

ВІСНИК

Дніпропетровського університету.

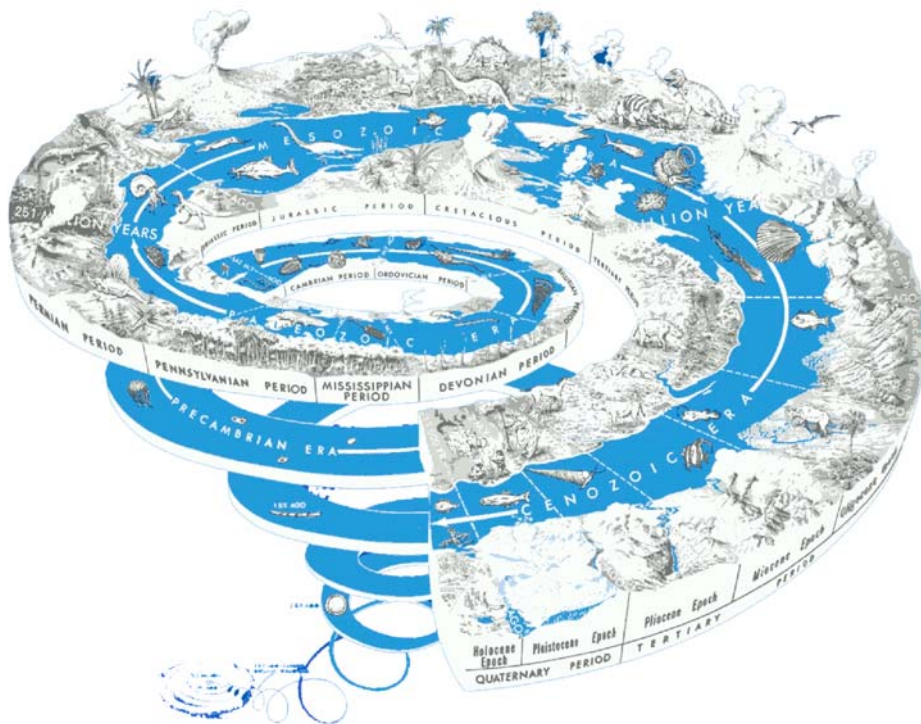
Біологія, екологія

Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu.

Seriâ Biologiâ, ekologiâ

Visnyk of Dnipropetrovsk University.

Biology, ecology



2015. 23(1)

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія

Журнал публікує рецензовані наукові статті та огляди з різноманітних питань біології та екології від організмів до екосистемного рівня, у тому числі з динаміки популяцій і розповсюдження видів, еволюційної екології, екологічної генетики, моделювання, біології охорони природи та збереження біорізноманіття, дослідження агроекосистем і управління біоресурсами. Ми також публікуємо статті в інших галузях біології, таких як молекулярна екологія та еволюція, науки про довкілля, філогенетика та інші.

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Голова редакційної колегії:

Проф. О.С. Пахомов, кафедра зоології та екології, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна.

Заступники голови редакційної колегії:

Проф. С.П. Вассер, Університет Хайфи, Інститут еволюції, Міжнародний центр біотехнології та біорізноманіття грибів, Ізраїль;

Проф. Дж. Федак, Східний центр досліджень зернових і олійних культур, Аграрне та аграрно-харчове управління Канади (AAFC), Канада;

Проф. П.Б. Чаунюв, Джексонський державний університет, Коледж науки, інженерії та технології, Центр санітарного стану навколишнього середовища, США.

Члени редакційної колегії:

Проф. Ш. Балажи, Коледж ім. Дьордя Бешеней, Угорщина;

Проф. В. Барабаш, кафедра мікробіології, Аграрний університет Кракова, Польща;

Д-р З. Бедьо, Науково-дослідний інститут сільського господарства Угорської академії наук, Угорщина;

Доц. В.В. Бригадиренко (секретар редакційної колегії), кафедра зоології та екології, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна;

Проф. А.І. Вінніков, кафедра мікробіології, вірусології та біотехнології, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна;

Проф. І. Волючук, факультет екології та наук про довкілля, Технічний університет у Зволени, Словацька Республіка;

Доц. В.Я. Гаско, кафедра зоології та екології, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна;

Проф. Ш. Демберел, академік Монгольської академії наук, Інститут ветеринарних наук, Монгольський державний університет сільського господарства, Монголія;

Проф. В.М. Зверковський, кафедра геоботаніки, ґрунтознавства та екології, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна;

Д-р С. Козицька, Інститут молекулярної інфектології, Вюрцбургський університет Юліуса Максиміліана, Німеччина;

Д-р П. Куцк, відділ біотехнології навколишнього середовища, Центр охорони навколишнього середовища ім. Гельмгольда, Лейпциг, Німеччина;

Проф. О.А. Лихолат, кафедра товарознавства та митної експертизи, Університет митної справи та фінансів, Україна;

Проф. Ю.В. Лихолат, кафедра фізіології та інтродукції рослин, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна;

Проф. Л.П. Мицик, кафедра геоботаніки, ґрунтознавства та екології, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна;

Проф. В.С. Недзвєцький, кафедра біофізики та біохімії, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна;

Проф. С.Г. Піржиновський, кафедра біології, Університет Лунда, Швеція;

Проф. Т.М. Сатарова, кафедра мікробіології, вірусології та біотехнології, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна;

Проф. О.В. Севериновська, кафедра фізіології людини та тварин, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна;

Проф. В.П. Семенченко, член-кор. НАН Білорусі, лабораторія гідробіології, ГНПО «НПЦ НАН Білорусі по біоресурсам», Республіка Білорусь;

Проф. А.П. Травлев, член-кор. НАН України, кафедра геоботаніки, ґрунтознавства та екології, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна;

Проф. Г.О. Ушакова, кафедра біофізики та біохімії, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна;

Проф. О.В. Федоненко, кафедра загальної біології та водних біоресурсів, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна;

Проф. Т.М. Шевченко, кафедра клінічної та лабораторної діагностики, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, Україна.

Інформація про публікацію: *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія* (ISSN 2310-0842 (print), ISSN 2312-301X (online)). Ви можете дізнатися вартість передплати на журнал, звернувшись до секретаря редакційної колегії *В.В. Бригадиренка* за адресою brigad@ua.fm та ознайомитись з інформацією на сайті www.ecology.dp.ua. Запрошуємо до співробітництва.

Друкується за рішенням вченої ради Дніпропетровського національного університету ім. Олеся Гончара згідно з планом видань на 2015 рік

Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology

Aims and scope. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology* publishes refereed original research articles and reviews on various aspects of biology and ecology, from the individual to the ecosystem level, including population dynamics and distribution, evolutionary ecology, ecological genetics, theoretical models, conservation biology and biodiversity, agroecosystem studies, and bioresources management. We also publish in other areas of biology, such as molecular ecology and evolution, environmental science, phylogenetics, etc.

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief:

Prof. O.Y. Pakhomov, DSc, Department of Zoology and Ecology, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine.

Deputy Editors:

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

Prof. P.B. Tchounvou, Sc.D., NIH-RCMI Center for Environmental Health, College of Science, Engineering & Technology, Jackson State University, Jackson, USA;

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

Editorial Board:

Prof. S. Balázs, Bessenyei György College, Hungary;

Prof. Dr hab. W. Barabasz, Department of Microbiology, Agricultural University of Krakow, Poland;

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

As.Prof. V.V. Brygadyrenko, Ph.D. (Secretary), Department of Zoology and Ecology, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine;

Prof. S. Demberel, DSc, Academician of the Mongolian Academy of Science, Institute of Veterinary Science, Mongolian State University of Agriculture, Mongolia;

Prof. O.V. Fedonenko, DSc, Department of General Biology and Aquatic Biore-sources, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine;

As.Prof. V.Y. Gasso, Ph.D., Department of Zoology and Ecology, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine;

Dr. S. Kacyzka, Institute for Molecular Infection Biology, Julius Maximilian University of Würzburg, Germany;

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

Prof. O.A. Lykholat, DSc, Department of Commodity Research and Customs Expertise, University of Customs and Finance, Ukraine;

Prof. Y.V. Lykholat, DSc, Department of Physiology and Introduction of Plants, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine;

Prof. L.P. Mytsyk, DSc, Department of Geobotany, Soil Science and Ecology, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine;

Prof. V.S. Nedzvetsky, DSc, Department of Biophysics and Biochemistry, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine;

Prof. Dr. S.G. Pierzynowski, Department of Biology, Lund University, Lund, Sweden;

Prof. T.M. Satarova, DSc, Department of Microbiology, Virology and Biotechnology, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine;

Prof. V.P. Semenchenko, DSc, Laboratory of Hydrobiology, SSIU “SIC NAS Belarus on Bioresources”, Republic of Belarus;

Prof. O.V. Severynovska, DSc, Department of Human and Animals Physiology, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine;

Prof. T.M. Shevchenko, DSc, Department of Clinical and Laboratory Diagnostics, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine;

Prof. A.P. Travlev, DSc, Academician of the NAS of Ukraine, Department of Geobotany, Soil Science and Ecology, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine;

Prof. G.O. Ushakova, DSc, Department of Biophysics and Biochemistry, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine;

Prof. A.I. Vinnikov, DSc, Department of Microbiology, Virology and Biotechnology, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine;

Prof. I. Vološčuk, DSc, Faculty of Ecology and Environmental Sciences, Technical University in Zvolen, Slovak Republic;

Prof. V.M. Zverkovsky, DSc, Department of Geobotany, Soil Science and Ecology, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine.

Publication information: *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology* (ISSN 2310-0842 (print), ISSN 2312-301X (online)). Subscription prices are available upon request from the Publisher or from the journal's website (www.ecology.dp.ua). Subscriptions are accepted on a prepaid basis only and are entered on a calendar year basis. Issues are sent by standard mail (surface within Europe, air delivery outside Europe). Priority rates are available upon request. Claims for missing issues should be made within six months of the date of dispatch.

Approved by the Scientific Council of Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine



УДК 577.486:634.9

Геохімічні бар'єри в розподілі мангану в едафотопях Присамар'я Дніпровського

Н.М. Цветкова, Є.О. Тагунова

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна

Проведено теоретичне узагальнення закономірностей утворення геохімічних бар'єрів на шляху розповсюдження мікроелементів у ґрунтовому покриві. Охарактеризовано екологічну роль мікроелементів і шляхи їх перерозподілу у природному середовищі, описано фактори акумуляції та міграції мікроелементів у ландшафтах, зазначено відмінності у рухомості елементів залежно від їх електрохімічних властивостей. Експериментально досліджено вміст мангану в едафотопях Присамар'я Дніпровського, зокрема в чорноземі звичайному різнотравно-кострицево-ковиловому степу, солонцево-солончакових лучно-лісових ґрунтах заплави р. Самара, заплавному лучно-лісовому ґрунті та дерново-борових ґрунтах арени. За результатами атомно-абсорбційного аналізу середньостатистична концентрація мангану в горизонті 0–50 см вказаних ґрунтів складає, відповідно, 495 ± 24 , 610 ± 223 , 810 ± 220 і 51 ± 11 мг/кг абсолютно сухого ґрунту. Вивчено ємність поглинання, вміст гумусу, склад обмінних катіонів, рН, сухий залишок ґрунтів об'єктів дослідження, оцінено вплив наведених властивостей ґрунтів на розподіл мангану. З'ясовано розподіл мангану за ґрунтовим профілем досліджуваних едафотопів. Запропоновано вважати геохімічними бар'єрами в розподілі даного мікроелемента горизонти ґрунтів, у яких спостерігається його відносне накопичення, зокрема в гумусових горизонтах чорнозему звичайного різнотравно-кострицево-ковиловому степу, заплавної лучно-лісової ґрунту та дерново-борових ґрунтах арени й акумуляція мангану в ілювіальному горизонті солонцево-солончакових лучно-лісових ґрунтів заплави р. Самара.

Ключові слова: ґрунт; мікроелементи; важкі метали; рухомість елементів; гранулометричний склад ґрунту

Geochemical barriers of manganese distribution in edaphotopes of Dnieper Prysamarye

N.M. Tsvetkova, Y.O. Tagunova

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

Microelement composition is an important condition of edaphotopes as the major, summarizing parts of any biogeocenosis. Microelements in ultra-microquantity are necessary for vital functions of all organisms, but their anthropogenic accumulation and transformation in soil environment represents a real threat for living organisms' health and stability of the biosphere as a whole. Geochemical barriers are local zones where the conditions of elemental migration are significantly different, resulting in accumulation of some chemical elements. The relevance of geochemical barriers' study consists in the prospective possibility of artificial limitation of the migration of polluting elements in the environment. The aim of this research is to determine the role of geochemical barriers in distribution and migration of manganese in edaphotopes of Dnieper Prysamarye. Content of manganese in soils, regularity of its distribution and relationship between a number of physical and chemical properties of soils were considered in the course of investigation. Besides, this paper summarizes the main features and regularities of the different geochemical barriers' formation. Manganese content in soils was analyzed by atomic absorption spectrophotometry. The objects of the research are edaphotopes of the biogeocenoses of Dnieper Prysamarye situated in steppe zone of Ukraine, subzone of forb-fescue-stipa steppe. According to our data, the average concentrations of manganese in the horizons of 0–50 cm of ordinary chernozem, alkaline-saline meadow-forest soil, floodplain meadow-forest and sod upland soils are 495 ± 24 , 610 ± 223 , 810 ± 220 , 51 ± 11 mg/kg of oven-dry weight soil, respectively. Furthermore, the authors investigated the correlation between the content of manganese and absorption capacity, humus content, composition of exchange cations, pH and dry residue of soils under study. The results obtained demonstrate that specific soil horizons can be regarded as geochemical barriers in the dissemination of manganese. Furthermore, it was found that the greatest impact on the distribution of manganese was exerted by pH (and, consequently, the carbonate content) and amount of

humus in soil. This fact allows to consider pH and humus content as the geochemical and biological barriers for migration of manganese, respectively. It has been also concluded that establishing of the relation between physical and chemical properties of soil and its microelement composition could give an opportunity to regulate the content of microelements in edaphotopes of different biogeocenoses and to improve their living conditions thereby.

Keywords: soil; microelement; heavy metal; release; granulometric composition

Вступ

Ґрунт як полідисперсне та багатофазне природне тіло має низку поглинальних механізмів і може містити в собі фізико-хімічні та біогеохімічні бар'єри на шляху міграції хімічних елементів, зокрема мікроелементів, що входять до його складу. Враховуючи життєву необхідність мікроелементів для нормального існування живих істот, з одного боку, а також потенційну небезпеку від збільшення їх кількості у ґрунті – з іншого, дослідження ґрунтових геохімічних бар'єрів як факторів перерозподілу мікроелементів у довкіллі надзвичайно важливий (Adriano, 1992; П'ін, 1995; Kovda and Zonn, 1995; Glazovskaja, 1999; Perel'man, 2000; Bezzar et al., 2010; Yurkevich et al., 2012; Kosheleva et al., 2014; Maximovich and Khayrulina, 2014).

Геохімічні бар'єри пов'язані з відмінностями хімічних властивостей конкретних середовищ і вони проявляються насамперед на межах природних ландшафтів, а також між природними, техногенними утвореннями та між генетичними горизонтами ґрунтового профілю (Obrador et al., 2007; Boguslavsky and Krivenko, 2010; Tokmachev et al., 2010; Lin et al., 2013; Bobyliv et al., 2014; Maximovich and Khayrulina, 2014).

Швидкість руху речовин і конкретних хімічних елементів у технобіогеохімічних потоках залежить від: 1) фізико-хімічних характеристик речовин і елементів (активність, розчинність); 2) характеру середовища, через яке переміщується цей потік. У зв'язку з тим, що на шляху руху речовин і конкретних хімічних елементів властивості середовища мінливі, виникають ділянки, де умови міграції відмінні, що викликає зменшення рухомості деяких речовин, їх накопичення, тобто виникнення геохімічних бар'єрів. Бар'єри можуть утворювати окиснення, випаровування, відновлення, кислотність, лужність, адсорбція (Perel'man, 2000; Burak et al., 2010; Rajapaksha et al., 2012; Mundus et al., 2012). Так, сульфатний геохімічний бар'єр утворюється в місцях стикання сульфатних вод із водами, які містять *Ba*, *Sr*, *Ca*. Із води випадають сульфати лужноземельних металів. У результаті спостерігається гіпсування та кальцитизація порід і ґрунтів. У породах формуються епігенетичні барити, целестини, стронціаніти.

Лужний геохімічний бар'єр утворюється на ділянках різкої зміни кислих вод нейтральними або слаболужними, тобто його утворення супроводжується збільшенням величини pH, і сполуки металів випадають в осад (Huang et al., 2009; Bartzas and Komnitsas, 2010).

Ферменти, які беруть участь у перетравленні речовин у живій клітині та пов'язані з диханням, активуються іонами Mg^{2+} , Fe^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , Co^{2+} . Процес окиснення стимулюється присутністю в середовищі бору та титану. Mn^{2+} , Fe^{2+} , Cu^{2+} входять до складу ферментів, які забезпечують фотосинтез, у свою чергу на інтенсивність фотосинтезу чинить вплив присутність *B*, *Co*, *Al*, *Mo*. Рух речовин в організмі, нуклеїновий

обмін та біосинтез білків визначаються концентрацією багатьох катіонів (Mg^{2+} , Mn^{2+} , Fe^{3+} , Co^{2+} , Cu^{2+} , Hg^{2+} , Ni^{2+} , Cr^{3+}). Мікроелементи тут не лише входять до складу ферментів, а й утворюють комплексні сполуки типу хелатів із нуклеїновими кислотами та їх компонентами, стабілізуючи структуру останніх і прискорюючи процеси синтезу білків. Мікроелементи беруть участь у процесах синтезу вітамінів *B*₁₂ (*Co*), *C* (*Mn*), *D* (*Mn*), *B*₁ (*Mn*, *Zn*), входять до складу гормону щитоподібної залози (I^{2+}), стимулюють дію гормону гіпофіза (*Cu*) тощо (Kabata-Pendias and Pendias, 1989; Jigau et al., 2014).

У ґрунотвірному процесі мікроелементам також належить важлива роль. Мікроелементи залучені в процеси розкладання рослинних залишків, процеси синтезу гумінових речовин, утворення органомінеральних сполук і навіть у руйнування мінеральних компонентів ґрунту.

Відома певна кореляційна залежність: мікроелементи – ферменти – біологічна активність ґрунтів – ґрунтова родючість. «Роль мікроелементів у ґрунті, – за Троїцької (1969), – в основному зводиться до їх впливу на характер обміну речовин у мікроорганізмів, до активації ферментів і біохімічних процесів кореневої системи та біосинтезу гумусу... У синтезі гумінової кислоти безпосередньо беруть участь мікроелементи середини IV групи великого періоду Періодичної системи, особливо *Mn*, *Fe*, *Cu*, *Zn*».

Мікроелементи в ландшафті переміщуються різноманітними шляхами. Розрізняють водну, біогенну та повітряну міграцію. У водному середовищі виокремлюють зовнішній і внутрішній фактори, які визначають міграцію елементів. Зовнішні фактори – це температура, вологість, величина окисно-відновного потенціалу, реакція середовища, наявність органічних і мінеральних сполук. Внутрішні фактори міграції – це будова атомів елементів, яка визначається рухомим потенціалом (картль) – відношенням валентності (ω) або заряду іона до його радіуса *r* (Fersman, 1937; Gol'dshmidt, 1938): $j = \omega / r$, де *j* – рухомий потенціал, ω – валентність або заряд іона, *r* – радіус іона.

Ще Гольдшмідт (Gol'dshmidt, 1938) серед мікроелементів вирізняв елементи з низьким іонним потенціалом $< 1,4$ – це *Li*, *Rb*, *Cs*, які належать до сильних основ, мігрують у формі катіонів у вигляді істинних розчинів. Усі їх сполуки добре розчинні. Елементи з іонним потенціалом до 3 (*Mn*, *Fe*, *Co*, *Ni*, *Cu*, *Zn*, *Sr*, *B*) пересуваються в катіонній формі у вигляді істинних розчинів, утворюють різні за силою основи, які випадають в осад під час підлугування. Ці мікроелементи осаджуються також сульфатами (*Sr*), карбонатами (*Mn*, *Fe*, *Co*, *Ni*, *Cu*, *Zn*, *Sr*, *Ba*), випадають в осад у вигляді основних солей (*Cu*). Можлива міграція в колоїдному стані, у вигляді механічних зависей і комплексних сполук. Мікроелементи з іонним потенціалом від 3 до 7 (*Be*, *V*, *Cr*, *Mn*, *Fe*, *Ti*) утворюють амфотерні окисли, мають високу чутливість до реакції середовища, легко випадають в осад у разі зміни останньої. Мігрують у вигляді комплексних сполук у колоїдному стані та з механіч-

ними зависями. Мікроелементи з іонним потенціалом понад 7 (B^{3+} , V^{5+} , Cr^{6+} , As^{5+} , Mo^{4+}) мігрують у формі аніонів у вигляді істинних розчинів, осаджуються багатими катіонами. Наприклад, аніони хрому – плумбумом та кальцієм, арсену – ферумом, купрумом і плумбумом, бору – кальцієм і магнієм, молібдену – плумбумом, купрумом, ферумом, ванадію – купрумом, нікелем, цинком, плумбумом. Рухомість сполук підвищується в лужному середовищі. Загалом такі елементи як *Mn*, *Fe*, *Co*, *Ni*, *Cu*, *Zn*, *Sr*, *Ba* більш рухомі в кислому середовищі; V^{5+} , Cr^{6+} , As^{5+} , Mo^{4+} лабільні в лужних умовах. *Li*, *F*, *Br*, *Rh*, *I*, *Cs* практично однаково рухомі в широкому діапазоні *pH* (Kovda and Zonn, 1995; Glazovskaja, 1999; Perel'man, 2000; Davydova et al., 2014).

На розчинність сполук мікроелементів значно впливає їх концентрація у розчині. За дуже малих концентрацій мікроелементи не випадають в осад при зміні реакції середовища. Розчинність мікроелементів збільшується за великої кількості тепла та вологи.

У карбонатних ґрунтах *Ca* конкурує з *Mn* та *Zn*, витісняючи їх із комплексних сполук (кількість кальцію набагато більша, ніж мангану та цинку), вивільнений манган окиснюється та випадає в осад, цинк поглинається ґрунтовими колоїдами (в обмінному, адсорбованому стані тощо). Із стійкіших комплексів витиснення катіонів кальцієм практично не відбувається. Випадання останніх можливе під час підлугування на контакт з карбонатними горизонтами, де ґрунтові горизонти втрачають значну частину важких металів (мікроелементів) (*Mn*, *Co*, *Cu*, *Ni*, *Cr*, *Zn*) (Zygin, 1968; Obrador et al., 2007).

У цілому органічна речовина сприяє поглинанню мікроелементів ґрунтами, навіть при утворенні рухомих сполук більша частина їх випадає в осад у межах ґрунтового профілю, зумовлюючи лише диференціацію мікроелементів за генетичними горизонтами.

У гумусових горизонтах ґрунтів зв'язок мікроелементів з органічною речовиною проявляється в коефіцієнтах кореляції між валовим вмістом мікроелемента та кількістю гумусу. Проте можливе накопичення мікроелементів у верхній частині ґрунтового профілю і без гумусу (Rabinovich, 1969; Burak et al., 2010; Jigau et al., 2014). Наприклад, Mn^{4+} у верхніх горизонтах профілю може накопичуватись у результаті витіснення його з комплексних сполук кальцієм. Можливе входження мікроелементів до складу колоїдів або адсорбція їх на поверхні колоїдних систем, у випадку переважання колоїдів у верхній частині профілю (Peiyue et al., 2014).

Водна, біогенна та повітряна міграція мікроелементів (важких металів) здійснюється в різних частинах Землі: літосфері, гідросфері та педосфері. Міграція в педосфері має низку особливостей, зумовлених високою біогенністю ґрунтів, величезною щільністю живої речовини, високим енергетичним потенціалом мінеральних і органічних компонентів, значною поглинальною здатністю (Perel'man, 2000).

Педосфера – потужний бар'єр, поглинач мікроелементів на шляху міграції їх у великому геологічному кругообізі. У ґрунтах міститься основна маса біогенних елементів, затримується та поглинається у складі живої речовини, органічних речовин індивідуальної природи, в гумусових сполуках, у складі ґрунтових колоїдів, у

ґрунтових новоутвореннях, сольових акумуляціях тощо. Мікроелементи, у тому числі манган, у ґрунтово-поглинальному комплексі можуть міститися у складі обмінних катіонів, у кристалічній гратці вторинних глинистих мінералів, у складі вторинних колоїдних мінералів, оксидів, карбонатів, сульфатів тощо, у сорбованому стані на поверхні колоїдних систем. Найбільше значення має участь мікроелементів, зокрема мангану, у складі вторинних мінералів (Mundus et al., 2012; Koshcheleva et al., 2014; Peiyue et al., 2014).

До колоїдної та передколоїдної фракції ґрунтів належить велика кількість мікроелементів. Це проявляється у збагаченні мікроелементами мулистої фракції ґрунтів. Особливо чітко виражене накопичення в мулистій фракції елементів групи феруму, у тому числі мангану. Близько 60–80% вмісту мікроелементів у валовій формі припадає на мулисту фракцію.

Карбонатні новоутворення (білоочки, журавчики, лесові ляльки) містять підвищені кларки стронцію, барію та мангану. ґрунтові конкреції містять близько 80% *Mn*.

Рухомість елементів у ґрунті характеризується коефіцієнтом водної міграції K (%) – відношенням вмісту мікроелемента в цільному осаді води до вмісту його у ґрунті або породі. Рухомість мангану значно змінюється залежно від умов середовища: манган рухомий і слабкорухомий у відновному середовищі ($K = n - 0,1n$) та інертний в окисному ($K = 0 - 0,1n$) (Glazovskaja, 1999; Perel'man, 2000).

У степових умовах за недостатньої кількості вологи, високого окисно-відновного потенціалу, збагаченості ґрунтів основами, нейтральної реакції середовища та стабільності кількості гумусу мікроелементи родини феруму втрачають рухомість, міцно фіксуються у ґрунтах і практично не виносяться. У ландшафтах із залосоненими ґрунтами, особливо із солонцями та солодами, лужна реакція, рухомість гумусу та соди, низькі значення окисно-відновного потенціалу зумовлюють збільшення рухомості мангану, феруму, купруму, молібдену, ванадію. Міграція елементів відбувається у формі органомінеральних і мінеральних компонентів, у колоїдному вигляді та у формі простих солей (Kabata-Pendias and Pendias, 1989; Bezzar et al., 2010).

Головний фактор, який зумовлює кларк елемента у ґрунті, це ґрунотвірна порода. Проте в межах однієї її тієї самої кори вивітрювання варіювання вмісту мікроелементів у ґрунтах може бути значним. Для ґрунтів складений ряд за ступенем варіювання мікроелементів, який убыває: $Mn > B > (Cu > Zn > Ni > Co > V > Cr) > Mo > I$ (Jakushevskaja, 1973). Як видно, наймінливіший у ґрунтах вміст мангану.

У межах кожної ґрунтової провінції порівняно з фоновим вмістом є ґрунти з підвищеною або зниженою кількістю мікроелементів (Vinogradov, 1967; Adriano, 1992; Pakhomov and Brygadyrenko, 2005). Це зумовлено процесом перерозподілу мікроелементів між компонентними елементарними ландшафтами, таких як елювіальний ландшафт, транселювіальний, супераквальний (гідроморфний) та аквальний ландшафти. Автоморфні елювіальні ландшафти втрачають частину мікроелементів, які мігрують із поверхневим і внутрішньогрунтовым стоком. Транселювіальні також втрачають мікроелементи, але частина їх утримується, випадаючи з розчинів та зави-

сей. У трансаккумулятивних ландшафтах відбувається значна акумуляція елементів, принесених із поверхневим і внутрішньогрунтовым стоком. Ще більше акумуляція елементів виражена в підпорядкованих гідроморфних ландшафтах заплав і озер. У заплавах річок накладається додатково процес механічної акумуляції мікроелементів із паводкових вод. Заплави великих річок виступають своєрідними вловлювачами (бар'єрами, фільтрами) на шляху міграції елементів. Ті елементи, які не затримуються у ґрунтах вододільних площин, надходять у заплави, де принесений матеріал накопичується (Glazovskaja, 1999; Burak et al., 2010; Lin et al., 2013; Davydova et al., 2014; Kosheleva et al., 2014).

Мета даної статті – визначити роль геохімічних бар'єрів у розповсюдженні та міграції мангану у профілі ґрунтів Присамар'я Дніпровського.

Матеріал і методи досліджень

Як об'єкт дослідження обрано такі ґрунти Присамар'я Дніпровського (Дніпропетровська область України): 1) чорнозем звичайний різотравно-кострицево-ковилового степу – зникаючого ландшафту, а також важливого елемента екосистемного різноманіття, який необхідно вивчати з метою збереження та відновлення; 2) лучно-лісові ґрунти та солонцево-солончакові лучно-лісові ґрунти центральної заплави; 3) дерново-борові ґрунти арен степових річок.

Зразки ґрунтів відбирали за загальноприйнятою у ґрунтознавстві методикою. Вміст мангану визначали атомно-абсорбційним методом, витяжка азотнокисла. Результати дослідження обробляли методами варіаційної статистики за допомогою пакету програм Statistica 7.0. Значення, наведені у статті, являють собою середнє арифметичне з 31–52 значень.

Результати та їх обговорення

Материнська порода під час вивітрювання постачає до профілю ґрунту хімічні елементи, у тому числі мікроелементи (важкі метали). Кліматичні, фізико-хімічні та біологічні фактори зумовлюють трансформацію та заміщення цих елементів. Істинні та колоїдні розчини мікроелементів, що утворюються у ґрунті, переміщуються з одного горизонту в інший, у результаті один горизонт виявляється відносно збідненим, а інший – збагаченим різноманітними речовинами й окремими хімічними елементами.

Уміст мангану у чорноземі звичайному різотравно-кострицево-ковиловому степу. Середньостатистична концентрація мангану в горизонті 0–50 см складає 495 ± 24 мг/кг абсолютно сухого ґрунту; розподіл за ґрунтовым профілем (табл. 1) свідчить про біогенну акумуляцію мангану в гумусовому горизонті порівняно з материнською породою. Найбільшу роль у розподілі мангану за ґрунтовым профілем відіграє карбонатний геохімічний та біологічний бар'єр.

Таблиця 1

Розподіл мангану (мг/кг) за профілем чорнозему звичайного різотравно-кострицево-ковилового степу (n = 50)

Горизонт ґрунту, см	A 0–10	AB 40–50	B 90–100	BC 130–140	C 180–200
$\bar{x} \pm SD$	490 ± 27	510 ± 21	320 ± 32	390 ± 28	388 ± 38

Результати гранулометричного та хімічного аналізу чорнозему звичайного (табл. 2, 3) свідчать про кореляцію вмісту мангану з гумусом, фракцією фізичної глини та катіоном Ca^{2+} у ґрунті.

Таблиця 2

Гранулометричний склад чорнозему звичайного різотравно-кострицево-ковилового степу (n = 32)

Горизонт, см	Уміст, %						Фракції, см	
	пісок		пил			мул	фізична глина <0,01	фізичний пісок >0,01
	1–0,25	0,25–0,05	0,05–0,01	0,01–0,005	0,005–0,001	<0,001		
0–10	0,16	1,1	30,8	10,8	8,4	41,4	60,6	39,4
40–50	0,11	5,8	27,0	13,2	5,6	41,2	60,0	40,0
80–90	0,16	3,8	32,1	16,7	7,0	33,3	57,1	42,9
140–150	0,07	2,1	37,1	6,9	7,7	36,6	51,1	48,9

Таблиця 3

Ємність поглинання, гумус, склад обмінних катіонів, рН, сухий залишок чорнозему звичайного різотравно-кострицево-ковилового степу (n = 40)

Горизонт, см	Сухий залишок, %	Гумус, %	рН водної витяжки	Гідролітична кислотність	Ємність поглинання	Катіони, мг-екв на 100 г ґрунту			
						Ca^{2+}	Mg^{2+}	K^{+}	Na^{+}
0–10	0,02	6,1	7,0	1,13	33,1	29,3	3,2	0,41	–
40–50	0,03	4,6	7,0	0,70	39,1	23,0	2,8	0,43	–
80–90	0,10	3,6	8,1	1,16	40,1	21,6	3,4	0,33	–
140–150	0,10	2,2	8,2	0,33	18,6	14,6	1,8	0,19	–

Уміст мангану в солонцево-солончакових лучно-лісових ґрунтах заплави р. Самара. Середньостатистичний уміст мангану в солонцево-солончакових лучно-лісових ґрунтах (шар 0–50 см) складає 610 ± 223 мг/кг абсолютно-сухого ґрунту. Розподіл за генетичними горизонтами (табл. 4) демонструє накопичення мангану в

ілювіальному горизонті (20–50 см). Для мангану в лучно-лісових солонцево-солончакових горизонтах властива одночасна наявність двох процесів, що відбуваються в ґрунті: вилугування мангану з верхнього гумусового горизонту та акумуляція в перехідному гумусо-акумулятивному ілювіальному сольовому горизонті.

Таблиця 4

Розподіл мангану (мг/кг) у солонцево-солончакових лучно-лісових ґрунтах заплави р. Самара (n = 31)

Горизонт ґрунту, см	A 0–10	AB 20–30	B 50–60	BC 75–85	C 140–150
$\bar{x} \pm SD$	400 ± 99	1000 ± 251	450 ± 116	180 ± 45	200 ± 53

Пріоритетна роль у накопиченні мангану в сольовому горизонті належить геохімічному бар'єру; гранулометричний склад і хімічний аналіз лучно-лісового солонцево-солончакового хлоридно-сульфатного ґрунту наведений у таблицях 5 та 6.

Таблиця 5

Гранулометричний склад лучно-лісового солонцево-солончакового хлоридно-сульфатного ґрунту (n = 32)

Горизонт, см	Уміст, %						Фракції, см	
	пісок		пил			мул	фізична глина <0,01	фізичний пісок >0,01
	1–0,25	0,25–0,05	0,05–0,01	0,01–0,005	0,005–0,001			
0–10	11,86	8,26	18,19	6,26	9,82	39,61	55,69	44,31
25–35	14,76	17,39	10,81	4,66	8,23	32,69	45,58	54,42
45–55	21,81	15,51	12,25	3,55	5,70	30,94	40,19	59,81
85–95	16,15	10,01	11,47	3,69	4,65	31,00	39,35	60,65

Таблиця 6

Ємність поглинання, гумус, склад обмінних катіонів, pH, сухий залишок лучно-лісового солонцево-солончакового хлоридно-сульфатного ґрунту (n = 40)

Горизонт, см	Сухий залишок, %	Гумус, %	pH водної витяжки	Гідролітична кислотність	Ємність поглинання	Катіони, мг-екв на 100 г ґрунту			
						Ca^{2+}	Mg^{2+}	K^{+}	Na^{+}
0–10	1,184	12,7	7,3	1,92	34	6,56	9,44	0,010	0,339
25–35	0,51	3,1	8,2	0,87	36	4,40	10,00	0,015	0,470
45–55	0,97	3,2	7,7	0,52	32	4,06	8,7	0,010	0,517
85–95	1,52	1,9	7,7	0,52	40	3,60	6,9	0,015	0,270

Манган у заплавному лучно-лісовому ґрунті. Концентрація мангану значно збільшується у верхньому гумусованому горизонті внаслідок біогенної акумуляції (табл. 7) у заплавному лучно-лісовому ґрунті (діброви в центральній заплаві степової річки), порівняно з материнською породою. Хімічний аналіз лучно-лісового ґрунту (табл. 8, 9) підтверджує та ілюструє вплив біогенного фактора на вміст мангану в акумулятивному гумусовому горизонті – вміст гумусу становить 9%, удвічі більше, ніж у материнській породі (4,2%), фракція фізичної глини – 69,9%, ємність поглинання 41,68 мг-

екв/100 г ґрунту тощо. Окрім того, манган у лучно-лісовому ґрунті заплави може бути привнесений внутрішнім і зовнішнім гідропотоком із плакору.

Таблиця 7

Розподіл мангану (мг/кг) у заплавному лучно-лісовому ґрунті (n = 52)

Горизонт	0–10	40–50	75–85	130–140	190–200
$\bar{x} \pm SD$	891 ± 290	750 ± 210	500 ± 98	370 ± 110	280 ± 84
V, %	32	29	20	29	30

Таблиця 8

Гранулометричний склад заплавного лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах (n = 35)

Горизонт, см	Уміст, %						Фракції, см	
	пісок		пил			мул	фізична глина <0,01	фізичний пісок >0,01
	1–0,25	0,25–0,05	0,05–0,01	0,01–0,005	0,005–0,001			
15–25	0,33	13,53	10,76	5,82	16,58	47,25	69,65	30,35
40–50	2,59	39,50	5,86	2,04	10,35	35,58	47,97	52,05
75–85	3,29	49,05	4,25	1,43	7,85	30,82	40,10	59,90
130–140	3,07	70,30	3,07	–	1,62	19,92	21,61	78,39
200–210	3,38	77,70	1,40	2,17	0,40	14,22	16,79	83,21

Таблиця 9

Ємність поглинання, гумус, склад обмінних катіонів, pH, сухий залишок у профілі заплавного лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах (n = 35)

Горизонт, см	Сухий залишок, %	Гумус, %	pH водної витяжки	Гідролітична кислотність	Ємність поглинання	Катіони, мг-екв на 100 г ґрунту			
						Ca^{2+}	Mg^{2+}	K^{+}	Na^{+}
15–25	0,099	9,04	6,4	1,22	41,68	22,6	12,0	0,43	1,27
40–50	0,125	5,76	7,5	1,75	28,48	12,4	8,8	0,34	1,27
75–85	0,118	5,13	6,8	1,05	21,89	9,8	6,2	0,33	1,13
130–140	0,939	4,55	6,4	1,06	13,76	3,8	4,8	0,27	0,73
200–210	0,112	4,21	6,4	1,13	7,86	6,8	1,0	0,20	0,26

Концентрація мангану в дерново-борових ґрунтах арени. Ґрунти дерново-борові характеризуються підвищеним умістом мангану у верхньому гумусованому горизонті – тут діє біогенний фактор накопичення даного елемента (табл. 10). Ступінь варіювання концентрації мангану за глибиною ґрунтового профілю становить 25–35%. Результати хімічного аналізу дерново-борових ґрунтів (табл. 11, 12) демонструють вплив рН і гумусу на вміст мангану в ґрунті, коефіцієнти кореляції високі, гумус та рН можна вважати біологічними та хімічними бар'єрами поширення *Mn* у ґрунті.

Таблиця 10
Розподіл мангану (мг/кг) у дерново-борових ґрунтах арени (n = 40)

Горизонт ґрунту, см	0–10	40–50	120–130	190–200
$\bar{x} \pm SD$	102 $\pm$ 35	10 $\pm$ 3	12 $\pm$ 3	8 $\pm$ 2
V, %	35	30	26	25

Таблиця 11
Гранулометричний склад дерново-борового ґрунту арени (n = 32)

Горизонт, см	Уміст, %						Фракції, см	
	пісок		пил			мул	фізична глина <0,01	фізичний пісок >0,01
	1–0,25	0,25–0,05	0,05–0,01	0,01–0,005	0,005–0,001			
0–15	12,8	75,4	2,7	0,31	0,73	7,4	8,41	91,59
55–65	18,1	72,4	3,4	–	0,92	4,7	5,61	94,36
125–135	13,3	68,8	3,0	0,65	0,92	12,4	13,96	86,04
210–220	28,6	65,3	0,3	0,20	0,08	5,4	5,64	94,36

Таблиця 12
Ємність поглинання, гумус, склад обмінних катіонів, рН, сухий залишок дерново-борового ґрунту арени (n = 32)

Горизонт, см	Сухий залишок, %	Гумус, %	рН водної витяжки	Гідролітична кислотність	Ємність поглинання	Катіони, мг-екв на 100 г ґрунту			
						Ca^{2+}	Mg^{2+}	K^{+}	Na^{+}
0–15	0,091	2,73	5,8	3,94	4,16	2,0	1,5	0,20	0
55–65	0,003	0,46	6,4	1,43	3,17	0,8	1,3	0,17	0,27
125–135	0,080	0,67	6,6	5,00	6,56	1,9	1,1	0,16	0
210–220	0,003	0,17	6,5	1,50	3,54	1,3	1,0	0	0

Отримані результати узгоджуються з даними дослідників, які вивчали закономірності розподілу мангану в ґрунтовому покриві Присамар'я Дніпровського (Yakuba, 2005; Tsvetkova and Dubina, 2008), та відповідають фоновому вмісту даного мікроелемента у ґрунтах регіону дослідження (Fatieiev and Pashchenko, 2003).

Інтерпретація даних із розподілу мангану в едафотоплах біогеоценозів Присамар'я Дніпровського в аспекті існування геохімічних бар'єрів для його міграції у ґрунтах проводилася вперше. Разом із тим, отримані результати цілком узгоджуються з висновками, зробленими дослідниками, які працювали в інших природних умовах. Зокрема, гумусовий горизонт розглядається як техногенний та органосорбційний геохімічний бар'єр у міських ґрунтах (Titenko and Kulik, 2012) та ґрунтах територій, що межують із залізрудними гірничо-збагачувальними комбінатами (Savosko, 2000).

Висновки

Середньостатистичний уміст мангану у верхніх горизонтах ґрунтів Присамар'я Дніпровського варіює в інтервалі 102–891 мг/кг. На міграцію та акумуляцію досліджуваного елемента чинять вплив геохімічні та біологічні ґрунтові бар'єри. Регулювання вмісту вже накопиченого мангану можливе шляхом створення штучних геохімічних бар'єрів. Генетичні горизонти ґрунту можна розглядати як сукупність геохімічних бар'єрів міграції та акумуляції мангану в ґрунтовому профілі. З'ясовано, що в

чорноземах звичайних найбільша кількість карбонатів та гумусу припадає на горизонти АВ та В, тому геохімічний та біологічний бар'єр міграції відіграє найбільш суттєву роль у розподілі мангану за ґрунтовым профілем чорнозему звичайного.

Бібліографічні посилання

- Adriano, E.D.C., 1992. Biogeochemistry of trace metals. Lewis Publishers, London, Tokyo.
- Bartzas, G., Komnitsas, K., 2010. Solid phase studies and geochemical modelling of low-cost permeable reactive barriers. J. Hazard. Mater. 183, 301–308.
- Bezzar, A., François, D., Ghomari, F., 2010. Geochemical study of clays used as barriers in landfills. C. R. Geosci. 342(9), 695–700.
- Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyi, V.P., Maliiovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).
- Boguslavsky, A.E., Krivenko, A.P., 2010. On the use of geochemical barriers to prevent the migration of mercury vapor. Contemp. Probl. Ecol. 3, 615–620.
- Burak, D.L., Fontes, M.P.F., Santos, N.T., Soares Monteiro, L.V., Martins, E., Becquer, T., 2010. Geochemistry and spatial distribution of heavy metals in Oxisols in a mineralized region of the Brazilian Central Plateau. Geoderma 160(2), 131–142.
- Davydova, N.D., Znamenskaya, T.I., Lopatkin, D.A., 2014. Landscape-geochemical approach to solving problems of

- environmental pollution. *Contemp. Probl. Ecol.* 7(3), 345–352.
- Fatieiev, A.I., Pashchenko, Y.V. (ed.), 2003. *Fonovyi vmist mikroelementiv u gruntakh Ukrainy* [Background content of microelements in the soils of Ukraine]. NNC «Instytut gruntoznastva ta ahrokhimii im. O.N. Sokolovskoho», Kharkiv (in Ukrainian).
- Fersman, A.E., 1934–1937. *Geohimija* [Geochemistry] I–III. Izd-vo Akademii Nauk SSSR, Leningrad (in Russian).
- Glazovskaja, M.A., 1999. *Geohimija prirodnyh i tehnogennyh landshaftov* [Geochemistry of natural and anthropogenic landscapes]. Vysshaja Shkola, Moscow (in Russian).
- Gol'dshmidt, V.M., 1938. *Principy raspredelenija himicheskikh jelementov v mineralah i gornyh porodah* [Principles of distribution of chemical elements in minerals and rocks]. *Sbornik statej po geohimii redkih jelementov*, 215–242 (in Russian).
- Huang, L., Liua, F., Tan, W., Hu, H., Wang, M.K., 2009. Geochemical characteristics of selected elements in iron-manganese cutans and matrices of Alfisols in central China. *J. Geochem. Explor.* 103(1), 30–36.
- Il'in, V.B., 1995. *Ocenka bufernosti pochv po otnosheniju k tjazhelym metallam* [Evaluation of soil buffering towards heavy metals]. *Agrohimija* 10, 109–113 (in Russian).
- Jakushevskaja, I.V., 1973. *Mikrojelementy v prirodnyh landshaftah* [Microelements in natural landscapes]. Izd-vo MGU, Moscow (in Russian).
- Jigau, G., Motelica, M., Lesanu, M., Tofan, E., Georgescu, L., Iticescu, C., Rogut, V., Nedealcov, S., 2014. Heavy metals in the anthropogenic cycle of elements. *Soil as World Heritage*, 61–68.
- Kabata-Pendias, A., Pendias, H., 1989. *Mikrojelementy v pochvah i rastenijah* [Trace elements in soils and plants]. Mir, Moscow (in Russian).
- Kosheleva, N.E., Kasimov, N.S., Vlasov, D.V., 2014. Impact of geochemical barriers on the accumulation of heavy metals in urban soils. *Doklady Earth Sciences* 458(1), 1149–1153.
- Kovda, V.A., Zonn, S.V., 1995. *Biogeohimija pochvennogo pokrova* [Biogeochemistry of the soil cover]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Lin, C., Wang, J., Liu, S., He, M., Liu, X., 2013. Geochemical baseline and distribution of cobalt, manganese, and vanadium in the Liao River Watershed sediments of China. *Geosciences Journal* 17(4), 455–464.
- Maximovich, N., Khayrulina, E., 2014. Artificial geochemical barriers for environmental improvement in a coal basin region. *Environ. Earth Sci.* 72(6), 1915–1924.
- Mundus, S., Lombi, E., Holm, P.E., Zhang, H., Husted, S., 2012. Assessing the plant availability of manganese in soils using Diffusive Gradients in Thin films (DGT). *Geoderma* 183–184, 92–99.
- Obrador, A., Alvarez, J.M., Lopez-Valdivia, L.M., Gonzalez, D., Novillo, J., Rico, M.I., 2007. Relationships of soil properties with Mn and Zn distribution in acidic soils and their uptake by a barley crop. *Geoderma* 137, 432–443.
- Pakhomov, O.Y., Brygadyrenko, V.V., 2005. *Koncepcija systemy zahodiv z ohorony navkolyshn'ogo pryrodnogo sere-dovyshha Dnipropetrovs'koj oblasti na 2005–2015 roky* [Concept of system for actions on environment protection in Dnipropetrovsk region for 2005–2015]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 13(1), 213–225.
- Peiyue, L., Qian, H., Howard, K.W.F., Wu, J., Lyu, X., 2014. Anthropogenic pollution and variability of manganese in alluvial sediments of the Yellow River, Ningxia, northwest China. *Environ. Monit. Assess.* 186(3), 1385–1398.
- Perel'man, A.I., 2000. *Geohimija landshafta* [Landscape geochemistry]. Astereja, Moscow (in Russian).
- Rabinovich, I.Z., 1969. *Geohimicheskaja charakteristika pochv Moldavii* [Geochemical characteristics of soils of Moldova]. *Shestye Dimovskie Chtenija*, 3–8 (in Russian).
- Rajapaksha, A.U., Vithanage, M., Oze, C., Bandara, W.M.A.T., Weerasooriya, R., 2012. Nickel and manganese release in serpentine soil from the Ussangoda Ultramafic Complex, Sri Lanka. *Geoderma* 189–190, 1–9.
- Savosko, V.M., 2000. *Jekologicheskaja rol' geohimicheskikh bar'ero v raspredelenii ajerotehnogennyh tjazhelyh metallov v pochvah Krivbassa* [Ecological role of the geochemical barriers in distribution of aerotechnogenic heavy metals in soil of Krivbass]. *Voprosy Bioindikacii i Jekologii* 5, 145–153 (in Russian).
- Titenko, A.V., Kulik, M.I., 2012. *Humusovyi horyzont miskykh gruntiv iak heokhimichniy bar'ier v urbolandshafti* [Humus horizon of city soils as a geochemical barrier in urban landscape]. *Liudyna ta Dovkillia. Problemy Neoekologii* 1–2, 130–136 (in Ukrainian).
- Tokmachev, M.G., Tikhonov, N.A., Nikashina, V.A., Bannykh, L.N., 2010. Sorption process of toxic pollutions by natural zeolite as a geochemical barrier. *Mathematical Models and Computer Simulations* 2(6), 733–737.
- Troickij, E.P., 1969. *Osnovnye problemy uchenija o mikrojelementah v sisteme pochva – rastenie* [The main problems of doctrine of trace elements in the soil – plant system]. *Vestnik MGU* 5, 48–56 (in Russian).
- Tsvetkova, N.N., Dubina A.A., 2008. *Uroven' soderzhaniya manganca v pochvah urbosistem industrial'nyh gorodov Stepnogo Pridneprov'ja* [Manganese level in soils of urban systems of industrial cities of steppe Dnieper river region]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 16(1), 204–209 (in Russian).
- Vinogradov, A.P., 1967. *Vvedenie v geohimiju okeana* [Introduction to geochemistry of the ocean]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Yakuba, M.S., 2005. *Rozpodil marhantsiu ta svytsiu v biloakatsiievykh nasadzhenniakh Prysmar'ia Dniprovskoho* [Distribution of manganese and lead in white acacia plantations of Dnieper Prysmar'ya]. *Pytannia Stepovoho Lisoznavstva ta Lisovoi Rekulyvatsii Zemel* 9, 76–86 (in Ukrainian).
- Yurkevich, N.V., Saeva, O.P., Pal'chik, N.A., 2012. Arsenic mobility in two mine tailings drainage systems and its removal from solution by natural geochemical barriers. *Appl. Geochem.* 27(11), 2260–2270.
- Zyrin, N.G., 1968. *Raspredelenie i var'irovanie soderzhaniya mikrojelementov v pochvah russkoj ravniny* [Distribution and variation of trace elements in soils of the Russian plain]. *Pochvovedenie* 7, 77–87 (in Russian).

Надійшла до редколегії 21.01.2015



УДК 581.145+502.211:581.75

Вплив техногенного навантаження на фізіологічні та цитогенетичні показники генеративних органів представників роду *Tilia*

Т.І. Юсипіва, Т.С. Коростильова

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна

Вивчено вплив комплексного забруднення навколишнього середовища оксидами сульфуру (IV) і нітрогену (IV) та важкими металами (залізо, манган, цинк, ртуть, хром) на фізіологічні й цитогенетичні показники генеративних органів представників роду *Tilia* L. в умовах степового Придніпров'я. Промислові викиди та вихлопи автотранспорту викликають зменшення кількості суцвіть на модельній гілці та квіток у суцвітті у рослин *T. amurensis* L. та *T. cordata* Mill. У досліджених видів лип, які зростали у забрудненій зоні, виявлено зниження довжини пелюстки та кількості пелюсток у квітці, а довжини тичинки – лише у *T. cordata*. В умовах техногенезу зменшується фертильність пилових зерен в обох деревних порід, але більшою мірою – у *T. cordata*. Запропоновано інформативні тест-параметри для фітоіндикації забруднення навколишнього середовища та стану рослин роду *Tilia* в умовах хронічної дії на них SO_2 , NO_2 та важких металів.

Ключові слова: аерогенне забруднення; біометричні параметри квітки; інтенсивність цвітіння; фертильність пилку

Technogenic impact on physiological and cytogenic indices of reproductive organs of *Tilia* genus representatives

T.I. Iusypiva, T.S. Korostylova

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

This paper addresses the problem of technogenic pollution which is a dramatic stress-factor for plants effectively acting as a green filter for cleaning air, water, and soil. It results in their growth rate changes, seasonal development speed deviations and plant appearance variations. Green belt to consume industrial emissions and to create the esthetic look seems to be an urgent matter to deal with technogenic pollution. Lime tree decorative characteristics depend significantly on the state of their reproductive organs (flower, inflorescence and fruit). On the other hand, biometric indices of woody plant reproductive organs are sensitive parameters characterizing the plant response to pollutants. The study discusses complex environmental pollution impact caused by sulfur (IV) and nitrogen (IV) oxides as well as heavy metals on physiological and cytogenetic characteristics of reproductive organs of *Tilia* L. genus representatives in conditions of steppe Prydniprovyie. The research objectives were *T. amurensis* L. and *T. cordata* Mill. Samples were collected in May and June 2014 on two sample areas. The research area borders with both heavy traffic road and Interpipe NTRP CJSC, Dnipropetrovsk, Ukraine, that features such pollutants as SO_2 , NO_2 , iron, manganese, zinc, mercury, chrome. The control area is located in the Botanical garden of Oles Honchar Dnipropetrovsk National University. The research proved that biometric and cytogenetic parameters of generic organ of *Tilia* genus representatives were dramatically sensitive to the impact of pollutants. Moreover, *T. cordata* was the most sensitive among species under study to multicomponent environmental pollution when assessed by criteria of suppression of woody plant reproductive capacity formation. The other benefit of this study consisted in monitoring of the blossom rate of both species that appeared to scale down substantially in the technogenic environment. Man-induced stress factors caused lower rates of a range of lime generic parameters, for example, petal length and number of a model flowers. Besides, *T. cordata* model flower had also the shorter stamen. The results obtained proved that technogenic environment undermined fertile ability of pollen grains of both research objects, though the most affected species was *T. cordata*. The paper offers practical applications to complete environment phyto-indication and monitoring of condition of *Tilia* genus plants with the help of the suggested test parameters (blossom rate and pollen-grain fertility (test object *T. cordata*) under conditions of constant influence of SO_2 , NO_2 and heavy metals.

Key words: aerogenic pollution; flower biometric indices; blossom rate; pollen-grain fertility

Дніпропетровськ – один із найбільших промислових центрів України з підвищеним техногенним навантаженням, зумовленим наявністю на його території підприємств металургійної, будівельної, хімічної та інших галузей промисловості (Pakhomov and Brygadyrenko, 2005; Striletz, 2014). Тому актуальним завданням біологічного очищення міст із високим рівнем аерогенного забруднення є створення в них зелених зон із використанням деревних порід, здатних поглинати промислові емісії та зберігати при цьому високоестетичний вигляд. Водночас антропогенне забруднення – потужний стрес-фактор для деревних рослин (Smith, 1985; Bessonova and Iusypiva, 2001; Gluhov and Mashtaler, 2007), оскільки вони ефективно виконують роль зеленого фільтра в очищенні атмосферного повітря, води та ґрунту (Shparyk and Parpan, 2004; Kulagin and Shagieva, 2005; Bobyliv et al., 2014). Як наслідок змінюється швидкість росту, темпи сезонного розвитку, зовнішній вигляд рослин (Grishko and Mashtaler, 2009; Iusypiva, 2011).

Негативний вплив техногенного навантаження на формування та розвиток репродуктивних органів відомий для багатьох деревних порід. Хронічна дія на рослини емісій металургійного виробництва викликає зменшення інтенсивності цвітіння (Gritzay, 2012), насінневої продуктивності, розмірів плодів, насіння та насінневих гнізд, маси 1 000 насінин низки деревних порід (Nosko et al., 1988; Bessonova and Iusypiva, 2001; Gritzay and Denisenko, 2011). Викиди автотранспорту спричиняють зниження розмірів і деформацію шишок голонасінних рослин (Seta-Koselska et al., 2014) та зниження насінневої продуктивності видів родів *Betula* L., *Tilia* L. (Glibovyt'ska, 2013; Erofeeva, 2014).

Для озеленення м. Дніпропетровськ застосовують багато представників роду *Tilia* L., але останніми роками виявлено помітні візуальні пошкодження лип від хронічної дії промислових викидів і вихлопів автотранспорту (Ponomaryova and Bessonova, 2009), що скорочує термін вегетації, під час якого ці деревні породи трають окрасою міста. Високі декоративні якості лип значною мірою залежать від стану їх генеративних органів: квіток, суцвіть і плодів, однак вплив полікомпонентного забруднення середовища на їх стан в умовах м. Дніпропетровськ практично не вивчений.

Аналіз літературних даних свідчить про те, що морфологічні показники флоральної сфери деревних і чагарникових порід є чутливими параметрами відповіді рослин на дію забруднювальних речовин. Значна частка шкідливих сполук – це мутагени, індикаторами яких може бути стан пилку деревних рослин (Bessonova et al., 1996; Mylenka and Parpan, 2010; Bessonova et al., 2013). Вивчення чутливості біометричних характеристик квіток, суцвіть, а також показників інтенсивності цвітіння та стану пилку представників роду *Tilia* з метою фітоіндикації полікомпонентного забруднення довкілля у Придніпровському регіоні майже відсутні.

Зважаючи на вищевикладене, мета даного дослідження – оцінити спільний вплив промислового забруднення та викидів автотранспорту на фізіологічні та

цитогенетичні показники генеративних органів видів роду *Tilia* L. в умовах степового Придніпров'я.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкти дослідження – липа амурська (*Tilia amurensis* L.) та липа серцеподібна, або дрібнолиста (*Tilia cordata* Mill.). Збирання матеріалу проводили у травні – червні 2014 р. на двох пробних ділянках: дослідній, розміщеній на території, прилеглій до траси з інтенсивним автомобільним рухом, і БАТ «Інтерпайп Нижньодніпровський трубопрокатний завод» м. Дніпропетровськ, джерела токсичних газів (SO_2 , NO_2) і важких металів (залізо, мangan, цинк, ртуть, хром) (Striletz, 2014), та контрольній зоні – території Ботанічного саду Дніпропетровського національного університету ім. Олеся Гончара, де, за даними міської СЕС, концентрації забруднювачів не перевищують ГДК. Лісорослинні умови, характеристики деревостану, структура та склад насаджень у моніторинговій точці та в контрольній зоні були подібними.

Проби суцвіть відбирали з модельних дерев одного вікового стану з гілок середнього ярусу південно-східного боку крони п'ятого порядку галуження. Дослідження інтенсивності цвітіння, біометричних показників квіток і суцвіть проводили за загальноприйнятими методиками. Квіткові суцвіття фіксували у 96% розчині етанолу. Фертильність пилку досліджували йодним методом (Pausheva, 1988), який базується на визначенні крохмалю за допомогою йодної реакції. Для цього пиляки виймали з бутонів, готували тимчасові давлені препарати та переглядали по 320–340 зерен кожного виду з кожної моніторингової точки. Фертильні пилкові зерна забарвлені в чорно-фіолетовий колір, оскільки заповнені крохмальними зернами. Стерильні пилкові зерна безбарвні або слабо забарвлені, бо не мають крохмалю або містять лише його сліди. Для об'єктивної оцінки стану пилку визначали коефіцієнт фертильності – відношення фертильних пилкових зерен до загальної кількості пилкових зерен у відсотках. Статистичну обробку отриманих даних проводили з використанням пакета прикладних програм Statgrafics. Отримані дані з використанням критерію Стюдента для встановлення достовірності відмінностей порівнювали з табличними. Різницю вважали достовірною за $P < 0,05$.

Результати та їх обговорення

У досліджених представників роду *Tilia* за дії техногенного навантаження (рис. 1) довжина однорічних пагонів, на яких розташовані генеративні органи рослин, практично не змінюється відносно контролю (відмінності між контрольним і дослідним варіантами не достовірні за $P < 0,05$). В умовах хронічної дії на рослини токсичних газів і важких металів зменшується кількість суцвіть на модельній гілці в обох досліджених видів порівняно з цими величинами у рослин умовно чистої зони, причому більшою мірою у *T. cordata* (на 51,2% порівняно з контролем). Забруднення довкілля викидами промислових підприємств та автотранспорту

негативно впливає на кількість квіток у суцвітті досліджених дерев. Цей параметр чутливий до дії фітотоксикантів, особливо у *T. cordata*, у якій в умовах техногенезу він складає лише 38,0% значення даного показника у рослин Ботанічного саду ДНУ (рис. 1). В іншого виду кількість квіток у суцвітті теж сильно знижується, але дещо менше, ніж у *T. cordata*, і становить 84,0% від контрольного значення (рис. 1). У результаті зменшення кількості суцвіть на модельній гілці та кількості квіток у суцвітті інтенсивність цвітіння, яку розраховували як сумарну кількість квіток на модельній гілці, у рослин забрудненої зони значно

знижується. Інтенсивність цвітіння у *T. cordata*, що зростає на території, прилеглій до автотраси та ВАТ «Інтерпайп Нижньодніпровський трубопрокатний завод», падає більше ніж у 5 разів порівняно зі значенням цього показника рослин умовно чистої зони. У *T. amurensis* ця характеристика теж зменшується порівняно з контролем, однак меншою мірою, ніж у *T. cordata*. Наслідком суттєвого зниження інтенсивності цвітіння звичайно є зв'язування меншої кількості плодів, що не може не позначитися на декоративних і естетичних якостях лип міських насаджень.

