. У двох турах використано 34 самки російського осетра по 17 самок у кожному турі. Що стосується характеристики domestикованого стада, то у нересті використано особини середньою масою 34 кг і віком близько 9 років.

Domestиковані особини підлягали бонітуванню з метою визначення їх готовності до нересту. У результаті проведеного бонітування плідники були поділені на дві групи: у I турі рибоводних робіт використано самок середньою масою 34,8 кг і віком 9 років; у II турі використано самок середньою масою 32,3 кг того ж віку.

На ОРЗ «Лебяжий» переднерестове витримування плідників російського осетра проводили у ставках Казанського типу за температури води $+10...+12^{\circ}\text{C}$ протягом 14 діб. У цей період особливу увагу приділяли контролю за температурними показниками. Температура води під час нерестового витримування коливалася в межах $+12,5...+13,1^{\circ}\text{C}$, що відповідало оптимальним для виду значенням. Вміст розчиненого у воді кисню перебував у межах 7,5–8,9 мг/л при нормі – 7–9 мг/л. Показник активної реакції середовища також був у межах норми – 6,5–7,5. Таким чином, основні гідрохімічні показники водного середовища у період переднерестового витримування відповідали нормативним вимогам.

Стимуляцію дозрівання статевих продуктів російського осетра проводили еколого-фізіологічним методом Державіна. Стимулювальну ін'єкцію проводили в два етапи з розрахунку 30 мг/кг маси самки. Самців ін'єктували одноразово – 20 мкг сурфагону на одного самця. Під час проведення стимулювальних ін'єкцій дотримувалися усіх норм і правил рибництва. Всього для стимулювання дозрівання статевих продуктів для самок російського осетра використано 33,22 мг сурфагону, у тому числі для самок I туру – 17,74 мг, для самок II туру – 16,48 мг.

Постін'єкційне витримування плідників проводили у тих самих ставках, що і переднерестове. Самок першого та другого туру утримували у різних ставках. Необхідно зазначити, що першу партію самок ін'єктували за температури води $+13,2^{\circ}\text{C}$. Стимулювання дозрівання статевих продуктів самок другого туру розпочато через декілька діб, коли температура підвищилась до $+13,7^{\circ}\text{C}$.

Серед проін'єктованих самок першого туру спостерігалася 100% позитивна реакція на стимулювальну ін'єкцію, серед самок другого туру – 95%, оскільки наймолодша самка не прореагувала на стимулювальну ін'єкцію. Це можна пояснити отриманим стресом під час бонітування. Термін дозрівання самок I туру становив 30 годин, а дозрівання самок II партії скоротилося на 5 годин, що пояснюється підвищенням температури води.

Стан зрілості статевих продуктів особин осетра визначали за пробамі, які отримували за допомогою спеціального щупа. Щуп вводили через прокол стінки черевця до статевої залози, після обертання навколо осі вий-

мали його з ооцитами або частиною сім'яника у виімці на щупі. Глибина введення щупа – 12 см.

На ОРЗ «Лебяжий» для отримання статевих продуктів використано метод відділжування. Від самок першого туру отримано 90,2 кг ікри. При цьому максимальну кількість її дала самка масою 50,5 кг (9,2 кг), а найменшу – самка масою 27,8 кг (2,8 кг). У середньому на одну самку першого циклу робіт отримано 5,3 кг ікри. Отримана кількість ікри в одному грамі не перевищувала 48 ікринок, що відповідає нормі.

Від самок другого туру рибоводних робіт отримано 79,8 кг ікри, що на 10,4 кг більше порівняно з результатами першого туру. У середньому від однієї самки отримано 5,0 кг ікри, що зумовлено участю у другому турі менш зрілих особин російського осетра. При цьому максимальну кількість ікри (7,9 кг) отримано від самки масою 32,5 кг, а мінімальну (2,6 кг) – від самки масою 20,7 кг. В одному грамі ікри самок другого туру було 44 ікринки. Середня робоча плодючість самок I туру становила 198,2 тис. ікринок, самок II туру – 184,6 тис. ікринок, що не перевищує нормативні показники.

У цілому, нерестова кампанія з domestикованими самками показала високі рибоводно-біологічні результати. Усього від самок обох турів отримано 170 кг ікри. Загальні результати роботи із самками двох турів російського осетра в умовах ОРЗ «Лебяжий» наведено у таблиці. Досліджені характеристики мають нормальний розподіл (за винятком кількості ікринок на 1 г ікри для другого туру, де виявлено високі значення асиметрії та ексцесу).

Ікру, отриману від кожної самки, запліднювали окремо. На 1 кг ікри російського осетра використано 10 см³ сперми, розведеної у 2 л води. У зв'язку з малою кількістю самців російського осетра для проведення запліднення ікри використано сперму, закуплену на ООО «Раскат». Доставку сперми здійснено у сухих та чистих пробірках, поміщених у термосі з льодом, за дві доби до запланованого отримання статевих продуктів. Зберігання – у холодильнику за температури $+1...+4^{\circ}\text{C}$. Вилучення пробірок зі спермою проводили лише перед її використанням.

На Лебяжому ОРЗ знеклеювання ікри проводили у два етапи. На першому використовували водний розчин тальку (на 1 кг ікри 0,5 кг тальку та 10 л води). Суспензію тальку вливали у таз з ікрою і обережно перемішували протягом 5 хв, поки ікринки не перестануть зклеюватися між собою. Цю суміш одразу переливали в апарати для знеклеювання ікри (АЗІ), де проходив другий етап. Сутність даного процесу полягала у барботуванні вмісту бачків апарата бульбашками повітря. Знеклеювання тривало 40 хв.

Інкубацію ікри проводили в апаратах «Осетер» одразу після знеклеювання в АЗІ та дворазового промивання. В один апарат завантажували 32 кг ікри. Норма завантаження ікри в один лоток апарата становила 2 кг. Апарати «Осетер» перед закладкою в них ікри попередньо піддавались обробці KMgO_4 для знезараження та очищення від шкідливих речовин. Інкубацію ікри розпочато за температури води $14,0^{\circ}\text{C}$. Ікрою самок I туру у кількості 90,2 кг завантажено 2,5 апарата (45 лотків). Ікрою самок II туру – 40 лотків (у другому турі отримано меншу кількість ікри).

Рибоводно-біологічні результати роботи із самками російського осетра у 2011 році

Тур	Номер самки	Маса самки, кг	Маса ікри, кг	Кількість ікринок, г ⁻¹	Робоча плодючість, тис. ікринок
I	1	29,8	6,0	48	246,0
	2	28,0	3,4	31	132,6
	3	33,0	4,7	40	169,2
	4	31,0	4,1	38	155,5
	5	32,5	4,1	43	176,3
	6	45,5	6,1	39	237,9
	7	29,7	4,7	42	137,4
	8	27,8	2,8	35	138,0
	9	44,7	6,8	42	235,6
	10	42,2	6,9	41	282,6
	11	26,5	5,2	39	202,8
	12	50,5	9,2	35	322,0
	13	42,9	5,7	36	205,2
	14	43,8	7,6	38	285,8
	15	30,5	4,0	34	136,0
	16	21,3	4,4	33	145,2
	17	31,5	4,5	35	162,0
II	$M \pm m$	$34,8 \pm 16,3$	$5,3 \pm 3,2$	$38,2 \pm 8,4$	$198,2 \pm 118,2$
	$Min - Max$	21,3–50,5	2,8–9,2	31–48	132,6–322,0
	As	$0,450 \pm 0,548$	$0,787 \pm 0,548$	$0,466 \pm 0,548$	$0,682 \pm 0,548$
	Достовірність відхилення As від нормального розподілу, P	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
	Ex	$-0,967 \pm 1,044$	$0,475 \pm 1,044$	$0,257 \pm 1,044$	$-0,712 \pm 1,044$
	Достовірність відхилення Ex від нормального розподілу, P	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
	1	32,5	7,9	34	265,6
	2	29,5	4,5	38	173,0
	3	29,1	3,0	42	123,0
	4	36,5	6,3	36	213,4
II	5	20,7	2,6	28	128,0
	6	40,1	4,5	39	144,6
	7	33,1	7,0	35	273,6
	8	34,2	5,0	32	225,6
	9	28,0	4,9	36	178,8
	10	36,6	5,6	55	235,6
	11	37,0	5,7	34	278,0
	12	26,5	3,8	37	178,6
	13	24,2	3,8	35	133,0
	14	29,0	5,3	37	136,1
	15	36,5	4,5	36	134,0
	16	46,1	5,4	36	316,8
	17	29,9	–	–	–
	$M \pm m$	$32,3 \pm 12,5$	$5,0 \pm 2,7$	$36,9 \pm 11,2$	$196,1 \pm 124,0$
	$Min - Max$	20,7–46,1	2,6–7,9	28,0–55,0	123,0–316,8
	As	$0,194 \pm 0,562$	$0,308 \pm 0,562$	$2,132 \pm 0,562$	$0,490 \pm 0,562$
	Достовірність відхилення As від нормального розподілу, P	>0,05	>0,05	<0,01	>0,05
	Ex	$0,181 \pm 1,069$	$0,239 \pm 1,069$	$7,092 \pm 1,069$	$-1,091 \pm 1,069$
	Достовірність відхилення Ex від нормального розподілу, P	>0,05	>0,05	<0,001	>0,05

Упродовж усього нерестового циклу спостерігається тенденція кращих показників за кількістю отриманої ікри та її якості у самок I туру, оскільки в ньому використовувалися повноцінніші та зріліші особини, порівняно з II туром. Протягом усієї нерестової кампанії не було отримано максимальної кількості ікри від самок із найбільшою масою. В основному максимальні показники отримували від особин середнього віку та маси. Мінімальну кількість ікри у I турі (2,8 кг) віддала самка, масою

27,8 кг, хоча вона і не була найменшою особиною, яка використовувалася у нересті. У II турі отримано аналогічну кількість ікри (2,6 кг) від самки масою 20,7 кг.

Від самок обох турів отримано досить крупну ікру, що незначно відрізнялася розмірами. Середня кількість ікринок в 1 г самок I туру становить 38,2 екз., а у самок II туру – 36,9 екз., що відповідало нормативним вимогам. Самки середнього віку та маси мали середню за

розмірами ікру. Робоча плодючість самок обох турів була практично однаковою.

Порівняння середнього показника робочої плодючості самок двох турів також не виявило достовірних розбіжностей. Кращі результати отримані від самок I туру (198,2 тис. ікринок, що на 13,6 тис. ікринок більше, ніж аналогічний показник для самок II туру).

Протягом нерестової кампанії прослідковуються високі результати на всіх ланках технологічного процесу, що свідчить про якість плідників, а також правильні умови догляду та утримання їх у господарстві, високу якість кормів та відповідні гідрохімічні умови не лише у період відбору статевих продуктів, а і протягом усього періоду перебування риб на заводі. Саме тому планове завдання із заготівлі статевих продуктів російського осетра за два тури було виконане на 100%.

Висновки

У нерестовій кампанії 2011 року на заводі використано domestиковане стадо плідників (34 особини), яких для зручності проведення технологічного процесу поділено на дві групи по 17 екз. у кожній. Для стимулювання дозрівання статевих продуктів використано синтетичний препарат «Сурфагон», який дав 100% відповідь у самок I туру та 95% – самок II туру, де не відреагувала наймолодша самка. Відбір статевих продуктів проводили методом відціджування, за допомогою якого отримано 170 кг ікри. Середня робоча плодючість самок I туру склала 198,2, II туру – 184,6 тис. ікринок. Середня кількість ікринок в 1 г самок I туру становила 38,2 екз.,

II туру – 36,9 екз. План з отримання статевих продуктів самок двох турів виконано на 100%.

Бібліографічні посилання

- Alekperova, N.V., 1984. The influence of the conditions on morphological parameters of juvenile white sturgeon. Sturgeon farm water bodies of the USSR. Short Abstracts of Scientific Reports 11–14th December, 14–15.
- Derzhavin, A.N., 1947. The Reproduction of Sturgeon Stocks. Publishing House of the AzSSR (in Russian).
- Detlaf, T.A., Ginsburg, A.S., Shmalgausen, O.I., 1981. The Development of Sturgeon (Egg Maturation, Fertilization, Embryo Development and Pre-Larvae). Moscow, Nauka (in Russian).
- Gerbil'skii, N.L., 1951. Biological basis and methods of planned reproduction of sturgeon in connection with hydraulic public. Bulletin of the University of Leningrad 9, 35–58 (in Russian).
- Knodorevskaya, R.P., Kalmykov, V.A., Zhilkin, A.A., 2012. Current status of the sturgeon of the Caspian Basin and conservation measures. Bulletin ASTU 1, 99–106 (in Russian).
- Knodorevskaya, R.P., Ruban, D.S., Pavlov, D.S., 2009. Behavior, migrations, distribution, and stocks of sturgeons in the Volga-Caspian basin. Moscow and Wulmstorf (in Russian).
- Levin, A.V., 1995. Russian sturgeon *Acipenser guldenstadti* Brandt stocking in the Volga-Caspian basin [Sostojanie russkogo osetra *Acipenser guldenshtadti* Brandt v Volgo-Kaspijskom Bassejne]. Proceedings International Symposium. Sept. 6–11, 1993. Moscow–Kostroma, VNIRO Publications (in Russian).
- Peredera, N., 2009. Optimization of Artificial Reproduction of Young Russian Sturgeon in Fish Farms of the Lower Volga Region: thesis. Astrakhan, Astrakhan State. Techn. Univ. (in Russian).

Надійшла до редколегії 03.04.2013



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Visnik Dnipropetrovsk University. Biology, ecology

2013. 21(1)

ISSN 2310-0842

www.ecology.dp.ua

УДК 636.1.083.38:591.1

Прооксидантний і антиоксидантний баланс крові коней української верхової породи в динаміці фізичних навантажень

А.В. Андрійчук¹, І.В. Ткачова¹, Г.М. Ткаченко², Н.М. Кургальок²

¹Інститут тваринництва Національної академії аграрних наук України, Харків, Україна

²Інститут біології та охорони навколишнього середовища, Поморанський університет, Слупськ, Польща

Досліджено вміст маркерів оксидативного стресу та активність ферментів антиоксидантного захисту у крові, плазмі та суспензії еритроцитів коней української верхової породи, які використовуються у класичних видах кінного спорту. Встановлено достовірні зміни інтенсивності перекисного окиснення ліпідів еритроцитів та вмісту похідних оксидативної модифікації білків плазми, а також активності ферментів антиоксидантного захисту крові спортивних коней у динаміці тренувань. Виявлено істотне зниження вмісту малонового діальдегіду у суспензії еритроцитів і продуктів окиснювальної модифікації білків плазми коней після фізичних навантажень, що свідчить про розвиток ефективних адаптаційних реакцій. У динаміці тренінгу спостерігалось також істотне підвищення активності ферментів антиоксидантного захисту (супероксиддисмутази та глутатіонредуктази). Кореляційний аналіз залежності між маркерами оксидативного стресу та системи антиоксидантного захисту виявив важливу роль ферментів глутатіонової ланки, які попереджують розвиток перекисної окиснення ліпідів і білків під час фізичних навантажень у коней української верхової породи. Таким чином, рівень маркерів оксидативного стресу та активність ферментів антиоксидантного захисту у спортивних коней можуть бути інформативними показниками для оцінки рівня тренуваності коней спортивного напрямку працездатності.

Ключові слова: прооксидантний та антиоксидантний баланс; українська верхова порода; динаміка фізичних навантажень

Prooxidant and antioxidant balance in the blood of Ukrainian Warmblood horses during the exercises

A. Andriichuk¹, I. Tkachova¹, H. Tkachenko², N. Kurhaliuk²

¹Institute of Animal Breeding of National Academy of Agricultural Sciences, Kharkiv, Ukraine

²Institute of Biology and Environmental Protection, Pomeranian University, Slupsk, Poland

The goal of our study was an analysis of oxidative stress markers level and antioxidant defences in the blood of Ukrainian Warmblood horses at the rest and after training. There were significant decrease in the thiobarbituric acid reactive substrates (TBARS) content and lipid hydroperoxides level in the erythrocytes and plasma of horses after the training. There were also significant decreases in the values of the aldehyde derivatives of protein oxidation in the plasma. An antioxidant defence in the blood of horses after the training was provided by the activation of superoxide dismutase and glutathione reductase. Correlation analysis of the relationship between markers of oxidative stress and antioxidant defence system confirmed the important role of glutathione antioxidant system for prevention of oxidative stress during exercises. The level of oxidative stress markers and activity of antioxidant defences in the blood of sport horses can be sensitive and informative parameters for the assessment of equine performance.

Keywords: prooxidant and antioxidant balance; Ukrainian Warmblood horses; exercises

¹Інститут тваринництва Національної академії аграрних наук України, Харків. E-mail: anastasia.pohlyad@gmail.com

²Кафедра фізіології тварин, кафедра зоології, Інститут біології та охорони навколишнього середовища, Поморанський університет, вул. Арцизевського, 22b, 76-200 Слупськ, Польща E-mail: biology.apsl@gmail.com

¹Institute of Animal Breeding of National Academy of Agricultural Sciences, Kharkiv, Ukraine. E-mail: anastasia.pohlyad@gmail.com

²Department of Animal Physiology, Department of Zoology, Institute of Biology and Environmental Protection, Pomeranian University, Arciszewski Str., 22b, 76-200 Slupsk, Poland. E-mail: biology.apsl@gmail.com

Вступ

Кінноспортивні змагання створюють умови для ретельного відбору коней з урахуванням їх породних особливостей, походження, екстер'єрних даних і функціональних показників. Визначення потенційних можливостей коней, призначених для використання у класичних видах кінного спорту (конкур, виїздка, триборство) вимагає поглибленого усебічного дослідження їх анатомо-морфологічних, фізіологічних та біохімічних показників, які відіграють важливу роль для конкретного виду рухової активності (Laskov, 1997).

Інтенсивні фізичні навантаження викликають в організмі коней кисневу недостатність, що спричинює тканинну гіпоксію та активує процеси перекисного окиснення ліпідів (ПОЛ) (Art and Lekeux, 2005; Kirschvink et al., 2008). Відповідно знижується спортивна витривалість коней, що часто супроводжується функціональними розладами та розвитком різноманітних патологічних станів організму, погіршуються результати змагань (Chiaradia et al., 1998; Art and Lekeux, 2005; Kirschvink et al., 2008). Інтенсифікація процесів ПОЛ в організмі спортивних коней під впливом фізичних навантажень може модифікувати систему антиоксидантного захисту (АОЗ) (Marlin et al., 2002; Kinnunen et al., 2005; Soares et al., 2011). Збільшення генерації активних форм кисню (АФК) та зменшення потужності системи АОЗ під впливом виснажливих фізичних навантажень супроводжуються оксидативним стресом (Marlin et al., 2002; Art and Lekeux, 2005; Kinnunen et al., 2005; Kirschvink et al., 2008). Із літературних джерел відомо, що надлишкове накопичення продуктів ПОЛ викликає набряк мітохондрій, роз'єднання процесів дихання та окисного фосфорилування, ушкодження сульфгідрильних груп тіолових ферментів (Glazkov and Razdajbedin, 2010). У силу своєї стабільності продукти ПОЛ, зокрема дієнові кон'югати та основний продукт реакції з тіобарбітуровою кислотою – малоновий діальдегід (МДА) – найінформативніші показники ліпопероксидації (Vladimirov and Archakov, 1972; Antonov, 2010).

Рівень маркерів оксидативного стресу та активність ферментів АОЗ можуть бути також корисними показниками відповідності використаних обсягів фізичних навантажень функціональним можливостям організму коней (Marlin et al., 2002; Kirschvink et al., 2008; Antonov, 2010; Soares et al., 2011). У спортивних коней, які перебувають у тривалому тренінгу, вміст маркерів оксидативного стресу істотно знижується після фізичних навантажень, відбувається активація системи АОЗ (Tkachenko et al., 2011; Andrijchuk et al., 2012a, 2012b). У спортивних коней під впливом фізичних навантажень відбуваються специфічні зміни резистентності еритроцитів до дії різних гемолітичних чинників (Andrijchuk et al., 2012d). Тому рівень маркерів оксидативного стресу та показники активності ферментів АОЗ можуть як відображати метаболічні реакції, пов'язані із процесами адаптації до фізичних навантажень, так і виявляти глибинні біодеструктивні зміни, спричинені перетренованням і загрозою розвитку патологічних змін систем і органів.

Мета цього дослідження – оцінити вміст маркерів оксидативного стресу (первинних і вторинних продуктів

ПОЛ, молекул середньої маси, похідних оксидативної модифікації білків) та активності ферментів АОЗ (супероксиддисмутази, каталази, глутатіонредуктази, глутатіонпероксидази, церулоплазміну) у коней української верхової породи спортивного напрямку працездатності в динаміці фізичних навантажень (у стані спокою та після фізичного навантаження).

Матеріал і методи досліджень

Об'єкт досліджень – 18 клінічно здорових спортивних коней 8–15-річного віку української верхової породи (рис. 1), які активно використовуються у класичних видах кінного спорту (конкур, виїздка, триборство). Коней утримували на базі ДЮСШ кінного спорту «Буревісник» (м. Львів). Вони брали активну участь у кінноспортивних змаганнях різних рівнів. Умови годівлі дослідних коней були однаковими, до того ж усі тварини перебували у тривалому спортивному тренінгу.

Для визначення вмісту маркерів оксидативного стресу та активності ферментів АОЗ у крові спортивних коней у динаміці тренінгу всі дослідні тварини піддавалися фізичному навантаженню середнього об'єму та середньої інтенсивності: рух кроком – 5 хв, рух риссю – 10 хв, рух кроком – 10 хв, рух риссю – 10 хв, рух кроком – 5 хв, рух галопом – 10 хв, рух кроком – 10 хв (Nerodenko, 2009). Фізичне навантаження тривало одну годину.

Кров у коней відбирали з яремної вени у пробірці з антикоагулянтом (K-EDTA, фірма MedLab) двічі: вранці, у стані спокою, та одразу після тренування. Для отримання плазми цільну кров центрифугували упродовж 10 хв при 3000 об./хв. Суспензію еритроцитів отримували промиванням осаду охолодженим фізіологічним розчином трічі. Уміст продуктів, які реагують із 2-тіобарбітуровою кислотою (ТБК-продукти), визначали у крові, плазмі та суспензії еритроцитів. Кетонів та альдегідів похідні оксидативно модифікованих білків (ОМБ) та активність ферментів АОЗ визначали у суспензії еритроцитів і в плазмі. Для визначення активності супероксиддисмутази (СОД), глутатіонредуктази (ГР) та глутатіонпероксидази (ГПО) використовували гемолізат крові. Активність каталази та вміст церулоплазміну, а також уміст молекул середньої маси та дієнових кон'югатів визначали у плазмі крові.

ТБК-активні сполуки оцінювали за вмістом продуктів, які реагують із 2-тіобарбітуровою кислотою (малоновий діальдегід, МДА), виражали у мкмоль/л (Kamyshnikov, 2004). Рівень окиснювального пошкодження білків оцінювали за вмістом альдегідних (ОМБ₃₇₀) і кетонів похідних (ОМБ₄₃₀) оксидативної модифікації білків у реакції з 2,4-динітрофенілгідразином, використовуючи коефіцієнт поглинання $22000 \text{ ммоль}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$, і виражали в нмоль/мл (Levine et al., 1990). Уміст дієнових кон'югатів визначали в плазмі з використанням суміші гептан – ізопропанол у кислому середовищі (pH 2,0). У гептановому шарі визначали вміст дієнових кон'югатів за ступенем світлопоглинання в ультрафіолетовій ділянці спектра та виражали у А₂₃₃/мл (Kamyshnikov, 2004). Концентрацію середніх молекул у сироватці крові визначали спектрофотометричним методом і виражали у мг/л. Метод базується на осадженні високомолекулярних біл-

ків плазми крові з використанням хлорної кислоти та етилового спирту з такою фотометрією за довжини хвилі 210 нм (Kamyshnikov, 2004). Активність супероксиддисмутази визначали в реакції окиснення кварцетину та виражали в од. акт./мл (Kostjuk et al., 1990). Активність каталази оцінювали в реакції з молібдатом амонію та виражали у мкмоль/хв•л крові (Koroljuk et al., 1988). Активність глутатіонредуктази визначали в реакції перетворення НАДФН₂ і відновленого глутатіону, виражали в нмолях НАДФН₂/хв•мл крові (Glatzle et al., 1974). Активність глутатіонпероксидази визначали за швидкістю окиснення глутатіону за присутності гідроперекису

третинного бутилу та виражали у в мкмольях GSH/хв•мл крові (Moïn, 1986). Уміст церулоплазміну оцінювали в реакції окиснення *p*-фенілендіаміну та виражали у мг/л (Kamyshnikov, 2004). Загальну антиоксидативну активність (ЗАОА) плазми та еритроцитів визначали в реакції інгібування аскорбат- та залізоіндукованого окиснення Твіну-80 до МДА та виражали у % (Galaktionova et al., 1998). Усі лабораторні дослідження проводили на кафедрі фізіології тварин Інституту біології та охорони середовища Поморської Академії (м. Слупськ, Польща) в рамках міжнародної співпраці.



Рис. 1. Жеребець української верхової породи (фото Ірини Ткачової)

Отримані результати статистично проаналізовано за допомогою пакета програм Statistica 8.0 (StatSoft). Після аналізу нормальності вибірок за допомогою критеріїв Шапіро – Вілкі та Лїлліфорса обраховували середнє арифметичне значення та похибку. Вірогідність різниці між групами тварин до і після фізичного навантаження визначали за відхиленням критерію Вілкоксона ($P < 0,05$). Кореляційні залежності між досліджуваними параметрами оцінювали за допомогою рангів Спірмана (Zar, 1999).

Результати та їх обговорення

Підвищення генерації АФК під впливом фізичних навантажень спричинює утворення багатьох продуктів вільнорадикального окиснення (дієнові кон'югати, малоновий діальдегід, перекиси, гідроперекиси, оксидативно модифіковані білки), які негативно впливають на функціонування клітин у цілому (Galaktionova et al., 1998; Deaton and Marlin, 2003; Niki, 2009). Молекули середньої маси (МСМ) також можуть бути інформативним показником оксидативного пошкодження та інтенсивності перебігу процесів ПОЛ у коней різних порід (Andriychuk et al., 2012c). Циркулюючи в кров'яному руслі МСМ як продукти метаболізму, можуть відігравати роль факторів мікрооточення, що здатні впливати на морфофункціональний стан мембрани еритроцитів, індукуючи оксидативний стрес (Kamyshnikov, 2004).

Активация вільнорадикального окиснення під впливом МСМ може спричинювати зміни фізико-хімічних властивостей мембран еритроцитів та їх проникність (Kamyshnikov, 2004). Підвищення вмісту оксидативних маркерів у крові вважається інформативною ознакою, що свідчить про деградацію біополімерів, молекулярних комплексів і порушення структурно-метаболических і фізико-хімічних властивостей мембран (Deaton and Marlin, 2003). У зв'язку з цим перший етап наших досліджень – визначення вмісту дієнових кон'югатів, МСМ та ТБК-активних продуктів у крові коней української верхової породи у стані спокою та після фізичних навантажень (рис. 2, 3).

Зареєстровано різноспрямовані зміни рівня маркерів оксидативного стресу у коней під впливом фізичних навантажень. Після тренувань спостерігалось істотне зниження вмісту дієнових кон'югатів у плазмі на 37% ($P < 0,05$) (див. рис. 2 а), натомість вміст МСМ після тренувань недостовірно збільшувався на 46% ($P > 0,05$) (див. рис. 2 б). Оскільки утворення дієнових кон'югатів виявляється на стадії ініціації вільних радикалів (Vladimirov and Archakov, 1972), істотне зменшення їх рівня у плазмі крові коней після тренінгу може свідчити про активацію системи АОЗ. Наші попередні дослідження підтверджують це припущення (Tkachenko et al., 2011; Andriychuk et al., 2012a, 2012b). За різних патологічних і стресових станів у плазмі крові збільшується вміст МСМ (Andriychuk et al., 2012c). Такі зміни рівня

МСМ пов'язують із порушенням транспорту амінокислот, підвищенням проникності клітин, активацією процесів пероксидації у головному мозку (Kamyshnikov, 2004; Andriychuk et al., 2012c). Оскільки фізичні навантаження – певною мірою стресовий чинник досліджуваних спортивних коней, збільшення вмісту МСМ плазми після фізичних навантажень відображає відповідь їх

організму на тренінг. Аналіз процесів ПОЛ крові коней УВП у стані спокою показав найвищий вміст ТБК-активних продуктів в еритроцитах і цільній крові ($14,36 \pm 0,43$ і $13,99 \pm 0,83$ мкмоль/л відповідно). Найменший вміст ТБК-активних продуктів виявлено у плазмі ($5,68 \pm 0,59$ мкмоль/л) (рис. 3).

