Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 3–9.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 3–9.

УДК 581.133.8

В. Б. Абдыев, Н. А. Касумов

Бакинский государственный университет, Азербайджан

ПОГЛОЩЕНИЕ ИОНОВ ХЛОРА ИЗ РАСТВОРА *NaCl* КОРНЕВОЙ СИСТЕМОЙ ЯЧМЕНЯ ПРИ ДЕЙСТВИИ *NaBr*

Изучено поглощение ионов хлора из раствора *NaCl* корнями ячменя при действии ионов близкого по химическим свойства брома. Ионы Cl^- и Br^- транспортируются в клетки растений одними и теми же переносчиками, то есть действие ионов Br^- является антагонистическим ионам Cl^-.

В. Б. Абдиєв, Н. А. Касумов

Бакинський державний університет, Азербайджан

ПОГЛИНАННЯ ІОНІВ ХЛОРУ З РОЗЧИНУ *NaCl* КОРЕНЕВОЮ СИСТЕМОЮ ЯЧМЕНЮ ЗА ДІЇ *NaBr*

Досліджено поглинання іонів хлору з розчину *NaCl* коренями ячменю за умов дії іонів близького за хімічними властивостями брому. Іони Cl^- і Br^- транспортуються у клітини рослин одними й тими самими переносниками, тобто дія іонів Br^- антагоністична іонам Cl^-.

V. B. Abdyev, N. A. Kasumov

Baku State University, Azerbaijan

ABSORPTION OF CHLORINE IONS FROM *NaCl* SOLUTION BY BARLEY ROOTS UNDER INFLUENCE OF *NaBr*

The absorption of chlorine ions by barley roots from *NaCl* solution under the influence of ions similar in chemical properties to bromine was studied. It's determined that chlorine and bromine ions are transported by the same carriers into plant cells, i.e. the influence of bromine ions is antagonistic.

Введение

Транспорт ионов – одна из наиболее важных функций, один из основных жизненно необходимых процессов, осуществляемых всеми живыми организмами. При изучении транспорта часто используют три иона Na^+, K^+ и Cl^- [1; 8; 12; 14]. Английские ученые У. Лютге, Н. Хигинботам [10] считают, что проникающая способность K^+ слишком велика и осмотически важными веществами скорее являются ионы Cl^-.

Транспорту ионов из растворов в растительную клетку посвящено значительное количество работ, в основном изучено поглощение ионов из растворов с физиологически безвредными низкими концентрациями (10^{-2}–10^{-4} М) отделенными корнями, изолированными митохондриями, срезами листьев, хлоропластами, мембранами или искусственными мембранами. Однако при высоких концентрациях растворов (100–200 мМ) транспорт ионов Cl^- корнями интактных растений при действии различных галогенов до сих пор остается малоизученным.

© В. Б. Абдыев, Н. А. Касумов, 2011

Явление антагонизма ионов можно объяснить с точки зрения теории клеточных переносчиков. Известно, что антагонизм ионов наблюдается при одновременной адсорбции различных ионов клеткой из внешнего раствора [6]. Проведение детальных исследований в этом направлении, особенно при высоких концентрациях ионов хлора, является одним из важных вопросов физиологии, биофизики и других отраслей биологических наук. При этом более логичным является изучение кинетики транспорта ионов хлора в корневую систему интактных проростков из растворов (50–100 мМ) *NaCl* при действии ионов близкого по химическим свойствам брома.

Материал и методы исследований

Объект исследований – 5-дневные этиолированные проростки (не считая день замачивания семян) широко применяющегося в сельском хозяйстве сорта ячменя Карабах-21. Проростки выращивали в растворе Кнопа в термостате при +25 ºС в аэрируемых условиях.

Для оценки транспорта веществ в клетку обычно применяют плазматические, гемолитические, плазмометрические, химические, изотопные и другие методы, которые, однако, имеют ряд недостатков. Среди названных методов наиболее удобным оказался изотопный. При его использовании для определения кинетики поступления веществ в клетку растений учитывается изменение удельной активности объекта (отрезанные корни, листья и др.) или же убывание меченых атомов в среде, где помещен интактный объект.

Нами использован хемокинетический полумикрометод, который соответствует в принципе второму варианту изотопного метода. Разработанный полумикрометод позволяет изучать транспорт ионов Cl^- в корне в стационарном режиме: в течение эксперимента объем раствора в стаканчике, куда погружены корни интактных проростков, остается неизменным, что позволяет сохранить постоянство поглощающей поверхности корней растений (6 $см^2$) и исключается возможность ряда методических неточностей изменения поглощающей поверхности корневой системы растений [5].

Использованный полумикрометод отличается простотой установки, быстротой выполнения эксперимента, позволяет определить абсолютное содержание Cl^-, поступившего в корни интактных растений в широком интервале времени, а также концентрации раствора *NaCl* и других соединений. О скорости транспорта Cl^- в клетку корней судили по убыванию количества ионов хлора в исследуемом объеме раствора *NaCl*, Чувствительность метода для титрования составляет $2 \cdot 10^{-2}$ мг/мл по хлору.

Опыты проводились в 4–6-кратной повторности, результаты рассчитывали на 1 г сырого веса корня. Полученные данные подвергались статистической обработке [7].

Результаты и их обсуждение

Одним из важнейших вопросов физиологии, биофизики и ряда других отраслей биологических наук является изучение транспорта веществ через живую клеточную мембрану, интерес к которому, несмотря на почти столетнюю историю разработки, в настоящее время все более возрастает. Поступление ионов хлора в корневую систему из растворов *NaCl* (50–400 мМ) характеризуется двумя кинетическими компонентами, различающимися на порядок. Определена константа Михаэлиса–Ментен (kM): концентрация субстрата, при которой скорость реакции составляет половину максимальной, численно равна kM. В наших опытах kM = 75 мМ (рис. 1). Вопрос поглотительной активности (по хлору) ячменя при действии изокатионных солей брома до сих пор остается малоизученным. Поэтому в первую очередь нас интересовали сравнительные

исследования кинетических закономерностей транспорта хлора в клетку растений из высоких концентраций растворов солей (50–100 мМ) *NaCl* при действии *NaBr*.