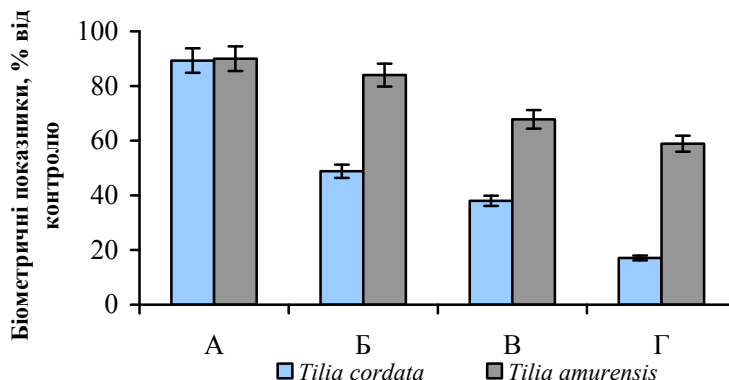


Рис. 1. Вплив техногенезу на біометричні показники представників роду *Tilia* L. (% від контролю):

А – довжина одnorічного пагона, Б – кількість суцвіть на модельній гілці, В – кількість квіток у суцвітті, Г – сумарна кількість квіток на модельній гілці

В умовах хронічної дії на рослини роду *Tilia* антропогенних поллютантів SO_2 , NO_2 , заліза, мангану, цинку, ртуті, хрому пригнічуються процеси формування та росту елементів квіток (табл. 1). Незважаючи на те, що кількість пелюсток у квітці – генетично детермінована величина, техногенне навантаження викликає її зміни в обох досліджених видів. У *T. cordata* із забрудненої зони характеристика зменшується на 26,4% порівняно з відповідною величиною рослин умовно чистої зони, а у *T. amurensis* – на 12,9%. За дії техногенного пресу

біометричні показники пелюсток змінюються порізно. Довжина пелюстки у модельній квітці суттєво знижується в обох деревних порід, причому приблизно однаковою мірою. Значення характеристики у *T. cordata* та *T. amurensis* складає 87,1% та 88,9% від відповідних фонових значень. При цьому ширина пелюстки за дії на рослини забруднювачів у першого виду суттєво зростає, а у другого – практично не змінюється порівняно з контролем (відмінності між контрольним і дослідним варіантами не достовірні за $P < 0,05$).

Таблиця 1

Вплив техногенезу на біометричні показники квіток представників роду *Tilia* L.

Вид	Показник	Контроль, $n = 90$	Моніторингова точка, $n = 100$	% від контролю
<i>T. cordata</i>	кількість пелюсток, шт.	$6,25 \pm 0,44$	$4,20 \pm 0,52$	67,2
	довжина пелюстки, мм	$3,10 \pm 0,13$	$2,70 \pm 0,16$	87,1
	ширина пелюстки, мм	$1,68 \pm 0,10$	$1,28 \pm 0,08$	131,3
	довжина тичинки, мм	$2,76 \pm 0,09$	$2,51 \pm 0,05$	90,9
<i>T. amurensis</i>	кількість пелюсток, шт.	$6,60 \pm 0,13$	$5,75 \pm 0,20$	87,1
	довжина пелюстки, мм	$6,30 \pm 0,11$	$5,60 \pm 0,18$	88,9
	ширина пелюстки, мм	$3,15 \pm 0,13$	$3,01 \pm 0,14^*$	95,6
	довжина тичинки, мм	$6,40 \pm 0,22$	$6,20 \pm 0,09^*$	96,9

Примітка: * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$.

Довжина тичинки у модельній квітці дерев *T. cordata*, які зростають в умовах промислової зони, знижується порівняно зі значенням цього показника у рослин контрольної ділянки (табл. 1), що може негативно позначитися на успішності запилення та запліднення. Довжина тичинки у модельній квітці *T. amurensis* за дії техногенезу практично не змінюється (відмінності між контрольним і дослідним варіантами не достовірні за $P <$

$0,05$). Вивчення впливу інгредієнтів промислових і автомобільних викидів на життєздатність пилку необхідне для розуміння генеративного розвитку та насінневої продуктивності деревних рослин. В умовах хронічної дії на рослини аерогенних поллютантів кількість фертильних пилкових зерен у полі зору суттєво знижується в обох досліджених видів рослин, але більш істотно – у *T. amurensis* (рис. 2). Даний показник у цього

виду падає на 34,0% порівняно з контролем, тоді як у *T. cordata* – на 26,6% відповідно. Кількість стерильних пилкових зерен за умов техногенного стресу значно зростає в обох деревних порід.

Для об'єктивної оцінки стану пилку визначали показник його фертильності. Як видно з табл. 2, у *T. amurensis* фертильність пилку в умовах техногенезу зменшується на 19,2% порівняно з контролем, а у *T. cordata* – на 25,0%. Результати тесту на фертильність пилку представників роду *Tilia* свідчать про достовірне збільшення кількості безкромальних пилкових зерен у дерев, які зростають на техногенній території, відносно фонових значень. Отже, генеративні органи досліджених представників роду *Tilia* реагують на антропогенне навантаження шляхом зменшення продукції фертильних пилкових зерен і збільшення стерильного пилку.

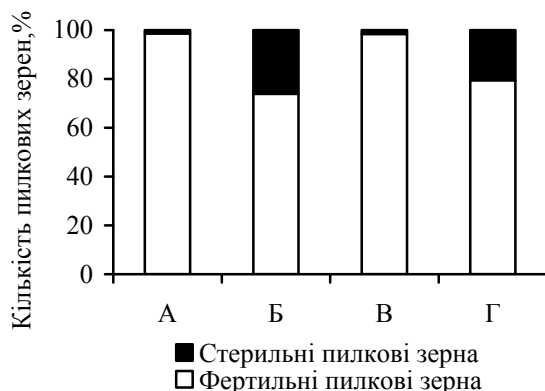


Рис. 2. Вплив техногенних чинників на співвідношення (%) фертильних і стерильних пилкових зерен у представників роду *Tilia*:

А – пилок *T. cordata* з умовно чистої зони,
Б – пилок *T. cordata* з моніторингової точки,
В – пилок *T. amurensis* з умовно чистої зони,
Г – пилок *T. amurensis* із моніторингової точки

Таблиця 2

Вплив техногенезу на фертильність пилку (%) представників роду *Tilia*

Вид	Контроль, n = 320	Моніторингова точка, n = 340	% від контролю
<i>T. cordata</i>	98,6 ± 5,5	73,9 ± 3,8	75,0
<i>T. amurensis</i>	98,4 ± 2,1	79,5 ± 4,8	80,8

Результати досліджень свідчать про пригнічення росту та розвитку квіток досліджених видів лип за впливу забруднення довкілля викидами промислових підприємств і автотранспорту. Негативна дія техногенного стресу на формування та розвиток репродуктивних органів відома і для інших деревних порід.

Промислові емісії SO_2 та NO_2 викликають зменшення розмірів генеративних бруньок та їх кількості на модельній гілці у представників роду *Acer* L. (Gritzay and Iusypiva, 2000) та зниження інтенсивності цвітіння у *Aesculus hippocastanum* L., *A. pseudoplatanus* L., *A. platanoides* L. (Gritzay, 2012), фторовмісні викиди – зменшення життєздатності пилку у *Catalpa bignonioides* Walt. та *Sorbus aucuparia* L. (Grishko, 2006).

Висновки

Вивчення хронічного впливу на штучні зелені насадження промислових викидів із пріоритетним умістом у їх складі токсичних газів і важких металів показало високу чутливість біометричних і цитогенетичних ознак представників роду *Tilia* до дії антропогенних поллютантів SO_2 , NO_2 , заліза, мангану, цинку, ртуті, хрому. За ступенем пригнічення формування репродуктивної сфери чутливішим до антропогенного забруднення є *T. cordata*.

В умовах техногенного середовища в обох досліджених видів знижуються інтенсивність цвітіння, а також такі біометричні показники генеративних органів як довжина пелюстки та кількість пелюсток у модельній квітці, у *T. cordata* довжина тичинки у модельній квітці. Токсичні гази та важкі метали суттєво знижують фертильність пилкових зерен в обох об'єктах дослідження, причому більшою мірою – у *T. cordata*, що може свідчити про низький рівень стійкості репродуктивних структур вивчених рослин до ураження забруднювачами довкілля.

У результаті вивчення впливу техногенезу на фізіологічні та цитогенетичні характеристики генеративних органів представників роду *Tilia* виявлено показники, які ми пропонуємо використовувати у моніторингових дослідженнях забруднення середовища SO_2 , NO_2 і важкими металами (залізо, манган, цинк, ртуть, хром). Інформативними тест-параметрами є інтенсивність цвітіння та фертильність пилку (тест-об'єкт *T. cordata*).

Бібліографічні посилання

- Bessonova, V.P., Bessonov, E.P., Zverkovsky, V.M., 2013. Otsinka stanu pylku derevnykh roslin v urbatehnogennii ekosystemi [Assessment of arboreal pollen state in urbatechnogenic ecosystem]. Pitannya Bioindikatsii ta Ekologiyi 18(1), 1–17 (in Ukrainian).
- Bessonova, V.P., Gritzay, Z.V., Iusypiva, T.I., 1996. Ispolzovanie tsitogeneticheskikh kriteriev mutagennosti industrialnykh pollutantov [Use of cytogenetic criteria for assessment of industrial pollutants mutagenity]. Cytology and Genetics 30(5), 70–76 (in Russian).
- Bessonova, V.P., Iusypiva, T.I., 2001. Semennoie vozobnovlenie drevesnykh rasteniy i promyshlennyye pollutanty (SO_2 i NO_2) [Seed regeneration of woody plants and industrial pollutants (SO_2 and NO_2)]. Zaporizhya University Press, Zaporizhya (in Russian).
- Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriaviy, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologiya [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).
- Glibovytska, N., 2013. Vpliv urbanizovanogo seredovishha na intensivnist plodonoshennja ta masu vegetativnih i generativnih organiv lipy sercelistoji [The impact of urbanized environment on fruiting intensity and vegetative and generative organs mass of the small-leaved linden (*Tilia cordata* L.)]. Visn. Lviv. Univ. Ser. Biol. 62, 146–151 (in Ukrainian).
- Gluhov, O.Z., Mashtaler, O.V., 2007. Brioidikacija tehnogenogo zabrudnennja navkolishn'ogo seredovishha pvidnennogo shodu Ukrainy [Brioidication of technogenic environmental pollution of South East of Ukraine]. Nord-Pres, Doneck (in Ukrainian).
- Grishko, V.M., 2006. Zhittiezdatnist' pilku derevnykh roslin za dii ftorvmisnykh promislovih vykydiv [The viability of the tree

- pollen under conditions of fluoride industrial emissions]. Mater. Mizhnar. Nauk. Konf. "Introdukciya ta zahist roslin u botanichnih sadah ta dendroparkah". Jugo-Vostok, Doneck, 201–203 (in Ukrainian).
- Grishko, V.M., Mashtaler N.V., 2009. Vpliv zabrudnennya na formuvannya generativnoi sferi deyakih vydiv *Penstemon Schmidel* v umovah promyslovoho maidanchyka girnicho-zbagachuvalnogo pidpriemstva [Pollution affect on formation of generative ability of some of *Penstemon Schmidel* species under conditions of mining enterprise industrial site]. Plant Introduction 1, 73–79 (in Ukrainian).
- Gritzay, Z.V., 2012. Harakteristiki cvitinnja derevni roslin v umovah metalurgijnogo pidpriemstva [Blossoming characteristics of woody plants in metallurgical works conditions]. News of Biosphere Reserve "Askania Nova" 14, 547–550 (in Ukrainian).
- Gritzay, Z.V., Denisenko, A.G., 2011. Nasinneva produktivnist derevni roslin v umovah zabrudnennja dovkillja vikidami metalurgijnogo pidpriemstva [Seed production of woody plants in conditions of environment pollution by metallurgical industry emissions]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 19(2), 40–44 (in Ukrainian).
- Gritzay, Z.V., Iusypiva, T.I., 2000. Formuvannja generativnih brunok derevni roslin v umovah promislovogo zabrudnennja [The formation of plants generative buds in industrial pollution conditions]. Mater. 12 Mizhnar. konf. "Vivchennja ontogenezu roslin prirodni i kulturni flor u botanichnih zakladah i dendroparkah Jevrazii". Poltava, 87–89 (in Ukrainian).
- Erofeeva, E.A., 2014. Dependence of drooping birch (*Betula pendula*) and lime tree (*Tilia cordata*) relative seed production as a new seed production index on the intensity of motor traffic pollution. Adv. Environ. Biol. 8(13), 282–286.
- Jusypiva, T., 2011. Woody undergrowth: Stem anatomy and industrial SO₂ and NO₂ pollution. NATO Advanced Research Workshop (ARW): "Environmental and food safety in south-east Europe and Ukraine". Dnipropetrovsk, Ukraine, 57–58.
- Kulagin, A.A., Shagieva, J.A., 2005. Drevesnye rastenija i biologicheskaja konservacija promyshlennyh zagrijaznitelej [Woody plants and biological preservation of industrial pollutants]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Mylenka, M., Parpan, V., 2010. The wood plants pollen anomaly under the conditions of the urbotechnogenic ecosystem. XII Dni Alergii Pylkowej w Krakowie. Konferencij Naukovo-Szkoleniowa. Krakow. 21–24.
- Nosko, P., Brassard, P., Kramer, J.R., Kershaw, K.A., 1988. The effect of aluminum on seed germination and early seedlings establishment, growth, and respiration on white spruce (*Picea glauca*). Can. J. Bot. 66(11), 2305–2310.
- Pausheva, Z.P., 1988. Praktikum po cytologii [Tutorial on Plant Cytology]. Agropromizdat, Moscow (in Russian).
- Pakhomov, O.Y., Brygadyrenko, V.V., 2005. koncepcija systemy zahodiv z ohorony navkolyshn'ogo pryrodnogo sere-dovyshha Dnipropetrovs'koi oblasti na 2005–2015 roky [Concept of system for actions on environment protection in Dnipropetrovsk region for 2005–2015]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 13(1), 213–225.
- Ponomaryova, O.A., Bessonova, V.P., 2009. Vpliv rostu lip u lunkax v asfalti pridorognoi zoni na pokazniki asimiljaci-jnogo aparatu [The influence of growth *T. cordata* and *T. platyphyllos* in hole into the asphalt of roadside zone of size the morphometrix indicators of assimilation system]. Pitannya Bioindicatsii ta Ecologyi 14(2), 55–62 (in Ukrainian).
- Seta-Koselska, A., Szczuka, E., Skórzyńska-Polit, E., Domaciuk, M., Goewanowska, I., 2014. Roadside Larch trees (*Larix* Mill.) and its female generative organs as a biomonitor of air pollution. Pol. J. Environ. Stud. 23(3), 867–874.
- Smith, Y.H., 1985. Les i atmosfera [Forest and atmosphere]. Progress, Moscow (in Russian).
- Shparyk, Y.S., Parpan, V.I., 2004. Heavy metal pollution and forest health in the Ukrainian Carpathians. Env. Poll. 130, 55–63.
- Striletz, R.O., 2014. Ekologichnij pasport Dnipropetrovs'koi oblasti [Ecological passport of Dnipropetrovsk region] (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 20.01.2015



УДК 581.2.02

Одноточасний вплив важких металів (Pb^{2+} і Cd^{2+}) та засолення на стан асиміляційного апарату і вміст пігментів фотосинтезу пажитниці багаторічної

В.П. Бессонова, О.Є. Іванченко, О.А. Пономарьова

Дніпропетровський державний аграрно-економічний університет, Дніпропетровськ, Україна

Вивчено вплив спільної дії важких металів Pb^{2+} та Cd^{2+} , а також хлоридного засолення на стан асиміляційної поверхні, продигового апарату та вміст фотосинтетичних пігментів у листках пажитниці багаторічної. Встановлено гальмування росту асиміляційної поверхні рослинних об'єктів у всіх варіантах дослідження, особливо за умов одночасної дії фітотоксикантів. Разом зі зменшенням площі листків знижуються також розміри листового індексу у рослин усіх дослідних варіантів порівняно з контролем. За ступенем посилення гальмівної дії забруднювачів варіанти дослідження можна ранжувати таким чином: $Pb^{2+} + Cd^{2+} < NaCl < Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$. Засолення субстрату суттєво знижує кількість продихів на нижньому боці епідермісу. За дії важких металів і комбінованої дії $Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$ число продихів, навпаки, збільшується щодо норми. Забруднення ґрунту або важкими металами або хлоридом натрію практично не змінює довжини замикальних клітин продихів пажитниці багаторічної порівняно з контролем, проте за їх одночасної дії цей показник знижується. Ширина замикальних клітин зменшується лише у варіанті з додаванням $NaCl$ у субстрат вирощування. Ширина та довжина продихової щілини рослинних об'єктів у дослідних варіантах розрізняються несуттєво, проте вони значно менші, ніж у контролі. Спостерігається зменшення кількості хлорофілу в листках пажитниці багаторічної, особливо за їх спільної дії. Чутливішим до фітотоксичної дії забруднювачів виявився хлорофіл *a*, порівняно з хлорофілом *b*. Вміст каротиніодів, навпаки, достовірно зростає, а за тривалої дії фітотоксикантів – знижується.

Ключові слова: пажитниця багаторічна; важкі метали; засолення; асиміляційний апарат; продиховий апарат; пігменти

Combined impact of heavy metals (Pb^{2+} and Cd^{2+}) and salinity on the condition of *Lolium perenne* long-term assimilation apparatus

V.P. Bessonova, O.E. Ivanchenko, E.A. Ponomaryova

Dnipropetrovsk State Agrarian-Economic University, Dnipropetrovsk, Ukraine

Contamination of soil and atmosphere by heavy metals negatively affects physiological and biochemical processes in plants. The objective of this study is to analyze the combined impact of heavy metals Pb^{2+} and Cd^{2+} on the background of salinity on the surface of assimilation and the state of stomata device and the content of plastid pigments in leaves of *Lolium perenne* L. Decrease in the area of plant leaves on the background of the impact of pollutants has been determined. By the degree of increase of negative impact on this index, variants of the experience can be arranged as follows: $Pb^{2+} + Cd^{2+} < NaCl < Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$. The investigated factors have the strongest impact on the area of assimilation surface. The reason for its significant decrease in plants of studied variants compared to the control is that both suppression of growth and reduction of leaves area occurs, along with the inhibition of their formation. The damaging effect of sodium chloride is also traced in drying of leaf tips, the latter become lighter in color and some of them get yellow. Under the action of heavy metals and salinity decrease in the leaf index for *L. perenne* is observed, especially in case of combined actions of toxins, and this rate varies more significantly than the other ones. Salinization of growing substrate significantly reduces the number of stomata on the underside of the leaf epidermis. On the contrary, under the influence of heavy metals their number increases, and under the action of $Pb^{2+} + Cd^{2+}$ on the background of chloride salinity it becomes even higher compared with the variant where heavy metals only affect the plants. The length of guard cells of the stomata in the variants with metals in $NaCl$ remains practically unchanged compared with the control, but at joint action it is reduced. The width of stomatal pore in the variants differs insignificantly. The same is applied to the length, except for variants where the

plants were exposed simultaneously to action of all pollutants under study. The number of epidermal cells per unit of the leaf area in the variant with heavy metals ($Pb^{2+} + Cd^{2+}$) increases, while at salinization of soil it is reduced. In case of binary effect of these factors onto plants the cell quantity per the unit of leaf area increases with regard to the control more significantly than in the variant with heavy metals. It is observed that the amount of chlorophyll in leaves of *L. perenne* is decreasing especially upon combined action. More sensitive indicator of phytotoxic action is chlorophyll *a*. On the contrary, the content of carotenoids is significantly increasing.

Keywords: *Lolium perenne* L.; heavy metals; salinization; combined impact; assimilation apparatus; stomata apparatus; pigments

Вступ

Автотранспорт – один із найважливіших елементів матеріально-технічної бази суспільного виробництва та необхідна умова функціонування сучасної промисловості. Поряд із перевагами, які забезпечує суспільству розвинена автотранспортна мережа, прогрес супроводжується також несприятливими наслідками: негативним впливом транспорту на навколишнє середовище, і, перш за все, тропосферу, ґрунтовий і рослинний покрив (Denisov and Rogalev, 2005; Novikova, 2005; Pospheh, 2006).

Важкі метали – інгредієнти автомобільних викидів – забруднюють природну зону. Найтоксичніші з них – свинець і кадмій. Свинець, що входить до складу тетраетилпльому, який додається до бензину як антидетонатор, викидається в навколишнє середовище у вигляді аерозолів неорганічних солей і оксидів, частки яких мають розміри до 1 мкм (Arvikk, 1974; Zimdahl, 1976). Під час стирання шин поблизу автостради розсіюється кадмій. Він попадає в ґуму під час додавання до неї цинку (для прискорення вулканізації), оскільки має геохімічну спорідненість із цим елементом. Крім того цей метал містять викиди автотранспорту.

Забруднення ґрунту та повітря важкими металами негативно впливає на фізіолого-біохімічні процеси, що відбуваються в рослинах (Aleksseev, 1989; Bessonova, 1999, 2006). Погіршується стан рослин може також засолення ґрунту через використання сумішей солей (переважно *NaCl*) для боротьби з ожеледдю (Hodakov, 1979). Отже, поблизу автомобільних доріг рослини зазнають впливу як важких металів, так і засолення. Проте їх спільна дія на фізіологічні процеси не вивчена.

Мета даного дослідження – проаналізувати вплив спільної дії важких металів Pb^{2+} та Cd^{2+} , а також на фоні хлоридного засолення на стан асиміляційної поверхні пажитниці багаторічної.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкт дослідження – рослини пажитниці багаторічної (*Lolium perenne* L.). Використовували методику ґрунтових культур. Дослід виконано у чотирьох варіантах: 1) контроль (незабруднений ґрунт); 2) у ґрунт вносили Cd^{2+} і Pb^{2+} у розрахунку 0,003% та 0,1% діючої речовини, відповідно; 3) у ґрунт вносили *NaCl* у кількості 0,2%; 4) у ґрунт вносили $Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$ у тих самих кількостях, що й у варіантах 2 і 3. Як джерело Pb^{2+} використовували $Pb(CH_3COO)_2 \cdot 7H_2O$, Cd^{2+} – $CdSO_4$. Досліди проводили з рослинами, які зростали у вищевказаних умовах 30, 37 і 45 діб. Інтенсивність освітлення становила 10 000 лк.

Ступінь відкритості проростів, їх кількість і розміри замикальних клітин визначали на нижньому боці листка методом відбитків Г.Х. Молотковського на 45-ту добу

дослідження. Виміри здійснювали за допомогою окуляр-мікрометра під мікроскопом «Sunny» фірми «Ningbo Sunny Instruments Co., Ltd.». Площу продигової щілини розраховували за формулою $S = \pi ab$, де a і b – мала та велика півосі еліпсоїда, тобто половина ширини та довжини продигової щілини (Gunar, 1972). Площу листків визначали розрахунковим методом (Eshhenko et al., 2005), листковий індекс – за Bild (1989). Вміст пігментів визначали у витяжці 80% ацетону на СФ-26. Розрахунки здійснювали за формулами Ветштейна (Bessonova, 2006).

Результати та їх обговорення

В усіх дослідних варіантах перші та, особливо, другі листки коротші, ніж у контролі, більшою мірою у четвертому варіанті ($Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$). Довжина листка на 30-ту добу у другому варіанті ($Pb^{2+} + Cd^{2+}$) становить 85,4%, у третьому (*NaCl*) – 78,4% та четвертому ($Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$) – 58,9% відносно контролю, а на 45-ту добу – 67,2, 55,4 і 47,3% відповідно. Досліджувані забруднювачі докілья суттєво впливають на площу асиміляційної поверхні експериментальних рослин (рис. 1 б). На 30-ту добу одночасний вплив важких металів викликає її зменшення на 22,4% відносно контролю. Хлоридне засолення зменшує цей показник істотноше – на 50,3% (рис. 1 а). Найсуттєвіше зменшується асиміляційна поверхня за спільної дії важких металів і *NaCl* (на 73,2%).

У міру росту різниця за даним показником у рослин, що зростають у ґрунті з додаванням $Pb^{2+} + Cd^{2+}$, і контрольних рослин значно збільшується. На 45-ту добу пригнічення розвитку асиміляційної поверхні у цьому варіанті становить 50,7% щодо контролю. У досліді з *NaCl* вона менша на 57,3%, а за одночасної дії всіх забруднювачів – на 74,2% порівняно з рослинами, на які не впливають досліджувані токсиканти.

Зниження довжини та площі листків рослин *Epimedium brevicornum* Maxim. і *E. sagittatum* (Siebold & Zucc.) Maxim. за дії сольового стресу відмічають Guang-Deng et al. (2008). За впливу *NaCl* установлено зменшення площі листків у пшениці (Gulina et al., 2008), огірка (Zhu Jin et al., 2008). Важкі метали також інгібують формування асиміляційної поверхні рослин (Bessonova, 1999, 2006).

Причиною такого сильного скорочення площі листової поверхні у рослин дослідних варіантів порівняно з контролем є те, що відбувається не тільки пригнічення росту та зменшення площі листків, а і гальмування їх утворення. У контролі другий листок розгортається на 20-ту добу після посіву, а третій на 25-ту. У варіанті з додаванням у середовище суміші металів $Pb^{2+} + Cd^{2+}$ і у разі хлоридного засолення другий листок з'являється на 24-ту добу, за спільної дії на рослини пажитниці багаторічної важких металів і хлориду натрію – на 27-му добу після посіву, формування третього листка у другому варіанті затримується на 4 доби, третьому – на 7, четвертому – на 9 діб.

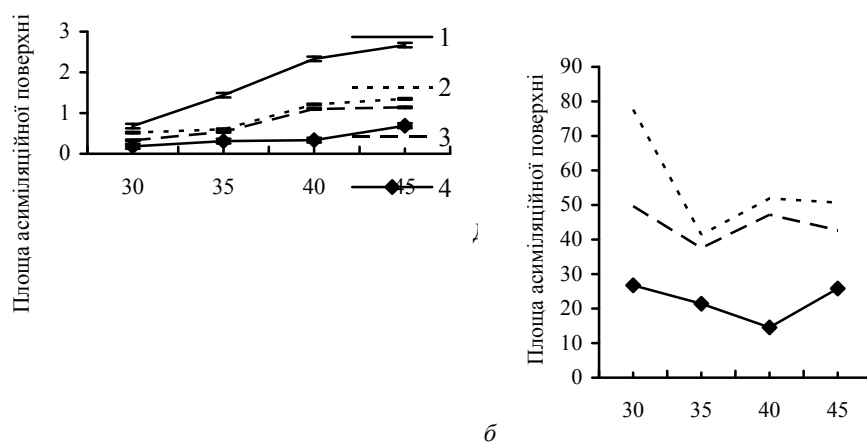


Рис. 1. Вплив свинцю та кадмію та хлориду натрію, окремо і в суміші, на асиміляційну поверхню рослин пажитниці багаторічної: 1 – контроль, 2 – $Cd^{2+} + Pb^{2+}$, 3 – $NaCl$, 4 – $Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$; а – cm^2 , б – % від контролю

Якщо треба розглянути продуктивність посівів або природних екосистем, зручно виражати їх формування на одиницю площі ґрунту, розраховуючи листковий індекс (Bild, 1989). У зв'язку з нижчими показниками схожості насіння, гіршим формуванням листової поверхні, меншою її площею у дослідних варіантах листковий індекс знижується, особливо у четвертому варіанті ($Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$) (рис. 2). Листковий індекс змінюється суттєвіше, ніж інші показники. Засолення ґрунту та спільна його дія з важкими металами виявляють сильний негативний вплив на продуктивність посівів пажитниці, у той час як дія важких металів проявляється значно менше.

Важливим показником стану рослин є продиховий апарат. Засолення ґрунту суттєво знижує кількість продихів на нижньому боці епідермісу. За дії важких металів їх кількість на одиницю поверхні (1 мм^2), навпаки, збільшується, а за впливу $Pb^{2+} + Cd^{2+}$ на фоні хлоридного засолення їх кількість навіть стає більшою, ніж коли на рослини впливають тільки важкі метали (табл. 1).

Кількість клітин епідермісу на одиницю площі листка за дії різних забруднювачів змінюється таким же чином. Якщо у варіанті з важкими металами ($Pb^{2+} + Cd^{2+}$) їх кількість на одиницю площі збільшується, то у разі засолення ґрунту – навпаки, зменшується (табл. 1). У варіанті з одночасною дією на рослини обох чинників кількість клітин на одиницю площі листка зростає стосовно контролю. Довжина замикальних клітин у варіантах із металами та з

$NaCl$ практично не змінюється порівняно з контролем, але за їх одночасної дії зменшується на 29,3% (табл. 2). Ширина замикальних клітин епідермісу листків рослин першого, третього та четвертого варіантів майже однакова. Лише за дії на рослини важких металів (другий варіант) вона достовірно зменшується на 29,0%. У статті Н.М. Казніної зі співавт. (Kaznina et al., 2011) вказується на зменшення довжини замикальних клітин нижнього епідермісу ячменю за дії кадмію, але ці ж автори встановили, що у тимофіївки лучної довжина та ширина замикальних клітин не змінюється (Batova et al., 2013).

Ширина продихової щілини на нижньому епідермісі листків рослин дослідних варіантів розрізняється несуттєво, але вона значно більша у контролі (табл. 3). Її довжина близька за значеннями в усіх варіантах, за винятком дослідів, де на рослини діяли одночасно всі забруднювачі. На те, що засолення викликає закриття частини продихів і зменшення продихової щілини, вказують також інші дослідники. Причому контроль закритості продихів у випадку засолення регулює цинковмісний білок DST (Xin Yang et al., 2009). Повне або часткове замикання продихів за впливу важких металів спостерігали у кукурудзи та соняшнику (Bazzaz, 1974), бобів (Barceln et al., 1988), рапсу (Baryla et al., 2001), гороху (Sandalio et al., 2001). Вважають, що причиною цього є витік іонів K^+ із замикальних клітин унаслідок збільшення проникності мембран (Poshnerrieder et al., 1989; Neil et al., 2008).

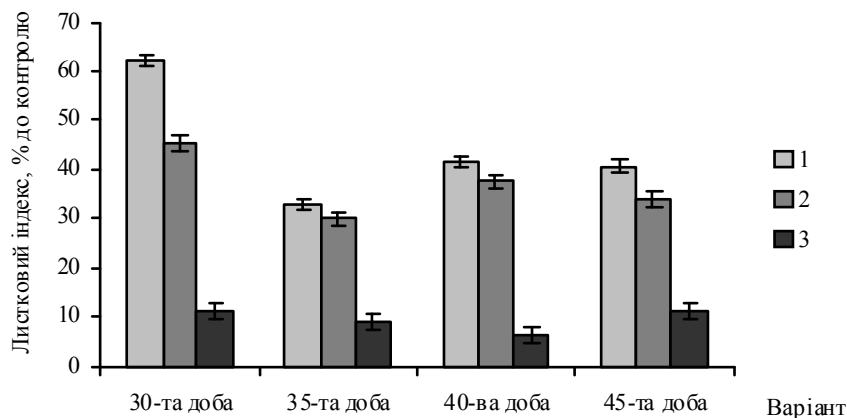


Рис. 2. Вплив свинцю та кадмію, хлориду натрію, окремо й у суміші, на листковий індекс рослин пажитниці багаторічної: 1 – $Cd^{2+} + Pb^{2+}$, 2 – $NaCl$, 3 – $Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$

Таблиця 1

Вплив важких металів і засолення на кількість продихів і клітин епідермісу в рослинах

Варіант	Кількість продихів, шт./мм ²	% до контролю	Кількість клітин епідермісу, шт./мм ²	% до контролю
Контроль	227,4 ± 10,0	—	604,3 ± 10,1	—
$Cd^{2+} + Pb^{2+}$	277,0 ± 11,1	121,8	848,0 ± 12,3	140,3
t_d	3,31		28,04	
$NaCl$	162,4 ± 9,7	71,4	457,8 ± 15,1	75,8
t_d	4,66		20,05	
$Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$	389,9 ± 15,3	171,4	1169,4 ± 20,1	193,5
t_d	8,91		28,26	

Характеристика продихів листків пажитниці багаторічної, мкм

Варіант	Ширина замикальних клітин, мкм	% до контролю	Довжина замикальних клітин, мкм	% до контролю
Контроль	12,1 ± 0,24	—	41,1 ± 4,0	—
$Cd^{2+} + Pb^{2+}$	8,6 ± 0,11	71,0	40,0 ± 2,0	97,5
t_d	7,47		0,23	
$NaCl$	11,4 ± 0,62	94,1	39,0 ± 2,0	95,0
t_d	1,07		0,46	
$Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$	11,5 ± 0,53	94,6	29,0 ± 1,0	70,7
t_d	1,12		2,91	

Таблиця 3

Характеристика продихових щілин рослин пажитниці багаторічної за дії поллютантів

Варіант	Ширина, мкм	Довжина, мкм	Площа отвору, мкм ²	Площа, мкм ² /мм ²
Контроль	4,63 ± 0,10	27,1 ± 2,0	68,6 ± 3,1	15600 ± 121
$Cd^{2+} + Pb^{2+}$	2,70 ± 0,14	27,0 ± 1,7	57,3 ± 4,0	17347 ± 120
% до контролю	58,3	99,9	83,5	111,2
t_d	11,22	0,15	2,22	10,24
$NaCl$	2,72 ± 0,11	27,0 ± 2,0	57,7 ± 5,1	9362 ± 145
% до контролю	58,7	99,8	84,1	60,0
t_d	12,90	0,15	1,83	32,98
$Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$	2,58 ± 0,12	16,0 ± 1,0	31,4 ± 3,1	12244 ± 132
% до контролю	55,7	59,3	45,8	78,5
t_d	13,14	4,92	8,47	18,77

Оскільки епідерміс листків у різних варіантах досліду має різну кількість продихів на одиницю поверхні, то і їх площа на 1 мм² поверхні суттєво відрізняється. Найістотніша вона у варіанті з важкими металами (на 11,2% більша відносно контролю). За одночасного впливу на рослини важких металів і хлориду натрію цей показник менший від контрольних значень на 11,5%, а у варіанті із засоленням – на 39,1%. За площею продихових щілин на 1 мм² варіанти розташовуються таким чином: $Pb^{2+} + Cd^{2+} > \text{контроль} > Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl > NaCl$. Отже, найбільша випаровувальна площа продихів у листків рослин варіанта $Pb^{2+} + Cd^{2+}$, найменша – у варіанті із хлоридним засоленням.

Пошкоджувальна дія хлориду натрію виявляється у підсиханні кінчиків листків, що стає помітним на 39-ту добу у дослідах із додаванням $NaCl$ (третій і четвертий варіанти). Листки мають світліше забарвлення. У деяких рослин вони жовтіють. Це пов'язано з негативним впливом важких металів ($Cd^{2+} + Pb^{2+}$) і хлориду натрію на вміст зелених пігментів у листках пажитниці багаторічної. Найменша їх кількість у рослин четвертого варіанта ($Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$) (табл. 4). Кількість хлорофілу в листках менша, ніж у варіантах, де на рослини впливають ці забруднювачі окремо ($Cd^{2+} + Pb^{2+}$ або $NaCl$). Отже, спостерігається синергізм за спільної дії даних чинників (Cd^{2+} , Pb^{2+} та $NaCl$). Дані про вплив засолення $NaCl$ на вміст хлорофілу вельми суперечливі. У деяких працях указується на підвищення вмісту хлорофілу в умовах засолення субстрату (Stroganov et al., 1979; Muhamedov et al., 1986). Ряд авторів указують на зниження кількості зелених пігментів (Udovenko, 1995; Jasar et al., 2008; Shevjakova et

al., 2013). Засолення може інгібувати синтез пігменту, порушувати зв'язок із ліпідно-білковим комплексом (Shahova and Golubkova, 1963). Аналогічні причини можуть викликати зниження вмісту хлорофілу в листках рослин зі дії важких металів (Bessonova and Jakovljeva, 1998).

Як свідчать отримані нами дані, більша відмінність між контрольним і дослідними варіантами відмічається за вмістом хлорофілу *a*, ніж *b*. Це зумовлює зменшення величини відношення *a/b*. Слід зазначити, що одні автори вказують на більшу чутливість хлорофілу *a* порівняно із хлорофілом *b* у разі засолення (Petrenko and Nevedomskaja, 1986) та за дії Cd^{2+} (Batova et al., 2013). Більша стабільність хлорофілу *a* може бути пов'язана з міцнішим зв'язком цього пігменту зі строною хлоропласта.

А.С. Кузнєцова зі співавторами (Kuznesova et al., 2014) наводить дані, що у дослідах із кришталевою травкою, навпаки, показана більша чутливість хлорофілу *b*. Рівень цього пігменту за концентрації 1,25 М $NaCl$ знижувався на 43% відносно контролю, тоді як рівень хлорофілу *a* – менше, ніж на 7%. Ю.В. Батова зі співавторами (Batova et al., 2013) також установили суттєвіше зменшення вмісту хлорофілу *b* у листках тимофіївки лучної за дії Cd^{2+} . Уміст каротиноїдів на 30-ту добу експерименту у листках рослин дослідних варіантів вищий, ніж у контролі, особливо за дії на рослини $NaCl$. У подальшому (37-ма доба) вміст жовтих пігментів також перевищує контрольний варіант. Це може бути пов'язано з адаптивними реакціями рослин, оскільки каротиноїди є важливими антиоксидантами, а за дії хлоридного (Jasar, 2008) і металевого стресу (Bessonova, 1992a, 1992b, 2006) підсилюються процеси перекисного окиснення ліпідів.

Вплив забруднення ґрунту Cd^{2+} та Pb^{2+} та хлоридного засолення на вміст пластидних пігментів

Термін	Варіант	Хлорофіл <i>a</i>	Хлорофіл <i>b</i>	Хлорофіл <i>a + b</i>	Хлорофіл <i>a/b</i>	Каротиноїди
30-та доба	Контроль	$2,26 \pm 0,03$	$0,94 \pm 0,01$	3,20	2,40	$0,47 \pm 0,005$
	$Cd^{2+} + Pb^{2+}$	$1,94 \pm 0,02$	$0,88 \pm 0,04^*$	2,82	2,24	$0,56 \pm 0,002$
	% до контролю	85,8	93,6	88,1	93,3	119,1
	$NaCl$	$1,70 \pm 0,02$	$0,84 \pm 0,03$	2,54	2,02	$0,54 \pm 0,004$
	% до контролю	75,2	89,4	79,4	84,2	114,9
	$Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$	$1,47 \pm 0,04$	$0,80 \pm 0,02$	2,27	1,83	$0,53 \pm 0,002$
	% до контролю	65,0	85,1	70,9	76,3	112,8
37-ма доба	Контроль	$1,94 \pm 0,02$	$0,80 \pm 0,02$	2,44	2,42	$0,42 \pm 0,002$
	$Cd^{2+} + Pb^{2+}$	$1,62 \pm 0,04$	$0,79 \pm 0,01^*$	2,41	2,05	$0,54 \pm 0,003$
	% до контролю	83,5	98,8	98,8	84,7	128,6
	$NaCl$	$1,45 \pm 0,03$	$0,73 \pm 0,03^*$	2,18	1,98	$0,50 \pm 0,001$
	% до контролю	74,7	91,3	89,3	81,8	119,0
	$Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$	$1,13 \pm 0,05$	$0,62 \pm 0,02$	1,75	1,82	$0,48 \pm 0,004$
	% до контролю	58,2	77,5	71,7	75,2	114,3
45-та доба	Контроль	$1,90 \pm 0,03$	$0,80 \pm 0,01$	2,70	2,37	$0,44 \pm 0,001$
	$Cd^{2+} + Pb^{2+}$	$1,51 \pm 0,02$	$0,73 \pm 0,02$	2,24	2,06	$0,42 \pm 0,005$
	% до контролю	79,5	91,3	83,0	86,9	95,5
	$NaCl$	$1,37 \pm 0,01$	$0,67 \pm 0,02$	2,04	2,04	$0,45 \pm 0,004$
	% до контролю	72,1	83,8	75,6	86,1	102,3
	$Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$	$1,10 \pm 0,03$	$0,61 \pm 0,04$	1,71	1,80	$0,38 \pm 0,002$
	% до контролю	57,9	76,3	63,3	75,9	86,4

Примітка: * – різниця між дослідом і контролем не достовірна на 5% рівні значущості.

Проте на 45-ту добу кількість каротиноїдів суттєво менша у варіанті, де на рослини впливають одночасно як важкі метали ($Cd^{2+} + Pb^{2+}$), так і засолення. В інших варіантах різниця незначна, тобто за тривалої дії фітотоксикантів перевищення вмісту каротиноїдів не визначається.

впаки, достовірно зростає (30-та, 37-ма доба) і за тривалішої дії цих сполук у дослідних варіантах як із важкими металами, так і з $NaCl$ їх кількість не відрізняється від контрольних значень, а за спільної дії кількість каротиноїдів знижується відносно контролю.

Висновки

1. Важкі метали ($Pb^{2+} + Cd^{2+}$), засолення $NaCl$ і одночасна дія цих забруднювачів інгібують ріст листків, їх формування, зменшують асиміляційну площу та листовий індекс рослин пажитниці багаторічної. За ступенем негативного впливу забруднювачі можна ранжувати так: $Pb^{2+} + Cd^{2+} < NaCl < Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$.

2. Важкі метали та хлоридне засолення протилежним чином впливають на кількість продихів на нижньому епідермісі листків пажитниці. Перші збільшують їх кількість на одиницю площі відносно контролю, $NaCl$ – зменшує. За одночасної дії забруднювачів щільність продихів на одиницю поверхні зростає суттєвіше, ніж за дії $Pb^{2+} + Cd^{2+}$. Подібним чином змінюється також кількість клітин епідермісу на нижньому боці листків.

3. У дослідних варіантах розміри замикальних клітин продихів змінюються незначно, хоча довжина їх у варіанті зі спільним впливом усіх забруднювачів менша, ніж у контролі, а ширина – у варіанті з $Pb^{2+} + Cd^{2+}$. Ступінь відкриття продихів у дослідних варіантах нижчий, ніж у контролі. Площа продихових щілин нижнього епідермісу на одиницю поверхні найбільша у варіанті з $Pb^{2+} + Cd^{2+}$, найменша – у варіанті з $NaCl$.

4. Як важкі метали, так і засолення негативно впливають на вміст хлорофілу у листках пажитниці багаторічної, особливо за їх спільної дії. Більшою мірою знижується вміст хлорофілу *a*, ніж *b*, що зумовлює зменшення їх співвідношення. Вміст каротиноїдів, на-

Бібліографічні посилання

- Alekseev, J.V., 1987. Tjzhelye metally v pochve i rastenijah [Heavy metals in soil and plants]. Agropromizdat, Leningrad (in Russian).
- Arvikk, N.H., 1974. Barriers to foliar uptake of lead. J. Environ. Qual. 3, 369–370.
- Barceln, J., Vhrguer, M.D., Poschenrieder, C., 1988. Cadmium-induced structural and ultrastructural changes in the vascular system of bush bean stem. Bot. Acta 101, 254–261.
- Baryla, A., Carrier, P., Coulomb, C., Havaux, M., 2001. Leaf chlorosis in oilseed rape plants (*Brassica napus*) grown on cadmium-polluted soil: Causes and consequences for photosynthesis and growth. Planta 212, 296–309.
- Batova, J.V., Kaznina, N.M., Lajdinen, G.F., Titov, A.F., 2013. Vlijanie kadmija na nekotorye fiziologicheskie processy u rastenij timofeevki lugovoj (*Phlhum pretense* L.) [Influence of cadmium on some physiological processes in plants of *Phlhum pretense* L.]. Trudy Karelskogo Nauchnogo Centra Rossijskoj Akademii Nauk 3, 215–220 (in Russian).
- Bazzaz, F.A., Rolfe, G.L., Carlson, R.W., 1974. Effect of cadmium on photosynthesis and transpiration of excised leaves of corn and sunflower. Physiol. Plant. 34, 373–376.
- Bessonova, V.P., 1992a. Vlijanie tjzhelyh metallov na antioksidantnuju sistemu list'ev sejancev *Ligustrum vulgare* L. i *Syringia vulgaris* L. [Influence of heavy metals on antioxidant system of leaves of seedlings of *Ligustrum vulgare* L. and *Syringia vulgaris* L.]. Biol. Nauki 8, 136–142 (in Russian).
- Bessonova, V.P., 1992b. Vlijanie tjzhelyh metallov na antioksidantnuju sistemu kletok list'ev chiny dushistoj [Influence of heavy metals on antioxidant system of leaves cells of *Lathyrus odoratus* L.]. Fiziologija i Biohimija Kul'turnykh Rastenij 24(2), 147–151 (in Russian).

- Bessonova, V.P., 1999. Citofiziologicheskie jeffekty vozdeystviya tjazhelyh metallov na rost i razvitie rastenij [Cytophysiological effects of heavy metals on the growth and development of plants]. ZDU, Zaporozh'e (in Russian).
- Bessonova, V.P., 2006. Praktikum z fiziologii roslin [Practical work on plant physiology]. Svidler, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Bessonova, V.P., 2006. Vlijanie tjazhelyh metallov na fotosintez rastenij [Influence of heavy metals on the photosynthesis of plants]. DDAU, Dnipropetrovsk (in Russian).
- Bessonova, V.P., Jakovljeva, S.O., 1998. Fitotoksichni koncentracii hromu i mienist' zv'jazku hlorofilu z biloklipidnym kompleksom u lystkah dekoratyvnyh kvitkovykh roslin [Phytotoxicity chromium concentration and strength of the chlorophyll in the leaves protein-lipids complex of decorative floral plants]. Visnyk DDU 4, 156–160 (in Ukrainian).
- Bild, K.L., 1989. Analiz rosta rastenij [Analysis of plant growth]. Fotosintez i Bioproduktivnost': Metody Opredelenija. Agropromizdat, Moscow (in Russian).
- Denisov, V.I., Rogalev, V.A., 2005. Problemy jekologizacii avtomobil'nogo transporta [The problems greening road transport]. MAPJeB, SPb (in Russian).
- Eshhenko, V.O., Kopitka, P.G., Oprishko, V.P., Kostogriz, P.V., 2005. Osnovi naukovih doslidzhen' v agronomii [Basic research in agronomy]. Dija, Kyiv (in Ukrainian).
- Guang-Deng, C., Yun-Xain, L., Hao, Z., Jiao, C., Lig-Yun, C., 2008. Effect of salt stress on growth and flavonoids content in different organs of two species *Epimedium*. Xibei Zhiwu Xuebao 28(10), 2047–2054.
- Gulina, E.V., Zharkova, M.A., Spivak, V.A., 2008. Morfologicheskaja izmenchivost' listvoj plastinki proroška pshenicy pod deystviem solevykh rastvorov i sveta [Morphological variation of the leaves blade of wheat seedlings under the influence of light and salt solutions]. Vavilovskie Chtenija 1, 135–136 (in Russian).
- Gunar, I.I., 1972. Praktikum po fiziologii rastenij [Practical work on plant physiology]. Kolos, Moscow (in Russian).
- Hodakov, J.I., 1979. O vlijanii otricatel'nyh faktorov gorodskoj sredy Leningrada na zelenye nasazhdenija [About the influence of negative factors of the urban environment in Leningrad on green spaces]. Rasteniya i Himicheskie Kancerogeny. Nauka, Leningrad (in Russian).
- Jasar, F., Jemal'tiglu, S., Il'dis, K., 2008. Deystvie zasolenija na antiokislitel'nye zashhitnye sistemy, perekisnoe okislenie lipidov i sodержanie hlorofilla v list'jah fasoli [Action salinity on antioxidant defense systems, lipid peroxidation and chlorophyll content in leaves of bean]. Fiziologija Rastenij 55(6), 869–873 (in Russian).
- Kaznina, N.M., Titov, A.F., Lajdinen, G.F., Batova, J.V., 2011. Vlijanie kadmija na vodnyj obmen rastenij jachmenja [Influence of cadmium on water metabolism of barley plants]. Trudy Karel'skogo Nauchnogo Centra RAN 3, 57–61 (in Russian).
- Kuznecova, S.A., Klimachev, D.A., Kartashov, S.N., Starikova, V.T., 2014. Vlijanie zasolenija na pokazateli fotosinteticheskoy aktivnosti rastenij [Influence of salinity on the rates of photosynthetic activity of plants]. Vestnik MGU, Estestvennye Nauki 1, 63–68 (in Russian).
- Muhamedov, A.A., Safarov, K.S., Kasymov, A.K., 1986. Vlijanie zasolenija na fotosinteticheskuyu aktivnost' hloroplastov khlopchatnika [Influence of salinity on the photosynthetic activity of chloroplasts of cotton]. Fiziol. i Biohim., Osnovy Soleustojchivosti Rastenij, Tez. Dokl. IV Vsesojuzn. Simpoz. FAN, Tashkent 45 (in Russian).
- Neil, J., Barros, R., Bright, J., Desikan, R., 2008. Nitric oxide, stomatal closure and abiotic stress. J. Exp. Bot. 59, 165–176.
- Novikova, E.S., 2005. Vlijanie svinca na rastitel'nyj i zhivotnyj mir [Influence of lead on the flora and fauna]. Nepreryvnoe Jekologicheskoe Obrazovanie i Jekologicheskie Problemy. Krasnojarsk, 124–126 (in Russian).
- Petrenko, A.V., Nevedomskaja, G.V., 1986. Soleustojchivost' fotosinteticheskogo apparata razlichnyh po produktivnosti sortov jachmenja [Salt tolerance of the photosynthetic apparatus of different barley varieties on productivity]. Fiziol. i Biohim., Osnovy Soleustojchivosti Rastenij, Tez. Dokl. IV Vsesojuzn. Simpoz. FAN, Tashkent 23 (in Russian).
- Poshenrieder, C., Gunse, B., Barceln, J., 1989. Influence of cadmium on water relation, stomatal resistance and abscisic content in expanding bean leaves. Plant Physiol. 90, 1365–1371.
- Pospelov, S.A., 2006. O vlijanii avtotransporta na sostojanie okruzhajushhej sredy [About the influence of transport on the environment]. Priroda Lipeckoj Oblasti i ee Ohrana. 12, 79–87 (in Russian).
- Sandalio, L.M., Daluzo, H.C., Gomes, M., 2001. Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants. Esp. Bot. 364, 2115–2126.
- Shahova, A.A., Golubkova, B.M., 1963. Funkcionirovanie i strukturnye izmenenija hloroplastov pri zasolenii [Function and structural changes of chloroplasts under salinity]. Fiziologija Rastenij 30(1), 15–23 (in Russian).
- Shevjakova, N.I., Musatenko, L.I., Stecenko, L.A., Rakitin, V.J., Vedenicheva, N.P., Kuznecov, V.V., 2013. Vlijanie ABK na sodержanie prolina, poliaminov i citokininov v rastenijah hrustal'noj travki pri solevom stresse [Influence of ABA on the content of proline, polyamines and cytokinins in plants crystal grass under salt stress]. Fiziologija Rastenij 60(6), 784–792 (in Russian).
- Stroganov, B.P., Kabanov, V.V., Shevjakova, N.I., Lapina, L.P., Komizerko, E.I., 1979. Struktura i funkci kletok rastenij pri zasolenii [Structure and function of plant cells under salinity]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Udovenko, G.V., 1995. Ustojchivost' rastenij k abioticheskim stresam [Resistance of plants to abiotic stress]. Fiziologicheskie Osnovy Selekcii Rastenij. VIR, SPb, 293–346 (in Russian).
- Xin-Yan, H., Dai-Yin, C., Mei-Zhen, Z., Min, S., Hong-Huan, M., 2009. A previously unknown zinc finger protein, DST, regulated drought and salt tolerance in rice via. stomatal aperture control. Genes Dev. 23(15), 1805–1807.
- Zhu, J., Bie, Z., Li, Y., 2008. Physiological and growth responses of two different salt-sensitive cucumber cultivars to NaCl stress. Soil Sci. Plant Nutr. 54, 400–407.
- Zimdahl, R.L., 1976. Entry and movement in vegetation of lead derived from air and soil sources. J. Air Pollut. 26, 600–610.

Надійшла до редколегії 16.12.2014



УДК 631.4:634.9

Роль ландшафтного різноманіття у динаміці чисельності популяцій шкідників цукрового буряку у Полтавській області

О.В. Жуков¹, П.В. Писаренко², О.М. Кунах¹, О.Ю. Диченко²

¹Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна

²Полтавська державна аграрна академія, Полтава, Україна

Установлено показники ландшафтно-екологічного різноманіття території Полтавської області за даними дистанційного зондування Землі та оцінено його роль у визначенні динаміки чисельності шкідників цукрового буряку. У результаті проведених розрахунків з'ясовано, що найбільше ландшафтно-екологічне різноманіття характерне для східних і центральних районів Полтавської області. Найбільше ландшафтне різноманіття встановлене для Решетилівського (у середньому індекс Шеннона становить 1,07 біт/піксель) та Великобагачанського (1,06 біт/піксель) районів, розташованих у центрі Полтавської області. Найменше ландшафтне різноманіття властиве для Чорнухінського, Семенівського, Глобінського та Кобеляцького районів. Загальний рівень ландшафтно-екологічного різноманіття та його динаміка впливають на стан і динаміку чисельності шкідників цукрового буряку в межах Полтавської області. Ландшафтне різноманіття визначає умови, за яких найвірогідніше різке зростання чисельності шкідників. Низький рівень ландшафтного різноманіття відображає екологічну обстановку, за якої ризики спалахів чисельності шкідників найбільші. Рівень ландшафтного різноманіття в умовах Полтавської області передусім визначається співвідношенням агроєкосистем до ландшафтних комплексів інших типів. Значні одноманітні території, зайняті сільськогосподарськими угіддями, створюють умови для спалахів чисельності шкідників.

Ключові слова: ландшафтне різноманіття; динаміка чисельності; шкідливі комахи; екологічна стабільність

Role of landscape diversity in dynamics of abundance of sugar beet pests population in Poltava region

O.V. Zhukov¹, P.V. Pisarenko², O.M. Kunah¹, O.J. Dichenko²

¹Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

²Poltava State Agrarian Academy, Poltava, Ukraine

Indicators of landscape-ecological diversity of territory of the Poltava region according to remote sensing of the Earth have been established, and its role in determination of dynamics of abundance of sugar beet pests has been found. The greatest landscape-ecological diversity has been calculated to be characteristic for the east and central areas of the Poltava region. The greatest landscape diversity has been revealed for Reshetilovsky (by the average Shannon index it is equal to 1,07 bit/pixel) and Velikobagachansky (1,06 bit/pixel) districts which are in the center of the Poltava region. The least landscape diversity is characteristic for Chernuhinsky, Semenovsky, Globinsky and Kobeljansky districts. General level of the landscape-ecological diversity and its dynamics has its effect on the condition and dynamics of sugar beet pests' abundance within the Poltava region. Landscape diversity defines the conditions where sharp growth of abundance of sugar beet pests may occur with the highest probability. Low level of landscape diversity displays ecological conditions at which risks of high infestations of sugar beet pest insects are the greatest. Level of landscape diversity in the conditions of the Poltava region, first of all, is

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, пр. Гагаріна, 72, Дніпропетровськ, 49000, Україна
Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Gagarin Ave., 72, Dnipropetrovsk, 49010, Ukraine
Tel.: +38-098-858-23-79. E-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru

Полтавська державна аграрна академія, вул. Ворошилова, 1/3, Полтава, 36003, Україна
Poltava State Agrarian Academy, Voroshilov Str., 1/3, Poltava, 36003, Ukraine
E-mail: pysarena@mail.ru

defined by the relation of agroecosystems to the landscape complexes of other types. Large unvaried territories which are occupied by agricultural lands create the conditions for high infestations of sugar beet pest insects.

Keywords: landscape diversity; abundance dynamics; pest insects; ecological stability

Вступ

Аналіз літературних джерел, виконаний у праці Bi-anchi et al. (2006), свідчить про важливість природних місцеперебувань у структурі аграрного ландшафту для регуляції чисельності шкідників сільськогосподарських культур. Комплексний агроландшафт, який охоплює щільну мережу природних місцеперебувань, забезпечує сприятливі умови для популяцій ворогів шкідливих комах, унаслідок чого ці популяції здатні збільшувати свою чисельність на сільськогосподарських полях. Різноманіття агроландшафту забезпечує високий рівень індексу сервісу біологічного контролю (Gardiner et al., 2009). В агроекосистемах різноманіття та чисельність природних ворогів шкідників зазнають впливу від структури та складу ландшафтів, які оточують сільськогосподарські поля (Thies et al., 2003; Schmidt and Tschamntke, 2005; Tschamntke et al., 2005).

Динаміка чисельності популяцій комах визначається біотичними, абіотичними та антропогенними чинниками (Barsov et al., 1996; Pakhomov et al., 2011). Біотичні чинники можуть мати екзогенну та ендогенну природу (Sumarokov and Zhukov, 2013). Важливою особливістю екологічних факторів є їх ієрархічна упорядкованість (Sumarokov and Zhukov, 2006). У практиці сільського господарства моніторинг стану популяцій шкідливих тварин ведеться на рівні окремого поля, господарства, адміністративного району та регіону (області). У нашій роботі об'єктом дослідження стала динаміка чисельності шкідників цукрового буряку на рівні адміністративних районів Полтавської області. Тому поряд із варіюванням кліматичних факторів важливий вплив на динаміку чисельності шкідливих комах може здійснювати ландшафтно-екологічне різноманіття територій. Кліматичні чинники, а також динаміку рослинного покриву можна віднести до категорії таких, що регулюють стан популяцій комах, а ландшафтно-екологічне різноманіття можна оцінити як фактор, що визначає стан популяцій комах (Barsov et al., 1997; Zhukov et al., 2011, 2013; Bobyliev et al., 2014).

Екологічні системи зазнають впливу факторів зовнішнього середовища. Їх відповідь на пертурбації характеризується якісно поняттям «стабільність», що відображає відповідь системи на пертурбації (Bulakhovet al., 2003; Zhukov, 2005). Крім того, існує кількісна характеристика – еластичність системи, яка вимірює, як швидко відбувається повернення у вихідний стан системи після пертурбації (Holling, 1973; Beddington et al., 1976; Harrison, 1979; DeAngelis, 1980, 1989; Pimm, 1979, 1982, 1984, 1991). Теоретичні та експериментальні роботи в екології були спрямовані на вивчення впливу на еластичність екосистемних характеристик, таких як потік енергії (DeAngelis, 1980; OiNeill, 1986), кількість і кругообіг поживних речовин (Harwell et al., 1977, 1979; DeAngelis, 1980; DeAngelis et al., 1989; Steinman et al., 1991; Cottingham, Carpenter, 1994; Loreau, 1994, 2000), стохастичність умов навколишнього середовища (Ives,

1995), довжина трофічних ланцюгів (Pimm and Lawton, 1977; Vincent and Anderson, 1979; DeAngelis et al., 1989; Steinman et al., 1991; Carpenter et al., 1992; Cottingham and Carpenter, 1994), вплив фітофагів (Lee and Inman, 1975) і тварин із широкими трофічними режимами (Pimm and Lawton, 1978; Pimm, 1979).

Цукрові буряки пошкоджує чимало видів шкідливих організмів, серед яких домінантне місце належить кохам. Нині відомо близько 250 видів шкідників, у тому числі до 50 видів особливо небезпечні. Із багатодітних комах це, насамперед, личинки хрущів, коваликів і чорнишів, жуки піщаного мідляка, гусениці озимої, окличної, совки-гами, капустяної та інших видів совок, метелика лучного. Зі спеціалізованих видів комах – бурякові блішки, довгоносики, клопи тощо. Узагальнення історичних даних про масові розмноження комах – основних шкідників цукрових буряків є запорукою визначення закономірностей їх динаміки популяцій у просторі та часі як основи прогнозування останньої для прийняття оптимальних рішень у захисті рослин цукрових буряків. Це одна з актуальних проблем сучасного буряківництва (Dychenko, 2011, Pisarenko and Dychenko, 2014). У результаті наших досліджень установлено, що масові розмноження основних шкідників цукрових буряків в Україні циклічні, проте не періодичні. Їх популяційні цикли синхронні з різкими змінами сонячної активності. До того ж останню рекомендується використовувати для прогнозування початку чергових масових розмножень (Dychenko, 2012, Pisarenko and Dychenko, 2014). Для прогнозування початку чергових популяційних циклів совки озимої, совки-гами, совки капустяної, метелика лучного та довгоносика бурякового звичайного доцільно використовувати роки різких змін сонячної активності (Dychenko, 2011; Pisarenko and Dychenko, 2014). Але слід зазначити, що прогноз стосується значних територій і на основі цього підходу не може бути зроблений для умов конкретного регіону або адміністративного району.

Мета даної статті – встановити показники ландшафтно-екологічного різноманіття території Полтавської області за даними дистанційного зондування Землі та оцінити його роль у визначенні динаміки чисельності шкідників цукрового буряку.

Матеріал і методи досліджень

Для кількісної оцінки впливу ландшафтно-екологічного різноманіття на динаміку чисельності комах треба розробити відповідні методичні прийоми. Сучасні технології дистанційного зондування поверхні Землі з космосу та обробки просторово-координованих даних дозволяють провести глобальну типізацію ландшафтно-екологічного покриву. Для оцінки типів використання земель можуть бути застосовані результати програми глобального моніторингу покриву Землі – Global Land Cover 2000 Project (GLC 2000)

(Global ..., 2003). Класифікація типів покриву Землі проведена в результаті опрацювання знімків, які робили щодня протягом 14 місяців із супутника SPOT 4. Проект GLC 2000 застосовує класифікаційну систему типів покриву Землі ФАО (FAO Land Cover Classification System – LCCS). Це ієрархічна класифікація, що дозволяє описати типи рослинності для кожного регіону з деталізацією, найбільшою мірою придатною для експертизи ландшафтного різноманіття регіону, відповідно до стандартизованого підходу до класифікації. LCCS дає можливість регіональні легенди карт транслювати у більш загальні класи типів покриву Землі для такого глобального продукту, яким є GLC 2000. Продукт GLC 2000 може бути завантажений за допомогою сервісів EarthExplorer (www.earthexplorer.usgs.gov) або USGS Global Visualization Viewer (www.glovis.usgs.gov). Геоінформаційна база даних створена у програмі ArcMap 10.0. У цій програмі для обчислення індексу ландшафтного різноманіття Шеннона застосовано модуль Land Facet Corridor Designer 1.2.884 (www.corridordesign.org). Статистичний аналіз виконано у програмі Statistica 7.0.

У статті розглянуто матеріали динаміки чисельності шкідників цукрового буряку по районах Полтавської області у період 2008–2014 рр. Шкідники представлені такими видами: бурякова листкова попелиця (*Aphis fabae* Scopoli, 1763), бурякова коренева попелиця

(*Pemphigus (Pemphigus) fuscicornis* (Koch, 1857)), звичайний буряковий довгоносик (*Asproparthenis punctiventris punctiventris* (Germer, 1824)), сірий буряковий довгоносик (*Tanymecus (Tanymecus) palliatus* (Fabricius, 1787)), бурякова та лободова щитоносики (облік проводився разом) (*Cassida (Cassida) nebulosa* Linnaeus 1758 + *C. (Cassidulella) nobilis* Linnaeus, 1758). Назви видів наведено за базою даних Fauna Europaea (www.faunaeur.org). Облік шкідників в агробіогеоценозах виконано за стандартними методиками (Vasil'ev, 1989).