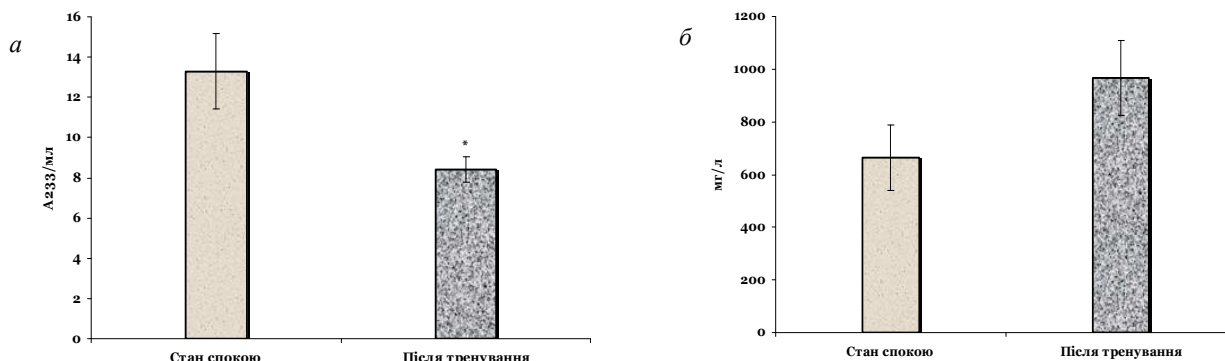


Рис. 2. Вміст дієнових кон'югатів (а) і молекул середньої маси (б) у плазмі коней української верхової породи в динаміці фізичних навантажень: * – статистично істотні відмінності ($P < 0,05$) між показниками, отриманими до та після фізичного навантаження (тест Вілкоксона)

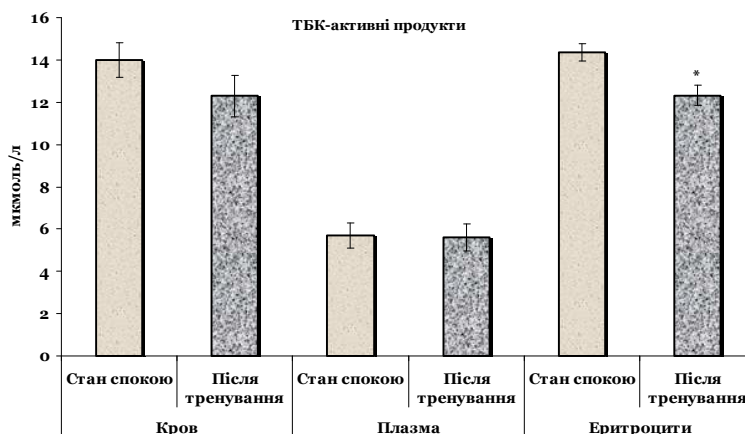


Рис. 3. Вплив фізичного навантаження на вміст ТБК-активних продуктів у крові, плазмі та суспензії еритроцитів спортивних коней у стані спокою та після тренування: * – див. рис. 2

Інтенсивність вільнорадикальних процесів визначається, передусім, особливостями метаболізму клітин і тканин, їх функціональним навантаженням (Vladimirov and Archakov, 1972). На нашу думку, високий вміст ТБК-активних продуктів саме в еритроцитах зумовлений їх мембранною структурою. Еритроцити сприятливі до оксидативного стресу в результаті значного вмісту поліненасичених жирних кислот в їх клітинних мембранах, високого вмісту в клітинах кисню та гемоглобіну – потенційно сильних активаторів окиснювальних процесів (Clemens and Waller, 1987).

У наших дослідженнях виявлено істотне зниження вмісту ТБК-активних продуктів в еритроцитах (на 14%, $P < 0,01$) після фізичних навантажень. Вміст МДА у крові неістотно знижувався (на 12%, $P > 0,05$), а у плазмі не зазнавав істотних змін (рис. 3). Під впливом систематичних фізичних навантажень розвиваються адаптаційні процеси, що супроводжуються зниженням інтенсивності оксидативного стресу (Deaton and Marlin, 2003). Зокрема, у бігунів після марафону не спостерігали збільшення

вмісту ТБК-активних продуктів у крові. Також у крові тренуваних людей після інтенсивних вправ на велотренажері не виявлено інтенсифікації процесів ПОЛ (Deaton and Marlin, 2003). Тренувані особи у стані спокою мають вищий рівень ТБК-активних продуктів і дієнових кон'югатів у плазмі, ніж після фізичних навантажень (Deaton and Marlin, 2003).

Уміст ТБК-активних продуктів в еритроцитах спортивних коней суттєво знижувався власне після фізичних навантажень, що свідчить про розвиток ефективних адаптаційних змін до систематичних тренувань в організмі коней (Andriychuk et al., 2012b). Встановлене нами істотне зниження вмісту ТБК-активних продуктів в еритроцитах спортивних коней після тренувань свідчить, вочевидь, про ефективну адаптацію їх до фізичних навантажень шляхом модифікації процесів метаболізму в напрямку зменшення інтенсивності оксидативного стресу.

Активні форми кисню поряд з окисненням ліпідів спричиняють також оксидативну модифікацію білків, що викликає порушення конформації білкових молекул,

їх агрегацію та фрагментацію (Kolisnyk et al., 2009). У зв'язку з особливостями хімічної будови та структури протеїнів процес ОМБ пов'язаний з утворенням великої кількості окиснених продуктів радикальної та нерадикальної природи. Наслідком пошкоджень окиснених білків є різке підвищення активності мультикаталітичних протеаз (Kolisnyk et al., 2009). Разом із цим, деструкція білків – надійніший маркер окиснювальних пошкоджень тканин, ніж продукти ПОЛ, оскільки похідні ОМБ стабільніші (Kolisnyk et al., 2009). Зважаючи на це, наступним етапом наших досліджень став аналіз похідних ОМБ у плазмі та еритроцитах спортивних коней у стані спокою та після фізичних навантажень (рис. 4).

Аналіз вмісту альдегідних і кетонів похідних ОМБ у стані спокою виявив різноскеровані зміни значень у плазмі та еритроцитах тварин. Останні характеризуються нижчим вмістом модифікованих похідних білків порівняно з плазмою. Високий рівень процесів модифікації білків плазми є “віддзеркаленням” окиснювальних змін в інших тканинах і органах, а не лише в еритроцитах. Натомість після фізичних навантажень спостерігалось достовірне зниження вмісту альдегідних похідних у плазмі (на 4%, $P < 0,05$), а вміст альдегідних і кетонів похідних ОМБ в еритроцитах (рис. 4) достовірно зменшився (на 42%, $P > 0,05$ та 27%, $P > 0,05$ відповідно). Окиснення білків під дією АФК з утворенням альдегідо- та кетогруп також виконує адаптаційну

функцію при систематичних фізичних навантаженнях, що супроводжуються активацією протеосомних комплексів, які вибірково руйнують окиснені білки (Radak et al., 2008). Вочевидь, істотне зниження рівня альдегідних похідних окисдаційно модифікованих білків плазми та неістотне зменшення вмісту альдегідних і кетонів похідних ОМБ у суспензії еритроцитів спортивних коней після фізичного навантаження свідчить про ініціацію процесів протеолітичної деградації окиснених білкових молекул.

У механізмах регуляції вільнорадикальних і пероксидних процесів ключову роль відіграють ферменти АОЗ, такі як супероксиддисмутаза, каталаза, глутатіон-редуктаза, глутатіонпероксидаза, церулоплазмін тощо (Marlin et al., 2002; Kinnunen et al., 2005; Kirschvink et al., 2008; Antonov, 2010; Soares et al., 2011; Andrijchuk et al., 2012b). Підвищення ефективності функціонування системи АОЗ в організмі спортивних коней запобігає виникненню негативних наслідків, які викликані надмірною інтенсивністю перебігу окисдаційного стресу у тканинах при напруженій м'язовій діяльності, і тим самим підвищує їх стійкість до фізичних навантажень (Deaton and Marlin, 2003; Kinnunen et al., 2005; Kirschvink et al., 2008; Andrijchuk et al., 2012a, 2012b). Наступним етапом наших досліджень було визначення активності ферментів системи АОЗ у крові спортивних коней у стані спокою перед тренуванням і після фізичних навантажень (табл. 1).

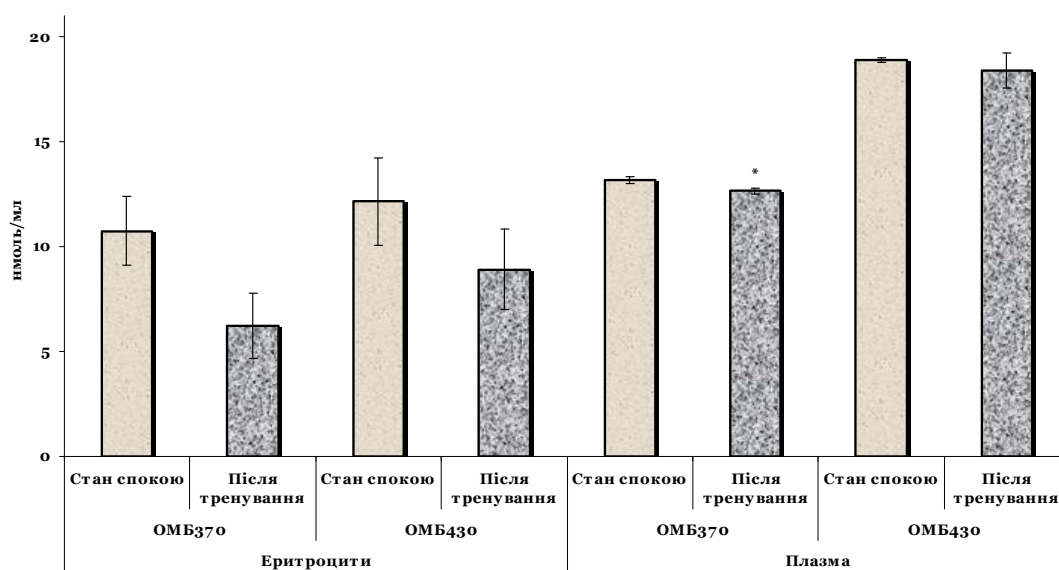


Рис. 4. Рівень альдегідних (ОМБ₃₇₀) та кетонів (ОМБ₄₃₀) похідних окиснювальної модифікації білків у суспензії еритроцитів та плазмі крові спортивних коней української верхової породи до і після фізичних навантажень: * – див. рис. 2

Таблиця 1

Активність ферментів антиоксидантного захисту у крові коней української верхової породи, призначених для використання у класичних видах кінного спорту, в динаміці тренувань

Ферменти антиоксидантного захисту	Перед тренуванням	Після фізичних навантажень
Супероксиддисмутаза, од. акт./мл	11,89 ± 0,48	16,30 ± 1,12*
Каталаза, мкмоль/хв·мл	2,79 ± 0,26	3,08 ± 0,36
Глутатіонредуктаза, нмоль НАДФН ₂ /хв·мл	1,13 ± 0,16	1,66 ± 0,23*
Глутатіонпероксидаза, мкмоль GSH/хв·мл	0,96 ± 1,35	1,35 ± 0,26
Церулоплазмін, мг/л	31,16 ± 4,31	40,32 ± 6,32

Примітка: * – статистично достовірні зміни ($P < 0,05$) між показниками, отриманими у стані спокою та після фізичного навантаження (тест Вілкоксона).

Найпотужнішим природним антиоксидантом і ферментом першої ланки АОЗ є СОД, яка здійснює реакцію дисмутації супероксидних аніон-радикалів і перетворює їх на менш реакційно здатні молекули пероксиду водню (Deaton and Marlin, 2003). Нами встановлене істотне збільшення активності СОД після тренінгу коней (на 37%, $P < 0,01$). Після фізичних навантажень активність каталази у крові досліджуваних коней також неістотно зросла (на 10%, $P > 0,05$). Наші дані підтверджують результати, отримані раніше (Soares et al., 2011) щодо біохімічних і антиоксидантних змін у плазмі та еритроцитах коней до і після змагань із подолання перешкод. Ці автори також встановили, що у крові спортивних коней ефективно обмеження розвитку оксидативного стресу після змагань відбувалося за рахунок зниження вмісту ТБК-активних продуктів, і визначальну роль у цих процесах відігравала саме СОД. Спрямованість фізичних навантажень у коней спортивного та призового напрямку працездатності визначають зміни в антиоксидантній системі (Kirschvink et al., 2008). Активність СОД, зокрема, підвищувалася у коней стандартбредної породи після 12-тижневого періоду тренувань і позитивно корелювала зі збільшенням споживання кисню ($VO_{2\max}$) під час фізичних навантажень (Kirschvink et al., 2008).

Клітинні механізми АОЗ пов'язані також із функціонуванням потужної глутатионової ланки, що включає низку ферментів: глутатіонредуктазу, глутатіон-S-трансферазу, глутатіонпероксидазу та кофактори (глутатіон, НАДФН) (Deaton and Marlin, 2003; Kirschvink et al., 2008). Її захисні функції під час оксидативного стресу визначаються специфічним парціальним внеском кожного індивідуального компонента. Глутатіонпероксидаза каталізує розщеплення пероксиду водню та гідроперексидів жирних кислот за участю відновленого глутатіону (Deaton and Marlin, 2003; Kirschvink et al., 2008). Регенерацію окисненого глутатіону каталізує глутатіонредуктаза, завдяки чому забезпечується дія глутатіонпероксидази. Після фізичних навантажень у коней істотно зросла активність ГР (на 47%, $P < 0,05$) та недостовірно – активність ГПО (на 41%, $P > 0,05$). Наші результати узгоджуються з літературними даними, згідно з якими активація глутатионової ланки АОЗ відбувається у відповідь на виснажливі тривалі фізичні навантаження значного об'єму та середньої інтенсивності. Із літературних джерел також відомо, що більші за об'ємом фізичні навантаження на витривалість, такі як тривалі дистанційні пробіги коней на 80 і 210 км, викликають істотне збільшення активності глутатионової ланки системи АОЗ (Deaton and Marlin, 2003; Gondim et al., 2009).

У функціонуванні АОЗ важливу роль відіграє церулоплазмін – мідьомісна оксидаза крові, яка бере участь у транспорті та утилізації міді, нейроендокринній регуляції, гемопоезі, регуляції рівня біогенних амінів (Kamyshnikov, 2004). Це головний антиоксидант плазми, який бере активну участь у виведенні продуктів розпаду клітин і субклітинних структур із вогнища запалення (Kamyshnikov, 2004). У наших дослідженнях встановлено недостовірне збільшення вмісту церулоплазміну (на 29%, $P > 0,05$) у крові коней після тренування (табл. 1). Підвищення активності ферментів системи АОЗ у коней після фізичних навантажень можна розглядати як компенсаторну реакцію організму тварин, спрямовану на

нормалізацію процесів ПОЛ і зменшення шкідливих впливів АФК, викликаних фізичним навантаженням, що підтверджується статистично неістотним зниженням антиоксидантної активності плазми та еритроцитів після фізичних навантажень (рис. 5).

У коней спортивного напрямку працездатності тривала адаптація організму до фізичних навантажень супроводжується специфічними змінами перебігу метаболічних реакцій. Різні за об'ємом та інтенсивністю систематичні фізичні навантаження спрямовані на вдосконалення техніки стрибків, виїждженості та витривалості коней, модифікують рівновагу між оксидативним стресом і системою АОЗ в організмі цих тварин у напрямі попередження оксидативних порушень метаболізму. Статистичний аналіз залежності між маркерами оксидативного стресу та активністю ферментів АОЗ як у стані спокою, так і після фізичних навантажень виявив взаємозв'язок між досліджуваними параметрами (табл. 2).

Уміст дієнових кон'югатів плазми коней у стані спокою залежить від активності глутатіонредуктази ($r = -0,608$, $P < 0,01$). Вихідний вміст ТБК-активних продуктів у крові безпосередньо пов'язаний з умістом альдегідних похідних оксидативно модифікованих білків еритроцитів ($r = 0,618$, $P < 0,01$). У стані спокою рівень ТБК-активних продуктів еритроцитів ($r = -0,503$, $P < 0,05$), як і вміст альдегідних похідних оксидативно модифікованих білків плазми ($r = 0,613$, $P < 0,01$) пов'язаний з антиоксидативними властивостями церулоплазміну. Активність СОД у стані спокою також корелює з умістом церулоплазміну ($r = -0,672$, $P < 0,05$).

Таким чином, інтенсивність перебігу вільнорадикальних реакцій в організмі коней у стані спокою визначається активністю ферментів глутатионової ланки АОЗ та антиоксидантними властивостями церулоплазміну, які ефективно обмежують розвиток оксидативного стресу. Після фізичних навантажень зменшення вмісту дієнових кон'югатів безпосередньо пов'язане із загальними антиоксидативними властивостями еритроцитів ($r = 0,602$, $P < 0,01$). Спричинений фізичними навантаженнями оксидативний стрес лімітується зростанням вмісту середніх молекул за рахунок збільшення вмісту ТБК-активних продуктів у крові ($r = 0,506$, $P < 0,05$) та підвищенням активності глутатіонпероксидази ($r = 0,606$, $P < 0,01$). Також уміст ТБК-активних продуктів у крові визначається інтенсивністю перебігу оксидативної модифікації еритроцитів під впливом фізичних навантажень ($r = 0,639$, $P < 0,01$ та $r = 0,483$, $P < 0,05$ для альдегідних і кетонів похідних відповідно). Підтримання ТБК-активних продуктів плазми після тренувань на вихідному рівні безпосередньо пов'язане із процесами оксидативної модифікації білків плазми ($r = 0,490$, $P < 0,05$), що, у свою чергу, спричинює зниження активності глутатіонредуктази ($r = -0,566$, $P < 0,05$), яка бере участь в елімінації шкідливих впливів АФК. Наші дослідження засвідчили, що інтенсивність процесів ліпопероксидації та окисної модифікації білків у коней спортивного напрямку працездатності лімітується активністю ферментів глутатионової ланки АОЗ. Процеси ПОЛ і ОМБ у крові коней у динаміці тренувань безпосередньо пов'язані між собою та, вочевидь, певною мірою відображають відповідність обсягів використовуваних фізичних навантажень функціональним можливостям організму цих коней.

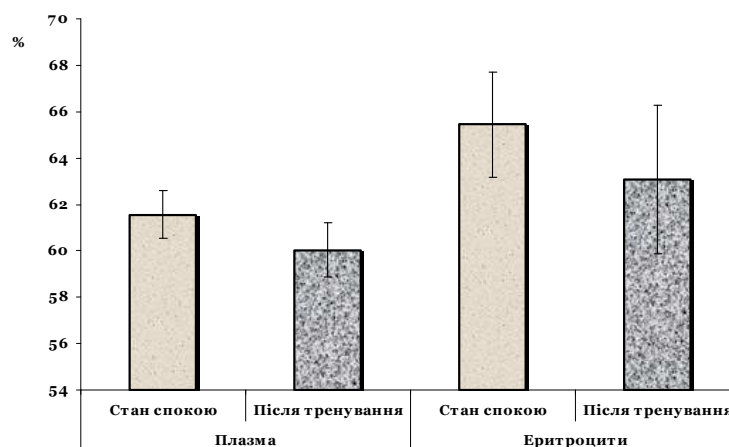


Рис. 5. Загальна антиоксидантна активність (ЗАОА) плазми та еритроцитів крові коней української верхової породи у стані спокою перед тренуванням і після фізичних навантажень

Таблиця 2

Кореляційні залежності між умістом маркерів оксидативного стресу та системою АОЗ у крові коней української верхової породи в динаміці тренінгу

Зв'язок між параметрами	Коефіцієнт кореляції, <i>R</i>	Достовірність, <i>p</i>
	Стан спокою перед тренуванням	
Дієнові кон'югати – глутатіонредуктаза	-0,608	<0,01
ТБК-активні продукти (кров) – ОМБ ₃₇₀ (еритроцити)	0,618	<0,01
ТБК-активні продукти (еритроцити) – церулоплазмін	-0,503	<0,05
ОМБ ₃₇₀ (плазма) – церулоплазмін	0,613	<0,01
ЗАОА (плазма) – глутатіонпероксидаза	-0,672	<0,01
СОД – церулоплазмін	-0,672	<0,05
	Після тренування	
	Коефіцієнт кореляції, <i>R</i>	Достовірність, <i>p</i>
Дієнові кон'югати – ЗАОА (еритроцити)	0,602	<0,01
Середні молекули – ТБК-активні продукти (кров)	0,506	<0,05
Середні молекули – ГПО	0,606	<0,01
ТБК-активні продукти (кров) – ОМБ ₃₇₀ (еритроцити)	0,639	<0,01
ТБК-активні продукти (кров) – ОМБ ₄₃₀ (еритроцити)	0,483	<0,05
ТБК-активні продукти (плазма) – ОМБ ₃₇₀ (плазма)	0,490	<0,05
ТБК-активні продукти (плазма) – ГР	-0,566	<0,05

Висновки

Маркери оксидативного стресу (вміст дієнових кон'югатів, молекул середньої маси, ТБК-активних продуктів та оксидативно модифікованих білків), а також активність ферментів антиоксидантного захисту у крові коней спортивного напрямку працездатності – чутливі та інформативні показники, які можуть бути використані для оцінки адекватності фізичних навантажень і відображати рівень їх тренуваності.

Суттєве зниження вмісту ТБК-активних продуктів в еритроцитах і альдегідних похідних оксидативної модифікації білків у плазмі після фізичних навантажень у коней української верхової породи свідчить про розвиток ефективних адаптаційних реакцій в їх організмі, пов'язаних із систематичними тренуваннями з удосконалення техніки стрибків, витривалості та виїждженості.

Систематичний тренінг і активна участь у змаганнях із класичних видів кінного спорту у коней української верхової породи викликають різноспрямовані модифікаційні зміни метаболізму за рахунок підтримання балансу між прооксидантами та системою АОЗ, що запобігає негативному впливу АФК на клітинні та субклітинні структури. Кореляційний аналіз між маркерами оксидативного стресу та активністю ферментів антиоксидантного захисту, як у стані спокою, так і після фізичних навантажень,

показав, що для коней української верхової породи, спеціалізованої для використання в кінному спорті, важлива роль в антиоксидантному захисті відведена саме глутатіоновій ланці, яка суттєво обмежує розвиток оксидативного стресу під час фізичних навантажень.

Дослідження особливостей перебігу метаболічних процесів, пов'язаних із функціонуванням системи антиоксидантного захисту та інтенсивністю процесів ліпเปอร์оксидації у спортивних коней на різних етапах змагально-тренувальної діяльності залишається актуальним, оскільки дозволяє вивчати адаптаційні процеси до фізичних навантажень різного об'єму та інтенсивності, оцінювати рівень тренуваності та визначити чинники, що лімітують їх працездатність. Подальше дослідження про- та антиоксидантного балансу коней спортивного напрямку працездатності в динаміці тренінгу сприятиме науковому обґрунтуванню оцінки адекватності фізичних навантажень та розробки ефективних корекційних тренувальних програм спортивних коней.

Acknowledgments

This study was carried out during Anastasiia Andriichuk' Scholarship Program supported by The International Visegrad Fund (N51200912) in the Department of Animal Physiology, Institute of Biology and Environmental Protection,

Бібліографічні посилання

- Andrijchuk, A.V., Tkachova, I.V., Tkachenko, G.M., Kurgaljuk, N.M., 2012a. Oksidativnyj stress u sportivnyh loshadej pod vlijaniem fizicheskikh nagruzok [Oxidative stress in sport horses under the influence of physical activity]. Nauchnoe obespechenie razvitiya konevodstva: Mezhdunarodnaja nauchno-prakticheskaja konferencija. Divovo, 93–98 (in Russian).
- Andrijchuk, A.V., Tkachova, I.V., Tkachenko, G.M., Kurgaljuk, N.M., Vartovnyk, M.S., 2012b. Markery oksydatyvnoho stresu u konej, shho vykorystovujut'sja u vyi'zdci v dinamici treningu [Markers of oxidative stress in horses used in dressage training in the dynamics]. Pryrodnychyj Al'manah 17, 32–43 (in Ukrainian).
- Andrijchuk, A.V., Tkachova, I.V., Tkachenko, G.M., Kurgaljuk, N.M., 2012c. Gematologichni pokaznyky ta prooksydatyvni markery u krovi kobyly arabs'koi' chystokrovnoi' ta velykopol'skoi' porid [Hematological indices and prooksydatyvni markers in blood and purebred Arabian mares velykopol'skoyi rocks]. Pryrodnychyj Al'manah 17, 17–31 (in Ukrainian).
- Andrijchuk, A.V., Tkachova, I.V., Tkachenko, G.M., Kurgaljuk, N.M., Matjuha, I.O., 2012d. Zminy rezystentnosti erytrocytiv peryferijnoi' krovi u sportyvnyh konej pid vplyvom fizychnykh navantazhen' [Changes in resistance of erythrocytes in the peripheral blood sport horse under the influence of physical activity]. Naukovo-Tekhnichnyj Bjuletyn' 13(3–4), 93–98 (in Ukrainian).
- Antonov, A.V., 2010. Perekisnoe okislenie lipidov i antioksidantnaja zashhita u troebornyh loshadej v sorevnovatel'nyj period [Lipid peroxidation and antioxidant protection in triathlon horses in the competition period]. Sel'skohozjajstvennaja Biologija 6, 47–49 (in Russian).
- Art, T., Lekeux, P., 2005. Exercise-induced physiological adjustments to stressful conditions in sports horses. Livestock Production Science 92, 101–111.
- Chiaradia, E., Avellini, L., Rueca, F., Spaterna, A., Porciello, F., Antonioni, M.T., Gaiti, A., 1998. Physical exercise, oxidative stress and muscle damage in racehorses. Comp. Biochem Physiol. 119B, 833–836.
- Clemens, M.R., Waller, H.D., 1987. Lipid peroxidation in erythrocytes. Chem. Phys. Lipids 45, 251–268.
- Deaton, C.M., Marlin, D.J., 2003. Exercise-associated oxidative stress. Clin. Tech. Equine Pract. 2, 278–291.
- Galaktionova, L.P., Molchanov, A.V., El'chaninova, S.A., Varshavskij, B.J., 1998. Sostojanie perekisnogo okislenija bol'nyh s jazvennoj bolezn'ju zheludka i dvenadcatiperstnoj kishki [State peroxidation in patients with gastric ulcer and duodenal ulcer]. Klin. Lab. Diagnostika 6, 10–14 (in Russian).
- Glatzle, D., Vuilleumier, J.P., Weber, F., Decker, K., 1974. Glutathione reductase test with whole blood, a convenient procedure for the assessment of the riboflavin status in human. Experientia 30, 665–667.
- Glazkov, E.O., Razdajbedin, V.M., 2010. Vplyv kvarcetynu na pokaznyky systemy antyoksydantnogo zahystu organizmu sportsmeniv pry intensyvnomu fizychnomu navantazhenni [Kvartsetyn effect to performance of antioxidant protection of athletes during intense physical load]. Visnyk LNU 24(211), 31–35 (in Ukrainian).
- Gondim, F.J., Zoppi, C.C., Silveira, L.R., da-Silva, L.P., de Macedo, D.V., 2009. Possible relationship between performance and oxidative stress in endurance horses. J. Equine Vet. Sci. 29(4), 206–212.
- Kamyshnikov, V.S., 2004. Spravochnik po Kliniko-Biohimicheskim Issledovanijam i Laboratornoj Diagnostike [Handbook of Clinical and Biochemical Studies and Laboratory Diagnosis]. Moscow, Med-Press-Inform (in Russian).
- Kinnunen, S., Atalay, M., Hyppä, S., Lehmuskero, A., Hänninen, O., Oksala, N., 2005. Effects of prolonged exercise on oxidative stress and antioxidant defense in endurance horse. J. Sport Sci. Med. 4, 415–421.
- Kirschvink, N., de Moffarts, B., Lekeux, P., 2008. The oxidant / antioxidant equilibrium in horses. Vet. J. 177(2), 178–191.
- Kolisnyk, M.I., Kolisnyk, I.V., Nidzjulka, J., Vlizlo, V.V., 2009. Aktyvni formy kysnju ta i'h rol' u metabolizmi klityn [Reactive oxygen species and their role in the metabolism of cells]. Biologija Tvaryn. 11(1–2), 59–71 (in Ukrainian).
- Koroljuk, M.A., Ivanova, L.I., Majorova, I.G., Tokarev, V.E., 1988. Metod opredelenija aktivnosti katalazy [The Method for Determining the Activity of Catalase]. Lab. Delo 1, 16–19 (in Russian).
- Kostjuk, V.A., Popovich, A.I., Kovaleva, Zh.I., 1990. Prostoij i chuvstvitel'nyj metod opredelenija superoksiddismutazy, osnovannyj na reakcii okislenija kvercetina [A Simple and Sensitive Method for the Determination of Superoxide Dismutase Based on the Oxidation of Quercetin]. Vopr. Med. Himii 2, 78–91 (in Russian).
- Laskov, A.A., 1997. Podgotovka Loshadej k Olimpijskim Vidam Konnogo Sporta [Prepare Horses for Equestrian Olympic Kinds of Sports]. VNII Konevodstva (in Russian).
- Levine, R.L., Garland, D., Oliver, C.N., Amici, A., Climent, I., Lenz, A.-G., Ahn, B.-W., Shaltiel, S., Stadtman, E.R., 1990. Determination of carbonyl content in oxidatively modified proteins. Meth. Enzymol. 186, 465–478.
- Marlin, D.J., Fenn, K., Smith, N., Deaton, C.D., Roberts, C.A., Harris, P.A., Dunster, C., Kelly, F.G., 2002. Changes in circulatory antioxidant status in horses during prolonged exercise. J. Nutr. 132, 162–167.
- Moin, V.M., 1986. Prostoij i specificheskij metod opredelenija aktivnosti glutationperoksidazy v jericitah [A Simple and Specific Method for Determining the Activity of Glutathione Peroxidase in Erythrocytes]. Lab. delo 8, 724–727 (in Russian).
- Nerodenko, V.V., 2009. Biologicheskie Osnovy Sportivnoj Trenirovki v Konnom Sporte [Biological Basis of Sports Training in Equestrian Sports]. Cherkassy (in Russian).
- Niki, E., 2009. Lipid peroxidation: Physiological levels and dual biological effects. Free Radical Bio. Med. 29, 469–484.
- Radak, Z., Young, C.H., Goto, S., 2008. Systematic adaptation to oxidative challenge induced by regular exercise. Free Radical Bio. Med. 44, 153–159.
- Soares, J.C.M., Zanelal, R., Bondan, C., Alves, L., Lima, M., Motta, A., Zanella, E., 2011. Biochemical and antioxidant changes in plasma, serum, and erythrocytes of horses before and after a jumping competition. J. Equine Vet. Sci. 31, 357–360.
- Tkachenko, H., Andriichuk, A., Kurhalyuk, N., Zalewska, K., Tkachova, I., 2011. Impact of training on blood pro- and antioxidant balance of trained horses. Abstracts of International Conference “Horse welfare”, 2011, 3–4 December, Wroclaw University of Environmental and Life Sciences, Poland, 33.
- Vladimirov, J.A., Archakov, A.I., 1972. Perekisnoe okislenie lipidov v biologicheskikh membranah [Lipid Peroxidation in Biological Membranes]. Moscow, Nauka (in Russian).
- Zar, J.H., 1999. Biostatistical Analysis. 4th ed. New Jersey, Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs.