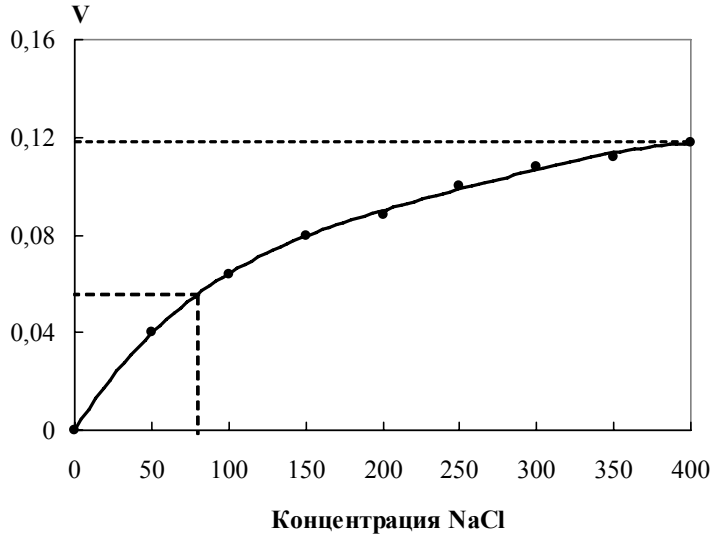


Рис. 1. Поглощение ионов Cl^- в корневую систему ячменя из растворов *NaCl* в концентрации (50–400 мМ) в течение 40 минут (t = +20 ºС)

Эпстайн указывает [15], что добавление Br^- к раствору Cl^- ингибирует поглощение Cl^- в обоих диапазонах концентрации, в то время как добавление иона не влияет на поглощение Cl^-. Методом вакуумминфильтрации изучена кинетика поглощения ионов Cl^- из незабуферных односолевых растворов *NaCl* (50 и 100 мМ) корнями ячменя в норме и при действии *NaBr*. При действии *NaBr* сильно уменьшается поглощение ионов хлора из раствора 50 мМ *NaCl* в корневую систему этиолированного ячменя (табл.).

Таблица

Убывание из растворов 50 и 100 мМ *NaCl* ионов хлора (мг) в результате поглощения их корнями этиолированного ячменя в течение 40 минут (t = +20 ºС)

Концентрация *NaBr* (мМ)	50 мМ *NaCl*	100 мМ *NaCl*
контроль	1,7 ± 0,07	2,6 ± 0,09
25	1,2 ± 0,06	2,2 ± 0,08
50	1,0 ± 0,06	2,0 ± 0,07
75	0,8 ± 0,05	1,8 ± 0,07
100	0,5 ± 0,03	1,6 ± 0,06
150	0,4 ± 0,02	1,2 ± 0,05
200	0,3 ± 0,02	1,0 ± 0,04

Уже при действии 75 мМ *NaBr* поглощение ионов Cl^- в корневую систему ячменя из раствора 50 мМ *NaCl* уменьшается в два раза. Корни ячменя поглощают Cl^- почти в 5,5 раза меньше при действии 200 мМ *NaBr* по сравнению с контролем.

Далее изучено поглощение ионов Cl^- в корневую систему ячменя из раствора 100 мМ *NaCl* при действии вышеуказанных концентраций *NaBr*. При действии 75 мМ *NaBr* поглощение Cl^- корневой системой ячменя уменьшается примерно на 35–40 % (см. табл. 1). Важно отметить, что при действии 150 мМ *NaBr* поглощение Cl^- из 50 мМ *NaCl* уменьшается в 4 раза, а из раствора 100 мМ *NaCl* – примерно в 2 раза, так

как при увеличении концентрации субстрата (*NaCl*) увеличивается поглощение ионов хлора в корневую систему ячменя.

При увеличении концентрации *NaBr* уменьшается поглощение Cl^- линейно в корневую систему ячменя (рис. 2). При этом $\mathrm{tg}\alpha = 0{,}52$ для 100 мМ *NaCl*, $\mathrm{tg}\alpha = 0{,}35$ для 50 мМ *NaCl*.

А. Ленинджер [9] указывает, что отличительная особенность конкурентного ингибирования состоит в том, что его можно устранить или ослабить, просто повысив концентрации субстрата. Например, если при заданных концентрациях субстрата и конкурентного ингибитора активность фермента подавлена на 50 %, то можно уменьшить степень ингибирования, повысив концентрацию субстрата.

С помощью кинетического анализа определен порядок и молекулярность реакции транспорта Cl^- в клетку [2; 3]. Периоды полуизменения средней скорости для первого и второго компонентов связаны между собой следующим соотношением: $T_{2I/2} : T_{1I/2} = 3$, $T_{2I/2} = 3T_{1I/2}$. Такая зависимость между кинетическими компонентами характерна для реакции второго порядка. Отсюда следует, что данные компоненты, по всей вероятности, связаны с двумя последовательными процессами транспорта Cl^- и в отдельности, по видимому, характеризуются кинетикой реакции первого порядка, о чем и свидетельствует факт независимости $T_{1I/2}$ от начальной концентрации *NaCl*. На независимости $T_{1I/2}$ от начальной концентрации основан один из методов определения порядка реакции.

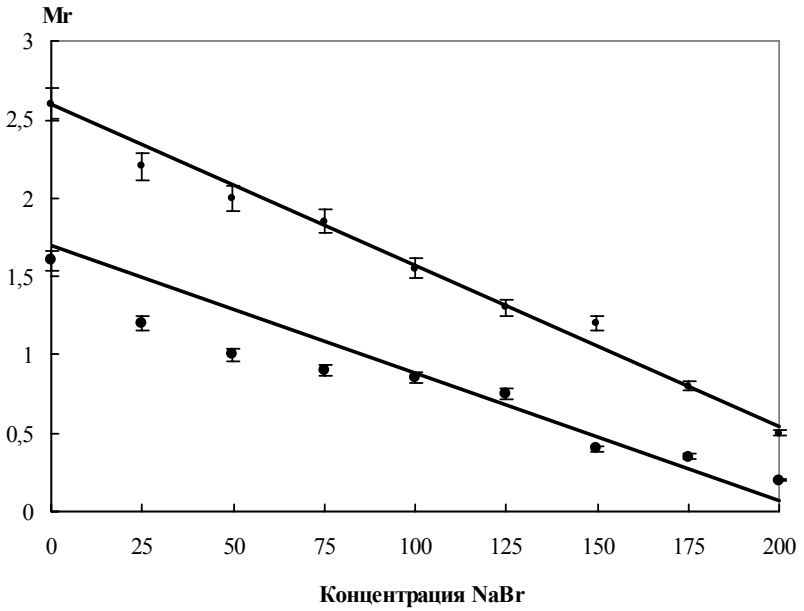


Рис. 2. Кинетика транспорта ионов хлора в корни ячменя из растворов *NaCl* (50–100 мМ) в норме и при действии различной концентрации в течение 40 минут (t = +20 ºС):
1 – 100 мМ *NaCl*, *2* – 50 мМ *NaCl*

На основе равенства $T_{2I/2} = 3T_{1I/2}$ авторы предполагают, что реакция первичной ассимиляции Cl^- в корнях является бимолекулярной (если учесть наличие переносчика в мембране), поскольку для протекания мономолекулярных реакций диффузия не имеет существенного значения, а тримолекулярные реакции маловероятны. Поглощение ионов хлора растительными тканями имеет кинетические свойства, которые дедуктив-

но следует рассматривать как следствие работы механизма переносчиков (по меньшей мере подвижных переносчиков, что однозначно доказано [10]).