Результати та їх обговорення

Результати аналізу типів покриву земної поверхні у межах Полтавської області на основі GLC 2000-підходу наведені на рисунку 1. Аналіз даних свідчить про те, що значна територія області розорана та зайнята агроекосистемами. У межах земель сільськогосподарського призначення ландшафтне різноманіття формується за рахунок ріллі, територій із мозаїкою ріллі та трав'янистого покриву та територій із розрідженим рослинним покривом. Назви одиниць типів земного покриву, які застосовуються для глобальної класифікації у рамках GLC 2000-підходу, у реаліях Полтавської області відповідають різним фазам агротехнологічного циклу.

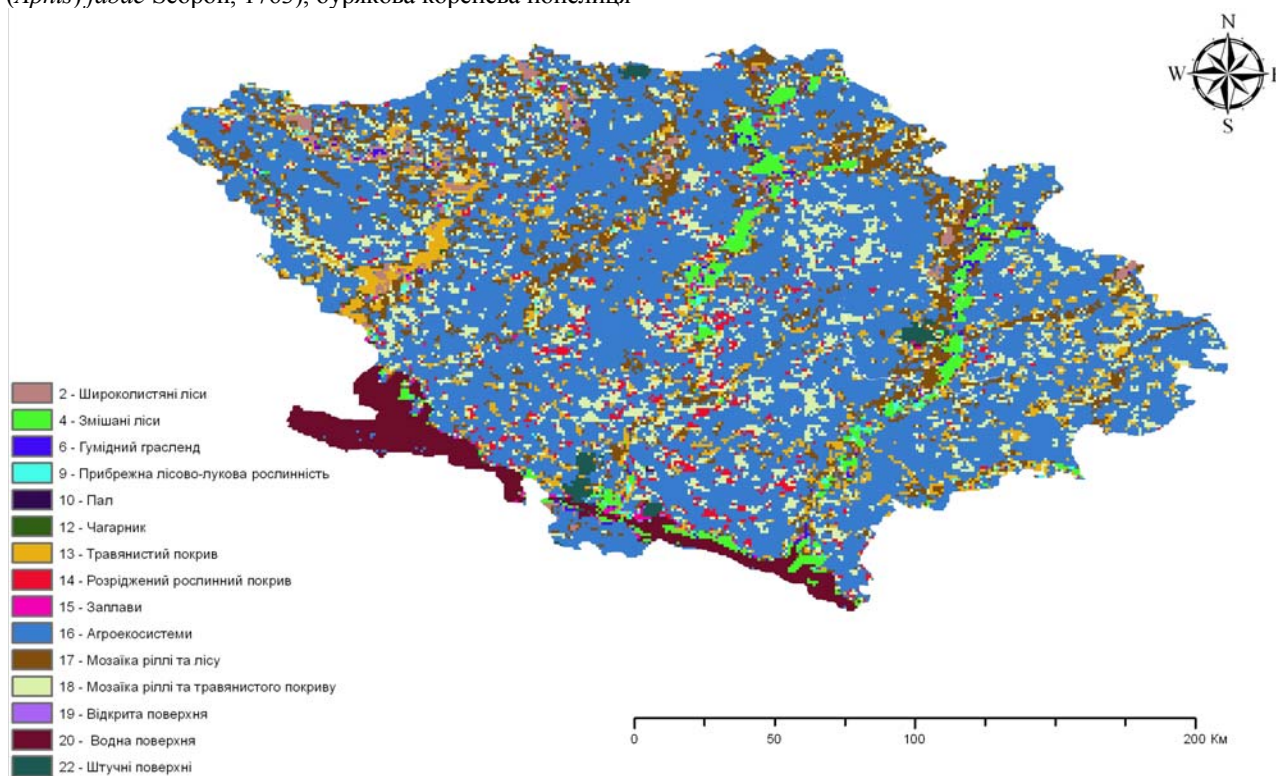


Рис. 1. Різноманіття типів ландшафтного покриву Полтавської області за даними GLC 2000

Компоненти природних екосистем зосереджені у заплавах річок регіону та представлені заплавними лісами, луками та болотами. Заплави річок можна розрізняти як такі, що представлені переважно лісовими або лучними та болотними екосистемами. Картографічне відображення структури ландшафтного покриву земної поверхні надає можливість обрахувати зональні статистики та таким чином визначити співвідношення головних типів покриву в межах адміністративних районів Полтавської області

(табл.). Агроекосистеми (разом із мозаїками з природною рослинністю) є найбільшим за площею типом покриву, займають від 56,6% (Кременчуцький р-н) до 92,9% (Шиньківський р-н) території адміністративних районів. Частка складних мозаїчних агроекосистем (мозаїки з лісовою або лучною рослинністю) від площі суцільних агроекосистем становить від 24,1% (Кременчуцький р-н) до 63,4% (Чорнухінський р-н). Складний характер мозаїк дозволяє припустити вищий рівень біологічного різноманіття цих

типів земної поверхні. У межах мозаїчних ландшафтних комплексів вірогідне існування рефугіумів хижих членистоногих, які здатні виконувати регулювальні функції в агроєкосистемах. Площа трав'яного покриву (луки, вологі луки, або грасленд, заплавні болота) посідають друге місце у структурі ландшафтного покриву регіону. Ця гру-

па типів складає від 3,4% (Шишацький р-н) до 15,4% (Оржицький р-н) від площі адміністративних районів. На відміну від агроєкосистем, природні трав'янисті комплекси у просторі розташовані дифузно, оскільки пов'язані із заплавами річок або іншими депресіями рельєфу (балки, байраки).

Таблиця

Ландшафтно-екологічне різноманіття Полтавської області за даними GLC 2000

Райони	Типи ландшафтного покриву, % (умовні позначки – див. рис. 1)														
	2	4	6	9	10	12	13	14	15	16	17	18	19	20	22
1 В-Багачанський	0,30	8,60	0,77	1,78	—	—	6,82	5,69	0,83	55,42	5,16	14,64	—	—	—
2 Гадяцький	0,77	7,41	1,38	0,27	—	—	5,57	1,00	0,15	61,57	14,43	7,14	—	0,04	0,27
3 Глобінський	0,05	0,95	0,16	0,25	—	—	5,56	3,60	0,33	46,69	3,33	10,19	0,03	28,78	0,08
4 Гребінківський	0,22	0,22	0,22	0,32	—	0,43	4,95	0,75	0,11	66,52	17,55	8,72	—	—	—
5 Диканський	1,85	1,30	0,46	—	—	—	3,43	1,20	—	67,04	10,74	13,98	—	—	—
6 Зіньківський	1,83	2,88	0,78	—	—	—	5,53	0,46	0,05	55,71	20,89	11,88	—	—	—
7 Карлівський	0,08	—	—	—	—	—	9,22	0,15	—	68,71	7,18	14,66	—	—	—
8 Кобеляцький	0,40	6,84	0,73	0,55	—	—	7,85	2,69	0,47	53,71	6,15	8,91	0,04	11,67	—
9 Козельщинський	—	0,20	—	—	—	—	5,61	8,18	—	66,13	5,14	14,74	—	—	—
10 Котелевський	0,40	9,69	2,62	0,08	—	—	5,56	0,56	—	58,46	10,41	12,23	—	—	—
11 Кременчуцький	1,25	6,82	1,06	1,35	0,10	—	5,57	3,60	2,11	45,60	5,09	5,91	0,24	13,84	7,45
12 Лохвицький	3,56	0,05	0,15	0,78	—	0,29	3,75	0,63	0,44	57,57	15,98	15,10	—	—	1,70
13 Лубенський	2,17	0,04	0,04	0,27	—	0,18	12,95	0,93	0,31	55,25	14,63	13,22	—	—	—
14 Машівський	0,28	0,91	0,07	0,42	—	0,07	12,13	0,28	0,07	68,02	4,84	12,90	—	—	—
15 Миргородський	2,16	2,45	0,29	0,33	—	—	6,27	1,37	0,25	62,12	15,15	9,63	—	—	—
16 Новосанжарський	0,24	2,35	0,24	1,34	—	—	7,59	0,58	0,14	66,43	9,08	12,01	—	—	—
17 Оржицький	3,84	0,06	0,26	0,26	—	0,90	14,73	1,09	0,38	55,48	8,58	14,41	—	—	—
18 Пирятинський	6,08	0,14	0,79	1,22	—	0,29	6,94	0,86	0,43	54,22	15,67	13,38	—	—	—
19 Полтавський	0,55	5,98	0,75	0,65	—	—	7,87	1,10	0,45	55,95	12,86	9,62	—	0,20	4,04
20 Решетилівський	—	—	—	—	—	—	4,22	3,77	—	71,15	4,35	16,51	—	—	—
21 Семенівський	0,25	0,35	0,05	0,76	—	0,05	5,24	3,33	0,66	63,39	8,93	16,84	—	0,15	—
22 Хорольський	0,06	—	—	0,42	—	0,12	5,56	2,03	0,06	70,31	11,05	10,39	—	—	—
23 Чорнухінський	6,94	0,09	1,32	0,88	—	—	6,59	0,26	0,79	50,88	18,89	13,36	—	—	—
24 Чутівський	2,02	—	0,07	—	—	—	10,10	—	—	63,71	10,32	13,78	—	—	—
25 Шишацький	—	0,59	—	0,17	—	—	3,28	2,94	0,08	69,83	3,03	20,08	—	—	—

Наслідком дифузного просторового розподілу стала значна відносна довжина межі з навколишніми типами покриву, якими є переважно агроєкосистеми. Трав'янисті екосистеми слід розглядати як важливе джерело інвазії в агроєкосистеми тварин-хижаків. Важливість цього джерела підкреслюється ценотичною подібністю агроєкосистем і природних трав'янистих екосистем. Вони представлені переважно степовими (степантами) або лучними (пратантами) ценотичними елементами (Sumarokov, 2009).

Полтавська область розташована у межах лісостепової зони, але лісовий покрив представлений на дуже обмеженій території. Лісові масиви, які можна ідентифікувати за даними дистанційного зондування поверхні Землі засобами супутника MODIS, майже відсутні у Решетилівському,

Хорольському, Карлівському, Козельщинському районах. Лісові масиви у межах цих адміністративних одиниць представлені фрагментами у рамках складніших мозаїчних комплексів. Значну площу лісові масиви займають у Кременчуцькому (8,1%), Гадяцькому (8,2%), Великобагачанському (8,9%) та Котелевському (10,1%) районах. Штучні поверхні представлені урбанізованими територіями та пов'язані з розташуванням у межах області міських населених пунктів. Інші типи земної поверхні складають не значні за площею ділянки та не формують регулярних або закономірних патернів. Сукупність типів земної поверхні може бути відображенням ландшафтно-екологічного різноманіття. Цей показник кількісно визначено за допомогою індексу Шеннона (рис. 2).

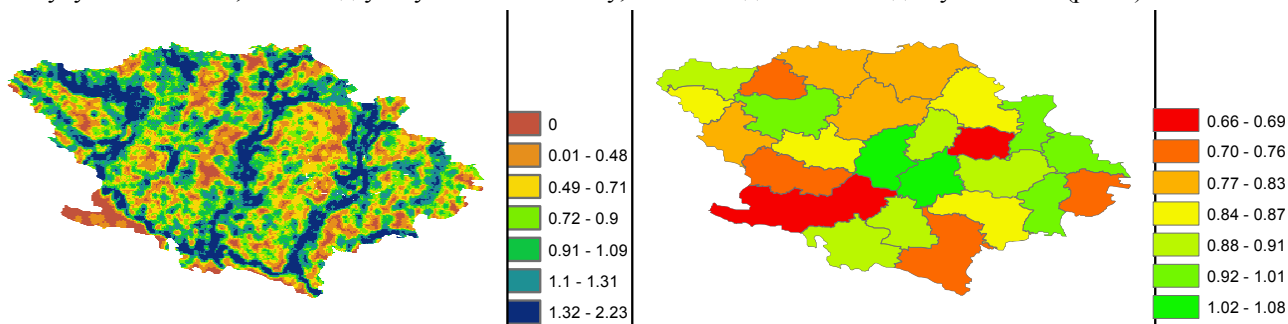


Рис. 2. Ландшафтно-екологічне різноманіття Полтавської області за індексом Шеннона (біт/піксель): зліва – просторове варіювання індексу; справа – зональна статистика за адміністративними районами

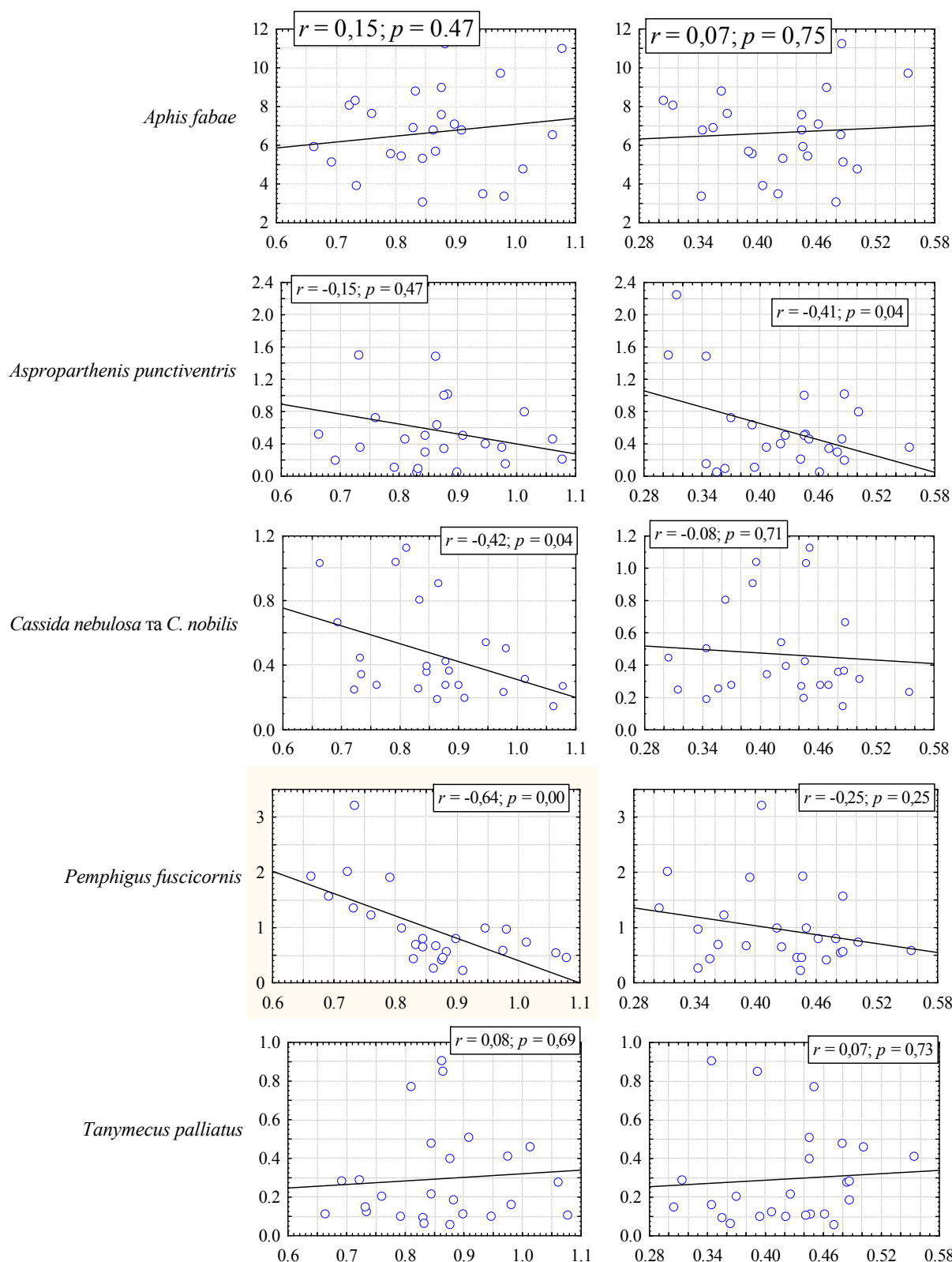


Рис. 3. Залежність варіювання чисельності шкідливих комах по районах Полтавської області за період 2008–2014 рр. (вісь ординат, стандартне відхилення) від ландшафтно-екологічного різноманіття (зліва) та просторового варіювання індексу Шеннона (стандартне відхилення, справа)

Найбільше ландшафтне різноманіття характерне для східних і центральних районів області. Найбільше ландшафтне різноманіття встановлене для Решетилівського (у середньому індекс Шеннона становить 1,07 біт/піксель) та Великобагачанського (1,06 біт/піксель) районів, розташо-

ваних у центрі Полтавської області. Найменше ландшафтне різноманіття властиве для Чорнухінського, Семенівського, Глобинського та Кобеляцького районів. Ми дослідили припущення про залежність чисельності шкідливих комах по районах Полтавської області від се-

реднього значення та стандартного відхилення індексу Шеннона, який характеризує ландшафтне різноманіття (рис. 3). Між варіюванням чисельності бурякової попелиці (*A. fabae*) та показниками ландшафтного різноманіття на обраному масштабному рівні не встановлено статистично вірогідного зв'язку.

Чисельність звичайного бурякового довгоносіка (*A. punctiventris*) негативно залежить від стандартного відхилення індексу Шеннона у межах адміністративних районів. За умов високого рівня ландшафтного різноманіття чисельність цього шкідника не сягає високих значень. У свою чергу, низький рівень ландшафтного різноманіття створює передумови для спалахів чисельності звичайного бурякового довгоносіка.

Для сірого бурякового довгоносіка (*T. palliatus*) не встановлено статистично вірогідної лінійної залежності чисельності від індексу ландшафтного різноманіття та стандартного відхилення його варіювання. Але графічний аналіз дозволяє припустити нелінійну залежність між цими показниками. Нелінійність визначає зону екстремуму, у межах якої чисельність шкідників може сягати найбільших значень. Для індексу Шеннона ця зона становить 0,8–0,9 біт/піксель.

Чисельність бурякової та лободової щитоносок (*C. nebulosa* та *C. nobilis*) демонструє залежність від ландшафтного різноманіття, вираженого індексом Шеннона. Найбільший ризик виникнення спалахів чисельності цих шкідників спостерігається в умовах низького ландшафтного різноманіття. Зі стандартним відхиленням індексу Шеннона існує нелінійний зв'язок: спостерігається рівень варіабельності різноманіття у діапазоні 0,40–0,46, за якого чисельність шкідників сягає найбільших значень. Аналогічна залежність спостерігається для бурякової кореневої попелиці (*P. fuscicornis*).

Для чисельності *P. fuscicornis* встановлено вірогідний статистичний зв'язок з індексом ландшафтного різноманіття Шеннона. Графічний аналіз залежності чисельності від стандартного відхилення значень індексу Шеннона дозволяє знайти зону, в межах якої спостерігаються найбільші рівні чисельності. Це діапазон значень стандартного відхилення індексу Шеннона 0,38–0,42.

Таким чином, ландшафтне різноманіття визначає умови, за яких найвірогідніше різке зростання чисельності шкідників. Низький рівень ландшафтного різноманіття відображає екологічну обстановку, за якої ризики спалахів чисельності шкідників найбільші. Рівень ландшафтного різноманіття в умовах Полтавської області передусім визначається співвідношенням агроєкосистем до ландшафтних комплексів інших типів. Значні одноманітні території, зайняті сільськогосподарськими угіддями, створюють умови для спалахів чисельності шкідників. Безумовно, природна хвилеподібна варіабельність чисельності популяцій тварин визначається комплексом екзогенних та ендегенних стосовно популяції чинників. Амплітуда коливань і, таким чином, господарсько-значима шкода від комах-фітофагів, визначаються рівнем ландшафтного різноманіття. Слід наголосити, що важливим чинником є саме ландшафтне різноманіття, а не тривіальна частка сільськогосподарських угідь у структурі покриття відповідної території.

Висновки

1. Найбільше ландшафтно-екологічне різноманіття характерне для східних і центральних районів Полтавської області. Найбільше ландшафтне різноманіття встановлене для Решетилівського (у середньому індекс Шеннона становить 1,07 біт/піксель) та Великобагачанського (1,06 біт/піксель) районів, розташованих у центрі Полтавської області. Найменше ландшафтне різноманіття властиве для Чорнухінського, Семенівського, Глобинського та Кобеляцького районів.

2. Загальний рівень ландшафтно-екологічного різноманіття та його динаміка впливають на стан і динаміку чисельності шкідників цукрового буряку в межах Полтавської області. Ландшафтне різноманіття визначає умови, за яких найвірогідніше різке зростання чисельності шкідників. Низький рівень ландшафтного різноманіття відображає екологічну обстановку, за якої ризики спалахів чисельності шкідників найбільші.

3. Рівень ландшафтного різноманіття в умовах Полтавської області передусім визначається співвідношенням агроєкосистем до ландшафтних комплексів інших типів. Значні одноманітні території, зайняті сільськогосподарськими угіддями, створюють умови для спалахів чисельності шкідників.

Бібліографічні посилання

- Barsov, V.A., Pilipenko, A.F., Zhukov, A.V., Kul'bachko, J.L., Kisenko, T.I., 1996. Sezonnye, godovye i vyzvannye antropogennymi faktorami izmeneniya struktury populacij pochvennyh i nazemnyh bespozvonochnyh zhivotnyh v nekotoryh biogeocenozaх central'nogo stepnogo Pridneprov'ya [Seasonal, annual and caused by anthropogenous factors structure population changes of soil and land invertebrates animals in some central steppe Pridniprovie biogeocoenosis]. Visn. Dnipropetr. Univ. 2, 24–30 (in Russian).
- Barsov, V.A., Kisenko, T.I., Kul'bachko, J.L., Zhukov, A.V., 1997. Problemy ohrany jentomofauny landshaftov Dnepropetrovshchiny, nahodjashchisja pod ugrozoi ischeznovenija [Dnipropetrovsk landscapes protection problems of entomofauna which is under the threat of disappearance]. Frantsiya ta Ukrayina, Naukovo-Praktychnyy Dosvid u Konteksti Dialohu Natsional'nykh Kul'tur 2(2), 6–7 (in Russian).
- Vasil'ev, V.P. (ed.), 1989. Vrediteli sel'skohozjajstvennykh kul'tur i lesnyh nasazhdenij [Pests of agricultural crops and wood plantings]. Urozhaj, Kiev 3 (in Russian).
- Dychenko, O.Y., 2012. Tsyklichnist' masovykh rozmnozen' komakh-shkidnykiv tsukrovych buryakiv v Ukrayini [Cyclic dynamic of the high infestations of sugar beets pest insects in Ukraine]. Visnyk Poltav's'koyi Derzhavnoyi Ahraryoi Akademiyi 1, 81–83 (in Ukraine).
- Dychenko, O.Y., 2011. Istoriya masovykh rozmnozen' osnovnykh shkidnykiv tsukrovych buryakiv [History of high infestations of sugar beets main pest]. Visnyk Poltav's'koyi Derzhavnoyi Ahraryoi Akademiyi 3, 185–187 (in Ukraine).
- Zhukov, A.V., Kunah, O.N., Zadorozhnaja, G.A., Andrushevich, E.V., 2013. Landshaftnaja jekologija kak osnova prostanstvennogo analiza produktivnosti agrocenozov [Landscape ecology as a basis of the spatial analysis of the agrocoenosis productivity]. Ecology and Noospherology 24(1), 68–80 (in Russian).
- Zhukov, A.V., 2005. Bioraznoobrazie i ustojchivost' v prostanstve pochvennoj mezofauny [Biodiversity and spatial stabil-

- ity of the soil mesofauna]. Ecology and Noospherology 16(3–4), 165–177 (in Russian).
- Zhukov, A.V., Kunah, O.N., Konovalova, T.P., 2011. Landshaftnyj aspekt jekologicheskoy nishi slepyshej [Landscape aspect of the mole rats (*Spalax microphthalmus* Guldensstedt 1770) ecological niche]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 3, 13–27 (in Russian).
- Pysarenko, P.V., Dychenko, O.Y., 2014. Odnochasnist' (synkhronnist') zminy dynamiky shkidnykh buryakiv tsukrovykh u Tsentral'nomu Lisostepu Ukrayiny [Synchronize dynamic changes of the sugar beets pest in Central Ukrainian Forest Steppes]. Visnyk Poltav'skoy Derzhavnoyi Ahraryoi Akademiyi 3, 33–35 (in Ukrainian).
- Sumarokov, A.M., Zhukov, A.V., 2006. Obosnovanie vosstanovleniya jekologicheskogo potentsiala agrobiocenozov pri umen'shenii pesticidnykh nagruzok v Ukraine [Ground of renewal of ecological potential of agrobiogeocenoses at diminishing of pesticidal loadings in Ukraine]. Kharkov Entomological Society Gazette 14(1–2), 145–154 (in Russian).
- Sumarokov, A.M., Zhukov, A.V., 2013. Pokazatel' vosstanovleniya bioticheskogo potentsiala agrojekosistem pri umen'shenii pesticidnykh zagruzok [Recovery rates of biotic potential of agrarian ecosystems with reduction of pesticide load]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 9(4), 83–108 (in Russian).
- Beddington, J.R., Free, C.A., Lawton, J.H., 1976. Concepts of stability and resilience in predator – prey models. J. Anim. Ecol. 45, 791–816.
- Bianchi, F., Booi, C.J.H., Tschamtkke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. Proc. R. Soc. B. 273, 1715–1727.
- Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyy, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).
- Bulakhov, V.L., Emel'janov, I.G., Pakhomov, O.Y., 2003. Bio-raznoolobrazie kak funktsional'naja osnova jekosistem [Biodiversity as functional basis of ecosystems]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ecol. 11(1), 3–8.
- Carpenter, S.R., Kraft, C.E., Wright, R., He, X., Soranno, P.A., Hodgson, J.R., 1992. Resilience and resistance of alake phosphorus cycle before and after a food web manipulation. Am. Nat. 140, 781–798.
- Cottingham, K.L., Carpenter, S.R., 1994. Predictive indices of ecosystem resilience in models of north temperate lakes. Ecology 75, 2127–2138.
- DeAngelis, D.L., 1980. Energy flow, nutrient cycling, and ecosystem resilience. Ecology 61, 764–771.
- DeAngelis, D.L., Bartell, S.M., Brenkert, A.L., 1989. Effects of nutrient recycling and food chain length on resilience. Am. Nat. 134, 778–805.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., DiFonzo, C.D., O'Neal, M., Chacon, J., Wayo, M., Schmidt, N., Mueller, E., Heimpel, G.E., 2009. Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. Ecol. Appl. 19(1), 143–154.
- Global Land Cover 2000 database, 2003. European Commission, Joint Research Centre, <http://bioval.jrc.ec.europa.eu/products/glc2000/glc2000.php>.
- Harrison, G.W., 1979. Stability under environmental stress: Resistance, resilience, persistence, and variability. Am. Nat. 113, 659–669.
- Harwell, M.A., Ragsdale, H.L., 1979. Eigengroup analyses of linear ecosystem models. Ecol. Model. 7, 239–255.
- Harwell, M.A., Cropper, W.P., Ragsdale, H.L., 1977. Nutrient recycling and stability: A reevaluation. Ecology 58, 660–666.
- Holling, C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. Annu. Rev. Ecol. Syst. 4, 1–23.
- Ives, A.R., 1995. Measuring resilience in stochastic systems. Ecol. Monogr. 65, 217–233.
- Lee, J.J., Inman, D.L., 1975. The ecological role of consumers – an aggregated systems view. Ecology 56, 1455–1458.
- Loreau, M., 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent theoretical advances. Oikos 91, 3–17.
- Loreau, M., 1994. Material cycling and the stability of ecosystems. Am. Nat. 143, 508–513.
- O'Neill, R.V., DeAngelis, D.L., Waide, J.B., Allen, T.F.H., 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press, Princeton.
- Pakhomov, O.Y., Gasso, V.Y., Goloborodko, K.K., Poljakov, M.V., Grycan, Y.I., Bulakhov, V.L., Brygadyrenko, V.V., Kljuchko, Z.F., Mezherin, S.V., Novicky, R.O., Pysanec, Y.M., Pljushh, I.G., Ponomarenko, O.L., Puchkov, O.V., Radchenko, V.G., 2011. Chervona knyha Dnipropetrovskoi oblasti. Tvarynnyj svit [The red book of Dnipropetrovsk region. Animals]. New Print, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Pimm, S.L., Lawton, J.H., 1978. On feeding on more than one trophic level. Nature 275, 542–544.
- Pimm, S.L., Raven, P., 2000. Extinction of numbers. Nature 403, 843–845.
- Pimm, S.L., 1984. The complexity and stability of ecosystems. Nature 307, 321–326.
- Pimm, S.L., 1979. The structure of food webs. Theor. Popul. Biol. 16, 144–158.
- Schmidt, M.H., Tschamtkke, T., 2005. Landscape context of sheetweb spider (Araneae: Linyphiidae) abundance in cereal fields. J. Biogeogr. 32, 467–473.
- Steinman, A.D., Mulholland, P.J., Palumbo, A.V., Flum, T.F., DeAngelis, D.L., 1991. Resilience of lotic ecosystems to a light-elimination disturbance. Ecology 72, 1299–1313.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I., Tschamtkke, T., 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. Oikos 101, 18–25.
- Tschamtkke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity: Ecosystem service management. Ecol. Lett. 8, 857–874.
- Vincent, T.L., Anderson, L.R., 1979. Return time and vulnerability for a food chain model. Theor. Popul. Biol. 15, 217–231.

Надійшла до редколегії 23.02.2015



УДК 581.1/2

Вплив проквіназиду та гідроксиду міді на гомеостаз аніонів у рослинах озимої пшениці в генеративну фазу розвитку

М.Є. Рязанова, В.В. Швартау

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ, Україна

Досліджено вплив проквіназиду та гідроксиду міді на структурні показники рослин озимої пшениці, їх стійкість до борошнистої роси (*Blumeria graminis* (DC) Speer), а також на гомеостаз пулів вільних аніонів у генеративну фазу розвитку. Обробка проквіназидом і гідроксидом міді збільшує продуктивну кущистість, забезпечує стійкий захист рослин озимої пшениці від борошнистої роси, створює оптимальні умови для розвитку рослин, їх зимівлі. Аналіз аніонного складу листків та колосу пшениці свідчить про інтенсифікацію метаболічних процесів рослини, пов'язані з ремобілізацією та транспортом елементів із флагових листків у колос під час дозрівання зерна.

Ключові слова: борошниста роса; продуктивна кущистість; озима пшениця; проквіназид; гідроксид міді

Effect of proquinazid and copper hydroxide on homeostasis of anions in winter wheat plants in generative phase of development

M.E. Riazanova, V.V. Schwartz

Institute of Plant Physiology and Genetics of NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine

The study deals with the effect of proquinazid and copper oxide application on structural characteristics and resistance of wheat to powdery mildew, as well as remobilisation and redistribution of anions pools at generative stage of development. The trial series was conducted in the experimental agricultural production of the Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine. Field experiments were carried out with Smuglyanka variety of winter wheat. The trial series included the application of fungicides such as Talius (proquinazid, 200 g/L) 0,25 L/ha and Kocide 2000 (copper hydroxide, 350 g/kg) 150 and 300 g/ha, and combination of both fungicides. Sprays were applied at tillering stage in autumn in the first trial series and at tillering-booting stage in spring in the second one. Assessment of affected plants by powdery mildew was carried out visually in points. Anion concentration was determined with the use of ion chromatography. Application of fungicides at tillering stage increases the amount of productive stems in wheat plants. The highest effect was recorded for application of copper hydroxide at dose of 300 g/ha in autumn. Analysis of plants affected by powdery mildew shows that application of proquinazid and its composition with copper hydroxide provides sustained protection against *Blumeria graminis* (DC) Speer. Application of fungicides at tillering stage contributes to increase of the pool of free nitrogen, phosphorus and sulfur anions in leaf tissues compared to control. These changes in anion composition may be caused by fungicide effect on activity of N, P, S transporters, as well as internal regulatory mechanisms of elements' uptake by plants. Comparing the results of the autumn and spring application of fungicides should note the increase in concentration of free phosphates in wheat leaves in the 2nd trial with proquinazid and its composition with copper hydroxide. Accumulation of nitrogen in the nitrate form occur in the period of maximum activity of plants during grain maturation, that is why the increase of free nitrates concentration in all trial series may indicate the remobilization of nitrogen from vegetative organs to caryopsis. Analysis of wheat ear of the 1st trial shows increase in concentrations of free nitrates and phosphates in all trial series which may be explained by intensification of metabolic processes that occur in the ear during grain maturation. Comparison of results of 1st and 2nd trials shows the decrease of Cl concentration in plants of the 2nd trial which can be associated with extension of photosynthetic activity of leaves and participation of element in oxidative phosphorylation, as well as its binding with polypeptides belonging to photolysis complex of water of photosystem II. Thus, application of proquinazid and copper hydroxide at tillering stage increases the productive tillering capacity

*Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, вул. Васильківська, 31/17, Київ, 03022, Україна
Тел.: +38-044-257-90-18, +38-063-362-30-36. E-mail: marina.rz@mail.ru, schwartau@ifrg.kiev.ua*

*Institute of Plant Physiology and Genetics of NAS of Ukraine, 31/17, Vasylkivska Str., Kiev, 03022, Ukraine
Tel.: +38-044-257-90-18, +38-063-362-30-36. E-mail: marina.rz@mail.ru, schwartau@ifrg.kiev.ua*

and enhances the pools of N, P, S free anions in winter wheat plants. These changes can be explained by the effect of fungicides on plant metabolic processes associated with remobilization and transport of elements from flag leaves to the ears during grain maturation. Autumn application of fungicides provides an excellent protection level against powdery mildew of winter wheat plants and creates optimal conditions for plants' development and wintering. Treatment of plants in spring is highly effective against powdery mildew at tillering-booting stage.

Keywords: powdery mildew; productive tillering; proquinazid; copper hydroxide

Вступ

Пшениця – основна сільськогосподарська культура для 40% населення світу, а загальна її посівна площа складає близько 200 млн га (Lackermann et al., 2011). Важливу роль у підвищенні врожайності озимої пшениці відіграє створення нових сортів із високим генетичним потенціалом продуктивності та екологічної пластичності, а також удосконалення технологій вирощування, таких як методи обробки ґрунту, мінерального живлення, контроль бур'янів, шкідників і хвороб (Morgun et al., 2010). Багато сортів чутливі до захворювань, спричинених грибними патогенами, які перешкоджають нормальному росту рослини або негативно впливають на якість врожаю. Фунгіциди, які використовують для контролю грибних захворювань озимої пшениці, потребують до 20% від витрат на виробництво пшениці (Cook et al., 1999). Борошниста роса злакових (збудник – *Blumeria graminis* (DC) Speer, також має назву *Erysiphe graminis*) – широко розповсюджена хвороба злаків, особливо у районах вирощування озимих пшениці та ячменю, насамперед у Поліссі та Лісостепу. Борошниста роса – облигатний біотрофний паразит, включає різні фізіологічні форми залежно від рослини-хазяїна (*B. graminis* f. sp. *tritici* для пшениці або *B. graminis* f. sp. *hordei* для ячменю) (Felsenstein et al., 2010). Гриб викликає передчасне відмирання листків, плюсклість зерна та зниження врожайності у цілому. Зимую збудник у вигляді міцелію – на озимих, та у клейстотеціях – на рослинних рештках (Prigge et al., 2004). Сильне ураження восени прикореневих та нижньостеблових листків спричинює збільшення загиблених рослин під час перезимівлі, а також зменшує кількість продуктивних стебел і знижує врожай на 8–25%, а в роки епіфітотії – суттєво більше.

Серед фунгіцидів особливої уваги заслуговує клас квіназолінів, який впливає на життєздатність спор збудника, пригнічує утворення апресоріїв і проростання спор, має чітко виражений антиспоруляційний ефект. Першим фунгіцидом цього класу був проквіназид, розроблений Du Pont de Nemours. Даний фунгіцид рекомендований для контролю борошнистої роси у злакових та винограду і має як прямий вплив на збудника, так і опосередкований, індукуючи власні механізми захисту рослин (Walters et al., 2007; Dietz, 2012; Kaiho, 2014). У 1882 році ботанік П'єр-Марі-Алексіс Мілардет запропонував формуляцію на основі міді, яка врятувала французьку виноробну промисловість. Його спостереження щодо впливу суміші сульфату міді та луґу на збудника пероноспорозу у винограду покладені в основу створення бордоської суміші. Спостереження щодо стимулювальної дії суміші на врожайність і стан здоров'я рослин винограду довели значення міді як важливого мікроелемента для рослин (Ostrovskaya, 1961). Нещодавно запропоновано теорію

стосовно механізму дії міді як фунгіциду на неспецифічну денатурацію сульфгідрильних груп протеїнів. Іон міді у молярних (рідше мілімолярних) концентраціях токсичний для всіх рослинних клітин, тому повинен використовуватись у дискретних дозах або у відносно нерозчинній формі для попередження пошкодження рослинних тканин. Існує велика кількість мідьмісних фунгіцидів, доступних для сільськогосподарського виробництва (Barker and Pilbeam, 2006). У класі неорганічних мідьмісних фунгіцидів найефективнішим з усіх форм є гідроксид міді. Іони двовалентної міді впливають на ключові процеси патогенезу: структуру білків, функціонування ферментів, системи транспорту електронів та клітинні мембрани.

Крім дії на грибкові патогени, деякі класи фунгіцидів можуть викликати фізіологічні зміни у культур, такі як підвищення толерантності до абіотичних стресів, подовження або зниження фотосинтетичної активності, модифікації у балансі регуляторів росту рослин тощо (Vinancio et al., 2003; Dias, 2012; Petit et al., 2012; Agudelo, 2013). Нині недослідженим залишається вплив фунгіцидів на вміст елементів живлення у рослинах пшениці, їх взаємодія та вплив на накопичення аніонів, які можуть бути важливим показником гомеостазу іонів.

Мета даної статті – оцінити вплив обробки проквіназидом і гідроксидом міді у фазу кушіння на структурні показники рослин озимої пшениці, стійкість до борошнистої роси, а також на мобілізацію та перерозподіл пулів аніонів у генеративну фазу розвитку.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкт досліджень – озима пшениця (*Triticum aestivum* L.) сорту Смоглянка. Досліди проводили у дослідному сільськогосподарському виробництві Інституту фізіології рослин та генетики НАН України. Варіанти досліді включали обробку $\text{Cu}(\text{OH})_2$ (Косайд 2000) у дозі 150 та 300 г/га, проквіназид (Таліус) 0,25 л/га та комбінацію $\text{Cu}(\text{OH})_2$ і проквіназиду в дозах 150 г/га та 0,25 л/га відповідно. Перша серія дослідів включала обробку восени у фазу кушіння, друга – весняну обробку фунгіцидами наприкінці фази кушіння – на початку трубкування. Кожний варіант мав п'ять повторностей.

Обстеження посівів та облік ураження рослин проведено у фазу кушіння восени, навесні наприкінці кушіння – на початку виходу в трубку. Інтенсивність ураження рослин визначено за фактично зайнятою міцелієм площею листка та стебла, виражено у балах або відсотках: 0 – хвороба відсутня, рослина здорова; 1 бал (дуже слабка) – поодинокі подушечки гриба на листках та міжвузлях нижнього ярусу, уражено до 10% площі; 2 бали (слабка) – помірна кількість подушечок гриба на листках та міжвузлях нижнього ярусу, уражено 11–25% площі; 3 бали (середня) – на нижніх листках розвиток

значний, на верхніх – подушечки гриба розсіянй, уражено 26–50% площі; 4 бали (сильна) – всі листки та міжвузля сильно уражені, подушечки зливаються, з численням спороношенням, уражено понад 50% площі, може уражатися колос (Vereshchagin, 2001).

Для визначення кількості основних неорганічних аніонів наважку 50 мг сухого рослинного матеріалу розчиняли у 15 мл деіонізованої води 18 Мом (Scholar-UV Nex Up 1000, Human Corporation, Korea) та тричі екстрагували на водяній бані (100 °C) протягом 15 хв. Загальний об'єм витяжки доводили до 50 мл. Отриманий екстракт фільтрували (діаметр пор – 0,45 мкм). Вміст аніонів визначали за допомогою іонного хроматографа IC PRO 881 Metrohm (Швейцарія) з кондуктометричним детектором (діапазон 0–15 000 мкс/см) та колонкою Metrosep A supp 5 250 x 4,0 мм, як елюент використано карбонатний буфер 3,2 mM Na₂CO₃ + 1 mM NaHCO₃.

Первинну обробку даних здійснювали за допомогою програми Magic Net IC v.1.1 Metrohm, статистичну – з використанням Statistica 6.0.

Результати та їх обговорення

Внесення фунгіцидів у фазу кушіння підвищує загальну та продуктивну кущистість у рослин озимої пшениці (табл. 1). При цьому статистично достовірний ефект на кількість продуктивних пагонів має осіннє застосування гідроксиду міді у кількості 300 г/га. Кількість продуктивних пагонів у цих варіантах збільшувалась на 35% порівняно з контролем. Варіанти з використанням проквіназиду та його комбінації з гідроксидом міді збільшували даний показник на 30% та 23% відповідно. Відмітимо також деяке зниження висоти рослин у дослідних варіантах порівняно з контролем.

Таблиця 1

Вплив гідроксиду міді та проквіназиду на структурні показники рослин озимої пшениці

Варіант досліджу	Загальна кількість пагонів, шт		Кількість продуктивних пагонів, шт		Висота рослини, см	
	осінь*	весна**	осінь	весна	осінь	весна
Контроль (без обробки)	4,50	4,50	3,80	3,80	99,8	99,8
Cu(OH) ₂ 150 г/га	5,00	5,70	3,80	4,65	100,3	95,4
Cu(OH) ₂ 300 г/га	5,95	4,90	5,15	4,55	93,7	93,0
Cu(OH) ₂ 150 г/га + Проквіназид 0,25 л/га	6,05	5,45	4,70	4,25	98,9	95,0
Проквіназид 0,25 л/га	6,40	5,20	4,95	4,45	97,0	97,5
HIP _{0,05}	1,03		0,91		2,18	

Примітки: сорт м'якої озимої пшениці Смуглянка, * – обробка рослин восени у фазу кушіння; ** – обробка рослин навесні у фазу кінець кушіння – початок трубкування.

Аналізуючи рослини на ураженість борошнистою росою, встановили, що застосування проквіназиду та його комбінації з гідроксидом міді забезпечує стійкий захист від патогену (табл. 2). Обробка фунгіцидами восени створює оптимальні умови для розвитку рослин та їх зимівлі.

Таблиця 2

Ураженість рослин озимої пшениці борошнистою росою за умов осіннього та весняного застосування фунгіцидів

Варіант	Ураженість борошнистою росою (<i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>tritici</i>), балів	
	осінь*	весна**
Контроль (без обробки)	3,3	3,5
Cu(OH) ₂ 150 г/га	1,6	2,1
Cu(OH) ₂ 300 г/га	1,1	1,3
Cu(OH) ₂ 150 г/га + Проквіназид 0,25 л/га	0,7	0,7
Проквіназид 0,25 л/га	0,4	0,4

Примітки: див. табл. 1.

Внесення фунгіцидів у фазу кушіння сприяє підвищенню пулу вільних аніонів азоту, фосфору та сірки у тканинах листка порівняно з контролем (табл. 3). Зазначені зміни аніонного складу можуть підпорядковуватись впливу внесених фунгіцидів на активність переносників N, P, S, а також внутрішніх механізмів регуляції поглинання елементів рослиною. У праці Raghothama (1999) зазначено, що Н-АТФаза та пірофосфатаза підтримують електрохімічний градієнт, необхідний для транспорту фосфору через тонопласт. Сигнальний механізм для

підтримання гомеостазу фосфору на рівні цілої рослини складніший. В умовах обмеженого фосфорного живлення даний елемент ремобілізується та транспортується зі старих листків до молодих або в інші органи, що активно розвиваються.

Порівнюючи результати осіннього та весняного застосування фунгіцидів, слід зазначити зростання кількості вільних фосфатів у листках озимої пшениці у разі застосування проквіназиду та його комбінації з гідроксидом міді на 48% та 14% відповідно. Разом із цим відмітимо зменшення кількості даного аніона на 16% у варіанті з гідроксидом міді у дозі 300 г/га. Подібний результат можна пояснити впливом активних іонів міді, яка міститься у фунгіциді, на біохімічні процеси накопичення та передачі енергії в рослині. Поглинання та асиміляція сульфату також може модулюватися зміною активності транспортерів, у тому числі під впливом вторинних сірковмісних речовин (цистеїн, глутатіон) і ферментів, що беруть участь у відновленні сульфату (De Kok et al., 2011). Вплив фунгіцидів на вміст сульфату в рослині може проявлятися у збільшенні активності глутатіон-S-трансферази та синтезу глутатіону і, як наслідок, підвищенні стійкості до грибкових захворювань.

Взаємодія міді та азоту добре освітлена в літературі (Ostrovskaya, 1961; Tills and Alloway, 1981; Singh and Swarup, 1982), накопичення азоту в нітратній формі відбувається у період максимальної активності рослин під час дозрівання зерна, тому підвищення концентрації

NO₃⁻ у рослинному матеріалі може свідчити про ремобілізацію азоту з вегетативних органів у зернівки. Порівнюючи результати осіннього та весняного застосування фунгіцидів, виявили суттєве підвищення концентрації нітрату у варіантах із гідроксидом міді (150 г/га) та проквіназидом.

Хлор необхідний рослинам для підтримання постійного рівня рН і мембранного потенціалу. Порівняння результатів осіннього та весняного застосування фунгіцидів свідчить про зниження концентрації іонів хлору в усіх дослідних варіантах у другій серії дослідів. Зниження концентрації хлору може бути пов'язане з участю цього елемента в окисному фосфорилуванні, а також зв'язуванням хлору з поліпептидами, що входять до

комплексу фотолізу води фотосистеми II. Слід відмітити зростання кількості іонів хлору за умов осіннього застосування комбінації проквіназиду та гідроксиду міді на 13% порівняно з контролем.

Щодо колосу озимої пшениці, порівняння результатів осіннього внесення проквіназиду та Cu(OH)₂ із контролем свідчить про підвищення концентрацій вільних аніонів азоту та фосфору в усіх дослідних варіантах, що можна пояснити інтенсифікацією метаболічних процесів, які відбуваються у колосі під час формування зерна (табл. 4). Найбільшу різницю у кількості вільних аніонів фосфору та сірки залежно від сезону внесення слід відмітити у варіанті з гідроксидом міді (300 г/га).

Таблиця 3

Накопичення вільних аніонів у флагових листках озимої пшениці

Варіант дослідів	Cl ⁻ , г/кг		NO ₃ ⁻ , г/кг		PO ₄ ³⁻ , г/кг		SO ₄ ²⁻ , г/кг	
	осінь*	весна**	осінь	весна	осінь	весна	осінь	весна
Контроль (без обробки)	6,198 ± 0,012	6,198 ± 0,012	0,714 ± 0,001	0,714 ± 0,001	4,533 ± 0,033	4,533 ± 0,047	6,891 ± 0,027	6,891 ± 0,027
Cu(OH) ₂ 150 г/га	5,907 ± 0,027	4,505 ± 0,003	2,139 ± 0,009	2,763 ± 0,021	4,764 ± 0,078	4,977 ± 0,015	7,857 ± 0,021	9,660 ± 0,300
Cu(OH) ₂ 300 г/га	6,204 ± 0,012	6,285 ± 0,003	2,421 ± 0,003	2,199 ± 0,003	6,258 ± 0,012	5,319 ± 0,009	5,871 ± 0,309	8,049 ± 0,309
Cu(OH) ₂ 150 г/га + Проквіназид 0,25 л/га	7,155 ± 0,015	5,361 ± 0,021	1,227 ± 0,015	1,443 ± 0,033	4,875 ± 0,003	5,577 ± 0,105	9,930 ± 0,750	5,559 ± 0,009
Проквіназид 0,25 л/га	5,565 ± 0,003	5,169 ± 0,003	0,924 ± 0,018	1,593 ± 0,003	4,242 ± 0,073	6,285 ± 0,009	7,887 ± 0,087	8,280 ± 0,300
НІР _{0,05}	0,042		0,047		0,170		0,969	

Примітки: див. табл. 1.

Таблиця 4

Накопичення вільних аніонів у колосі озимої пшениці

Варіант дослідів	Cl ⁻ , г/кг		NO ₃ ⁻ , г/кг		PO ₄ ³⁻ , г/кг		SO ₄ ²⁻ , г/кг	
	осінь*	весна**	осінь	весна	осінь	весна	осінь	весна
Контроль (без обробки)	1,806 ± 0,078	1,806 ± 0,078	0,174 ± 0,003	0,174 ± 0,003	1,666 ± 0,065	1,666 ± 0,065	2,205 ± 0,021	2,205 ± 0,021
Cu(OH) ₂ 150 г/га	1,986 ± 0,006	2,473 ± 0,006	0,397 ± 0,005	0,263 ± 0,002	2,559 ± 0,006	2,503 ± 0,026	1,761 ± 0,009	1,875 ± 0,015
Cu(OH) ₂ 300 г/га	1,447 ± 0,002	4,050 ± 0,027	0,187 ± 0,020	0,353 ± 0,002	2,128 ± 0,023	5,895 ± 0,033	1,815 ± 0,045	3,960 ± 0,030
Cu(OH) ₂ 150 г/га + Проквіназид 0,25 л/га	1,765 ± 0,044	2,685 ± 0,001	0,184 ± 0,002	0,205 ± 0,002	3,015 ± 0,012	3,981 ± 0,027	2,115 ± 0,015	2,610 ± 0,030
Проквіназид 0,25 л/га	1,765 ± 0,044	2,625 ± 0,045	0,184 ± 0,002	0,270 ± 0,005	3,030 ± 0,001	3,512 ± 0,063	2,160 ± 0,001	1,575 ± 0,025
НІР _{0,01}	0,160		0,032		0,154		0,112	

Примітки: див. табл. 1.

Різницю аніонного складу у дослідних варіантах першої та другої серії дослідів можна пояснити активацією метаболічних процесів у рослин під час обробки фунгіцидами у фазу кушіння, запасанням поживних речовин і активнішим поглинанням мінеральних елементів після весняного відновлення кушіння. Відмітимо зростання у 2,8 раза кількості аніонів хлору у колосі пшениці під час весняного застосування гідроксиду міді у дозі 300 г/га, а також підвищення кількості даного аніона відповідно на 49% та 52% у випадку застосування проквіназиду та його композиції з гідроксидом міді у другій серії дослідів. Можна припустити, що зростання кількості хлоридів у колосі є свідченням мобілізації елемента та поліпшення його

транспорту до метаболічно активних тканин. Фунгіциди підвищують активність антиоксидантної системи рослин, сприяють уповільненню деградації хлорофілу та білків у листках, що дозволяє рослинам подовжувати фотосинтетичну активність у листках і використовувати більше елементів живлення протягом пізніх стадій розвитку (Lopez et al., 2014).

Висновки

Обробка проквіназидом та Cu(OH)₂ у фазу кушіння збільшує продуктивну куцистість, що є однією з умов підвищення врожайності, а також сприяє підвищенню пулу вільних аніонів N, P, S у рослин озимої пшениці.

Зазначені зміни можуть відбуватися за рахунок впливу дослідних фунгіцидів на метаболічні процеси рослини, пов'язані з ремобілізацією та транспортом елементів із флагових листків у колос під час дозрівання зерна. Осіння обробка фунгіцидами забезпечує високий рівень захисту від борошнистої роси на рослинах озимої пшениці та створює оптимальні умови для розвитку рослин та їх зимівлі. Обробка рослин навесні також має високу ефективність проти борошнистої роси у фазу кушіння – трубкування.

Бібліографічні посилання

- Agudelo, C.A.B., 2013. Effects of fungicides on physiological parameters and yield formation of wheat assessed by non-invasive sensors (doctoral dissertation). Retrieved from <http://hss.ulb.uni-bonn.de/2014/3596/3596.pdf>
- Barker, A.V., Pilbeam, D.J., 2006. Handbook of Plant Nutrition. CRC Press.
- Cook, R.J., Hims, M.J., Vaughan, T.B., 1999. Effects of fungicide spray timing on winter wheat disease control. *Plant Path.* 48, 33–50.
- De Kok, L.J., Stulen, I., Hawkesford, M.J., 2011. Sulfur nutrition in crop plants. In: M.J. Hawkesford & P. Barraclough (Eds.), *The Molecular and Physiological Basis of Nutrient Use Efficiency in Crops*. Wiley & Sons, Inc. pp. 295–309.
- Dias, M.C., 2012. Phytotoxicity: An overview of the physiological responses of plants exposed to fungicides. *J. Bot.* 2012, 1–4.
- Dietz, J., 2012. Recently introduced powdery mildew fungicides. In W. Krämer, U. Schirmer, P. Jeschke & M. Witschel (Eds.) *Modern Crop Protection Compounds* (2nd ed.). Wiley-VCH Verlag & Co. KGaA.
- Felsenstein, F., Semar, M., Stammler, G., 2010. Sensitivity of wheat powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) towards Metrafenone. *Gesunde Pflanz.* 62(1), 29–33.
- Kaiho, T., 2014. Iodine chemistry and applications. John Wiley & Sons, Inc, Hoboken, NJ.
- Lackermann, K.V., Conley, S.P., Gaska, J.M., Martinka, M.J., Esker, P.D., 2011. Effect of location, cultivar, and diseases on grain yield of soft red winter wheat in Wisconsin. *Plant Dis.* 95, 1401–1406.
- Lopez, J.A., Rojas, K., Swart, J., 2014. The economics of foliar fungicide applications in winter wheat in Northeast Texas. *Crop Prot.* 67, 35–42.
- Morgun, V.V., Schwartau, V.V., Kiriziy, D.A., 2010. Fiziologicheskie osnovy formirovaniya vysokoy produktivnosti zernovyh zlakov [The physiological basis for the formation of high productivity of cereals]. *Physiology and Biochemistry of Crop Plants* 42(5), 371–392 (in Russian).
- Ostrovskaya, L.K., 1961. Fiziologicheskaya rol' medi i osnovy primeneniya mednyh udobreniy [The physiological role of copper and basics of application of copper fertilizers]. *Ukr. Akad. Agricult. Science, Kyiv* (in Russian).
- Petit, A.N., Fontaine, F., Vatsa, P., Clément, C., Vaillant-Gaveau, N., 2012. Fungicide impacts on photosynthesis in crop plants. *Photosynth. Res.* 111(3), 315–326.
- Prigge, G., Gerhard, M., Habermeyer, J., 2004. Pilzkrankheiten und Schadsymptome im Getreidebau. *Landwirtschaftsverlag Münster*.
- Raghothama, K.G., 1999. Phosphate acquisition. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50, 665–693.
- Singh, D.V., Swarup, C., 1982. Copper nutrition of wheat in relation to nitrogen and phosphorus fertilization. *Plant Soil* 65(3), 433–436.
- Tills, A.R., Alloway, B.J., 1981. The effect of ammonium and nitrate nitrogen sources on copper uptake and amino acid status of cereals. *Plant Soil* 62(2), 279–290.
- Venancio, W.S., Rodrigues, M.A.T., Begliomini, E., Luiz de Souza, N., 2003. Physiological effects of strobilurin fungicides on plants. *Publ. UEPG Ci. Exatas Terra, Ci. Agr. Eng.* 9(3), 59–68.
- Vereshchagin, L.N., 2001. Vrediteli i bolezni zernovyh kolosovyh kul'tur [Pests and diseases of cereal crops]. *Univest marketing, Kyiv* (in Russian).
- Walters, D., Newton, A., Lyon, G., 2007. Induced resistance for plant defense. A sustainable approach to crop protection. *Blackwell Publishing*.
- White, P.J., Broadley, M.R., 2001. Chloride in soils and its uptake and movement within the plant: A review. *Ann. Bot.* 88(6), 967–988.

Надійшла до редколегії 03.03.2015



УДК 631.461

Мікробіота породних відвалів вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району за внесення золи

С.В. Кузьмішина, С.О. Гнатуш, А.А. Галушка

Львівський національний університет імені Івана Франка, Львів, Україна

Досліджено мікробіоту породного відвалу Центральної збагачувальної фабрики, відвалів вугільних шахт «Візейська» та «Надія» Червоноградського гірничопромислового району. Показано вплив внесення золи із Добротвірської ТЕС до породи відвалів на кислотність субстратів та чисельність еколого-трофічних груп мікроорганізмів у лабораторних умовах. Внесення золи у пропорціях зола : порода 1 : 5 сприяє підлученню субстратів відвалів, змінюючи кислотність на 1,25–2,59 одиниці порівняно з вихідними субстратами. Внесення золи до порід відвалів зумовило підвищення чисельності клітин мікроскопічних грибів порівняно з контролями з найвищою кількістю у пробах червоної породи основного відвалу Центральної збагачувальної фабрики (ЦЗФ). Без внесення золи найвищу чисельність виявили у пробах, узятих під мохом тераси відвалу шахти «Надія». У більшості проб після внесення золи чисельність клітин безбарвних сіркоокиснювальних нейтрофільних бактерій була удвічі-втричі вищою, ніж у контролях із найвищою кількістю клітин у дослідному зразку під мохом тераси відвалу шахти «Візейська». Для олігонітрофільних бактерій відмітили їх домінування у дослідних пробах із внесенням золи. Чисельність клітин безбарвних сіркоокиснювальних ацидофільних бактерій у контрольних пробах була вищою, ніж у пробах після внесення золи, зокрема в оголених субстратах проб із підніжжя та тераси відвалу шахти «Надія». Для актиноміцетів також виявили помітно вищу кількість у контрольних пробах без внесення золи з найістотношою різницею у 8,6 раза у пробах червоної породи основного відвалу ЦЗФ. У більшості досліджених зразків внесення золи зумовило зниження кількості клітин деструкторів целюлози удвічі порівняно з контролями.

Ключові слова: мікроскопічні гриби; олігонітрофільні бактерії; актиноміцети; безбарвні сіркоокиснювальні бактерії

Microbiota of coal pit waste heaps of Chervonograd Mining Region after coal ash application

S.V. Kuzmishyna, S.O. Hnatush, A.A. Halushka

Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine

The aim of this work was to determine the impact of addition of coal ash from Dobrotvir TPP to waste heaps gangue (Chervonograd Mining Region) on the number of different groups of microorganisms. 20 samples from three waste heaps, from the black and red gangue, under the mosses and from bare substrate and also from terrace, top and base of each waste heap, were selected. Waste heaps gangues with coal ash from Dobrotvir TPP were mixed in vitro and left for 10 days. We used proportion of coal ash to gangue as 1 to 5. Microorganisms were grown in Petri dishes containing 20–30 ml agar medium and in 22 ml tubes at temperature of 28 °C. Microscopic fungi were revealed on Mash-agar; oligonitrophilic bacteria – on Ashby medium; actinomycetes – on Chapek's medium; cellulose decomposing aerobic bacteria – on Hetchenson medium; colorless sulfur oxidizing bacteria: neutrophilic – on Beyerinck medium, acidophilic – on Silverman and Lundgren 9K medium. The acidity value of waste heaps gangue samples was determined by pH meter pH-150M. We observed that samples collected under the mosses had lower acidity compared to samples from the bare substrate. We also revealed lower acidity of the overburn red gangue than the acidity of freshly deposited black gangue. To sum up, application of coal ash resulted in lowering of acidity value among all samples under study. Coal ash addition led to increase in number of microscopic fungi cells compared to the appropriate control samples. The highest quantity of microscopic fungi ($16.2 \pm 0.79 \times 10^5$ CFU/g of gangue) was revealed in sample from red rock of the main waste heap of Central Enrichment Plant (CEP). At the same time, we observed the highest cell number in the control sample under the mosses of "Nadija" coal pit waste heap, $(6.1 \pm 0.3) \times 10^5$ CFU/g of gangue. After coal ash addition, most samples featured 2–3 times higher quantities of colorless sulfur-oxidizing neutrophilic bacteria cells. The highest cell number of these microorganisms was observed in sample under the mosses of

“Vizejska” coal pit waste heap. The same dominance of oligonitrophilic bacteria cell number in experimental samples over control samples was indicated. The highest cell quantity was recorded for the sample under the moss from terrace of waste heap of “Nadija” coal pit (25.6 ± 1.3) $\times 10^4$ CFU/g of gangue and in sample from red rock of CEP main waste heap (21.1 ± 1.1) $\times 10^4$ CFU/g of gangue, being 43.3 and 31.7 times higher than the appropriate controls. Meanwhile, the number of colorless sulfur-oxidizing acidophilic bacteria in control samples was higher than that after coal ash addition, particularly, on the bare substrate samples from the base and terrace of waste heap of “Nadija” coal pit. Higher cell number in control samples without coal ash was typical for actinomycetes with the greatest difference (8.6 times) before and after coal ash addition in a sample from red rock of CEP main waste heap. We detected 2 times lower number of cellulose-decomposing aerobic bacteria in the majority of experimental samples compared to appropriate control samples under study. In that way, we noticed that addition of coal ash from Dobrotvir TPP to waste heaps gangue (in proportion of coal ash to gangue as 1 to 5) caused reduction of substrate acidity value. Under these conditions the number of colorless sulfur-oxidizing neutrophilic bacteria, oligonitrophilic bacteria and microscopic fungi cells increased. But on the other hand, coal ash addition resulted in lowering of the number of colorless sulfur-oxidizing acidophilic bacteria, actinomycetes, and cellulose-decomposing aerobic bacteria cells.

Keywords: microscopic fungi; oligonitrophilic bacteria; actinomycetes; colorless sulfur-oxidizing bacteria

Вступ

На площі Червоноградського гірничопромислового району Львівсько-Волинського кам'яновугільного басейну 211 га відведено під відвали порід (Baranov, 2008). Субстрати відвалу Центральної збагачувальної фабрики (ЦЗФ) мають низьку частку органічних речовин та високий вміст важких металів, характеризуються високою кислотністю, незадовільними агрохімічними та гідрологічними показниками водних стоків (Baranov et al., 2010; Baranov and Knysh, 2007).