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Visnik Dnipropetrovskogo universitetu. Seriâ Biologiâ, ekologîâ

Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.
2013. 21(1)

ISSN 2310-0842

www.ecology.dp.ua

УДК 581.632.121

Накопление и локализация ионов натрия и калия в растениях кукурузы в условиях почвенного засоления

С.Н. Кабузенко¹, А.В. Омельченко¹, Л.Н. Михальская², В.В. Швартау²

¹Таврический национальный университет имени В.И. Вернадского, Симферополь, Украина

²Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, Киев, Украина

Изучали накопление и локализацию ионов Na^+ и K^+ в растениях гибридов кукурузы нового поколения, отличающихся по степени солеустойчивости, в условиях почвенного засоления. Для солеустойчивого гибрида Веселка МВ характерна способность к локализации ионов Na^+ преимущественно в корне. Значительно повышено по отношению к контролю содержание ионов Na^+ в клеточном соке органов надземной части и в особенности корней, а также содержание ионов K^+ в органах надземной части по сравнению с корнем в контроле и в опытных вариантах, и более выражена транслокация ионов K^+ в вакуоли органов надземной части на солевом фоне. Для солеустойчивого гибрида характерно также более высокое соотношение K^+/Na^+ в органах надземной части по сравнению с солечувствительным гибридом в условиях засоления.

Ключевые слова: кукуруза; гибрид; солеустойчивость; Na^+ ; K^+ ; хлоридное засоление

Accumulation and localization of sodium and potassium ions in maize plants on saline soil

S.N. Kabuzenko¹, A.V. Omel'chenko¹, L.M. Mykhalska², V.V. Schwartau²

¹Taurida V. Vernadsky National University, Simferopol, Ukraine

²Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

The goal of this work is studying the accumulation and distribution of Na^+ and K^+ in maize hybrids of different salt tolerance under conditions of the chloride salinity. The new corn hybrid Veselka MV (salt-tolerant) and Odessa 375 MB (not salt-tolerant) were studied. The plants grown in salt-free chernozem soil are control. In the experiment, sodium chloride was dissolved in the irrigation water to form the salinity of test soils up to concentrations of 0.25, 0.5, 0.75, and 1.0% of oven-dry weight. Soil moisture in the pots was maintained at 60% of the full field water capacity, the air temperature was +25...+27 °C, and the light – 10 klux. Plant samples were dried in the oven under 70 °C. Then, the average sample of 10 specimens was thoroughly levigated in the porcelain pounder and dispersed in distilled water at 100 °C. The ions were extracted, and the extracts were centrifuged for 20 min at 3000 rpm. The ions content in the cell sap was analysed. Plant samples (1 g) were incubated 10 min in chloroform, dried carefully with filter paper, and then the cell sap was squeezed. 1 ml of clear top layer of the cell sap was dissolved in 10 ml of distilled water. Ions content was determined by the atomic absorption spectrophotometer ("Karl Zeiss", Germany). Salt-tolerant maize hybrid Veselka MW (14 days age) is characterized by an increased content of Na^+ in the root tissues in comparison with the above-ground parts. In Odessa 375 MB hybrid this regularity is less pronounced. With the increase of sodium chloride concentration in the soil the content of Na^+ in the aerial parts of plants rises. That may be connected with the reduced role of a root barrier.

¹Таврический национальный университет имени В.И. Вернадского, 95007, Симферополь, пр. Вернадского, 4, Украина. E-mail: omelchenko_tnu@mail.ru, omelav@ukr.net

²Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, 03022, Киев-22, ул. Васильковская, 31/17, Украина. E-mail: schwartau@ifrg.kiev.ua

¹Taurida V. Vernadsky National University, Vernadsky av., 4, Simferopol, 95007, Ukraine. E-mail: omelchenko_tnu@mail.ru, omelav@ukr.net

²Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine, 31/17, Vasylykivska St., Kyiv-22, 03022, Ukraine. E-mail: schwartau@ifrg.kiev.ua

The salt-tolerant hybrid has a higher content of Na^+ in the roots as compared to the above-ground parts. The content of K^+ was higher in the above-ground parts, which is more pronounced in the salt-tolerant hybrid Veselka MB. The decrease of K^+ in cell sap of the root under saline conditions was most pronounced in the salt-sensitive hybrid Odessa 375 MB. The salt-tolerant hybrid Veselka MB is characterized by accumulation of Na^+ mainly in the roots, but a higher content of K^+ in the aerial part of the plant. For salt-tolerant hybrids are characterized by a higher ratio of K^+ / Na^+ in the above-ground parts of plants as compared to the not salt-tolerant hybrid.

Keywords: maize; hybrid; salt tolerance; Na^+ ; K^+ ; chloride salinity

Введение

Почвенное засоление – один из абиотических факторов, наносящих существенный ущерб сельскому хозяйству. Проблема солеустойчивости растений в будущем станет для человечества ещё более актуальной в связи с аридизацией климата Земли и расширением площадей орошаемого земледелия (Ashraf, 1994; Yeo, 1999; Flowers, 2004). Поэтому изучение механизмов солеустойчивости культурных растений и выявление её физиологических механизмов для различных видов культур на сегодняшний день является важной проблемой. Одним из общих механизмов солеустойчивости считается способность растений в условиях солевого стресса поддерживать ионный гомеостаз, позволяющий им расти и развиваться на фоне засоления. Большое значение для гликофитов имеет механизм поддержания низких концентраций ионов Na^+ в активно метаболизирующих тканях и органах (меристема, генеративные органы) (Zhu, 2002; Tester and Davenport, 2003; Pardo et al., 2006; Veselov et al., 2007; Munns and Tester, 2008; Zaharin and Panichkin, 2009). На уровне целого растения эта стратегия обеспечивается барьерной ролью корней, что предотвращает поступление токсических «засоляющих» катионов в фотосинтезирующие органы (Leonova et al., 2005; Omel'chenko et al., 2009).

По данным литературы, токсический эффект «засоляющих» ионов обусловлен проникновением солей в цитоплазму клеток, что приводит к инактивации ферментов, обеспечивающих метаболические процессы (Flowers et al., 1991; Blumwald et al., 2000). Последнее связывают с конкуренцией между ионами Na^+ и K^+ , который активирует ферменты углеводного обмена, синтеза белка и необходим для ключевых процессов жизнедеятельности растений (Blumwald, 2000; Munns and Tester, 2008). Одним из признаков солеустойчивости культурных растений в сортовом аспекте является более высокое соотношение K^+/Na^+ в растительных органах в условиях солевого стресса (Gorham et al., 1990; Ladatko and Doseeva, 2010). Высказывается гипотеза, что отношение K^+/Na^+ в листьях культурных растений на солевом фоне может служить тестом в оценке солеустойчивости сортов (Yamaguchi and Blumwald, 2005; Hauser and Horie, 2010).

Цель данной работы – оценить накопление и распределение ионов Na^+ и K^+ в органах и тканях гибридов кукурузы, отличающихся по степени солеустойчивости, в условиях хлоридного засоления.

Материал и методы исследований

Объект исследований – 14-дневные проростки солеустойчивого гибрида кукурузы Веселка МВ и солечувствительного – Одесский 375 МВ, выведенных в Селекционно-генетическом институте – Национальном центре

семеноводства и сортоизучения НААН Украины (г. Одесса). Степень солеустойчивости гибридов нового поколения предварительно установлена опытным путем по ростовым показателям (Omel'chenko et al., 2009). Растения выращивали в вегетационных сосудах, вмещающих 2 кг лугово-черноземной почвы. Семена гибридов кукурузы по 15 штук высаживали в сосуды с почвой. Засоление в почвенной культуре моделировали путем внесения с поливной водой NaCl в концентрациях 0,25, 0,50, 0,75, 1,00% на абсолютно сухую массу почвы. Контролем служила почва без засоления. Влажность почвы на протяжении опыта поддерживали на уровне 60% от полной полевой влагоемкости. Температура воздуха в лаборатории составляла +25...+27 °С, освещенность – 10 кЛк.

Содержание ионов Na^+ и K^+ в гомогенате и клеточном соке тканей корня и надземной части определяли с помощью атомно-абсорбционного спектрофотометра («Karl Zeiss», Германия) (Mineev, 2001). Для определения содержания ионов в гомогенате тканей растительный материал предварительно высушивали в сушильном шкафу при 70 °С. Корни проростков перед высушиванием промывали в течение 2 мин в дистиллированной воде. Высушенные образцы (средняя проба из 10 растений) растирали в фарфоровой ступке до порошкообразного состояния. Из полученного порошка ионы извлекали водной экстракцией при 100 °С, экстракт центрифугировали в течение 20 мин при 3000 об./мин.

При определении содержания ионов в клеточном соке навеску тканей весом 1 г предварительно выдерживали в хлороформе 10 мин. После обработки хлороформом растительный материал просушивали между листами фильтровальной бумаги, сок отжимали медицинским шприцем в стеклянный бюкс. Использовали прозрачную верхнюю часть клеточного сока (1 мл сока растворяли в 10 мл дистиллированной воды).

Эксперименты проводили в 3-кратной биологической и 6–7-кратной аналитической повторностях. В таблицах представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. Статистическую обработку результатов проводили по Г.Ф. Лакину (Lakin, 1990), в таблицах приведено среднее квадратическое отклонение.

Результаты и их обсуждение

Время проявления повреждений, вызванных избытком солей в почве (в частности NaCl), зависит как от количества поглощенного растением Na^+ , так и его компартиментации в тканях и клетках (Blumwald, 2000; Munns and Tester, 2008). Для сохранения общих процессов жизнедеятельности растение снижает поглощение и накопление ионов Na^+ в цитоплазме клеток активно функционирующих органов (листьев и генеративных органов).

Экспериментально для многих видов растений-гликофитов показано, что те из них, которые способны эффективно выводить Na^+ из стеблей и из листовых пластинок и, напротив, активно поглощать ионы K^+ , являются более солеустойчивыми (Tester and Davenport,

2003; Flowers et al., 2004; Ladatko and Doseeva, 2010). Содержание ионов Na^+ в гомогенате клеток корня по сравнению с надземной частью было выше у обоих гибридов кукурузы, что более выражено у солеустойчивого гибрида Веселка МВ (табл. 1).

Таблица 1

Содержание ионов Na^+ в тканях 14-дневных проростков кукурузы, выращенных на фоне хлоридного засоления

Объект исследований	Вариант опыта	Корни, мг/г сухого вещества	Надземная часть, мг/г сухого вещества	Соотношение содержания Na^+ в корнях / надземной части
Веселка МВ	контроль	$6,8 \pm 0,3$	$0,7 \pm 0,1$	9,7
	0,25% $NaCl$	$20,6 \pm 0,7$	$3,8 \pm 0,1$	5,4
	0,50% $NaCl$	$29,4 \pm 1,2$	$6,9 \pm 0,3$	4,2
	0,75% $NaCl$	$23,2 \pm 0,9$	$7,7 \pm 0,3$	3,0
	1,00% $NaCl$	$25,1 \pm 1,0$	$8,8 \pm 0,4$	2,8
Одесский 375 МВ	контроль	$6,1 \pm 0,3$	$0,7 \pm 0,1$	8,7
	0,25% $NaCl$	$15,3 \pm 0,5$	$5,7 \pm 0,2$	2,7
	0,50% $NaCl$	$22,8 \pm 0,8$	$10,5 \pm 0,5$	2,2
	0,75% $NaCl$	$30,6 \pm 1,4$	$15,7 \pm 0,7$	1,9

У растений контрольного варианта обоих гибридов соотношение содержания Na^+ корень / надземная часть было значительно выше, чем в опытных вариантах. С повышением концентрации $NaCl$ в субстрате содержание ионов Na^+ в надземной части гибридов кукурузы заметно увеличивалось, то есть барьерная роль корня в отношении «избыточного» Na^+ ослабевала. У солеустойчивого гибрида механизм контроля поступления ионов Na^+ в надземную часть оказался более надежным, что можно считать проявлением адаптации к солевому стрессу на организменном уровне. По мере увеличения концентрации $NaCl$ в почве соотношение содержания ионов Na^+ корни / надземная часть уменьшалось, но разница между гибридами сохранялась. Таким образом, одним из механизмов адаптации к засолению на организменном уровне у солеустойчивого гибрида кукурузы по сравнению с солечувствительным является более высокое содержание ионов Na^+ в тканях корня и соотношение этого показателя корень / надземная часть, что, видимо, способствует поддержанию продукционного процесса в этих условиях на определенном уровне.

Интересными также являются результаты по содержанию ионов K^+ в гомогенате тканей корня и надземной части гибридов кукурузы (табл. 2). На засолении слабой и сильной степени у обоих гибридов содержание ионов K^+ в органах надземной части, как и в контроле, в несколько раз выше, чем в корне, и особенно это выражено у солеустойчивого гибрида Веселка МВ. На экстремальном засолении (1,0% для гибрида Веселка МВ и 0,75% $NaCl$ для гибрида Одесский 375 МВ) соотношение содержания ионов K^+ надземная часть / корень минимально.

Поскольку гликофитные растения кукурузы не способны выдерживать высокое содержание ионов Na^+ в цитоплазме клеток листа, увеличение концентрации клеточного сока на солевом фоне, по-видимому, достигается за счет более активной транслокации ионов K^+ в вакуоль для снижения водного потенциала, что способствует поступлению воды в органы надземной части.

В целом содержание ионов K^+ в органах опытных растений ниже, чем в контроле, в особенности у солечувствительного гибрида Одесский 375 МВ. Увеличение содержания ионов K^+ в корнях и органах надземной части у обоих гибридов по мере повышения концентрации

соли в среде можно объяснить включением в транспортные функции высокоселективных калиевых каналов (Ershov et al., 2005; 2007; Veselov et al., 2007). На основании полученных данных можно высказать предположение, что у солеустойчивого гибрида кукурузы на солевом фоне в большей степени активируются K -селективные каналы, расположенные в клетках обкладки сосудов ксилемы и способствующие поступлению ионов K^+ в органы надземной части.

Представление о роли распределения ионов Na^+ и K^+ по компартментам в механизмах солеустойчивости было бы неполным без анализа его содержания в клеточном соке корней и надземной части растений на солевом фоне (табл. 3). По мере возрастания концентрации $NaCl$ в почвенной культуре увеличивается содержание ионов Na^+ в клеточном соке и корней, и органов надземной части против контрольного варианта, что более выражено у солеустойчивого гибрида Веселка МВ. Соотношение содержания ионов Na^+ в клеточном соке тканей корней по сравнению с органами надземной части также выше у солеустойчивого гибрида.

Ключевую роль в освобождении цитоплазмы от «засоляющих» ионов играет в растительных клетках вакуоль (Veselov et al., 2007). На тонопласте клеток локализуется транспортный механизм, который осуществляет перенос ионов Na^+ в вакуоль против градиента электрохимического потенциала за счет энергии H^+ -АТФазы тонопласта (Blumwald, 2000). Таким образом, одним из механизмов, обеспечивающих солеустойчивость гибридов кукурузы, является активация транспортной системы тонопласта, способствующая выведению «засоляющих» ионов Na^+ в вакуоль клеток надземной части и корневой системы растений. Этот механизм связан с водообменом в системе «почва – растение» и имеет большое значение в формировании солеустойчивости.

В наши исследования входило также определение соотношения содержания ионов K^+ в клеточном соке «корень / надземная часть» в условиях засоления в связи с солеустойчивостью гибрида. Засоление способствует уменьшению содержания ионов K^+ в клеточном соке и корня, и органов надземной части, причем этот эффект находится в прямой зависимости от концентрации соли в бреде (табл. 4).

Таблица 2

**Содержание ионов K^+ в тканях 14-дневных проростков кукурузы,
выращенных на фоне хлоридного засоления**

Объект исследований	Вариант	Корни, мг/г сухого вещества	Надземная часть, мг/г сухого вещества	Соотношение содержания K^+ в корнях / надземной части
Веселка МВ	контроль	$1,68 \pm 0,06$	$5,85 \pm 0,15$	0,28
	0,25% NaCl	$0,25 \pm 0,01$	$2,73 \pm 0,08$	0,09
	0,50% NaCl	$0,32 \pm 0,01$	$4,52 \pm 0,12$	0,07
	0,75% NaCl	$0,44 \pm 0,02$	$6,59 \pm 0,17$	0,06
	1,00% NaCl	$3,94 \pm 0,18$	$9,10 \pm 0,24$	0,24
Одесский 375 МВ	контроль	$1,50 \pm 0,05$	$2,94 \pm 0,09$	0,51
	0,25% NaCl	$0,43 \pm 0,02$	$1,37 \pm 0,05$	0,31
	0,50% NaCl	$0,74 \pm 0,03$	$1,54 \pm 0,07$	0,48
	0,75% NaCl	$0,81 \pm 0,04$	$1,68 \pm 0,08$	0,48

Таблица 3

**Содержание ионов Na^+ в клеточном соке тканей 14-дневных проростков кукурузы,
выращенных на фоне хлоридного засоления**

Объект исследований	Вариант опыта	Корни, мкг/мл	Надземная часть, мкг/мл	Соотношение содержания Na^+ в корнях / надземной части
Веселка МВ	контроль	62 ± 3	9 ± 1	6,8
	0,25% NaCl	267 ± 8	68 ± 3	3,9
	0,50% NaCl	468 ± 12	153 ± 5	3,0
	0,75% NaCl	570 ± 15	288 ± 9	1,9
	1,00% NaCl	290 ± 10	523 ± 14	0,5
Одесский 375 МВ	контроль	73 ± 4	22 ± 1	3,3
	0,25% NaCl	178 ± 6	103 ± 4	1,7
	0,50% NaCl	196 ± 9	138 ± 6	1,4
	0,75% NaCl	181 ± 8	247 ± 8	0,7

Таблица 4

**Содержание ионов K^+ в клеточном соке тканей 14-дневных проростков кукурузы,
выращенных на фоне хлоридного засоления**

Объект исследований	Вариант опыта	Корни, мкг/мл	Надземная часть, мкг/мл	Соотношение содержания K^+ в корнях / надземной части
Веселка МВ	контроль	183 ± 7	520 ± 19	0,35
	0,25% NaCl	128 ± 4	438 ± 12	0,29
	0,50% NaCl	143 ± 5	500 ± 15	0,28
	0,75% NaCl	126 ± 4	475 ± 17	0,26
	1,00% NaCl	119 ± 3	488 ± 18	0,24
Одесский 375 МВ	контроль	200 ± 8	428 ± 10	0,46
	0,25% NaCl	82 ± 4	375 ± 9	0,21
	0,50% NaCl	67 ± 3	363 ± 7	0,18
	0,75% NaCl	49 ± 2	300 ± 6	0,16

В клеточном соке корня обоих гибридов контрольных и опытных вариантов ионов K^+ содержится меньше, чем в надземной части. На фоне засоления величина соотношения «корень / надземная часть» выше во всех опытных вариантах у солеустойчивого гибрида Веселка МВ по сравнению с солечувствительным Одесский 375 МВ. Это говорит о более высокой устойчивости транспортных механизмов, расположенных на тонопласте корня. Представленные данные подтверждают также наше предположение о том, что растения кукурузы транспортируют K^+ в вакуоли листа для создания отрицательного градиента водного потенциала.

П.В. Ершов с соавторами показали, что в условиях солевого стресса у растений ячменя наблюдается сорто-специфическая экспрессия разных изоформ Na^+ , K^+/H^+ -антипортера, которая регулируется на посттранскрип-

ционном уровне (Ershov et al., 2007). В растениях кукурузы на солевом фоне идентифицировано 6 изоформ вакуолярного Na^+/H^+ -антипортера (Zorb et al., 2005).

Полученные в последние годы данные свидетельствуют о том, что солеустойчивость злаковых культур (ячменя) зависит как от его способности сдерживать поступление ионов Na^+ из корней в надземную часть, так и от регуляции функции белка-антипортера HVNHX1-3, который локализуется на тонопласте клеток корня. В ответ на солевой стресс возрастает уровень экспрессии генов вакуолярных Na^+/H^+ -антипортеров, что находится в прямой коррелятивной зависимости от солеустойчивости сорта ячменя (Leonova et al., 2005; Vasekina et al., 2006; Rosljakova et al., 2011). Полученные нами результаты по кукурузе также согласуются с приведенными выше данными литературы.

Выводы

Солеустойчивый гибрид Веселка МВ характеризуется на солевом фоне более выраженным накоплением ионов Na^+ преимущественно в корне растения, повышенным содержанием ионов Na^+ в клеточном соке органов надземной части и в особенности корней, а также более высоким содержанием ионов K^+ в органах надземной части по сравнению с корнем и более выраженной транслокацией K^+ в вакуоли органов надземной части. Для солеустойчивого гибрида характерно более высокое соотношение K^+/Na^+ в органах надземной части по сравнению с сочувствительным гибридом в условиях засоления.

Библиографические ссылки

- Ashraf, M., 1994. Breeding for salinity tolerance in plants. *Crit. Rev. Plant Sci.* 13, 17–42.
- Blumwald, E., 2000. Sodium transport and salt tolerance in plants. *Curr. Opin. Cell Biol.* 12, 431–434.
- Blumwald, E., Agaron, G.S., Apse, M.P., 2000. Sodium transport in plant cells. *Biochim. Biophys. Acta* 1465, 140–151.
- Ershov, P.V., Reshetova, O.S., Trofimova, M.S., Babakov, A.V., 2005. Activity of ion transporters and salt tolerance of barley [Активность ионных транспортеров и солеустойчивость ячменя]. *Fiziologija Rastenij* 52(6), 867–875 (in Russian).
- Ershov, P.V., Vasekina, A.V., Voblikova, V.D., Taranov, V.V., Rosljakova, T.V., Babakov, A.V., 2007. Identification of homologous K^+/H^+ antiporter in barley: Expression in varieties that differ in their resistance to NaCl [Идентификация гомолога K^+/H^+ -антипортера в ячмене: Экспрессия в сортах, отличающихся по устойчивости к NaCl]. *Fiziologija Rastenij* 54(1), 22–30 (in Russian).
- Flowers, T.J., 2004. Improving crop salt tolerance. *J. Exp. Bot.* 55, 307–319.
- Flowers, T.J., Hajibagher, M.A., Yeo, A.R., 1991. Ion accumulation in the cell walls of rice plants growing under saline conditions – evidence for the Oertii hypothesis. *Plant Cell Environ.* 14, 319–325.
- Gorham, J., Hardy, C., Wyn Jones, R.G., Joppa, L.R., Law, C.N., 1987. Chromosomal location of a K^+/Na^+ discriminating character in the D genome of wheat. *Theor. Appl. Genet.* 74, 584–588.
- Gorham, J., Wyn Jones, R.G., Bristol, A., 1990. Partial characterization of the trait for enhanced K^+/Na^+ discrimination in the D genome of wheat. *Planta* 180, 590–597.
- Hausen, F., Horie, T., 2010. A conserved primary salt tolerance mechanism mediated by HKT transporters: A mechanism for sodium exclusion and maintenance of high K^+/Na^+ ratio in leaves during salinity stress. *Plant Cell Environ.* 33, 552–565.
- Ladatko, N.A., Doseeva, O.A., 2010. Accumulation and transport of K^+ and Na^+ in rice plants in soil salinity [Накопление и транспорт K^+ и Na^+ в растениях сортов риса в условиях почвенного засоления]. *Agrarnyj Vestnik Jugo-Vostoka* 3–4, 26–28 (in Russian).
- Lakin, G.F., 1990. *Biometrics*. Moscow, High School (in Russian).
- Leonova, T.G., Goncharova, J.A., Hodorenko, A.V., Babakov, A.V., 2005. Salt tolerant and solechuvstvitelnye barley varieties and their characteristics [Солеустойчивые и сочувствительные сорта ячменя и их характеристики]. *Fiziologija Rastenij* 52(6), 876–881 (in Russian).
- Mineev, V.G., 2001. Workshop on Agricultural Chemistry. Moscow, Moscow State University.
- Munns, R., Tester, M., 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 651–681.
- Omel'chenko, A.V., Kabuzenko, S.N., Belousov, A.A., Serikov, V.A., 2009. Localization of sodium in tissue compartments of roots and aerial parts of the new generation of corn hybrids due to their salt tolerance [Локализация натрия в компартментах тканей корней и надземной части гибридов кукурузы нового поколения в связи с их солеустойчивостью]. *Uchen. Zap. Tavrich. Nac. Univ. im. V.I. Vernadskogo* 22(4), 112–121 (in Russian).
- Pardo, J.M., Cubero, B., Leidi, E.O., Quintero, F.J., 2006. Alkali cation exchangers: Roles in cellular homeostasis and stress tolerance. *J. Exp. Bot.* 57, 1181–1199.
- 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. Salt tolerance of barley: The relationship isoform expression vacuolar Na^+/H^+ -antiporter with accumulation of $^{22}\text{Na}^+$ [Солеустойчивость ячменя: Взаимосвязь экспрессии изоформ вакуолярного Na^+/H^+ -антипортера с накоплением $^{22}\text{Na}^+$]. *Fiziologija Rastenij* 58(1), 28–39 (in Russian).
- Tester, M., Davenport, R., 2003. Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants. *Annu. Botany* 91, 503–527.
- Vasekina, A.V., Ershov, P.V., Reshetova, O.S., Tihonova, T.V., Lunini, V.G., Trofimova, M.S., Babakov, A.V., 2006. Vacuolar Na^+/H^+ antiporter of barley: Identification and response to salt stress [Вакуолярный Na^+/H^+ -антипортер ячменя: Идентификация и реакция на солевой стресс]. *Biokhimiya* 1, 123–132 (in Russian).
- Veselov, D.S., Markova, I.V., Kudojarova, G.R., 2007. Plant response to salinity and the formation of salt tolerance [Реакция растений на засоление и формирование солеустойчивости]. *Uspehi Sovremennoj Biologii* 127(5), 482–493 (in Russian).
- Yamaguchi, T., Blumwald, E., 2005. Developing salt-tolerant crop plants: Challenges and opportunities. *Trends Plant Sci.* 10, 615–620.
- Yeo, A.R., 1999. Predicting the interaction between the effects of salinity and climate change on crop plants. *Sci. Hortic.* 78, 159–174.
- Zaharin, A.A., Panichkin, L.A., 2009. Phenomenon solerezistentnosti glykophytes [Явление солерезистентности гликофитов]. *Fiziologija Rastenij* 56(1), 107–116 (in Russian).
- Zhu, J.K., 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.* 53, 247–273.
- Zorb, C., Noll, A., Karl, S., Leib, K., Yan, F., Schubert, S., 2005. Molecular characterization of Na^+/H^+ -antiporters (ZmNHX) of maize (*Zea mays* L.) and their expression under salt stress. *J. Plant Physiol.* 162, 55–56.