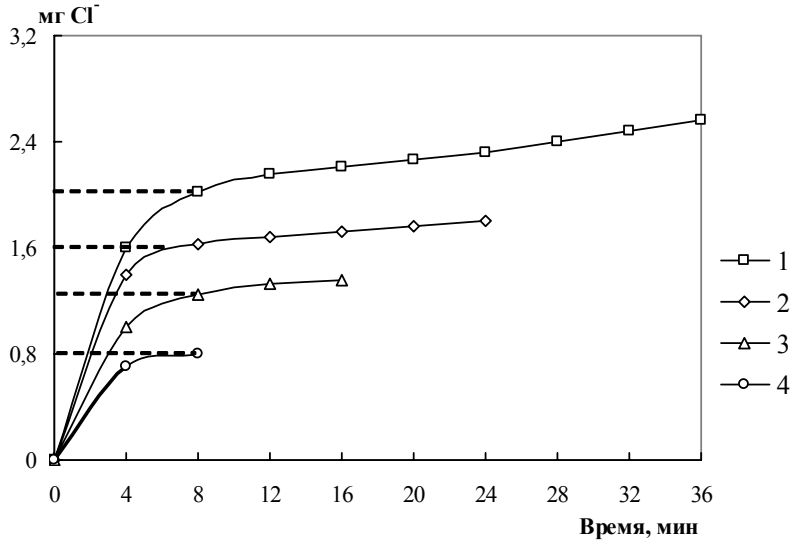


Рис. 3. Кинетика транспорта *Cl⁻* в корни этиолированного ячменя из раствора *NaCl* (100 мМ) в норме (*1*) и при действии 50 (*2*), 100 (*3*) и 200 мМ (*4*) *NaBr* в течение 40 минут (*t* = +20 ºС):

контроль – $C_{Cl^-} = 2{,}31$ мМ · г$^{-1}$, $V = 0{,}023$ мМ · г$^{-1}$ · мин$^{-1}$,

50 мМ *NaBr* – $C_{Cl^-} = 1{,}69$ мМ · г$^{-1}$, $V = 0{,}02$ мМ · г$^{-1}$ · мин$^{-1}$,

100 мМ *NaBr* – $C_{Cl^-} = 1{,}34$ мМ · г$^{-1}$, $V = 0{,}015$ мМ · г$^{-1}$ · мин$^{-1}$,

200 мМ *NaBr* – $C_{Cl^-} = 0{,}84$ мМ · г$^{-1}$, $V = 0{,}007$ мМ · г$^{-1}$ · мин$^{-1}$

Результаты наших исследований показывают, что переносчики *Cl⁻* и *Br⁻* являются одинаковыми и можно прийти к такому определенному выводу, что исследуемые ионы транспортируются в клетки растений одними и теми же переносчиками, то есть действие ионов брома является антагонистическим.

Термин «антагонизм» уже много лет употребляется в фармакологии и имеет несколько значений [11]. Обычно считается, что антагонизм имеет место в тех случаях, когда два вещества производят меньший эффект, чем можно было ожидать на основании индивидуального действия каждого из них. Прежде чем говорить об антагонизме, следует выработать какой-то объективный метод определения ожидаемого результата суммации для общих случаев. По существу, такой подход, при котором эффект совместного действия двух ингибиторов сравнивается с эффектами их индивидуального действия, не очень удобен. Рациональнее рассматривать действие одного из ингибиторов в отсутствие другого ингибитора и в его присутствии [13].

Наиболее убедительным доказательством в пользу существования переносчиков является их выделение, описание молекулярных свойств и восстановление у мембраны способности к транспорту при добавлении молекул переносчика, ранее выделенного из нее. Долгое время успехи молекулярной биологии ограничивались микроорганизмами, в последние годы значительный прогресс достигнут и в исследованиях клеток эукариотических растений.

При изучении транспорта широко использовались ингибиторы белкового синтеза, действующие на уровне транскрипции и трансляции. Наблюдаемое при действии

ингибиторов подавление транспорта рассматривалось как выявление участия в транспортных процессах белков в качестве молекул-переносчиков.

По пересечению линейного участка кинетической кривой с осью ординат в нулевой момент времени можно оценить величину свободного пространства корней для ионов [2–4]. Используя эти параметры, установили, что содержание Cl^- в емкостях апопла (мМ/м) и скорость метаболического поглощения ионов хлора (мМ/г·мин) при действии *NaBr* сильно уменьшаются (рис. 3).

Далее изучено изменение *pH* среды при поглощении Cl^- корневой системой этиолированного ячменя в норме и при действии *NaBr*. При увеличении концентрации *NaBr* от 25 до 200 мМ *pH* среды уменьшается (рис. 4).

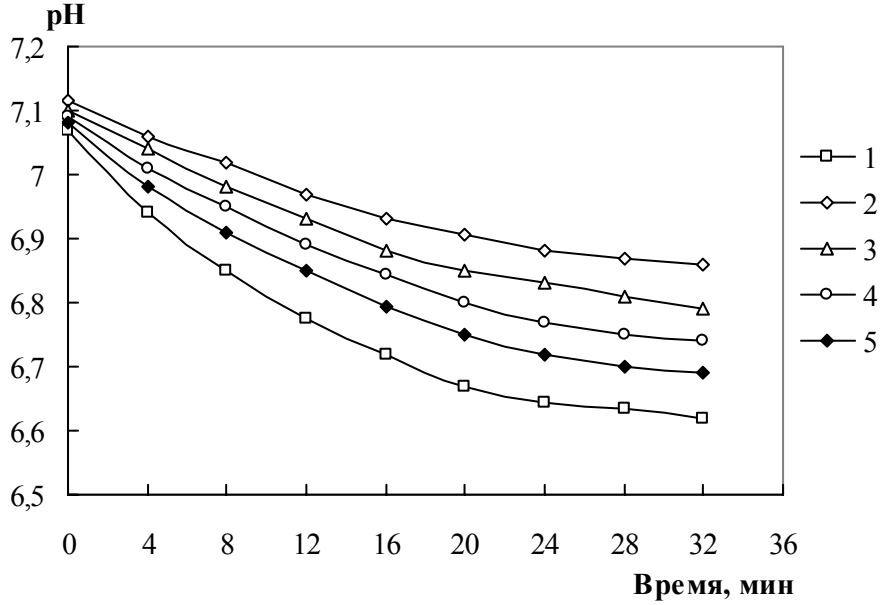


Рис. 4. Изменение *pH* среды при поглощении Cl^- корневой системой этиолированного ячменя в норме и при действии *NaBr*:
1 – контроль, *2* – 25 мМ *NaBr*, *3* – 50 мМ *NaBr*, *4* – 100 мМ *NaBr*, *5* – 200 мМ *NaBr*

При погружении корневой системы ячменя в растворы *NaBr* различной концентрации 25–200 мМ методом вакууминфильтрации также увеличивается *pH* среды при увеличении концентрации *NaBr*.

Выводы

Поглощение Cl^- корневой системой растений из растворов *NaCl* при действии *NaBr* характеризуется двумя кинетическими компонентами, различающимися на порядок. Под влиянием *NaBr* сильно уменьшается поглощение ионов Cl^- в корневую систему ячменя, уменьшается также емкость (содержание хлора) апопласта и скорость метаболического поглощения. Ионы Cl^- и Br^- транспортируются в клетки растений одним и теми же переносчиками, то есть действие ионов Br^- является антагонистическим. При увеличении концентрации *NaBr* идет поглощение ионов хлора корнями ячменя, уменьшается *pH* среды.