Склад мікробіоти породних відвалів залежить від фізико-хімічних характеристик складованої породи (Surridge et al., 2009; Jaroshko, 2013). Мікроорганізми руйнують мінерали, утворюючи кислоти та переводячи зольні елементи у доступні для решти бактерій та вищих рослин форми (Kornujasova and Neverova, 2011). Дослідженнями, проведеними нами раніше, підтверджено домінування мікроскопічних грибів, а також мікроорганізмів, що використовують мінеральні форми нітрогену, на ініціальній та посттехногенній фазах розвитку екосистем на породних відвалах вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району.

Для поліпшення структури деградованого ґрунту вугільну золу застосовують як поживну домішку, оскільки вона знижує об'ємну щільність і поліпшує водоемність субстрату, оптимізує рівень pH, поліпшує аерацію, містить необхідні макро- та мікроелементи тощо (Kishor et al., 2010). Суміш золи та осаду стічних вод сприяє інтенсифікації мікробного дихання за умови, що вміст золи не перевищує 50% суміші (Wong and Lai, 1996). За даними різних авторів, унесення золи спричинює зміну ферментативної активності ґрунту, а також впливає на співвідношення різних груп мікроорганізмів. Зокрема, внесення низьких доз висококальцієвмісної вугільної золи зумовлює зниження гідролітичної кислотності ґрунту (Gibchyns'ka et al., 2009), викликає збільшення кількості амілолітичних і целюлозолітичних мікроорганізмів (Korosteljova et al., 2013), метанотрофних бактерій, мікроскопічних грибів і актиноміцетів, а також спричинює підвищення активності інвертази та фосфатаз (Emmerling et al., 2000; Nayak et al., 2014; Singh and Pandey, 2013; Surridge et al., 2009). Однак, за даними інших дослідників (Helstovski et al., 2014), відомо, що внесення золи змінює співвідношення між кількістю бактерій та грибів і зменшує активність дегідрогеназ і фосфатаз, підвищуючи активність уреаз.

Раніше ми встановили, що внесення золи під насадження *Pinus sylvestris* L. і *Betula pendula* L. відвалу ЦЗФ сприяло зниженню кислотності складованої породи та спричинило зміну кількісного співвідношення мікроорганізмів різних груп (Kuznishyna et al., 2014). Однак відсутні дані про вплив вугільної золи на мікробіоту різних порід відвалів вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району Львівсько-Волинського кам'яновугільного басейну.

Мета дослідження полягала у встановленні впливу внесення золи із Добротвірської ТЕС до породи відвалу ЦЗФ, відвалів шахт «Візейська» та «Надія» на чисельність еколого-трофічних груп мікроорганізмів у лабораторних умовах.

Матеріал і методи досліджень

Аналізували проби із трьох об'єктів: основного відвалу ЦЗФ, відвалів шахт «Візейська» і «Надія». Збір матеріалу проводили з вершини, терас і підніжжя, під мохами (ПМ) та з оголеного субстрату (ОС). Виділяли зразки чорного (неперегоріла порода) та червоного (перегоріла порода) кольорів. Породи відвалів змішували із золою Добротвірської ТЕС у пропорціях зола : порода 1 : 5 та витримували 10 діб. Контролем були проби породи без додавання золи. На живильні середовища висівали розведені розчини узятих із відвалів проб без золи (контрольні зразки) та із золою (дослідні зразки). Інкубували у термостаті за температури 28 °C (Terper et al., 1987). Мікроскопічні гриби виявляли на сусло-агарі, олігонітрофільні бактерії – на середовищі Ешбі, актиноміцети – на середовищі Чапека, целюлозоруйнівні аеробні бактерії – на середовищі Гетченсона, безбарвні сіркоокиснювальні бактерії нейтрофільні – на середовищі Бейеринка, ацидофільні – на середовищі Сільвермана–Люндгрена 9К (Gudz' et al., 2014; Terper et al., 1987). Підрахунок кількості колонієутворювальних одиниць (КУО/г породи) проводили, враховуючи розведення та вологість проб, яку визначали за загальноприйнятою методикою (Terper et al., 1987). Кислотність ($pH_{вод}$) проб порід відвалів визначали електронним pH-метром pH-150M (Arinushkina, 1970).

Для проб визначали основні статистичні показники (середнє арифметичне – M , стандартне відхилення – m , рівні достовірності ознак – σ). Діаграми побудовані з використанням програми Origin 6.1.

Результати та їх обговорення

Внесення золи до породи відвалів може спричинити зміну кислотності субстрату залежно від співвідношення компонентів. Проведеними дослідженнями було показано, що за внесення золи Добротвірської ТЕС у пропорціях зола : порода 1 : 5 спостерігається зміна кислотності субстратів (табл.). Кислотність проб ($pH_{\text{вод}}$) породних відвалів визначали як у контрольному варіанті, так і за внесення золи із Добротвірської ТЕС. Аналізуючи

показники pH контрольних проб, установили, що кислотність порід відвалу ЦЗФ вища, ніж кислотність порід відвалів шахт «Візейська» та «Надія». Імовірно, така різниця пояснюється тим, що нині продовжується скидання породи на відвал ЦЗФ, менш інтенсивно процес здійснюється на відвалі шахти «Надія», а відвал шахти «Візейська» не зазнає такого втручання, про що свідчить його більша заселеність рослинами та багатший видовий склад флори (Baranov et al., 2010; Baranov, 2008).

Таблиця

Вплив унесення золи із Добротвірської ТЕС на кислотність субстрату на породному відвалі ЦЗФ, відвалах шахт «Візейська» та «Надія»

Проба	Місце відбору	$pH_{\text{вод}}$	
		без золи	після внесення золи, 1 : 5
1	ЦЗФ, друга тераса, під мохом	$4,61 \pm 0,020$	$6,79 \pm 0,120^{**}$
2	ЦЗФ, друга тераса, оголений субстрат	$4,42 \pm 0,005$	$6,85 \pm 0,135^{**}$
3	ЦЗФ, чорна порода, основний відвал	$3,03 \pm 0,015$	$4,32 \pm 0,015^{***}$
4	ЦЗФ, червона порода, основний відвал	$4,85 \pm 0,040$	$6,94 \pm 0,080^{***}$
5	ЦЗФ, свіжонасипана порода ¹	$2,88 \pm 0,005$	$4,65 \pm 0,085^{***}$
6	Відвал шахти «Візейська», вершина, під мохом	$4,29 \pm 0,020$	$6,81 \pm 0,175^{**}$
7	Відвал шахти «Візейська», основа, під мохом	$4,85 \pm 0,030$	$6,98 \pm 0,150^{**}$
8	Відвал шахти «Візейська», під мохом	$4,56 \pm 0,005$	$6,93 \pm 0,055^{***}$
9	Відвал шахти «Візейська», вершина, оголений субстрат	$3,38 \pm 0,010$	$5,27 \pm 0,035^{***}$
10	Відвал шахти «Візейська», тераса, під мохом	$4,85 \pm 0,110$	$6,10 \pm 0,474^{*}$
11	Відвал шахти «Візейська», тераса, оголений субстрат	$4,15 \pm 0,055$	$6,49 \pm 0,110^{***}$
12	Відвал шахти «Візейська», основа, оголений субстрат	$5,48 \pm 0,005$	$7,01 \pm 0,075^{***}$
13	Відвал шахти «Надія», тераса, під мохом	$5,53 \pm 0,065$	$7,47 \pm 0,225^{**}$
14	Відвал шахти «Надія», оголений субстрат, червона порода	$5,33 \pm 0,010$	$7,65 \pm 0,085^{***}$
15	Відвал шахти «Надія», вершина, під мохом, чорна порода	$5,07 \pm 0,120$	$6,65 \pm 0,075^{***}$
16	Відвал шахти «Надія», вершина, під мохом, червона порода	$5,33 \pm 0,040$	$7,84 \pm 0,005^{***}$
17	Відвал шахти «Надія», оголений субстрат, чорна порода	$4,91 \pm 0,020$	$6,74 \pm 0,060^{***}$
18	Відвал шахти «Надія», тераса, оголений субстрат	$3,74 \pm 0,020$	$5,82 \pm 0,230^{**}$
19	Відвал шахти «Надія», підніжжя, під мохом	$5,21 \pm 0,140$	$7,70 \pm 0,030^{**}$
20	Відвал шахти «Надія», підніжжя, оголений субстрат	$3,95 \pm 0,040$	$6,54 \pm 0,050^{***}$
Зола	Добротвірська ТЕС	$8,70 \pm 0,065$	
dH ₂ O	—	$5,62 \pm 0,015$	

Примітки: ¹ – порода насипана у 2013 році; * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ – вірогідність зміни порівняно з контролем; $n = 5$.

Найвищою кислотністю характеризуються проби чорної та свіжонасипаної порід ЦЗФ та проби з оголених субстратів відвалів шахт «Візейська» та «Надія». Проби породи, взяті під мохом, мають нижчу кислотність, ніж кислотність проб оголеного субстрату, а перегоріла порода характеризується нижчою кислотністю, ніж свіжонасипана. Внесення золи спричинює зниження кислотності всіх проб на 1,25–2,59 одиниці з найменшим впливом золи на субстрат, узятий під мохом тераси відвалу шахти «Візейська», та субстрат чорної породи основного відвалу ЦЗФ, в яких, очевидно, наявні компоненти, що сприяють додатковому підкисленню породи. Найбільше підвищення pH (на 2,5 одиниці) спостерігали у пробах з оголеного субстрату підніжжя відвалу шахти «Надія», а також під мохом вершини відвалу шахти «Візейська», під мохом підніжжя відвалу шахти «Надія» та з оголеного субстрату другої тераси ЦЗФ.

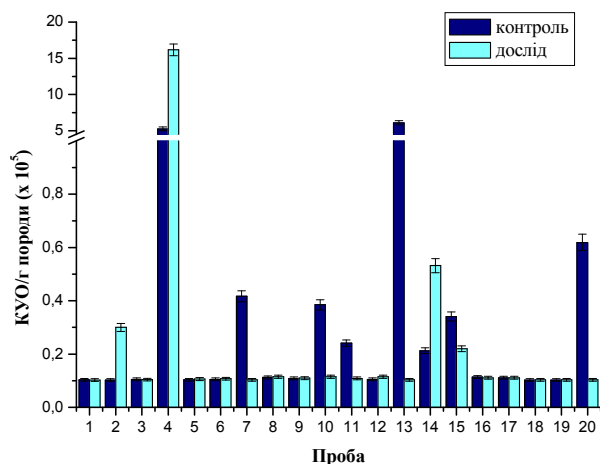
Проведені мікробіологічні дослідження проб порід відвалів свідчили про зміну чисельності різних груп мікроорганізмів за внесення золи. Зокрема, внесення золи до порід відвалів зумовило підвищення чисельності клітин мікроскопічних грибів (рис. 1 а) порівняно з кон-

трольними пробами червоної породи основного відвалу ЦЗФ (утричі більше), оголеного субстрату другої тераси ЦЗФ (у 2,9 раза більше) та оголеного субстрату червоної породи відвалу шахти «Надія» (у 2,5 раза більше). Без внесення золи найвищу чисельність клітин мікроскопічних грибів виявили під мохом тераси відвалу шахти «Надія» – $(6,1 \pm 0,30) \times 10^5$ КУО/г породи та у червоній породі ЦЗФ – $(5,3 \pm 0,26) \times 10^5$ КУО/г породи. Велика кількість мікроорганізмів була у контрольних пробах з оголеного субстрату підніжжя та під мохом тераси відвалу шахти «Надія» (що ушестеро більше за чисельність мікроорганізмів із відповідних дослідних проб), пробах, узятих під мохом основи та під мохом тераси відвалу шахти «Візейська» (відповідно у 4,0 та 3,3 раза більше).

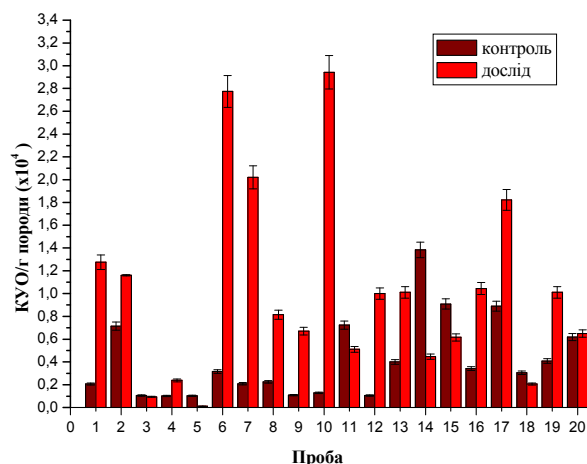
Кількість клітин безбарвних сіркоокиснювальних нейтрофільних бактерій (рис. 1 б) у контрольних пробах коливалась у межах від $(0,10 \pm 0,005) \times 10^4$ КУО/г породи до $(0,93 \pm 0,050) \times 10^4$ КУО/г породи, крім проб з оголеного субстрату червоної породи та під мохом чорної породи вершини відвалу шахти «Надія» і проб з оголеного субстрату відвалу шахти «Візейська», в яких чисельність

у 1,5–2,0 раза більша, ніж у дослідних пробах. У решти проб після внесення золи чисельність клітин була у 2–3 рази вищою, ніж у контролях, зокрема суттєве збільшення чисельності КУО/г породи спостерігали у дослід-

них пробах: під мохом тераси, основи та вершини відвалу шахти «Візейська» – у 23, 9,7 і 8,8 раза більше; в оголеному субстраті основи та під мохом другої тераси ЦЗФ – у 9,5 та 6,2 раза більше, відповідно.



a

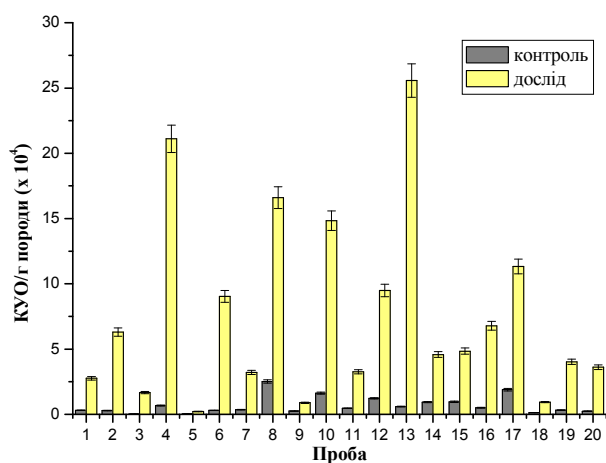


б

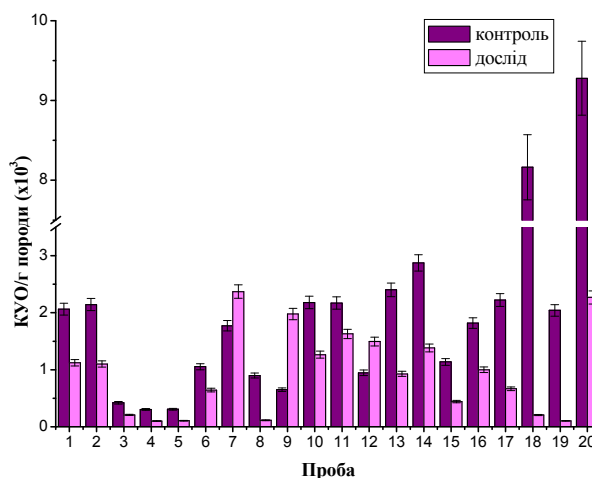
Рис. 1. Вплив золи на чисельність мікроскопічних грибів (а) та клітин безбарвних сіркоокиснювальних нейтрофільних бактерій (б): породний відвал ЦЗФ: 1 – друга тераса ПМ, 2 – друга тераса ОС, 3 – чорна порода, основний відвал, 4 – червона порода, основний відвал, 5 – свіжонасипана порода; відвал шахти «Візейська»: 6 – вершина ПМ, 7 – основа ПМ, 8 – ПМ, 9 – вершина ОС, 10 – тераса ПМ, 11 – тераса ОС, 12 – основа ОС; відвал шахти «Надія»: 13 – тераса ПМ, 14 – ОС, червона порода, 15 – вершина ПМ, чорна порода, 16 – вершина ПМ, червона порода, 17 – ОС, чорна порода, 18 – тераса ОС, 19 – підніжжя ПМ, 20 – підніжжя ОС

Для олігонітрофільних бактерій відмітили чітко виражене домінування у дослідних пробах з унесенням золи (рис. 2 а), зокрема у пробах чорної породи основного відвалу ЦЗФ чисельність (КУО/г породи) більша у 22 рази порівняно із контролем; під мохом і в оголеному субстраті підніжжя відвалу шахти «Надія» – у 21,7 та 15,2 раза відповідно; під мохом основи відвалу шахти «Візейська» – у 9 разів. Найвищу чисельність клітин мікроорганізмів мали проби, узяті під мохом тераси відвалу шахти «Надія» ($(25,6 \pm 1,3) \times 10^4$ КУО/г породи) та з червоної породи основного відвалу ЦЗФ ($(21,1 \pm 1,1) \times 10^4$ КУО/г породи), що у 43,3 та 31,7 раза більше за чисельність клітин мікроорганізмів у контрольних пробах.

Чисельність клітин безбарвних сіркоокиснювальних ацидофільних бактерій (рис. 2 б) у контрольних пробах була вищою, ніж у пробах після внесення золи, зокрема, в оголених субстратах проб із підніжжя ($(9,30 \pm 0,46) \times 10^3$ КУО/г породи) та тераси ($(8,16 \pm 0,40) \times 10^3$ КУО/г породи) відвалу шахти «Надія». Винятком стали проби, в яких кількість клітин ацидофільних безбарвних сіркоокиснювальних бактерій стала вищою після внесення золи: оголений субстрат вершини та основи відвалу шахти «Візейська» – у 3,0 та 1,6 раза; під мохом основи відвалу шахти «Візейська» – в 1,3 раза.



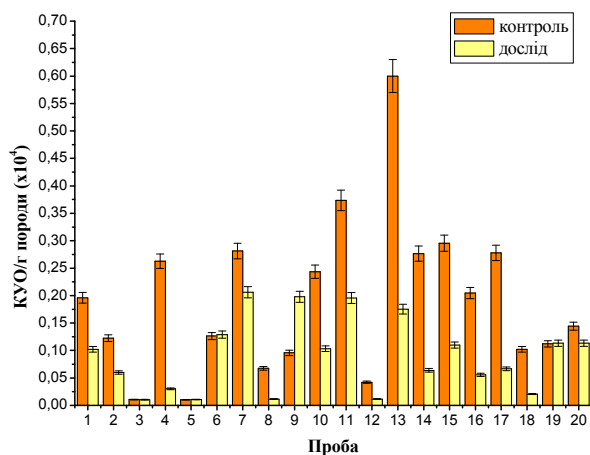
a



б

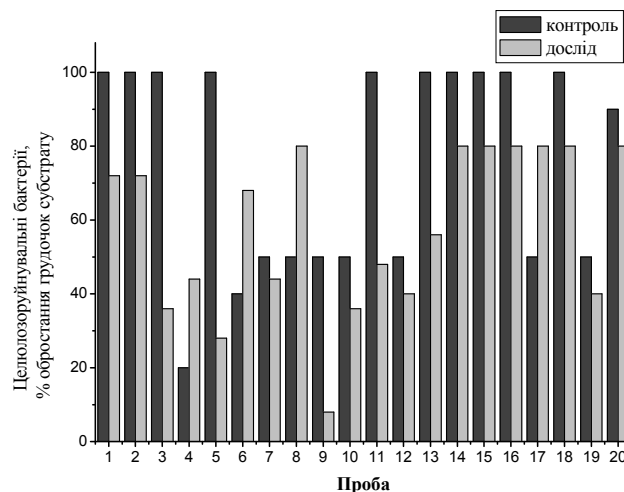
Рис. 2. Вплив золи на чисельність клітин олігонітрофільних бактерій (а) та безбарвних сіркоокиснювальних ацидофільних бактерій (б) у пробах порід: див. рис. 1

Для актиноміцетів (рис. 3 а) також виявили помітно вищу кількість клітин у контрольних пробах без внесення золи: у 3,4 раза – під мохом тераси відвалу шахти «Надія» ($(0,60 \pm 0,03) \times 10^4$ КУО/г породи), у 8,6 раза – у червоній породі основного відвалу ЦЗФ. Виняток становить проба з оголеного субстрату відвалу шахти «Візейська», де чисельність КУО у дослідному варіанті у 2,1 раза більша



а

за їх кількість у контролі без золи. Чисельність клітин актиноміцетів як у контрольних, так і у дослідних варіантах істотно між собою не відрізнялась у пробах під мохами вершини відвалу шахти «Візейська» та з підніжжя відвалу шахти «Надія», а також у пробах чорної та свіжонасипаної порід відвалу ЦЗФ.



б

Рис. 3. Вплив золи на чисельність клітин актиноміцетів (а) та целюлозуруйнівних аеробних бактерій (б) у пробах відвалів порід: див. рис. 1

Аналізували кількість клітин целюлозуруйнівних аеробних бактерій методом обростання грудочок субстрату на середовищі Гетченсона (рис. 3 б). Загальну кількість грудочок приймали за 100% та вираховували у відсотках кількості грудочок, які обросли колоніями целюлозуруйнівних бактерій. У більшості досліджених зразків унесення золи зумовило зниження кількості виявлених деструкторів целюлози удвічі, порівняно з відповідними контролями. Винятками стали проба червоної породи основного відвалу ЦЗФ та проби, узяті під мохами відвалу шахти «Візейська», в яких чисельність бактерій дослідного зразка відповідно в 2,2, 1,7 та 1,6 раза вища за чисельність у контролі. Серед дослідних проб найвищу чисельність (80%) має третина зразків, а найнижчу кількість деструкторів целюлози (8%) виявили у дослідній пробі оголеного субстрату вершини відвалу шахти «Візейська». Серед контрольних проб найвища частка (100%) характерна для половини зразків.

Висновки

Унесення золи із Добротвірської ТЕС до породи відвалів у пропорціях зола : порода 1 : 5 спричинює зниження кислотності породи відвалів. За цих умов збільшується чисельність клітин безбарвних сіркоокиснювальних нейтрофільних бактерій, олігонітрофільних бактерій та мікроскопічних грибів, однак кількість клітин безбарвних сіркоокиснювальних ацидофільних бактерій, актиноміцетів, целюлозуруйнівних аеробних бактерій зменшується.

Бібліографічні посилання

- Arinushkina, E.V., 1970. *Rukovodstvo po himicheskomu analizu pochv* [Guide to chemical analysis of soil]. MGU, Moscow (in Russian).
- Baranov, V.I., 2008. *Ekologichnyj opys porodnogo vidvalu vugil'nyh shaht CZF «ZAT L'vivsystemenergo» jak ob'jekta dlja ozelenennja* [Ecological description of CEP coal pit waste heaps "CJSC Lvivsystemenergo" as an object for landscaping]. *Visn. L'viv. un-tu. Ser. biol.* 46, 172–178 (in Ukrainian).
- Baranov, V.I., Guz, M.M., Gavryljak, M.S., Vashhuk, S.P., 2010. *Vyvchennja vmistu vazhkyh metaliv u derevnyh roslin na dekastovanyh g'runtah porodnogo vidvalu vugil'nyh shaht* [The study of heavy metals content in arboreal plants on waste heaps coal pits degraded soil]. *Naukovij visnik NLTU Ukrai'ny* 20(1), 68–72 (in Ukrainian).
- Baranov, V.I., Knysh, I.B., 2007. *Himiko-mineralogichnyj sklad porid vidvalu vugil'nyh shaht CZF «Lvivsystemenergo» ta i'h vplyv na prorostrannja nasinnja* [Chemical and mineralogical composition of the coal pit waste heaps CEP "Lvivsystemenergo" and their effect on seed germination]. *Promyslova botanika: Stan ta perspektyvy rozvytku: Materialy V Mizhnar. nauk. konf., Donec'k*, 36–37 (in Ukrainian).
- Emmerling, C., Liebner, C., Haubold-Rosar, M., Katur, J., Schröder, D., 2000. Impact of organic matter application on microbial biomass and activity of recultivated soils in the Lusatia Coal Mining Area. *Plant Soil* 220, 129–138.
- Gibchyn's'ka, M.A., Bashuc'ka, U.B., Ljevandovska, L.V., 2009. *Vplyv zoly burogo vugillja na fizychni vlastyvyosti g'runtu* [Influence of brown coal ash on soil physical properties]. *Nauk. Visn. NLTU Ukrai'ny* 19(9), 67–71 (in Ukrainian).
- Gudz', S.P., Hnatush, S.O., Javors'ka, G.V., Bilins'ka, I.S., Borsukevych, B.M., 2014. *Praktykum z mikrobiologii* [Practical microbiology]. LNU, Lviv (in Ukrainian).

- Jaroshko, M., 2013. Kyslotnist' g'runtiv ta i'i' vplyv na zhyvlen-nja roslyn [The soil acidity and its effect on plant nutrition]. *Agronom* 1, 30–33 (in Ukrainian).
- Kornyjasova, N.A., Neverova, O.A., 2011. Ocenka vlijanija inokuljata pochvennyh mikroorganizmov na nekotorye harakteristiki rosta i urozhaja ovsa v uslovijah porodnogo otvala ugol'nogo razreza «OAO Kedrovskij» [Assessing the impact of soil microbial inoculum on some of the characteristics of growth and yield of oats in a coal pit waste heap of “JSC Kedrovsky”]. *Vest. Tomsk. Gos. Univ.* 351, 159–162 (in Russian).
- Korosteljova, L.A., Tret'jakova, O.I., Docenko, S.P., Isaeva, T.A., 2013. Vlijanie othodov jelevatorov i zoly ot ih szhi-ganija na mikrofloru rizosfery, rizoplany i filloplany ozimoj pszenicy [Effect of waste elevators and ash from their burning on the microflora of the rhizosphere, rizoplana and filloplana of winter wheat]. *Nauchnyj zhurnal KubGAU* 87(3). Retrieved from: <http://ej.kubagro.ru/2013/03/pdf/40.pdf> (in Russian).
- Kuzmishyna, S.V., Hnatush, S.O., Baranov, V.I., 2014. Mikro-biota porodnogo vidvalu Central'noi' zbagachuval'noi' fabryky Chervonograds'kogo girnychopromyslovogo rajonu za vnesennja zoly [Microbiota of the Central Enrichment Plant of Chervonograd Mining Region after coal ash applying]. *Microbiol. Biotechnol.* 4(28), 69–76 (in Ukrainian).
- Nayak, A.K., Raja, R., Rao, K.S., Shukla, A.K., Mohanty, S., Shahid, M., Tripathi, R., Panda, B.B., Bhattacharyya, P., Anjani, K., Lal, B., Sethi, S.K., Puri, C., Nayak, D., Swain, C.K., 2014. Effect of fly ash application on soil microbial response and heavy metal accumulation in soil and rice plant. *Ecotoxicol. Environ. Safe.* In Press.
- Kishor, P., Ghosh, A.K., Kumar, D., 2010. Use of flyash in agri-culture: A way to improve soil fertility and its productivity. *Asian J. Agric. Res.* 4(1), 1–14.
- Singh, J.S., Pandey, V.C., 2013. Fly ash application in nutrient poor agriculture soils: Impact on methenotrophs population dynamics and paddy yields. *Ecotoxicol. Environ. Safe.* 89, 43–51.
- Surridge, A.K.J., van der Merwe, A., Kruger, R., 2009. Prelimi-nary microbial studies on the impact of plants and South Af-rican fly ash on amelioration of crude oil polluted acid soils. *World of coal Ash (WOCA) Conference*. Lexington, KY, USA, 4–7.
- Tepper, E.Z., Shel'nikova, V.K., Pereverzeva, G.I., 1987. *Prak-tikum po mikrobiologii* [Practical Microbiology]. Agropromizdat, Moscow (in Russian).
- Wong, J.W.C., Lai, K.M., 1996. Effect of an artificial soil mix from coal fly ash and sewage sludge on soil microbial activ-ity. *Biol. Fert. Soils* 23(4), 420–424.

Надійшла до редколегії 27.02.2015



УДК 551.468.3(262.5)

**Половая структура популяции и цикл размножения
Echinogammarus olivii (Crustacea, Isopoda)
в сообществе обрастания Одесского залива Черного моря**

А.Ю. Варигин

Институт морской биологии НАН Украины, Одесса, Украина

Выявлена половая структура популяции и определены особенности цикла размножения *Echinogammarus olivii* (Milne-Edwards, 1830) в сообществе обрастания Одесского залива Черного моря. Показана годовая динамика соотношения полов у этих ракообразных. Размножение *E. olivii* происходит в течение всего года, но наиболее интенсивно весной. Приведены данные по плодовитости вида в условиях прибрежного сообщества обрастания. Показана связь данного параметра с длиной и массой ракообразных. Приведены уравнения зависимости сырой и сухой массы самцов, яйценосных и неяйценосных самок *E. olivii* от их длины. В конце лета зафиксированы массовые миграции этих ракообразных из прибрежной зоны в глубинные, менее прогретые слои воды.

Ключевые слова: динамика соотношения полов; цикл размножения; плодовитость; сообщество обрастания

**Sexual structure of population and reproduction cycle
of *Echinogammarus olivii* (Crustacea, Isopoda)
in the fouling community of Odessa Bay (Black Sea)**

A.Y. Varigin

Institute of Marine Biology of NASU, Odessa, Ukraine

The sexual structure of *Echinogammarus olivii* (Milne-Edwards, 1830) population in the fouling community of Odessa Bay (Black Sea) has been determined. It is shown that the annual dynamics of sexual structure is conditioned by the peculiarities of the breeding cycle of this species in the coastal fouling community. Throughout the year quantitative prevalence of females over males was recorded. *E. olivii* breeding process takes place throughout the year. Peak of the breeding of this species falls within the early spring when the water temperature reaches 10 °C. During the period of mass reproduction of crustaceans, sex ratio in the population is aligned. In this time the number of ovigerous females reaches 96% of the total. At the end of mass reproduction process the previous generation of adults die. Males eliminate earlier than females. In this period up to six females fall on one male. In early summer, 79% of population of these crustaceans comprise young immature species. In late summer, *E. olivii*, avoiding overheating, migrate from the coastal zone in the deeper layers and less warmed water. In the autumn crustaceans return to the coastal zone of the sea. At the same time, they reach sexual maturity and are ready for a new cycle of reproduction. In the Black Sea this species can produce up to four generations per year. In winter, when water temperature is lower, sex ratio in the population of crustaceans is aligned again. Maximum absolute fertility of females *E. olivii* in the fouling community of Odessa Bay is equal to 31 eggs. The relationship of this parameter with length and weight of the crustaceans is shown. Coefficients of the equations of the dependence of wet to dry weights of males, oviparous and non-oviparous females of *E. olivii* on their length are presented. Absolute fertility parameters growth with increasing size of crustaceans females has been detected.

Keywords: sex ratio changes; reproduction cycle; fertility; fouling community

Введение

Представитель разноногих ракообразных *Echinogammarus olivii* (Milne-Edwards, 1830) является средиземно-морско-лузитанским видом, широко распространенным у европейского и африканского побережья Атлантического океана, а также в Средиземном и Черном морях (Greze, 1977; Sezgin et al., 2001; Bakir and Katagan, 2014). Это подвижное животное представляет собой типичную прибрежную форму, часто встречающуюся у самого уреза воды (Ugurova and Shadrin, 2009). Обычно эти ракообразные обитают в условиях солонатоводных лагун и приустьевых районов моря среди зарослей водорослей и морских трав (Makkaveeva, 1979; Diviacco and Bianchi, 1987; Marzano et al., 2003; Marzano et al., 2007; Karacuha et al., 2009; Son et al., 2010). В сообществе обрастания как естественных, так и искусственных твердых субстратов среди мидий и макрофитов *E. olivii* находит себе пищу и убежище (Kalkan et al., 2006, 2007; Teaca, 2006; Sezgin and Aydemir, 2010; Kovaleva et al., 2014).

Как и другие прибрежные формы, *E. olivii* обладает широким спектром адаптаций к жизни в условиях часто изменяющихся абиотических факторов среды. В то же время он весьма чувствителен к дефициту кислорода в воде, а также к органическому и нефтяному загрязнению моря (Milovidova, 1974; Smoljar and Novikov, 1979; Bat, 2001). По способу питания *E. olivii* относится к трофической группе полифагов. Он потребляет как растительные, так и животные пищевые объекты, отдавая предпочтение первым. В спектр его питания входит детрит, одноклеточные водоросли, макрофиты, мелкие беспозвоночные, а также погибшие животные (Greze, 1973). В некоторых случаях проявляет склонность к каннибализму (Greze, 1985).

В то же время *E. olivii* является пищевым объектом для некоторых видов рыб, обитающих в прибрежной зоне моря (Kvach and Zamorov, 2001). В Черном море этот вид ракообразных является промежуточным хозяином паразитических скребней (Belofastova, 2007). Ввиду своей массовости и доступности *E. olivii* часто используется в качестве тестового вида в биомониторинге состояния морской среды (Bat, 2005).

Черноморские *E. olivii* служили в качестве модельных объектов для токсикологических исследований, а также для изучения особенностей энергетического обмена у беспозвоночных (Milovidova, 1974; Abolmasova, 1975; Smoljar and Novikov, 1979). Основные черты жизненного цикла *E. olivii* подробно описаны для крымской популяции (Greze, 1972). В северо-западной части Черного моря, где существуют специфические условия ввиду ее мелководности и влияния стока крупных рек, подобные исследования не проводились.

Цель работы состояла в выяснении годовой динамики половой структуры и характера цикла размножения *E. olivii* в прибрежном сообществе обрастания Одесского залива, где это ракообразное является массовым видом.

Материал и методы исследований

Материалом для работы послужили пробы, отобранные на подводной поверхности берегозащитных

сооружений, расположенных в прибрежной зоне Одесского залива. Пробы отбирали ежемесячно с января по декабрь 2014 г. с помощью металлической рамки размером 20×20 см, обтянутой мельничным газом. Содержимое каждой рамки промывали через систему почвенных сит с минимальным размером ячеек 0,5 мм. Собранных ракообразных идентифицировали, определяли их пол, измеряли длину (расстояние от переднего края головы до конца тельсона) с точностью до 100 мкм и сырую массу (предварительно обсушив животных на фильтровальной бумаге) с точностью до 1 мг. Параметры сухой массы животных определяли с точностью до 1 мг после высушивания особей в сушильном шкафу в течение 48 часов при температуре 60 °С.

Абсолютную плодовитость ракообразных (общее число яиц, образуемое самкой за один помет) определяли путем прямого подсчета яиц у каждой яйценосной самки. Для установления связи между размерными и весовыми характеристиками ракообразных, а также между параметрами абсолютной плодовитости и длиной (массой) самок *E. olivii* использовали корреляционный и регрессионный анализы. Полученные данные представляли в виде уравнений:

$$Y = a \cdot X^b, \quad (1)$$

где X и Y – параметры длины, массы или плодовитости, a и b – коэффициенты.

Коэффициенты a и b находили из линейной формы уравнения (1):

$$\ln Y = \ln a + b \cdot \ln X. \quad (2)$$

При проведении статистической обработки использовали выборки из всего размерного ряда ракообразных в количестве (48–62 особей). Всего за период исследований изучено 1 458 экземпляров *E. olivii*.

Результаты и их обсуждение

Половая структура популяции определяет репродукционные возможности вида в данных условиях среды обитания. Изменчивость половой структуры в течение года обычно связана с особенностями цикла размножения животных. При этом у каждого вида на той или иной стадии этого цикла наблюдается характерное соотношение полов, необходимое для успешного проведения репродукции (Hmeleva, 1988).

Половая структура *E. olivii* в сообществе обрастания Одесского залива проявляет определенную изменчивость в разные сезоны года (рис.). Размножение *E. olivii* в Черном море происходит в течение всего года, но неравномерно и с разной интенсивностью (Greze, 1972). При этом в количественном отношении самки всегда превышают самцов. Зимой в январе при температуре воды 5,5 °С количество самок в два раза превышало число самцов. Причем яйценосных особей среди них было 14,9%, а недавно отродившаяся молодь составляла лишь 12,3% общего количества ракообразных. В феврале относительное количество самцов и молоди немного возросло (рис.).

В марте, при повышении температуры воды до 6,7 °С, яйценосные самки уже составляли 61,3% общего числа самок. В это время у ракообразных происходила подготовка к размножению, пик которого пришелся на

апрель, когда температура воды превысила 10,0 °С. При этом соотношение самцов и самок в популяции было примерно равным (1 : 1,3), а количество яйценосных особей среди самок превысило 96,3%. Выравнивание соотношения полов и подобное возрастание количества яйценосных самок во время весеннего максимума размножения отмечено для этого вида у крымского побережья (Greze, 1972).

В мае, когда температура воды достигла 17,5 °С, началась массовая гибель самцов *E. olivii*, выполнивших свою биологическую функцию. В это время на одного

самца приходилось уже шесть самок, причем 93,7% из них были яйценосными. В последующие два месяца на одного самца приходилось от четырех до пяти самок. При этом количество вновь появившейся молоди возросло до 78,9% общего числа ракообразных. В августе, когда температура воды превысила 24,5 °С, популяция на 95,7% была представлена молодью, встречавшейся в единичных экземплярах. По-видимому, в это время происходила массовая миграция ракообразных в более глубокие и менее прогретые слои воды.

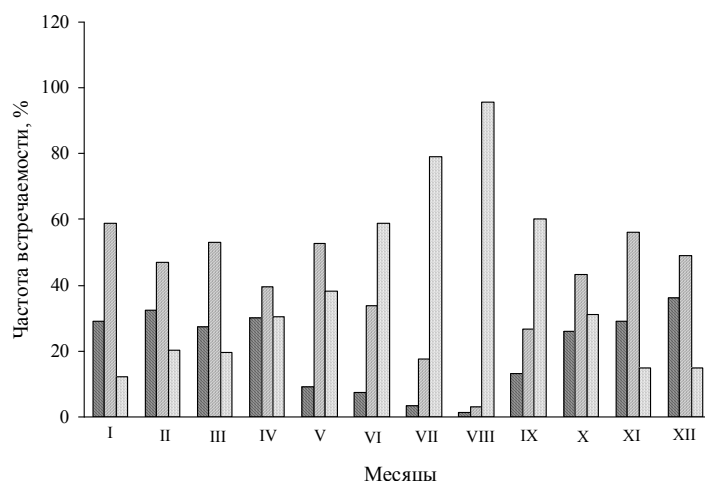


Рис. Годовая динамика соотношения самцов (темная штриховка), самок (светлая штриховка) и неполовозрелых особей (точки) *E. olivii* в сообществе обрастания Одесского залива

В сентябре взрослые особи *E. olivii* начали появляться в прибрежной зоне моря, хотя массовый характер их возвращение приобрело в октябре, когда достигшие половозрелости ракообразные были готовы к следующему циклу размножения. *E. olivii* в Черном море может давать до четырех генераций в год (Greze, 1975). Температура воды в этот период была вполне благоприятной для размножения ракообразных (16,5 °С). При этом соотношение самцов и самок в популяции было 1 : 1,7, доля яйценосных самок не превышала 22%, а количество вновь появившейся молоди составляло 31% общего числа ракообразных. В начале зимы (в декабре), когда температура воды снизилась до 5,6 °С, соотношение самцов и самок немного выровнялось и составляло 1 : 1,4. При этом количество отродившейся молоди не превышало 14,8% от общего числа ракообразных.

Приведенная динамика соотношения самцов, самок и неполовозрелых особей *E. olivii* отражает особенности репродуктивного цикла данного вида, обитающего в сообществе обрастания Одесского залива Черного моря. Способность к размножению является важнейшим свойством живых организмов, благодаря которому обеспечивается устойчивое существование и развитие вида, поскольку продолжительность жизни отдельных его особей ограничена (Hmeleva, 1988). При описании количественных аспектов репродуктивного цикла изучаемых ракообразных необходимо знать особенности их масс-размерных соотношений в конкретных условиях обитания. Для этого был определен характер связи между длиной и сырой (сухой) массой самцов, яйценосных и неяйценосных самок *E. olivii*, обитающих в сообществе обрастания Одесского залива.

Таблица 1

Параметры уравнения (2) зависимости сырой массы самцов, неяйценосных и яйценосных самок *E. olivii* от длины их тела

Группа особей	$\ln a$	S.e. $\ln a$	b	S.e. b	r	St. er.
Самцы	-10,8812	0,6477	3,0293	0,2921	0,9484	0,1887
Неяйценосные самки	-10,1295	0,2729	2,6964	0,1371	0,9599	0,1278
Яйценосные самки	-9,7776	0,2239	2,5537	0,1121	0,9758	0,1006

Примечания: $\ln a$ и b – коэффициенты уравнения (2), S.e. $\ln a$ и S.e. b – стандартные ошибки коэффициентов $\ln a$ и b , r – коэффициент корреляции, St. er. – стандартная ошибка уравнения (2).

Как следует из данных, представленных в таблицах 1 и 2, между длиной и сырой (сухой) массой изучаемых ракообразных существует устойчивая корреляционная связь. Коэффициенты корреляции уравнений (2) во всех

случаях составляют от 0,901 до 0,976. Связь между длиной и сырой массой самцов, а также между длиной и сухой массой неяйценосных самок носит изометрический характер (коэффициент b в уравнении (2) близок к

3). Связь между длиной и сухой массой яйценосных самок, а также между длиной и сырой массой неяйценосных и яйценосных самок носит характер отрицательной аллометрии, степень которой увеличивается в представленном ряду (коэффициент b в уравнении (2) снижается от 2,82 до 2,55). И лишь зависимость сухой массы самцов *E. olivii* от их длины проявляет высокую степень положительной аллометрии ($b=3,49$).

Плодовитость является основным репродуктивным показателем, определяющим воспроизводительную способность животных. От количества вышедшей из яиц жизнеспособной молодежи во многом зависит процветание данного вида в конкретных условиях обитания (Hmeleva, 1988). У ракообразных, как и у других пойкилотермных животных, абсолютная плодовитость непосредственно связана с длиной, а значит и массой самок. С их увеличением возрастает и количество яиц, продуцируемых в каждом помете (Greze, 1972). Проведенные

исследования подтвердили существование такой зависимости для самок *E. olivii*, обитающих в сообществе обрастания Одесского залива.

Как свидетельствуют данные таблицы 3, между показателями абсолютной плодовитости и длиной (массой) изучаемых ракообразных существует тесная корреляционная связь. Коэффициенты корреляции в уравнениях (2) составляют 0,901 и 0,949. Зависимость абсолютной плодовитости самок *E. olivii* от их длины проявляет слабую степень отрицательной аллометрии ($b = 2,83$). Для ракообразных этого вида, обитающих у побережья Крыма, эта связь носит изометрический характер ($b = 3$) (Greze, 1972). Это объясняется различиями в размерном составе Крымской и Одесской популяций *E. olivii*. Максимальная длина яйценосных самок, обитающих у побережья Крымского полуострова, составляет 10 мм (Greze, 1972). В Одесском заливе длина яйценосных самок *E. olivii* не превышает 8,8 мм.

Таблица 2

Параметры уравнения (2) зависимости сухой массы самцов, неяйценосных и яйценосных самок *E. olivii* от длины их тела

Группа особей	$\ln a$	S.e. $\ln a$	b	S.e. b	r	St. er.
Самцы	-13,4533	0,2048	3,4993	0,5321	0,9012	0,2396
Неяйценосные самки	-12,3267	0,3814	3,0196	0,1915	0,9395	0,1785
Яйценосные самки	-11,9041	0,4541	2,8228	0,2284	0,9244	0,2038

Примечание: см. табл. 1.

Таблица 3

Параметры уравнения (2) зависимости абсолютной плодовитости *E. olivii* от длины и сырой массы их тела

Характеристика	$\ln a$	S.e. $\ln a$	b	S.e. b	r	St. er.
Длина, мм	-2,8241	0,3711	2,8288	0,1945	0,9497	0,0948
Масса, г	9,4854	0,6924	1,3974	0,1399	0,9015	0,1277

Примечание: см. табл. 1.

Разница в размерном составе сравниваемых популяций отразилась и на показателях абсолютной плодовитости ракообразных. У побережья Крыма максимальное количество яиц, продуцируемых самкой предельного размера за один помет, составляет 77 (Greze, 1972). В Одесском заливе этот показатель в 2,5 раза ниже и не превышает 31. Однако, несмотря на разницу в размерах самок и параметры их максимальной плодовитости, первоначальная длина появляющейся молодежи в обоих случаях составляет 1,2–1,5 мм. По-видимому, этот показатель является устойчивым признаком вида и не зависит от условий его обитания.

Выводы

Динамика половой структуры *E. olivii* обусловлена особенностями репродуктивного цикла в условиях сообщества обрастания Одесского залива Черного моря. Количественное преобладание самок над самцами наблюдается в течение всего года. Процесс размножения *E. olivii* протекает в течение всего года, но наиболее интенсивно он происходит весной, когда температура воды достигает 10 °C. В период массового размножения соотношение полов *E. olivii* в популяции выравнивается, а количество яйценосных самок достигает 96% численности популяции. Максимальная абсолютная плодовитость

самок в изученных условиях составляет 31 яйцо. По завершении процесса размножения взрослые особи предыдущей генерации погибают. Причем сначала гибнут самцы, а затем – самки, что отражается на соотношении полов в популяции. В конце лета большинство особей *E. olivii*, стремясь избежать перегрева, мигрируют из прибрежной зоны моря в более глубокие и менее прогреваемые слои воды.

Библиографические ссылки

- Abolmasova, G.I., 1975. Traty energii na dyhanie i reprodukciju jaic u *Gammarus olivii* iz Chernogo morja [Wasting energy on respiration and reproduction eggs in *Gammarus olivii* from the Black Sea]. Biol. Sea 33, 68–73 (in Russian).
- Bakir, A.K., Katagan, T., 2014. Distribution of littoral benthic amphipods of the Levantine coast of Turkey with new records. Turk. J. Zool. 38, 23–34.
- Bat, L., 2005. A review of sediment toxicity bioassays using the amphipods and polychaetes. Turk. J. Fish. Aquat. Sci. 5, 119–139.
- Bat, L., Akbulut, M., Sezgin, M., Culha, M., 2001. Effects of sewage pollution the structure of the community of *Ulva lactuca*, *Enteromorpha linza* and rocky macrofauna in Disliman of Sinop. Turk. J. Biol. 25, 93–102.
- Belofastova, I.P., 2007. Parazitarnye sistemy chernomorskih skrebnej v uslovijah antropogennogo vozdejstviya [Parasitic

- system of the Black Sea Acantocephala in conditions of human impact] *Ekol. Sea* 73, 16–20 (in Russian).
- Diviacco, G., Bianchi, C.N., 1987. Faunal interrelationships between lagoonal and marine amphipod crustaceans communities of the Po river delta (Northern Adriatic). *Annales de Biologie* 12, 67–77.
- Greze, I.I., 1972. Osnovnye cherty zhiznennogo cikla *Gammarus olivii* v Chernom more [The main features of the life cycle of *Gammarus olivii* in the Black Sea]. *Zool. Zh.* 60(6), 803–811 (in Russian).
- Greze, I.I., 1973. Pitanie amfipod Chernogo morja [Nutrition of the Black Sea amphipods]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Greze, I.I., 1975. K analizu sezonnoj dinamiki generacij v populacijah amfipod Chernogo morja [Analysis of the seasonal dynamics of generations in populations of the Black Sea amphipods]. *Biol. Sea* 33, 129–134 (in Russian).
- Greze, I.I., 1977. Amfipody Chernogo morja i ih biologija [Amphipods of the Black Sea and their biology]. Naukova Dumka, Kiev (in Russian).
- Greze, I.I., 1985. Fauna Ukrainy. Vysshie rakooobraznye. Bokoplavy [Fauna of Ukraine. Higher crustaceans. Amphipods]. Naukova Dumka, Kiev (in Russian).
- Hmeleva, N.N., 1988. Zakonomernosti razmnzhenija rakooobraznyh [Regularities of breeding crustaceans]. Nauka i Tehnika, Minsk (in Russian).
- Kalkan, E., Rarhan, S., Mutlu, E., 2006. Preliminary investigations on crustaceans associated with the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) beds in the upper infralittoral of the Bosphorus (Turkey). *Ann. Ser. Hist. Nat.* 16(1), 5–8.
- Kalkan, E., Karhan, S.U., Multu, E., Simboura, N., Bekbolet, M., 2007. Application of the benthic index in assessing ecological quality of hard substrata: A case study from the Bosphorus Strait, Turkey. *Medit. Mar. Sci.* 8(1), 15–29.
- Karacuha, M.E., Sezgin, M., Dagli, E., 2009. Temporal and spatial changes of crustaceans in mixed eelgrass beds, *Zostera marina* L. and *Z. noltii* Hornem., at the Sinop peninsula coast (the southern Black Sea, Turkey). *Turk. J. Zool.* 33, 375–386.
- Kovaleva, M.A., Boltacheva, N.A., Makarov, M.V., Bondarenko, L.V., 2014. Obrastaniya estestvennyh tverdyh substratov (skal) akvatorii Karadagskogo prirodnogo zapovednika [Fouling natural hard substrates (rocks) in the waters of the Karadag Nature Reserve]. *Optimization and Protection of Ecosystems* 10, 77–81 (in Russian).
- Kvach, Y., Zamorov, V., 2001. Feeding preferences of the round goby *Neogobius melanostomus* and mushroom goby *Neogobius cephalagres* in Odessa Bay. *Oceanol. Stud.* 30(3–4), 91–101.
- Makkaveeva, E.B., 1979. Bespozvonochnye zaroslej makrofitov Chernogo morja [Invertebrates in aggregations of the Black Sea macrophytes]. Naukova Dumka, Kiev (in Russian).
- Marzano, C.N., Liaci, L.S., Fianchini, A., Gravina, F., Mercurio, M., Corriero, G., 2003. Distribution, persistence and change in the macrobenthos of the lagoon of Lesina (Apulia, southern Adriatic Sea). *Oceanol. Acta* 26, 57–66.
- Marzano, C.N., Baldacconi, R., Fianchini, A., Gravina, F., Corriero, G., 2007. Settlement seasonality and temporal changes in hard substrate macrozoobenthic communities of Lesina Lagoon (Apulia, Southern Adriatic Sea). *Chem. Ecol.* 23(6), 479–491.
- Milovidova, N.J., 1974. Dejstvie nefi na nekotoryh pribrezhnyh rakooobraznyh Chjornogo morja [Effect of oil on some coastal Black Sea crustaceans]. *Hydrobiol. J.* 10(4), 96–100 (in Russian).
- Sezgin, M., Kocatas, A., Katagan, T., 2001. Amphipod fauna of the Turkish Central Black Sea Region. *Turk. J. Zool.* 25, 57–61.
- Sezgin, M., Aydemir, E., 2010. Rocky bottom crustacean fauna of Sinop (Black Sea, Turkey) coast. *Zool. Baetica* 21, 5–14.
- Smoljar, R.I., Novikov, V.J., 1979. Statisticheskij analiz jeksperimental'nyh dannyh po vyzhivaemosti i intensivnosti pitaniya bokoplava *Gammarus (Marinogammarus) olivii* M.-Edwards v stochnyh vodah, soderzhashhih nefteprodukty [Statistical analysis of experimental data on survival and feeding intensity amphipod *Gammarus (Marinogammarus) olivii* M.-Edwards in wastewater containing oil]. *Biol. Sea* 50, 58–61 (in Russian).
- Son, M.O., Koshelev, A.V., Kudrenko, S.A., 2010. Osobennosti kolonizacii i obitanija morskikh i solonovatovodnyh bespozvonochnyh v biotopah kontura «malyj vodotok – more» [Features of colonization and habitat of marine and brackish-water invertebrates in the biotope of contour "small watercourse – the sea"]. *Sea Ekol.* 9(3), 78–82 (in Russian).
- Teaca, A., Begun, T., Gomoiu, M.-T., 2006. Recent data on benthic populations from hard bottom mussel community in the Romanian Black Sea coastal zone. *Geo-Eco-Mar.* 12, 43–51.
- Uryupova, E.F., Shadrin, N.V., 2009. Crustaceans in the Splash and Upper Sublittoral Zones of the Opukskii Nature Reserve (Crimea, Black Sea). *Mosc. Univ. Biol. Sci. Bull.* 64(1), 44–48.

Надійшла до редколегії 18.03.2015



УДК 581.1

Содержание ионов натрия в тканях галофитов Крымской флоры на фоне засоления различной степени

С.Н. Кабузенко², А.В. Омелченко², Л.Н. Михальская¹, В.В. Швартау¹

¹Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев, Украина

²Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, Украина

Определяли содержание и распределение в органах и компартментах тканей ионов Na^+ у галофитов *Suaeda prostrata* Pall. (сведа стелющаяся), *Salicornia perennans* Willd. (солерос солончаковый), *Artemisia santonica* L. (полынь сантонинная), произрастающих на участках с хлоридно-сульфатным типом засоления почвы в окрестностях соленого озера Сасык (Северо-Западный Крым). Для эуалофитов *S. perennans* и *S. prostrata* характерна стратегия транслокации ионов Na^+ в органы надземной части при повышении концентрации NaCl в среде. При этом значительно возрастает содержание ионов Na^+ в клеточном соке органов надземной части растений (более выражено у *S. perennans*). Повышение концентрации NaCl в среде до 0,50–0,75% способствовало у этих растений улучшению ростовых показателей и увеличению содержания белка в вегетативных органах. Выявлена положительная корреляция между содержанием Na^+ и накоплением биомассы в органах эуалофитов. Для гликогалофита *A. santonica* характерна локализация ионов Na^+ преимущественно в тканях корня. Наиболее высокое содержание Na^+ в надземных органах эуалофитов, произрастающих в естественных условиях отмечено в фазе активного вегетативного роста и бутонизации, что позволяет рекомендовать делать укосы их надземных органов на данных этапах онтогенеза с целью рассоления почв. Поглощение Na^+ , как стратегия адаптации галофитов к засолению, не только способствует снижению водного потенциала в клетках и растений в целом, но и активирует анаболизм, что прямо коррелирует с их солеустойчивостью.

Ключевые слова: *Suaeda prostrata*; *Salicornia perennans*; *Artemisia santonica*; галофиты; распределение ионов Na^+ ; адаптация к засолению

Content of sodium ions in the tissues of Crimean flora halophytes depending on the varying degree of salinity

S.N. Kabuzenko², A.V. Omelchenko², L.N. Mikhalskaya¹, V.V. Schwartau¹

¹Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, Ukraine

²V.I. Vernadsky Taurida National University, Simferopol, Ukraine

The quantitative content and distribution in organs and tissue compartments of Na^+ ions in halophytes *Suaeda prostrata* Pall., *Salicornia perennans* Willd., *Artemisia santonica* L. growing in the areas with chloride-sulfate type of salinization of soil in the vicinity of the Sasyk salt lake (Northwest Crimea) has been determined. It was found that for *S. perennans* and *S. prostrata* euhalophytes the strategy of translocation of Na^+ ions to the organs of the aerial part with increasing NaCl concentration in the medium was typical. In this case, the content of Na^+ ions in the cell sap of the above-ground parts of plants significantly increases which is more pronounced in *S. perennans*. Increasing concentrations of NaCl in the medium contribute to 0.50–0.75% improvement in plant growth indicators and protein content increase in vegetative organs. A positive correlation between the content of Na^+ and biomass accumulation in organs of euhalophytes is shown. Glycohalophyte *A. santonica* is characterized by localization of Na^+ ions predominantly in the root tissues. The highest content of Na^+ ions in the above-ground organs of euhalophytes growing in natural conditions was observed in the phase of active vegetative growth and budding, therefore, it is recommended to mow their aerial organs at these stages of ontogenesis for the purpose of soil desalinization. It is

Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, ул. Васильковская, 31/17, Киев, 03022, Украина
Institute of Plant Physiology and Genetics of NAS of Ukraine, Vasylkivska Str., 31/17, Kyiv, 03022, Ukraine
Tel.: +38-044-257-90-18, +38-063-362-30-36. E-mail: schwartau@ifrg.kiev.ua

Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, Украина
V.I. Vernadsky Taurida National University, Simferopol, Ukraine

concluded that absorption of Na^+ , as a strategy of adaptation of halophytes to salinity, not only helps to reduce water potential in cells and plants in general, but also activates anabolism, which directly correlates with their salt tolerance.

Keywords: *Suaeda prostrata*; *Salicornia perennans*; *Artemisia santonica*; halophytes; distribution of ions Na^+ ; adaptation to salinity

Введение

Основными типами засоления почв в Крыму являются хлоридно-сульфатное и хлоридное, а среди представителей галофитов преобладают соленакапливающие виды (эугалофиты). По данным литературы последних лет (Blumwald, 2000; Blumwald et al., 2000; Davenport and Tester, 2000; Demidchik et al., 2002), наиболее сильное токсическое действие на растения при высоком уровне засоления оказывают не анионы солей, а катионы Na^+ , которые поступают в растительные клетки по электрохимическому градиенту.

В литературе высказывается предположение о том, что стратегия адаптации соленакапливающих галофитов при экстремальном засолении состоит в переносе ионов Na^+ в надземные органы растений и дальнейшей транслокации его в вакуоли клеток, что способствует снижению в них водного потенциала. Важную роль в этом механизме играет активность H^+ -АТФазы стеллярной паренхимы стебля наряду с Na^+/H^+ -антипортером, которые локализованы в плазмалемме и тонопласте паренхимных клеток стебля (Niu et al., 1995; Balnokin et al., 2005; Lunkov et al., 2005).

Этот механизм способствует преодолению осмотического действия почвенного засоления, но его токсическое действие не менее вредно для растений. Veselov et al. (2007) показано, что «засоляющие» ионы Na^+ в высокой концентрации дезинтегрируют клеточные мембраны и ингибируют активность ферментов, участвующих в важных жизненных функциях растений (клеточное деление, синтез белка, фотосинтез и др.). Эти данные получены преимущественно на гликофитных растениях.

Общеизвестно, что на конечной инстанции ксилемного транспорта вода и растворимые в ней вещества через поры сосудов ксилемы попадают в клеточные стенки (апопласт) и в цитоплазму клеток мезофилла листа, что не может в условиях засоления не оказывать влияние на активность ферментов, так как поступающий ион Na^+ конкурирует с K^+ (Maathuis and Amtmann, 1999; Rus et al., 2004). Диапазон концентраций ионов Na^+ в растительных органах, на фоне которого проявляется их негативное влияние, характеризует солеустойчивость растений.

По нашему мнению (Kabuzenko, 1997), токсичность экстремального засоления на организменном уровне состоит в нарушении важнейших интегральных функций растения (энергообмен, фотосинтез, анаболизм, рост), что на клеточном уровне вызвано изменением свойств белков (рН изоэлектрической точки, относительная электрофоретическая подвижность, гидрофильность). В результате действия ионов Na^+ на гидратный слой белка возможно изменение конформации белков-ферментов. У эугалофитов солеустойчивость закреплена в процессе эволюции, Na^+ может стабилизировать гидратную оболочку белков-ферментов и выполнять в клетках функциональную роль K^+ . Кроме того,

«засоляющие» ионы Na^+ могут изменять характер белково-липидных взаимодействий мембранных белков, что может оказывать влияние на их активность (Du Pont, 1992; Hasegawa et al., 2000; Veselov et al., 2002; Kabuzenko et al., 2007).

Вопрос о накоплении Na^+ в органах эугалофитов имеет и практическое значение, так как виды с его высоким содержанием в надземных органах могут быть использованы для рассоления почв (фитомелиорации).

Цель данной работы – определить содержание ионов Na^+ в органах и компартментах тканей (протоплазма, вакуоль, свободное пространство) эугалофитов Крыма, определить диапазон концентрации ионов Na^+ в почве, в пределах которого проявляется толерантность отдельных галофитов к почвенному засолению и показать, что поглощение Na^+ как стратегии адаптации эугалофитов к засолению способствует не только снижению водного потенциала в клетках, но и активирует рост, анаболизм и биологическую продуктивность эугалофитов, что прямо коррелирует с их солеустойчивостью.

Материал и методы исследований

Растительный материал и схема проведения эксперимента. В качестве объектов исследований взяты представители галофитов Крыма разных эколого-биологических групп: эугалофиты семейства Chenopodiaceae (маревые) – *Suaeda prostrata* Pall. (сведа стелюющаяся) и *Salicornia perennans* Willd. (солерос солончаковый) и гликогалофит семейства Asteraceae (сложноцветные) – *Artemisia santonica* L. (полынь сантонинная), произрастающие на участках с хлоридно-сульфатным типом засоления почвы в окрестностях соленого озера Сасык (Северо-Западный Крым). Растения выращивали в условиях лаборатории в водной и почвенной культуре, а для отдельных экспериментов использовали растительный материал, взятый на засоленных почвах (в природных условиях).

Степень солеустойчивости галофитов определяли методом проращивания семян в растворах NaCl в концентрации 100, 200, 300, 400 и 500 мМ. Семена контрольных вариантов проращивали на дистиллированной воде. Энергию прорастания семян определяли на 7-е, всхожесть – на 14-е сутки.

Для опытов в почвенной культуре семена галофитов, собранные в естественной среде, проращивали во влажном песке и на 15-е сутки проростки по 15 штук высаживали в вегетационные сосуды емкостью 2 л, заполненные смесью лугово-черноземной почвы и промытого кварцевого песка 3 : 1. Содержание ионов Na^+ в почвенном растворе составляло 0,17% (почва не засолена). Засоление в почвенной культуре моделировали путем добавления в раствор NaCl в концентрациях 0,25, 0,50, 0,75 и 1,00% на абсолютно сухую массу почвы. Контролем служила почва без добавления NaCl. Влажность почвы в сосудах поддерживалась на уровне 60% от полной полевой влагоёмкости. Температура

воздуха в лаборатории составляла 25...27 °С, освещенность 10 кЛк. В экспериментах использовали 35-дневные растения.

В природных условиях отбор растительного материала проводили по фазам фенологического развития (вегетации, бутонизации, цветения и плодоношения). Анализ почвы, с которой были взяты растения, показал, что содержание в ней Na^+ составляет 1,07%, Cl^- – 0,58%, SO_4^{2-} – 0,14%, то есть почва является засоленной (хлоридно-сульфатное засоление).

Определение содержания ионов Na^+ в органах и компартментах тканей растений. Определение содержания ионов Na^+ проводили методом атомно-абсорбционной спектrophотометрии («Carl Zeiss», Германия).

Определение содержания ионов Na^+ в клеточном соке. Навеску ткани (средняя проба из 10 растений) трижды промывали дистиллированной водой, просушивали фильтровальной бумагой, помещали в хлороформ на 10 мин. Затем растительный материал просушивали и отжимали клеточный сок. В исследуемом растворе определяли содержание ионов Na^+ .