Надійшла до редколегії 21.02.2013



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Visnik Dnipropetrovskogo universitetu. Serii Biologiya, ekologiya

Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.
2013. 21(1)

ISSN 2310-0842

www.ecology.dp.ua

УДК 579.266.4

Пластичність морфометричних ознак *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae) у постійних і мінливих температурних умовах культивування

Л.І. Фали, М.В. Шульман

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна

Досліджено мінливість основних морфометричних ознак імаго мух *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) із двох вибірок ($n = 33$). Перша вибірка – особини, зібрані у природних умовах (паркові екосистеми м. Дніпропетровськ), друга – особини, культивовані у лабораторії при підтриманні постійної температури та вологості. Проаналізовано можливість використання *Calliphora vicina* R.-D. у біоіндикації антропогенних чинників на підставі результатів морфометричного аналізу. Найсуттєвіші відмінності між вибірками виявлено за шириною голови («лабораторні» особини характеризуються більш константними розмірами голови) та довжиною окремих сегментів кінцівок. В імаго, виведених у постійних умовах, спостерігається вкорочення сегментів I пари ніг порівняно з особинами «природної» вибірки. За більшістю інших лінійних промірів тіла *Calliphora vicina* R.-D. відмінності між вибірками не реєструються. Незначна мінливість морфометричних характеристик вказує на еволюційно зумовлену стійкість виду до зміни абіотичних факторів середовища. Тому використовувати *Calliphora vicina* R.-D. (за умов розвитку в температурному діапазоні +17...+28 °C) як вид – індикатор зміни температурного фактора довкілля не доцільно.

Ключові слова: *Calliphora vicina*; мінливість морфометричних ознак; біоіндикація; термопреферендум

Variability of the morphometric features of *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae) under the varying and constant micro-climatic conditions

L.I. Faly, M.V. Shulman

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

Variability of the main morphometric features of imago flies *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) of two samples was studied. First sample consists of individuals caught in the wild (park ecosystems of Dnipropetrovsk), the second one – specimens cultured in the laboratory under the constant temperature and humidity. Possible using of *C. vicina* R.-D. as a bioindicator of anthropogenic factors is analysed. Environmental factors may act as the stimulators of adaptive changes in physiological functions, as the constraints that cause impossibility of the existence of certain species in particular conditions, and as modifiers that determine the morpho-anatomical and physiological changes in organisms. The most significant differences between studied samples were found for the width ("laboratory" individuals are characterized by larger head size) and for the length of limbs segments. The fluctuating range of the head width in specimens collected in the wild is much wider, due to the heterogeneity of the micro-climatic conditions of the larvae development and trophic resources. Maximal negative asymmetry of the head width is observed in individuals *C. vicina* R.-D. of the "natural" sample as compared with "laboratory" individuals. Among imagoes caught in the wild the individuals with a relatively wide head are dominated, as evidenced by the large positive value of kurtosis. At the same time, the distribution of values in "laboratory" individuals is almost normal. In adults bred in the laboratory the shortening of segments of the leg pair I is observed in comparison with the individuals of "natural" sample. Similar results were recorded for other insect groups cultivated in a laboratory. For most other linear measurements of the *C. vicina* R.-D. body the differences between samples are not registered. Ephemeral existence of the substrate of blow flies leads to higher prevailing evolutionary adaptation of species to varying micro-climatic conditions inside cadaveric material. A minor variation of morphometric characteristics indicates the resistance to

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, пр. Гагарина, 72, Дніпропетровськ, 49010, Україна.
Тел.: +38066-600-70-92, +38099-772-43-49. E-mail: faly07@mail.ru.

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Gagarin ave., 72, Dnipropetrovsk, 49010, Ukraine.
Tel.: +38066-600-70-92, +38099-772-43-49. E-mail: faly07@mail.ru.

© Л.І. Фали, М.В. Шульман, 2013

changes in abiotic environmental factors. Thus, use of *Calliphora vicina* R.-D. (in the temperature range of +17...+28 °C) as an indicator species of changes in the environmental temperature factor is not appropriate.

Keywords: *Calliphora vicina*; variability of morphometric traits; bioindication; termopreferendum

Вступ

Біоіндикація заснована на тісному взаємозв'язку живих організмів з умовами середовища, в якій вони існують. Як біоіндикатори використовуються різні групи організмів, у тому числі й комахи. Біоіндикацію можна визначити як сукупність методів і критеріїв, призначених для пошуку інформативних компонентів екосистем, які могли б:

1) адекватно відображати рівень впливу середовища, включаючи комплексний характер забруднення з урахуванням явищ синергізму діючих факторів;

2) діагностувати ранні порушення у найчутливіших компонентах біотичних угруповань і оцінювати їх значущість для всієї екосистеми в найближчому та віддаленому майбутньому.

За морфологічними, фізіологічними змінами, порушеннями онтогенезу комах можна судити про ступінь і характер забруднення навколишнього середовища, його санітарний стан і загальну якість. Екологічні фактори можуть виступати як подразники, що викликають пристосувальні зміни фізіологічних функцій; як обмежувачі, що зумовлюють неможливість існування тих чи інших видів у даних умовах; як модифікатори, що визначають морфо-анатомічні та фізіологічні зміни організмів. Аналіз літератури свідчить, що розміри та пропорції комах на забруднених ділянках достовірно відрізняються (Melecis et al., 1981; Kachalova, 1992; Butovskij and Gongal'skij, 1999).

У середньому Придніпров'ї до двокрилих комах – редуцентів тваринної органіки належить понад 40 видів. Відомо, що серед личинок двокрилих-некрофагів провідна роль у розкладанні тваринних решток на початковому суцесійному етапі належить видам з родин Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae, Drosophilidae, Tenebrionidae, Sepsidae, у подальшому – Borboridae, Scatopsidae, Psychodidae (Viktorov-Nabokov and Verves, 1974).

Родина Calliphoridae об'єднує близько 900 видів, систематично поділяється на дві підродини (Calliphorinae та Chrysomyiinae), які включають 23 роди. Імаго м'ясних мух мають, як правило, яскраве забарвлення зелених або синіх тонів із металевим відливом (Ozerov, 1989). Типово падальні (розвиток відбувається на трупах) – види з родів *Lucilia*, *Synomyia*, *Calliphora*. Відшукавши падаль (іноді для цього імаго мух долають понад 20 км), самиці відкладають на некротичний субстрат яйця білого кольору, приблизно 1,5 мм завдовжки. Кладка містить 150–300 яєць. Усього за життя самиця може відкласти до 2 000 яєць. Вихід личинок з яєць триває від 12 годин до 1–2 діб, залежно від температури довкілля. Після відродження личинки починають активно житися, для них характерне позакишкове травлення (усмоктування розрідженої протеолітичними ферментами їжі) (Lobanov, 1984; Nunes et al., 1990; De Jong, 1994; Saunders and Hong Seau-Feng, 2000; Hückesfeld et al., 2011).

За рік при підтриманні постійної температури +27 °C *Calliphora vicina* R.-D. утворює до п'яти поколінь. Самка відкладає до 300 яєць на свіжі трупи. Личинки проходять три стадії розвитку. Личинки першого віку виходять із яєць приблизно через 24 години після відкладання. Через 20 годин відбувається перше линяння (другий вік), ще через 48 годин – друге (третій вік). Живлення личинок триває 3–4 доби. Стадія лялечки – приблизно 11 діб. Після третього линяння ріст тіла личинок помітно уповільнюється, потім личинки припиняють живлення та переходять у фазу передлялечки (триває приблизно 4,5–5,0 діб при +27 °C). Тобто при +27 °C життєвий цикл *Calliphora vicina* R.-D. триває приблизно 18 діб (Marchenko and Vinogradova, 1984; Watters and Saunders, 1997; Saunders and Hayward, 1998).

Окрім падалі, багато видів падальних мух розвиваються на екскрементах тварин. Нерідкісні випадки, коли один і той самий вид здатний розвиватися на різних субстратах. Живлення м'ясом, що розкладається, створило передумови для переходу ряду видів до паразитування на живих організмах (Denno, 1976).

Мета статті – охарактеризувати морфологічну мінливість основних лінійних ознак *Calliphora vicina* R.-D. за різних температурних умов культивування.

Матеріал і методи досліджень

Серед некробіонтних двокрилих в умовах паркових екосистем м. Дніпропетровськ на перших стадіях розкладання трупного матеріалу домінують види родин Calliphoridae, Sarcophagidae, Muscidae тощо. Наймасовіші – *Lucilia sericata* Mg. та *L. caesar* L., *Calliphora vicina* R.-D. Як модельний вид для виявлення можливості використання падальних мух у біоіндикації антропогенних чинників було обрано *C. vicina* R.-D.

Матеріал для дослідження – дві вибірки імаго падальних мух *C. vicina* R.-D. Перша вибірка – особини, відловлені у природних умовах (паркові екосистеми м. Дніпропетровськ), друга – особини, виведені у лабораторних умовах ($n = 33$). Експеримент передбачав використання термостата, в який розміщали садки з личинками мух першого віку. Як трофічний субстрат комах використовували напіврозкладену свинячу печінку. Садки вкривали сіткою із дрібною чарункою, на дно насипали невелику кількість піску, субстрат періодично зволожували.

Культивували личинок у термостаті до фази імаго за постійної температури +27 °C. Виведених дорослих особин фіксували у спирті із додаванням гліцерину для подальшого морфометричного аналізу. Лінійні розміри імаго визначали за допомогою окуляр-мікромметра біокуляра МБС-10. Використовували 15 промірів (табл. 1), які характеризують розміри та пропорції тіла комах. Математичну обробку даних здійснювали з використанням методів аналізу розподілу (асиметрія, ексцес, дисперсія, гістограми розподілу) та однофакторного дисперсійного аналізу.

Результати та їх обговорення

У результаті морфометричного аналізу основних лінійних характеристик особин *C. vicina* R.-D. найбільші відмінності між двома вибірками виявлено за шириною голови та довжиною окремих сегментів кінцівок. Діапазон коливань значень за шириною голови в особин, зібраних у природних умовах, значно ширший (1,55–2,40 мм),

це пов'язано з неоднорідністю мікрокліматичних умов, в яких розвивалися личинки, та різними об'ємами трофічного ресурсу. Вибірка особин культивованих при постійних умовах характеризується більш константними розмірами голови (2,00–2,34 мм). Проте за результатами проведеного однофакторного дисперсійного аналізу відмінності виявилися не достовірними (див. табл. 1, 2).

Таблиця 1

Достовірність відмінності основних морфометричних характеристик імаго *Calliphora vicina* R.-D. (об'єднані вибірки)

Характеристика	Середнє значення та стандартна похибка	Діапазон коливань	Ексцес	Асиметричність	Достовірність відмінності для об'єднаних вибірок, $F_{0,05} = 3,99$	
					<i>F</i>	<i>p</i>
<i>1Lc</i>	1,63 ± 0,02	1,30 – 1,91	0,80 ± 0,795	–0,24 ± 0,408	0,06	>0,05
<i>2Lc</i>	1,63 ± 0,02	1,30 – 1,85	0,72 ± 0,795	–0,47 ± 0,408		
<i>1Sc</i>	2,14 ± 0,02	2,00 – 2,34	–1,02 ± 0,795	0,16 ± 0,408	0,38	>0,05
<i>2Sc</i>	2,12 ± 0,03	1,55 – 2,40	5,67 ± 0,795***	–1,51 ± 0,408***		
<i>1Di</i>	1,23 ± 0,03	1,10 – 1,50	–0,96 ± 0,795	0,72 ± 0,408	0,28	>0,05
<i>2Di</i>	1,21 ± 0,02	1,00 – 1,50	0,04 ± 0,795	0,79 ± 0,408		
<i>1Lt</i>	2,75 ± 0,02	2,50 – 3,00	–0,71 ± 0,795	0,01 ± 0,408	0,47	>0,05
<i>2Lt</i>	2,72 ± 0,03	2,50 – 3,00	–1,09 ± 0,795	0,07 ± 0,408		
<i>1St</i>	2,51 ± 0,03	2,30 – 2,80	–0,54 ± 0,795	0,43 ± 0,408	0,14	>0,05
<i>2St</i>	2,50 ± 0,02	2,20 – 2,80	0,35 ± 0,795	0,25 ± 0,408		
<i>1La</i>	2,39 ± 0,06	1,60 – 2,90	–0,12 ± 0,795	–0,59 ± 0,408	0,01	>0,05
<i>2La</i>	2,38 ± 0,05	1,60 – 2,90	–0,20 ± 0,795	–0,47 ± 0,408		
<i>1Sa</i>	2,81 ± 0,04	2,20 – 3,30	0,40 ± 0,795	0,14 ± 0,408	0,02	>0,05
<i>2Sa</i>	2,80 ± 0,05	1,95 – 3,30	1,21 ± 0,795	–0,65 ± 0,408		
<i>1Lse</i>	5,03 ± 0,08	4,10 – 5,70	–0,55 ± 0,795	–0,47 ± 0,408	0,06	>0,05
<i>2Lse</i>	5,06 ± 0,09	4,10 – 5,90	–0,70 ± 0,795	–0,20 ± 0,408		
<i>1Sse</i>	2,06 ± 0,03	1,70 – 2,30	–0,37 ± 0,795	–0,32 ± 0,408	0,47	>0,05
<i>2Sse</i>	2,03 ± 0,03	1,70 – 2,30	–0,55 ± 0,795	–0,14 ± 0,408		
<i>1Lde</i>	5,01 ± 0,09	4,00 – 5,90	–0,67 ± 0,795	–0,20 ± 0,408	0,09	>0,05
<i>2Lde</i>	5,05 ± 0,08	4,00 – 5,90	–0,32 ± 0,795	–0,30 ± 0,408		
<i>1Sde</i>	2,02 ± 0,04	1,50 – 2,60	0,46 ± 0,795	–0,24 ± 0,408	0,01	>0,05
<i>2Sde</i>	2,02 ± 0,04	1,50 – 2,60	0,49 ± 0,795	–0,17 ± 0,408		
<i>1Lb</i>	6,75 ± 0,07	6,00 – 7,50	–0,50 ± 0,795	–0,06 ± 0,408	0,04	>0,05
<i>2Lb</i>	6,73 ± 0,07	6,00 – 7,50	–0,55 ± 0,795	0,07 ± 0,408		

Примітки: 1 – вибірка особин, виведених у постійних умовах, 2 – вибірка особин, зібраних у мінливих умовах (м. Дніпропетровськ); *Lc* – довжина голови, *Sc* – ширина голови, *Di* – діаметр ока, *Lt* – довжина грудей, *St* – ширина грудей, *La* – довжина черевця, *Sa* – ширина черевця, *Lse* – довжина лівого крила, *Sse* – ширина лівого крила, *Lde* – довжина правого крила, *Sde* – ширина правого крила, *Lb* – довжина тіла; *** – рівень достовірності коефіцієнтів ексцесу й асиметричності $P < 0,001$.

Серед емпіричних показників асиметричність (величина, що характеризує відсутність або порушення симетрії розподілу значень даної ознаки) та ексцес (коефіцієнт «гостроти» піка розподілу значень) застосовуються досить часто. У вибірці імаго, розвиток яких відбувався у мінливому температурному режимі, реєструються достовірні відмінності від нормального розподілу за шириною голови, про що свідчать високі значення додатного ексцесу ($5,67 \pm 0,795$). Тобто у даній вибірці переважають особини з відносно широкою головою (концентрація лінійних ознак у додатній області значень). Максимальна від'ємна асиметричність ($-1,51 \pm 0,408$), яка спостерігається за цим проміром, також характеризує ненормальний розподіл ознак у цій вибірці (рис. 1). Проте розподіл значень за цією лінійною характеристикою в особин, культивованих у постійних умовах, наближений до нормального (рис. 2; див. табл. 1).

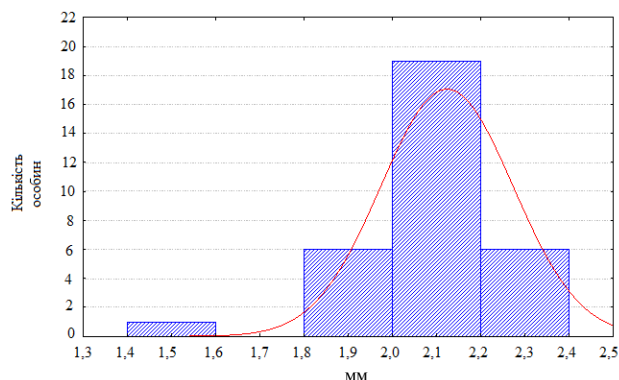
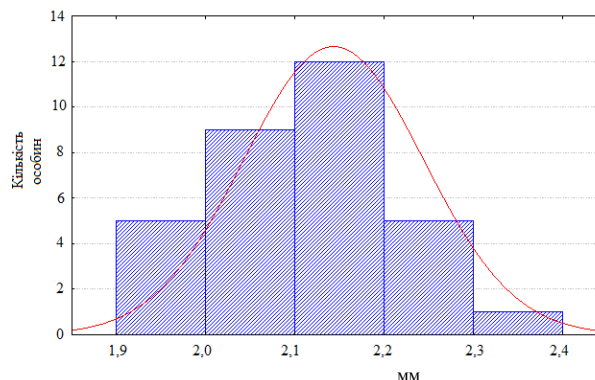
Максимальні значення додатної асиметричності та ексцесу, які вказують на достовірні відмінності від нормального розподілу, реєструються в обох вибірках за довжиною гомілки третьої та стегна першої пари ніг. У вибірках домінують особини з відносно короткими зазначеними сегментами. Привертає увагу значне варіювання за довжиною інших сегментів кінцівок, наприклад стегна другої пари ніг.

В особин, виведених у постійних температурних умовах лабораторії, спостерігається вкорочення цих сегментів порівняно з «природною» вибіркою. Аналогічні результати реєстрували при лабораторному культивуванні стафілінід (Faly, 2009). Також суттєво варіює довжина лапки першої пари ніг (особинам, зібраним у природних умовах, властива довша на 4,7% лапка, порівняно з особинами, виведеними у штучних умовах) (див. табл. 2).

Достовірність відмінності морфометричних характеристик кінцівок імаго *Calliphora vicina* R.-D. (об'єднані вибірки)

Характеристика	Середнє значення та стандартна похибка	Діапазон коливань	Екセス	Асиметричність	Достовірність відмінності для об'єднаних вибірок, $F_{0,05} = 4,05$	
					F	p
1Lfl	1,62 ± 0,05	1,10 – 2,50	3,57 ± 0,795***	1,24 ± 0,408**	0,11	>0,05
2Lfl	1,59 ± 0,05	1,10 – 2,50	3,96 ± 0,795***	1,28 ± 0,408**		
1Lt1	1,49 ± 0,03	1,25 – 1,70	-1,25 ± 0,795	-0,02 ± 0,408	0,13	>0,05
2Lt1	1,48 ± 0,02	1,25 – 1,70	-0,62 ± 0,795	0,17 ± 0,408		
1Lta1	0,87 ± 0,06	2,08 – 2,46	-0,86 ± 0,795	0,63 ± 0,408	0,42	>0,05
2Lta1	0,93 ± 0,07	0,50 – 1,40	-1,58 ± 0,795	0,21 ± 0,408		
1Lf2	1,82 ± 0,04	0,50 – 1,40	-0,46 ± 0,795	-0,41 ± 0,408	0,18	>0,05
2Lf2	1,79 ± 0,04	1,40 – 2,20	-0,59 ± 0,795	-0,22 ± 0,408		
1Lt2	1,56 ± 0,03	1,20 – 1,75	0,09 ± 0,795	-0,75 ± 0,408	0,02	>0,05
2Lt2	1,56 ± 0,02	1,20 – 1,75	0,64 ± 0,795	-0,93 ± 0,408*		
1Lta2	1,20 ± 0,64	0,70 – 1,70	-1,21 ± 0,795	-0,18 ± 0,408	0,32	>0,05
2Lta2	1,26 ± 0,07	0,70 – 1,90	-1,05 ± 0,795	-0,20 ± 0,408		
1Lf3	1,77 ± 0,02	1,60 – 1,95	-0,38 ± 0,795	-0,37 ± 0,408	0,05	>0,05
2Lf3	1,78 ± 0,02	1,60 – 2,00	-0,64 ± 0,795	-0,02 ± 0,408		
1Lt3	1,63 ± 0,03	1,40 – 2,30	8,27 ± 0,795***	2,45 ± 0,408***	0,07	>0,05
2Lt3	1,62 ± 0,04	1,00 – 2,30	5,86 ± 0,795***	0,57 ± 0,408		
1Lta3	1,30 ± 0,08	0,50 – 1,90	-1,11 ± 0,795	-0,45 ± 0,408	0,01	>0,05
2Lta3	1,29 ± 0,09	0,50 – 1,90	-1,36 ± 0,795	-0,43 ± 0,408		

Примітки: 1 – вибірка особин, культивованих у постійних температурних умовах, 2 – вибірка особин, розвиток яких відбувався у мінливих температурних умовах (м. Дніпропетровськ); Lfl – довжина стегна першої пари ніг, Lt1 – довжина гомілки першої пари ніг, Lta1 – довжина лапки першої пари ніг, Lf2 – довжина стегна другої пари ніг, Lt2 – довжина гомілки другої пари ніг, Lta2 – довжина лапки другої пари ніг, Lf3 – довжина стегна третьої пари ніг, Lt3 – довжина гомілки третьої пари ніг, Lta3 – довжина лапки третьої пари ніг; *, ** та *** – рівень достовірності коефіцієнтів ексцесу й асиметричності $P < 0,05, 0,01$ та $0,001$.

Рис. 1. Гістограма розподілу за шириною голови особин *Calliphora vicina* R.-D., культивованих у мінливих температурних умовахРис. 2. Гістограма розподілу за шириною голови особин *Calliphora vicina* R.-D., культивованих у постійних температурних умовах

Виявлений нерівномірний розподіл ознак у вибірках *C. vicina* R.-D. за зазначеними морфометричними характеристиками може виступати як показник стресово опосередкованих змін, що відбуваються у середовищі, ілюструвати потенційну стійкість організмів. За більшістю інших лінійних промірів імаго *C. vicina* R.-D. суттєвих відмінностей між особинами, культивованими при постійному температурному режимі, та імаго, розвиток яких відбувався у мінливих мікрокліматичних умовах навколишнього середовища, не виявлено.

Висновки

Достовірні відмінності між двома вибірками імаго *C. vicina* R.-D. виявлено за шириною голови (особини, культивовані у сталих температурних умовах, характеризуються константними розмірами голови) та довжиною окремих сегментів кінцівок. В імаго, виведених у постійних температурних умовах, спостерігається вкорочення сегментів першої пари ніг порівняно з «природною» вибіркою. Подібні результати отримано при лабораторному культивуванні інших груп комах.

За більшістю інших лінійних промірів падальних мух суттєві відмінності між вибірками не реєструються. Ефемерність субстрату існування синіх падальних мух зумовлює високу еволюційно сформовану пристосованість виду до варіювання мікрокліматичних умов усередині трупного матеріалу. Незначна мінливість морфометричних характеристик вказує на еволюційно зумовлену стійкість виду до зміни абіотичних факторів середовища. Тому використовувати *C. vicina* R-D. (за умов розвитку в температурному діапазоні +17...+28 °C) як індикатор змін температурного фактора довкілля не доцільно.

Бібліографічні посилання

- Butovskij, R.O., Gongal'skij, K.B., 1999. Use of population's morphometric parameters for anthropogenous action level estimation [Ispol'zovanie morfometricheskikh parametrov populjacii dlja ocenki urovnja antropogennoho vozdejstvija]. Bioindikacija Radioaktivnyh Zagrjaznenij, 308–319.
- De Jong, G.D., 1994. An annotated checklist of the Calliphoridae (Diptera) of Colorado, with notes on carrion associations and forensic importance. J. Kansas Entomol. Soc. 67, 378–385.
- Denno, R.F., Cothran, W.R., 1976. Competitive interactions and ecological strategies of sarcophagid and calliphorid flies inhabiting rabbit carrion. Ann. Entomol. Soc. Amer. 69, 109–113.
- Faly, L.I., 2009. Plasticity of morphometric features of *Philonthus spinipes* (Coleoptera, Staphylinidae) in experimental conditions [Plastichnist' morfometrichnih oznak *Philonthus spinipes* (Coleoptera, Staphylinidae) v umovah eksperimentu]. Pitannja Bioindikacii ta Ekologii 4(2), 175–181.
- Hückesfeld, S., Niederegger, S., Schlegel, P., Heinzel, H.-G., Spie, R., 2011. Feel the heat: The effect of temperature on development, behavior and central pattern generation in 3rd instar *Calliphora vicina* larvae. J. Insect Physiol. 57(1), 136–146.
- Kachalova, O.L., 1992. The motor transport emission effect to natural environment [Vozdejstvie vybrosov avtotransporta na prirodnuju sredu]. Moscow, Nauka (in Russian).
- Lobanov, A.M., 1984. Potential production, types of egg ripening and oviposition types of flies families Fanniidae and Calliphoridae [Potencial'naja plodovitost', tipy sozrevanija i otkladki jaic u muh semejstva Fanniidae i Calliphoridae]. Dvukrylye Nasekomye. MGU, 58–69.
- Marchenko, M.I., Vinogradova, Y.B., 1984. The temperature seasonal changes influence to speed of corpse destruction by fly maggots [Vlijanie sezonnyh izmenenij temperatury na skorost' razrushenija trupa lichinkami muh]. Sud.-Med. Ekspertiza 4, 11–14.
- Melecis, V.P., Spungis, V.V., Shternbergs, M.T., 1981. The indicative significance of soil invertebrates into industrial conditions [Indikacionnoe znachenie pochvennyh bespozvonocnyh v uslovijah industrial'nogo zagrjaznenija]. Problemy Pochvennoj Zoologii. Radjans'ke Zakarpattja. 136–137.
- Nunes, M.V., Kenny, N.A.P., Saunders, D.S., 1990. The photoperiodic clock in the blowfly *Calliphora vicina*. J. Insect Physiol. 36(1), 61–67.
- Ozerov, A.L., 1989. To research of the USSR Far East corpse flies [K izucheniju trupnyh muh Dal'nego Vostoka SSSR]. Arhiv Zoologich. Muzeja Moskov. Gos. In-ta 27, 114–142.
- Saunders, D.S., Hayward, S.A.L., 1998. Geographical and diapause-related cold tolerance in the blow fly, *Calliphora vicina*. J. Insect Physiol. 44(7–8), 541–551.
- Saunders, D.S., Hong Seau-Feng, 2000. Effects of temperature and temperature-steps on circadian locomotor rhythmicity in the blow fly *Calliphora vicina*. J. Insect Physiol. 46(3), 289–295.
- Viktorov-Nabokov, O.V., Verves, J.G., 1974. Flies of families Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae in synanthropic complexes of Ukraine [Muhi semejstva Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae v sinantropnyh kompleksah Ukrainy]. Mater. VII sezda VJO, 4/1, 210.
- Watters, H.G., Saunders, D.S., 1997. Inheritance of the photoperiodic response controlling larval diapause in the blow fly, *Calliphora vicina*. J. Insect Physiol. 43(8), 709–717.