Библиографические ссылки

1. **Абдуйева С. М.** Дузлу шяраитдя биткилярин оксидляшдириъи активлийинин тядгиги: Биол. е. н. ... дисс. нын автореф. – Бакы, 2004. – 26 с.
2. **Абдыев В. Б.** Поглотительная и дыхательная активность корневой системы гликофитов и галофитов при засолении. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Вильнюс, 1987. – 23 с.
3. **Абдыев В. Б.** Кинетика транспорта ионов Cl^- в корневую систему растений, выращенных при разнокачественном засолении // Актуальные проблемы теории биохимии. – Гянджа, 2007. – С. 43–47.
4. **Высоцкая Ж. В.** Функциональная взаимосвязь катион-транспортных систем плазматической мембраны растительной клетки. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Минск, 2007. – 23 с.
5. **Касумов Н. А.** Хемокинетический метод исследований транспорта ионов хлора в корни интактных растений // Ионный транспорт в растениях. – К. : Наукова думка, 1979. – С. 244–247.
6. **Кларксон Д.** Транспорт ионов и структура растительной клетки. – М. : Мир, 1978. – 368 с.
7. **Лакин Г. Ф.** Биометрия. – М. : Высшая школа, 1980. – 293 с.
8. **Лапина Л. П.** Локализация хлора у гликофитов и галофитов при засолении / Л. П. Лапина, Т. В. Соголова, Б. П. Строгонов // Физиология растений. – 1990. – Т. 27, вып. 2. – С. 278–286.
9. **Ленинджер А. Л.** Основы биохимии. – М. : Мир, 1985. – Т. 2. – 717 с.
10. **Лютге У.** Передвижение веществ в растениях / У. Лютге, Н. Хигинботам. – М. : Колос, 1984. – 408 с.
11. **Машковский М. Д.** Лекарственные средства. Изд. 15-е, перер. и дополн. – М. : Новая волна, 2008. – 1206 с.
12. **Писаренко Е. Н.** Влияние солей на прорастание и рост различных растений / Е. Н. Писаренко, Т. И. Губина, С. М. Рогачева // Вестник Саратов. гос. техн. ун-та. – 2007. – № 1, вып. 3. – С. 117–121.
13. **Уэбб Л.** Ингибиторы ферментов и метаболизма. – М. : Мир, 1966. – 586 с.
14. **Якимов Ю. Е.** Влияние ионов хлора на рост растений / Ю. Е. Якимов, В. А. Новак // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений. – Ташкент : ФАН, 1986. – С. 84.
15. **Epstein E.** Kinetics of ion transport and the carrier concept // Encycl. plant physiol. – 1976. –Vol. 2B. – P. 70–94.

Надійшла до редколегії 31.01.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 10–15.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 10–15.

УДК 581.5+581.19

О. М. Василюк, А. Ф. Кулік

Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

АКТИВНІСТЬ ФЕРМЕНТІВ ПЕРЕАМІНУВАННЯ В ЛИСТКАХ *SAMBUCUS NIGRA* В УМОВАХ ПІДВИЩЕНОЇ МІНЕРАЛІЗАЦІЇ

Досліджено вплив екзогенного чинника – сульфату магнію у спектрі концентрацій 0,5–2,5 г/л на активність трансаміназ аспартатамінотрансферази (АсАТ, КФ 2.6.1.1) і аланінамінотрансферази (АлАТ, КФ 2.6.1.2) у листках живців *Sambucus nigra* L. в умовах модельного досліду. Показано кореляційні зв'язки між величиною засолення та динамікою активності ферментів переамінування.

Е. М. Василюк, А. Ф. Кулик

Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара

АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ ПЕРЕАМИНИРОВАНИЯ В ЛИСТЬЯХ *SAMBUCUS NIGRA* В УСЛОВИЯХ ПОВЫШЕННОЙ МИНЕРАЛИЗАЦИИ

Исследовано воздействие экзогенного фактора – сульфата магния в спектре концентраций 0,5–2,5 г/л на активность трансаминаз аспартатаминотрансферазы (АсАТ, КФ 2.6.1.1) и аланинаминотрансферазы (АлАТ, КФ 2.6.1.2) в листьях *Sambucus nigra* L. в условиях модельного эксперимента. Показаны корреляционные связи между величиной засоления и динамикой активности ферментов переаминирования.

O. M. Vasylyuk, A. F. Kulik

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

TRANSAMINATION ENZYMES ACTIVITY IN THE LEAVES OF *SAMBUCUS NIGRA* UNDER THE HIGH MINERALIZATION

The aspartate aminotransferase (AsAT, EC 2.6.1.1) and alanine aminotransferase (AlAT, EC 2.6.1.2) activities in the leaves of *Sambucus nigra* L. under the magnesium sulfate (0.5–2.5 g/l) influense as an exogenous factor in a model experiment are analysed. The correlation between minaralization level and transaminases activities in the leaves are presented.

Вступ

В умовах росту промислового навантаження збільшується кількість полютантів, що забруднюють навколишнє середовище. Складові біоти отримують стресові навантаження та формують механізми відповіді у боротьбі за виживання. Техногенне забруднення навколишнього середовища в локальних масштабах відповідає високому рівню екологічно значимого чинника, який лімітує розвиток багатьох видів організмів. Існує необхідність говорити про деяку неспецифічність дії полютантів. Різні за хімічним складом емісії промислових підприємств, шахт, викидні гази автотранспорту, агротехнічні засоби, різні види забруднення акваторій викликають подібні симптоми

© О. М. Василюк, А. Ф. Кулік, 2011

ушкодження. Вивчення впливу стресових факторів навколишнього середовища на процеси метаболізму у фіто-, зоо-, мікробоценозах, едафотопах і зміна активності ферментних систем дозволяє з'ясувати роль ензимів у формуванні стійкості компонентів біоти до екзогенного стресу антропогенного [5; 10; 12; 16; 21; 24; 32; 34] та природного походження [14; 15; 17–20; 30; 35]. Недостатня зволоженість і високі температури степового Придніпров'я ускладнюють екологічну ситуацію даного регіону, тому малі річки зазнають значної трансформації: занесення, замулення, у результаті чого відбувається активне заростання очеретом південним (*Phragmities australis* (Cav.)), змінюється склад та структура гідробіоценозів [3].

Основний метод відновлення гідрологічного режиму річок – механічне розчищення русел, а основний метод боротьби з надмірним заростанням річок після їх розчищення – формування тіньової структури у прибережній зоні шляхом створення берегових лісосмуг по урізу води [3].

Висока мінералізація річок Степу унеможливлює використання широкого спектру деревних культур як лісосмуг, що сприяє визначенню відповідних видів рослин. Так обрано вербу білу (*Salix alba* L.) та бузину чорну (*Sambucus nigra* L.) як види з широкою екологічною амплітудою до різних екологічних факторів, у тому числі різного ступеня мінералізації.

Підвищена мінералізація викликає стресове навантаження рослинного організму, що проявляється зміною напряму метаболізму (фотосинтез, дихання, мінеральне живлення, водний режим, синтез амінокислот), біосинтез специфічних стресових білків [15] за умов холодового, теплового шоку, водного дефіциту тощо, підтримання гомеостазу та гормонального статусу як неспецифічного відгуку на дію екзогенного чинника. За даних умов змінюється напрям азотного метаболізму, що впливає на нормальний перебіг анаболічних процесів, процесів білкового синтезу. Ферменти переамінування аспартатамінотрансфераза (АсАТ) та аланінамінотрансфераза (АлАТ) сприяють формуванню неспецифічних механізмів адаптації організмів до стресів [1; 2; 6–9; 11; 25–29; 31; 33; 34].