Определение содержания ионов Na^+ в гомогенате тканей. Растительный материал после отжима клеточного сока предварительно высушивали при 105 °С и растирали в фарфоровой ступке до порошкообразного состо-

яния при постепенном добавлении 15 мл дистиллированной воды, нагретой до 100 °С. Полученный гомогенат центрифугировали в течение 20 минут при 3 000 об./мин. В супернатанте определяли содержание ионов Na^+ .

Определение содержания белка в растениях. Содержание белка в растениях определяли колориметрическим методом по Lowry (Lowry et al., 1951; Stepanchenko et al., 2011).

Статистическую обработку полученных данных осуществляли с использованием пакета Statistica 6.0 (Stat Soft Inc.). Эксперименты проводили в четырех биологических повторностях.

Результаты и их обсуждение

Степень толерантности галофитов к высоким концентрациям соли в среде определяли методом прорастания семян на растворах хлорида натрия с возрастающей концентрацией. Для этого были взяты галофиты, наиболее распространенные в регионе исследований: эугалофиты *S. prostrata*, *S. perennans* и гликогалофит *A. santonica*. У семян *S. prostrata* и *A. santonica* энергия прорастания и всхожесть были выше при прорастании на воде, а у семян *S. perennans* – на солевых растворах (рис.).

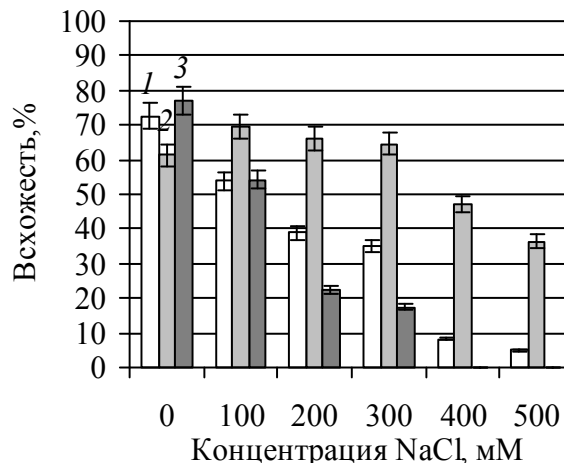
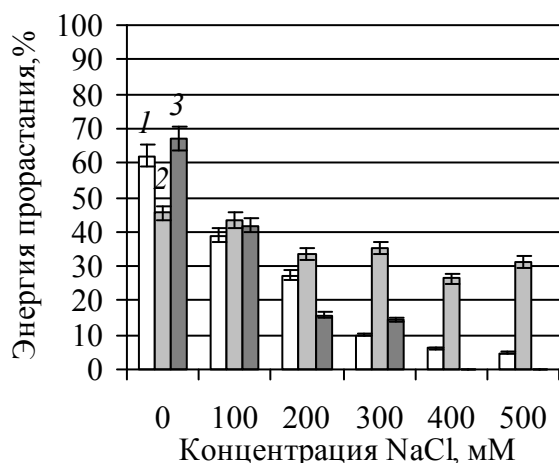


Рис. Влияние хлоридного засоления различной концентрации на энергию прорастания и всхожесть семян галофитов: 1 – *Suaeda prostrata*, 2 – *Salicornia perennans*, 3 – *Artemisia santonica*

В варианте с засолением 100 mM NaCl всхожесть семян *S. prostrata* и *A. santonica* снижалась на 18,8% и 22,8% соответственно, а у *S. perennans* была выше на 8,1% относительно контроля. Таким образом, на начальном этапе развития, от которого преимущественно зависит численность вида в популяции, эугалофит *S. prostrata* и гликогалофит *A. santonica* проявили повышенную чувствительность к содержанию хлорида натрия в среде прорастания семян по сравнению с эугалофитом *S. perennans*.

В опытах при выращивании эугалофитов в почвенной культуре на фоне возрастающих концентраций соли было установлено, что засоление хлорида натрия 0,25% и 0,50% способствует увеличению массы сырого вещества надземных органов растений *S. prostrata* в 2,2–2,4 раза, а *S. perennans* в 5,1–5,6 раза по сравнению с контролем. Для корней увеличение составило 1,8–2,0 и 4,1–4,7 раза

соответственно. Следовательно, наличие соли в среде (до определенных пределов концентрации) позитивно влияет на биологическую продуктивность эугалофитов и в большей степени – на *S. perennans*. В задачу наших исследований входило определить количество поглощенного Na^+ , а также, каким образом поглощаемый растениями Na^+ распределяется в организме эугалофитов, отличающихся по степени солеустойчивости. По мере возрастания степени засоления (0,25–0,75% NaCl) в корнях обоих эугалофитов происходит уменьшение содержания ионов Na^+ по сравнению с контролем, в то время как в надземной части оно достоверно возрастает. В тканях *S. perennans* (более солеустойчивый по ростовым показателям) относительная величина соотношения содержания Na^+ в надземной части / корнях выше, чем у *S. prostrata* и максимальна на фоне концентрации 0,75% NaCl (табл. 1).

Содержание ионов Na^+ в тканях 35-дневных растений эугаловитов, выращенных на фоне хлоридного засоления (мг/г сухого вещества, $x \pm \text{SD}$)

Объект исследований	Вариант опыта	Корни	Надземная часть	Соотношение содержания Na^+ в надземной части/корнях
<i>S. prostrata</i>	Контроль	$24,3 \pm 1,1$	$3,9 \pm 0,2$	0,16
	0,25% NaCl	$14,4 \pm 0,5$	$124,7 \pm 3,1$	8,6
	0,50% NaCl	$11,9 \pm 0,3$	$148,2 \pm 4,6$	12,4
	0,75% NaCl	$15,9 \pm 0,6$	$176,4 \pm 6,1$	11,1
	1,00% NaCl	$18,1 \pm 0,8$	$165,7 \pm 5,2$	9,1
<i>S. perennans</i>	Контроль	$19,7 \pm 0,9$	$2,3 \pm 0,1$	0,11
	0,25% NaCl	$16,2 \pm 0,7$	$180,9 \pm 7,5$	11,1
	0,50% NaCl	$14,6 \pm 0,6$	$188,1 \pm 7,7$	12,8
	0,75% NaCl	$11,6 \pm 0,4$	$210,0 \pm 8,9$	18,1
	1,00% NaCl	$20,1 \pm 0,9$	$187,1 \pm 6,8$	9,3

У менее солеустойчивого эугаловита *S. prostrata* самое высокое соотношение содержания ионов Na^+ в органах надземной части / корень наблюдалось на фоне засоления 0,50%. Снижение содержания ионов Na^+ в органах надземной части растения при более сильном засолении почвы мы объясняем инактивацией транспортной системы, локализованной в стеллярной паренхиме стебля. Ключевая роль в ней принадлежит ферменту H^+ -АТФазе плазмалеммы паренхимы клеток, которая функционирует совместно с Na^+/H^+ -антипортером. Ю.В. Балнокин высказывает мнение, что высокая концентрация ионов Na^+ в киселе и низкие значения pH киселемного эксудата у эугаловита *S. altissima* свидетельствуют об «обратной» функции Na^+/H^+ -антипортера по сравнению с гликофитами, то есть о его «работе» на загрузку киселем ионами Na^+ (Balnokin et al., 2005). Последнее, по-видимому, относится только к характеристике функций Na^+/H^+ -антипортера стеллярной паренхимы.

Допустимый уровень «засоляющих» ионов Na^+ в цитоплазме клеток растительных органов поддерживается: 1) путем ограничения их поступления в клетки; 2) путем выведения наружу в среду произрастания, в свободное пространство ткани, а также в вакуоль. В последнем участвуют транспортные системы плазмалеммы и тонопласта (Veselov et al., 2007).

Исследования, проведенные ранее по определению содержания ионов Na^+ в свободном пространстве тканей *S. prostrata*, показали, что по мере повышения концентрации NaCl в среде произрастания возрастает выход Na^+ в свободное пространство и корни, и органов надземной части. На фоне экстремальной для данного вида концентрации NaCl (0,75%) содержание Na^+ в свободном пространстве корней возросло в 6,4 раза по сравнению с контролем, а в свободном пространстве органов надземной части растения – в 7,0 раз, что говорит об активности транспортных систем плазмалеммы (Kabuzenko et al., 2005).

О работе транспортной системы тонопласта судили по содержанию ионов Na^+ в клеточном соке (табл. 2).

С повышением степени засоления до 1,0% NaCl содержание ионов Na^+ в клеточном соке *S. prostrata* возросло в 2,7 раза, а у *S. perennans* – в 2,8 раза по сравнению с контролем. Эти данные косвенно показывают также, что Na^+ , поступающий в вакуоли, вносит существенный вклад в снижение водного потенциала

клеточного сока и это является одним из механизмов адаптации эугаловитов к его экстремально высоким концентрациям соли в почве. Тем не менее, роль Na^+ в приспособлении эугаловитов к росту на солевом фоне состоит не только в снижении водного потенциала в клетках надземных органов. Натрий оказывает позитивное действие на обменные процессы и анаболизм эугаловитов. Это подтверждается результатами определения содержания белка в органах надземной части эугаловитов, выращенных на фоне засоления возрастающей концентрации (табл. 3).

Таблица 2

Содержание ионов Na^+ в клеточном соке надземной части 35-дневных растений эугаловитов, выращенных на фоне хлоридного засоления ($x \pm \text{SD}$)

Объект исследований	Вариант опыта	Клеточный сок, мг/мл	Отношение к контролю, %
<i>S. prostrata</i>	Контроль	$8,2 \pm 0,4$	–
	0,25% NaCl	$13,6 \pm 0,7$	166
	0,50% NaCl	$18,6 \pm 0,9$	227
	0,75% NaCl	$20,4 \pm 1,0$	249
	1,00% NaCl	$22,8 \pm 1,1$	278
<i>S. perennans</i>	Контроль	$8,6 \pm 0,4$	–
	0,25% NaCl	$15,2 \pm 0,8$	178
	0,50% NaCl	$20,5 \pm 1,0$	238
	0,75% NaCl	$21,5 \pm 0,9$	250
	1,00% NaCl	$24,4 \pm 1,2$	284

Таблица 3

Содержание белка в надземной части 35-дневных растений эугаловитов, выращенных на фоне хлоридного засоления ($x \pm \text{SD}$)

Объект исследований	Вариант опыта	Содержание белка, мг/г сырого вещества	Отношение к контролю, %
<i>S. prostrata</i>	Контроль	$5,4 \pm 0,1$	–
	0,25% NaCl	$6,7 \pm 0,3$	124
	0,50% NaCl	$7,1 \pm 0,3$	131
	0,75% NaCl	$7,5 \pm 0,4$	139
	1,00% NaCl	$6,6 \pm 0,2$	122
<i>S. perennans</i>	Контроль	$4,6 \pm 0,1$	–
	0,25% NaCl	$5,8 \pm 0,3$	126
	0,50% NaCl	$6,4 \pm 0,4$	139
	0,75% NaCl	$7,0 \pm 0,4$	152
	1,00% NaCl	$6,5 \pm 0,3$	141

Наиболее высокое содержание белка наблюдается при концентрации NaCl в среде 0,75%. В этом варианте показатель превысил контроль для *S. prostrata* – на 38%, а для *S. perennans* – на 52%. Полученные результаты свидетельствуют о повышении уровня анаболизма у обоих эугалофитов на солевом фоне. Определение коэффициента корреляции между содержанием ионов Na⁺ и накоплением биомассы изучаемых растений показало, что между этими показателями существует положительная коррелятивная зависимость, у *S. perennans* (0,78), а у *S. prostrata* (0,57).

Изучение накопления и локализации ионов Na⁺ в органах растений галофитных сообществ имеют практическое значение для разработки приемов рассоления почв (Gasarov et al., 2004). В связи с возможностью изменения климата Земли в будущем и прогнозируемой

его аридизацией задача восстановления засоленных земель станет еще более актуальной. Эту задачу можно решить, используя методы экологической реставрации солончаков с помощью растений галофитных сообществ (Shamsutdinov and Shamsutdinov, 2008). В природных условиях количество поглощаемого галофитами Na⁺ во многом зависит от экологических факторов, в первую очередь – от содержания ионов Na⁺ в почве и ее влажности (Ungar, 1998; Repetskaya, 1999). Как показали наши определения, наиболее высокий уровень Na⁺ в почве приходится на июль и сентябрь – октябрь.

Содержание Na⁺ в органах галофитов не находится в полном соответствии с его концентрацией в почве. Наиболее высокое содержание «засоляющих» ионов наблюдается в органах надземной части эугалофитов в период активного вегетативного роста и бутонизации (табл. 4).

Таблица 4

Содержание ионов Na⁺ в тканях галофитов, произрастающих в естественных условиях обитания (мг/г сухого вещества, $\bar{x} \pm SD$)

Объект исследований	Фенологические фазы развития (сроки взятия пробы)	Содержание ионов Na ⁺ в почвенном растворе, мг/100 г почвы	Корень	Надземная часть
<i>S. perennans</i>	вегетативная (май – июнь)	452 ± 18	14,7 ± 0,6	151,6 ± 6,3
	бутонизация (июль)	863 ± 35	26,8 ± 1,2	227,5 ± 7,2
	цветение (август)	727 ± 29	19,2 ± 0,9	135,3 ± 5,7
	плодоношение (сентябрь – октябрь)	897 ± 42	17,5 ± 0,7	69,8 ± 3,5
<i>S. prostrata</i>	вегетативная (май – июнь)	452 ± 18	11,6 ± 0,4	106,6 ± 3,9
	бутонизация (июль)	863 ± 35	23,7 ± 1,0	180,6 ± 6,5
	цветение (август)	727 ± 29	11,1 ± 0,4	68,5 ± 3,2
	плодоношение (сентябрь – октябрь)	897 ± 42	9,1 ± 0,3	29,4 ± 1,4
<i>A. santonica</i>	вегетативная (май – июнь)	452 ± 18	13,7 ± 0,5	17,5 ± 0,8
	бутонизация (июль)	863 ± 35	13,4 ± 0,5	12,7 ± 0,6
	цветение (август)	727 ± 29	18,1 ± 0,8	11,2 ± 0,5
	плодоношение (сентябрь – октябрь)	897 ± 42	20,2 ± 1,1	8,6 ± 0,3

У гликогалофита *A. santonica* в начальную фазу вегетации (вегетативная фаза, май – июнь) содержание Na⁺ в надземной части выше, чем в корне, а в остальные периоды наблюдается обратное соотношение (в корнях содержание больше). Таким образом, у гликогалофита *A. santonica* распределение ионов Na⁺ в организме соответствует гликофитным растениям, для которых характерно явление декремента натрия (Zaharin and Panichkin, 2009).

В целом содержание Na⁺ в надземных органах гликогалофита *A. santonica* значительно ниже, чем у эугалофитов *S. perennans* и *S. prostrata*. Полученные результаты позволяют расположить галофиты по степени уменьшения содержания ионов Na⁺ в надземных органах в следующем порядке: *S. perennans* > *S. prostrata* > *A. santonica*.

Таким образом, у растений гликофитного типа стратегия адаптации к засолению состоит в активации барьерной функции корня при повышении концентрации «засоляющих» ионов Na⁺ в почве. Косвенным подтверждением последнего могут явиться полученные нами результаты определения активности протонной АТФазы плазмалеммы в корнях гликофитов кукурузы гибридов Веселка МВ и Одесский 375 МВ. У более солеустойчивого гибрида Веселка МВ в опытном варианте 100 мМ NaCl гидролитическая активность плазмалеммной Н⁺-АТФазы корней повышалась на 42%, а у солечувствительного Одесский 375 МВ – на 14% по сравнению с контролем. На фоне экстремального для

кукурузы засоления (200 мМ) у последнего активность фермента составила 89,3%, а у солеустойчивого гибрида несколько повысилась против контроля. Протонодвижущая функция фермента на фоне засоления возросла в еще большей степени, в особенности у солеустойчивого гибрида Веселка МВ (Omelchenko, 2012).

Поскольку Н⁺-АТФаза наряду с Na⁺/H⁺-антипортером плазмалеммы участвует в выведении «избыточного» Na⁺ в свободное пространство коры корня и в почву, высказывается мнение, что в транспорте Na⁺ из корня в надземную часть ведущая роль принадлежит П-АТФазе стеллярной паренхимы, которая по молекулярным свойствам может отличаться от Н⁺-АТФазы плазмалеммы и тонопласта клеток корня.

Выводы

Толерантность к засолению в высоких концентрациях (до 1,0% NaCl) у эугалофитов, видимо, зависит преимущественно от активации ионами натрия Н⁺-АТФазы стеллярной паренхимы, в то время как у гликофитов эта роль принадлежит Н⁺-АТФазе плазмалеммы клеток корня. Содержание Na⁺ в надземных органах эугалофитов самым высоким было в фазу вегетативного роста и бутонизации, что позволяет рекомендовать делать их укусы при рассолении почв именно в эти периоды.

Библіографічні посилання

- Balnokin, Y.V., Kotov, A.A., Myasoedov, N.A., Haylova, G.F., Kurkova, E.B., Lunkov, R.V., Kotova, L.M., 2005. Uchastie dalnego transporta Na^+ v podderzhanii gradienta vodnogo potentsiala v sisteme sreda–koren–list u galofitov *Suaeda altissima*. Fiziologiya Rasteniy 52, 549–557 (in Russian).
- Balnokin, Y.V., Myasoedov, N.A., Shamsutdinov, Z.S., Shamsutdinov, N.Z., 2005. Rol Na^+ i K^+ v podderzhanii ovodnenosti tkaney organov u galofitov sem. Chenopodiaceae razlichnykh ekologicheskikh grupp. Fiziologiya Rasteniy 52, 882–890 (in Russian).
- Blumwald, E., 2000. Sodium transport and salt tolerance in plants. Curr. Opin. Cell Biol. 12, 431–434.
- Blumwald, E., Aharon, G.S., Apse, M.P., 2000. Sodium transport in plant cells. Biochim. Biophys. Acta 1465, 140–151.
- Davenport, R.J., Tester, M.A., 2000. Weakly voltage-dependent, nonselective cation channel mediates toxic sodium influx in wheat. Plant Physiol. 122, 823–834.
- Demichik, V., Davenport, R.J., Tester, M., 2002. Nonselective cation channel. Ann. Rev. Plant Biol. 53, 67–107.
- Du Pont, F.M., 1992. Salt-induced changes in ion transport: Regulation of primary pumps and secondary transporters. In: Cooke, D.T., Clarkson, D.T., eds. Transport and receptor proteins of plant membranes. Plenum Press, New York. P. 91–100.
- Gasnov, G.N., Musaev, M.R., Abdurahmanov, G.M., Kurbanov, S.A., Adzhiev, A.M., 2004. Fitomelioratsiya zasolennykh pochv Zapadnogo Prikaspiya. Nauka, Moscow (in Russian).
- Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Zhu, J.-K., Bohnert, H.J., 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 51, 463–499.
- Kabuzenko, S.N., 1997. Vliyanie zasoleniya i ekzogenykh fitogormonov na rost i nekotorye fiziologo-biohimicheskie funktsii rasteniy na etapah ontogeneza: Avtoref. Diss. ... dokt. biol. nauk. Kyiv (in Russian).
- Kabuzenko, S.N., Kuznetsova, N.N., Omelchenko, A.V., 2007. Vozmozhnyye mekhanizmy aktivatsii protonnoy ATFazyi v rasteniyakh kukuruzy pri solevom stresse. Uchenye Zapiski Tavricheskogo Natsionalnogo Universiteta Imeni V.I. Vernadskogo. Ser. Biologiya, Himiya 20(59), 26–32.
- Kabuzenko, S.N., Omelchenko, A.V., Kurtmullaeva, Z.E., 2005. Adaptatsiya rasteniy *Sueda prostrata* Pall. k hloridnomu zasoleniyu razlichnoy stepeni. Ekosistemy Kryima, ih Optimizatsiya i Ohrana 15, 39–43 (in Russian).
- Kabuzenko, S.N., Omelchenko, A.V., Zhaldak, S.N., 2007. Soderzhanie Na^+ v organakh galofitov v zavisimosti ot fenologicheskikh faz razvitiya rasteniy i zasolennosti pochvy. Ekosistemy Kryima, ih Optimizatsiya i Ohrana 17, 169–175 (in Russian).
- Lowry, O.A., Rosenbrough, N.J., Farr, A.L., Randall, R.I., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. J. Biol. Chem. 193, 265–275.
- Lunkov, R.V., Andreev, I.M., Myasoedov, N.A., Haylova, G.F., Kurkova, E.B., Balnokin, Y.V., 2005. Funktsionalnaya identifikatsiya H^+ -ATFazyi i Na^+/H^+ -antiportera v plazmaticheskoy membrane, vyidelennoy iz kletok kornya solenakaplivayushchego galofita *Suaeda altissima*. Fiziologiya Rasteniy 52, 717–725.
- Maathuis, F.J.M., Amtmann, A., 1999. K^+ nutrition and Na^+ toxicity: The basis of cellular K^+/Na^+ ratios. Ann. Bot. 84, 123–133.
- Niu, X., Bressan, R.A., Hasegawa, P.M., Pardo, J.M., 1995. Ion homeostasis in NaCl stress environments. Plant Physiol. 109, 735–742.
- Omelchenko, A.V., 2012. Nakoplenie i lokalizatsiya ionov natriya v tkanyakh glikofitov i galofitov Kryima pri adaptatsii k zasoleniyu: Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. Institut Fiziologii Rasteniy i Genetiki, Kyiv (in Russian).
- Repetskaya, A.I., 1999. Nekotoryye aspektyi populyatsionnoy biologii odnoletnykh vidov Chenopodiaceae v galofitnykh soobshchestvakh Kryima. Botanicheskiy Zhurnal 84, 75–81.
- Rus, A., Lee, B., Muñoz-Mayor, A., Sharkhuu, A., Miura, K., Zhu, J., Bressan, R., Hasegawa, P.M., 2004. AtHKT1 facilitates Na^+ homeostasis and K^+ nutrition in planta. Plant Physiol. 136, 2500–2511.
- Shamsutdinov, N.Z., Shamsutdinov, Z.S., 2008. Bioticheskaya melioratsiya zasolennno-solontsovykh pochv s ispolzovaniem galofitov (obzor zarubezhnogo opyta). Aridnyye Ekosistemy 14, 18–33 (in Russian).
- Stepanchenko, N.S., Novikova, G.V., Moshkov, I.E., 2011. Kolichestvennoe opredelenie soderzhanie belka. Fiziologiya Rasteniy 5, 624–630 (in Russian).
- Ungar, I.A., 1998. Are biotic factors significant in influencing the distribution of halophytes in saline habitats? Bot. Rev. 64, 176–199.
- Veselov, A.P., Kurganova, L.N., Lihachev, A.V., Sushkova, U.A., 2002. Vozmozhnoye regulatorynoye vliyanie perekisnogo okisleniya lipidov na aktivnost H^+ -ATFazyi plazmalemy v usloviyakh stressa. Fiziologiya Rasteniy 49, 385–389 (in Russian).
- Veselov, D.S., Markova, I.V., Kudoyarova, G.R., 2007. Reaktsiya rasteniy na zasolenie i formirovanie soleustoychivosti. Uspehi Sovremennoy Biologii 127, 482–493 (in Russian).
- Zaharin, A.A., Panichkin, L.A., 2009. Fenomen solerezistentnosti glikofitov. Fiziologiya Rasteniy 56, 107–116 (in Russian).

Надійшла до редколегії 02.03.2015



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seria Biologiya, ekologiya
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 2015. 23(1), 50–65.

doi:10.15421/011509

ISSN 2310-0842 print

ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 574.4:591.9(253)+592:591.55

Вплив умов зволоження та мінералізації ґрунтового розчину на структуру підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони України

В.В. Бригадиренко

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна

Облік підстилкової мезофауни здійснювали на території Дніпропетровської, Запорізької, Миколаївської, Донецької областей України у природних лісових екосистемах у 2001–2014 рр. Обстежено 339 лісових екосистем. Ксеромезофільні умови зволоження характерні для 47 пробних ділянок, мезофільні – для 99, гігромезофільні – для 50, мезогігрофільні – для 89, гігрофільні – для 54; трофотоп С представлений 35 пробними ділянками, Dc – 44, Dac – 76, Dn – 128, De – 37, E – 19 лісовими екосистемами. Відносна чисельність сапрофагів максимальних значень досягає у гігромезофільних, мезогігрофільних та гігрофільних, а мінімальних – у мезофільних умовах зволоження. Частка рідкісних видів максимальна у гігромезофільних та мезогігрофільних умовах зволоження. Мінімальна кількість масових видів також спостерігається в умовах гігромезофільних і мезогігрофільних широколистяних лісів. У разі зростання зволоження ґрунту кількість видів Carabidae, Formicidae та інших домінантних родин залишається без достовірних змін. Відносна чисельність Formicidae максимальна у ксеромезофільних і мезофільних умовах зволоження ґрунту. У цих самих гігротопах, а також у гігромезофільних умовах зволоження максимальна чисельність Julidae. Відсоток у мезофауні Isopoda достовірно зростає у мезогігрофільних та гігрофільних умовах зволоження. Частка інших домінантних таксономічних груп у структурі підстилкової мезофауни за чисельністю залишається без достовірних змін. У більшості проаналізованих гігротопів 7–8 родин входять до складу домінантів. В умовах заселення (трофотопи De та E), а також на легких супіщаних ґрунтах чисельність підстилкової мезофауни зменшується. Частка сапрофагів мінімальна у трофотопах Dc і E, у трофотопах C, Dac, Dn та De вона зростає. Наближається до оптимальної розмірна структура підстилкової мезофауни трофотопів Dac та Dn. Максимальна кількість видів Carabidae виявлена у трофотопі Dn. Кількість видів Formicidae зростає у трофотопах De та E. Чисельність Formicidae максимальна у лісових екосистемах трофотопів De та E. Частка Isopoda максимальна для лісових екосистем трофотопу De.

Ключові слова: різноманіття; трофічна структура; розмірна структура; структура домінування; лісові екосистеми

Influence of moisture conditions and mineralization of soil solution on structure of litter macrofauna of the deciduous forests of Ukraine steppe zone

V.V. Brygadyrenko

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

The accounting of litter mesofauna was carried out in the territory of Dnipropetrovsk, Zaporizhzhya, Nikolaev, Donetsk regions of Ukraine in the natural forest ecosystems in 2001–2014. 339 forest ecosystems were surveyed; xeromesophilic conditions of moistening were characteristic for 47 trial sites, mesophilic conditions – for 99 sites, hygro-mesophilic conditions – for 50 sites, meso-hygrophilic conditions – for 89 sites, hygrophilic conditions – for 54 sites; trophotope C was represented by 35 trial sites, Dc – by 44, Dac – by 76, Dn – by 128, De – by 37, E – by 19 forest ecosystems, accordingly. The relative number of saprophages reaches maximum values in hygro-mesophilic, meso-hygrophilic and hygrophilic conditions, and minimum values – in mesophilic conditions of moistening. The share of rare species is maximum in hygro-mesophilic conditions of moistening. The minimum quantity of mass species is also observed in conditions of hygro-mesophilic and meso-hygrophilic deciduous forests. With the growth of moistening of the soil, quantity of species of Carabidae, Formicidae

*Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, пр. Гагаріна, 72, Дніпропетровськ, 49000, Україна
Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Gagarin Ave., 72, Dnipropetrovsk, 49010, Ukraine
Tel.: +38-005-939-07-88. E-mail: brigad@ua.fm*

and other dominant families remains without significant changes. The relative number of Formicidae is maximum in xeromesophilic and mesophilic conditions of soil moistening. In these hygrotopes, as well as in hygro-mesophilic conditions of moistening the Julidae numbers are maximum. The Isopoda percent in mesofauna significantly grows in meso-hygrophilic and hygrophilic conditions of moistening. The share of other dominant taxonomical groups in the structure of litter mesofauna remains without significant changes in numbers. In the majority of the analysed hygrotopes 7–8 families are withing the structure of dominants. In the conditions of salinization (trophotopes De and E), and also on light sandy loam soils, the numbers of litter mesofauna decrease. Share of saprophages is minimum in trophotopes Dc and E, while it increases in trophotopes C, Dac, Dn and De. The dimensional structure of litter mesofauna of trophotopes Dac and Dn comes nearer to optimum. The maximum quantity of Carabidae species is revealed in Dn trophotope. The quantity of Formicidae species increases in trophotopes De and E. The number of Formicidae species is maximum in the forest ecosystems of trophotopes De and E. The share of Isopoda is maximum in the forest ecosystems of trophotope De.

Keywords: diversity; trophic structure; dimensional structure; structure of domination; forest ecosystems

Вступ

Зволоження відіграє найбільшу роль в умовах степової зони, де випаровування може в 1,5–2,5 рази перевищувати кількість опадів (Bachinsky, 1962). Воно визначає біомасу як трав'яної, чагарникової та деревної рослинності, так і пов'язаних із ними угруповань мезофауни (Belgard, 1971; Brygadyrenko, 2003, 2004). Безхребетні мігрують у лесовій екосистемі у разі зміни умов зволоження, обираючи оптимальний гігротермічний режим (Gerisch et al., 2006). В умовах тайги чи у північній частині Євразії безхребетні тварини не настільки лімітовані умовами зволоження (Weber and Flannigan, 1997; Striganova and Poryadina, 2005; Gryuntal, 2009, 2010), як у степовій зоні. У бореальних екосистемах визначальний вплив на структуру угруповань здійснюють термічні умови місцеперебування, наявність трофічної бази, чисельність комахоїдних хребетних тварин тощо (Rybalov and Kamaev, 2011). У степовій зоні мікрорельєф, незначні пониження поверхні ґрунту сприяють накопиченню органічних решток і концентрації багатьох видів безхребетних (Faly and Brygadyrenko, 2014).

Опосередкований вплив на окремі характеристики угруповань безхребетних здатне чинити різноманіття рослин, у першу чергу дерев (Bjorkman, 1997; Stamps and Linit, 1997; Reynolds et al., 2003; Sobek et al., 2009; Oxbrough et al., 2012). Види рослин штучних лісових насаджень відрізняються як коротшим терміном пристосування одне до одного, так і несформованими зв'язками з безхребетними та мікроорганізмами (Butterfield and Malvido, 1992). Лісові фітоценози, створені людиною, часто не відповідають умовам місцеперебування за гідрологічними та ґрунтовими умовами (Belgard, 1971), що зумовлює ослаблення рослин, їх масове ушкодження хворобами та шкідниками (Brockerhoff et al., 2008). Крім рослинності взаємодія між компонентами зооценозу може активно трансформувати підстилку угруповання. Досліджені механізми впливу окремих таксономічних груп безхребетних на мезофауну в цілому (Talbot et al., 2008; Slipinski et al., 2012).

Антропогенні чинники також істотно трансформують структуру угруповань підстилкових безхребетних, у першу чергу людиною шляхом випалювання органічних решток на поверхні ґрунту знищує зоофагів та сапрофагів (Pakhomov and Brygadyrenko, 2005; Müller et al., 2007; Moroz et al., 2011). Не менш руйнівний вплив на угруповання безхребетних підстилки людиною здійснює шляхом порушення цілісності природних місцеперебувань (Hanski, 1999). Фрагментація екосистем особливо небезпечна для тих тварин, яким властива відносно

висока міграційна активність (Didham, 1997). Третій чинник впливу людини на лісове середовище – це рекреаційне навантаження, особливо небезпечне в умовах фрагментованих та острівних лісів степової зони (Jabin et al., 2004; Wolf and Gibbs, 2004; Fedorchenko and Brygadyrenko, 2008). У степовій зоні України усі ліси належать до першої категорії, тобто рубки головного користування тут не здійснюються, а отже, і пряме вилучення деревини та пов'язане з ним механічне руйнування підстилки трапляється значно рідше (Brygadyrenko and Fedorchenko, 2007; Spitzer et al., 2008). Крім зазначених вище, десятки інших опосередкованих механізмів впливу людини на лісові екосистеми здатні реалізуватися на невеликих ділянках: від пестицидної обробки до збирання лікарських рослин або грибів (Batič et al., 1999; Berg et al., 2010).

Найчастіше для біоіндикації умов середовища використовують окремі, добре досліджені родини та ряди безхребетних тварин підстилки, наприклад, павуків або турунів (Rainio and Niemela, 2003; Oxbrough et al., 2005; Pearce and Venier, 2006; Cameron and Leather, 2012). При цьому певні види цих груп можуть бути вузько спеціалізованими (Polchaninova and Prokopenko, 2013) до невідомих зараз характеристик біотопів, мати невисоку міграційну активність, зникати за впливу дії невизначених досі біотичних, абіотичних або антропогенних чинників. Тому біоіндикацію умов середовища доцільно здійснювати не з використанням окремих видів, а шляхом аналізу їх комплексів або підстилкової мезофауни в цілому.

Оскільки складність об'єкта дослідження (підстилкової мезофауни) не дозволяє оцінити її структуру, аналізуючи окремі пробні ділянки, ми здійснили спробу узагальнити результати власних багаторічних досліджень, виконаних за єдиною методикою (Brygadyrenko, 2002, 2005; Brygadyrenko and Solovjov, 2007; Brygadyrenko and Komarov, 2008; Brygadyrenko et al., 2012 та ін.). Аналіз розподілу безхребетних тварин для широколистяних природних лісів, здійснений за результатами багаторічних спостережень для степової зони, раніше не проводився, подібний аналіз зроблено лише для соснових лісів і штучних лісових насаджень степової зони (Brygadyrenko, 2014, 2015).

Мета цієї статті – оцінити мілнливість основних характеристик, трофічної, розмірної, таксономічної структури та структури домінування угруповань підстилкової мезофауни у природних широколистяних лісах степової зони України у градієнті зволоження ґрунту та мінералізації ґрунтового розчину.

Матеріал і методи досліджень

Облік підстилкової мезофауни здійснювали на території Дніпропетровської, Запорізької, Миколаївської, Донецької областей України у природних лісових екосистемах 30–200-річного віку у 2001–2014 рр. Для кожної пробної ділянки робили геоботанічний опис за стандартною методикою, враховували ступінь зімкненості деревного та чагарникового ярусів, покриття трав'яного біогеогоризонту для всіх рослин, а також для кожного виду рослин окремо.

Обстежено 339 лісових екосистем із домінуванням у наметі *Fraxinus excelsior* L. (82 пробні ділянки), *Quercus robur* L. (75), *Acer campestre* L. (39), *Tilia cordata* Mill. (36), *Populus tremula* L. (30), *Salix alba* L. (19), *Populus nigra* L. (18), *Ulmus laevis* Pall. (15), *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (9), *Betula pubescens* Ehrh. (8), *Ulmus carpinifolia* Rupr. ex G. Suckow (8 пробних ділянок). Обстежені ділянки залежно від зімкненості крон деревного ярусу розрізнялись таким чином: зімкненість крон менше 49% – 24 пробні ділянки, 50–59% – 52, 60–69% – 58, 70–79% – 99, 80–89% – 70, 90–100% – 36 лісових екосистем.

Відповідно до уявлень провідного фахівця у галузі степового лісознавства проф. О.Л. Бельгарда, найбільший вплив на ліси в умовах степової зони чинять зволоження та мінералізація ґрунтового розчину, яка корелює з механічним складом ґрунту (Belgard, 1971). Збираючи матеріал для цієї статті, ми обстежили 339 лісових екосистем: 47 пробних ділянок у ксеромезофільних умовах зволоження (гігротоп 1–2 за О.Л. Бельгардом), 99 – у мезофільних (гігротоп 2), 50 – у гігромезофільних (гігротоп 2–3), 89 – у мезогігрофільних (гігротоп 3), 54 – у гігрофільних умовах зволоження (гігротоп 4). Проаналізовані пробні ділянки відповідно до системи лісорослинних умов, обґрунтованої О.Л. Бельгардом, розподілені за трофотопами таким чином: С – 35 пробних ділянок, Dc – 44, Dac – 76, Dn – 128, De – 37, E – 19.

Підстилковий ярус – середовище існування підстилкової мезофауни та, одночасно, трофічний ресурс для живлення сапрофагів. Пробні ділянки для даного дослідження залежно від потужності підстилки розподілені таким чином: потужність підстилки не перевищує 10 мм – 105 пробних ділянок, 10–19 мм – 53, 20–29 мм – 106, 30–39 мм – 57, понад 40 мм – 18 пробних ділянок.

Найчастіше у травостої пробних ділянок домінують *Stellaria holostea* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Urtica dioica* L., *Aegopodium podagraria* L., *Torilis japonica* (Houtt.) DC., *Ballota nigra* L., *Chelidonium majus* L., *Galium aparine* L., *Leonurus quinquelobatus* Gilib., *Campanula persicifolia* L., *Asarum europaeum* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Poa angustifolia* L., *P. nemoralis* L., *Viola odorata* L., *V. hirta* L. На супіщаних ґрунтах більшого поширення набувають *Dactylis glomerata* L., *Betonica officinalis* L., *Convallaria majalis* L., *Glechoma hederacea* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Ajuga genevensis* L., *Fragaria viridis* Weston, *Aristolochia clematitidis* L., *Sedum telephium* L., *Elymus caninus* (L.) L., *Arctium minus* (Hill) Bernh., *Salvia nemorosa* L. За мезогігрофільних та гігрофільних умов вологості ґрунту поширені *Lysimachia nummularia* L., *L. vulgaris* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Lycopus europaeus* L., *Filipendula vulgaris* Moench,

F. ulmaria (L.) Maxim., *Ranunculus repens* L., *C. praecox* Schreb., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. За умов зростання мінералізації ґрунтового розчину у травостої також з'являються *Eryngium planum* L., *Beckmannia eruciformis* (L.) Host, *Plantago cornuti* Gouan, *Limonium hypanicum* Klokov. Трав'янисті рослини на пробних ділянках утворюють різною мірою зімкнені травостої, від фрагментарної рослинності до суцільних заростей. З обстежених ділянок 0–14% покриття травостою має 41 пробна ділянка, 15–29% – 54, 30–44 – 39, 45–59% – 34, 60–74% – 49, 75–89% – 80, 90–100% – 42 пробні ділянки.

Чагарниковий ярус на більшості обстежених пробних ділянок представлений *Sambucus nigra* L., *Euonymus verrucosa* Scop., *Eu. europaea* L., *Swida sanguinea* (L.) Opiz, *Crataegus monogyna* Jacq., *Salix cinerea* L., *S. pentandra* L., *Frangula alnus* Mill., *Corylus avellana* (L.) H.Karst., *Rosa canina* L., *Amorpha fruticosa* L., *Lonicera tatarica* L., *Sambucus racemosa* L., *Rhamnus cathartica* L. Для більшості обстежених ділянок його зімкненість коливається в межах 5–45%.

Ґрунтові пастки (об'ємом 500 мл із фіксатором 20% розчином NaCl) перевіряли залежно від погодних умов кожні 5–7 діб протягом 20–185 діб (від 3 до 24 вибірок на кожній пробній ділянці). Для порівняння структури угруповань мезофауни підстилки аналізували 20-добові проміжки часу (середина червня) по одному для кожної пробної ділянки.

Різноманіття мезофауни (Shannon and Weaver, 1949; Pilo, 1977) оцінювали за співвідношенням чисельності видів у вибірках за 20-добовий період. Аналізуючи таксономічну структуру, домінантами вважали родини або ряди, які перевищували 3% сумарної чисельності підстилкової мезофауни. Статистичну обробку результатів здійснювали у пакеті програм Statistica 8.0. На діаграмах показані медіана, 25–75% кватилі та окремі точки даних (так звані «викиди» – ° та екстремуми – *). У тексті наведено лише медіани характеристик: саме вони, а не середні значення найбільш показові для розподілу, який часто відхиляється від нормального. Для порівняння вибірок застосовано однофакторний дисперсійний аналіз, при цьому розбіжності між значеннями характеристик вважали достовірними за $P < 0,05$.

Результати та їх обговорення

Вплив на підстилкову мезофауну умов зволоження

Основні характеристики. Сумарна чисельність мезофауни (рис. 1 а) достовірно не змінюється у градієнті зволоження. Максимальна медіана чисельності спостерігається у мезофільних та гігромезофільних умовах зволоження (104 та 80 екз./100 пастко-діб), оптимальних для степової зони. У посушливіших і вологіших умовах зволоження медіана даної характеристики перебуває на рівні 20–32 екз./100 пастко-діб. Кількість видів підстилкової мезофауни у широколистяних лісах залежно від умов зволоження достовірно не змінюється, але спостерігається тенденція до її зростання при зростанні зволоження (рис. 1 б). Достовірних змін індексів різноманіття Шеннона та Пілоу (рис. 1 в, г) також не спостерігається.

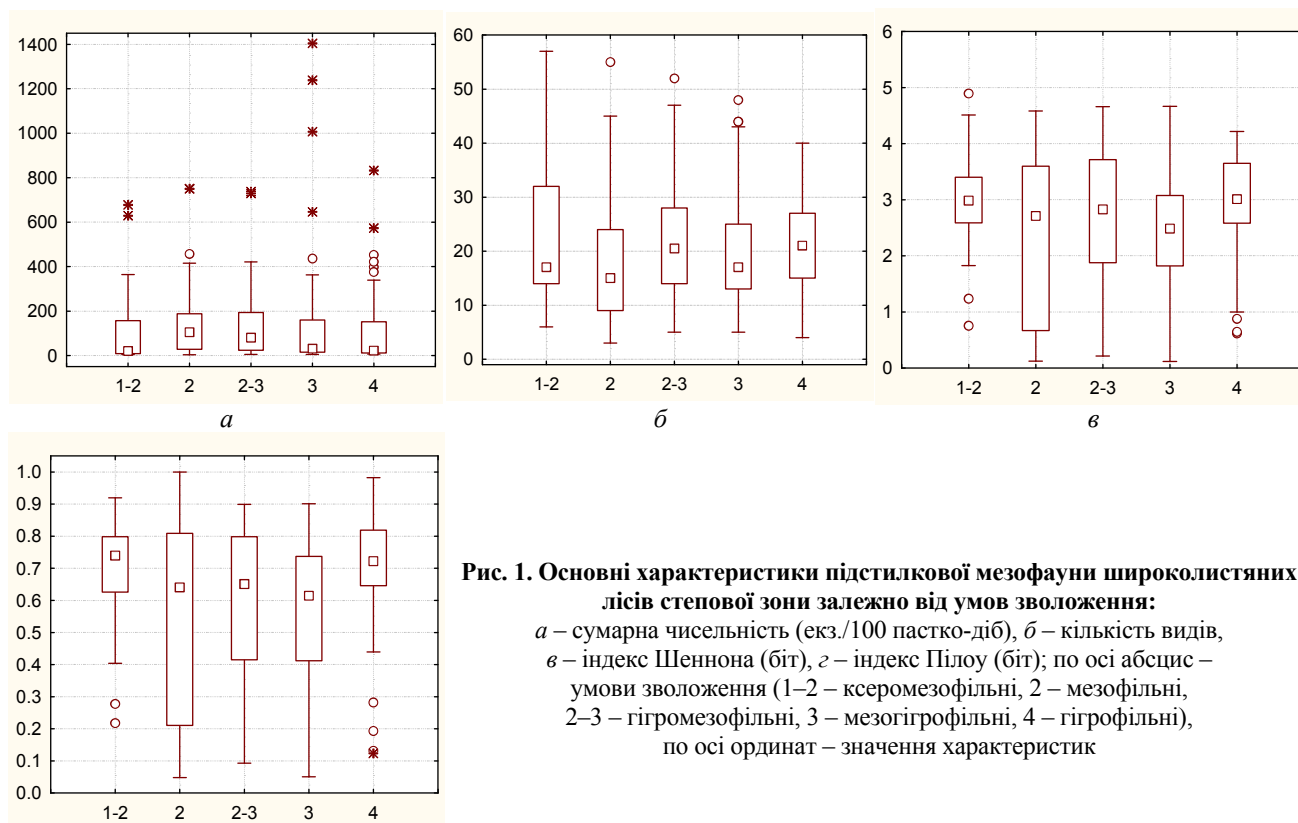


Рис. 1. Основні характеристики підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від умов зволоження:

a – сумарна чисельність (екз./100 пастко-діб), *б* – кількість видів, *в* – індекс Шеннона (біт), *г* – індекс Пілоу (біт); по осі абсцис – умови зволоження (1–2 – ксеромезофільні, 2 – мезофільні, 2–3 – гігромезофільні, 3 – мезогігрофільні, 4 – гігрофільні), по осі ординат – значення характеристик

г

Трофічна структура. Відносна чисельність фітофагів (рис. 2 *a*) у складі підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони достовірно не змінюється: медіана цієї характеристики для різних гігротопів перебуває на рівні 2–4%, відносна чисельність фітофагів максимальна у двох крайніх проаналізованих гігротопах

(ксеромезофільних і гігрофільних місцеперебуваннях). Відносна чисельність сапрофагів також достовірно не змінюється (рис. 2 *б*), максимальних значень (медіана 47–52%) досягає у гігромезофільних, мезогігрофільних та гігрофільних, а мінімальних (21%) – у мезофільних умовах зволоження.

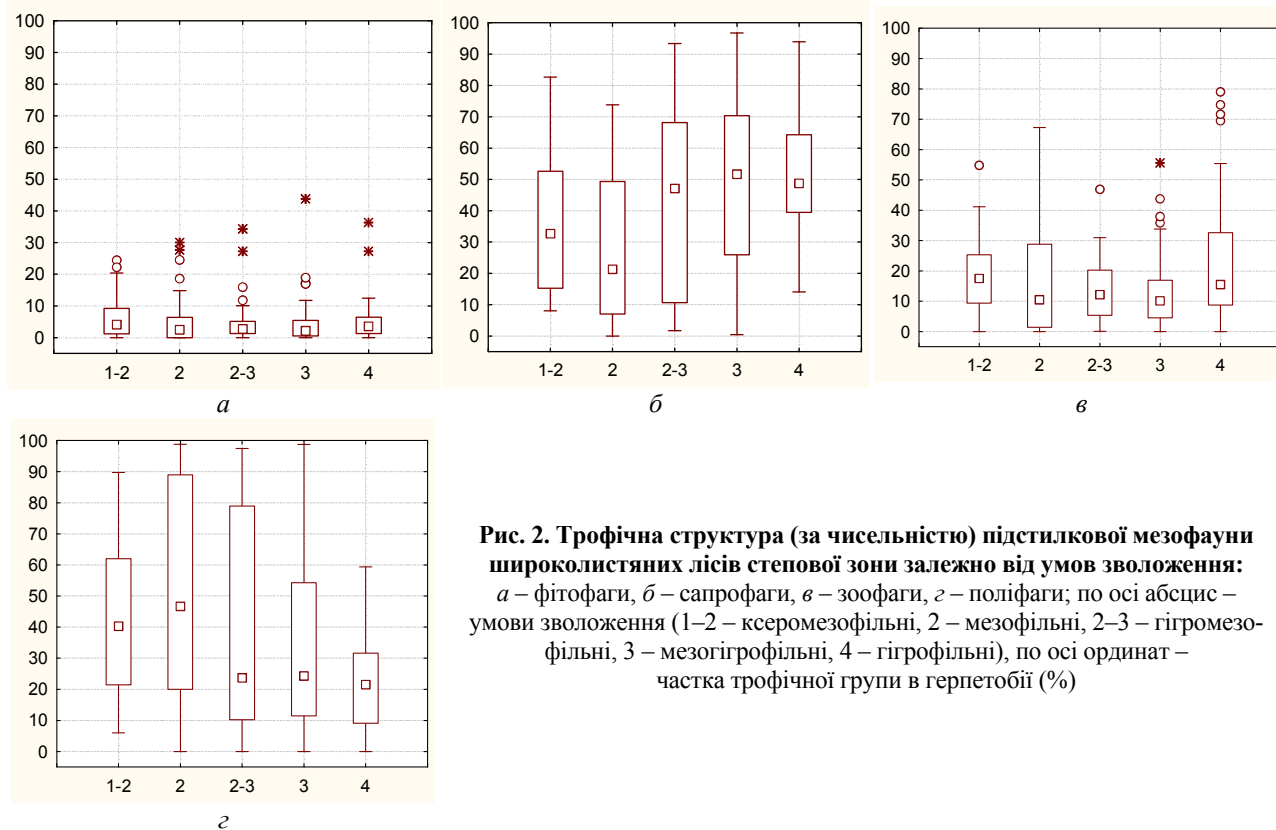


Рис. 2. Трофічна структура (за чисельністю) підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від умов зволоження:

a – фітофаги, *б* – сапрофаги, *в* – зоофаги, *г* – поліфаги; по осі абсцис – умови зволоження (1–2 – ксеромезофільні, 2 – мезофільні, 2–3 – гігромезофільні, 3 – мезогігрофільні, 4 – гігрофільні), по осі ординат – частка трофічної групи в герпетобії (%)

г

Частка зоофагів у герпетобії за різних умов зволоження відносно стабільна (рис. 2 в): медіана цієї характеристики у різних гігروتіпах природних широколистяних лісів змінюється у досить вузькому діапазоні (10–18%). Частка поліфагів у складі підстилкової мезофауни (рис. 2 з) має тенденцію до зниження при переході від посушливих до вологих ґрунтових умов у широколистяних лісах степової зони (медіана зменшується з 48% до 21% від чисельності мезофауни).

Кількість видів усіх чотирьох проаналізованих трофічних груп мезофауни достовірно не змінюється у п'яти градаціях зволоження широколистяних лісів (рис. 3), при цьому медіана для різних гігروتіпів для фітофагів перебуває на рівні 2–3 видів, сапрофагів – 4–6, зоофагів – 5–10, поліфагів – 4–5 видів.

Структура домінування. Частка рідкісних видів (<1,5% чисельності) максимальна у гігромезофільних умовах зволоження (рис. 4 в). Мінімальна кількість масових видів (>12,5%) також спостерігається в умовах гігромезофільних і мезогігрофільних широколистяних лісів (для цих гігروتіпів медіана жодної із трьох проаналізованих груп домінування не відрізняється від 0, рис. 4 в, з). У цілому структура домінування підстилкової мезофауни широколистяних лісів порівняно з

лісовими насадженнями (Brygadyrenko, 2015) та хвойними лісами степової зони (Brygadyrenko, 2014) близька до оптимальної.

Розмірна структура. Частка найменшої розмірної групи (<4 мм довжини тіла) максимальна у мезофільних типах лісу (медіана дорівнює 22%, рис. 5 б) порівняно з іншими гігروتіпами, де медіана цієї характеристики перебуває на рівні 6–9%. Максимальна висота піка на діаграмі розмірної структури для групи довжиною тіла 4–7 мм розташована на рівні 55–59% (медіана) для ксеромезофільних, мезогігрофільних та гігрофільних умов зволоження (рис. 5 а, з, д). Це дещо менші величини порівняно зі значеннями цього параметра для різних гігروتіпів лісових насаджень (Brygadyrenko, 2015) або соснових лісів степової зони (Brygadyrenko, 2014), де медіана даної характеристики може перевищувати 85%. Чисельність найбільших за розмірами тіла (>20 мм) груп безхребетних у підстилці мінімальна у гігрофільних умовах зволоження (рис. 5 д), в інших гігروتіпах чисельність цих розмірних груп достовірно відрізняється від 0. Додаткові піки на кривій розмірної структури (для розмірної групи 12–15 мм довжини тіла) наявні знову ж таки у гігрофільних типах лісів (рис. 5 д), в інших гігروتіпах відсутні.

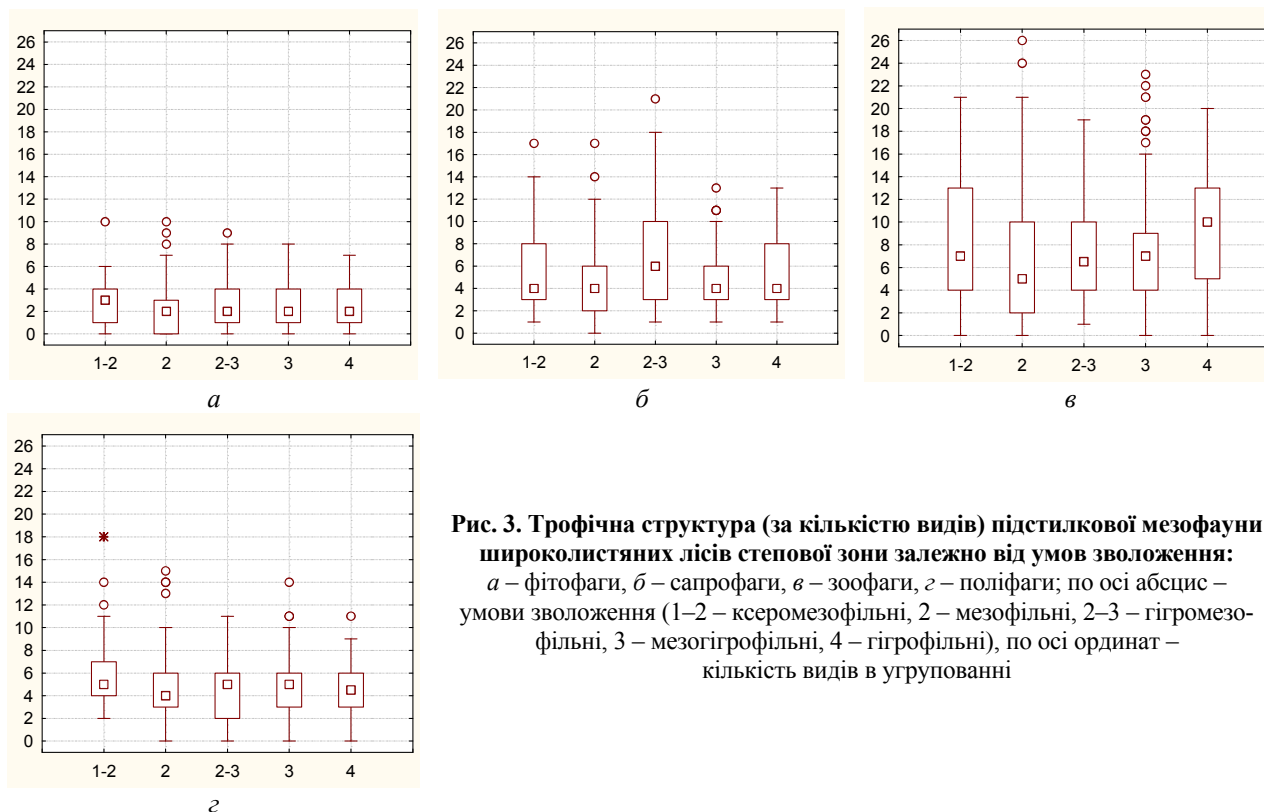


Рис. 3. Трофічна структура (за кількістю видів) підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від умов зволоження:

а – фітофаги, б – сапрофаги, в – зоофаги, г – поліфаги; по осі абсцис – умови зволоження (1–2 – ксеромезофільні, 2 – мезофільні, 2–3 – гігромезофільні, 3 – мезогігрофільні, 4 – гігрофільні), по осі ординат – кількість видів в угрупованні

Розподіл угруповань мезофауни за кількістю видів має подібні закономірності для всіх проаналізованих гігروتіпів широколистяних лісів (рис. 6). Максимальна висота піків за кількістю видів зареєстрована для розмірної групи 4–7 мм у гігрофільних умовах (медіана – 10 видів, рис. 6 д), для цих самих умов зволоження характерна також максимальна висота піка, що відповідає розмірній групі <4 мм. Тобто у гігрофільних типах широколистяних лісів спостерігається спрощення розмірної структури підстилкової мезофауни як за

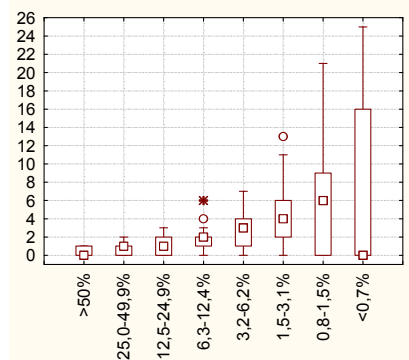
чисельністю, так і за кількістю видів. Таким чином, діаграми розмірної структури свідчать про близький до оптимального розподіл безхребетних за розмірами їх тіла у складі підстилкової мезофауни більшості гігروتіпів широколистяних лісів степової зони (крім гігрофільних умов зволоження).

Таксономічна структура. У разі зростання зволоження ґрунту кількість видів Carabidae у підстилці залишається без достовірних змін (медіана – 4 види, рис. 7), Formicidae – теж достовірно не змінюється (1–3 види).

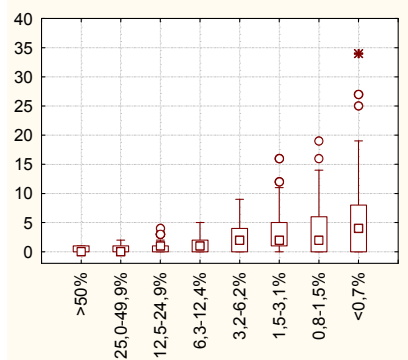
Інші домінантні родини безхребетних також достовірно не змінюють кількість видів у своєму складі.

У таксономічній структурі підстилкової мезофауни за чисельністю відбуваються помітніші зміни (рис. 8). Відносна чисельність Formicidae максимальна у ксеромезофільних і мезофільних умовах зволоження ґрунту (медіана 24% та 22% відповідно). У цих самих гігротопах, а також у гігromезофільних умовах зволоження максимальна чисельність Julidae (рис. 8 а, б, в). Відсоток у мезофауні Isopoda достовірно зростає з 3–11% (медіана)

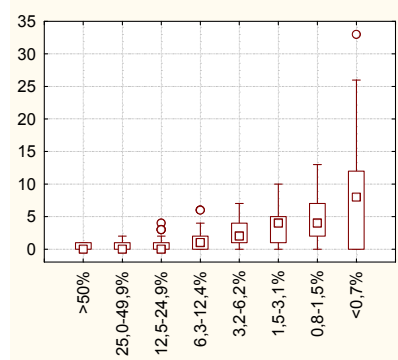
до 25% та 38% у мезогігрофільних та гігрофільних умовах зволоження відповідно (рис. 8 з, д). Частка інших домінантних таксономічних груп у структурі підстилкової мезофауни залишається без достовірних змін. Порівняно з таксономічною структурою соснових лісів та широколистяних лісових насаджень таксономічна структура мезофауни природних типів широколистяних лісів різноманітніша, у більшості проаналізованих гігротопів 7–8 родин входять до складу домінантів (чисельність яких перевищує 3% загальної чисельності мезофауни).