Надійшла до редколегії 19.03.2013



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seriâ Biologiâ, ekologîâ

Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.
2013. 21(1)

ISSN 2310-0842

www.ecology.dp.ua

УДК 595.762.12

Оптимизация рациона *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) в условиях лабораторного содержания

Д.Е. Решетняк, В.В. Бригадиренко

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепропетровск, Украина

Проанализирована методика лабораторного содержания жужелицы *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) – одного из важнейших вредителей зерновых культур. Имаго данного вида жужелиц содержали на преимущественно белковых, жировых и углеводных рационах. Отмечены значительные колебания потребления корма (отдельные экземпляры отказывались от потребления пищи). Особи со средней живой массой тела $148,2 \pm 45,6$ мг потребляли в течение суток $71,4 \pm 99,4$ и $77,2 \pm 112,8$ мг свежемороженого куриного и свиного мяса (48,1% и 52,1% от массы тела в сутки соответственно). Сыр «Российский» и вареная колбаса потреблялись в приблизительно таких же количествах ($73,1 \pm 81,3$ и $44,9 \pm 66,0$ мг/сутки или 49,3% и 30,3% от массы тела). В значительно большем количестве потребляется вареное зерно пшеницы и гречихи ($103,5 \pm 108,5$ и $79,8 \pm 91,5$ мг или 69,9% и 53,9% от массы тела). В условиях отсутствия питания имаго *H. rufipes* (De Geer) ежесуточно теряло $2,6 \pm 3,6$ мг живого веса (1,76% от массы тела). Питание куриным, свиным мясом или вареной колбасой способствовало ежесуточному увеличению массы тела на $0,43\text{--}0,82$ мг (0,29–0,56% от исходной массы тела). Значительно большее ежесуточное увеличение массы тела наблюдалось при питании сыром ($3,14 \pm 18,3$ мг/сут., 2,12%), пшеничными ($8,71 \pm 21,33$ мг/сут., 5,87%) или гречневými ($2,73 \pm 13,75$ мг/сут., 1,84% от массы тела) вареными зёрнами. При содержании в лабораторных условиях *H. rufipes* (De Geer) лучше содержать на смешанных рационах, содержащих вареное пшеничное зерно и сырое мясо свиньи или курицы.

Ключевые слова: *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774); Carabidae; пищевые предпочтения; лабораторные эксперименты

Optimizing of *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) diet under laboratory conditions

D.Y. Reshetniak, V.V. Brygadyrenko

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

Development of the laboratory breeding technology of insects that damage agricultural crops can help in the pest control. *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) were fed by the following types of products: fresh frozen chicken and pork, cooked sausage "Doctor", cheese "Russian", boiled wheat and buckwheat. In the experiment, 56 adult specimens were kept individually in plastic containers during five days. In the same conditions 8 control test products were placed to determine the percentage of its mass loss due to desiccation. Keeping in a laboratory and feeding of *H. rufipes* (De Geer) by common human food is possible. Throughout the experiment, there were considerable variations in the consumption of food between individuals. Specimens of an average weight of 148.2 ± 45.6 mg consumed daily 71.4 ± 99.4 mg of fresh-frozen chicken and 77.2 ± 112.8 mg of the pork meat (48.1% and 52.1% of the body weight, respectively). Cheese and sausage were consumed in approximately the same amounts (73.1 ± 81.3 and 44.9 ± 66.0 mg daily, or 49.3% and 30.3% of the body weight, respectively). Low protein crop ration (wheat and buckwheat) provided the increase of the food intake (103.5 ± 108.5 and 79.8 ± 91.5 mg or 69.9% and 53.9% of the body weight, respectively). Chicken, pork meat and sausage contributed the weight gain, which amounts to about $0.43\text{--}0.82$ mg (0.29–0.56% of initial body weight). A significant increase in body weight was observed for specimens feed by cheese (the weight gain was 3.14 ± 18.3 mg, 2.12%), by wheat (8.71 ± 21.33 mg, 5.87%), and buckwheat (2.73 ± 13.75 mg, 1.84% of the body weight). Starving indi-

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, пр. Гагарина, 72, Днепропетровск, 49010, Украина.
Тел.: +38095-565-76-29, +38050-939-07-88. E-mail: reshetnyak.ufo@yandex.ru, brigad@ua.fm.

Oles Gonchar Dnipropetrovsk National University, Gagarin ave., 72, Dnipropetrovsk, 49010. Ukraine.
Tel.: +38095-565-76-29, +38050-939-07-88. E-mail: reshetnyak.ufo@yandex.ru, brigad@ua.fm.

© Д.Е. Решетняк, В.В. Бригадиренко, 2013

viduals of *H. rufipes* that had an access to drinking water lost 2.6 ± 3.6 mg of the wet weight daily (1.76% of the body weight). That low rate of basal metabolism ensures the species survival during unfavourable parts of the seasons (summer drought, long autumn rains, etc.). Thus, the changes of body weights in imagoes of similar diets are evaluated. The sustainable keeping of *H. rufipes* (De Geer) culture in a laboratory needs the alternation of used food. That problem should be studied in details.

Keywords: *Harpalus rufipes*; Carabidae; food preferences; laboratory experiments

Введение

Биология *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) исследована в природных условиях довольно детально (Petrusenko and Petrusenko, 1973; Lindroth, 1985; Midtgaard, 1999; Porhajašova et al., 2009; Harrison and Gallandt, 2012). *H. rufipes* (De Geer) – жужелица волосистая – миксофитофаг, питающийся вредителями сельского хозяйства, также вредящий зерновым культурам. По данным С.Н. Lindroth (1985), в условиях Скандинавских стран вид обычно встречается на культивируемых землях, пастбищах, в садах, на загрязненных территориях, в рудеральных сообществах. В странах Центральной и Восточной Европы перемещается на более влажные участки (в поймы рек, понижения с гидро- и мезофильными типами увлажнения). Жужелица волосистая имеет палеарктический ареал, занесена в Северную Америку (Dunn, 1981). В северной части ареала поколение развивается два года, в южной – один год. Имаго встречается с конца марта – апреля по конец сентября – октября. Яйцекладка происходит с начала мая по июль. При двухлетнем цикле развития зимуют личинки и имаго.

Исследование вредоносности данного вида проводилось на полях зерновых культур, в садах, на плантациях ягодных и овощных культур (Kutasi et al., 2004; Zhang et al., 1997). *H. rufipes* (De Geer) представляет интерес как энтомофаг, истребляющий вредителей (колорадского жука, клубеньковых долгоносиков и подгрызающих совок), и как фитофаг, повреждающий широкий спектр возделываемых человеком растений (Briggs, 1965; Hengeveld, 1980; Kromp, 1999; Purvis and Fadl, 2002). Локально вид может достигать очень высокой численности, иногда заполняя почвенные ловушки более чем на 30% их высоты, что неизбежно приводит к обострению конкурентных отношений с другими видами данного семейства (Niemelä, 1993; Makarov and Matalin, 2009).

По данным разных авторов (Petrusenko and Petrusenko, 1973) вид питается зерновыми (пшеница, рожь, просо, ячмень, овес, рис, сорго, кукуруза, гречиха), зернобобовыми (горох, фасоль, соя, бобы), техническими (свекла, картофель, подсолнечник, арахис, горчица, рапс, чужа, клеверина, тимьян, салат, конопля), овощными (томаты, морковь, лук, щавель, салат), лекарственными (желтушник, мак, шалфей, пижма, подорожник, стальник) и кормовыми (суданка, тимopheевка, вика, люпин, клевер, эспарцет, люцерна) культурами. Имеются указания на повреждение *H. rufipes* (De Geer) мякоти съедобных грибов (боровики, сыроежки), проростков ели, сосны, граба, клена, ясеня и генеративных органов 19 видов дикорастущих трав (злаки, лилейные, крапивные, гречишные, маревые, бобовые, сложноцветные) (Petrusenko and Petrusenko, 1973).

Питание жужелиц в лабораторных и естественных условиях различается не только шириной спектра возможных кормовых объектов, но и изменением их доступности при различных погодных условиях, в разное

время суток. Разработка технологий лабораторного содержания жужелиц-миксофитофагов (Sharova, 1974) должна базироваться на наблюдениях в естественных экосистемах. К сожалению, на данный момент имеется лишь небольшое количество публикаций о спектре питания жужелиц-миксофитофагов (Traugott, 1998; Fawki and Toft, 2005; Sasakawa, 2009; Klimesh and Saska, 2010) и *H. rufipes* (De Geer), в частности (Monzo et al., 2011; Harrison and Gallandt, 2012). Имеются серьезные исследования особенностей пищевых предпочтений *H. rufipes* (De Geer) относительно семян различных видов травянистых растений (Hartke et al., 1998; Honek et al., 2003; White et al., 2007; Shearin et al., 2008; Saska et al., 2010).

Разработка технологии лабораторного разведения насекомых, повреждающих посевы сельскохозяйственных культур, необходима для борьбы с вредителями. В последние годы она приобретает все большее значение. Все шире применяются синтетические и полусинтетические питательные среды. Основная задача массового разведения – получение максимального количества насекомых, отвечающих определенным биотехнологическим требованиям, при минимальных затратах и в наиболее короткий срок. Лабораторное содержание *H. rufipes* (De Geer) сопряжено со значительными затратами времени на сбор беспозвоночных – кормовых объектов в природных условиях (Brygadyrenko and Sokolov, 2007). В связи с этим разработка оптимальной технологии лабораторного содержания – необходимое условие минимизации негативного и оценки позитивного воздействия вида на культивируемые человеком культуры.

Цель данной работы – оценить возможности содержания *H. rufipes* (De Geer) в лабораторных условиях на разных типах рационов растительного и животного происхождения.

Материал и методы исследований

H. rufipes (De Geer) с использованием почвенных ловушек без фиксатора собирали в окрестностях г. Днепропетровск в июле 2012 года на обрабатываемых полях ячменя обыкновенного и кукурузы сахарной. Рацион *H. rufipes* (De Geer) исследовали в лаборатории кафедры зоологии и экологии Днепропетровского национального университета им. Олеся Гончара. Массу определяли на лабораторных аналитических весах JD-100 (точность – 1 мг). Перед началом эксперимента все экземпляры жужелиц содержали в одном общем садке (им был обеспечен свободный доступ к воде и различным кормам животного и растительного происхождения).

Для кормления *H. rufipes* (De Geer) использовали следующие виды пищевых продуктов: свежемороженое куриное и свиное мясо, колбаса вареная «Докторская» (13% белка, 22% жира), сыр твердый «Российский» (19% белка, 23% жира), пшеничная (сечка, 10 мин. кипячения, 60% влажности) и гречневая крупа (цельные

лущенные зерна, 30 с кипячения, 60% влажности). В ходе эксперимента 56 экземпляров имаго содержали индивидуально в пластиковых контейнерах (8 × 12 см) при температуре +22...+28 °С и относительной влажности воздуха 38–54%. В таких же условиях размещали по 8 контрольных навесок исследуемых продуктов для

установления процента (D) изменения их массы в результате усыхания (David, 1998). Изменение массы корма в контроле составляло для продуктов животного происхождения 2–6% в сутки (рис. 1), для пшеничной и гречневой каши – 10–15%.

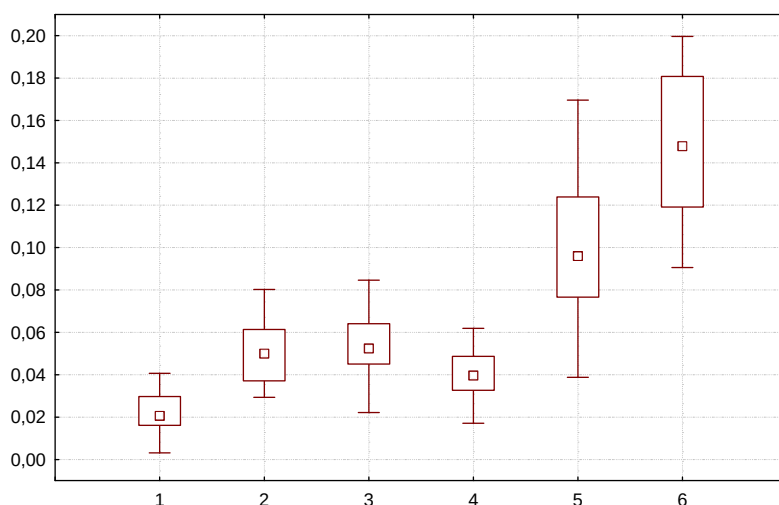


Рис. 1. Среднесуточное уменьшение массы пищи *H. rufipes* (De Geer) в условиях эксперимента: по оси абсцисс показаны варианты эксперимента 1 – куриное и 2 – свиное мясо, 3 – колбаса вареная, 4 – сыр «Российский», 5 – пшеничная и 6 – гречневая каша; по оси ординат – значение коэффициента D , $n = 40$ для каждого варианта рациона

Опыт с каждым экземпляром *H. rufipes* (De Geer) проводили в течение пяти суток (ежедневно определяли массу потребленного корма, массу имаго, массу навески корма). Навеску корма ежедневно обновляли. Контрольная группа (8 экз.) какого-либо корма не получала в течение всего эксперимента. В садках контрольной и опытных групп вода для питья жуков была в свободном доступе. Обработку данных проводили в пакете программ Statistica 8.0. Достоверность отличий между выборками оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа. В тексте данные представлены в виде $M \pm m$, на диаграммах отражены медиана, верхний и нижний квартили и диапазон колебаний.

Результаты и их обсуждение

Суточное потребление корма *H. rufipes* (De Geer) в условиях лабораторного эксперимента колебалось в значительных пределах даже при однотипном рационе жуков (рис. 2). Распределение значений суточного потребления корма достоверно отличалось от нормального (отмечались достоверные положительные и отрицательные значения асимметрии). Отдельные экземпляры жуков не питались или почти не питались на протяжении одних или двух суток. Неравномерное потребление корма на протяжении эксперимента характерно для многих беспозвоночных животных, в естественных условиях нерегулярно получающих доступ к пищевым ресурсам.

В течение суток имаго *H. rufipes* (De Geer) потребили $71,4 \pm 99,4$ и $77,2 \pm 112,8$ мг свежемороженого куриного и свиного мяса, что составляет около половины массы их тела (48,1% и 52,1%, соответственно). Твердый сыр и вареная колбаса потреблялись приблизительно в таких

же количествах – $73,1 \pm 81,3$ и $44,9 \pm 66,0$ мг/сутки (относительно массы тела – 49,3% и 30,3%). Таким образом, на протяжении суток имаго *H. rufipes* (De Geer) потребляет корма средней массой 30,3–52,1% от собственной массы тела. В начале и конце пятисуточного эксперимента для однотипных рационов достоверного изменения интенсивности потребления корма не отмечалось ($P > 0,05$).

Низкобелковые рационы из растительных продуктов (пшеница и гречиха) вели к увеличению потребления корма ($103,5 \pm 108,5$ и $79,8 \pm 91,5$ мг или 69,9% и 53,9% массы тела, соответственно). Незамоченные пшеничные зерна и семена гречихи потребляются значительно хуже. Интенсивно поедаются замоченные жизнеспособные семена пшеницы и гречихи. В лабораторных условиях нами отмечены значительно более низкие темпы потребления вегетативных частей проростков указанных культур, чем прорастающих семян. В полевых условиях падалица пшеницы и гречихи является значительным компонентом рациона *H. rufipes* (De Geer) в летне-осенний период.

Несмотря на среднее потребление корма 44,9–103,5 мг для разных компонентов рациона, средняя суточная прибавка массы тела составила лишь 0,4–8,7 мг (рис. 3). То есть жуки увеличивали собственную массу тела не более чем на 9% массы потребленного корма, значительную порцию энергии тратя на дыхание и экскрецию. Питание куриным, свиным мясом или колбасой способствовало ежесуточному увеличению массы тела на 0,43–0,82 мг (0,29–0,56% массы тела). Значительно большее увеличение массы тела наблюдалось при питании сыром $3,14 \pm 18,3$ мг (2,12%), пшеничной ($8,71 \pm 21,33$ мг/сут., 5,87%) или гречневой кашей ($2,73 \pm 13,75$ мг/сут., 1,84% массы тела).

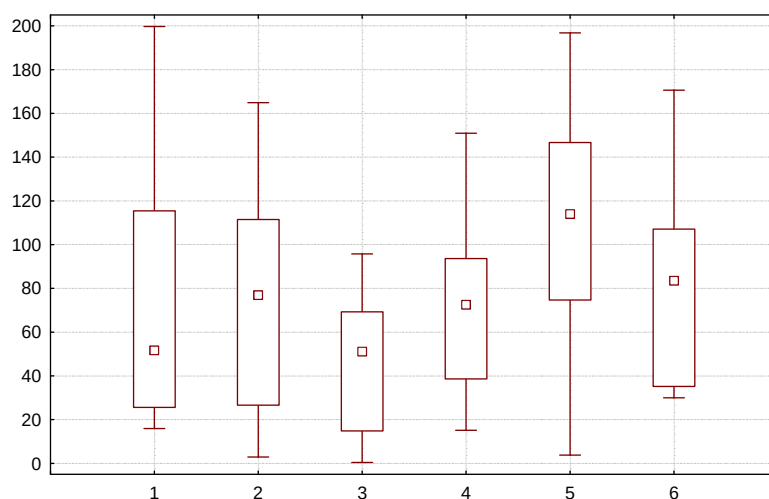


Рис. 2. Среднесуточное потребление пищи *H. rufipes* (De Geer) в условиях лабораторного эксперимента: по оси абсцисс показаны варианты эксперимента 1 – куриное и 2 – свиное мясо, 3 – колбаса вареная, 4 – сыр «Российский», 5 – пшеничная и 6 – гречневая каша; по оси ординат – суточное потребление пищи одним экземпляром имаго (мг), $n = 40$ для каждого варианта рациона

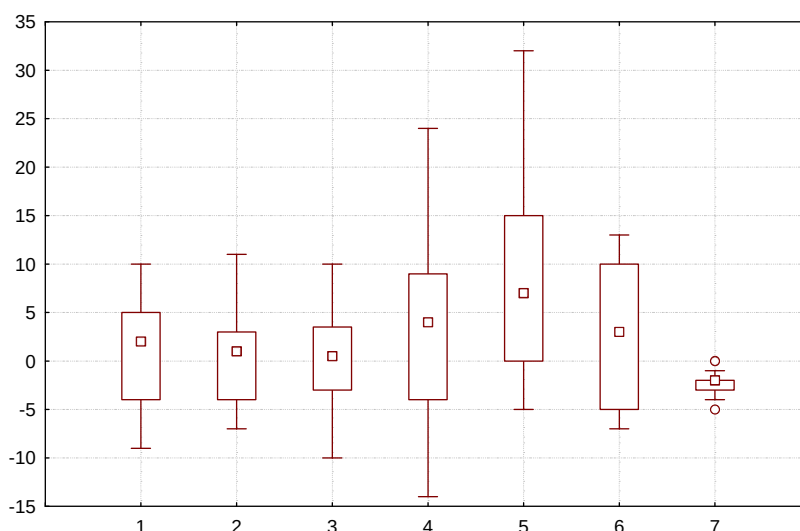


Рис. 3. Изменение массы тела *H. rufipes* (De Geer) на протяжении суток в условиях лабораторного эксперимента: по оси абсцисс – варианты кормления жулици (1 – куриное и 2 – свиное мясо, 3 – колбаса вареная, 4 – сыр «Российский», 5 – пшеничная и 6 – гречневая каша, 7 – отсутствие корма), по оси ординат – изменение массы тела (мг; средняя масса тела особей в эксперименте – $148,2 \pm 45,6$ мг, 56 экз. по 5 взвешиваний)

Голодающие экземпляры *H. rufipes* (De Geer) при наличии доступа к свежей воде для питья ежедневно теряли по $2,6 \pm 3,6$ мг (1,76% массы тела). Это очень низкий показатель основного обмена, обеспечивающий выживание вида в неблагоприятные для активности периоды сезона (летние засухи, периоды затяжных осенних дождей и др.). Разработка лабораторных рационов *H. rufipes* (De Geer) требует дальнейших исследований. Исходя из полученных результатов, необходимо оценить влияние рациона на массу тела жуков для более длительных (продолжительностью более 20 суток) и разнообразных по набору кормов (беспозвоночные животные, плоды и вегетативные органы зерновых, технических, масличных, овощных, плодовых, ягодных культур, адвентивных, сорных растений и местной дикорастущей флоры) экспериментов.

Выводы

Лабораторное содержание *H. rufipes* (De Geer) возможно при питании наиболее распространенными пищевыми продуктами человека. Наблюдались значительные колебания потребления корма у отдельных экземпляров на протяжении эксперимента. Особи средней массой $148,2 \pm 45,6$ мг потребляли в течение суток $71,4 \pm 99,4$ и $77,2 \pm 112,8$ мг свежемороженого куриного и свиного мяса (48,1% и 52,1% от массы тела в сутки, соответственно). Сыр и колбаса потреблялись в приблизительно таких же количествах ($73,1 \pm 81,3$ и $44,9 \pm 66,0$ мг/сутки или 49,3% и 30,3% от массы тела). Низкобелковые рационы из растительных продуктов (пшеница и гречиха) вели к увеличению потребления корма ($103,5 \pm$

108,5 и $79,8 \pm 91,5$ мг или 69,9% и 53,9% от массы тела). Голодающие экземпляры *H. rufipes* (De Geer) при наличии доступа к свежей воде для питья ежесуточно теряли по $2,6 \pm 3,6$ мг живого веса (1,76% массы тела). Питание куриным, свиным мясом или колбасой способствовало ежесуточному увеличению массы тела на $0,43\text{--}0,82$ мг (0,29–0,56% исходной массы). Значительно большее увеличение массы тела наблюдалось при питании сыром $3,14 \pm 18,3$ мг (2,12%), пшеничной ($8,71 \pm 21,33$ мг/сут., 5,87%) или гречневой кашей ($2,73 \pm 13,75$ мг/сут., 1,84% массы).

В проведенных экспериментах оценено изменение массы тела имаго при однотипных рационах, однако для устойчивого содержания лабораторной культуры *H. rufipes* (De Geer) необходимо чередование наиболее употребляемых продуктов во времени. Данный вопрос нуждается в дальнейшем детальном исследовании.

Библіографічні посилання

- Briggs, J.B., 1965. Biology of some ground beetles (Coleoptera, Carabidae) injurious to strawberries. Bull. Entomol. Res. 56(1), 79–93.
- Brygadyrenko, V.V., Sokolov, S.V., 2007. Osoblyvosti spektru zhivlennja *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) u laboratornyh umovah [Features of *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) feeding spectrum in the laboratory condition]. Bioriznomanittja ta Rol' Tvaryn v Ekosystemah: Materialy IV Mizhnarodnoi' naukovoї konferencii'. Dnipropetrovsk, DNU, 241–242.
- David, J.-F., 1998. How to calculate leaf litter consumption by saprophagous macrofauna? Eur. J. Soil Biol. 34, 111–115.
- Dunn, G.A., 1981. Distribution of *Harpalus rufipes* De Geer in Canada and United States (Coleoptera: Carabidae). Entomol. News 92(5), 186–188.
- Fawki, S., Toft, S., 2005. Food preferences and the value of animal food for the carabid beetle *Amara similata* (Gyll.) (Col., Carabidae). J. Appl. Entomol. 129(9–10), 551–556.
- Harrison, S., Gallandt, E.R., 2012. Behavioural studies of *Harpalus rufipes* De Geer: An important weed seed predator in Northeastern US agroecosystems. Int. J. Ecol. DOI: 10.1155/2012/846546.
- Hartke, A., Drummond, F.A., Liebman, M., 1998. Seed feeding, seed caching, and burrowing behaviors of *Harpalus rufipes* De Geer larvae (Coleoptera: Carabidae) in the maine potato agroecosystem. Biol. Control 13(2), 91–100.
- Hengeveld, R., 1980. Qualitative and quantitative aspects of the food of ground beetles (Coleoptera, Carabidae): A review. Neth. J. Zool. 30(4), 555–563.
- Honek, A., Martinkova, Z., Jarosik, V., 2003. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. Eur. J. Entomol. 100(4), 531–544.
- Klimeš, P., Saska, P., 2010. Larval and adult seed consumption affected by the degree of food specialization in *Amara* (Coleoptera: Carabidae). J. Appl. Entomol. 134(8), 659–666.
- Kromp, B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: A review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. Agric. Ecosyst. Environ. 74(1–3), 187–228.
- Kutasi, C., Markó, V., Balog, A., 2004. Species composition of carabid (Coleoptera: Carabidae) communities in apple and pear orchards in Hungary. Acta Phytopathol. Hun. 39(1–3), 71–89.
- Lindroth, C.H., 1985. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. No. 1. Brill Academic Pub.
- Makarov, K.V., Matalin, A.V., 2009. Lokal'naja fauna zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) kak ob'ekt izuchenija (na primere ka-rabidofauny Prijelton'ja) [Local fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as object of study (for example, fauna of ground beetles of Prieltonye)]. Vidy i Soobshhestva v Jekstremal'nyh Uslovijah [Species and Communities in Extreme Conditions]. Moscow–Sofia, KMK, Pensoft, 353–374.
- Midtgaard, F., 1999. Is dispersal density-dependent in carabid beetles? A field experiment with *Harpalus rufipes* (Degeer) and *Pterostichus niger* (Schaller) (Col., Carabidae). J. Appl. Entomol. 123(1), 9–12.
- Monzó, C., Sabater-Muñoz, B., Urbaneja, A., Castañera, P., 2011. The ground beetle *Pseudophonus rufipes* revealed as predator of *Ceratitis capitata* in citrus orchards. Biol. Control 56(1), 17–21.
- Niemelä, J., 1993. Interspecific competition in ground-beetle assemblages (Carabidae): What have we learned? Oikos 66(2), 325–335.
- Petrusenko, A.A., Petrusenko, S.V., 1973. Semejstvo zhuzhelicy (Carabidae) [The family of ground beetles (Carabidae)] In: Vasil'ev, V.P. (Ed.). Vrediteli Sel'skohozjajstvennyh Kul'tur i Lesnyh Nasazhdenij [Pests of Agricultural Crops and Forest Plantations]. Kiev, Urozhaj. 1, 363–387.
- Porhajašova, J., Petřivalsky, V., Macak, M., Urmínska, J., 2009. Occurrence of species family Carabidae (Coleoptera) independence on the input of organic matter into soil. J. Cent. Eur. Agr. 9(3), 557–565.
- Purvis, G., Fadl, A., 2002. The influence of cropping rotations and soil cultivation practice on the population ecology of carabids (Coleoptera: Carabidae) in arable land. Pedobiologia 46(5), 452–474.
- Sasakawa, K., 2009. Diet affects male gonad maturation, female fecundity, and larval development in the granivorous ground beetle *Anisodactylus punctatipennis*. Ecol. Entomol. 34(3), 406–411.
- Saska, P., Martinkova, Z., Honek, A., 2010. Temperature and rate of seed consumption by ground beetles (Carabidae). Biol. Control 52(2), 91–95.
- Sharova, I.H., 1974. Zhiznennye formy imago zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) [Life forms of adult beetles (Coleoptera, Carabidae)]. Zoologicheskij Zhurnal 53(5), 692–709.
- Shearin, A.F., Reberg-Horton, S.C., Gallandt, E.R., 2008. Cover crop effects on the activity-density of the weed seed predator *Harpalus rufipes* (Coleoptera: Carabidae). Weed Sci. 56(3), 442–450.
- Traugott, M., 1998. Larval and adult species composition, phenology and life cycles of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in an organic potato field. Eur. J. Soil Biol. 34(4), 189–197.
- White, S.S., Renner, K.A., Menalled, F.D., Landis, D.A., 2007. Feeding preferences of weed seed predators and effect on weed emergence. Weed Sci. 55(6), 606–612.
- Zhang, J., Drummond, F.A., Liebman, M., Hartke, A., 1997. Phenology and dispersal of *Harpalus rufipes* DeGeer (Coleoptera: Carabidae) in agroecosystems in Maine. J. Agr. Urban Entomol. 14(2), 171–186.