Мета даної роботи – оцінити активність аспартатамінотрансферази (АсАТ, КФ 2.6.1.1) та аланінамінотрансферази (АлАТ, КФ 2.6.1.2) у листках живців *Sambucus nigra* L. в умовах модельного досліду.

Ці ензими – частина ферментативної системи, за допомогою якої утилізується первинний продукт фотосинтезу аспартатної групи C_4-рослин – аспартат, який синтезується у мезофілі листка. За допомогою АсАТ за присутності коферменту піридоксальфосфату, похідного вітаміну B_6, в обкладинці листків відбувається декарбоксилювання аспартату з утворенням щавлевооцтової кислоти (ЩОК), яка за участю малатдегідрогенази перетворюється на малат. Малат вступає в наступну реакцію за участю малик-ензиму: відбувається утворення піровиноградної кислоти (ПВК) та вуглекислого газу. Існує думка, що піруват, після амінування за участі АлАТ, а також за присутності коферменту піридоксальфосфату, повертається до мезофілу, де дезамінується за участі цього ж ферменту.

Матеріал і методи досліджень

Тест-об'єкт дослідження – *Sambucus nigra* L. – невибаглива та розповсюджена рослина, яка поряд із *Salix alba* L. відрізняється непоганим укоріненням і може використовуватись для утворення насаджень по урізу води на берегах малих річок степового Придніпров'я. *S. nigra* – це гіллястий кущ або невелике (5,0–5,5 м заввишки) деревце родини Adoxaceae із світло-бурою тріщинуватою корою. Пагони буруваті, всередині

містять широку, білу, м'яку серцевину. Деревина бузини жовта або біла, легка, блискуча. Листки 35 см завдовжки, супротивні, непарноперисті. *S. nigra* росте в підліску листяних і мішаних лісів, по чагарниках, на лісових порубах, узбіччі лісових доріг, на узліссях. Поширена майже по всій Україні, придатна для живоплотів і поодиноких насаджень. Уводиться як підлісок у ґрунтозахисних протиерозійних насадженнях [13].

Живці вкорінювали у водних розчинах за такою схемою: № 1 – контроль (вода дистильована); № 2, 3, 4, 5 та 6 – розчин $MgSO_4 \cdot 3H_2O$ (0,5, 1,0, 1,5, 2,0 та 2,5 г/л відповідно). Концентрацію розчинів забезпечували з урахуванням водності солі. Повторність дослідів триразова, по 30 живців у кожному варіанті досліду. Використання магнійумісної солі для даного досліду цікаве також у зв'язку з тим, що саме цей метал поєднує між собою 4 пірольних кільця хлорофілів. Відбувається поєднання між собою біохімічних процесів (фотосинтез і робота ферментів АлАТ та АсАТ, які є частиною ферментативної системи, за допомогою якої утилізується первинний продукт фотосинтезу).

Унаслідок переамінування за участі АлАТ, яка каталізує перенесення аміногрупи від аланіну на α-КГК, утворюються глютамінова кислота та ПВК. Внаслідок переамінування за участі АсАТ, яка каталізує перенесення аміногрупи від аспарагінової на α-КГК, утворюється глютамінова кислота та ЩОК. Утворені в результаті реакції кетокислоти (ЩОК та ПВК) при внесенні 2,4-динітрофенилгідразину дають забарвлення (гідразони ЩОК та ПВК), ензиматичний процес зупиняється у лужному середовищі (гідразон піровиноградної кислоти утворюється за умов спонтанного декарбоксилювання оксалоацетату, має більшу оптичну густину).

Загальні активності ферментів переамінування АсАТ та АлАТ розраховували методом В. В. Польового та Г. Б. Максимова, виражали в нМ ПВК/мл екстракту за секунду (Х). Оптичну щільність забарвлених сполук фіксували на спектрофотометрі Specord UV VIS при довжині хвилі 546 нм [4; 24]. Отримані результати оброблені статистично на 5 % рівні значущості [23].

Результати та їх обговорення

Збільшення концентрації сульфату магнію викликає достовірне підвищення загальної активності АлАТ в листках *S. nigra* від 11 % (варіант досліду з концентрацією солі 0,5 г/л) до 48 % (варіант 1,5 г/л). Максимальна концентрація фітотоксиканта (2,5 г/л) сприяла суттєвому достовірному підвищенню даного показника на 31 %. Таким чином, спостерігали процес загального підвищення активності АлАТ для всіх варіантів досліду, що доводить неспецифічність відповідної реакції білоксинтезувальної системи на дію екзогенних чинників. Отримані результати для даного об'єму вибірки достовірні на 5 % рівні значущості ($t/t_{0,05}$ = 1,96–6,15) та більшості варіантів – на 1 % рівні значущості ($t/t_{0,01}$ = 1,38–2,67). Для варіанта досліду з мінімальною концентрацією сульфату магнію різниця перебуває в межах випадкових коливань ($t/t_{0,05} < 1$, $t/t_{0,01} < 1$), коефіцієнт варіації – від 1 до 6 % (табл. 1). Спостерігається позитивна кореляція (r = 0,68) між концентрацією солі магнію та активністю АлАТ.

Нарівні з визначенням активності АлАТ визначали й активність спорідненого ензиму АсАТ. Значення активностей АсАТ для всіх варіантів досліду нижче показників АлАТ в 1,5–2,0 рази для всіх варіантів досліду. Слід зазначити, що відбувається сполученість у роботі даних ензимів. Максимальна активність АсАТ зафіксована у варіанті з додаванням сульфату магнію в концентрації 2,0 г/л (3,31 нМ субстрату/мл·с), а мінімальна – у варіанті з концентрацією фітотоксиканта 2,5 г/л (на відміну від АлАТ). Тобто знижена активність одного ферменту змінюється підвищеною активністю іншо-

іншого в даних варіантах досліду, що залежить від субстратного навантаження клітин рослинного організму, а також формування адаптаційних процесів, які не сприяють різкому виснаженню клітин і виражаються у вигідному почерговому реагуванні (коливання «підвищення – зниження») функціональних активностей споріднених ферментів. Максимальна активність АлАТ (у варіанті досліду із внесенням сульфату магнію в максимальній концентрації 1,5 г/л) пов'язана зі зниженою активністю АсАТ у даному варіанті досліду відносно інших. Значення показника загальної активності АсАТ достовірно від контролю відрізняється в усіх варіантах досліду на 5 % рівні значущості ($t/t_{0,05}$ = 3,21–10,24) та на 1 % рівні значущості ($t/t_{0,01}$ = 1,47–4,71), що доводить суттєвий вплив сульфату магнію на роботу АсАТ та відповідну реакцію білоксинтезувальної системи. Коефіцієнт варіації перебуває в межах 1,0–6,7 %, точність досліду – до 4 %. Кореляції між концентрацією чинника та активністю ферменту не спостерігається (r = 0,43) (табл. 2).