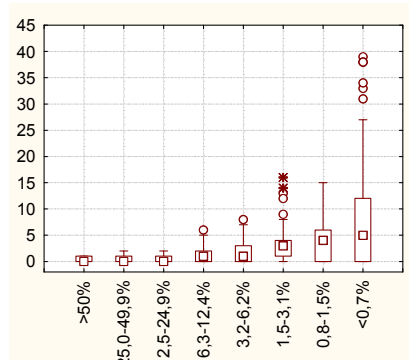
а



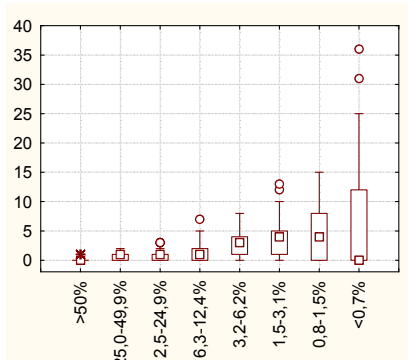
б



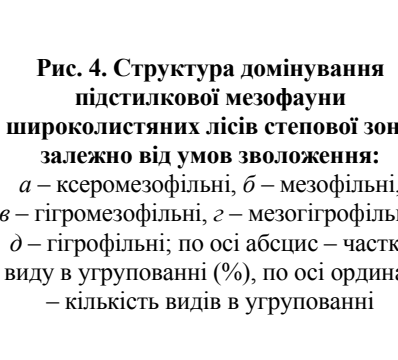
в



г

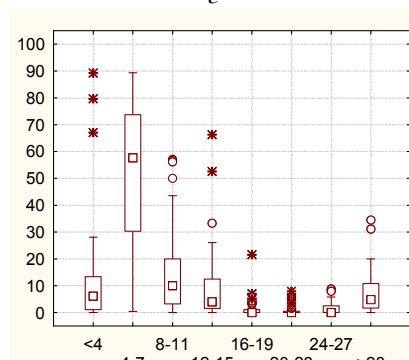


д

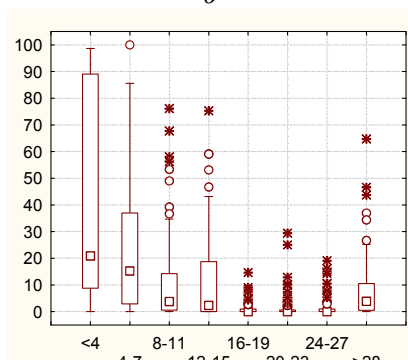


е

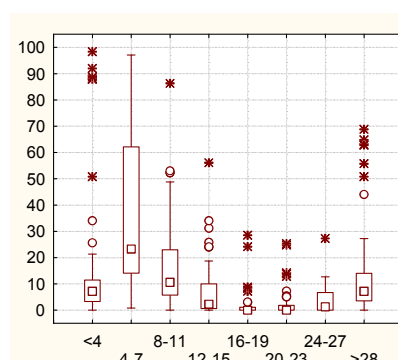
Рис. 4. Структура домінування підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від умов зволоження:
а – ксеромезофільні, б – мезофільні, в – гігromезофільні, г – мезогігрофільні, д – гігрофільні; по осі абсцис – частка виду в угрупованні (%), по осі ординат – кількість видів в угрупованні



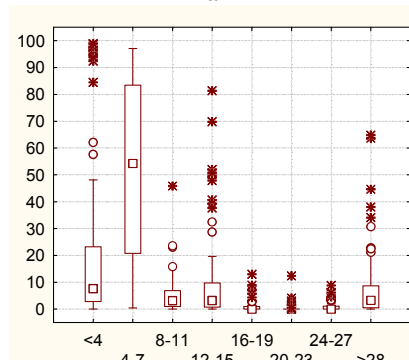
а



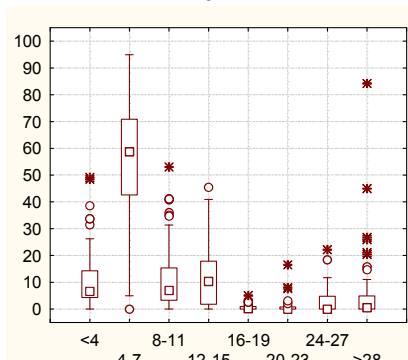
б



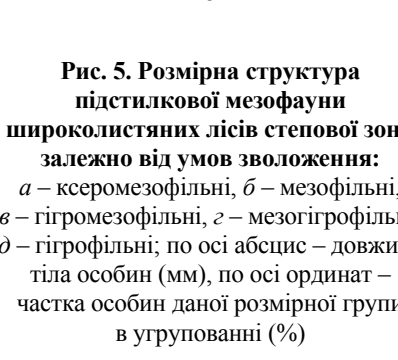
в



г



д



е

Рис. 5. Розмірна структура підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від умов зволоження:
а – ксеромезофільні, б – мезофільні, в – гігromезофільні, г – мезогігрофільні, д – гігрофільні; по осі абсцис – довжина тіла особин (мм), по осі ординат – частка особин даної розмірної групи в угрупованні (%)

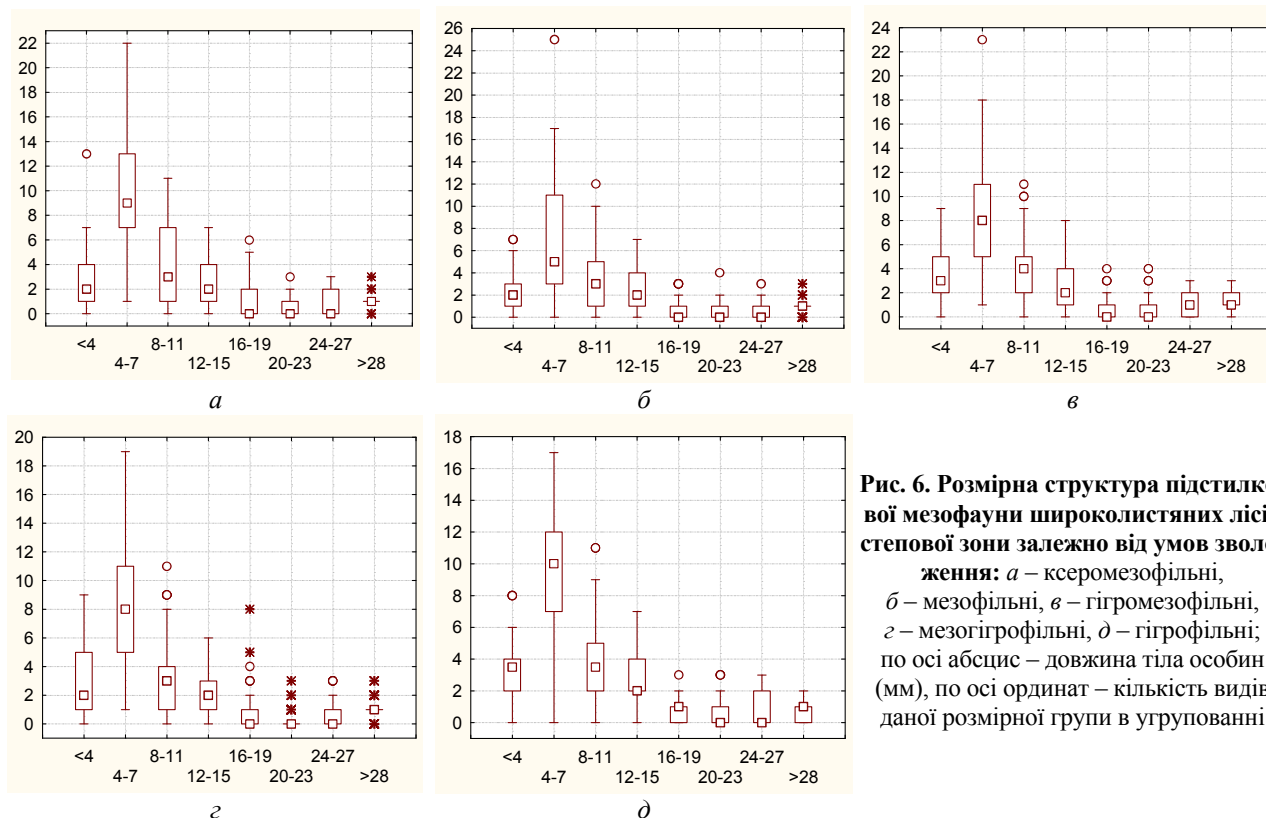


Рис. 6. Розмірна структура підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від умов зволоження: а – ксеромезофільні, б – мезофільні, в – гігромезофільні, г – мезогідрофільні, д – гідрофільні; по осі абсцис – довжина тіла особин (мм), по осі ординат – кількість видів даної розмірної групи в угрупованні

Вплив на підстилкову мезофауну трофотопу

Основні характеристики. Сумарна чисельність мезофауни максимальна у трофотопі Dc, Dac та Dn (медіана – 169, 90 та 96 екз./100 пастко-діб відповідно, рис. 9 а). За умов засолення (трофотопи De та E), а також на легких супіщаних ґрунтах медіана чисельності підстилкової мезофауни зменшується до 9–21 екз./100 пастко-діб. Достовірної зміни кількості видів у різних трофотопіях природних типів широколистяних лісів не спостерігається (рис. 9 б). Індекси різноманіття Шеннона та Пілоу також достовірно не змінюються залежно від трофності едафотопу (рис. 9 в, г). Таким чином у широколистяних лісах степової зони відбувається поступова зміна видового складу мезофауни, але кількість видів, так само як і індекси різноманіття, при цьому залишаються на постійному рівні.

Трофічна структура. Відносна чисельність фітофагів у різних трофотопіях залишається на постійному рівні (медіана коливається в межах 2–4%, рис. 10 а). Частка сапрофагів у складі підстилкової мезофауни мінімальна у трофотопі Dc і E (медіана 18 та 14% відповідно), у трофотопі C, Dac, Dn та De вона зростає до 36–44% (рис. 10 б). Відсоток у складі підстилкової мезофауни зоофагів (рис. 10 в) у градієнті мінералізації ґрунтового розчину має тенденцію до зменшення (медіана зменшується з 19% до 10–12%), а поліфагів (рис. 10 г), навпаки, зростає (з 23–26% до 46–50%). Але достовірних відмінностей за відносною чисельністю цих трофічних груп не зареєстровано. Кількість видів у складі жодної з чотирьох трофічних груп у градієнті трофності ґрунтового розчину достовірно не змінюється (рис. 11): у трофотопі Dn, De та E відбувається поступова заміна лісових видів на галофілії.

Структура домінування. Частка рідкісних видів (менше 1,5% за чисельністю) мінімальна у широколи-

стяних лісах трофотопів C та E (рис. 12 а, е). Максимальна кількість масових видів (понад 12,5%) також спостерігається у трофотопі C. Наближеною до оптимальної можна вважати розмірну структуру мезофауни трофотопів Dac та Dn (рис. 12 в, г).

Розмірна структура. Частка найменшої розмірної групи (<4 мм) достовірно не відрізняється в усіх досліджених трофотопіях (рис. 13). Максимальний відсоток розмірної групи 4–7 мм зареєстрований у трофотопі De та E (рис. 13 д, е). У цих самих трофотопіях спостерігається випадання частини розмірних груп безхребетних зі складу підстилкової мезофауни. Додатковий пік для розмірної групи 12–15 мм та низька чисельність видів довжиною тіла понад 20 мм характерні для трофотопу C (рис. 13 а). За кількістю видів розмірна структура проаналізованих типів лісу подібна, розбіжності між трофотопіями не виявляються (рис. 14).

Таксономічна структура. Максимальна кількість видів Sarabidae виявлена у трофотопі Dn (рис. 15 д) – у середньому 2 види, порівняно з 4–5 видами у трофотопі Dac і Dn (рис. 15 в, г). Кількість видів Formicidae зростає у трофотопі De та E (рис. 15 д, е). Кількість видів інших домінуючих таксономічних груп достовірно не змінюється.

Медіана чисельності Formicidae максимальна у лісових екосистемах трофотопів De та E (47% та 49% відповідно, рис. 16 д, е). В інших трофотопіях частка мурах у мезофауні перебуває на рівні 8–14% за чисельністю. Частка турунів у підстилковій мезофауні лісових екосистем різних трофотопів достовірно не змінюється. Частка Isopoda максимальна для лісових екосистем трофотопу De (медіана 34%, рис. 16 д). Відносна чисельність Lycosidae та Julidae у підстилковій мезофауні різних трофотопів достовірно не змінюється.

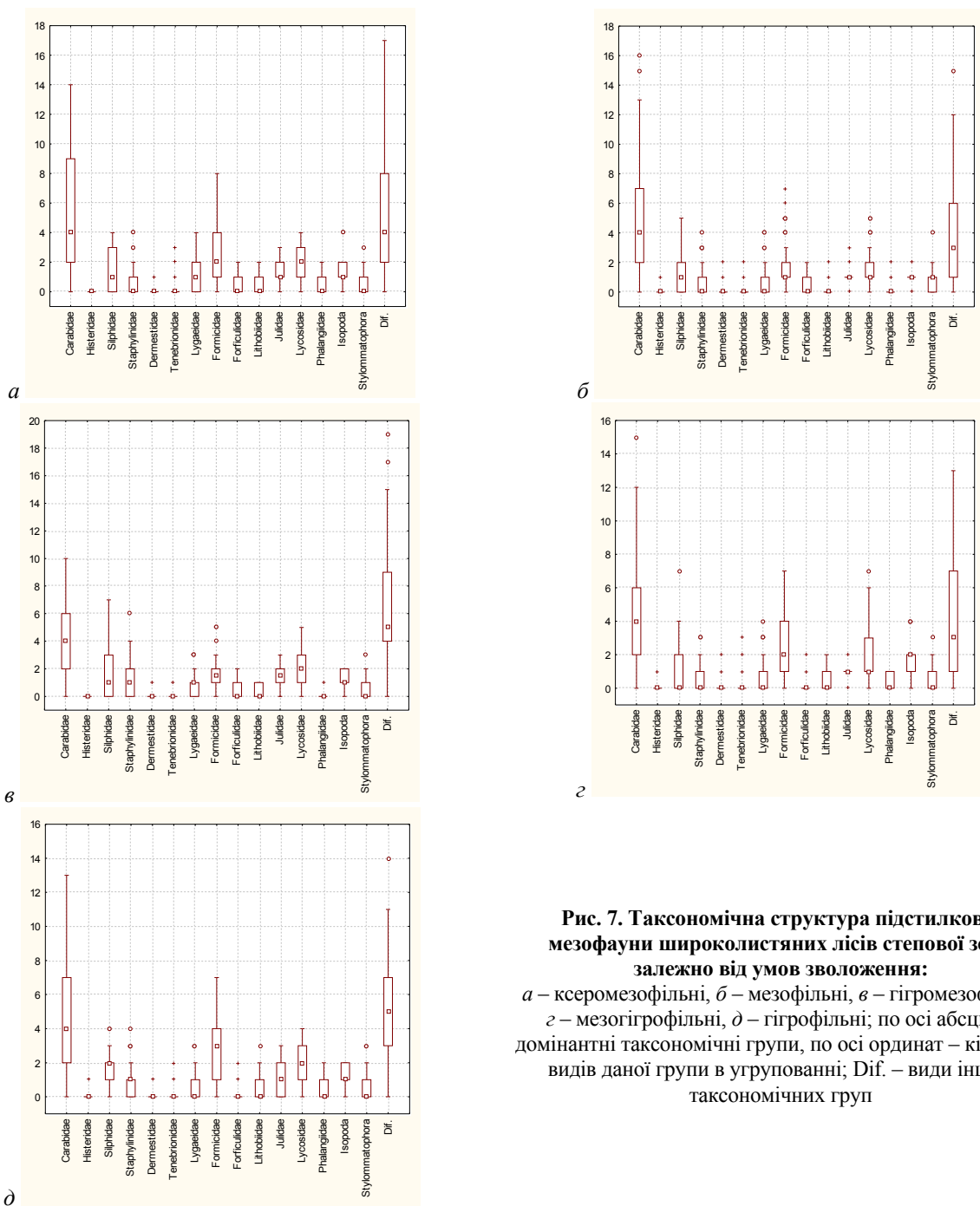


Рис. 7. Таксономічна структура підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від умов зволоження:

а – ксеромезофільні, *б* – мезофільні, *в* – гігромезофільні, *г* – мезогігрофільні, *д* – гігрофільні; по осі абсцис – домінантні таксономічні групи, по осі ординат – кількість видів даної групи в угрупованні; Dif. – види інших таксономічних груп

Аналізуючи вплив на підстилку мезофауни зволоження та мінералізації ґрунтового розчину, треба мати на увазі, що до найважливіших параметрів середовища для безхребетних тварин належать також потужність підстилки, зімкненість крон дерев, наявність і ступінь розвитку трав'яного ярусу у лісовій екосистемі (Brygadynenko, 2002, 2004). До основних чинників, які визначають чисельність підстилкової фауни, належить також чисельність комахоїдних ссавців, птахів і амфібій, дуже рідко – рептилій (Bulakhov et al., 2008; Bulakhov and Pakhomov, 2010; Bobyliv et al., 2014). Дослідження впливу цих чинників потребує застосування спеціальних методів. Результати наших попередніх розрахунків (Brygadynenko, 2006), виконаних на базі 29 заплавлених лісових екосистем, свідчать, що ані кількість видів, ані їх

чисельність, індекси різноманіття, чисельність доміантних родин підстилкових безхребетних тварин достовірно не змінюються залежно від умов зволоження. Це дослідження, виконане на основі аналізу підстилкової мезофауни 339 лісових екосистем, підтверджує результати, отримані у 2006 році. Результати нашого 14-річного дослідження дозволяють стверджувати, що трофічна, розмірна та таксономічна структури мезофауни на рівні родин – набагато стабільніша система, ніж це уявлялося раніше. У складі мезофауни різних гігروتопів або трофотопів відбувається закономірна зміна видів, при цьому трофічна, розмірна, таксономічна структури та структура домінування для не порушених людиною лісових екосистем у більшості випадків залишаються відносно стабільними.

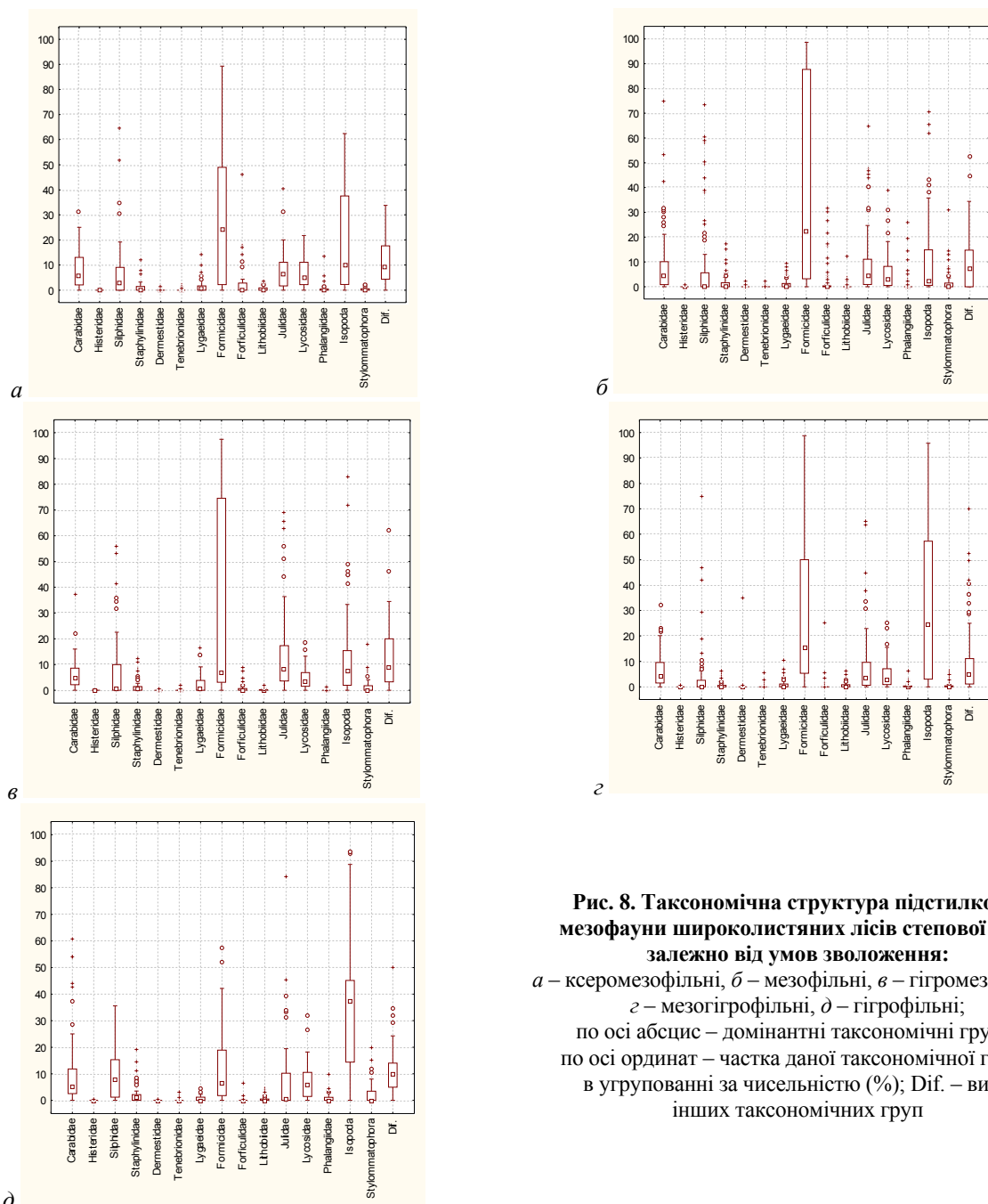


Рис. 8. Таксономічна структура підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від умов зволоження:

а – ксеромезофільні, *б* – мезофільні, *в* – гігромезофільні, *г* – мезогігрофільні, *д* – гігрофільні; по осі абсцис – домінантні таксономічні групи, по осі ординат – частка даної таксономічної групи в угрупованні за чисельністю (%); Dif. – види інших таксономічних груп

Висновки

У градієнті умов зволоження сумарна чисельність та кількість видів мезофауни широколистяних лісів степової зони достовірно не змінюються. Достовірних змін індексів різноманіття Шеннона та Пілоу також не спостерігається.

Відносна чисельність сапрофагів максимальних значень досягає у гігромезофільних, мезогігрофільних та гігрофільних, а мінімальних – у мезофільних умовах зволоження. Частка фітофагів та зоофагів у герпетобії за різних умов зволоження відносно стабільна. Частка поліфагів має тенденцію до зниження під час переходу від посушливих до вологих ґрунтових умов. Кількість видів чотирьох трофічних груп також достовірно не змінюється у п'яти градаціях зволоження широколистяних лісів.

Частка рідкісних видів максимальна у гігромезофільних умовах зволоження. Мінімальна кількість масових видів також спостерігається в умовах гігромезофільних і мезогігрофільних широколистяних лісів.

Частка найменшої розмірної групи (<4 мм довжини тіла) максимальна у мезофільних типах лісу. Максимальна висота піка на діаграмі розмірної структури для групи довжиною тіла 4–7 мм зареєстрована у ксеромезофільних, мезогігрофільних та гігрофільних умовах зволоження. Чисельність найбільших за розмірами тіла (>20 мм) груп безхребетних у підстилці мінімальна у гігрофільних умовах зволоження. Додаткові піки на кривій розмірної структури (для розмірної групи 12–15 мм довжини тіла) наявні також у гігрофільних типах лісів. У гігрофільних типах широколистяних лісів спостерігається спрощення розмірної структури підстилкової мезофауни як за чисельністю, так і за кількістю видів.

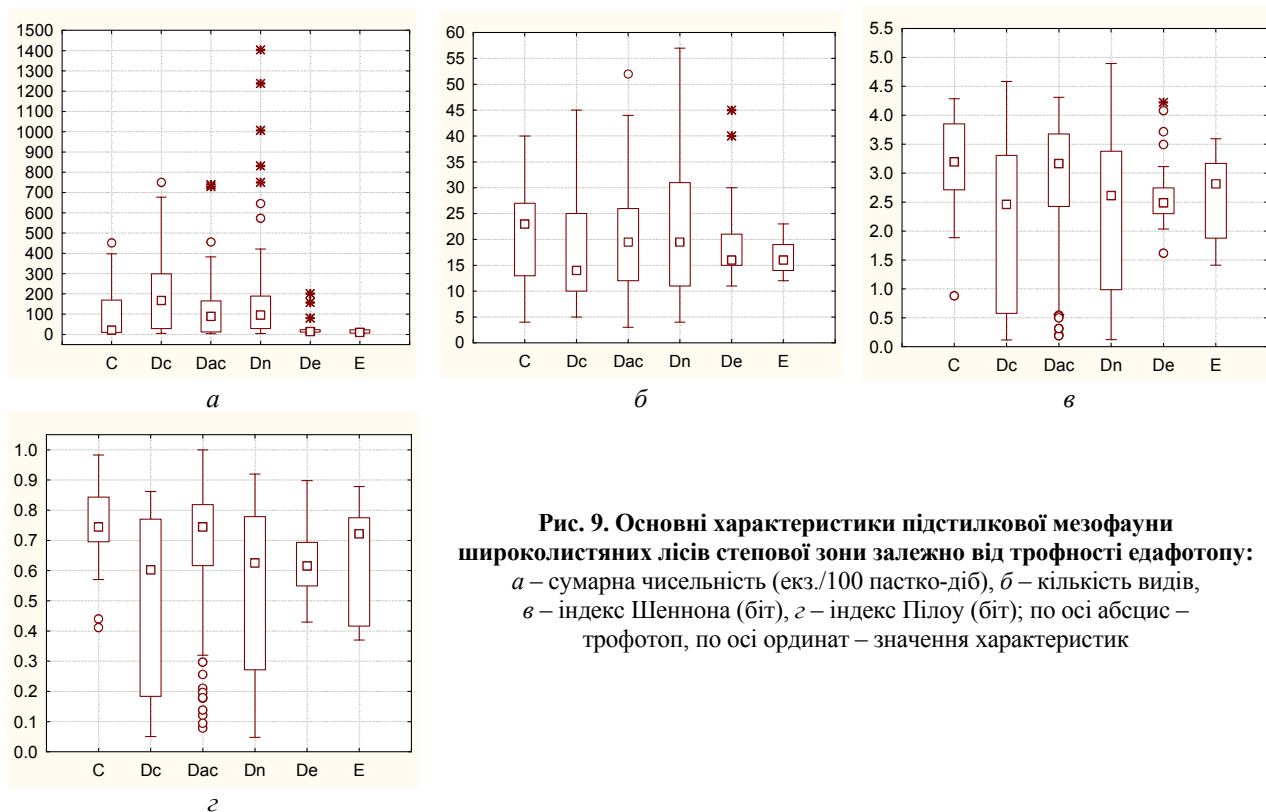


Рис. 9. Основні характеристики підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від трофності едафотопу:
 а – сумарна чисельність (екз./100 пастко-діб), б – кількість видів,
 в – індекс Шеннона (біт), г – індекс Пілоу (біт); по осі абсцис – трофотоп, по осі ординат – значення характеристик

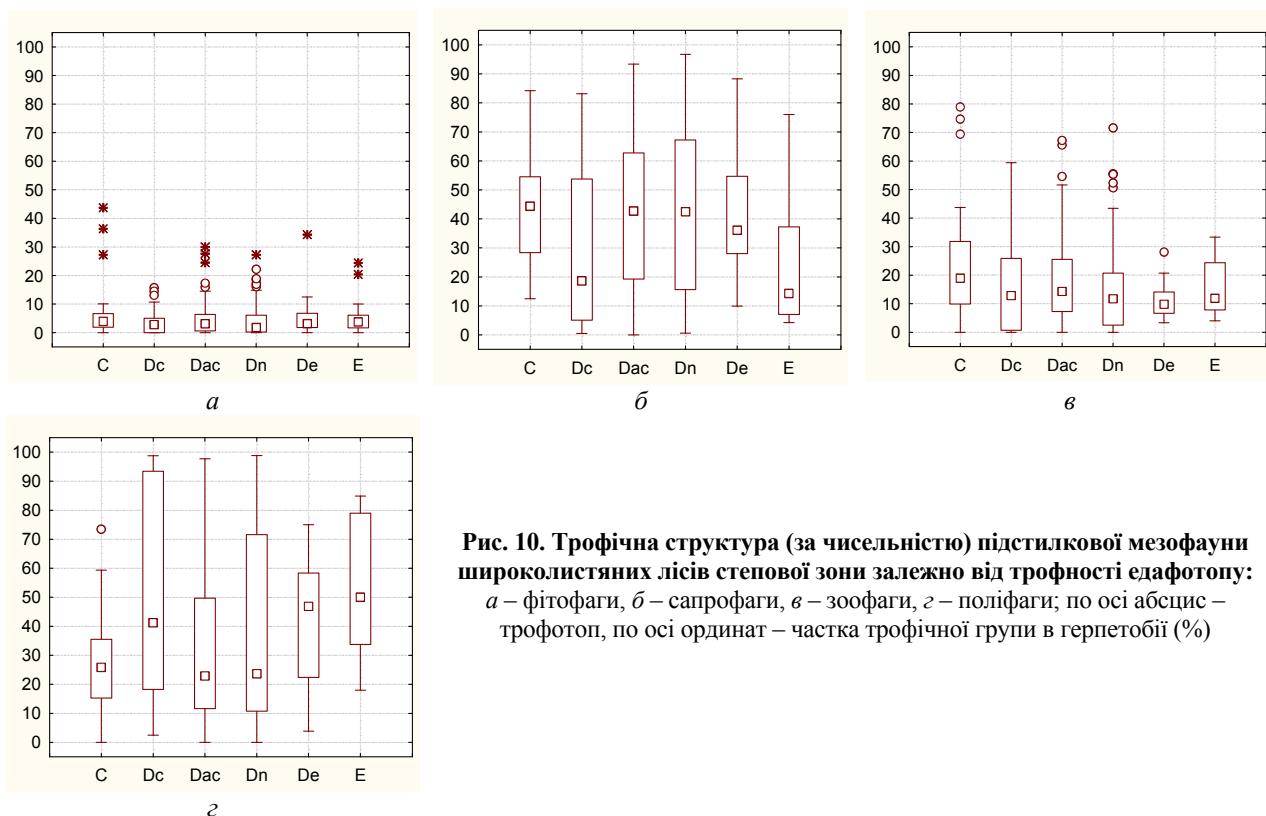


Рис. 10. Трофічна структура (за чисельністю) підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від трофності едафотопу:
 а – фітофаги, б – сапрофаги, в – зоофаги, г – поліфаги; по осі абсцис – трофотоп, по осі ординат – частка трофічної групи в герпетобії (%)

Під час зростання зволоження ґрунту кількість видів Carabidae, Formicidae та інших домінантних родин залишається без достовірних змін. Відносна чисельність Formicidae максимальна у ксеромезофільних і мезофільних умовах зволоження ґрунту. У цих самих гігротопах, а також у гігромезофільних умовах зволоження максимальна чисельність Julidae. Відсоток у

мезофауні Isopoda достовірно зростає у мезогігрофільних та гігрофільних умовах зволоження. Частка інших домінантних таксономічних груп у структурі підстилкової мезофауни за чисельністю залишається без достовірних змін. У більшості проаналізованих гігротопів 7–8 родин входять до складу домінантів.

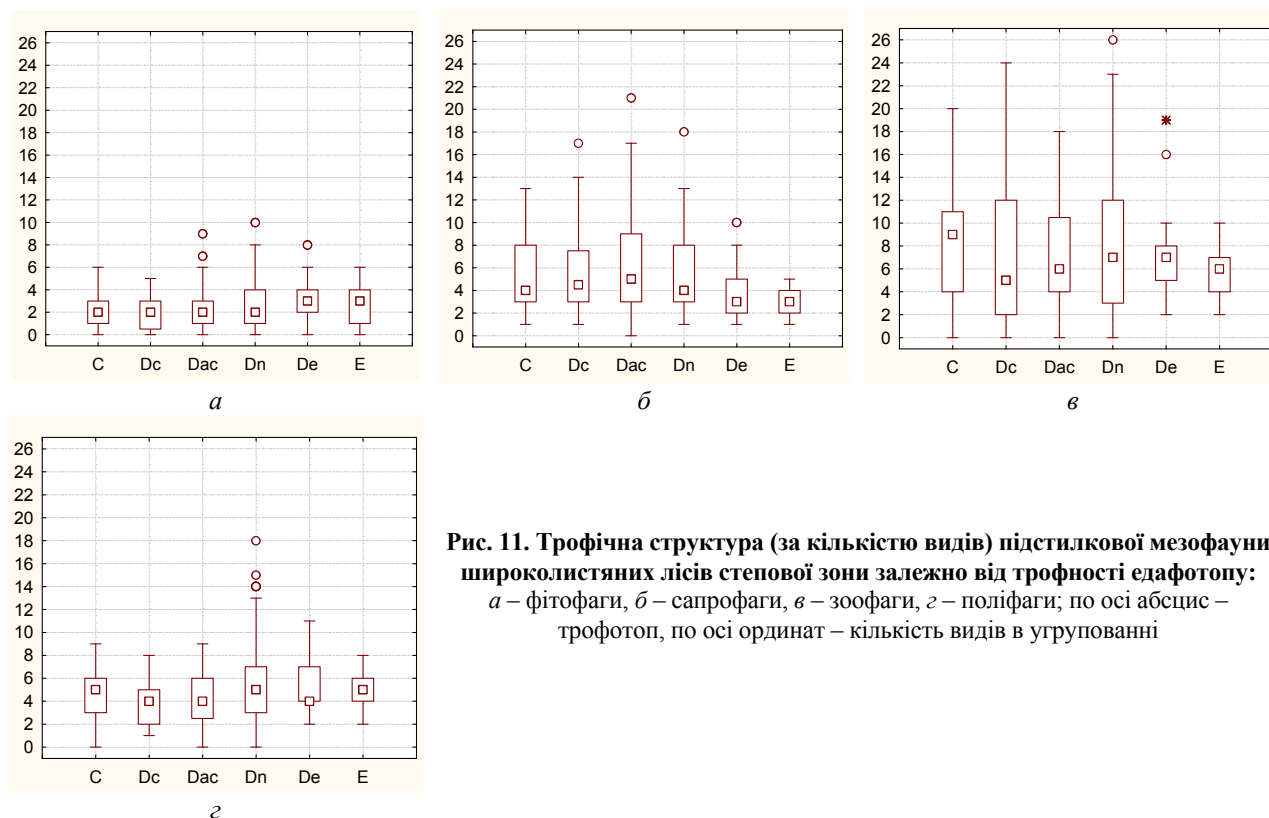


Рис. 11. Трофічна структура (за кількістю видів) підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від трофності едафотопу: а – фітофаги, б – сапрофаги, в – зоофаги, г – поліфаги; по осі абсцис – трофотоп, по осі ординат – кількість видів в угрупованні

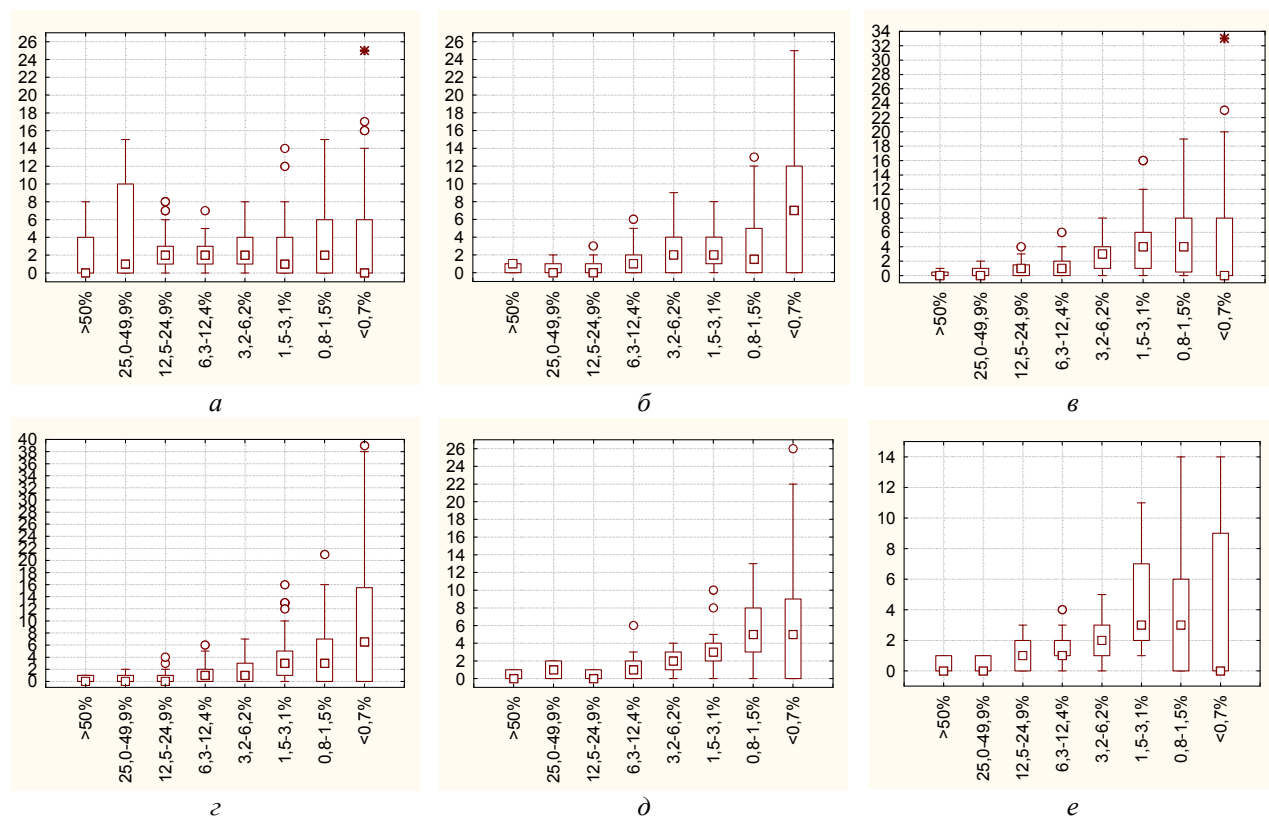


Рис. 12. Структура домінування підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від трофності едафотопу: а – трофотоп C, б – Dc, в – Dac, г – Dn, д – De, е – трофотоп E; по осі абсцис – частка виду в угрупованні (%), по осі ординат – кількість видів в угрупованні

Сумарна чисельність мезофауни максимальна у трофотопіх Dc, Dac та Dn. За умов засолення (трофотопи De та E), а також на легких супіщаних ґрунтах чисельність підстилкової мезофауни зменшується. Достовірної зміни

кількості видів, індексів різноманіття Шеннона та Пілоу в різних трофотопіх природних типів широколистяних лісів не спостерігається.

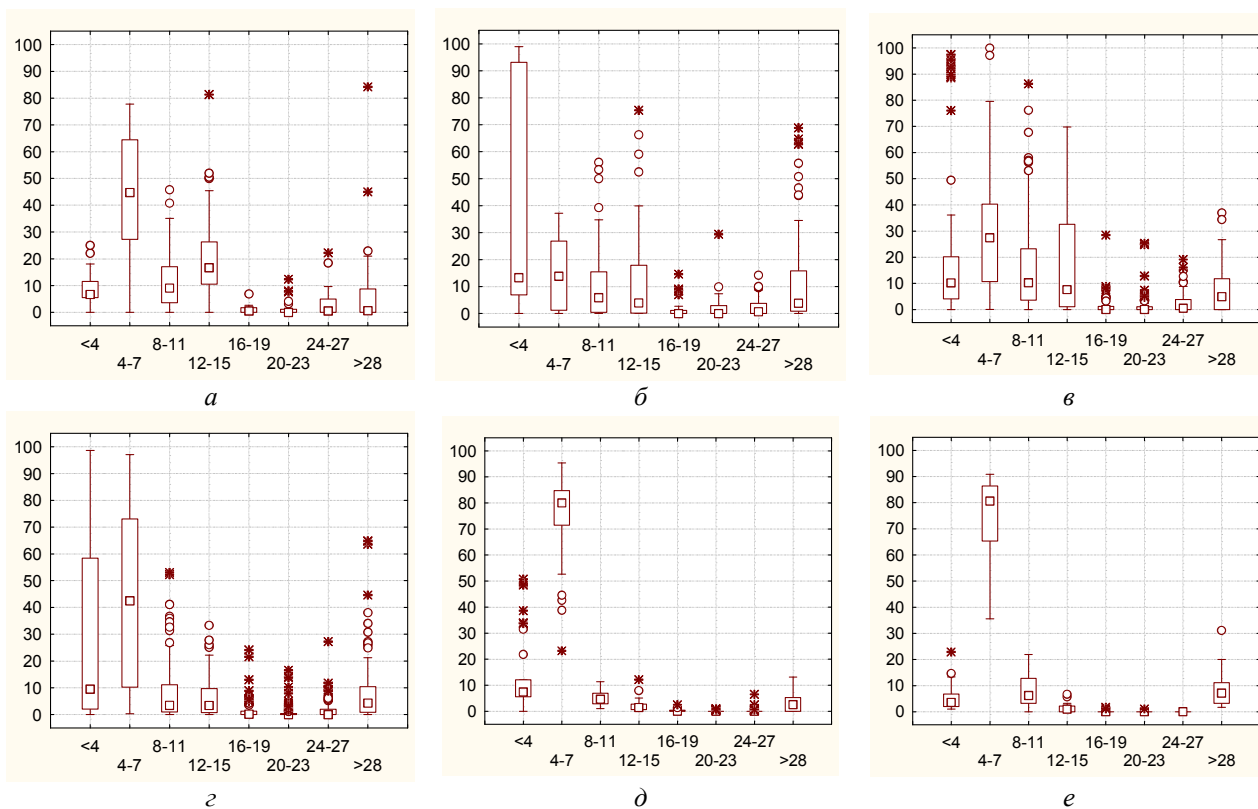


Рис. 13. Розмірна структура підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від трофності едафотону: а – трофотоп С, б – Dc, в – Dac, г – Dn, д – De, е – трофотоп Е; по осі абсцис – довжина тіла особин (мм), по осі ординат – частка особин даної розмірної групи в угрупованні (%)

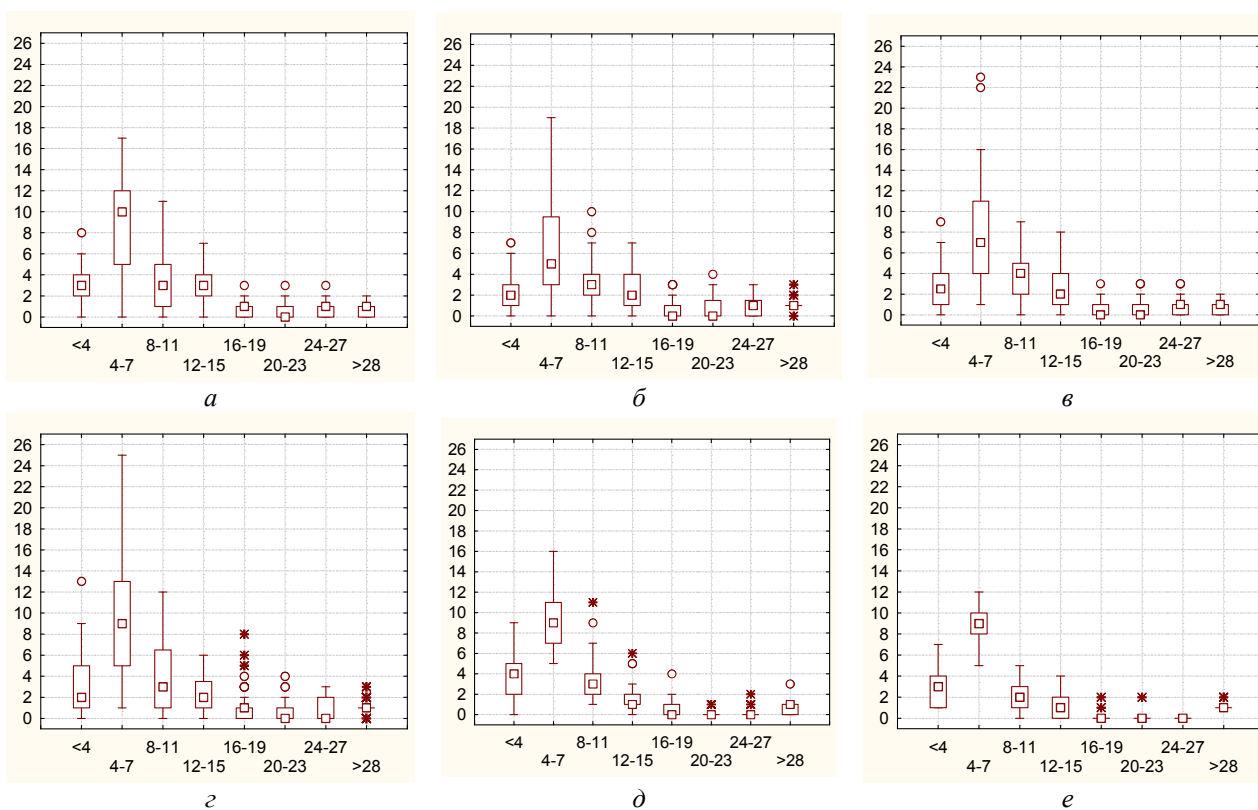


Рис. 14. Розмірна структура підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від трофності едафотону: а – трофотоп С, б – Dc, в – Dac, г – Dn, д – De, е – трофотоп Е; по осі абсцис – довжина тіла особин (мм), по осі ординат – кількість видів даної розмірної групи в угрупованні

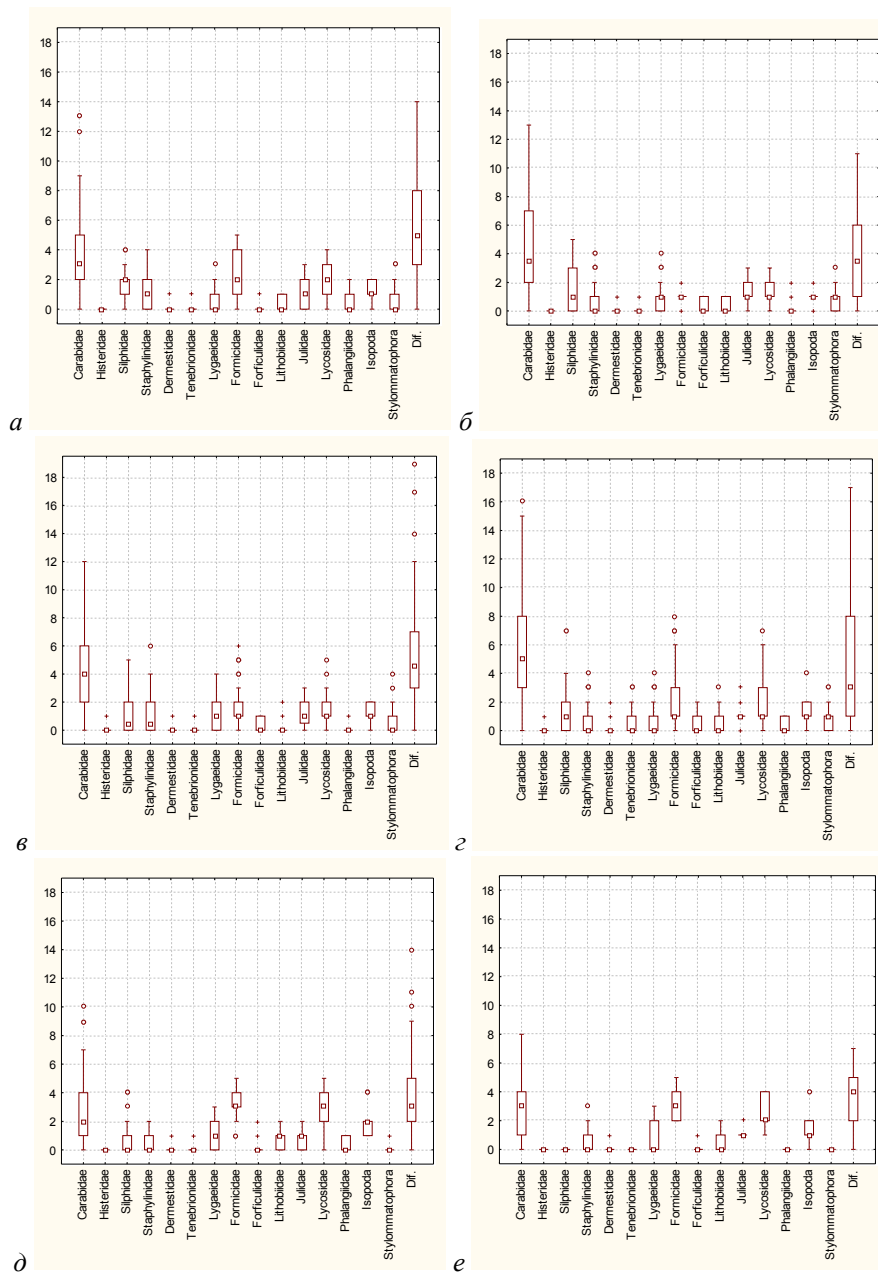


Рис. 15. Таксономічна структура підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від трофності едафотопу: *а* – трофотоп С, *б* – Dc, *в* – Dac, *г* – Dn, *д* – De, *е* – трофотоп Е; по осі абсцис – домінантні таксономічні групи, по осі ординат – кількість видів даної групи в угрупованні; Dif. – види інших таксономічних груп

Відносна чисельність фітофагів у різних трофотопіях залишається на постійному рівні. Частка сапрофагів мінімальна у трофотопіях Dc і E, у трофотопіях C, Dac, Dn та De вона зростає. Відсоток зоофагів у градієнті мінералізації ґрунтового розчину має тенденцію до зменшення, а поліфагів, навпаки, до збільшення. Кількість видів у складі жодної з чотирьох трофічних груп у градієнті трофності ґрунтового розчину достовірно не змінюється.

Частка рідкісних видів (менше 1,5% за чисельністю) мінімальна у широколистяних лісах трофотопів C та E. Максимальна кількість масових видів (понад 12,5%) також спостерігається у трофотопі C. Наближеною до оптимальної можна вважати розмірну структуру мезофауни трофотопів Dac та Dn.

Максимальний відсоток розмірної групи 4–7 мм зареєстрований у трофотопіях De та E. У цих трофотопіях спостерігається випадання частини розмірних груп

безхребетних зі складу підстилкової мезофауни. Додатковий пік для розмірної групи 12–15 мм та низька чисельність видів довжиною тіла понад 20 мм характерні для трофотопу C.

Максимальна кількість видів Carabidae виявлена у трофотопі Dn. Кількість видів Formicidae зростає у трофотопіях De та E. Чисельність Formicidae максимальна у лісових екосистемах трофотопів De та E. Частка Isopoda максимальна для лісових екосистем трофотопу De.

Отримані результати свідчать, що у градієнті трофності та зволоження ґрунту за більшістю проаналізованих характеристик підстилкова мезофауна залишається стабільною системою. У складі мезофауни відбувається закономірна ротація видів, при цьому трофічна, розмірна, таксономічна структури та структура домінування у більшості випадків залишаються відносно стабільними.

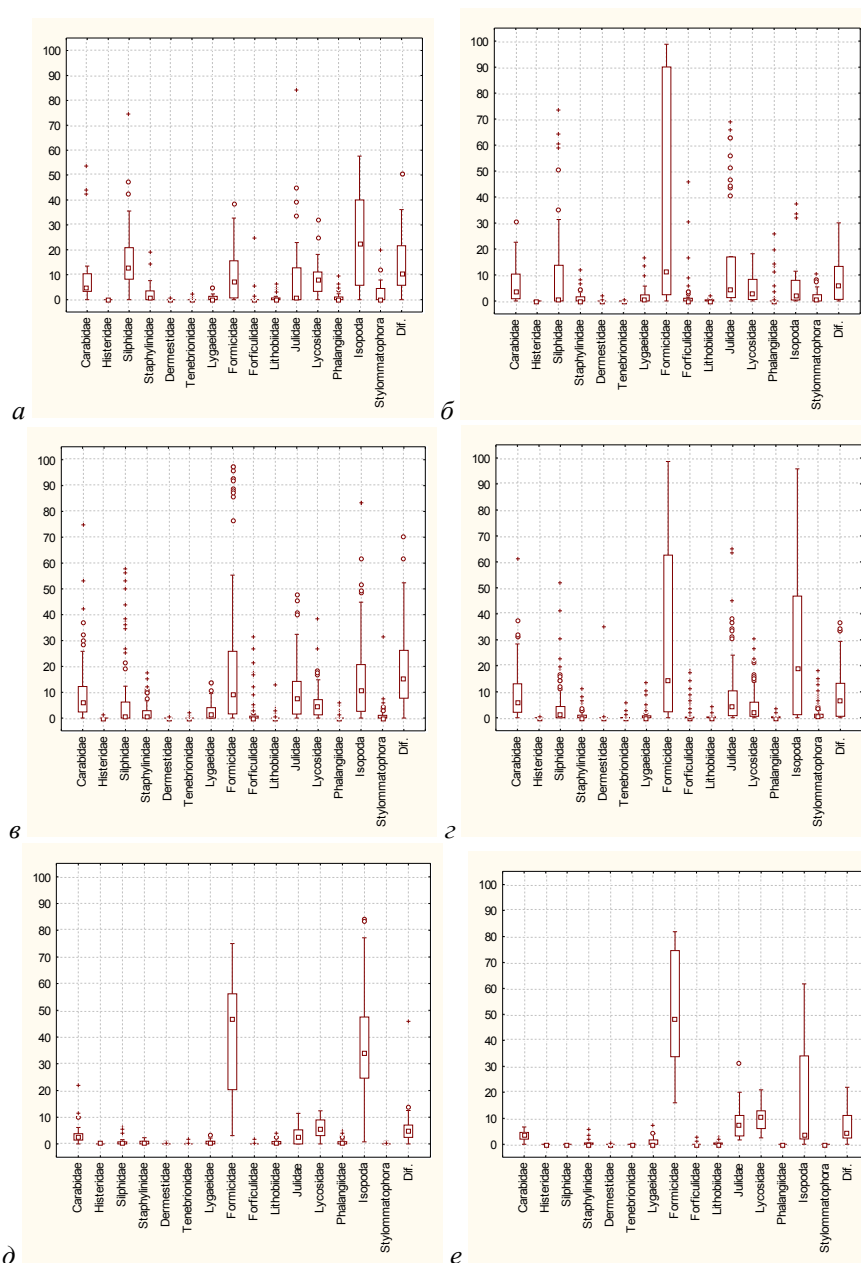


Рис. 16. Таксономічна структура підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від трофності едафотопу: а – трофотоп С, б – Dc, в – Dac, г – Dn, д – De, е – трофотоп Е; по осі абсцис – домінантні таксономічні групи, по осі ординат – частка даної групи в угрупованні за чисельністю (%); Dif. – інші види

Бібліографічні посилання

- Bachinsky, I.Y., 1962. Klimat Ukraïny [The climate of Ukraine]. NAS of USSR, Kyiv (in Ukrainian).
- Batič, F., Kalan, P., Kraigher, H., Šircelj, H., Simončič, P., Vidregar-Gorjup, N., Turk, B., 1999. Bioindication of different stresses in forest decline studies in Slovenia. Water Air Soil Poll. 116(1-2), 377–382.
- Belgard, A.L., 1971. Stepnoje lesovedenije [Steppe Forestry]. Lesnaja Promyshlennost', Moscow (in Russian).
- Berg, B., Davey, M., De Marco, A., Emmett, B., Faituri, M., Hobbie, S., Johansson, M.-B., Liu, C., McClaugherty, C., Norell, L., Rutigliano, F., Vesterdal, L., Virzo De Santo, A., 2010. Factors influencing limit values for pine needle litter decomposition: A synthesis for boreal and temperate pine forest systems. Biogeochemistry 100(1), 57–73.
- Bjorkman, C., 1997. A dome-shaped relationship between host plant allelochemical concentration and insect size. Biochem. Syst. Ecol. 25(6), 521–526.
- Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriaviy, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).
- Brockerhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Quine, C.P., Sayer, J., 2008. Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? Biodivers. Conserv. 17, 925–951.
- Brygadyrenko, V.V., 2002. Ispol'zovanie komponentnogo analiza v izuchenii soobshchestv gigrofil'nyh vidov zhuzhelic (Coleoptera: Carabidae) [A study of specific composition in hydrophilic communities of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) using component analysis methods]. The Kharkov Entomological Society Gazette 10, 124–129 (in Russian).
- Brygadyrenko, V.V., 2003. Ispol'zovanie topologicheskikh spektrov v zoologicheskoy diagnostike pochv na primere seme-

- jstva zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) [Using topological spectrums in zoological diagnostics of soils with the family Carabidae (Coleoptera) as an example]. Ecology and Nomenclature 13(1), 119–130 (in Russian).
- Brygadyrenko, V.V., 2004. Vozdejstvie uslovij srede na sostav zhivotnogo naselenija podstilki i fitocenoz lesnyh ekosistem stepnoj zony Ukrainy [The influence of environmental conditions on the litter animals and phytocenosis in the forest ecosystems of the Steppe zone of Ukraine]. Forestry and Agroforestry 106, 77–83 (in Ukrainian).
- Brygadyrenko, V.V., 2005. Ekologicheskie aspekty vzaimodejstvija murav'ev (Hymenoptera, Formicidae) s podstilochnymi bespozvonochnymi v uslovijah stepnyh lesov [Environmental aspects of the interaction of ants (Hymenoptera, Formicidae) with litter invertebrates in steppe forest]. Question of Steppe Forestry and Forest Land Reclamation 9, 181–192 (in Russian).
- Brygadyrenko, V.V., 2006. Vozmozhnosti ispol'zovaniya napochvennyh bespozvonochnyh dlya indikacii gradaciy uvlazhneniya edafotopa v lesnyh ekosistemah [The possibility to use soil invertebrates to indicate soil moisture gradations in the forest ecosystems]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 14(1), 21–26 (in Russian).
- Brygadyrenko, V.V., 2014. Influence of soil moisture on litter invertebrate community structure of pine forests of the steppe zone of Ukraine. Folia Oecol. 41(1), 8–16.
- Brygadyrenko, V.V., 2015. Community structure of litter invertebrates of forest belt ecosystems in the Ukrainian steppe zone. Int. J. Environ. Res. 9(2), in press.
- Brygadyrenko, V.V., Faly, L.I., Jakimets, K.G., 2012. Riznomanittja ugrupovan' gerpetobiju balky Tunel'na m. Dnipropetrovsk [Diversity of litter invertebrates communities from the Tunnel Gully in Dnipropetrovsk city]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 20(1), 3–12 (in Ukrainian).
- Brygadyrenko, V.V., Fedorchenko, D.O., 2007. Riznomanittja ugrupovan' pidstylkovykh bezchrebetnykh lisovykh ekosistem Nacional'nogo zapovidnyka «Hortycja» (Zaporiz'ka oblast') [The diversity of litter invertebrate complexes in forest ecosystems in National Reserve “Chortitca” (Zaporozh'je Region)]. Sci. Bull. Uzhgorod Univ. (Ser. Biol.) 21, 152–157 (in Ukrainian).
- Brygadyrenko, V.V., Komarov, O.S., 2008. Trofichna struktura pidstylkovoji mezofauny: Rozpodil biomasy za trofichnymi rivniamy [Trophic structure of litter mesofauna: Biomass differentiation between trophic levels]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 16(2), 12–23 (in Ukrainian).
- Brygadyrenko, V.V., Solovjov, S.V., 2007. Vplyv pervynnogo g'runtoutvorennya u zaplavnyh lisah Dniprovs'ko-Oril's'kogo pryrodnoho zapovidnyka na strukturu gerpetobiju [Effect of initial soil in floodplain forests of the Dnieper-Oril's'ke Nature Reserve on the litter invertebrates communities structure]. Pynannia Bioidycii ta Ecologii 12(1), 34–45 (in Ukrainian).
- Bulakhov, V.L., Gubkin, A.A., Ponomarenko, O.L., Pakhomov, O.Y., 2008. Biologichne riznomanittja Ukrainy. Dnipropetrovska oblast'. Ptahy: Negorobcepodibni (Aves: Non-Passeriformes) [Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Aves: Non-Passeriformes]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Bulakhov, V.L., Pakhomov, O.Y., 2010. Funkcional'na zoologija [Functional zoology]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Butterfield, J., Malvido, J.B., 1992. Effect of mixed-species tree planting on the distribution of soil invertebrates. In: Cannell, M.G.R., Malcolm, D.C., Robertson, P.A. (Eds.) The Ecology of mixed-species stands of trees, Spec. Publ. № 11. British Ecological Society, Blackwell, Oxford, 255–265.
- Cameron, K.H., Leather, S.R., 2012. How good are carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) as indicators of invertebrate abundance and order richness? Biodivers. Conserv. 21, 763–779.
- Didham, R.K., 1997. An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. In: Watt, A.D., Stork, N.E., Hunter, M.D. (Eds.), Forests and Insects. Chapman & Hall, London, 303–320.
- Faly, L.I., Brygadyrenko, V.V., 2014. Patterns in the horizontal structure of litter invertebrate communities in windbreak plantations in the steppe zone of the Ukraine. J. Plant Prot. Res. 54(4), 414–420.
- Fedorchenko, D.O., Brygadyrenko, V.V., 2008. Osoblyvosti formuvannia bagatovydyvnykh ugrupovan' pidstylkovykh bezchrebetnykh tvaryn ostrova Khortitsa (Zaporiz'ka oblast') [Peculiarities of litter invertebrates' multispecies complexes formation on the Khortitsa island (Zaporizhzhya province)]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 16(2), 178–185 (in Ukrainian).
- Gerisch, M., Schanowski, A., Figura, W., Gerken, B., Dziok, F., Henle, K., 2006. Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) as indicators of hydrological site conditions in floodplain grasslands. Int. Rev. Hydrobiol. 91, 326–340.
- Gryuntal, S.Y., 2009. Soil mesofauna of taiga burozems. Euras. Soil Sci. 42(11), 1282–1290.
- Gryuntal, S.Y., 2010. The mesofauna in different types of soils under southern taiga spruce forests (Tver oblast). Euras. Soil Sci. 43(11), 1271–1280.
- Hanski, I., 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. Oikos 87, 209–219.
- Jabin, M., Mohr, D., Kappes, H., Topp, W., 2004. Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak-beech forest. Forest Ecol. Manag. 194(1–3), 61–69.
- Moroz, K.O., Brygadyrenko, V.V., Pakhomov, A.Y., 2011. Formirovanije fauny napochvennykh bespozvonochnykh peschanoy terrasy r. Orel' v uslovijakh pirogennoj sukcesii [Litter invertebrates fauna formation of the sandy terrace of Orel' river in condition of post-fire succession]. Proc. of the Azerbaijan Soc. of Zool. 3, 423–435 (in Russian).
- Müller, S., Overbeck, G., Pfadenhauer, J., Pillar, V., 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest–grassland ecotones. Vegetatio 189(1), 1–14.
- Oxbrough, A., French, V., Irwin, S., Kelly, T.C., Smiddy, P., O'Halloran, J., 2012. Can mixed species stands enhance arthropod diversity in plantation forests? Forest Ecol. Manag. 270, 11–18.
- Oxbrough, A., Gittings, T., O'Halloran, J., Giller, P.S., Smith, G.F., 2005. Structural indicators of spider communities across the forest plantation cycle. Forest Ecol. Manag. 212, 171–183.
- Pakhomov, O.Y., Brygadyrenko, V.V., 2005. Koncepcija systemy zahodiv z ohorony navkolyshn'ogo pryrodnoho sere-dovyshha Dnipropetrovskoi' oblasti na 2005–2015 roky [Concept of system for actions on environment protection in Dnipropetrovsk region for 2005–2015]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 13(1), 213–225.
- Pearce, J.L., Venier, L.A., 2006. The use of beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review. Ecol. Indic. 6, 780–793.
- Pielou, E.C., 1977. Mathematical Ecology. John Wiley & Sons, New York.
- Polchaninova, N.Y., Prokopenko, E.V., 2013. Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of Left-Bank Ukraine. Arthropoda Sel. Suppl. No. 2. KMK Scientific Press, Moscow.
- Rainio, J., Niemela, J., 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. Biodivers. Conserv. 12, 487–506.
- Reynolds, B.C., Crossley Jr., D.A., Hunter, M.D., 2003. Response of soil invertebrates to forest canopy inputs along a productivity gradient. Pedobiologia 47, 127–139.

- Rybalov, L.B., Kamaev, I.O., 2011. Diversity of soil mesofauna in northern taiga biogeocenoses of the Kamennaya River basin (Karelia). *Biol. Bull.* 38(4), 338–347.
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- Slipinski, P., Zmihorski, M., Czechowski, W., 2012. Species diversity and nestedness of ant assemblages in an urban environment. *Eur. J. Entomol.* 109(2), 197–206.
- Sobek, S., Steffan-Dewenter, I., Scherber, C., Tschardt, T., 2009. Spatiotemporal changes of beetle communities across a tree diversity gradient. *Divers. Distrib.* 15, 660–670.
- Spitzer, L., Konvicka, M., Benes, J., Tropek, R., Tuf, I.H., Tufova, J., 2008. Does closure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates? Effects of coppicing and high deer densities. *Biol. Conserv.* 141(3), 827–837.
- Stamps, W., Linit, M., 1997. Plant diversity and arthropod communities: Implications for temperate agroforestry. *Agroforest. Syst.* 39(1), 73–89.
- Striganova, B.R., Poryadina, N.M., 2005. *Zhivotnoe naselenie pochv boreal'nykh lesov Zapadno-Sibirskoi ravniny* [Animal population of boreal forest soils of the West Siberian Plain]. KMK, Moscow (in Russian).
- Talbot, T.R., Cobb, N.S., Whitham, T.G., 2008. Arthropod community diversity and trophic structure: A comparison between extremes of plant stress. *Ecol. Entomol.* 33(1), 1–11.
- Weber, M.G., Flannigan, M.D., 1997. Canadian boreal forest ecosystem structure and function in a changing climate: Impact on fire regimes. *Env. Rev.* 5(3), 145–166.
- Wolf, J.M., Gibbs, J.P., 2004. Silphids in urban forests: Diversity and function. *Urban Ecosyst.* 7(4), 371–384.