Надійшла до редколегії 09.03.2013



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seriâ Biologiâ, ekologîâ

Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.
2013. 21(1)

ISSN 2310-0842

www.ecology.dp.ua

УДК 595.767.29:591.13

Играет ли сапрофагия существенную роль в питании *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae)?

С.С. Назимов, В.В. Бригадиренко

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепропетровск, Украина

Проанализирована роль сапрофагии в питании *Opatrum sabulosum* (L.) – одного из вредителей полевых культур, в первую очередь подсолнечника и кукурузы. Имаго данного вида чернотелок содержали в пластиковых садках, на субстрате из разных видов почв и подстилок естественных экосистем и агроценозов без доступа к растительной пище в течение 15 суток. Контрольную группу содержали без субстрата. Ежедневно 720 экземпляров жуков взвешивали. При отсутствии корма отмечается практически линейное уменьшение массы тела имаго (к пятнадцатому дню – до 73,9% от исходной массы). На черноземе обыкновенном легкоголистом слабосмытом, среднесмытом и лугово-черноземных почвах достоверных отличий в динамике потери массы тела от контрольного варианта (без субстрата) не обнаружено. К 15-м суткам содержания имаго *O. sabulosum* (L.) на почвах посевов *Helianthus annuus* (L.), *Zea mays* (L.), *Triticum durum* (Dest.) и *Brassica napus* (L.) достоверных изменений массы тела также не зарегистрировано. Пребывание имаго в течение 15 суток на почве посевов *Fagopyrum esculentum* (Gilib.) и *Beta vulgaris* (L.) привело к снижению массы тела жуков по сравнению с контролем на 5,86% и 8,02% соответственно (вероятно из-за влияния пестицидной обработки, проводимой на полях данных культур). Для вариантов опыта с подстилкой из искусственного лесного насаждения, степного калдана и отмерших растительных остатков лугового фитоценоза тальвега балки достоверного изменения массы тела особей *O. sabulosum* (L.) не зарегистрировано. Жуки, находящиеся в садках с подстилкой (фрагменты хвои сосны, травянистых растений и листьев тополя черного), образованной на песчаных аллювиальных отложениях, достоверно снизили массу тела на 6,28% по сравнению с контрольной группой. Таким образом, увеличения массы тела особей *O. sabulosum* (L.) в садках с растительными остатками и почвой четырех обследованных экосистем не зарегистрировано. Результаты исследований показали, что детритофагия для данного вида чернотелок не характерна (по крайней мере ее роль в питании сильно преувеличена).

Ключевые слова: *Opatrum sabulosum* (Linnaeus, 1761); Tenebrionidae; пищевые предпочтения; устойчивость к потере влаги; лабораторные эксперименты

Does saprophagy play a significant role in nutrition of *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae)?

S.S. Nazimov, V.V. Brygadyrenko

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

Significance of the saprophagous diet for *Opatrum sabulosum* (Linnaeus, 1761), which is a pest of cultivated crops such as sunflower and maize, is under consideration. Imagoes of that darkling beetle were kept in plastic containers on substrates of different types of soils and litters of natural ecosystems and agricultural lands with no access to plant food for 15 days. The control group were kept in cases with no substrate. Every day 720 specimens of the beetles were weighed. If there is no food the almost linear decrease in imago body weight was detected (the 15th day – up to 73.9% of the initial weight). Significant differences in the dynamics of weight loss of the beetles kept on the ordinary chernozem of different types and in cases without any substrate (control) were not found. By the 15th day of the experiment the significant changes of weight of *O. sabulosum* (L.) imago kept on soils taken from the fields sown with *Helianthus annuus* (L.), *Zea mays* (L.),

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, пр. Гагарина, 72, Днепропетровск, 49010, Украина.
Тел.: +38050-939-07-88. E-mail: brigad@ua.fm.

Oles Gonchar Dnipropetrovsk National University, Gagarin ave., 72, Dnipropetrovsk, 49010. Ukraine.
Tel.: +38050-939-07-88. E-mail: brigad@ua.fm.

© С.С. Назимов, В.В. Бригадиренко, 2013

Triticum durum (Dest.) and *Brassica napus* (L.) were also not registered. Keeping imagoes within 15 days on soils sown with *Fagopyrum esculentum* (Gilib.) and *Beta vulgaris* (L.) reduced the beetles' body weight by 5.86% and 8.02% respectively, as compared to the control (probably due to pesticidal treatment of the crops). In the experiments with the litter of artificial forest plantations, the steppe litter (kaldan) and dead plant debris from the thalweg's meadow the significant changes in the body weight were not registered. The beetles kept in containers with the litter (fragments of pine needles, grass and leaves of the black poplar) from the sandy alluvial soil significantly reduced the body weight by 6.28%, as compared to the control group. Thus, the body weight gain of *O. sabulosum* (L.) kept in containers with the plant remains from the studied four ecosystems is not registered. The research results showed that the detritophagy is not typical for that darkling beetle (or at least its role in their feeding is greatly exaggerated).

Keywords: *Opatrum sabulosum*; Tenebrionidae; food preferences; laboratory experiments; resistance to moisture loss

Введение

Род *Opatrum* Fabricius, 1775 в мировой фауне представлен более чем 30 видами (Chernej, 2005; Leo et al., 2011). На территории Украины распространены три вида: *O. triste* Steven, 1829 (до высоты 300–400 м н.у.м. в Горном Крыму), *O. riparium* Scriba 1865 (Волинская обл., Шацкие озера, влажные биотопы) и *O. sabulosum* (Linnaeus, 1761) (различные биотопы всей территории Украины). Из указанных видов наибольшее хозяйственное значение практически по всему своему ареалу имеет последний.

O. sabulosum (L.) распространен (Chernej, 2005; Abdurahmanov and Nabozhenko, 2011) в Северной и Средней Европе, на Кавказе, на юге и в средней полосе Сибири, в Казахстане, в горных системах восточной части Средней Азии. Данный вид относится к числу наиболее изученных в экологическом плане, массовых и, одновременно, наиболее опасных видов насекомых с широким спектром питания (Minoranskij, 1978; Kabanov and Sedin, 1981; Minoranskij and Kuzina, 1987). Наибольший вред он причиняет в годы массового размножения (Chernej, 2005). В массе попадает на территории населенных пунктов, встречаясь даже на участках с очень высокой степенью фрагментации растительности (Fattorini, 2011).

По нашим данным и многочисленным литературным указаниям (Dolin, 1975; Knor, 1975; Kabanov, 1977, 1981; Parmenter and Macmahon, 1984), *O. sabulosum* (L.), обитает на различных типах почв: от легких песчаных и супесчаных до тяжелых суглинистых и глинистых. Переносит слабое засоление почвы: отмечен в степи в окрестностях солончаковых озер, хотя на солончаках отсутствует. В естественных биотопах численность вида выше на участках с разреженной растительностью. Во многих изданиях справочного характера (Chernej, 2005) вид указывается как полифитофаг и детритофаг.

Имаго *O. sabulosum* (L.) живет два – три года (Dolin, 1975), зимует в верхних горизонтах почвы или подстилке. В апреле наблюдается массовое спаривание, в конце апреля – начале мая самки откладывают яйца. Кладки они располагают на глубине нескольких сантиметров. В одной кладке насчитывается от нескольких до десятка яиц. За год самка откладывает до 100 яиц (Dolin, 1975). Эмбриональное развитие в зависимости от температуры почвы длится в среднем две – три недели. Личинки в основном питаются гниющими растительными остатками. Окукливание обычно наблюдается через 35–40 дней после выхода личинки из яйца. Куколки открытые (Jia et al., 2013), свободно лежат между комочками почвы на глубине 3–6 см. Продолжительность стадии куколки – 6–8 суток. Среди паразитов данного вида указывается

(Rejnhardt, 1936) тахина *Stomatomyia acuminata* Rond., в кишечнике зарегистрирована гregarина *Stylocephalus oblongatus* Watson.

По информации разных авторов (Medvedev, 1968), имаго охотно поедает основания стеблей, корни, вредит корнеплодам (картофелю и свекле), проделывая в них узкие глубокие ходы. Имаго повреждают пшеницу, ячмень, овес, кукурузу, просо, сорго, суданку, фасоль, нут, чечевицу, свеклу, картофель, томаты, табак, подсолнечник, сафлор, хлопчатник, огурцы, арбузы, лук, фенхель, коноплю, лен, мак, рыжик, сурепку, рапс, горчицу, шалфей лекарственный, периллу, лямлеманцию, выгрызают семядоли плодовых культур, повреждают виноградную лозу (Medvedev, 1968). Повреждает молодые сосновые насаждения (Chernej, 2005). Особенно охотно жуки поедают части растений, начавшие увядать. Максимальная активность имаго отмечается ранней весной (Rejnhardt, 1936). Наибольшие повреждения сельскохозяйственным культурам жуки наносят в конце апреля – начале мая (Dolin, 1975). В это время на один квадратный метр регистрируется от нескольких десятков до сотни жуков. К середине лета процент активных имаго неуклонно понижается. Жуки нового поколения появляются в конце августа – начале сентября.

Питается (Rejnhardt, 1936) листьями естественной степной флоры, на полях переходит к питанию сорными растениями (спорыш, лебеда, марь, выюнок полевой), иногда грызет сухие растительные остатки и сухой конский навоз.

Особенности рациона различных видов чернотелок исследованы довольно детально (Allsopp, 1980; Miller and Redfern, 1988; Rogers et al., 1988). Пространственная структура популяций чернотелок определяется комплексным воздействием гигротермического режима и растительного покрова конкретного участка (Whicker and Tracy, 1987; Parmenter et al., 1989a, 1989b; Semida et al., 2001), поэтому исследование пищевых предпочтений отдельного вида в полевых условиях невозможно (Wise, 1981). Традиционно считается, что в условиях недостатка пищи имаго и личинки большинства видов способны питаться отмершими растительными тканями, являясь сапрофитами (Byzova and Kelejnukova, 1964; Cloudsley-Thompson, 1975; Crawford, 1988). Процент сапрофагов в данном семействе повышается от умеренной к аридной зоне субтропиков (Carpaneto and Fattorini, 2001; Chen et al., 2004). Относительно рациона субтропических видов чернотелок информация фрагментарна, она не позволяет оценить реальное соотношение фито- и сапрофагии в их рационе (De Los Santos et al., 1988, 2002).

Цель данной работы – оценить изменение массы тела *O. sabulosum* (L.) в условиях питания различными типами растительного опада, подстилки и почвы по став-

нению с вариантом опыта, в котором доступ к потенциальным пищевым объектам полностью отсутствовал.

Материал и методы исследований

Сбор *O. sabulosum* (L.) осуществляли в начале июля 2012 г. в окрестностях г. Днепропетровск путем установки на степных участках с разреженным растительным покровом (на склонах балок) ловушек Барбера без фиксирующей жидкости, а также ручного сбора на полях пропашных культур (подсолнух и кукуруза). Перед началом эксперимента жуков содержали на оптимальном для их лабораторного содержания рационе (неограниченное количество листьев салата, капусты и виноградовой лозы) при наличии доступа к воде.

Каждый эксперимент проводили в 6-кратной повторности (по 8 экз. *O. sabulosum* (L.) в одном пластиковом садке, размером $8 \times 12 \times 10$ см, при равном соотношении самцов и самок). Всего в эксперименте участвовало 720 экз. имаго. Суточные колебания температуры воздуха находились в пределах $+25...+28$ °C. Чернотелок содержали на определенном виде субстрата (разные виды почв и подстилок), собранного в ненарушенных экосистемах и в агроценозах. При этом доступ у них к любой растительной или животной пище отсутствовал. Контрольная группа находилась в пластиковых садках без какого-либо субстрата. Во всех вариантах эксперимента доступа к воде у насекомых не было, почву или подстилку в садках не увлажняли на протяжении всего опыта. Эксперимент длился 15 суток, взвешивание жуков – ежесуточное. Массу определяли на аналитических весах JD-100 (точность – 1 мг). Обработку данных проводили в пакете программ Statistica 8.0. Вычисляли $M \pm m$, на диаграммах отражены медиана, верхний и нижний квартили и диапазон колебаний. Достоверными считали отличия между выборками при $P < 0,05$.

Результаты и их обсуждение

При отсутствии корма (рис. 1а) отмечается практически линейное уменьшение массы тела имаго (к 15-м суткам – до 73,9% от исходной массы). Содержание жуков в садке с песчаными аллювиальными отложениями (рис. 1б) ведет к нелинейному изменению массы тела (до 73,4% исходной массы к 15-м суткам эксперимента). На черноземе обыкновенном легкоголистом слабосмытом (рис. 1в), среднесмытом (рис. 1г) и лугово-черноземных почвах (рис. 1д) достоверных отличий ($P < 0,001$) динамики массы тела от контрольного варианта (без субстрата) не обнаружено (к 15-м суткам – до 75,1%, 73,0% и 72,4%, соответственно). Полученные результаты свидетельствуют ($P > 0,05$; $F = 1,06$ при $F_{0,05} = 2,76$) об отсутствии питания *O. sabulosum* (L.) как бедными супесчаными, так и богатыми черноземными и черноземно-луговыми типами почв из природных экосистем.

К 15-м суткам эксперимента (рис. 2) масса имаго составила для почв посевов *Helianthus annuus* (L.) 74,9%, *Zea mays* (L.) – 70,8%, *Triticum durum* (Dest.) – 73,2%, *Brassica napus* (L.) – 74,1%. Достоверных изменений массы тела ($P > 0,05$; $F = 0,86$ при $F_{0,05} = 2,76$) при нахо-

ждении *O. sabulosum* (L.) в садках на почвах подсолнечникового, пшеничного, кукурузного и рапсового полей по сравнению с опытом без субстрата в садках не зарегистрировано.

Пребывание имаго на почве из-под посевов гречихи и свеклы привело к снижению массы тела жуков по сравнению с контролем на 5,86% и 8,02% соответственно ($P < 0,05$; $F = 7,04$ и $8,50$ при $F_{0,05} = 4,96$).

Уменьшение массы тела при содержании жуков на почве с полей гречихи и свеклы привело к более сильному снижению массы тела по сравнению с контрольным вариантом опыта (вероятно из-за пестицидной обработки, проводимой на полях данных культур).

Для подстилки из искусственного лесного насаждения, степного калдана и отмерших растительных остатков лугового фитоценоза тальвега балки (рис. 3) достоверного изменения массы особей *O. sabulosum* (L.) не зарегистрировано ($P > 0,05$; $F = 0,62$ при $F_{0,05} = 3,10$).

Жуки, находящиеся в садках с подстилкой (фрагменты хвой сосны, травянистых растений и листьев тополя черного), образованной на песчаных аллювиальных отложениях, снизили ($P < 0,05$; $F = 8,66$ при $F_{0,05} = 4,96$) массу тела на 6,28% по сравнению с контрольной группой. Вероятно, уменьшение массы тела жуков вызвано соединениями, поступающими из хвой сосны. Аналогичные данные получены нами при анализе динамики массы тела *Rossius kessleri* (Lohm.) (Diplopoda), который в течение 10-суточного питания хвоей сосны в лабораторном опыте снижал массу тела на 7,5%.

Таким образом, увеличения массы тела особей *O. sabulosum* (L.) в садках с растительными остатками четырех обследованных экосистем не зарегистрировано. Это однозначно свидетельствует о том, что данный вид чернотелок не является детритофагом (фитосапрофагом).

Полученные результаты (см. рис. 1–3) согласуются между собой не только по интенсивности потери массы, но и по динамике данного процесса. По нашим лабораторным наблюдениям, потеря массы могла продолжаться и более длительный срок (однако данные эксперименты могли привести к массовой гибели жуков). Летние засухи в степной зоне Евразии продолжительностью 3–4 недели – обычное явление. Гибели жуков в природных экосистемах и агроценозах в это время не происходит благодаря их питанию зелеными тканями растений, питью росы.

Физиологические аспекты недостаточного уровня обеспеченности влагой у чернотелок изучены довольно детально. По данным S.G. Naidu и J. Hattin (1986), обезвоживание в течение 6 суток при $+26$ °C у чернотелки *Stips stali* Haag, 1875 привело к потере массы тела на 7% (в том числе к уменьшению массы гемолимфы на 33%). Концентрация анионов и катионов в гемолимфе повышалась при дегидратации и снижалась при возобновлении нормального доступа к воде. Полученные нами данные для того же температурного диапазона, который исследован S.G. Naidu и J. Hattin (1986), согласуются по темпам потери массы тела (в нашем эксперименте в течение первых 6 суток исследования у *O. sabulosum* (L.) при отсутствии корма и влаги она составила 8,2%).

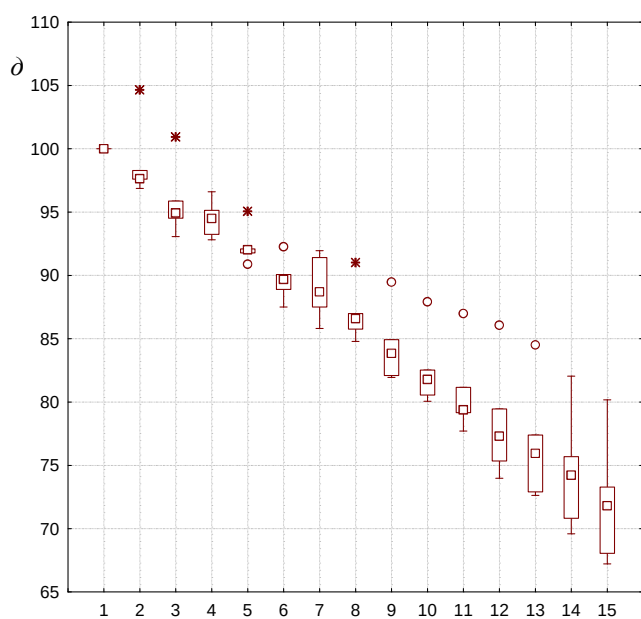
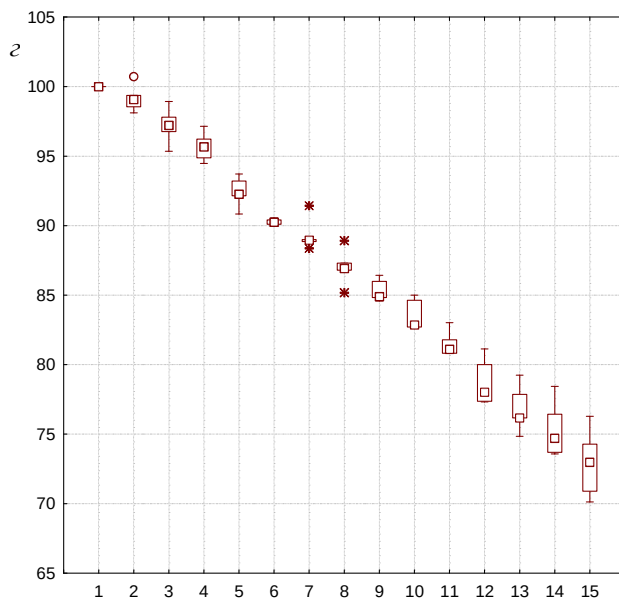
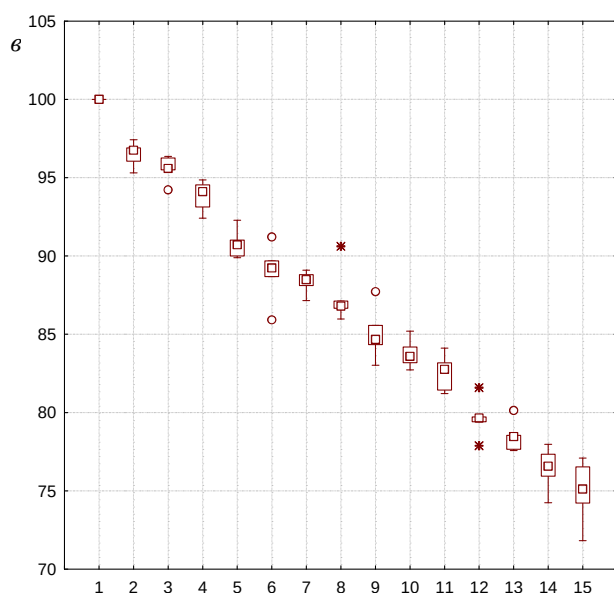
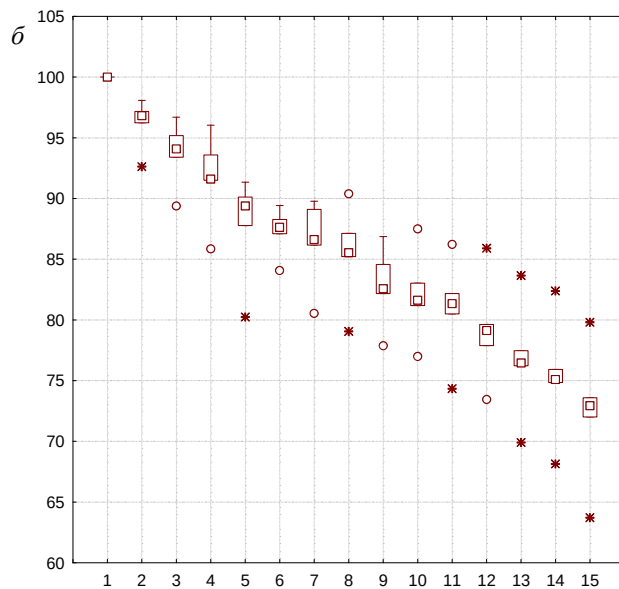
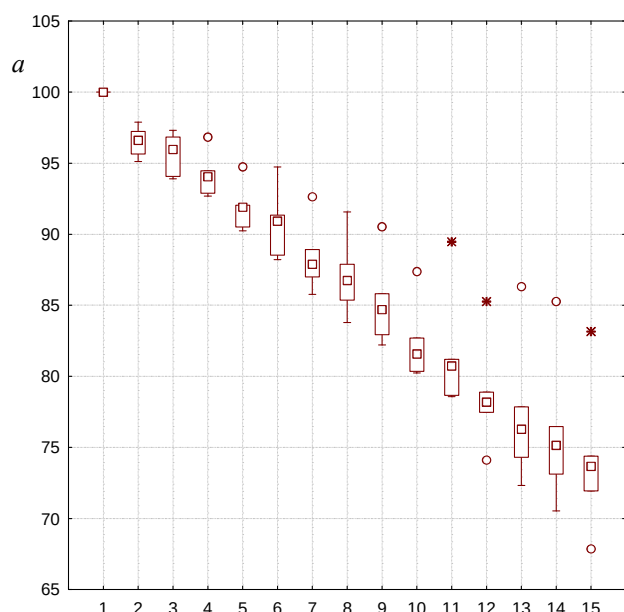


Рис. 1. Динамика изменения массы тела *O. sabulosum* (L.) в условиях содержания жуков в лабораторных садках без субстрата (а) и в садках с почвой из природных экосистем (б – аллювиальные песчаные отложения, в – чернозем обыкновенный легкоглинистый слабосмытый искусственного лесного насаждения, г – чернозем обыкновенный легкоглинистый сильносмытый искусственного лесного насаждения, д – лугово-черноземная почва тальвега балки); по оси абсцисс – продолжительность эксперимента (сутки), по оси ординат – изменение массы тела особей (% от начальной массы тела)

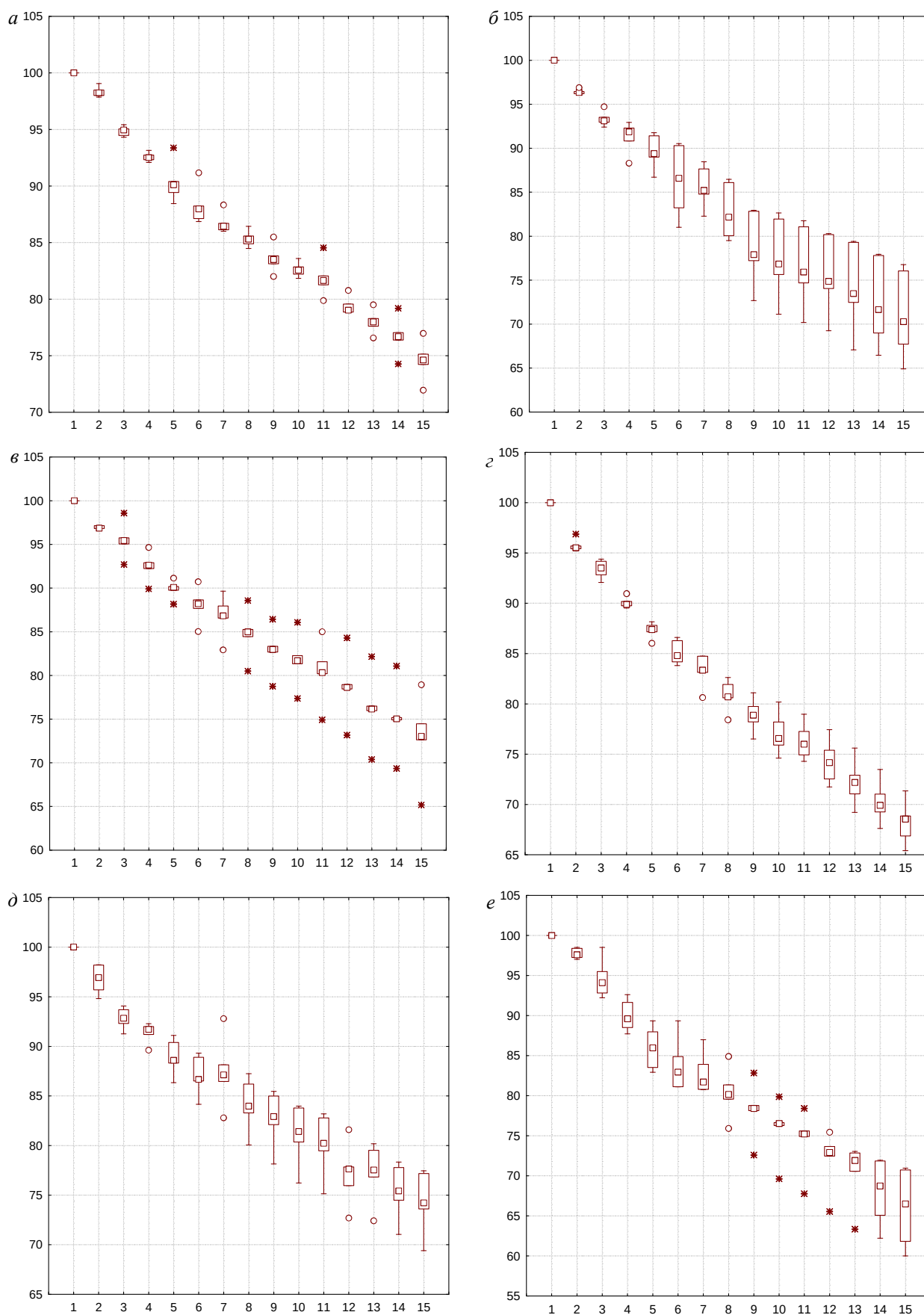


Рис. 2. Динамика изменения массы тела *O. sabulosum* (L.) в лабораторных садках с почвой агроценозов:
a – почва под посевами *Helianthus annuus* (L.), *б* – *Zea mays* (L.), *в* – *Triticum durum* (Dest.), *г* – *Fagopyrum esculentum* (Gilib.), *д* – *Brassica napus* (L.), *е* – почва по посевами *Beta vulgaris* (L.); по оси абсцисс – продолжительность эксперимента (сутки), по оси ординат – изменение массы тела особей (% от начальной массы тела)