Таблиця 1

Вплив мінералізації на активність аланінамінотрансферази в листках *Sambucus nigra* L.

Варіант досліду	$X \pm m$	V	M	$t/t_{0,05}$	$t/t_{0,01}$
Контроль	3,33 ± 0,155	1,81	–	–	–
$MgSO_4 \cdot 3H_2O$, 0,5 г/л	3,70 ± 0,375	4,05	111,1	0,92	0,39
$MgSO_4 \cdot 3H_2O$, 1,0 г/л	4,30 ± 0,051	0,48	129,1	6,15	2,67
$MgSO_4 \cdot 3H_2O$, 1,5 г/л	4,96 ± 0,817	6,64	148,9	1,96	0,85
$MgSO_4 \cdot 3H_2O$, 2,0 г/л	4,02 ± 0,221	2,21	120,7	3,19	1,38
$MgSO_4 \cdot 3H_2O$, 2,5 г/л	4,39 ± 0,088	0,81	131,8	6,11	2,64

Примітки: X – середнє, m – вірогідний інтервал для p = 0,05; V – коефіцієнт варіації (%), M – дослід/контроль (%), $t/t_{0,05}$ – критерій достовірної різниці між дослідом та контролем для $p < 0,05$, $t/t_{0,01}$ – критерій достовірної різниці між дослідом та контролем для $p < 0,01$.

Таблиця 2

Вплив мінералізації на активність аспартатамінотрансферази в листках *Sambucus nigra* L.

Варіант досліду	$X \pm m$	V	M	$t/t_{0,05}$	$t/t_{0,01}$
Контроль	1,80 ± 0,144	3,21	–	–	–
$MgSO_4 \cdot 3H_2O$, 0,5 г/л	2,31 ± 0,056	0,98	178,3	3,28	1,52
$MgSO_4 \cdot 3H_2O$, 1,0 г/л	3,28 ± 0,133	1,64	182,2	10,24	4,71
$MgSO_4 \cdot 3H_2O$, 1,5 г/л	2,70 ± 0,078	1,16	150,0	6,24	2,88
$MgSO_4 \cdot 3H_2O$, 2,0 г/л	3,31 ± 0,366	4,45	183,8	10,09	4,65
$MgSO_4 \cdot 3H_2O$, 2,5 г/л	2,28 ± 0,379	6,68	126,6	3,21	1,47

Примітки: див. табл. 1

Майже в усіх варіантах досліду спостерігали підвищення ферментативної активності трансфераз, що може сприяти активації процесів циклу Кребса (другий етап дихання), оскільки використовується піруват, утворений за участі АлАТ, прискорюються процеси утилізації первинного продукту фотосинтезу, що впливає на білковий обмін рослин і синтез стресових білків, які сприяють формуванню механізмів адаптаційного захисту рослинного організму.

Висновки

Ферменти переамінування АлАТ і АсАТ відіграють важливу роль в азотному, а отже, і білковому метаболізмі рослинного організму. Їх можна вважати маркерами неспецифічних адаптивних реакцій клітини за умови дії чинника нижче порогового. Реагування на екзогенну дію поллютантів зміною активності трансаміназ (підвищення/зниження), характеризує стресове навантаження рослинної клітини. Достатня чут-

ливість ферментів азотного обміну АлАТ і АсАТ дає можливість визначити біологічний відклик біохімічних систем на дію екзогенного чинника шляхом синтезу стресових білків, що сприяє розвитку загальних механізмів захисту рослин.

Бібліографічні посилання

1. **Аминотрансферазна** активація постачання субстратів у цикл Кребса за умов стресу у щурів з різною резистентністю до гіпоксії і роль оксиду азоту / Н. М. Кургалюк, О. В. Інкрет, В. К. Рибальченко та ін. // Доповіді НАНУ. – 2002. – № 2. – С. 182–188.
2. **Бабаджанова М. А.** Функциональные свойства мультиферментного комплекса ключевых ферментов цикла Кальвина / М. А. Бабаджанова, М. А. Бакаева, М. П. Бабаджанова // Физиология растений. – 2000. – Т. 47. – С. 27–36.
3. **Барановский Б. А.** Биоразнообразие пойменных озер Степного Приднепровья / Б. А. Барановський, Н. И. Загубиженко, Т. В. Миколайчук // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Матер. II Междунар. научн. конф. – Д. : ДНУ, 2003. – С. 25–26.
4. **Бессонова В. П.** Практикум по физиологии растений. – Д., ДНУ, 2006. – 316 с.
5. **Василюк О. М.** Загальні механізми адаптації рослин в умовах антропогенного навантаження / О. М. Василюк, Н. П. Коцюбинская, Т. Р. Левенець // Екологія кризових регіонів України. Тези доп. Міжнар. конф. – Д., 2001. – С. 56.
6. **Василюк О. М.** Вплив ксенобіотиків на ферменти переамінування у *С-4* рослин на фоні дії регулятора росту агростимулін / О. М. Василюк, Н. П. Коцюбинська // Фізіологія рослин та екологія. Матер. Всеукр. науково-практ. конф. – Д., 2003. – С. 35–36.
7. **Василюк О. М.** Ферменти азотного метаболізму деревних рослин як маркери екологічного стану навколишнього середовища // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку. Матер. V Міжнар. наук. конф. – Донецьк : Цифрова типографія, 2007. – С. 75–76.
8. **Василюк О. М.** Вплив регуляторів росту на активність ферментів переамінування в листі та коренях *Salix alba* L. / О. М. Василюк, П. В. Гриценко // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 1. – С. 34–40.
9. **Василюк О. М.** Фізіолого-біохімічні показники стану деревних рослин в умовах промислових зон степового Придніпров'я / О. М. Василюк, А. Ф. Кулік // Екологічні питання співіснування: людина – рослина. Матер. Всеукр. науково-практ. конф. – Д. : Центр екологічної освіти та інформації, 2009. – С. 127–132.
10. **Винниченко А. Н.** Эколого-физиологические механизмы адаптации растений к стрессам антропогенного происхождения / А. Н. Винниченко, Н. П. Коцюбинская // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и безопасность. Тез. Междунар. конф. – Д. : ДГУ, 1995. – Т. 2. – С. 5.
11. **Распределение** тяжелых металлов в органах проростков / А. Н. Винниченко, Е. М. Василюк, В. С. Бильчук, А. Н. Мисюра // Биоиндикация и биомониторинг – теоретические вопросы и практическое внедрение. – Запорожье : Запорожский гос. ун-т, 1996. – С. 75–78.
12. **Влияние** гербицидов на активность и полиморфизм аспартатаминотрансферазы / А. Н. Винниченко, Н. П. Коцюбинская, В. С. Бильчук и др. // Бюлл. ин-та кукурузы. – 1995. – № 80. – С. 14–19.
13. **Дари** лісів / Ю. Я. Єлін, М. Я. Зерова, В. І. Лушпа, С. І. Шаброва. – К. : Урожай, 1979. – 255 с.
14. **Дзюбак О. І.** Вплив хлоридного засолення на морфометричні та біохімічні показники рослин у динаміці росту та розвитку / О. І. Дзюбак, О. М. Василюк // Фундаментальні та прикладні дослідження в біології. Матер. I Міжнар. наук. конф. – Т. 2. – Донецьк : Вебер, 2009. – С. 231–232.
15. **Косаковская И. В.** Стрессовые белки растений. – К. : Фітосоціоцентр, 2008. – 151 с.
16. **Воздействие** тяжелых металлов, радиации и гербицидов на функциональное состояние растений в агрофитоценозах / Н. П. Коцюбинская, В. С. Бильчук, Е. М. Василюк, С. И. Старикова // Фундаментальные проблемы окружающей среды. Биоэкология. Тез. докл. междунар. конф. – Томск : Томск. ун-т, 1995. – С. 132.