Надійшла до редколегії 24.02.2015



УДК 574.3:59.009

Різноманіття та динаміка угруповань земноводних заплавних екосистем р. Самара

О.В. Жуков, Н.Л. Губанова

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна

Надано оцінку впливу чисельності та різноманіття угруповань земноводних на стан лісових екосистем у різних парцелах. Серед досліджених видів земноводних за допомогою факторів ентропії, коефіцієнтів різноманіття встановлено домінуючий вид. Урахування впливу предикторів дає можливість виявити чисельність і таксономічне різноманіття амфібіїв в умовах заплавної липово-ясеневі дуброви. У результаті обліку виявлено *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), *Rana arvalis* Nilsson, 1842, *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758), *Bombina bombina* (Linnaeus, 1758). За чисельністю амфібіїв відбувалися зміни протягом років спостереження. Характерна особливість динаміки амфібіїв – інваріантне співвідношення компонентів угруповання, порядок домінування популяцій завжди залишається постійним. Різноманіття метаугруповання (гамма-різноманіття) становить 3,76, різноманіття на рівні сайтів (альфа-різноманіття) – 3,52, бета-різноманіття – 1,07. Серед досліджених факторів найбільше значення у формуванні різноманіття має фактор сезонності. Загальний чинник, який впливає на чисельність тварин, – стабільність структури метаугруповання амфібіїв, що відображено за допомогою індексів різноманіття. Фактор року майже не впливає на стан популяцій амфібіїв і проявляється у стабільному розподілі популяцій за парцелами біогеоценозу та інваріантному стосовно років співвідношенню чисельностей популяцій, які складають угруповання. Стабільний рівень видового багатства угруповання амфібіїв у досліджуваному біогеоценозі робить головною причиною варіабельності різноманіття зміну чисельності видів. Варіабельність різноманіття між угрупованнями зумовлена саме динамікою видів.

Ключові слова: амфібії; заплавна липово-ясеневі дуброва; парцела; чисельність; сезонність

Diversity and dynamics of amphibians in floodplain ecosystems of the Samara river

O.V. Zhukov, N.L. Gubanova

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

High emphasis is placed on amphibian importance as a buffer system, which has inhibiting effect on technogenic transformation of biogeocoenoses. Issues of the animals' use in biological restoration, ecological rehabilitation of technogenic landscapes and in bioindication of environmental conditions are covered. Change in any component of the ecosystem leads to changing of the whole ecosystem. Anuran amphibians are extremely vulnerable to harmful effects of many factors of natural and anthropogenic origin. That is why, the destruction of forests, draining of wetlands, global climate change, global and local environmental pollution lead to complete disappearance or drastic decrease in numbers of many species of amphibians, reduction and fragmentation of their habitats, increased diversity and overall proportion of morphological anomalies in the natural populations of this group of animals. Recent studies of morphological changes in amphibians are increasingly being used to assess the state of the natural state of their populations and quality of their environment. In the biogeocoenoses which are in the conditions of transformation amphibians have a number of advantages relative to their activity, the rate of reproduction, and eurybiont character. Practical recommendations on protection and enrichment of the regional herpetofauna are given. The impact of the number and species diversity of amphibians on forest ecosystems of the steppe Dnieper in various conditions is assessed. Parametric entropy factors, the coefficient of biodiversity helped to identify the dominant species of amphibians. Taking into account the influence of predictors, there is the possibility to determine the number and species diversity of amphibians in the conditions of floodplain lime-ash forest. As a result of recording, the following species were caught: *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), *Rana arvalis* Nilsson, 1842, *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758), *Bombina bombina* (Linnaeus, 1758). In the number of amphibians there have been changes. Invariant ratio of the communities is the

characteristic feature of the dynamics of amphibians, and the order of dominance. General diversity state of metagroup is 3.76. Diversity at the site level is 3.52, accordingly.

Keywords: amphibians; floodplain lime-ash forest; parcel; number; seasonal fluctuation

Вступ

Кліматичні зміни в Європі – це наслідок глобального потепління. З 1901 по 2005 рік середня температура по континенту збільшилась на 0,9 °C разом зі змінами у режимі опадів, напрямку та інтенсивності вітрів та збільшенням частоти екстремальних подій (Alcamo et al., 2007). Зміни клімату стають найважливішим драйвером зникнення видів (Foden et al., 2008). Як частина глобального різноманіття амфібії також постають перед загрозою зникнення (Wake and Vredenburg, 2008). Із початку 1970-х років спостерігається чітко визначена тенденція до зниження чисельності популяцій амфібій (Pounds and Crump 1994; Young et al., 2001; Ron et al., 2003) та збільшення випадків морфологічних аномалій під час індивідуального розвитку (Blaustein and Johnson, 2003; D'Amen et al., 2008). Близько 41% видів амфібій перебуває під загрозою, що є найвищим показником серед хребетних тварин (Baillie et al., 2010). Однак не існує єдиного фактора, який спричиняє зниження чисельності популяцій амфібій. До комплексу негативних чинників поряд із глобальним потеплінням належать зникнення оселищ, хвороби, інвазійні види, хімічне забруднення, надмірна експлуатація угідь (Alford and Richards, 1999; Pimm and Raven, 2000; Collins and Stoffer, 2003; Stuart et al., 2004; Marchenkovskaja, 2013). Ультрафіолетова радіація (UV-B, 280–315 нм) здатна пошкоджувати розвиток амфібій на всіх фазах життєвого циклу (Blaustein and Bancroft, 2007). Збільшення ультрафіолетового опромінення, що відбувається внаслідок стратосферного витончення озонового шару (Middleton, 2001), розглядається як суттєвий фактор зниження чисельності деяких амфібій (Blaustein and Kiesecker, 2002).

Природні та штучні лісові екосистеми степового Придніпров'я – цінні об'єкти, які можуть бути використані під час створення екомережі як ключові території, буферні зони, екологічні коридори та відновлювані території. Вони потребують проведення моніторингових досліджень кругообігу органо-мінеральних речовин із метою розробки теоретичних засад і здійснення практичних заходів степового лісорозведення та догляду за лісовими насадженнями різного призначення у степовій зоні (Pakhomov and Brygadyrenko, 2005; Svetkova and Dubina, 2008). Лісові біогеоценози справжніх степів України різняться не лише видовим складом, структурно-функціональними та екологічними особливостями, а й кількісними показниками розподілу, накопичення та міграції органо-мінеральних речовин, наявність яких пов'язана з видовим різноманіттям зооценозу (Alimov, 1993).

Видове різноманіття – ключова концепція для розуміння та менеджменту екосистем (Pakhomov and Kunah, 2005). Воно визначається як ефективна кількість видів (родів, родин тощо), представлена певною кількістю особин (De'ath, 2012). Різноманіття залежить від кількості видів та їх пропорційної чисельності (Magurran, 2004). Воно збільшується при зростанні кількості видів та вирівняності розподілу їх чисельності (Pielou,

1975). Різноманіття представлене як ефективна кількість видів, тобто кількість однаково представлених видів, різноманіття яких дорівнює різноманіттю угруповання зі спостережуваними значеннями чисельності.

У межах типу біогеоценозу формується певний склад консортів, видове різноманіття яких, кількісні показники та структура домінування в угрупованні залежать від фітоценозу як трофічної основи для їх розвитку, ґрунтово-гідрологічних і кліматичних умов як передумови розвитку тих чи інших видів тварин і їх таксономічних груп. Зміна будь-якого компонента біогеоценозу (фітоценозу, умов зволоження чи трофності тощо) викликає зміни видового різноманіття консортів, структури їх домінування в угрупованні, кількісних характеристик. Наслідком цього стають зміни у ценотичних взаємозв'язках між живими організмами (Kozlovskiy, 2011).

Різноманіття також характеризується порядком, який є відносною вагою чисельності видів (Bulakhov et al., 2003; Pakhomov and Kunah, 2005; De'ath, 2012). Зважування чисельності може бути здійснене зведенням частки виду p_i у степінь q , який зветься порядком різноманіття. Порядок може набувати будь-якого значення, найчастіше його обирають рівним 0, 1 та 2, а відповідні різноманіття є кількістю видів (видове багатство) Шеннона та Сімпсона.

Безхвості амфібії надзвичайно вразливі щодо згубної дії багатьох шкідливих факторів природного та антропогенного походження. Саме тому знищення лісів, осушення боліт, глобальні зміни клімату, глобальне та локальні забруднення навколишнього середовища спричиняють повне зникнення або різке зменшення чисельності багатьох видів амфібій, скорочення та фрагментацію їх ареалів, підвищення різноманіття та морфологічних аномалій у їх природних популяціях. Останнім часом дослідження морфологічних змін амфібій все частіше використовуються для оцінки природного стану їх популяцій та якості середовища існування (Marushhak and Muravinec, 2013). У біогеоценозах, що перебувають в умовах трансформації, залишається невелика кількість хребетних, придатних до моніторингових досліджень (Pakhomov et al., 2011). Враховуючи це, амфібії мають значну кількість переваг щодо їх швидкості розмноження, еврибіонтності тощо (Akulenko, 2009; Bobyliv et al., 2014). Вплив ссавців на рівень біорізноманіття та стан екосистем степового Придніпров'я вивчено досить ретельно (Bulakhov and Pakhomov, 2006), а значення представників класу земноводних залишається не повністю розкритим (Cawford, 2012).

Мета цієї статті – оцінити статистичні параметри динаміки чисельності популяцій амфібій та показники різноманіття їх угруповань у лісовому біогеоценозі центральної заплави р. Самара.

Матеріал і методи досліджень

В умовах степового Придніпров'я земноводні віддають перевагу заплавної місцевості (Konstantinova and

Bulakhov, 1973). Серед типів біогеоценозів слід виділити заплавної липово-ясеневу діброву з добре розвиненим чагарниковим підліском, у межах якої спостерігається значна чисельність безхвостих амфібій. Матеріал цієї статті зібрано у 2002–2004 роках на екологічному профілі ННЦ ДНУ імені Олеса Гончара «Присамарський біосферний стаціонар імені О.Л. Бельгарда». У межах липово-ясеневі діброви розрізняють декілька парцелярних структур: мертвопокровна, мокрицева та яглицева парцели, які займають 20, 40 та 30% площі біогеоценозу відповідно (Lisovec' and Brailko, 2011). Мокрицева мезофільна (свіжа) парцела пов'язана з підвищеними позиціями під ясенем і кленом польовим. Мертвопокровна парцела розташована під наметом щільнокронних порід (дуба звичайного, кленів гостролистого та польового) із зімкненістю крон 0,9. Яглицева мезогірофільна (волога) парцела пов'язана зі зниженими позиціями рельєфу (Nazarenko, 2012).

Облік амфібій проведено на пробних ділянках за допомогою ловчих траншей кільцевої форми. Діаметр траншеї складав 5,2, глибина – 0,4, ширина – 0,2 м. У кожній частині кола, яка відповідає півночі, півдню, заходу та сходу, розташовані ловчі циліндри (діаметром 0,2 та висотою 0,4 м). Циліндри вкопано у кільцевій траншеї так, що верхня частина циліндра збігалася з дном траншеї. Виймали тварин один раз на добу протягом періоду спостережень. У результаті обліку відловлено чашникову жабу (*Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)), гостроморду ропуху (*Rana arvalis* Nilsson, 1842), жабу звичайну (*Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)) та кумку червоночереву (*Bombina bombina* (Linnaeus, 1758)).

Параметричні ентропія (1H) та різноманітність (1D) N сайтів та S видів із пропорційною чисельністю p_{ij} та параметрами π_{ij} визначено таким чином:

$$^1H = - \sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^S p_{ij} \ln \pi_{ij}; \quad ^1D = \exp(^1H).$$

Ентропія – адитивна величина, а різноманітність – експоненціальна ентропія та мультиплікативна величина. Різноманітність 0D – кількість видів, а 2D – різноманітність, яке базується на індексі Сімпсона. Різноманітність має α , β та γ -ієрархію. За допомогою MDM-процедури (multinomial diversity model – мультиноміальна модель різноманітності) встановлено залежність різноманітності від комплексу факторів середовища, просторових або часових предикторів (De'ath, 2012).

Як предиктори у статті розглянуто фактор року (рівні фактора – 2002, 2003 та 2004 рр.), парцелярну структуру біогеоценозу (рівні фактора – мертвопокровна, яглицева та зірочникова парцели), сезон року (весна, літо, осінь).

У 2002 році обліки проведено влітку (з 1 по 10 липня) та восени (з 16 по 25 вересня), у 2003 – навесні (з 12 по 21 травня), влітку (з 1 по 10 липня) та восени (з 16 по 25 вересня), у 2004 році – навесні (з 12 по 23 травня), влітку (з 1 по 10 липня) та восени (з 16 по 25 вересня).

Розрахунки виконано за допомогою статистичної оболонки R (R Core Team, 2013) та R пакета MDM (De'ath, 2011). Назви видів наведено за базою даних Fauna Europaea (<http://www.faunaeur.org/>).

Результати та їх обговорення

Домінантом у угрупованні земноводних є *P. fuscus*, чисельність цього виду становить у середньому за період досліджень $7,0 \pm 0,2$ екз./10 пастко-діб. Найбільшим коефіцієнтом варіації характеризується кількість найменш чисельного виду. Коефіцієнт варіації для *B. bufo* становить 67%, а для *P. fuscus* – 45%. Коефіцієнти варіації чисельності *P. fuscus* і *R. arvalis* однакові (табл. 1). Статистичні розподіли чисельності для всіх популяцій амфібій асиметричні зі зсувом у лівий бік. Спостережувані розподіли апроксимовані законом Пуассона (рис. 1).

Розподіл Пуассона застосовується для моделювання випадкового потоку (Puzachenko, 2004; Shebanin, 2008). Відхилення від цього розподілу свідчить про невивадковий характер динаміки чисельності популяції. Для всіх видів візуально спостерігається принципова відповідність спостережуваного розподілу теоретичному, але статистичні критерії свідчать, що тільки динаміка популяції *B. bufo* статистично вірогідно може бути описана законом Пуассона. Одержаний результат свідчить про те, що чисельність як така не вказує безпосередньо на ступінь преференції біотопу. Випадковий характер динаміки формується за умов відсутності дії лімітуючих факторів, що зумовлює відхилення розподілу чисельності.

Графічний аналіз розбіжностей теоретичного та спостережуваного розподілів дозволяє встановити причини невивадкового характеру динаміки. Для *B. bombina* елімінуються максимальні чисельності популяції, внаслідок чого розподіл представників цього виду невивадково «зрізаний» зверху. Така конфігурація може бути наслідком дії лімітуючих факторів. Те ж саме відбувається відносно популяції *R. arvalis*. Для *P. fuscus* відхилення від випадкового розподілу зумовлене стабілізацією чисельністю як справа, так і зліва від модальних значень. Таким чином, для чисельних компонентів угруповання амфібій досліджуваного біогеоценозу характерне відхилення від випадкового статистичного розподілу внаслідок дії регулювальних факторів.

Таблиця 1

Статистичні характеристики динамічної чисельності амфібій у центральній заплаві р. Самара (2002–2004 рр., екз./10 пастко-діб)

Вид	$\bar{x} \pm SE$	CV, %	Довірчий інтервал; $\pm 95\%$	$As \pm SE_{As}$	$Ex \pm SE_{Ex}$
<i>B. bufo</i>	$2,34 \pm 0,10$	66,9	2,14 – 2,54	$0,96 \pm 0,16$	$1,19 \pm 0,31$
<i>B. bombina</i>	$4,94 \pm 0,18$	56,3	4,58 – 5,29	$0,46 \pm 0,16$	$0,04 \pm 0,31$
<i>R. arvalis</i>	$6,28 \pm 0,18$	45,0	5,92 – 6,64	$0,74 \pm 0,16$	$0,83 \pm 0,31$
<i>P. fuscus</i>	$7,00 \pm 0,20$	45,0	6,59 – 7,40	$0,76 \pm 0,16$	$0,88 \pm 0,31$

Примітки: $\bar{x}$ – середнє значення, CV – коефіцієнт варіації, As – асиметрія, Ex – ексцес.

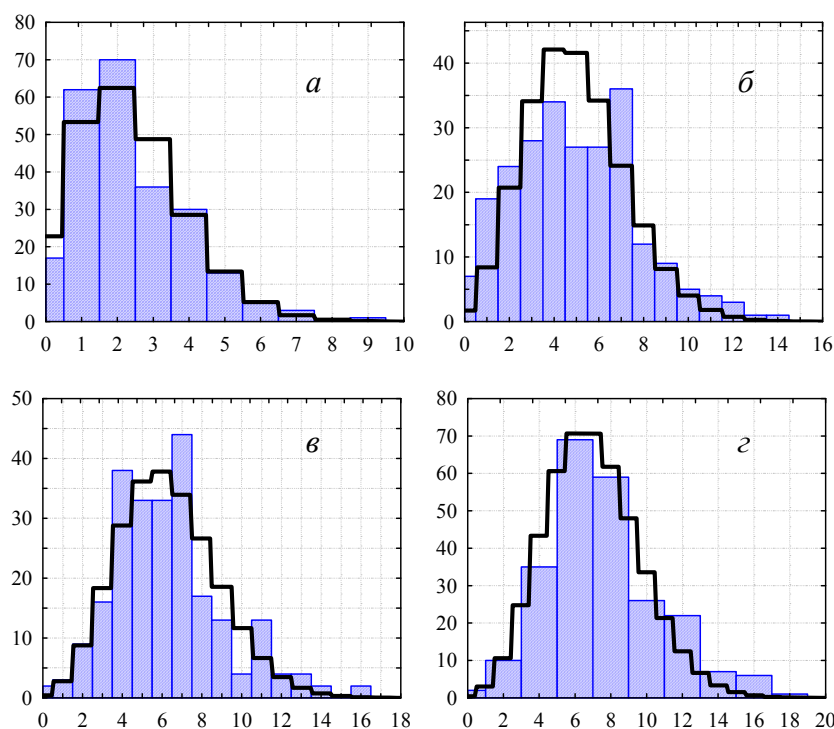


Рис. 1. Статистичний розподіл чисельності амфібій: лінія вказує гіпотетичний розподіл Пуассона; а – *B. bufo* (Lambda = 2,34, тести відповідності розподілу Пуассона: Колмогорова – Смирнова $d = 0,04$, $\chi^2 = 7,44$, $df = 5$, $P = 0,19$); б – *B. bombina* (Lambda = 4,94, $d = 0,08$, $P < 0,10$, $\chi^2 = 48,28$, $df = 8$, $P = 0,00$); в – *R. arvalis* (Lambda = 6,28, $d = 0,05$, $\chi^2 = 28,52$, $df = 9$, $P = 0,00$); г – *P. fuscus* (Lambda = 7,0, $d = 0,05$, $\chi^2 = 20,49$, $df = 5$, $P = 0,01$); по осі абсцис – кількість пастко-діб, по осі ординат – кількість особин

У чисельності амфібій відбувалися зміни протягом років спостереження (рис. 2). Характерною особливістю динаміки амфібій є інваріантне співвідношення компонентів угруповання: порядок домінування популяцій завжди залишається постійним. Порівняно з 2002 у 2003 р. відбулося значне зростання чисельності *B. bombina* та *R. arvalis* (у 2,72 та 1,67 раза відповідно). Чисельність

B. bufo та *P. fuscus* демонструвала повільніше зростання (у 1,49 та 1,39 раза відповідно). У 2004 році спостерігалось зменшення чисельності *B. bufo*, у той час як для інших видів зменшення або не було зовсім (*P. fuscus*), або воно було дуже незначним. Дисперсійний аналіз підтвердив статистично вірогідний вплив фактора року на чисельність амфібій (табл. 2).

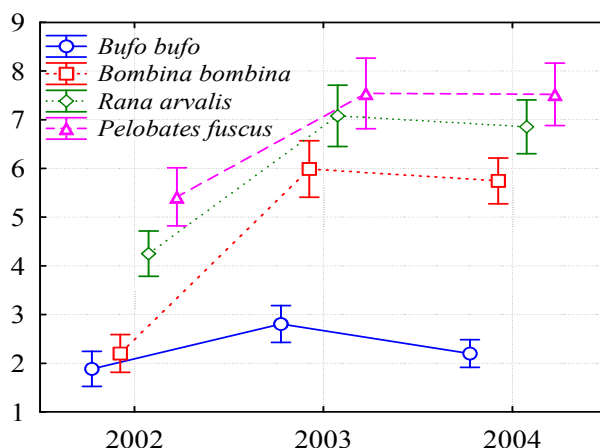


Рис. 2. Динаміка чисельності амфібій по роках:

наведено середні значення та 95% довірчі інтервали; вісь абсцис – роки, вісь ординат – чисельність, екз./10 пастко-діб

Варіабельність чисельності амфібій має статистично вірогідну компоненту мінливості по роках. Також можна припустити стабільність (інваріантність) структури метаугруповання амфібій. Кількісно структура може бути відображена в термінах показників різноманіття (кількість видів, індекси Шеннона та Сімпсона). Ми провели множинний аналіз різноманіття метаугруповання амфі-

бій із метою визначити компоненти, які формують це різноманіття як модель досліджень, вплив парцелярної структури біогеоценозу, сезону та року (табл. 3).

Загальне різноманіття метаугруповання (гамма-різноманіття) становить 3,76. Різноманіття на рівні сайтів (альфа-різноманіття) становить 3,52 (медіана – 3,64, діапазон – 1–4, 1-й кuartиль – 3,40, 3-й кuartиль – 3,86),

відповідно бета-різноманіття дорівнює 1,07. Парцели, сезон і рік визначають разом тільки 9,1% загального відхилення ентропії. Серед указаних факторів найбільше значення у формуванні різноманіття має фактор сезонності, який описує 5,5% загального відхилення ентропії.

Загальний висновок, який випливає з одержаних результатів, це стабільність структури метаугруповання амфібій, яка відображена за допомогою індексів різноманіття.

Залежність показників різноманіття від порядку ентропії q формує профіль різноманіття (рис. 3).

Таблиця 2

Дисперсійний аналіз впливу фактора року на чисельність амфібій

Види	Сума квадратів ефекту	Середнє значення ефекту	Сума квадратів помилки	Середня помилка	F -відношення	P -рівень <0,001
<i>B. bufo</i>	33,0	16,5	546	2,33	7,1	0,00
<i>B. bombina</i>	604,3	302,1	1219	5,21	57,9	0,00
<i>R. arvalis</i>	332,8	166,4	1554	6,64	25,0	0,00
<i>P. fuscus</i>	200,3	100,1	2140	9,15	10,9	0,00

Примітки: степені вільності ефекту – 2, степені вільності помилки – 234.

Таблиця 3

Множинна модель різноманіття (MDM) метаугруповання амфібій

Модель	Ентропія	Диференційна ентропія	Частка від загального відхилення ентропії, %	Різноманіття	Відносне різноманіття
Константа	1,32	–	–	3,76	–
Парцели	1,32	0,001	1,06	3,76	1,001
Сезон	1,32	0,004	5,49	3,74	1,004
Рік	1,32	0,002	2,53	3,74	1,002
Сайти	1,26	0,059	90,92	3,52	1,060

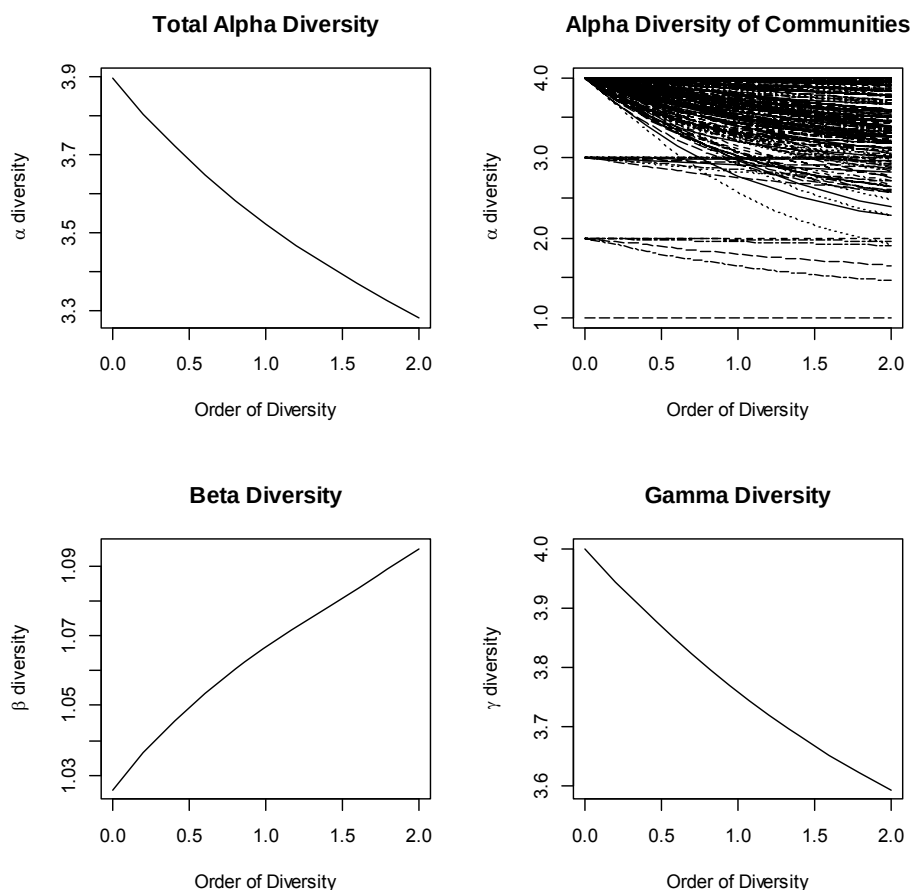


Рис. 3. Профіль різноманіття метаугруповання амфібій у заплаві р. Самара:
по осі абсцис – ентропія, по осі ординат – різноманіття

За своєю природою показники α - та μ -різноманіття зменшуються зі збільшенням порядку q (Leinster, 2011; Marcon et al., 2014), що ми спостерігаємо за власними

результатами. Порядок ентропії змінює акцент у ролі видів із різною чисельністю: у разі збільшення порядку урахується більшою мірою значення більш численних

видів у формуванні різноманіття. Одержані дані свідчать про те, що у формуванні загального різноманіття суттєву роль відіграють більш численні види. Загальний низький рівень видового багатства угруповання амфібій у дослі-

джуваному біогеоценозі робить головною причиною варіабельності різноманіття зміну чисельності видів. Таким чином, варіабельність різноманіття між сайтами зумовлена динамікою чисельності масових видів.

Таблиця 4

Динамічна чисельність амфібій у центральній заплаві р. Самара по сезонах року (2002–2004 рр., екз./10 пастко-діб, $\bar{x} \pm SE$)

Парцела	Сезон	<i>B. bufo</i>	<i>B. bombina</i>	<i>R. arvalis</i>	<i>P. fuscus</i>
Зірочникова	весна	2,53 $\pm$ 0,50	6,26 $\pm$ 0,51	7,53 $\pm$ 0,60	9,00 $\pm$ 0,93
	літо	2,23 $\pm$ 0,27	5,70 $\pm$ 0,66	7,83 $\pm$ 0,68	8,90 $\pm$ 0,71
	осінь	2,37 $\pm$ 0,27	4,27 $\pm$ 0,37	5,33 $\pm$ 0,28	5,80 $\pm$ 0,29
Мертвопокривна	весна	2,26 $\pm$ 0,38	5,47 $\pm$ 0,50	6,58 $\pm$ 0,66	8,00 $\pm$ 0,75
	літо	1,97 $\pm$ 0,29	5,47 $\pm$ 0,63	7,83 $\pm$ 0,50	8,47 $\pm$ 0,56
	осінь	2,40 $\pm$ 0,25	3,07 $\pm$ 0,25	4,23 $\pm$ 0,26	4,53 $\pm$ 0,34
Яглицева	весна	2,47 $\pm$ 0,35	5,79 $\pm$ 0,52	7,32 $\pm$ 0,48	7,47 $\pm$ 0,52
	літо	2,03 $\pm$ 0,23	5,53 $\pm$ 0,61	6,20 $\pm$ 0,53	7,00 $\pm$ 0,44
	осінь	2,90 $\pm$ 0,30	3,87 $\pm$ 0,34	4,60 $\pm$ 0,35	5,07 $\pm$ 0,35
Усього		2,34 $\pm$ 0,10	4,94 $\pm$ 0,18	6,28 $\pm$ 0,18	7,00 $\pm$ 0,20

Чисельність *B. bufo* у мокрицевій і мертвопокривній парцелах звичайно максимальна навесні, а найменша влітку. В яглицевій парцелі найбільша чисельність цього виду спостерігається восени, а найменша – влітку. Дисперсійний аналіз свідчить про те, що фактори сезону та парцелярної структури біогеоценозу статистично вірогідно не впливають на чисельність *B. bufo* (табл. 5).

Аналіз гістограми розподілу чисельності вказує на особливості стану популяції цього виду залежно від пар-

целярної структури біогеоценозу. Розподіл чисельності в умовах мертвопокривної парцели значно більш асиметричний порівняно з розподілом у мокрицевій та яглицевій парцелах. Розподіл чисельності *B. bufo* в мокрицевій та яглицевій парцелах статистично вірогідно може бути описаний розподілом Пуассона, у той час як розподіл у мертвопокривній парцелі суттєво відхиляється від цього закону, що свідчить про наявність регулярних факторів, які відхиляють розподіл у бік менших значень чисельності.

Таблиця 5

Дисперсійний аналіз впливу факторів сезону та парцелярної структури біогеоценозу

Види	Сума квадратів ефекту	Середнє значення ефекту	Сума квадратів помилки	Середня помилка	F-відношення	p-рівень
<i>B. bufo</i>	17,99	2,25	561,32	2,46	0,91	0,51
<i>B. bombina</i>	242,04	30,25	1582,01	6,94	4,36	0,00
<i>R. arvalis</i>	433,78	54,22	1453,84	6,38	8,50	0,00
<i>P. fuscus</i>	609,96	76,24	1731,04	7,59	10,04	0,00

Примітка: степені вільності ефекту – 8, степені вільності помилки – 228.

За чисельністю *B. bufo* не спостерігається відмінностей у парцелах дослідженого біогеоценозу, тоді як аналіз розподілу свідчить про те, що в межах мертвопокривної парцели відмічено значні зміни чисельності.

Парцели з рослинним покривом відрізняються від парцели з відсутністю рослинного покриву, що дозволяє зробити припущення про причини екстремального характеру мертвопокривної парцели. Відмінностей між парцелами за чисельністю *B. bufo* не встановлено. Міграційна здатність цього виду амфібій на фоні зумовленого пертинентного впливу лісової рослинності стабільності мікрокліматичного режиму лісового біогеоценозу сприяє вирівнюванню щільності населення амфібій. Мертвопокривна парцела – це ділянка лісу без трав'яного покриву з більш жорстким мікрокліматичним режимом, що може впливати на чисельність *B. bufo*.

Висновки

Серед досліджених факторів найбільше значення у формуванні різноманіття має фактор сезонності. Загальним чинником, що впливає на чисельність тварин, є ста-

більність структури метаугруповання амфібій. Це відображено за допомогою індексів різноманіття. Фактор року майже не впливає на стан популяцій амфібій і проявляється в стабільному розподілі популяцій за парцелами біогеоценозу та інваріантному стосовно років співвідношенні чисельностей популяцій, які складають угруповання. Стабільний рівень видового багатства угруповання амфібій у досліджуваному біогеоценозі робить головною причиною варіабельності різноманіття зміну чисельності видів. Варіабельність різноманіття між угрупованнями зумовлена саме динамікою видів.

Бібліографічні посилання

- Akulenko, N., 2009. Pravomerno li ispol'zovanie perifericheskoy krovi amfibij dlja opredeleniya stepeni antropogennogo zagrazneniya? [Is it possible to use the peripheral blood of amphibians to determine the degree of anthropogenic pollution]. Zoocenosis – 2011. Dnipropetr. Univ. Press, Dnipropetrovsk, 237–239 (in Russian).
- Alcamo, J., Moreno, J.M., Novaky, B., Bindi, M., Corobov, R., Devoy, R.J.N., Giannakopoulos, C., Martin, E., Olesen, J.E., Shvidenko, A., 2007. Europe. In, Climate Change 2007: Im-

- pacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J., Hanson, C.E. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 541–580.
- Alford, R., Richards, S., 1999. Global amphibian declines: A problem in applied ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 30, 133–165.
- Alimov, A., 1993. Raznoobrazie v soobshchestvakh zhivotnykh i ego sohranenie [The diversity in the communities of animals and preservation]. *Uspehi Sovremennoj Biologii* 113(6), 652–658 (in Russian).
- Angulo, A., Foden, W., Vie, J.-C., Hilton-Taylor, C., Stuart, S., 2008. Species susceptibility to climate change impacts. The 2008 Review of The IUCN Red List of Threatened Species. IUCN Gland, Switzerland.
- Baillie, J., Griffiths, J., Turvey, S., Loh, J., Collen, B., 2010. Evolution lost: Status and trends of the world's vertebrates. Zoological Society of London. United Kingdom.
- Blaustein, A., Kiesecker, J., 2002. Complexity in conservation: Lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecol. Lett.* 5, 597–608.
- Blaustein, A., Johnson, P., 2003. The complexity of deformed amphibians. *Front. Ecol. Environ.* 1, 87–94.
- Blaustein, A., Bancroft, B., 2007. Amphibian population declines: Evolutionary considerations. *BioScience* 57, 437–444.
- Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyy, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).
- Bulakhov, V.L., 1988. Mesto pozvonochnykh zhivotnykh v lesnykh biogeocenozach [Place of vertebrates in forest biogeocenoses]. *Monitoringovyie Issledovaniya Ekosistem Stepnoy Zony, ih Ohrana i Racional'noe Ispol'zovanie* 3, 145–151 (in Russian).
- Bulakhov, V.L., Emel'janov, I.G., Pakhomov, O.Y., 2003. Bio-raznoobrazie kak funkcional'naja osnova jekosistem [Biodiversity as functional basis of ecosystems]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 11(1), 3–8.
- Bulakhov, V.L., Pakhomov, O.Y., 2006. Biologichne riznomanittja Ukrainy. Dnipropetrovs'ka oblast'. Ssавci (Mammalia) [Biological diversity of Ukraine. Dnepropetrovsk region. Mammals]. Dnipropetrovsk University Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Cobbold, J., Powell, P., 2011. Evolution stabilises the synchronising dynamics of poikilotherm life cycles. *Bull. Math. Biol.* 73(5), 1052–1081.
- Collins, J., Storfer, A., 2003. Global amphibian declines: Sorting the hypotheses. *Diver. Distribut.* 9, 89–98.
- Crawford, A., 2012. DNA barcoding applied to ex situ tropical amphibian conservation programme reveals cryptic diversity in captive populations. *Mol. Ecol. Resour.* 3, 1–14.
- Cvetkova, N., Dubina, A., 2008. Uroven' soderzhanija mikroelementov v pochvakh urbosistem industrial'nykh gorodov stepnogo Pridneprov'ja [The level of trace elements in soils of urban systems in industrial cities steppe Dnieper region]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 16(1), 168–174 (in Russian).
- D'Amen, M., Salvi, D., Antocchia, A., Bombi, P., 2008. Studio degli effetti delle emissioni naturali del gas radon su *Triturus carnifex* (Amphibia, Salamandridae): Un approccio multidisciplinare. *Herpetologia Sardinia* 180–183.
- De'ath, G., 2012. Multivariate regression trees: A new technique for modelling species – environment relationships. *Ecology* 83, 1105–1111.
- Dure, M., Kehr, A., 2008. Diversity of amphibians in rice fields from Northeastern Argentina. *Intercepsiya* 33(7), 523–527.
- Kozlovskij, B., 2011. Osobennosti raspredelenija tjazhelykh metallov v organah *Calamagrostis epigeios* vo vremja rosta na otvalah ugol'nyh shaht [Peculiarities of heavy metals distribution in organs of the *Calamagrostis epigeios* growing on coal mine dumps]. *Zoocenosis* – 2011. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk, 5–6 (in Russian).
- Konstantinova, N., Bulakhov, V.L., 1973. Harakteristika struktury populjacij *P. fuscus* v uslovijah lesov Prisamar'ja [Characterization of the population structure of *P. fuscus* in terms of Samara river forest]. *Voprosy Stepnogo Lesovedenija* 4, 151–157 (in Russian).
- Konstantinova, N., 1973. O vidovom sostave i raspredelenii amfibij lesnykh biogeocenofov Prisamar'ja [On the species composition and distribution of amphibians in forest biogeocenoses near the river Samara]. *Voprosy Stepnogo Lesovedenija* 4, 158–160 (in Russian).
- Lainster, T., 2011. An informal introduction to topos theory. School of Mathematics and Statistics, University of Glasgow.
- Lisovec, O.I., Brailko, B.A., 2011. Biologo-ekologichnaya harakteristika trav'janogo pokrivu lipo-jasenevoi dibrov central'noy zaplavy r. Samara [Biological and ecological characteristics of the grass cover in lipo-ash oak forest central floodplain of the river Samara]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 19(2), 86–92 (in Ukrainian).
- Magurran, A., 2004. Measuring biological diversity Blackwell Science. In: *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford, 105.
- Marchenkovskaja, A., 2013. Soobshhestva amfibij (Amphibia, Anura) na raznykh etapah antropogennoj sukcesii biogeocenofov [Community of amphibians (Amphibia, Anura) at different stages of anthropogenic succession of biogeocenoses]. *Biologichnij Visnik MDPU im. B. Hmel'nic'kogo* 1(7), 82–89 (in Russian).
- Marcon, T., Margot, G., Mendonça, J., Carvalho, M., 2014. Holocene environmental climatic changes based on palynofacies and organic geochemical analyses from an inland pond at altitude in Southern Brazil. *American Journal of Climate Change* 3, 95–117.
- Margot, G., 2014. Environmental climatic changes based on palynofacies and organic geochemical analyses from an Inland pond at altitude in Southern Brazil. *American Journal of Climate Change* 3, 95–117.
- Marushhak, O., Muravinec, O., 2013. Morfologichni anomaliji reproduktivnoji chastyny populjaciji shesti vidiv bezhvostih amfibij fauny Ukrainy [Morphological abnormalities of the reproductive parts of the populations of six species of anuran amphibian fauna of Ukraine]. *Zoocenosis* – 2013. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk, 103–105.
- Middleton, E., Herman, J., Celarier, E., Wilkinson, J., 2001. Evaluating ultraviolet radiation exposure with satellite data at sites of amphibian declines in Central and South America. *Conserv. Biol.* 15, 914–929.
- Nazarenko, N.M., 2012. Ekologo-cenotychna struktura bajrachnykh dibrov pivnichnogo stepu Ukrainy [Eco-cenotical structure of ravine oak forests in the Northern steppe of Ukraine]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 20(2), 46–56 (in Ukrainian).
- Pakhomov, O.Y., Brygadyrenko, V.V., 2005. Koncepciya systemy zahodiv z ohorony navkolyshn'ogo pryrodnoho sere-dovyshha Dnipropetrovskoi oblasti na 2005–2015 roky [Concept of system for actions on environment protection in Dnipropetrovsk region for 2005–2015]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 13(1), 213–225.
- Pakhomov, O., Kunakh, O., 2005. Funkcional'ne riznomanittja gruntovoi mezofauny zaplavnykh stepovykh lisiv v umovah shturnogo zabrudnennja sere-dovyshha [Functional diversity of soil mesofauna in floodplain forests in steppe conditions of artificial pollution]. Dnipropetrovsk University Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Pakhomov, O.Y., Gasso, V.Y., Goloborodko, K.K., Poljakov, M.V., Grycan, Y.I., Bulakhov, V.L., Brygadyrenko, V.V.,

- Kljuchko, Z.F., Mezherin, S.V., Novicky, R.O., Pysanec, Y.M., Pljushh, I.G., Ponomarenko, O.L., Puchkov, O.V., Radchenko, V.G., 2011. Chervona knyha Dnipropetrovskoi oblasti. Tvornyj svit [The red book of Dnipropetrovsk region. Animals]. New Print, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Pimm, S., Raven, P., 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403, 843–845.
- Pounds, J., 1994. Amphibian decline and climate disturbance: The case of the golden toad and the harlequin frog. *Conserv. Biol.* 8, 72–85.
- Puzachenko, J., 2004. Matematicheskie metody v ekologicheskikh i geograficheskikh issledovaniyakh [Mathematical methods in environmental and geographical studies]. Academy, Moscow (in Russian).
- R Development Core Team, 2013. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ron, S., Duellman, W., Coloma, L., Bustamante, M., 2003. Population decline of the jambato toad *Atelopus ignescens* (Anura: Bufonidae) in the Andes of Ecuador. *J. Herpetol.* 37, 116–126.
- Shabanov, D., Litvinchuk, S., 2010. Zelenye ljagushki: Zhizn' bez pravil ili osobyj sposob evoljucii? [Green frog is a life without rules or a special way of evolution]. *Priroda* 3, 29–36 (in Russian).
- Shebanin, V., Mel'nik, S., Kramarenko, S., Ganganov, V., 2008. Analiz struktury populjacij [Analysis of population structure]. Mikolaiv (in Ukrainian).
- Schenkova, V., Horsák, M., Plesková, Z., Pawlikowski, P., 2012. Habitat preferences and conservation of *V. geyeri* (Gastropoda: Pulmonata) in Slovakia and Poland. *J. Mollusc. Stud.* 78, 105–111.
- Stuart, S., Chanson, S., Cox, N., Young, B., 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306, 1783–1786.
- Wake, D., Vredenburg, V., 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 105, 11466–11473.
- Young, B., Lips, K., Reaser, J., Ibanez, R., 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conserv. Biol.* 15, 1213–1223.
- Zhukov, O., 2009. Ekomorfichnij analiz konsorcij gruntovih tvarin [Environmental analysis in soil animals consortia]. Svidler, Dnipropetrovsk (in Russian).

Надійшла до редколегії 03.04.2015



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

Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 2015. 23(1), 74–85.

doi:10.15421/011511

ISSN 2310-0842 print

ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 595.3/7:591.521+598.813(477.54)

Членистоногі у трофоценотичній структурі консорцій мухоловки білошиїї в умовах лісових біогеоценозів Північно-Східної України

А.Б. Чаплигіна, В.Н. Грамма, Д.І. Бондарець, Н.О. Савинська

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

Досліджено кормовий раціон пташенят і склад ніди́ко́лів (мешканців гнізд) мухоловки білошиїї (*Ficedula albicollis* (Temminck, 1815)), завдяки чому проаналізовано аутокологічні особливості птахів та їх специфічну кормову поведінку. Матеріали зібрано у травні – липні 2009–2014 рр. на території Північно-Східної України. Розглянуто функціонування трофоценотичної структури біогеоценозу за участі мухоловки білошиїї як гетеротрофного ядра великого автотрофного угруповання. Описано топічні та трофічні зв'язки мухоловки з деревною рослинністю та комахами-фітофагами (листоїди, цикадки, вусачі). У кормовому раціоні пташенят мухоловки переважають представники надкласу Нехарода (83%): Lepidoptera – 16 родин (24%), Hymenoptera – 12 родин (23%) та Coleoptera – 40 родин (16%). Охарактеризовано трофічні групи членистоногих у консорції мухоловок: фітофаги – 33%, зоофаги – 45%, паразити, кровососи, сапрофаги – 16%, некрофаги – 4%, копрофаги, кератофаги. Проаналізовано фауну членистоногих гнізд мухоловки білошиїї. Гнізда птахів як гетеротрофний консорцій – місце існування безхребетних 293 таксонів, які належать до членистоногих (надкласу Нехарода, класів Arachnida, Malacostraca та надкласу Мугіарода), інколи молоски. У трофоценотичній структурі населення гнізд мухоловки білошиїї переважають представники Hexapoda (278 видів), де перше місце посідають зоофаги 127 видів, включаючи паразитів, а також таких гематофагів як Culicidae, Tabanidae, Mallophaga, Hippoboscidae, Aphaniptera. На другому місці фітофаги (78 видів), сапрофаги та детритофаги (48 видів), некрофаги (27 видів). Виявлено постійні ектопаразитичні види мухоловок: *Ricinus sp.* (Mallophaga), *Ornithomyia avicularia* L. (Diptera), кровосисні личинки *Protocalliphora azurea chrysorrhoea* Mg. (Diptera), *Ceratophyllus sp.* (Aphaniptera). Охарактеризовано екологічні особливості ніди́ко́лів, установлено їх консортивні зв'язки.

Ключові слова: *Ficedula albicollis*; членистоногі; консорції; ніди́ко́ли; корм

Arthropods in trophic-cenosis structure of collared flycatcher consortium in conditions of forest ecosystems of North-Eastern Ukraine

A.B. Chaplygina, V.N. Gramma, D.I. Bondarets, N.O. Savynska

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

The study is based on taxonomic and quantitative analysis of feed ration of nestlings and structure of nidikolas of collared flycatcher (*Ficedula albicollis* (Temminck, 1815)). Ecological features and consortium relations of flycatchers and their specific feeding behavior were analyzed. Materials were collected in May – July 2009–2014 on the transformed territories of North-Eastern Ukraine. Functioning of trophic structure of biogeocenosis with the participation of flycatcher as a heterotrophic core of big autotrophic group was studied. Spatial and trophic relations of flycatcher with the woody vegetation and insect-phytophages (leaf beetles, leafhoppers, and barbel) have been described. In the feed ration of flycatcher nestlings the prevalence is given to representatives of Hexapoda (83%), including Lepidoptera (16 families, 24%), Hymenoptera (12 families, 23%) and Coleoptera (40 families, 15%). We characterize trophic groups of arthropods in the consortium of flycatchers: phytophages (33%), zoophages (45%), parasites, bloodsuckers, saprophages (16%), necrophages (4%), coprophages, keratophages. Fauna of arthropods of collared flycatcher nests was analyzed. Nests of birds as a heterotrophic consortium is the habitat of invertebrates with 293 taxons belonging to the Hexapoda, Arachnida, Malacostraca and Myriaroda, sometimes Mollusca. In the trophic structure of the population of flycatcher the representatives of Hexapoda dominate (278 species), where the first place is given to zoophages (127 species, 45%), including parasites (Culicidae, Tabanidae, Mallophaga, Hippoboscidae, Aphaniptera). The second are phytophages (78 species, 28%), the third – decomposers (75 species, 27%), and the last presenting detritivores (48 species, 18%) and necro-

Харківський національний педагогічний університет імені Г.С. Сковороди, вул. Артема, 29, Харків, 61002, Україна
G.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University, Artema Str., 29, Kharkiv, 61002, Ukraine
Tel.: +38-050-618-18-96. E-mail: iturdus@ukr.net

phages (27 species, 10%). Constant ectoparasitic species of flycatchers are *Ricinus sp.* (Mallophaga), *Ornithomyia avicularia* L. (Diptera), *Protocalliphora azurea chrysorrhea* Mg. (Diptera), *Ceratomyia sp.* (Aphaniptera). Ecological features of nidikolas and their consortial relationships have been studied.

Keywords: *Ficedula albicollis*; arthropods; consortium; nidikolas; food

Вступ

Вивчення птахів у функціонуванні консорції завжди було неоднозначним і актуальним (Bulakhov et al., 2015). В Україні птахи мало досліджені у системі консортивних зв'язків лісових біогеоценозів. Відомі регіональні роботи О.Л. Пономаренка (Ponomarenko, 2004) та Ю.О. Штірца (Shtyrts, 2004) стосовно степового Придніпров'я та міста Донецьк. Подібні дослідження проведені О.О. Климчук (Klimchuk, 2012) у Центральному Поліссі, де мухоловка білошия (*Ficedula albicollis* (Temminck, 1815)) увійшла до групи домінуючих орнітоконсортивів у чистому дубовому та грабово-дубовому насадженнях.

Таксономічний аналіз кормового раціону пташенят (Lezhenina et al., 2011) та складу нідиолів (мешканців гнізд) мухоловки білошиї (Romantsev et al., 1985; Krivokhatskij and Narchuk, 2001; Matyukhin, 2004; Lezhenina et al., 2009; Lundyshv, 2011) покладений в основу дисертаційного дослідження Н.О. Савинської (Savins'ka, 2013), що дало можливість виявити аутоекотичні особливості птахів та визначити їх специфічну кормову поведінку. Проте трофоценотична структура консорцій мухоловок і далі викликає чимало питань у дослідників.

Оскільки близько 2 500 видів із 40 родин безхребетних є компонентами біоценозів гнізд птахів чи їх пір'яного покриву (Proctor and Owens, 2000; Bloszyk et al., 2006; Alonso and Garrido, 2009), більшість птахів можуть підтримувати існування 58 000 видів паразитів (мікробів, вірусів, гельмінтів та ектопаразитів). Їх роль у розповсюдженні арбовірусів та інших захворювань доведена багатьма вченими (L'vov and P'ichev, 1979; Efremova, 2005). Ектопаразити гнізд негативно впливають як на дорослих птахів, які насиджують яйця, так і на розвиток пташенят (Coslovsky and Richner, 2012; P'chuk, 2012; Cantarero et al., 2013; de Long et al., 2014).

Донині невідомою залишається регіональна паразитофауна пташенят мухоловки, а саме таких паразитів як мухи-кровососки (Hippoboscidae), пухоїди (Mallophaga), блохи (Aphaniptera), а також паразитичні види кліщів, які в консорції гнізда мухоловок виступають у ролі консументів III порядку. Мало дослідженою залишається трофоценотична структура населення членистоногих-нідиолів гнізд мухоловок. Невідомо також, яким чином відбувається сукцесія населення членистоногих гнізда за вегетаційний сезон, із часу його будівництва до пізньої осені.

Мухоловка білошия – мігруючий комахоїдний птах, здатний переключатися на масові види комах залежно від сезону чи коливання їх чисельності в природі (Gusan, 1984; Ivanov, 2005). Завдяки широкій екологічній валентності, під час вибору об'єктів живлення та за наявності гніздових ніш, мухоловки легко піддаються синантропізації (Savins'ka, 2013). У результаті трансформовані території поповнюються пластичними видами, які виступають у угрупованнях повночленних консорцій (паразитичних та симбіотичних організмів, пов'язаних

між собою та центром консорції) (Beklemishev, 1951; Bobyliov et al., 2014; Bulakhov et al., 2015). Індивідуальна консорція володіє ознаками екологічної системи, тому може бути тим об'єктом досліджень, який допоможе пізнати специфіку функціонування та її динаміку (Golubets', 2000). Збереження біологічного різноманіття певного регіону неможливе без ретельного аналізу тенденцій змін у природних екосистемах за впливу виробничих процесів (Bulakhov et al., 2003; Pakhomov and Brygadyrenko, 2005; Pakhomov et al., 2011). Закономірним етапом дослідження біорізноманіття на локальному рівні повинна стати інвентаризація фауни птахів та їх коменсалів і паразитів (Bulakhov et al., 2008, 2015).

Попередніми дослідженнями встановлено, що структура рослинності та багатства кормових ресурсів визначає спосіб, за допомогою якого птахи можуть виявляти та ловити жертв. На основі спостережень можна визначити їх специфічну трофічну поведінку (Marochkina et al., 2006; Savins'ka, 2013). Кормова поведінка мухоловки білошиї проявляється в збиранні основної частини корму на відкритих ділянках (узліссях, галявинах діброви, суходільних і заплавних луках). У межах лісу птахи віддають перевагу ділянкам із розрідженим деревостаном, живляться у середньому ярусі дерев. Оскільки даний вид характерний для двох і більше біотопів, мухоловку слід віднести за класифікацією І.Б. Волчанецького та С.І. Медведєва (Volchanets'kij and Medvedev, 1954) до метациценотичних видів, хоча цей вид – характерний представник старих клімаксових лісів. Варто зазначити, що мухоловки нашої фауни характерні для передклімаксових деревостанів і топично пов'язані з дуплистими деревами, де влаштовують гнізда. Їх репродуктивний період збігається з максимумом активності комах і припадає на пізньовесняну та ранньолітню фенологічні фази (друга половина травня – червень). Це можна проілюструвати на прикладі ентомофауни степового біоценозу Асканійського заповідного степу, коли різноманіття комах досягає свого «піка» саме у весняно-літній період (Medvedev, 1964), та зафіксувати характер сезонних змін консортивних зв'язків птахів у лісах Центрального Полісся (Klimchuk, 2012).

З огляду на вищевикладене, ми продовжили дослідження раціону пташенят дуплогнізних птахів у заповідних і трансформованих лісових екосистемах Північно-Східної України. У зв'язку зі складністю трофоценотичної структури консорцій дуплогнізних птахів її утворюють два ядра: хазяїн гнізда та саме гніздо як нежива частина консорції. Дослідження велося за двома напрямками: 1) аналіз таксономічної структури раціону пташенят; 2) визначення видового складу населення членистоногих у гніздах мухоловки білошиї.

Матеріал і методи досліджень

Матеріал зібрано у травні – листопаді 2009–2014 рр. Основні збори проведено у нагірних дібровах НПП

«Гомільшанські ліси» (околиці с. Гайдари Зміївського району Харківської області), парках міста Харків (парки імені Горького та Молодіжний, лісопарк, Журавлівський гідропарк), дібровах ур. «Вакалівщина» (Сумський район Сумської області) та соснових лісах Гетьманського НПП (Охтирський район Сумської області). Склад корму пташенят вивчено методом накладання шийних лігатур пташенят 5–12 діб (Mal'chevskij and Kadochnikov, 1953). Зібрано 1 024 кормові проби та вивчено 2 828 екземплярів тварин (в основному типу Членистоногі). Масовий матеріал консортивних зв'язків мухоловки білошиїї надав можливість провести комплексний аналіз трофоценотичної структури дуплогніздних птахів на її прикладі.

Спостереженнями охоплено всі стадії репродуктивного періоду птахів: свіжозбудовані гнізда, гнізда із кладкою чи пташенятами, щойно покинуті пташенятами, цьогорічні та минулорічні гнізда. Збирання членистоногих, окрім кліщів, у гніздах проведено протягом усього року. Під час гніздування матеріал збирали та вивчали відразу після вильоту пташенят або у випадку зруйнованої кладки чи смерті пташенят. Після відбирання проби-гнізда з природного середовища його обробляли хлороформом у щільно зав'язаному поліетиленовому пакеті з етикеткою. Членистоногих збирали із гніздової підстилки, визначали їх видовий склад. Усього зібрано 336 гнізд мухоловки білошиїї, з яких вилучено 3 679 екземплярів членистоногих.

Вивчення Acarina не входило у план дослідження, оскільки вимагає системного підходу, пов'язаного з використанням спеціальних методик збирання матеріалу. Первинне уявлення про характер акарофауни та малофагофауни в консорції мухоловки білошиїї сформовано на основі літературних джерел (Balashov, 2009).

Усі безхребетні визначені до виду, роду чи родини (у випадку значних ушкоджень) В.М. Граммою за загальноприйнятими методиками з використанням визначників із серії «Определитель насекомых Европейской части СССР», довідників із визначення преімагінальних видів комах, а також численних монографій серії «Фауна України» (Kirichenko, 1951; Blagoveshenskij, 1964; Grunin, 1970; Skalon, 1970; Dorokhova and Martynova, 1987; Medvedev, 1997).

Результати та їх обговорення

Характеристика основних консортивних зв'язків мухоловки білошиїї

Консортивні зв'язки мухоловки білошиїї розглядали як структурну одиницю біогеоценозу, що об'єднує автотрофні (продуценти) та гетеротрофні організми (консументи I, II і вищих порядків, редуценти) на основі просторових (топічних) і кормових (трофічних) зв'язків (Beklemishev, 1951). У цій ієрархічній системі мухоловки розглядаються як гетеротрофне ядро, частина великого автотрофного угруповання (біогеоценозу). Якщо аналізувати детальніше, мухоловки як зоофаги належать в лісовому біогеоценозі до консументного ядра II порядку та утворюють складну систему, яка складається з двох блоків, виділених на основі трофічних і топічних зв'язків: 1) кормовий раціон пташенят роду мухоловки (список видового складу

членистоногих), виділений на основі трофічних зв'язків; 2) видовий склад членистоногих – мешканців гнізд мухоловок, виділених переважно на основі просторових (топічних) зв'язків, де детермінантом виступають мухоловки – консументи II порядку. Мешканці гнізда, у свою чергу, представлені такими трофоценотичними групами: а) консументи III порядку – паразити пташенят мухоловок (пухоїди, кровососки, блохи, кліщі); б) мешканці гніздової підстилки – нідики різного рангу (облігатні, факультативні, випадкові, чужинці тощо) – представники консументної та редуцентної ланок гніздового біотопу.

Поділ мешканців гнізда на трофоценотичні групи досить умовний, він залежить від певної стадії метаморфозу членистоногих тварин. Наприклад, муха-кровососка на стадії імаго живиться кров'ю пташенят мухоловки. Личинки кровососки розвиваються в маткоподібному розширенні яйцеводів дорослої мухи. Вони живляться секретом спеціальних залоз, дихають атмосферним повітрям і народжуються уже готовими до заляльковування по одній через значні проміжки часу. За цією ознакою вони зветься «лялечкородними», тому після вильоту пташенят у гніздовій підстилці зустрічаються тільки лялечки мух, деякі з них впадають у діапаузу та зимують до прильоту навесні птахів. Деякі мухи-кровососки вилітають і паразитують на пташенятах другої генерації дуплогніздних птахів. Інший приклад – блохи роду *Ceratophyllus*, які паразитують на птахів ряду Горобцеподібні. Це консументи III порядку, а їх личинки розвиваються у гніздовій підстилці, живляться тваринними та рослинними залишками, виступають у трофічному ланцюзі як редуценти та належать переважно до сапрофагів.

По суті цей біоценоз – мініатюрна модель функціональної гетеротрофної консорції мухоловок у межах лісового біоценозу, що функціонує з часу заселення птахами гнізда до завершення вегетаційного сезону. Основним джерелом для функціонування автономного трофічного ланцюга в межах гнізда є рештки («об'їдки пташиного столу»), переважно види з твердими хітиновими покривами (жуки), особини яких пташенята загубили або «виплюнули» під час вживання принесеного батьками корму. Перш ніж перейти до аналізу трофоценотичних груп консорції мухоловок, варто виділити її гетеротрофне ядро, яке базується на автотрофному, або продуцентному блоці консорції.

Автотрофний блок консорції мухоловки реалізується шляхом її топічних (просторових) зв'язків прямо й опосередковано, а також завдяки трофічним зв'язкам (головним чином опосередковано). Автотрофна ланка представлена продуцентами (деревною рослинністю), серед яких дуплисті дерева є місцем гніздування мухоловки – осередками її консорції. Ці гнізда постають також як місце мешкання багатьох членистоногих, у тому числі паразитів пташенят (консументів III порядку).

Опосередкований трофічний зв'язок мухоловок із членистоногими реалізується шляхом збирання на деревах корму, зокрема комах-фітофагів. Наприклад, на вербі (*Salix* sp.) мухоловки збирають оліготрофних комах: листійд (*Melosoma vigintipunctata* Scop.), цикадка сльонявка (*Aphrophora* sp.); на дубі – вусач (*Stenocorus quercus* Goeze), хижий клоп (*Pentatoma rufipes* L.). У трухлявій

деревині листяних порід розвиваються представники редуцентної ланки (сапрофаги): рогачик (*Aesalus scarabaeoides* Panzer, 1794), пилкоїд (*Pseudocistela ceramboides* L.), жук-носоріг (*Oryctes nasicornis* L.), личинки хижих джорчалок роду *Elater*, личинки родини Eucnemidae (*Dirrhagus attenuatus* Mäkl.). У цьому випадку мухоловки виступають як консументи II порядку. А якщо птахи збирають хижих комах, наприклад, джорчалок (Diptera, Syrphidae), ктирів (Asilidae), тахін (Tachinidae), товкунчиків (Empididae), у цьому випадку мухоловки виступають як консументи III порядку, бо ловлять хижих комах, які є консументами II порядку. Таким чином, поділ консорції мухоловок на трофічні групи має умовний характер.

Гетеротрофний блок консорції мухоловок знайшов втілення у раціоні пташенят, який представлений: 1) консументами I порядку (фітофагами); 2) консументами II, III і вищих порядків (зоофаги, паразитичні види, комахи-кровососи); 3) редуцентами (безхребетні, що живляться мертвою органічною речовиною та беруть участь у ґрунтотвірному процесі). Серед останньої групи виділяємо сапрофагів (мешканців мертвої деревини, які по суті живляться міцелієм грибів), некрофагів (які живляться трупами тварин), копрофагів (які розвиваються в екскрементах тварин), кератофагів (шкіроїдів, які живляться хутром, пір'ям і хітиновими покривами членистоногих).

Характеристика окремих трофічних груп членистоногих у консорції мухоловки білошиїї в умовах лісових біогеоценозів Північно-Східної України

Фітофаги. Аналіз кормового раціону пташенят мухоловок свідчить, що базовою трофічною групою є консументи I порядку – фітофаги, до яких із надкласу Hexapoda належать Саранові (Acrididae) із ряду Orthoptera, представники ряду Homoptera, зокрема підряду Цикадові (Cicadinea) родин Співочі цикади (Cicadidae), Слюнявниці (Anthophoridae), Іссіди (Issidae), Цикадочки (Cicadellidae), з яких рідкісними видами є іс мухоподібний (*Issus muscaeformis* Schrnk), уперше зареєстрований для лісового масиву НПП «Гомільшанські ліси» (Gramma et al., 2015). Другий рідкісний вид – співоча чорна цикада (*Cicadetta montana* Scop.), яку востаннє знаходили на Донецькій біостанції 70 років тому. У раціоні мухоловки білошиїї цикадку знайдено з обламаними крилами. За літературними даними, *Cicadetta montana* Scop., звичайна для Європейської частини СНД, яйця відкладає у тканини рослин, личинки пізніше переходять у ґрунт, де розвиваються, можуть прокладати ходи за допомогою передньої пари копалинних ніг. Живиться соками коренів рослин. Розвиток триває декілька років. За свідченнями орнітолога Ю.К. Холупяка, стрекотіння співочої цикадки можна почути в районі біологічної станції ХНУ імені В.Н. Каразіна. Але цю комаху складно зловити, вона ховається десь у кронах дерев (усне повідомлення 1991 р.).