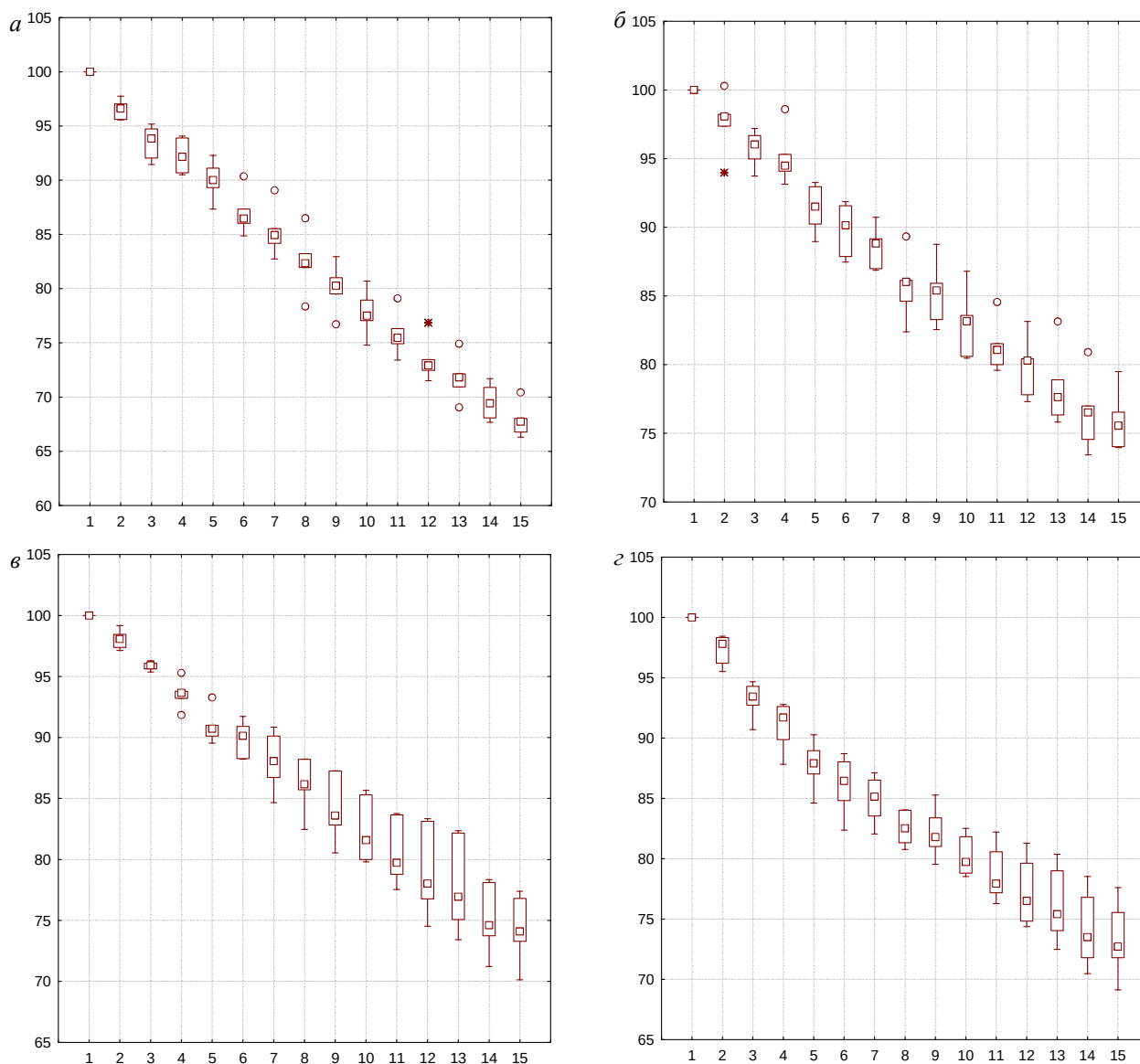


Рис. 3. Динамика изменения массы тела *O. sabulosum* (L.) в лабораторных садках с подстилкой из природных экосистем: а – подстилка с поверхности песчаных аллювиальных отложений, б – подстилка из искусственного лесного насаждения, в – степной калдан (фрагменты отмершей степной растительности), з – отмершие растительные остатки из лугового фитоценоза в тальвеге балки; по оси абсцисс – продолжительность эксперимента (сутки), по оси ординат – изменение массы тела особей (% от начальной массы тела)

U. Gehrken и L. Sømme (1994), исследуя процессы выживания марокканских чернотелок в условиях высокогорья, установили, что *Opatrum rhaticus* Antoine, 1936 переносил в живом состоянии обезвоживание более чем на 50% исходной массы тела. Интенсивность физиологических процессов у данного вида в ночное время была на более высоком уровне для особей, пойманных в Атласских горах на высоте 3100 м, по сравнению с экземплярами, собранными на высоте 2600 м. У исследованных данными авторами чернотелок потери воды и смертность были минимальными по сравнению с изученными ими видами семейства долгоносиков, листоедов и жуликов, отловленных в тех же биотопах. По результатам наших исследований, критической для *O. sabulosum* (L.) является потеря 30% массы тела (при отсутствии питания растительными или животными тканями и водой).

Выводы

Роль детритофагии (фитосапрофагии) в питании *Opatrum sabulosum* (L.) очень низка. При полном отсутствии корма отмечалось линейное уменьшение массы тела чернотелок (на 15-е сутки – до 73,9% от исходной массы). В то же время на лугово-черноземной почве и черноземе обыкновенном легкогоглинистом слабосмытом и среднесмытом явных отличий в динамике потери массы тела от контрольных вариантов (вариант опыта без почвы и подстилки) не обнаружено. На 15-е сутки опыта масса имаго *O. sabulosum* (L.) при содержании на почвах из-под посевов *Helianthus annuus* (L.), *Zea mays* (L.), *Triticum durum* (Dest.) и *Brassica napus* (L.) достоверных изменений массы тела также не зарегистрировано.

Пребывание имаго в течение 15 суток на почве из-под посевов *Fagopyrum esculentum* (Gilib.) и *Beta vulgaris* (L.) привело к снижению массы тела чернотелок по сравнению с контролем соответственно на 5,86% и 8,02% (вероятно из-за пестицидной обработки, проводимой на полях данных культур).

В вариантах опыта с подстилкой из искусственного лесного насаждения, степного калдана и отмерших растительных остатков лугового фитоценоза тальвега балки достоверного изменения массы тела особей *O. sabulosum* (L.) не зарегистрировано. Чернотелки, находящиеся в контейнерах с подстилкой (фрагменты листьев тополя черного, хвои сосны и отмершие остатки травянистых растений), образованной на речных песчаных аллювиальных отложениях, достоверно снизили массу тела (на 6,28% по сравнению с контролем).

Исходя из вышеуказанного можно утверждать, что увеличения массы тела особей *O. sabulosum* (L.) в садках с растительными остатками четырех обследованных экосистем не происходит.

Библиографические ссылки

- Abdurahmanov, G.M., Nabozhenko, M.V., 2011. Opredelitel' i Katalog Zhukov-Chernotelok (Coleoptera, Tenebrionidae s. str.) Kavkaza i Juga Evropejskoj Chasti Rossii [The Identification Keys and the Catalog of Darkling Beetles (Coleoptera, Tenebrionidae s. str.) of the South Caucasus and the European Part of Russia]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd. (in Russian).
- Allsopp, P.G., 1980. The biology of false wireworms and their adults (soil-inhabiting Tenebrionidae) (Coleoptera): A review. Bull. Entomol. Res. 70, 343–379.
- Byzova, J.B., Kelejnukova, S.I., 1964. Semejstvo Tenebrionidae – Chernotelki [The family Tenebrionidae – darkling beetles]. In: Giljarov, M.S. (Ed.). Opredelitel' Obitajushchih v Pochve Lichinok Nasekomyh [The Identification Keys of Soil Dwelling Insect Larvae]. Moscow, Nauka, 463–496 (in Russian).
- Carpaneto, G.M., Fattorini, S., 2001. Spatial and seasonal organisation of a darkling beetle (Coleoptera, Tenebrionidae) community inhabiting a Mediterranean coastal dune system. Ital. J. Zool. 68, 207–214.
- Chen, X., Thompson, M.B., Dickman, C.R., 2004. Energy density and its seasonal variation in desert beetles. J. Arid Environ. 56, 559–567.
- Chernej, L.S., 2005. Zhuki-chernotelki (Coleoptera, Tenebrionidae) [Darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae)]. Kiev, Naukova dumka (in Russian).
- Cloudsley-Thompson, J.L., 1975. Adaptations of Arthropoda to arid environments. Annu. Rev. Entomol. 20, 261–283.
- Crawford, C.S., 1988. Nutrition and habitat selection in desert detritivores. J. Arid Environ. 14, 111–121.
- De Los Santos, A., Alonso, E.J., Hernández, E., Pérez, A.M., 2002. Environmental correlates of darkling beetles population size (Coleoptera, Tenebrionidae) on the Cañadas de Taide in Tenerife (Canary Islands). J. Arid Environ. 50, 287–308.
- De Los Santos, A., Montes, C., Ramírez, L., 1988. Life histories of some darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in two Mediterranean ecosystems in the lower Guadalquivir (southwest, Spain). Environ. Entomol. 17, 799–814.
- Dolin, V.G., 1975. Chernotelki – Tenebrionidae [The family of Darkling beetles – Tenebrionidae]. In: Vasil'ev, V.P. (Ed.). Vrediteli Sel'skhozajstvennyh Kul'tur i Lesnyh Naseshenij [Pests of Agricultural Crops and Forest Plantations]. Kiev, Urozhaj. 2, 9–21 (in Russian).
- Fattorini, S., 2011. Insect extinction by urbanization: A long term study in Rome. Biol. Conserv. 144(1), 370–375.
- Gehrken, U., Sømme, L., 1994. Tolerance of desiccation in beetles from the High Atlas Mountains. Compar. Biochem. Physiol. 109A(4), 913–922.
- Jia, L., Guo-Dong, R., You-Zhi, Y., 2013. Descriptions of eleven Opatrini pupae (Coleoptera, Tenebrionidae) from China. ZooKeys 291, 83–105.
- Kabanov, V.A., 1977. Biologija peschanogo medljaka (*Opatrum sabulosum* L.) v lesostepnoj i stepnoj zonah Evropejskoj chasti SSSR [Biology of *Opatrum sabulosum* L. in the forest-steppe and steppe zones of the European part of the USSR]. Nauchnye Doklady Vysšej Shkoly. Biologicheskie Nauki [Scientific Reports of High School. Biological Sciences] 9, 47–53 (in Russian).
- Kabanov, V.A., 1981. O troficheskikh svyazjah polevyh vidov zhukov chernotelok (Tenebrionidae) [On the trophic relations of field species of darkling beetles (Tenebrionidae)]. Vestnik Zool. 4, 82–85 (in Russian).
- Kabanov, V.A., Sedin, I.F., 1981. Biologija polevyh vidov chernotelok Evropejskoj chasti SSSR [Field species Biology of darkling beetles in the European part of the USSR]. Fauna i Jekologija Bespozvonochnyh Lesostepnoj Zony. Nauchnye Trudy Kurskogo pedagogicheskogo instituta [Invertebrate Fauna and Ecology of the Forest-Steppe Zone. Scientific Papers of the Kursk Pedagogical Institute] 210, 86–93 (in Russian).
- Knor, I.B., 1975. Life cycles of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Tuva. Sov. J. Ecol. 6, 458–461.
- Leo, P., Soldati, F., Soldati, L., 2011. A new species of the genus *Opatrum* Fabricius from south-eastern Corsica (Insecta: Coleoptera: Tenebrionidae). Ann. Zool. 61(2), 277–280.
- Medvedev, S.I., 1968. Zhuki-chernotelki (Tenebrionidae) [Darkling beetles (Tenebrionidae)]. Moscow – Leningrad, Nauka (in Russian).
- Miller, R.W., Redfern, R.E., 1988. Feed additives for control of lesser mealworm (Coleoptera: Tenebrionidae) in poultry broiler houses. J. Econ. Entomol. 81, 1137–1139.
- Minoranskij, V.A., Kuzina, Z.R., 1987. Morphometric changes in the cellar beetle *Opatrum sabulosum* under the effect of automobile exhausts. Bioindikatsiya Promyshlennykh Zagryaznenij [Bioindication of Industrial Pollution], Volgograd, 10–15 (in Russian).
- Minoranskij, V.A., 1978. Nekotorye osobennosti biologii i povedeniya peschanogo medljaka *Opatrum sabulosum* L. (Coleoptera, Tenebrionidae) na Severnom Kavkaze [Some features of the biology and behavior of *Opatrum sabulosum* L. (Coleoptera, Tenebrionidae) in the North Caucasus]. Entomol. Review 57(1), 37–47 (in Russian).
- Naidu, S.G., Hattingh, J., 1986. Water balance and osmoregulation in *Stips stali*, a nocturnal tenebrionid beetle from the Namib Desert. J. Insect Physiol. 32(10), 891–896.
- Parmenter, R.R., Macmahon, J.A., 1984. Factors influencing the distribution and abundance of ground-dwelling beetles (Coleoptera) in a shrub-steppe ecosystem: The role of shrub architecture. Pedobiology 26, 21–34.
- Parmenter, R.R., Parmenter, C.A., Cheney, C.D., 1989a. Factors influencing microhabitat partitioning among coexisting species of arid-land darkling beetles (Tenebrionidae): Behavioral response to vegetation architecture. Southwest. Nat. 34, 319–329.
- Parmenter, R.R., Parmenter, C.A., Cheney, C.D., 1989b. Factors influencing microhabitat partitioning among coexisting species of arid-land darkling beetles (Tenebrionidae): Temperature and water conservation. J. Arid Environ. 17, 57–67.
- Rejnhardt, A.N., 1936. Zhuki-chernotelki tribu Opatrini Palearkticheskoj oblasti [Darkling beetles of the tribe Opatrini of

- Palearctic region]. Moskow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR (in Russian).
- Rogers, L.E., Woodley, N.E., Sheldon, J.K., Beedlow, P.A., 1988. Diets of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) within a shrub-steppe ecosystem. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 81, 782–791.
- Semida, F.M., Abdel-Dayem, M.S., Zalat, S.M., Gilbert, F.S., 2001. Habitat heterogeneity and altitudinal gradients in relation to beetle diversity in South Sinai, Egypt. *Egypt. J. Biol.* 3, 137–146.
- Whicker, A.D., Tracy, C.R., 1987. Tenebrionid beetles in the shortgrass prairie: Daily and seasonal patterns of activity and temperature. *Ecol. Entomol.* 12, 97–108.
- Wise, D.H., 1981. A removal experiment with darkling beetles: Lack of evidence for interspecific competition. *Ecology* 62, 727–738.

Надійшла до редколегії 21.02.2013



УДК 631.4:634.9

Пространственная организация экологической ниши почвенной мезофауны урбозема

А.Е. Пахомов¹, О.Н. Кунах¹, А.В. Жуков², Ю.А. Балюк¹

¹Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепропетровск, Украина

²Днепропетровский государственный аграрный университет, Днепропетровск, Украина

Методами ОМІ-анализа изучена пространственная структура почвенной фауны урбозема ботанического сада Днепропетровского университета. Экологические условия в месте расположения полигона являются типично лесными, имеют мезотрофный и мезофильный облик, что способствует высокому уровню обилия почвенной мезофауны (341,6 экз./м²). Дождевые черви являются многочисленной и разнообразной группой сапрофагов в пределах полигона и представлены 5 видами. Доминантом является *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Duges, 1828). К экологической группе эндогеичных червей относятся *A. rosea rosea* (Savigny, 1826) и *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885), к эпигейным – *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843, к норным – *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884). В экологической структуре животного населения почвы преобладают пратанты, гидрофилы, мезотрофоценоморфы, эндогеичные топоморфы, сапрофаги. Твердость почвы в диапазоне 0–50 см, электропроводность, мощность подстилки и высота травостоя играют важную роль в структурировании экологической ниши сообщества мезопедобионтов. Основными трендами структуры животного населения почвенной мезофауны являются экотонный эффект и вариабельность эдафических свойств, обусловленная особенностями растительного покрова.

Ключевые слова: почвенная мезофауна; экологическая ниша; пространственная экология

Spatial organisation of an ecological niche of the urbozem mesofauna

A.E. Pakhomov¹, O.M. Kunakh¹, A.V. Zhukov², Y.A. Baliuk¹

¹Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

²Dnipropetrovsk State Agrarian University, Dnipropetrovsk, Ukraine

Study results of the spatial organisation of urbozem mesofauna are presented. We used the OMI-analysis methods. Field research was made in June, 1st, 2011 in the Botanical Garden of Dnipropetrovsk National University (DNU) (earlier – the territory of Y. Gagarin park, Dnipropetrovsk). The studied plot is situated at a distance of 220 m from the Building 1 of DNU and at a distance of 60 m from Y. Gagarin Avenue (the Southeast direction). The plot consists of 15 transects directed in a perpendicular manner in relation to the Avenue. Each transect is made of seven sample points. The distance between points is 2 m. The coordinates of lower left point have been taken as (0; 0). The plot represents artificial forest-park planting. The vegetation has typically wood mesotrophic mesophilic character (93.3% – silvants, 90.0% – mesotrophes, 81.7% – mesophiles). In each point the soil mesofauna was studied; temperature, electrical conductivity and soil penetration resistance, dead leaves layer and herbage height were measured. Soil-zoological test area had a size of 25 × 25 cm. We found that earthworms are numerous and saprophages are presented by 5 species. The *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Duges, 1828) is a dominant species. Along with that species an ecological group of endogeic earthworms is presented by *A. rosea rosea* (Savigny, 1826) and *Octolasion*

¹Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, пр. Гагарина, 72, Днепропетровск, 49000, Украина.
Тел.: +38095-477-09-11. E-mail: bja@ua.fm

²Днепропетровский государственный аграрный университет, ул. Ворошилова, 25, Днепропетровск, 49000, Украина.
E-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru

¹Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Gagarin ave, 72, Dnipropetrovsk, 49010, Ukraine.
Tel.: +38095-477-09-11. E-mail: bja@ua.fm

²Dnipropetrovsk State Agrarian University, vul. Voroshilova, 25, Dnipropetrovsk, 49000, Ukraine.
E-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru

lacteum (Oerley, 1885). An ecological diversity of earthworms is supplemented by epigeic *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843 and anecic *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884). The hygromorphs of earthworms range from ultrahygrophiles to mesophiles. The coenomorph spectrum of earthworms is also rather wide and presented by "pratants", "stepants", "palludants" and "silvants". The complex of earthworms in studied area is taxonomically and ecologically diverse. The ecological structure of soil animal community is presented by such dominant ecological groups as saprochages, pratants, hygrophiles, mesotrophocoenomorphs, and endogeic topomorphs. The measured soil characteristics have been shown to play an important role in structuring an ecological niche of mesopedobionts community. The basic trends in structure transformation of the soil mesofauna community are ecotone effect and edaphic properties determined by a vegetation cover.

Keywords: soil mesofauna; ecological niche; spatial ecology

Введение

Среди техник многомерной обработки экологических данных анализ соответствий (Correspondence Analysis – CA; (Hill, 1974)), который также известен как реципрокное усреднение (Reciprocal Averaging – RA (Hill, 1973)), является методом ординации сообществ для исследования разделения ниш видов или экологической амплитуды видов (Chessel et al., 1982; Doledec et al., 2000). Развитие этого анализа привело к созданию канонического анализа соответствий (Canonical Correspondence Analysis – CCA, ter Braak, 1986), который предназначен для изучения дифференциации ниш видов вдоль градиентов окружающей среды. Канонический анализ соответствий в наибольшей степени подходит для тех случаев, когда реакция видов на факторы окружающей среды имеет характер унимодальной кривой (Palmer, 1993). Анализ избыточности (Redundancy analysis – RDA) предполагает линейный ответ видов на действие факторов окружающей среды (Doledec et al., 2000).

Анализ с помощью индекса средней удаленности (Outlying Mean Index – OMI (Doledec et al., 2000)) позволяет обрабатывать данные, которые отражают как линейный, так и унимодальный ответ видов на окружающую среду. В концепции OMI-анализа экологическая ниша вида может быть представлена как композиция маргинальности, толерантности и остаточной толерантности. Маргинальность является мерой отличия условий обитания вида от типичных условий для данной территории и указывает, таким образом, на специализацию вида. Толерантность указывает вариабельность ниши вида вдоль оси, соединяющей центр масс экологических условий территории и центр масс участков территории, где встречен данный вид. Этот показатель указывает на ширину экологической ниши. Вариабельность ниши в плоскости, ортогональной направлению, связывающей центры масс территории и вида, является остаточной толерантностью (Doledec et al., 2000). Цель данной работы – оценить пространственную структуру экологической ниши почвенной мезофауны модельного полигона в пределах урбанизированной территории.

Материал и методы исследований

Исследования проведены 1 июня 2011 г. в ботаническом саду Днепропетровского университета (ранее – территория парка им. Ю. Гагарина). Исследуемый полигон находится на расстоянии 220 м от корпуса № 1 ДНУ в юго-восточном направлении и на расстоянии 60 м от проспекта Ю. Гагарина. Полигон состоит из 15 трансект, направленных перпендикулярно от проспекта. Каждая трансекта составлена из 7 пробных точек. Расстояние

между рядами в полигоне составляет 2 м.левой нижней точке даны координаты (0; 0).

Участок представляет собой искусственное лесопарковое насаждение. Древостой представлен кленом остролистным (*Acer platanoides* L.) и ясенелистным (*Acer negundo* L.), акацией белой (*Robinia pseudoacacia* L.) и дубом (*Quercus robur* L.). В травостое обилие чистотел большой (*Chelidonium majus* L.), встречается лопух малый (*Arctium minus* (Hill) Bernh.), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.). Растительность имеет типично лесной мезотрофный мезофильный облик (93,3% – сиванты, 90,0% – мезотрофы, 81,6% – мезофилы).

В каждой точке отобраны почвенно-зоологические пробы для сбора мезофауны, измерена температура, электропроводность и твердость почвы, мощность подстилки и высота травостоя. Почвенно-зоологические пробы имели размер 25 × 25 см. Твердость почвы оценивали в полевых условиях с помощью ручного пенетromетра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет 8%. Измерения производили конусом (поперечное сечение 2 см²). В пределах каждой точки измерения твердости почвы проводили в однократной повторности. Для проведения измерения электропроводности почвы *in situ* использовали сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Этот сенсор работает совместно с портативным прибором HI 99310. Тестер оценивает общую электропроводность почвы (объединенную проводимость почвенного воздуха, воды и частиц). Результаты измерений прибора представлены в единицах насыщенности почвенного раствора солями (г/л). Сравнение результатов измерений прибором HI 76305 с данными лабораторных исследований позволили оценить коэффициент перевода единиц как 1 дС/м = 155 мг/л (Pennisi and van Iersel, 2002). Почвенную температуру измеряли с 13 до 14 часов цифровыми термометрами WT-1 (ПАО «Стеклоприбор», <http://bit.steklopribor.com>, точность – 0,1 °C) на глубине 5–7 см. Мощность подстилки измеряли линейкой, высоту травостоя – мерной рулеткой. Измерения электропроводности, температуры, высоты травостоя и мощности подстилки сделаны в трехкратной повторности в каждой пробной точке. Характеристика экоморф почвенных животных приведена по работе A.V. Zhukov (2009).

Результаты и их обсуждение

Эдафические характеристики могут рассматриваться как детерминанты экологического пространства сообщества мезопедобионтов (табл. 1).

Для твердости почвы изучаемого участка характерен локальный максимум на глубине 5–15 см и локальный минимум 25–35 см. Максимальное значение твердости составляет 2,16 МПа, а минимальное – 1,74 МПа.

Если принять в качестве граничного значения твердости почвы для роста корней растений 3 МПа (Medvedev, 2009), по этому критерию почвенные условия можно признать как удовлетворительные. Коэффициент вариации

твердости наименьший в слое почвы 0–5 см (25,0%). С увеличением глубины вариабельность твердости также возрастает вплоть до слоя 40–45 см (53,1%), после чего коэффициент вариации несколько уменьшается.

Таблица 1

Детерминанты экологического пространства почвенной мезофауны

Параметры среды	Среднее	Доверительный интервал		CV, %
		– 95 %	+ 95 %	
Твердость почвы на глубине, МПа				
0–5 см	1,99	1,90	2,09	25,00
5–10 см	2,16	2,05	2,27	27,10
10–15 см	2,16	2,04	2,28	29,66
15–20 см	2,09	1,94	2,24	36,82
20–25 см	1,88	1,72	2,04	44,92
25–30 см	1,76	1,60	1,93	48,05
30–35 см	1,74	1,57	1,91	50,43
35–40 см	1,85	1,66	2,04	53,09
40–45 см	1,91	1,72	2,10	50,79
45–50 см	2,02	1,84	2,20	46,32
Физические свойства				
Электропроводность, дСм/см	0,30	0,27	0,32	44,14
Температура слоя почвы 5–7 см, °C:				
– 30.08.2011	18,27	18,19	18,34	2,13
– 15.09.2011	17,76	17,73	17,80	1,07
– 25.10.2011	8,09	8,05	8,13	2,60
– 31.08.2012	18,33	18,26	18,40	2,04
Высота травостоя и мощность подстилки				
Мощность подстилки, см	1,10	0,98	1,22	55,89
Высота травостоя, см	32.80	30.80	34.81	31.58

Электропроводность почвы в среднем составляет 0,30 дСм/см и характеризуется коэффициентом вариации 44,1%. Основным модулятором электропроводности можно признать влажность почвы.

При измерении температуры мы в большей степени преследовали цель изучить пространственный аспект этого экологического показателя. Измерение температуры в одно время с интервалом в год дает практически одинаковые результаты. Температура почвы 30 августа 2011 г. в данном полигоне была 18,27 °C, а 31 августа 2012 – 18,33 °C. Коэффициент вариации температуры очень низок (1,07–2,13% за разные периоды измерений). Температура под пологом лесного насаждения очень равномерно изменяется в пределах такого относительно мало протяженного участка, как данный модельный полигон.

Мощность подстилки в среднем составляет 1,10 см и варьирует в широких пределах (коэффициент вариации 55,8%). Несколько ниже коэффициент вариации для высоты травостоя (31,5%) при среднем уровне этого показателя 32,8 см.

Общее обилие почвенной мезофауны изученного полигона составляет 341,64 экз./м². Дождевые черви являются многочисленной и разнообразной группой сапрофагов в пределах полигона и представлены пятью видами (табл. 2). Доминирует пашенный червь *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Duges, 1828) – 210,59 экз./м². Наряду с указанным видом к экологической группе эндогеяных червей относятся *Aporrectodea rosea rosea* (Savigny, 1826) и *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885). Экологическое разнообразие дождевых червей дополняет эпигейный *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843 и норный *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884). Диапазон

гигроморф дождевых червей находится в пределах от ультрагигрофилов до мезофилов. Ценоморфический спектр также весьма широк: среди дождевых червей представлены пратанты, степанты, паллюданты и сильванты. Таким образом, комплекс дождевых червей изучаемого полигона обилиен и разнообразен как в таксономическом, так и в экологическом аспектах.

Помимо дождевых червей к трофической группе сапрофагов принадлежит мокрица *Trachelipus rathkii* (Brandt, 1833) – 1,83 экз./м². Мокрица, моллюск *Chondrula tridens* (Mull.) и дождевой червь *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885) формируют комплекс кальцефилов.

Хищные губоногие многоножки представлены эпигейной костянкой *Lithobius curtipes* C.L. Koch 1847 и эндогеяной землянкой *Geophilus proximus* C.L.Koch, 1847. Численность костянок практически в два раза ниже, чем землянок (4,11 против 9,14 экз./м²). Хищники также представлены личинками щелкунов *Athous haemorrhoidalis* (Fabricius 1801), имаго жужелиц и коротконожковых жуков. Доминирующей группой среди фитофагов являются почвообитающие личинки подгрызающих совок (Lepidoptera). Также эта трофическая группа представлена личинками пластинчатоусых жуков (*Amphimallon assimilis* (Herbst, 1790)), личинками чернотелок (*Cylindronotus brevicollis* Kuster, 1850) и моллюсками.