17. **Кретович В. Л.** Усвоение и метаболизм азота у растений. – М. : Наука, 1987. – 486 с.
18. **Кулик А. Ф.** Микробоценоз и устойчивость лесных биогеоценозов // Екологія та ноосферологія. – 1999. – № 3–4. – С. 145–147.
19. **Кулік А. Ф.** Активність інвертази та уреази у ґрунтах лісових біогеоценозів Присамар'я / А. Ф. Кулік, О. М. Василюк, О. В. Рошка // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2007. – Т. 1. – С. 77–81.
20. **Кулік А. Ф.** Активність інвертази та уреази в ґрунтах природних біогеоценозів / А. Ф. Кулік, О. М. Василюк // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д. : ДНУ, 2010. – С. 28–30.
21. **Кулик А. Ф.** Микробиологический мониторинг экологического состояния почво-грунтов рекультивированных земель Западного Донбасса // Екологія кризових регіонів України. Тези доп. Міжнар. конф. – Д. : ДНУ, 2001. – С. 12.
22. **Лакин Г. Ф.** Биометрия. – М. : Высшая школа, 1990. – 293 с.
23. **Методы** биохимического анализа растений / Под ред. В. В. Полевого, Г. Б. Максимова. – Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1978. – 192 с.
24. **Функціональні** зміни у рослин в умовах антропогенного впливу / Н. П. Коцюбинська, В. С. Більчук, О. А. Папета, Л. В. Шупранова, О. М. Василюк // Навколишнє середовище і здоров'я. Тези доп. міжнар. конф. – Чернівці : ЧДУ, 1993. – С. 142.
25. **Экспрессия** одноцепочечной цепи антитела к аспартатаминотрансферазе P_2 в трансгенных растениях табака / В. Л. Метт, В. А. Метт, Д. Ч. Сонг, П. Х. С. Рейнолдс // Физиология растений. – 2000. – Т. 47. – С. 27–36.
26. **Bilchuk V. S.** Identification of the lysine maise forms according to aspsrtate aminotransferase features / V. S. Bilchuk, N. P. Kotzubinskaya, Y. V. Donchenko // J. of Celluar Biochem. – 1990. – Vol. 14 E. – P. 275.
27. **Headley C. L.** Factors influencing alanin aminotransferase activity in leaves of *Lalium temulenlum* L. / C. L. Headley, J. L. Standart // Exp. Botany. – 1972. – Vol. 23. – P. 409–423.
28. **The stress** proteins in the adaptation plants to the invironment anthropogenic condition / N. Kotzubinskaya, A. Vinnichehko,V. Bilchuk et al. // Abs. 23th FEBS Meeting of the European Biochemical Sociaties. – Basel, Switzerland, 1995. – NR 61.8. – P. 315.
29. **Monteira A. M.** Activities of transaminases, anylases and proteases during endosperm degradation on normal and opaque-2 *Zea mays* L. / A. M. Monteira, J. Metivier, C. V. Maya // Anals of Botany. – 1980. – Vol. 52. – P. 535–541.
30. **Vinnichenko A. N.** Nitrogen metabolism enzymes and serine protease ingibitors of high lysine maize / A. N. Vinnichenko, N. P. Kotzubinskaya, V. S. Bilchuk // Abs. XIX FEBS meeting. – Roma, 1989. – P. 196.
31. **Pilet P. E.** The regulation of activity aspartate aminotransferase in senescent root cekkes of lens culigris // Experientia. – 1971. – Vol. 27. – P. 880.
32. **Scandalios J. G.** Oxidative stress: Molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses // Brar j. Med. Res. – 2005. – Vol. 38, N 7. – P. 995–1014.
33. **The primary** structure of aspartate aminotransatrase from pig heart muscle / S. Doonan., M. J. Doonan, R. Hanford et al. // Biochem. J. – 1975. – Vol. 149. – P. 497–506.
34. **Vasilyuk O. M.** Aspartate aminotransferase activity in *Zea maize* shoots under the cesium ions influense / O. M. Vasilyuk, A. F. Kulik // Вісник Запорізького ун-ту. – Запоріжжя, 2008. – № 1. – С. 238.
35. **Vasilyuk O. M.** Physiological and biochemical parameters of plants as markers of a condition of environment / O. M. Vasilyuk, O. I. Dzyubak // Фундаментальні та прикладні дослідження в біології. Матер. I Міжнар. конф. – Т. 2. – Донецьк : Вебер, 2009. – С. 348–349.

Надійшла до редколегії 11.01.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 16–21.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 16–21.

УДК 581.143.6:633.15

К. В. Деркач*, О. Є. Абраімова*, Т. М. Сатарова*, **

**Інститут сільського господарства степової зони НААН України*
***Український державний хіміко-технологічний університет*

КАЛУСОГЕННИЙ ПОТЕНЦІАЛ ЛІНІЙ КУКУРУДЗИ ГРУПИ ЛАНКАСТЕР В УМОВАХ *IN VITRO*

Оцінено лінії кукурудзи групи Ланкастер щодо реакції їх незрілих зародків на культивування *in vitro*. Здатність до калусогенезу зумовлена генотипом і залежить від наявності в родоводі лінії підплазми Oh43. Встановлено, що частота морфогенного калусогенезу для чутливих до культивування ліній групи Ланкастер складає 30–84 %. Визначено лінії, перспективні для використання у клітинній і генетичній інженерії кукурудзи за здатністю до утворення морфогенних калусів.

Е. В. Деркач*, О. Е. Абраимова*, Т. Н. Сатарова*, **

**Институт сельского хозяйства степной зоны НААН Украины*
***Украинский государственный химико-технологический университет*

КАЛУСОГЕННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ЛИНИЙ КУКУРУЗЫ ГРУППЫ ЛАНКАСТЕР В УСЛОВИЯХ *IN VITRO*

Оценены линии кукурузы группы Ланкастер в отношении реакции их незрелых зародышей на культивирование *in vitro*. Способность к каллусогенезу обусловлена генотипом и зависит от наличия в родословной линии подплазмы Oh43. Установлено, что частота морфогенного каллусогенеза для чувствительных к культивированию линий группы Ланкастер находится на уровне 30–84 %. Выявлены линии, перспективные для использования в клеточной и генетической инженерии кукурузы по способности к образованию морфогенных каллусов.