Важливим компонентом живлення мухоловки білошиїї комахами ряду Homoptera є попелиці (підряд Aphidinea), яких складно діагностувати у кормових пробах мухоловок. Численні попелиці – об'єкт живлення багатьох комах (сонечок (Coccinellidae), личинок золотоочок (Chrysopidae), джорчалок (Syrphidae), їздців

(Aphidiidae)) та дуплогніздних птахів із ряду Passeriformes. Із ряду Напівтвердокрилі (Hemiptera) слід назвати личинок солдатиків (*Pyrrhocoris apterus* L.), які живляться насінням родини мальвових та трупами комах. *Arocatus melanocephalus* F. (Lygaeidae), який висисає насіння в'язів (*Ulmus* spp.), виявлено у раціоні пташенят мухоловки білошиїї у Харківському парку імені Горького. Клопи, як частина герпетобію, можуть живитися рослинним детритом гнізд птахів або використовувати його для зимівлі (Kirichenko, 1951).

До фітофагів із твердокрилих (Coleoptera) належать листоїди (Chrysomelidae), довгоносики (Curculionidae), короїди (Ipidae), пластинчатовуси (Scarabaeidae), зокрема *Melolontha melolontha* L., *Anomala dubia* Scopoli, *Phyllopertha horticola* L., *Anisoplia segetum* Herbst, *Serica brunnea* L., *Hoplia parvula* Krynicky.

Зі складу Hymenoptera виділяються рослиноїдні представники підряду Сидячочеревцеві (Symphyta), до якого входить представник родини Diprionidae – сосновий пильщик (*Diprion pini* L.). Личинки цього виду розвиваються на соснах, пошкоджуючи хвою. Але найчисленнішими в кормовому раціоні пташенят виявилися личинки представника родини Tenthredinidae (визначено лише до родини). Вірогідно, цей вид був масовим на території Гетьманського НПП, а його розвиток відбувався на рослинах соснового фітоценозу парку.

Із ряду Hymenoptera до консументів I порядку (фітофагів) належать бджоли (Apoidea), які інколи трапляються у раціоні птахів. Основний корм бджіл – пилок і нектар квіткових рослин. Із мурашок у раціоні мухоловки зареєстровано дернову мурашку (*Tetramorium caespitum* L.), здатну живитися насінням деяких рослин.

Найчисленнішими із фітофагів виявилися лускокрилі (Lepidoptera). У кормі пташенят домінують представники таких родин, як Листовійки (Tortricidae), Вогнівки (Pyralidae), Совки (Noctuidae), П'ядуни (Geometridae), гусінь яких має м'які покриви. Спостереженнями зафіксовано: у раціоні мухоловок майже відсутня волохата гусінь.

Із ряду Diptera до раціону мухоловки входять комарі-довгоніжки (Tipulidae), личинки яких розвиваються у ґрунті зволжених біотопів, а також представники рослиноїдних родин Otodidae та Opomyzidae, представники роду *Merodon* (Syrphidae), личинки якого розвиваються у цибулинах лілейних.

Зоофаги (паразитичні комахи, кровососи). До консументів II, III та вищих порядків у консорції мухоловок належать представники ряду Павуки (Aranei) класу Павукоподібні (Arachnida), які часто трапляються у раціоні мухоловок (Lezhenina et al., 2009) і нерідко домінують у ньому (Polchaninova and Prisada, 1994). Більшість павуків у кормових зборах мухоловок нестатевозрілі. Вони є невід'ємною частиною гнізд дендрофілних птахів у Карпатському регіоні України, де виявлено 76 видів (Meleshuk and Fedoryak, 2013). Найбільшою кількістю видів представлена родина Linyphiidae, а найбільшу частку за чисельністю складають представники родини Theridiidae. Значна також частка особин із родини Clubionidae. За способом ловлі здобичі переважають тенетники, а за топичною приуроченістю – дендробіонти. Павуки можуть використовувати відкриті та закриті гнізда птахів для зимівлі. Аналіз арахнофауни

відкритогнізних дендрофільних (Meleshuk and Fedoryak, 2013) та дуплогнізних птахів (наші дані) свідчить, що найбільше різноманіття павуків спостерігається у квітні, а максимальна кількість особин у перерахунку на одне гніздо – у зимовий період.

Із Hexapoda до зоофагів у раціоні мухоловки належать представники таких рядів: Бабки (Odonata), деякі Прямокрилі (Orthoptera; переважно Коникові (Tettigoniidae)), деякі Напівтвердокрилі (Hemiptera: Anthocoridae, Nabidae, деякі Miridae, *Pentatoma rufipes* L.) та деякі родини Жуків (Coleoptera: Carabidae, Histeridae, Staphylinidae, Cantharidae, Melyridae, Elateridae (*Elater balteatus* L.), Coccinellidae, Rhypophoridae). Остання родина віялоносців представлена рідкісним видом – метекус парадоксальний (*Metoecus paradoxus* L.), личинка якого паразитує в гніздах суспільних ос (Vespidae).

Із сітчастокрилих (Neuroptera) найчастіше траплялись золотоочки (Chrysopidae), личинки та імаго яких мають хижий спосіб живлення. У наших зборах зустрічалася золотоочка звичайна (*Chrysoperla carnea* Steph.), до речі, єдиний вид родини, який зимує на стадії імаго у різних схованках, у тому числі у гніздах дуплогнізників. Імаго – палінофаг (живиться пилом і нектаром рослин), а личинка – зоофаг, поживає попелиць. Інші види цього роду зимують на стадії личинки.

Скорпіонові мухи (Mecoptera) у кормовому раціоні мухоловок представлені рідкісним видом – комарівкою-довгоногою (*Bittacus italicus* Mull.), занесеною до Червоної книги України, регіональних Червоних книг (Pakhomov et al., 2011). На стадії імаго це хижак, який живиться внутрішніми органами комах, проколюючи їх покриви ростромом. Комарівка вистежує здобич на рослинах, утримуючись при цьому на субстраті за допомогою передніх і середніх ніг, а задні ноги слугують для захоплення жертви. Личинки цього виду – сапрофаги – мешкають у листяній підстильці. Останній раз цю рідкісну комаху ловили в 1960-х роках у лісовому масиві НПП «Гомільшанські ліси».

Верблюдки (Raphidioptera) у раціоні пташенят теж представлені лісовим видом *Rhaphidia flavipes* Stein. (верблюдка жовта), личинка якої нерідко зустрічається у гніздовій підстильці мухоловок. Личинки I віку живляться попелицями, пізніше нападають на личинок короїдів та інших стовбурових мешканців.

Досить бідно у кормовому раціоні пташенят мухоловки білошійої представлені перетинчастокрилі (Hymenoptera). Лише декілька паразитичних комах зареєстровано з Ichneumonidae, Braconidae, Aphidiidae (паразит попелиць), Chalcidoidea. Проте масовими видами раціону пташенят стали два види мурашок (Formicidae): *Lasius niger* L. та *L. alienus* Förster. Вони будують куполоподібні земляні гнізда, нерідко утворюють колонії, населення яких складають численні безкрилі «робочі» та крилаті особини (самці та самки), які періодично влаштовують роїння, після чого запліднені самки покидають гніздо та утворюють нову родину. Живляться ці види мурах дрібними комахами, а також солодкими виділеннями попелиць, яких вони охороняють і вигодовують. Ці особливості біології мурах використовує мухоловка білошійа, яка ловить їх під час роїння, а також скльовує на ґрунті чи на

трав'янистих рослинах. Тому ці два види мурах – постійне та надійне джерело корму пташенят.

Із ряду Двокрилі (Diptera) до консументів II та вищих порядків (зоофагів) належать деякі родини, у яких імаго та личинки мають хижий спосіб живлення – представники родин Товкунчики (Empididae) та Ктирі (Asilidae: *Dioctria*, *Choerades*, *Neoitamus*, *Machimus*). Личинки ктирів, які мешкають у ґрунті або трухлявій деревині, теж ведуть активний спосіб життя. Вони знищують личинок коваліків, чорнотілок, хрущів, хлібних жуків, вусачів, довгоносіків тощо. Дзюрчалки (Syrphidae) полюють на попелиць та дрібну гусінь, тахіни (Tachinidae) паразитують на гусені метеликів, щитниках (Pentatomidae). Личинки бомбіліїд (Bombyliidae) паразитують на імаго саранових, диких бджіл. Личинки більшості видів Rhinophoridae паразитують на наземних мокрицях (Isopoda), інші – на яйцевих коконах павуків (*Melanophora* sp.). Із родини Calliphoridae паразитична муха *Pollenia rudis* Fabricius, яка розвивається у дощових червах, а зимує в дуплах дерев, у тому числі у покинутих гніздах птахів. Вона – один із перших весняних видів, які чекають виходу дощових червів на поверхню ґрунту. Із Diptera до гематофагів належать такі таксономічні групи як комарі (Culicidae) та гедзі (Tabanidae). Їх личинки – детритофаги розвиваються у водоймах. *Culex pipiens* L. – найзвичайніший вид цієї родини, який спеціалізується як кровосос на горобцеподібних птахів. Тому виникає дилема: до якої трофоценотичної групи орнітоценозу варто віднести гедзів, самки яких є кровососами теплокровних тварин, – до гематофагів, детритофагів або хижаків, розвиток яких відбувається у водоймах?

Торкаючись кормової специфіки двокрилих у дорослій фазі, варто зазначити, що вони є мешканцями повітряного середовища, причому у значній більшості – споживачами нектару та пилку (зокрема, Syrphidae). Значення представників багатьох груп Diptera як запилювачів рослин (особливо плодових) вельми велике. У цьому відношенні роль двокрилих може бути прирівняна лише до ролі деяких перетинчастокрилих (Hymenoptera), наприклад, бджіл (Apoidea) (Shtakel'berg, 1969). Тому багатьох дорослих мух слід віднести до консументів I порядку – фітофагів, споживачів рослинної продукції (пилку та нектару).

Як ми вже зазначали, комахи ряду Diptera найрізноманітніші у трофічному відношенні. Вони належать не тільки до консументів I або II та вищих порядків, а і до редуцентної ланки, головним чином до некрофагів і сапрофагів (Sarcophagidae, Calliphoridae, Muscidae), які виконують у природі санітарну роль, утилізуючи трупи тварин. Тож не випадково вони зустрічаються у покинутих або розорених гніздах мухоловок. Детальніше проаналізуємо цю групу, характеризуючи фауну членистоногих гнізд мухоловки білошійої.

Сапрофаги (фітосапрофаги, некрофаги, копрофаги, кератофаги). Аналіз корму пташенят мухоловки білошійої та представників нідикулярної фауни гніздової підстилки дозволив виявити комплекс видів редуцентного блоку консорції птахів. Залежно від трофічних зв'язків серед редуцентів виділяють: 1) сапрофагів і

детритофагів (міцетофагів); 2) некрофагів; 3) копрофагів, кератофагів (шкіроїдів).

Фітосапрофаги та детритофаги – споживачі мертвої органічної речовини рослинного походження. До них належать ківсяки (Julidae) із Chilopoda, мокриці (Oniscoidea) із Malacostraca. Із надкласу Hexapoda до сапрофагів слід віднести представників рядів Ногохвістки (Collembola), Сіноїди (Psocoptera), які мешкають у гніздовій підстилці птахів. За літературними даними, до сапрофагів належить сіноїд *Liposcelis divinatorius* (Mull.) – типовий мешканець пташиних гнізд.

Ряд Твердокрилі (Coleoptera) вважається одним із найбагатших на родини, роди та види, що належать до сапрофагів, які й заселяють дуплисті вікові дерева. Більшість їх виявлено у раціоні пташенят і гніздовій підстилці. Для прикладу назвемо декілька: Lucanidae (*Aesalus scarabaeoides* Pz.), Scarabaeidae (*Oryctes nasicornis* L.), Ptinidae (*Ptinus* sp.), Elateridae (*Melanotus rufipes* Hbst.), Eucnemidae (*Dirrhagus attenuatus* Mankl.), Melandryidae (*Dircaea quadriguttata* Pk.), Alleculidae (*Pseudocistela cerambycoides* (L.), *Prionichus ater* F.), Lagriidae (*Lagria hirta* L.), Cerambycidae (*Strangalina attenuata* L., *Stenocorus quercus* Götze, *Acmeops collaris* L.). Характерна риса сапрофагів – їх домінування у клімаксових стиглих деревостанах. Diptera в кормі пташенят представлені такими сапрофагами: Sciaridae, Lauxoniidae, Muscidae, Stratiomyidae (найчастіше *Chloromyia*), деякі Syrphidae (наприклад, *Eristalis tenax* L.). Личинки останнього виду заселяють вигрібні ями та вважаються індикаторами забруднених водойм.

До сапрофагів і детритофагів слід умовно віднести комарів-дзвінців (Chironomidae), личинки яких населяють прісні водойми, живляться бактеріями, детритом, водоростями. Дорослі особини не живляться, їх ротовий апарат редукований. Живуть вони від декількох годин до 3–7 діб. У період льоту паруються, влаштовуючи своєрідний «весільний танок», під час якого їх відловлюють мухоловки та інші птахи. До детритофагів слід віднести представників ряду Волохокрильці (Trichoptera) родини Phriganeidae, личинки яких у водоймах живуть у стеблах очерету, живляться детритом і утворюють кормову базу бентосних риб. Імаго живе декілька діб і слугує кормом для птахів.

До копрофагів серед редуцентів слід віднести деяких представників родини Пластинчастовусі (Scarabaeidae) – *Onthophagus* spp., *Aphodius* spp., які були виявлені у гніздовій підстилці мухоловок. Із кератофагів треба назвати представників молей (Tineidae), личинки яких живляться гніздовою підстилкою.

Роль комахоїдних птахів у зниженні біомаси комах значно змінюється залежно від кількості птахів та чисельності комах (різних стадій їх розвитку). У середньому за рік у різних лісових екосистемах за дії птахів біомаса комах знижується на 9,4–22,8% (Bulakhov et al., 2015). Найефективніший вплив комахоїдних птахів на комах спостерігається в літній період. Проведені дослідження показали значну роль комахоїдних птахів у здійсненні біологічного контролю над розвитком багатьох видів членистоногих. У кормових пробах виявлено 2 828 екземплярів безхребетних, які належали до 290 таксонів із двох типів – Членистоногі (99,9%) та Молоски (0,1%). Основу кормового раціону пташенят

мухоловки білошиїї утворюють представники типу Членистоногі: 248 видів класу Insecta (83,3%), класів Arachnida (13,7%) та Malacostraca (2,0%) та надкласу Мугіарода (класи Chilopoda (0,1%) та Diplopoda (0,8%)). Найчисленніші – комахи (рис. 1), які розподілені між 128 родинами 15 рядів. Домінували представники рядів Lepidoptera (16 родин, 24,2%), Hymenoptera (12 родин, 23,3%) та Coleoptera (40 родин, 15,5%). Порівняльний аналіз видового складу комах у раціоні мухоловки білошиїї свідчить, що панівна роль належить зоофагам (110 видів, 45,0%) та фітофагам (82 види, 33,1%). 50 видів сапрофагів розподілені між фітосапрофагами (16,1%) та некрофагами (4,0%). Деякі представники комах мали невизначений статус (2,4%).

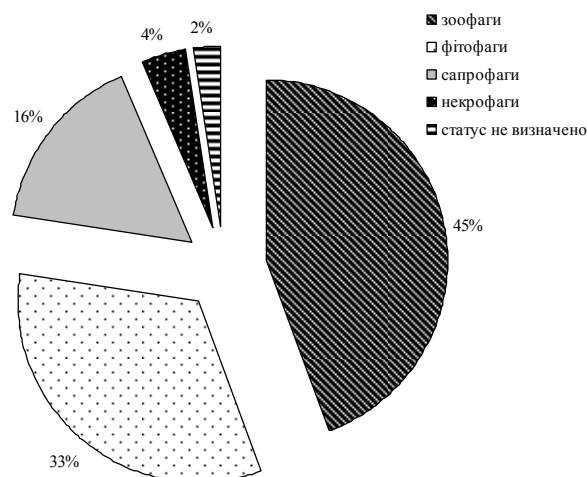


Рис. 1. Частка різних трофічних груп класу Insecta у кормових пробах мухоловки білошиїї

Характеристика фауни членистоногих гнізд мухоловки білошиїї

Беручи до уваги особливості трофоценотичних зв'язків членистоногих з ядром консорції мухоловки білошиїї (його утворює з одного боку птах – хазяїн гнізда, з іншого – безпосередньо саме гніздо як нежива частина консорції), розглянемо два аспекти трофоценотичних зв'язків названої консорції: 1) екологічні особливості постійних ектопаразитів мухоловки білошиїї з урахуванням наявних літературних даних; 2) особливості трофоценотичної структури гніздового населення членистоногих.

Екологічні особливості постійних ектопаразитів мухоловки білошиїї. Як уже зазначалось, ми виявили низку постійних ектопаразитичних видів мухоловки білошиїї, переважно у гніздових мікроценозах в умовах Північно-Східної України. Hexapoda включає: 1) ряд Пухойди (Mallophaga), підряд Amblicera, родина Laemobothriidae, *Ricinus* sp.; 2) ряд Двокрилі Diptera, родина Hippoboscidae, *Ornithomyia avicularia* L.; 3) кровосисні личинки *Protocalliphora azurea chrysorrhea* Mg., які вивелись із коконів у червні 2007 року після вильоту пташенят (Lezhenina et al., 2011); 4) ряд Блохи Arhanyptera, родина Ceratophyllidae, *Ceratophyllus* sp. Проведемо порівняльний аналіз паразитофауни на

мухоловці білошій, зокрема пухоїдів (Mallophaga) і кліщів (Acarina) із залученням літературних джерел (Balashov, 2009). Розглянемо матеріал у такій послідовності: Diptera, Aphaniptera, Mallophaga й Acarina.

Двокрилі: Hippoboscidae, мухи-кровососи. Найчисленнішим постійним ектопаразитом мухоловок нашого дослідження стала муха-кровососка пташина (*Ornithomya avicularia* L.), лялечки якої зустрічались майже в кожному гнізді. Нам навіть вдалося зареєструвати виліт дорослих мух після зимівлі у III декаді квітня (рис. 2). Дослідженнями В.А. Кривохатського та Є.П. Нарчук

(Krivokhatskij and Narchuk, 2001) у заповіднику «Ліс на Ворсклі» встановлено, що імаго *O. avicularia* L. – кровососи, які не проявляють специфічності до хазяїв і паразитують не менше ніж на 25 видах птахів, віддаючи перевагу великим хижим і вороновим. Це звичайний транспалеарктичний вид, його неодноразово знаходили у гніздах найрізноманітніших птахів. Ці вчені вивели із гнізда канюка понад два десятки мух у період із 6 квітня по 15 травня. Численні пупарії виявлено в гніздовому матеріалі, приуроченому в основному до слабо спресованих країв лотка гнізда. Як мешканця гнізда цей вид віднесено до облігатних нідиголів.



Рис. 2. *Ornithomya avicularia* L. виходить із пупарія (фото Т.Ю. Марковой)

Численні літературні джерела свідчать (Grunin, 1970; Prokofieva, 2000; Krivokhatskij and Narchuk, 2001), що до ектопаразитів із ряду Diptera належать також мухи родини Calliphoridae: *Protophormia* Hough. та *Trypocalliphora* Reus., які паразитують на пташенятах багатьох видів горобцеподібних (*Muscicapa striata* Pall., *Turdus philomelos* Brehm., *Phoenicurus proeniurus* L., *Anthus trivialis* L., *Anthus pratensis* L., *Sturnus vulgaris* L., *Delichon urbica* L., *Phylloscopus trochilus* L.). Ми неодноразово фіксували пусті лялечки Calliphoridae в гніздах мухоловки білошій після зльоту пташенят, що свідчить про паразитизм на останніх протягом постембріогенезу. За дослідженнями В.А. Кривохатського та Є.П. Нарчук (Krivokhatskij and Narchuk, 2001), близько 30 видів каліфорид відомі із гнізд птахів, з яких мухи родів *Protophormia* та *Trypocalliphora* є підшкірними паразитами пташенят, які належать до облігатних нідиголів. Личинки інших родів цієї родини – широкі сапрофаги. Зокрема, у штучних гніздівлях у випадках загибелі пташенят дослідники вивели з гнізд *Calliphora vicina* Rob – Dosv., яку віднесено до

факультативних нідиголів. Із цієї родини зібрано згадану вище *Pollenia rudis* F., личинки якої розвиваються в дощових червах. Автори відносять цей вид до випадкових нідиголів. До облігатних нідиголів віднесено *Carnus hemapterus* Nitsch., імаго якого – напівпаразит (муха живиться частинками шкіри, шкірними виділеннями та кров'ю птахів), який віддає перевагу багаторічним закритим гніздам у дуплах, печерах і в кронах дерев. За даними В.П. Ільчук (Il'chuk, 2012), спостерігалися випадки загибелі пташенят у гніздах шпаків (*Sturnus vulgaris* L.), сови вухатої (*Asio otus* L.), зеленька (*Carduelis chloris* L.), сорокопуда жулана (*Lanius collurio* L.) від нападів кровосисних мошок родини Simuliidae та мурах. Пташенята гинуть від кровосисних мошок у пік активності імаго цих комах. Причина загибелі пташенят у гніздах від нападу мурах – невдале обрання птахами місця для гнізда, коли воно розташоване невисоко при стовбурі дерева, по якому проходять мурашині стежки.

Блохи (Aphaniptera) – дрібні кровосисні комахи, паразити теплокровних тварин. Тіло сплюснуте з боків,

ротівий апарат імаго колючо-сисний, крила відсутні, задні ноги стрибального типу. Личинки безногі, червоподібні, їх ротівий апарат гризучий. Личинки мешкають у гніздовій підстилці, живляться детритом рослинного та тваринного походження (сапрофаги). Лялечка вільна, у коконі (Skalon, 1970). Ми виявили один вид – *Ceratophyllus sp.* у гнізді мухоловки білошиї.

Світова фауна бліх налічує 2 059 видів, із яких 1 835 виявлено на 1 606 видах ссавців і 214 видів – на 543 видах птахів (Medvedev, 1997). Тобто на птахів мешкає удесятеро менше видів, ніж на ссавцях (10,4%). З Aphaniptera на горобцеподібних (265 видів птахів) виявлено 136 видів бліх (63,6%), з яких 69 специфічні чи живляться в основному на птахів. На ряд Passeriformes припадає 42 види бліх (62,7%). Тобто на Passeriformes припадає понад половину бліх загальної кількості їх видів, виявлених на птахів світової фауни.

У родині бліх Ceratophyllidae найтісніші зв'язки з горобцеподібними мають представники роду *Ceratophyllus*, серед яких 39 видів є їх паразитами. 10 видів цього роду – постійні паразити більше ніж одного виду птахів. *C. gallinae* Schrank відзначені як один із основних паразитів 79 видів птахів із 21 родини горобцеподібних, *C. fringillae* Walker живляться кров'ю на 39 видах птахів (Medvedev, 1997). Ці два види бліх – найвірогідніші види, які паразитують на птахів родини Мухоловкові (Muscicapidae), на якій оселяється 6 видів бліх із родини Ceratophyllidae. Із них три види специфічні. *C. gallinae* – найпоширеніший вид у Євразії, завезений у Північну Америку, заселяє курники, гнізда горобців, шпаків та

інших птахів, які гніздяться у закритих місцях (дупла, під дахами тощо). *C. fringillae* поширений в Україні на півдні Криму, на Кавказі, у Казахстані, Середній Азії. Він заселяє гнізда дрібних птахів. Морфологічні розпізнавальні ознаки не досить виразні. Наприклад, у *C. gallinae* на зовнішній поверхні другого членика середніх лапок у базальній його частині є щетинки, тоді як у близького виду *C. fringillae* таких щетинок немає. Тому для точної діагностики слід звертатися до досвідчених фахівців у галузі систематики бліх.

Пухойди (Mallophaga). У гнізді мухоловки білошиї, зареєстровано *Ricinus sp.* із родини Laemobothriidae – постійного ектопаразита горобцеподібних птахів. Із близької родини Menopodidae зафіксовано чотири роди: *Menacanthus*, *Mirsidea*, *Machaerileamus*, *Coplocephalum*, які паразитують на Passeriformes. Враховуючи недостатнє вивчення світової фауни та господарське поширення пухойдів (на птахів знайдено близько 2 200 видів та близько 300 видів – на ссавцях) (Blagoveshhenskij, 1964), ми проаналізували таксономічні особливості пухойдів Європейської частини СНД, їх приуроченість до ссавців і птахів, у тому числі горобцеподібних (табл.). Пухойди (Mallophaga) у таксономічному відношенні об'єднують три родини підряду Amblicera (Menoponidae, Laemobothriidae, Gyropidae) і дві родини підряду Ischnocera (Phyllopteridae, Trichodectidae), які в сукупності охоплюють 83 роди. З них 75 родів належать до ектопаразитів птахів (90,4%), 8 – ссавців (9,6%). Тобто панівне положення серед Mallophaga належить паразитам птахів. На горобцеподібних припадає 9 родів пухойдів (12,0%).

Таблиця

Різноманіття пухойдів, які паразитують на птахів та ссавцях (Blagoveshhenskij, 1964)

Підряд	Родини Mallophaga	Усього родів	Паразити		Родини паразитів, які мешкають на Passeriformes
			птахів (у тому числі на Passeriformes)	ссавців	
Amblicera	Menoponidae	26	25 (4)	1	<i>Menacanthus, Machaerileamus, Mirsidea, Coplocephalum</i>
	Laemobothriidae	3	3 (1)	–	<i>Ricinus</i>
	Gyropidae	3	–	3	–
Ischnocera	Phyllopteridae	47	47 (4)	–	–
	Trichodectidae	4	–	4	<i>Brueelia, Phyllopterus, Penenirmus, Sturnidoecus</i>
Усього		83	75 (9)	8	–

За літературними джерелами (Blagoveshhenskij, 1964; Balashov, 2009), багатьом постійним ектопаразитам притаманна кератофагія. Серед Mallophaga частинки шкіри, пір'я та волосся поїдає більшість видів Ischnocera та невелика частина видів Amblicera, які мають змішану дієту з часток пір'я, шкіри та крові. До ектопаразитів, що живуть у середині стрижня та колодочки пір'я, належать так звані пухойди стрижня пера із родини Menoponidae підряду Amblicera.

Ю.С. Балашов (Balashov, 2009), досліджуючи особливості міжвидової конкуренції постійних ектопаразитів, зазначає, що у пухойдів родів *Ricinus* і *Phyllopterus* у випадку паразитування на птахів одного виду межі місця мешкання значно ширші, ніж у разі паразитування особин двох видів. Серед пухойдів види підряду Amblicera володіють високою рухливістю та можуть заселяти майже все тіло птахів. Вони слабо прив'язані до відповідних його частин. Види підряду Ischnocera, навпаки, малорухливі та звичайно заселяють

на тілі птахів родоспецифічні або видоспецифічні місця мешкання. Характеристика мешкання та живлення пухойдів на птахів досить детально доповнив Ю.С. Балашов описом спостережень відносно кліщів, які заселяють три мікробіоти: 1) поверхню шкіри, 2) пухове пір'я, 3) колодочку та стрижень пір'я. Більшість видів пухойдів виживають поза тілом хазяїна не більше декількох годин, рідше – доби. У постійних ектопаразитів, що розмножуються на тілі птахів, розселення відбувається під час механічних контактів між хазяями, рідше – міграцією із зовнішнього середовища або шляхом форезії. Головний спосіб розселення постійних ектопаразитів – перехід від батьків до нащадків. Прикладом може слугувати зараження пташенят пухойдами та пір'яними кліщами після вилуплення з яєць. Розселення ектопаразитів птахів спостерігається під час спільних «пилових ванн», у випадку життя у змішаних зграях або у загальних гніздових колоніях, через покинуті гнізда. Форезія поширена у кліщів родини Epidermoptidae,

самки яких чіпляються до пуходів та кровососок, які мешкають у пір'ї птахів.

Кліщі (Acarina). Важливий компонент і найбільший за кількістю видів ектопаразитів птахів родини мухоловкових – клас Кліщі (Acarina). За даними Ю.С. Балашова (Balashov, 2009), на хребетних тваринах паразитує понад 9 000 постійних ектопаразитів із комах (Hexapoda) і кліщів (Acarina). Варто нагадати, що більшу частину із 2 400 видів 38 родин астигматних кліщів охоплює лише один ряд *Astigmata*, які мешкають на тілі птахів, і об'єднує їх у велику екологічну групу пір'яних кліщів (*Analgida*). Серед *Acarina* постійними ектопаразитами є три систематичні групи: астигматні кліщі (когорти *Psoroptilidae*), простигматні кліщі (*Prostigmata*) надродин *Myobioidea*, *Cloacaroidea*, *Cheyletoidea* та гамазові кліщі (*Gamasoidea*). Для цих груп членистоногих організм хазяїна слугує місцем мешкання та джерелом корму впродовж усього життєвого циклу. Пір'яні кліщі залежно від особливостей мікробіотопів тіла птаха, які вони заселяють, утворюють декілька морфоекологічних типів (поверхня шкіри, пухове та контурне пір'я). На поверхні шкіри мешкають види епідермоптоїдного комплексу (родини *Dermationidae*, *Epidermoptidae* та *Knemidocoptidae*). Пухове пір'я заселяють види родин *Analgidae*, *Psoroptoidae* та *Xololigidae*. Ноги цих кліщів довгі, озброєні спеціальними структурами для утримання та пересування у пухкому шарі переплетених борідок пухових пір'їн. Кліщі колодочок птахів – обширне екологічне угруповання. Вони мешкають у середині стрижня та колодочки пір'я. Кліщі живляться роговими частинками пір'я, а також лімфою, кров'ю, що виділяється із пір'яних фолікул під час прогрізання стінок стрижня. Серед *Prostigmata* у колодочках пера мешкають усі види родини *Syringophilidae*. Подібний тип паразитизму поширений і серед *Astigmata* (родини *Dermoglyphidae*, *Laminosioptidae*, *Ascouracaridae*, *Ptyssalgidae*). Отже, найбільша кількість видів кліщів представлена мешканцями махових, стернових і покривних пер крила та хвоста. Для цих кліщів характерний комплекс досконалих морфологічних адаптацій, для утримання на борідках пера під час аеродинамічних навантажень. Для багатьох видів цієї групи характерне чітке приурочення не тільки для відповідних груп пір'їн, а і до відповідних зон опахала пера, а також пристосування до характерних для цих видів мікростацій. Отже, чим різноманітніша будова пера одного крила, тим більше видів і родів пір'яних кліщів можна на них зустріти.

Характеризуючи постійних ектопаразитів, Ю.С. Балашов (Balashov, 2009) виділяє класичні атрибути паразитизму, найхарактерніші для постійних ектопаразитів: часте вживання невеликих порцій корму, помірна або мала плодовитість, короткі строки розвитку одного покоління, мала індивідуальна тривалість життя, неспроможність до тривалого голодування.

Екологічні особливості населення членистоногих у гніздах мухоловки білошійої

Порівняльний аналіз безхребетних тварин, виявлених у гніздах мухоловок, свідчить, що усього визначено 293 таксони типів *Mollusca* та *Arthropoda*, серед яких домінують комахи. У трофоценотичному аспекті видовий склад безхребетних тварин представлений фіто-

фагами (консументами I порядку), зоофагами (консументами II та вищих порядків) та сапрофагами (редуцентами), які просторово та функціонально утворюють навколо гнізда та його хазяїна дискретну біоценотичну структуру – консорцію. Остання не має власного продуцента та належать до вищезазначених складових гетеротрофної консорції, в яких мухоловка білошійа виступає детермінантом, утворюючи трофічні та топічні консорції. Тваринне населення гнізд птахів у науковій літературі іменується терміном «нідиколи». Існуючі класифікації нідиколів побудовані на таких ознаках як тип стосунків між хазяїном і мешканцями гнізда, тип живлення імаго та личинок, топічна приуроченість різних стадій розвитку до подвійного ядра консорції (гнізда чи тіла хазяїна), умови цієї приуроченості (живлення, розмноження, виживання, діапауза), ступінь обов'язковості (облігатності), трофічних і топічних зв'язків, їх важливість у загальній життєвій стратегії виду.

Класифікації нідиколів є результатом поєднання зв'язків членистоногих із живою та неживою частинами консорції (Krivokhatskij and Narchuk, 2001). За характером зв'язків із ядром консорції (його утворює птах-хазяїн та гніздо як нежива частина консорції) можна поділити на три групи за двома ознаками:

1) консорти, трофічно пов'язані з хазяїном (облігатні) нідиколи – паразити та напівпаразити, які факультативно живляться кров'ю хазяїна;

2) консорти, які трофічно або топічно пов'язані із субстратом гнізда: а) сапрофаги на личинковій стадії розвитку, що використовують для живлення скупчення рослинного детриту та органіки тваринного походження з мікрофлорою, що на них розвивається (всі сапрофітні види із субстрату гнізда, включаючи копро-, некро-, детрито- та міцетофагів); б) дорослі комахи або їх личинки, які використовують гнізда як притулок, у тому числі для зимівлі;

3) консорти, які топічно пов'язані з гніздом, а трофічно – з іншими консортами: а) паразити консортів – інших мешканців гнізда; б) неспецифічні хижаки мешканців гнізда.

Серед членистоногих за ступенем трофічних і топічних зв'язків із гніздами птахів виділяють облігатні, факультативні, випадкові нідиколи та чужі (непричетні) для гнізд види (Krivokhatskij and Narchuk, 2001). До облігатних нідиколів належать мешканці гнізда, які не можуть вижити поза гніздом чи поза хазяїном, хоча б на одній із стадій розвитку. Серед них є не тільки паразитичні форми (наведені у цьому розділі), а і сапрофаги, пов'язані із субстратом і паразитоїдами інших нідиколів. Факультативні нідиколи – ті, які можуть використати для нормального життя крім гнізд також інші помешкання. Випадкові нідиколи – види, які можуть проводити частину життєвого циклу в гніздах, але віддають перевагу іншим помешканням. До чужих (непричетних) для гнізд належать ті, які опинилися у гніздах випадково.

Аналізуючи видовий склад членистоногих раціону пташенят і населення гнізд мухоловок, ми виявили комплекс видів, яких складно віднести до однієї трофоценотичної групи: вони одночасно потрапляють до раціону птахів, і в той же час є нідиколами – мешканцями їх гнізд. Це насамперед види, які уособлюють ознаки багатьох трофічних груп, які за термінологією

асканійських ентомологів (Khomenko et al., 1988) віднесені до мікрофагів (мають широкий діапазон кормових зв'язків). Це, насамперед, представник ряду Blattoptera тараган лапландський (*Ectobius lapponicus* L.) – постійний мешканець гнізда, зимує на стадії оотеки в листяній підстильці та належить до факультативних нідиголів. Вид характерний для стиглих листяних лісів, зустрічається також у раціоні мухоловок. Представник ряду Dermaptera щипавка звичайна (*Forficula auricularia* L.) – всеїдний вид (сапрофаг, некрофаг, фітофаг і зоофаг). Типовий представник гніздової підстилки, ще один лісовий вид ряду Raphidioptera, який належить до факультативних нідиголів – верблюдка жовта (*Raphidia flavipes* Stein.), зустрічається досить часто як у гніздах мухоловок, так і в кормовому раціоні пташенят (як личинка і як імаго).

Важливу роль у функціональній структурі лісових екосистем відіграють фітосапрофаги та некрофаги. Вони можуть слугувати індикаторами сукцесійних процесів у гніздовій фауні членистоногих, а також у цілому в лісових біогеоценозах. До них належать із ряду Diptera родини Sarcophagidae, Calliphoridae та Muscidae, личинки яких живляться рештками корму пташенят. Вони першими прилітають на запах «мертв'ячини», відкладають яйця, і вже через два тижні утворюється нове покоління мух. На пташенятах відкладають яйця паразитичні каліфориди *Protocalliphora* та *Trypocaliphora* – підшкірні паразити. Також прилітають мухи кровососки *Ornithomyia avicularia* L. – один із масових облігатних нідиголів, які відкладають лялечки у гніздову підстилку по одній особині через певний інтервал часу. На загинувших пташенятах оселяються Calliphoridae, Sarcophagidae, Muscidae, а також жуки-мертвоїди Silphidae – представники роду *Necrophorus*, личинки *Xylodrepa quadripunctata* L. (імаго цього жука полюють на волохату гусінь). Пізніше трупи пташенят відвідують трокси (*Trox scaber* L.), жуки-пістрянки (*Necrobia violacea* L.), копрофаги *Aphodius* sp., *Syrretta pipiens* L., а за ними – жуки-шкіроїди (*Dermestes*, *Anthrenus*), метлики-кератофаги (Tineidae). Після заселення мух прилітають деякі стафіліни роду *Aleochara*, які паразитують у коконах мух. Постійним представником пташиних гнізд є жук-карапузик (*Gnathoncus buyssoni* Auzat), який серед зоофагів у функціональній структурі гнізда заселяє власну екологічну нішу. Особливості його біології вимагають додаткового дослідження. Цікомо можливо, що цей жук полює на дрібних комах, а можливо і на численних кліщів, які також заселяють гнізда птахів. Під час вигодовування пташенят на них паразитують блохи (*Ceratophyllus*), пухойди (*Ricinus*), мухи-кровососки (*Ornithomyia avicularia* L.) – представники консументів III порядку. Личинки бліх розвиваються в листяній підстильці, живляться як сапрофаги детритом рослинного та тваринного походження, де й завершують свій цикл розвитку. Лялечки (пупарії) кровососки зимують у гнізді, а навесні, після прильоту мухоловок, дорослі кровососки, які вийшли із пупаріїв, легко знаходять свою жертву.

Таксономічний аналіз комах, які заселяють гнізда мухоловки білошиїї, свідчить, що домінують твердокрилі – 30,8% (n = 3 355), двокрилі – 27,8% та лускокрилі – 18,6%. У трофоценотичній структурі (рис. 3) населення Нехарода (278 видів) перше місце посідають зоофаги (127 видів,

45,0%), включаючи паразитів, а також таких гематофагів як Culicidae, Tabanidae, Mallophaga, Hippoboscidae, Aphaniptera. На другому місці фітофаги (78 видів, 28,0%), за ними слідують сапрофаги (75 видів, 27,0%). Останні, у свою чергу, представлені фітосапрофагами та детритофагами (48 видів, 17,5%), а також некрофагами (27 видів, 9,5%).

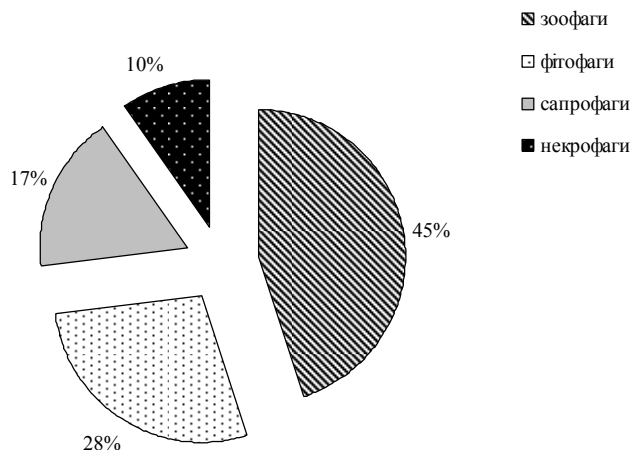


Рис. 3. Частка різних трофічних груп комах у трофоценотичній структурі гнізд мухоловки білошиїї

Варто звернути увагу на відносно високу чисельність зоофагів (45,0%), фітосапрофагів і детритофагів (17,5%), що характерно для клімаксових і стиглих біоценозів. Більшість сапрофагів розвивається у трухлявій деревині вікових дерев. Висока чисельність деяких фітофагів, таких як попелиці (Aphididae), та зоофагів, зокрема, мурашок роду *Lasius* (*L. niger*, *L. alienus*) нівелюється численними зоофагами, у тому числі птахами, тому спалаху названих видів не спостерігається. Крім цього вони – надійне та постійне джерело кормів мухоловок та інших горобцеподібних птахів. Завдяки видовому різноманіттю членистоногих (насамперед, комах) у подібних лісових біогеоценозах ми не спостерігали, принаймні за останні 50 років, випадків масового розмноження окремих видів комах, оскільки між співчленами лісового біоценозу існує певна динамічна рівновага у трофічному ланцюзі клімаксового біогеоценозу. Навіть у травні – червні 1975 року, під час розмноження лучного метелика (*Loxostege sticticalis* L.) Гомільшанський лісовий масив «устояв» від навали цього виду. За даними В.Л. Булахова зі співавторами (Bulakhov et al., 2015), за рік горобцеподібні птахи вилучають у різних лісових екосистемах 61,9–195,4 кг/га біомаси. Вилучення обсягів біомаси зоокомпонентами має велике значення у формуванні гомеостатичного стану екосистем і значною мірою є показником кругообігу речовин і енергетичного балансу. Птахи беруть участь не лише у створенні механізмів екологічної стійкості, а і в оптимізації довкілля.

Висновки

Мухоловка білошия як компонент лісового біогеоценозу належить до консументного ядра II і вищих

порядків, що утворює складну трофоценотичну систему, де в основі кормових зв'язків її пташенят зареєстровано 290 таксонів безхребетних із двох типів: Arthropoda (99,9%, із переважанням 248 видів Нехарода – 83,3%) та Mollusca (0,1%). Численні комахи розподілені за 15 рядами, домінують представники ряду Lepidoptera (16 родин, 24,2%), Нуменоптера (12 родин, 23,3%) та Coleoptera (40 родин, 15,5%). Порівняльний аналіз комах у раціоні мухоловки білошиї свідчить, що панівне положення належить зоофагам (110 видів, 45%) та фітофагам (82 види, 33,1%). 50 видів сапрофагів розподілені на фітосапрофагів (16,1%) та некрофагів (4,0%). Деякі представники комах мали невизначений статус (2,4%).

У видовому складі членистоногих – мешканців гнізда головним детермінантом виступають мухоловки – консументи II порядку, а паразити пташенят мухоловок (пухоїди, мухи-кровососки, блохи, кліщі) є консументами III порядку, які взаємодіють із нідицями різного рангу (облігатні, факультативні, випадкові, чужинці тощо) – представниками консументної та редуцентної ланок гніздового біоценозу. Гнізда птахів як гетеротрофні консорції є місцем існування безхребетних 293 таксонів, які належать до членистоногих надкласу Нехарода, класів Arachnida, Malacostraca та надкласу Myriapoda, інколи Mollusca. У трофоценотичній структурі населення гнізд мухоловки білошиї переважають представники Нехарода (278 видів), де перше місце посідають зоофаги 127 видів (45%), включаючи паразитів (у тому числі гематофагів – Culicidae, Tabanidae, Mallophaga, Hippoboscidae, Aphaniptera). На другому місці – фітофаги (78 видів, 28%), на третьому – сапрофаги (75 видів, 27%). Останні, у свою чергу, представлені фітосапрофагами та детритофагами (48 видів, 17,5%) та некрофагами (27 видів, 9,5%).

Бібліографічні посилання

- Alonso, A., Garrido, J., 2009. Arthropods in shag (*Phalacrocorax aristotelis*) nest from the National Park of the Atlantic Islands (NW Spain): Occurrence and abundance at different breeding phases. *Vie Milieu* 59(1), 59–68.
- Balashov, J.S., 2009. Ekologicheskie osobennosti postojannyh jektoparazitov [Ecological features of permanent ectoparasites]. *Trudy Zoologicheskogo Instituta RAN* 313(3), 241–248 (in Russian).
- Beklemishev, V.N., 1951. O klassifikacii biogeocenologicheskikh (simfiziologicheskikh) svyazey [On the classification of biogeocenological (simphysiological) connection]. *Byulleten MOIP* 55(5), 3–30 (in Russian).
- Blagoveshchenskij, D.I., 1964. Otryad Mallophaga – Pukhoedy. Nizhnie drevnekrylye, s nepolnym prevrashheniem [The detachment Mallophaga – bird lice. Lowest ancient wing, with incomplete metamorphosis]. In: Bej-Bienko G.Y. (ed.). *Opredelitel' Nasekomykh Evropejskoj Chasti SSSR*. Nauka, Moscow 1, 309–323 (in Russian).
- Błoszyk, J., Bajerlein, D., Gwiazdowicz, D.J., Halliday, R.B., Dylewska, M., 2006. Uropodine mite communities (Acari: Mesostigmata) in birds' nests in Poland. *Belg. J. Zool.* 136(2), 145–153.
- Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyi, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. *Ekologija* [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).
- Bulakhov, V.L., Gubkin, A.A., Ponomarenko, O.L., Pakhomov, O.Y., 2008. *Biologichne riznomanityta Ukrainy. Dnipropetrovska oblast'. Ptahy: Negorobcepodibni (Aves: Non-Passeriformes)* [Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Aves: Non-Passeriformes]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Bulakhov, V.L., Gubkin, A.A., Ponomarenko, O.L., Pakhomov, O.Y., 2015. *Biologichne riznomanityta Ukrainy. Dnipropetrovska oblast'. Ptahy: Gorobcepodibni (Aves: Passeriformes)* [Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Aves: Passeriformes]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Bulakhov, V.L., Emel'janov, I.G., Pakhomov, O.Y., 2003. *Bio-ravnoobrazie kak funkcional'naja osnova jekosistem* [Biodiversity as functional basis of ecosystems]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 11(1), 3–8.
- Cantarero, A., López-Arrabé, J., Redondo, A.J., Moreno, J., 2013. Behavioural responses to ectoparasites in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* an experimental study. *J. Avian Biol.* 44, 591–599.
- Coslovsky, M., Richner, H., 2012. An experimental test of predator-parasite interaction in a passerine bird. *Oikos* 121, 1691–1701.
- de Long, M.E., Fokkema, R.W., Ubels, R., van der Velde, M., Tinbergen, J.M., 2014. No evidence for long-term effects of reproductive effort on parasite prevalence in great tits *Parus major*. *J. Avian Biol.* 45, 179–186.
- Dorohova, G.I., Martynova, O.M., 1987. Nadotryad Mecopteroidea Otryad Mecoptera – Skorpionovye muhi. Bol'shekrilye, verbyudki, setchatokrylye, skorpionovye muhi, ruhejniky [Megaloptera, Raphidioptera, Neuroptera, Mecoptera, Trichoptera]. In: Medvedev, G.S. (ed.), *Opredelitel' Nasekomykh Evropejskoj Chasti SSSR*. Nauka, Leningrad, 6, 97–106 (in Russian).
- Efremova, G.A., 2005. Rol' ptic v perenose vzbuditelej transmissivnyh virusnyh infekcij i krovososushhih chlenistonogih v usloviyah estestvennyh biocenozov i urbolandschaftov Belarussii [The role of birds in the transfer of pathogenic transmissible viral infections and blood-sucking arthropods in terms of natural biocenosis and urbolandscape in Belarus]. *Materials of the Third International conference «Biodiversity and the role of zoocenoses in natural and anthropogenic ecosystems»*. Dnipropetrovsk University Press, Dnipropetrovsk, 334–336 (in Ukrainian).
- Golubev, M.A., 2000. *Ekosistemologija* [Ecosystemology]. Polli, L'viv (in Ukrainian).
- Gramma, V.N., Chaplygina, A.B., Bondarets, D.I., 2015. A new rare species, the iss *Issus muscaeformis* Schrank in the National Nature Park “Homilshanski Forests” (Kharkiv region, Ukraine). *Vestn. Zool.* 49(2), in press.
- Grunin, K.Y., 1970. Sem. Hippoboscidae – krovososki; Sem. Calliphoridae – kaliforidy [Family Hippoboscidae. Family Calliphoridae]. In: Bej-Bienko, G.Y. (ed.) *Opredelitel' Evropejskoj Chasti SSSR*. Nauka, Moscow 5(2), 596–601, 607–624 (in Russian).
- Gusan, G.Z., 1984. *Biologiya razmnzheniya mukholovki-beloshejki i pitanie ee ptentsov v dubnyakakh* [Biology of reproduction collared flycatcher and nutrition her nestling in oak forests]. *Priroda Zapovidnyka «Kodry»*. Shtiintsa, Kishinev (in Russian).
- Homenko, V.N., Petrusenko, A.A., Zhezherin, I.V., 1988. *Sostav pochvenno-podstilochnoj mezofauny Askanijskoj celinnoj stepi* [The composition of the soil-litter mesofauna of Askania-Nova virgin steppe]. Kiev (in Russian).
- Il'chuk, V.P., 2012. *Pro vypadky zagybeli nagnizdnyh ptashenjat vid napadiv komah* [About the instances deaths of nestlings in nests from the attacks of insects]. *Troglodytes. Proceed-*

- ings of the West Ukrainian Ornithological Society, 127–128 (in Ukrainian).
- Ivanov, A.E., 2005. Pitanie ptentsov mukholovki-beloshejki *Ficedula albicollis* i mukholovki-pestrushki *F. hypoleuca* v usloviyakh simbiotopii [The nutrition of nestlings collared flycatcher *Ficedula albicollis* and Pied flycatcher *F. hypoleuca* in the conditions of simbiotopes]. The Russian Journal of Ornithology 14, 418–421 (in Russian).
- Kirichenko, A.N., 1951. Nastoyashhie poluzhestkokrylye Evropejskoj chasti SSSR (Hemiptera). Opredelitel' i bibliografiya [The Hemiptera in the European Part of the USSR. Key and bibliography]. AN SSSR, Moscow (in Russian).
- Klimchuk, O.O., 2012. Sezonni zminy konsortyvnyh zv'jazkiv ptahiv u lisah Central'nogo Polissja [Seasonal changes in consortive relationships of birds in the forests of Central Polissya]. Avtoreferat of dissertation. Kyi'v (in Ukrainian).
- Krivokhatskij, V.A., Narchuk, E.P., 2001. Dvukrylye (Diptera) – obitateli gnezd ptits v zapovednike «Les na Vorskle» (Belgorodskaya oblast') [The Diptera (Diptera) are the inhabitants of the nests of birds in the reserve «Forest on the Vorskla» (Belgorod region)]. Entomol. Obozr. 80(2), 383–397 (in Russian).
- Lezhenina, I.P., Gramma, V.N., Savinskaja, N.A., Chaplygina, A.B., 2009. Chlenistonogie v gnezdah mukholovki-beloshejki v nagornoj dubrave (Har'kovskaja oblast') [The arthropods in nests of collared-flucatcher in the upland oak forest (Kharkiv region)]. Nauchnye Vedomosti Belgorodskogo Gosudarstvennogo Universiteta 58(8), 95–100 (in Russian).
- Lezhenina, I.P., Gramma, V.N., Savinskaya, N.A., Chaplygina, A.B., 2011. Pishhevoj ratsion ptentsov mukholovki-beloshejki (*Ficedula albicollis* (Temminck, 1815)) v nagornoj dubrave Har'kovskoj oblasti [Food ration of nestlings of *Ficedula albicollis* (Temminck, 1815) in the plane oak forests in Kharkiv region]. Kharkov Entomological Society Gazette 19(1), 39–46 (in Russian).
- Lundyshev, D.S., 2011. Zhestkokrylye nasekomye v konsorcii gnezd ptic Predpolesskoj i Polesskoj provincii Belarussii [The Coleoptera insects in the consortium bird nests in front of Polissya and Polissyan provinces of Belarus]. Avtoreferat of dissertation. Minsk (in Russian).
- L'vov, D.K., Il'ichev, V.D., 1979. Migratsii ptic i perenos vzbuditelej infektsii [Migration of birds and transfer of infectious agents]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Mal'chevskij, A.S., Kadochnikov, A.S., 1953. Metodika prizhiznennogo izucheniya pitaniya gnezdovykh ptentsov nasekomoyadnykh ptits. Zool. Zh. 32(2), 227–282 (in Russian).
- Marochkina, E.A., Baranovskij, A.V., Chel'tsov, N.V., Hleboso-lov, E.I., Anan'eva, S.I., Chel'tsova, O.A., Lobov, I.V., Babkyna, N.G., 2006. Mehanizmy ekologicheskoy segregacii treh sovместно obitajushhih vidov mukholovok – mukholovki pestrushki *Ficedula hypoleuca*, seroj mukholovki *Muscicapula striata* i maloj mukholovki *Ficedula parva*. The Russian Journal of Ornithology 15(323), 611–630 (in Russian).
- Matyukhin, A.V., 2004. Ehtkoparazity i simbioticheskie mikroarthropody ptic v usloviyah megapolis [The ectoparasites and the symbiotic microarthropods of birds in the conditions of megapolis]. Avtoreferat of dissertation. Moscow (in Russian).
- Medvedev, S.G., 1997. Parazito-khozyainnye svyazi semeystva bloh (Siphonaptera) [Host-parasite relation of the family of fleas (Siphonaptera)]. Entomol. Obozr. 76(2), 318–337 (in Russian).
- Medvedev, S.I., 1964. O sezonnykh aspektakh ehntomofauny tipchakovo-kovyl'noj stepi yuga Ukrainy. Voprosy Genetiki i Zoologii. Izd-vo KHGU, Kharkov, 79–81 (in Russian).
- Meleshchuk, L.I., Fedoryak, M.M., 2013. Pavuky (Araneae) u skladi nidikol'noi' fauny dendrofil'nyh ptahiv Karpats'kogo regionu Ukrai'ny [The spiders (Araneae) in the composition of fauna nidikol dendrophilous birds of the Carpathian region of Ukraine]. Berkut 22(2), 151–160 (in Ukrainian).
- Pakhomov, O.Y., Brygadyrenko, V.V., 2005. Koncepcija systemy zahodiv z ohorony navkolyshn'ogo pryrodного sere-dovyshha Dnipropetrovskoi' oblasti na 2005–2015 roky [Concept of system for actions on environment protection in Dnipropetrovsk region for 2005–2015]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 13(1), 213–225.
- Pakhomov, O.Y., Gasso, V.Y., Goloborodko, K.K., Poljakov, M.V., Grycan, Y.I., Bulakhov, V.L., Brygadyrenko, V.V., Kljuchko, Z.F., Mezherin, S.V., Novicky, R.O., Pysanec, Y.M., Pljushh, I.G., Ponomarenko, O.L., Puchkov, O.V., Radchenko, V.G., 2011. Chervona knyha Dnipropetrovskoi oblasti. Tvarynnyj svit [The red book of Dnipropetrovsk region. Animals]. New Print, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Polchaninova, N.Y., Prisada, I.A., 1994. Pauki v pishhevom ratsione ptentsov mukholovki-beloshejki v nagornykh dubravakh Har'kovskoj oblasti [The spiders in the diet of nestlings collared flucatcher in upland oak forests of the Kharkiv region]. Kharkov Entomological Society Gazette 2 (1), 46–149 (in Russian).
- Ponomarenko, O.L., 2004. Konsortyvni zv'jazky ptahiv u dibrovah stepovogo Prydniprov'ja jak faktor stikjosti lisovyh ekosystem [The consortive relationships of birds in the woods steppe Dnieper as a factor of stability of forest ecosystems]. The dissertation. DNU, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Proctor, H., Owens, I., 2000. Mites and birds: Diversity, parasitism and coevolution. Trends Ecol. Evol. 15, 358–364.
- Prokofeva, I.V., 2000. Sluchai obnaruzhenija krovososushhih nasekomyh i kleshej u ptic vo vremja gnezdovaniya v Lenin-gradskoj oblasti [Detection events of bloodsucking insects and mites in birds during nesting in the Leningrad region]. The Russian Journal of Ornithology 104, 12–17 (in Russian).
- Romantsev, N.S., Korablev, A.M., Chemysheko, A.V., 1985. K izucheniyu troficheskikh svyazej chlenistonogikh, naselyayushhih gnezda duplognezdnykh ptits [To studying the trophic relations of arthropods inhabiting of nest hole-nesting birds]. Voprosy Stepnogo lesovedeniya i Nauchnye Osnovy Lesnoj Rekul'tivatsii Zemel'. DGU, Dnipropetrovsk, 145–148 (in Russian).
- Savynska, N.O., 2013. Autekologichni osoblyvosti ta konsortyvni zv'jazky model'nyh vydiv mukholovok transformovanyh terytorij Pivnichno-Shidnoi' Ukrai'ny [Ecological features and consortium relations of flycatchers' model species on the transformed territories of North Eastern Ukraine]. Avtoreferat of dissertation. L'viv (in Ukrainian).
- Shtakel'berg, A.A., 1969. Otrjad Diptera – Dvukrylye. Vvedenie [Diptera. Introduction]. In: Bej-Bienko, G.Y. (ed.). Opredelitel' Nasekomyh Evropejskoj Chasti SSSR. Nauka, Leningrad, 5(2), 7–34 (in Russian).
- Shtirc, J.O., 2004. Ornitofauna jak strukturnyj element kul'turobiocenoziv m. Donec'ka ta pryleglyh do n'ogo zelenykh zahysnyh zon [Ornitofauna as a structural element of culture biogeocenosis in Donetsk and the surrounding green protection zones]. Avtoreferat of dissertation. Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Skalon, O.I., 1970. Otrjad Siphonaptera (Aphaniptera, Suctoria) – Blohi [Siphonaptera (Aphaniptera, Suctoria) – Fleas]. In: Bej-Bienko, G.Y. (ed.). Opredelitel' Nasekomyh Evropejskoj Chasti SSSR. Nauka, Leningrad, 5(2), 799–844 (in Russian).
- Volchanets'kij, I.B. Medvedev, S.I., 1954. K voprosu o formirovanii fauny polezashhitnykh polos [To the question of fauna shelterbelts formation]. Uchenye Zapiski Khar'kovskogo Universiteta 14, 7–31 (in Russian).

Надійшла до редколегії 28.03.2015



Зміст

Цветкова Н.М., Тагунова Є.О. Геохімічні бар'єри в розподілі мангану в едафотопях Присамар'я Дніпровського	3
Юсипіва Т.І., Коростильова Т.С. Вплив техногенного навантаження на фізіологічні та цитогенетичні показники генеративних органів представників роду <i>Tilia</i>	10
Бессонова В.П., Іванченко О.Є., Пономарьова О.А. Одночасний вплив важких металів (Pb^{2+} і Cd^{2+}) та засолення на стан асиміляційного апарату і вміст пігментів фотосинтезу пажитниці багаторічної	15
Жуков О.В., Писаренко П.В., Кунах О.М., Диченко О.Ю. Роль ландшафтного різноманіття у динаміці чисельності популяцій шкідників цукрового буряку у Полтавській області	21
Рязанова М.Є., Швартау В.В. Вплив проквіназиду та гідроксиду міді на гомеостаз аніонів у рослинах озимої пшениці в генеративну фазу розвитку	28
Кузьмішина С.В., Гнатуш С.О., Галушка А.А. Мікробіота породних відвалів вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району за внесення золи	33
Варигин А.Ю. Половая структура популяції и цикл розмноження <i>Echinogammarus olivii</i> (Crustacea, Isopoda) в сообществе обрастания Одесского залива Черного моря	39
Кабузенко С.Н., Омельченко А.В., Михальская Л.Н., Швартау В.В. Содержание ионов натрия в тканях галофитов Крымской флоры на фоне засоления различной степени	44
Бригадиренко В.В. Вплив умов зволоження та мінералізації ґрунтового розчину на структуру підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони України	50
Жуков О.В., Губанова Н.Л. Різноманіття та динаміка угруповань земноводних заплавної екосистем р. Самара	66
Чаплиціна А.Б., Грамма В.Н., Бондарець Д.І., Савинська Н.О. Членистоногі у трофocenотичній структурі консорцій мухоловки білошійої в умовах лісових біогеоценозів Північно-Східної України	74

Content

Tsvetkova N.M., Tagunova Y.O. Geochemical barriers of manganese distribution in edaphotopes of Dnieper Prysamarye	3
Iusypiva T.I., Korostylova T.S. Technogenic impact on physiological and cytogenic indices of reproductive organs of <i>Tilia</i> genus representatives	10
Bessonova V.P., Ivanchenko O.E., Ponomaryova E.A. Combined impact of heavy metals (Pb^{2+} and Cd^{2+}) and salinity on the condition of <i>Lolium perenne</i> long-term assimilation apparatus	15
Zhukov O.V., Pisarenko P.V., Kunah O.M., Dichenko O.J. Role of landscape diversity in dynamics of abundance of sugar beet pests population in Poltava region	21
Riazanova M.E., Schwartz V.V. Effect of proquinazid and copper hydroxide on homeostasis of anions in winter wheat plants in generative phase of development	28
Kuzmishyna S.V., Hnatush S.O., Halushka A.A. Microbiota of coal pit waste heaps of Chervonograd Mining Region after coal ash application	33
Varigin A.Y. Sexual structure of population and reproduction cycle of <i>Echinogammarus olivii</i> (Crustacea, Isopoda) in the fouling community of Odessa Bay (Black Sea)	39
Kabuzenko S.N., Omelchenko A.V., Mikhalskaya L.N., Schwartz V.V. Content of sodium ions in the tissues of Crimean flora halophytes depending on the varying degree of salinity	44
Brygadyrenko V.V. Influence of moisture conditions and mineralization of soil solution on structure of litter macrofauna of the deciduous forests of Ukraine steppe zone	50
Zhukov O.V., Gubanova N.L. Diversity and dynamics of amphibians in floodplain ecosystems of the Samara river	66
Chaplygina A.B., Gramma V.N., Bondarets D.I., Savynska N.O. Arthropods in trophic-cenosis structure of collared fly-catcher consortium in conditions of forest ecosystems of North-Eastern Ukraine	74

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія

Заснований у 1993 р.

Том 23(1)

Українською, російською та англійською мовами

Свідоцтво державної реєстрації серія КВ № 19821-9621Р від 15.03.2013 р.

Редактор В.Д. Маловик
Оригінал-макет виготовив В.В. Бригадиренко
Дизайн обкладинки виконав А.О. Гуслистий

Підписано до друку 12.04.2015. Формат 60×84 $\frac{1}{16}$. Папір друкарський. Друк плоский. Ум. друк. арк. 12,1. Ум. фарбовідб. 12,1. Обл.-вид. арк. 12,1. Тираж 100 пр. Вид. № 1874. Замовлене

Свідоцтво державної реєстрації № ДК – 289 від 21.12.2000 р.

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