Основу экологической структуры мезофауны составляют пратанты (63,8% по численности), несколько ниже в сообществе паллюдантов (17,3%) и степантов (15,1%) и существенно меньше – сильвантов (3,7%) (рис. 1). Такой результат находится в противоречии с экологической структурой растительности, для которой характерно очевидное преобладание сильвантов.

Видовой состав и обилие почвенной мезофауны экспериментального полигона

Класс	Семейство	Вид	Цено-морфа	Гигро-морфа	Центро-фоморфа	Топо-морфа	Трофо-морфы	Плот-ность, экз./м ²
Tun Annelida								
Oligohaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Hg	MsTr	End	SF	210,59
		<i>A. rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	21,94
		<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Pal	UHg	MsTr	Ep	SF	59,28
		<i>Octodrilus transpadanus</i> (Rosa, 1884)	St	Hg	MgTr	Anec	SF	13,26
		<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	End	SF	8,08
Tun Arthropoda								
Arachnida	Aranei	<i>Aranea spp.</i>	St	Ks	MsTr	Ep	ZF	0,61
Chilopoda	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch, 1847	St	Ms	MsTr	Anec	ZF	9,14
	Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i> C.L. Koch, 1847	Pr	Hg	MgTr	Ep	ZF	4,11
Insecta	Carabidae	<i>Badister bullatus</i> (Schrank, 1798)	Sil	Ks	UMgTr	Ep	ZF	2,90
	Chrysomelidae	<i>Chrysomelidae spp.</i> (larv.)	St	Ks	UMgTr	End	FF	0,61
	Coccinellidae	<i>Coccinella septempunctata</i> Linnaeus, 1758	St	Ms	MgTr	Ep	ZF	0,61
	Elateridae	<i>Athous haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1801) (larv.)	Pr	Ms	MsTr	End	ZF	1,37
	Noctuidae	<i>Lepidoptera spp.</i> (larv.)	St	Ms	MsTr	End	FF	2,29
	Scarabaeidae	<i>Amphimallon assimilis</i> (Herbst, 1790) (larv.)	Sil	Ms	MgTr	End	FF	0,61
	Staphilinidae	<i>Staphilinus sp.</i>	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	0,91
	Tenebrionidae	<i>Cylindronotus brevicollis</i> Kuster, 1850 (larv.)	St	Ks	UMgTr	End	FF	0,30
Malacostraca	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt, 1833)	Pr	UHg	MgTr	Ep	SF	1,83
Tun Mollusca								
Gastropoda	Enidae	<i>Chondrula tridens</i> (O.F. Muller, 1774)	St	Ms	MgTr	Ep	FF	2,90
	Limacidae	<i>Limax sp.</i>	Pr	Hg	MgTr	Ep	FF	0,30

Примечания: St – степанты, Pr – пратанты, Pal – паллюданты, Sil – сильванты; Ks – ксерофилы, Ms – мезофиллы, Hg – гигрофилы, UHg – ультрагигрофилы; MsTr – мезотрофоценоморфы, MgTr – мегатрофоценоморфы, UMgTr – ультрамегатрофоценоморфы; End – эндогейные, Ep – эпигейные, Anec – норники; SF – сапрофаги, FF – фитофаги, ZF – зоофаги.

Среди гигроморф преобладают гигрофилы (67,1%), несколько меньше мезофилов (13,7%) и ультрагигрофилов (17,0%). Очень низкая доля в сообществе ксерофилов (1,3%). В случае гигропреферендума также наблюдается несоответствие экологической структуры растительности и животного населения. Растительность имеет мезофильный облик, а животное население – гигрофильный.

Доминирование мезотрофоценоморф (85,5%) подтверждает мезотрофный характер местообитания, установленный по фитоиндикационным оценкам.

В структуре топоморф очевидным является преобладание собственно почвенных обитателей (71,9%) над подстилочными (21,5%). Следует отметить топоморфу норников. Несмотря на относительно небольшую долю в структуре по численности (6,6%), эти животные играют важную роль в функционировании сообщества и его средообразующей активности, так как норники отличаются крупными размерами и биомассой.

В трофической структуре безусловными доминантами являются сапрофаги (92,2%). Доля зоофагов составляет 5,8%, а фитофагов – 2,1%.

Совместное измерение эдафических характеристик и особенностей структуры животного населения позволило оценить свойства экологической ниши почвенной мезофауны. Общая инерция, которая может быть вычислена в результате ОМІ-анализа, пропорциональна средней маргинальности видов сообщества и представляет

собой количественную оценку влияния факторов окружающей среды на сепарацию видов. В результате проведенного анализа установлено, что общая инерция составляет 0,48. Первая ось, полученная в результате ОМІ-анализа, описывает 58,9%, вторая – 16,6% инерции. Таким образом, первые две оси описывают 75,6% инерции, что вполне достаточно для того, чтобы описание дифференциации экологических ниш мезофауны на изучаемом полигоне проводить в пространстве первых двух осей. Для среднего значения маргинальности сообщества (ОМІ = 4,54) уровень значимости составляет $P = 0,05$, что свидетельствует о важной роли выбранных переменных среды для структурирования сообщества почвенной мезофауны.

Маргинальность, которая статистически достоверно отличается от случайной альтернативы, характерна для 8 видов из 17, для которых проведен ОМІ-анализ (табл. 3). Немаргинальной является экологическая ниша *Geophilus proximus* и *Octodrilus transpadanus*, которые относятся к экологической группе норников. Для этих животных условия в пределах полигона являются однородно благоприятными. Также немаргинальной нишей является для *B. bullatus* и личинок *Lepidoptera*. Для личинок *Chrysomelidae*, *C. septempunctata*, *Limax spp.*, *A. assimile* очевидно, что низкая плотность популяций не позволяет сделать статистически обоснованный вывод о характере экологической ниши в пределах изучаемого полигона.

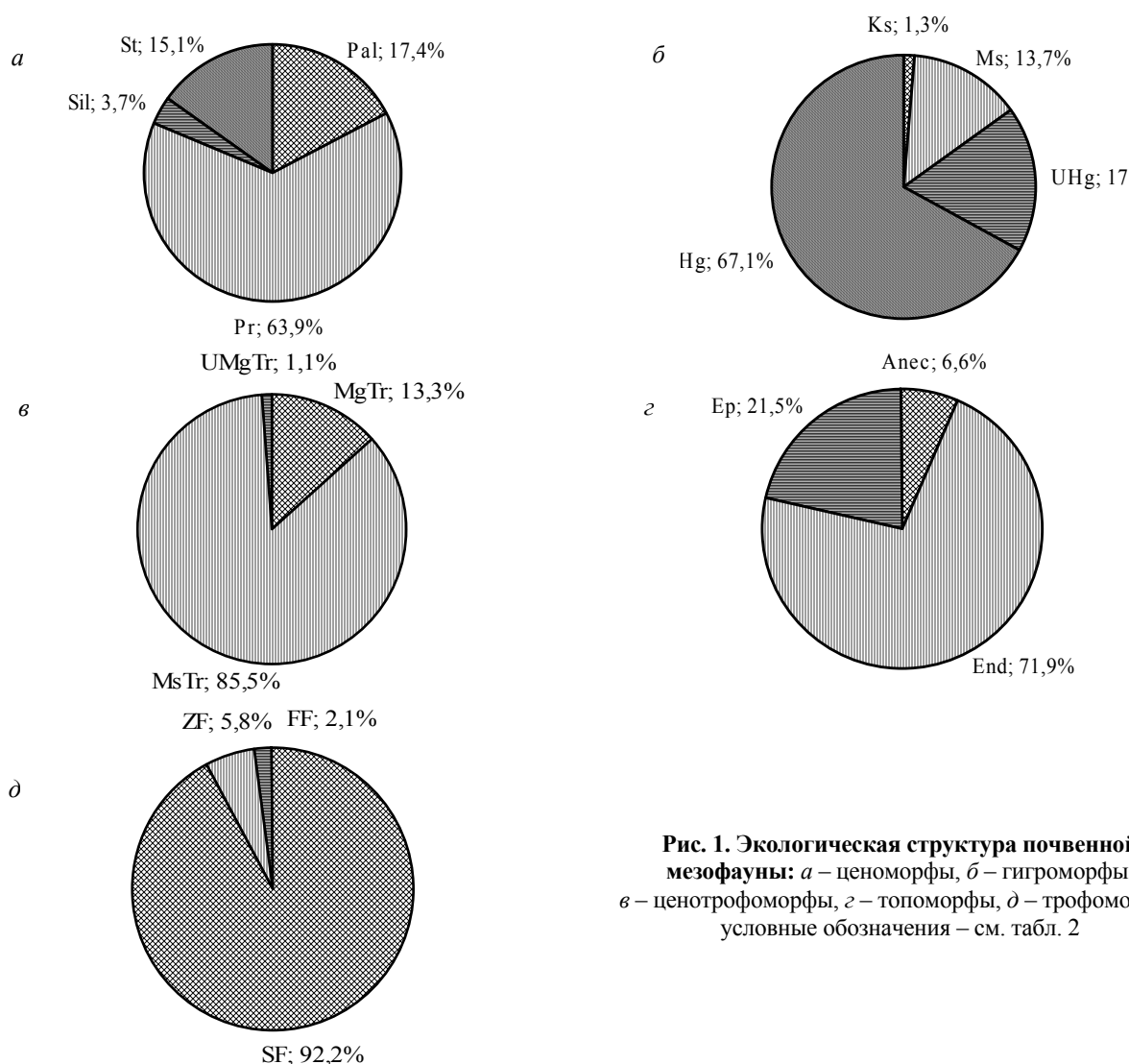


Рис. 1. Экологическая структура почвенной мезофауны: а – ценоморфы, б – гигроморфы, в – ценоотрофоморфы, г – топоморфы, д – трофоморфы; условные обозначения – см. табл. 2

Для экологических ниш всех видов мезопедобионтов характерна высокая доля остаточной толерантности. Это предположительно свидетельствует о наличии других факторов среды, не учтенных в исследовании, либо о том, что нейтральный характер распределения сообщества почвенной мезофауны составляет важную компоненту его изменчивости.

Толерантность – характеристика экологической ниши, обратная специализации. В целом, толерантность видов почвенных животных достаточно высока. Низкой толерантностью и высокой специализацией выделяются *L. curtipes* (C.L. Koch), *Staphilinus sp.* и *T. rathkii* (Brandt). Все указанные виды являются подстилочными. Очевидно, что условия верхнего почвенного горизонта и подстилки требуют от обитателей большей специализации.

Площадь эллипсоидов (рис. 2) пропорциональна инерции (табл. 1). Удаление центроида экологической ниши животного (центр масс, взвешенный по числу встреч животного) от начала координат (центр масс признакового пространства), пропорционально индексу маргинальности ОМІ. Мезопедобионты изучаемого полигона толерантны к почвенным условиям, которые маркируются электропроводностью и твердостью на больших глубинах (50–100 см). Об этом свидетельствует вытянутость эллипсов экологических ниш вдоль указан-

ных осей экологических факторов. Специализирующим комплексом факторов, которые в наибольшей степени структурируют сообщество почвенных обитателей, являются температурные вариации, а также твердость почвы в верхних слоях (0–20 см).

Анализ соответствия между главными компонентами, полученными при анализе переменных среды, и осями маргинальности свидетельствует о том, что первая ось маргинальности интегрирует воздействие переменных среды, описываемых осями 1 и 2 (рис. 3). Вторая ось маргинальности является результатом противоположной динамики осей главных компонент 1 и 2.

Высокие значения оси 1 сосредоточены в правой части полигона (рис. 4), а более низкие, соответственно, в левой. Левая часть полигона примыкает к асфальтной дорожке в парке. Поэтому ось 1 можно рассматривать как маркер экотонного эффекта на уровне почвенной мезофауны. Эдафическими медиаторами экотонного эффекта, вызывающими трансформацию животного населения почвы, являются твердость почвы на всех изученных глубинах и ее электропроводность. Ближе к границе участка с асфальтной дорожкой наблюдается большая твердость почвы. По мере удаления от границы твердость снижается, а электропроводность и, вероятно, влияющая на электропроводность влажность увеличиваются.

Анализ маргинальности видов сообщества

Виды	Сокращение	Инерция	OMI	Tol	Rtol	<i>omi</i>	<i>tol</i>	<i>rtol</i>	<i>P</i>
<i>A. c. trapezoides</i>	A_trapezoides	16,33	0,08	4,70	11,56	0,50	28,70	70,80	0,01
<i>L. rubellus</i>	L_rubellus	18,26	0,13	2,48	15,66	0,70	13,60	85,70	0,04
<i>A. r. rosea</i>	A_rosea	20,22	0,64	2,99	16,59	3,20	14,80	82,00	0,02
<i>O. transpadanus</i>	O_transpadanus	20,33	0,32	2,59	17,41	1,60	12,70	85,70	0,61
<i>G. proximus</i>	G_proximus	15,65	0,37	2,74	12,54	2,40	17,50	80,10	0,18
<i>O. lacteum</i>	O_lacteum	22,94	0,98	6,01	15,94	4,30	26,20	69,50	0,05
<i>L. curtipes</i>	M_curtipes	17,43	3,93	1,99	11,51	22,50	11,40	66,00	0,02
<i>Ch. tridens</i>	Ch_tridens	14,62	5,46	2,98	6,18	37,40	20,40	42,30	0,01
<i>B. bullatus</i>	B_bipustulatus	19,57	0,45	2,83	16,29	2,30	14,40	83,20	0,79
<i>Lepidoptera spp. (larv.)</i>	Lepidoptera	9,21	2,06	1,50	5,65	22,40	16,30	61,30	0,22
<i>T. rathkii</i>	T_rathkii	10,67	3,03	1,08	6,56	28,40	10,10	61,50	0,04
<i>A. haemorrhoidalis</i>	A_haemorrhoidalis	54,89	25,52	16,72	12,66	46,50	30,50	23,10	0,01
<i>Staphilin sp.</i>	Staphylinus	19,14	5,49	0,49	13,15	28,70	2,60	68,70	0,06
<i>Chrysomelidae spp. (larv.)</i>	Chrysomelidae	24,52	9,60	2,77	12,15	39,10	11,30	49,50	0,11
<i>C. septempunctata</i>	Coccinellidae	15,28	4,29	0,31	10,68	28,10	2,00	69,90	0,30
<i>Limax spp.</i>	Limax	9,64	3,76	0,01	5,87	39,00	0,10	60,90	0,87
<i>A. assimile (larv.)</i>	A_assimilis larv	18,45	13,69	0,19	4,56	74,20	1,00	24,70	0,16
OMI		—	4,54	—	—	—	—	—	0,05

Примечания: OMI – индекс средней удаленности (маргинальности) для каждого вида, Tol – толерантность, Rtol – остаточная толерантность; курсивом представлены данные индексов (% суммарной вариабельности); *P* – *P*-уровень по методу Монте-Карло после 25 итераций.

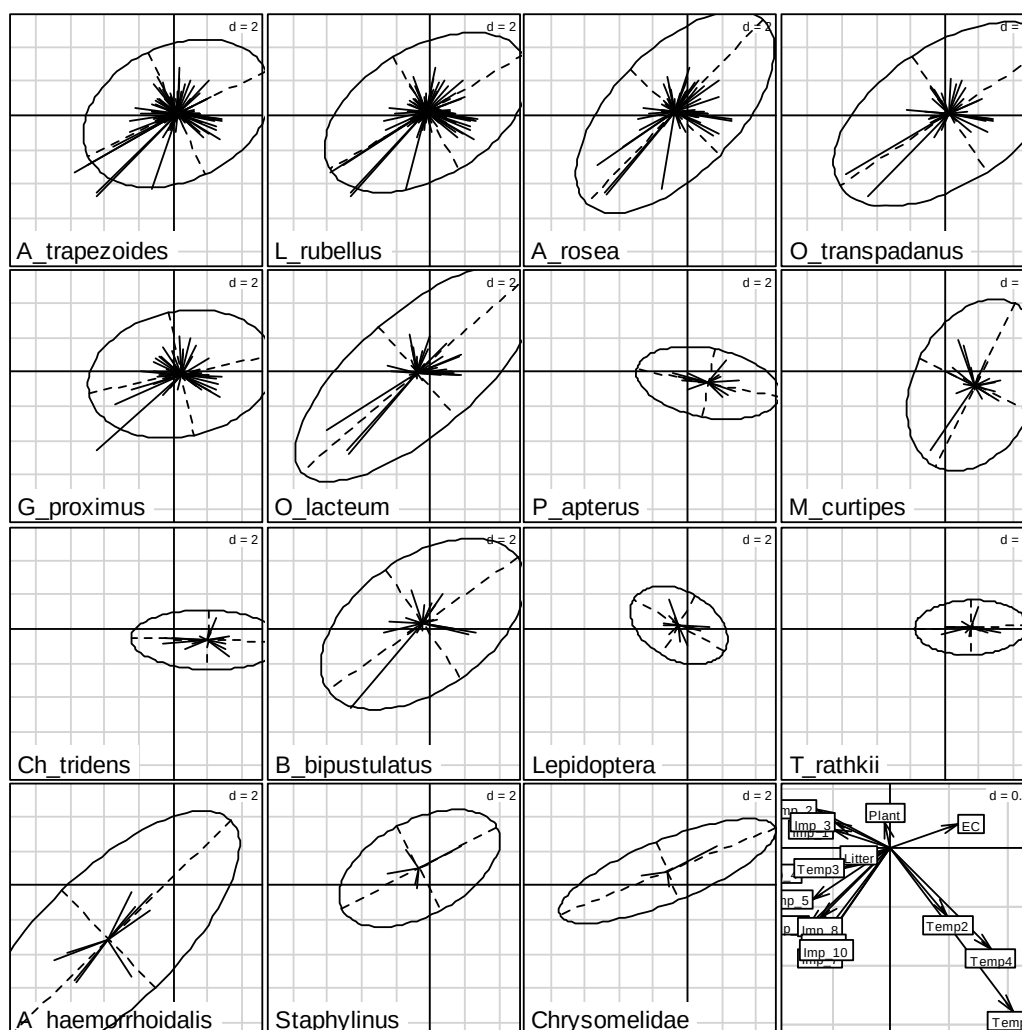


Рис. 2. Экологические ниши видов почвенной мезофауны: координатные оси заданы компонентами маргинальности, начало координат – нулевая маргинальность; эллипс обозначает инерцию экологической ниши; лучи связывают центроид экологической ниши с сайтами встречи вида в пространстве маргинальности сообщества; в правом нижнем углу – нормированные веса экологических переменных; сокращение названия видов – см. табл. 3

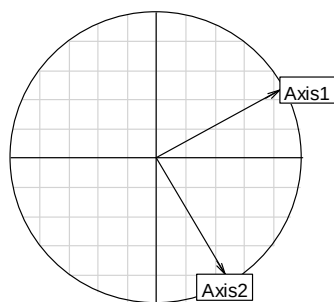


Рис. 3. Связь между осями первых двух главных компонент, полученных при анализе экологических переменных (координатные оси) и осями маргинальности сообщества орибатид (Axis 1 и Axis 2)

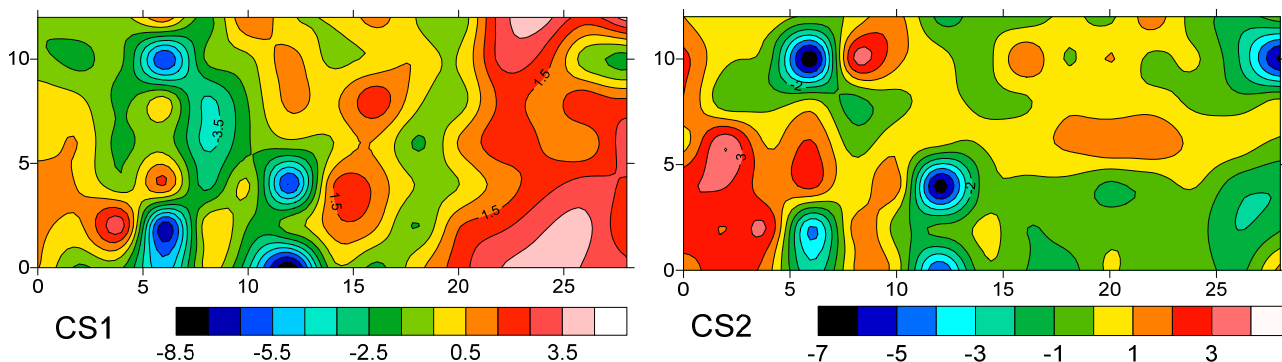


Рис. 4. Пространственная изменчивость осей маргинальности

Для конфигурации оси маргинальности 2 характерна более сложная структура, которая включает локусы разной протяженности и формы с высокими и низкими значениями этого показателя. Из экологических факторов важными детерминантами оси 2 являются температура и твердость верхнего почвенного горизонта, что позволяет идентифицировать структуру растительности как причину дифференциации животного населения почвы. Высота и густота древесных, кустарниковых и травянистых растений могут создавать покров различной тенистости, которая значительно определяет температурный режим верхнего почвенного слоя.

Выводы

Отбор почвенно-зоологических проб по регулярной сетке в пределах полигона, заложенного на территории парка имени Юрия Гагарина, позволил изучить структуру животного населения урбозема и пространственной организации его экологической ниши. Биогеоценотические условия в месте расположения полигона являются типично лесными и имеют мезотрофный и мезофильный облик, что способствует высокому уровню обилия почвенной мезофауны (341,64 экз./м²). В экологической структуре животного населения почвы преобладают протанты, гигрофилы, мезотрофценоморфы, эндогеи, топоморфы, сапрофаги. Твердость почвы в диапазоне 0–50 см, электропроводность, мощность подстилки и высота травостоя играют важную роль в структурировании экологической ниши сообщества мезопедобионтов. Основными трендами пространственной экологиче-

ской ниши животного населения урбозема являются экотонный эффект и вариабельность эдафических свойств, обусловленная особенностями структуры растительного покрова.

Библиографические ссылки

- Zhukov, A.V., 2009. The ecomorphic analysis of the soil animal consortia [Ecomorfichnyy analiz konsorty gruntovih tvarin]. Dnipropetrovsk, Svidler (in Ukrainian).
- Medvedev, V.V., 2009. Soil penetration resistance [Tverdst' pochvy]. Harkov, Gorodskaya tipografiya (in Russian).
- Chessel, D., Lebreton, J.D., Prodon, R., 1982. Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés: Cas d'un gradient simple. *Compte Rendu Hebdo-Madaire des Séances de l'Académie des Sciences. Paris*, D. III, 295, 83–88.
- Doledec, S., Chessel, D., Gimaret-Carpentier, C., 2000. Niche separation in community analysis: A new method. *Ecology* 81, 2914–2927.
- Hill, M.O., 1973. Reciprocal averaging: An eigenvector method of ordination. *J. Ecol.* 61, 237–249.
- Hill, M.O., 1974. Correspondence analysis: A neglected multivariate Method. *J. Roy. Stat. Soc.* 23C, 340–354.
- Palmer, M.W., van Iersel, M., 1993. Putting things in even better order: The advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*, 74, 2215–2230.
- Pennisi, B.V., 2002. 3 ways to measure medium EC. *GMPPro* 22(1), 46–48.
- Ter Braak, C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67, 1167–1179.

Надійшла до редколегії 14.03.2013



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seriâ Biologiâ, ekologîâ

Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.
2013. 21(1)

ISSN 2310-0842

www.ecology.dp.ua

Зміст

Масловська О.Д., Гнатуш С.О. Вплив ферум (III) цитрату на АТФ-гідролази <i>Desulfuromonas acetoxidans</i> IMV B-7384	3
Терещенко В.Г., Христенко Д.С., Терещенко Л.І., Назаров А.Б. Периодизация процесса натурализации тюльки (<i>Clupeonella cultriventris</i>) в Днепродзержинском и Кременчугском водохранилищах	9
Кононенко Р.В. Аналіз рибоводно-біологічних результатів роботи з плідниками російського осетра на базі ОРЗ «Лебязий» (Астраханська обл., Російська Федерація)	15
Андрійчук А.В., Ткачова І.В., Ткаченко Г.М., Кургалюк Н.М. Прооксидантний і антиоксидантний баланс крові коней української верхової породи в динаміці фізичних навантажень	20
Кабузенко С.Н., Омельченко А.В., Михальская Л.Н., Швартау В.В. Накопление и локализация ионов натрия и калия в растениях кукурузы в условиях почвенного засоления	28
Фали Л.І., Шульман М.В. Пластичність морфометричних ознак <i>Calliphora vicina</i> (Diptera, Calliphoridae) у постійних і мінливих температурних умовах культивування	33
Решетняк Д.Е., Бригадиренко В.В. Оптимизация рациона <i>Harpalus rufipes</i> (Coleoptera, Carabidae) в условиях лабораторного содержания	38
Назимов С.С., Бригадиренко В.В. Играет ли сапрофагия существенную роль в питании <i>Opatrum sabulosum</i> (Coleoptera, Tenebrionidae)?	43
Пахомов А.Е., Кунах О.Н., Жуков А.В., Балюк Ю.А. Пространственная организация экологической ниши почвенной мезофауны урбозема	51

Content

Maslovska O., Hnatush S. The influence of ferric (III) citrate on ATP-hydrolases of <i>Desulfuromonas acetoxidans</i> IMV B-7384	3
Tereshchenko V.G., Khrystenko D.S., Tereshchenko L.I., Nazarov A.B. Periodization of the naturalization process of kilka (<i>Clupeonella cultriventris</i>) in Dneprodzerzhinsk and Kremenchug reservoirs	9
Kononenko R. Analysis of piscicultural-biological results of works with russian sturgeon brood fish at the sturgeon hatchery "Lebyazhy" (Astrakhan region, Russia)	15
Andriichuk A., Tkachova I., Tkachenko H., Kurhaluk N. Prooxidant and antioxidant balance in the blood of ukrainian warmblood horses during the exercises	20
Kabuzenko S.N., Omel'chenko A.V., Mykhalska L.M., Schwartz V.V. Accumulation and localization of sodium and potassium ions in corn plants in soil salinity	28
Faly L.I., Shul'man M.V. Variability of the morphometric features of <i>Calliphora vicina</i> (Diptera, Calliphoridae) under the varying and constant micro-climatic conditions	33
Reshetnyak D.Y., Brygadyrenko V.V. Optimizing of <i>Harpalus rufipes</i> (Coleoptera, Carabidae) diet under detention in laboratory conditions	38
Nazimov S.S., Brygadyrenko V.V. Does saprophagy play a significant role in nutrition of <i>Opatrum sabulosum</i> (Coleoptera, Tenebrionidae)?	43
Pakhomov A.Y., Kunah O.N., Zhukov A.V., Baljuk J.A. The spatial organisation of urbozem soil mesofauna ecological niche	51

Друкується за рішенням вченої ради Дніпропетровського національного університету ім. Олеся Гончара
згідно з планом видань на 2013 рік

Редакційна колегія (Editorial Board)

Голова редакційної колегії:

Пахомов Олександр Євгенович – Дніпропетровський національний університет ім. Олеся 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. Олеся 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.;

Kozytska 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 – Technickáuniversita Vo Zvolene, Fakulta Ekologie a Environmentalistiky, Slovak Republic; Prof., DrSc;

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

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

Джебуадзе 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. Олеся Гончара, завідувач каф. фізіології та інтродукції рослин; д-р біол. наук, проф.;

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

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

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

Севериновська Олена Вікторівна – Дніпропетровський національний університет ім. Олеся 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.;

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

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

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

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія

Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seriâ Biologiâ, ekologîâ

Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology

ISSN 2310-0842

Заснований у 1993 р.

Випуск 21, том 1

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 25.04.2013. Формат 60×84 ¹/₁₆. Папір друкарський. Друк плоский. Ум. друк. арк. 8,1. Ум. фарбовідб. 8,1. Обл.-вид. арк. 8,1. Тираж 100 пр. Вид. № 1586. Замовлене

Свідоцтво державної реєстрації № ДК – 289 від 21.12.2000 р.

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