K. V. Derkach*, O. E. Abraimova*, T. M. Satarova*, **

**Institute of Steppe Zone Agriculture, NAAS of Ukraine*
***Ukrainian State University of Chemistry and Technology*

CALLUSOGENIC POTENTIAL OF MAIZE LINES OF LANCASTER GROUP *IN VITRO*

The estimation of maize inbred lines of the Lancaster group for immature embryos response to cultivation in vitro was made. It was noted that ability to callusogenesis was genotypically determined and depended on the presence of the subplasm Oh43 lineage. It was established that frequency of morphogenic callusogenesis in sensitive to cultivation Lancaster group lines was at the level of 30–84 %. Promising maize inbreds cell and genetic engineering by an ability to produce morphogenic calli were identified.

Вступ

На сучасному етапі перед селекцією кукурудзи постає питання створення нових генотипів, які володіють високою врожайністю, посухостійкістю, стійкістю до засолення ґрунтів, хвороб, шкідників тощо. Біотехнологічні методи, зокрема застосування культури тканин, здатні сприяти розширенню генетичного різноманіття вихідного се-

© К. В. Деркач, О. Є. Абраімова, Т. М. Сатарова, 2011

лекційного матеріалу. Морфогенні калуси кукурудзи різних типів, отримані в процесі культивування незрілих зародків, широко використовуються у клітинній і генетичній інженерії, оскільки здатні до швидкої регенерації рослин і продукування сомаклональних варіантів [1; 7; 8]. Їх поділяють на два основні типи: калуси типу I, або компактні, та калуси типу II, або пухкі [6]. Калус типу I росте повільно, швидко переходить до регенерації і не здатний до тривалого підтримання в культурі. Калус типу II відрізняється швидким ростом, здатний до тривалого підтримання при регулярному субкультивуванні. При зниженні концентрації ауксинів калус типу II також переходить до регенерації. Для конкретних біотехнологічних маніпуляцій важливе визначення генотипів кукурудзи, здатних до утворення морфогенних калусів певного типу. У зв'язку з цим актуальною є характеристика калусогенного потенціалу ліній кукурудзи, які являють собою перспективний вихідний селекційний матеріал.

Сучасний селекційний генофонд кукурудзи – результат багатьох циклів схрещувань і доборів серед декількох вихідних сортів. Генотипи кукурудзи, які походять від одного вихідного сорту, об'єднують під назвою «зародкова плазма» [5]. Широко відомі, у тому числі і в Україні, зародкові плазми Ланкастер, Айодент, Рейд, Міндзенпуста, BSSS та інші.

Зародкова плазма Ланкастер має значні потенційні переваги для створення на її основі нового вихідного й елітного селекційного матеріалу для вирощування в Україні [3; 4]. Лінії плазми Ланкастер за родоводом поділяють на підплазми Oh43, Mo17, Mo17/Oh43, Mo17/O92, Mo17/F2, Mo17/Міндзенпуста та інші. Проте результати цілеспрямованого вивчення калусогенного потенціалу ліній групи Ланкастер відсутні.

Мета нашого дослідження – оцінити калусогенний потенціал перспективних для селекційних досліджень ліній кукурудзи зародкової плазми Ланкастер в умовах *in vitro*.

Матеріал і методи досліджень

Матеріалом дослідження слугували 10 перспективних у селекційному відношенні ліній кукурудзи зародкової плазми Ланкастер, а саме лінії ДК267, ДК212, ДК6080 та ДК420-1, які є представниками підплазми Oh43, лінії ДК633/266 та ДК298, які належать до підплазми Mo17/Oh43, лінія ДК633 (підплазма Mo17), лінія ДК3070 (підплазма Mo17/O92), лінія ДК236 (підплазма Mo17/F2) і лінія ДК633/325 (підплазма Mo17/Міндзенпуста). За стандарт використано широко відому у біотехнологічних дослідженнях лінію Chi31 (екзотична зародка плазма, підплазма Chi31) [9].

Донорні рослини вирощували у польових умовах за загальноприйнятою методикою польового досліду. Ізольовані незрілі зародки довжиною 1–1,5 мм на 10–12-ту добу після запилення експлантували на живильне середовище N_6 із додаванням 100 мг/л гідролізату казеїну, 100 мг/л мезоінозиту, 690 мг/л *L*-проліну, 30 г/л сахарози, 10 мг/л нітрату срібла, 1 мг/л 2,4-дихлорфеноксіоцтової кислоти та 0,1 мг/л абсцизової кислоти. Культивування проводили у темряві за температури +25…+27 °С.

Результати культивування реєстрували на 30-ту добу від експлантації зародків. Загальну частоту калусогенезу розраховували як процентне відношення кількості зародків, які сформували калус, до загальної кількості культивованих зародків. Частоти утворення морфогенних калусів, калусів типів I і II розраховували як процентне відношення зародків із певним типом реакції до загальної кількості культивованих зародків. Частоту спонтанної регенерації розраховували як процентне відношення кількості зародків, які утворили пагони на індуктивному живильному середовищі, до загальної кількості культивованих зародків. Статистичну обробку даних проводили

згідно з [2]. Дані в таблицях представлені у вигляді $\bar{x} \pm mt_{0.05}$, де $\bar{x}$ – середнє арифметичне значення показника, m – похибка середнього арифметичного, $t_{0,05}$ – критерій Стьюдента за рівня значущості 0,05.

Результати та їх обговорення

Реакцією у вигляді калусогенезу характеризувалися лінії, які належали до підплазм Oh43 та Mo17/Oh43 (табл. 1). Тобто присутність у родоводі лінії підплазми Oh43 зумовлювала її калусогенну здатність. Загальний калусогенез чутливих ліній знаходився на рівні стандарту або перевершував його. Нечутливими до культивування виявилися лінії, у родоводі яких за відсутності підплазми Oh43 була присутня підплазма Mo17.

Таблиця 1

Реакція ліній кукурудзи плазми Ланкастер на культивування *in vitro*

Лінія	Підплазма	Кількість культивованих зародків, шт.	Загальна частота калусогенезу, %
ДК267	Oh43	452	87,61 ± 3,10
ДК212	Oh43	268	91,04 ± 3,49
ДК6080	Oh43	186	98,92 ± 1,52
ДК420-1	Oh43	199	92,46 ± 3,75
ДК633/266	Mo17/ Oh43	383	98,96 ± 1,04
ДК298	Mo17/ Oh43	372	96,77 ± 0,94
ДК633	Mo17	474	0
ДК3070	Mo17/ O92	193	0
ДК236	Mo17/ F2	445	0
ДК633/325	Mo17/ Міндзенпуста	534	0
Chi31	екзотична плазма, підплазма Chi31	473	91,33 ± 1,30

Для чутливих ліній у таблиці 2 наведено частоти утворення морфогенних калусів, калусів типів I і II та калусів, які виявили здатність до спонтанної регенерації. Усі проаналізовані генотипи здатні до утворення морфогенних калусів і калусів типу II. Калуси типу I утворювали всі генотипи, крім лінії ДК6080. Спонтанну регенерацію на 30-ту добу культивування зафіксовано лише у лінії ДК633/266 на рівні 15,4 %. Частота утворення морфогенних калусів коливалася у межах 30,2–84,6 %.

Таблиця 2

Характеристика калусогенезу ліній кукурудзи

Лінія	Кількість культивованих зародків, шт.	Частота утворення морфогенних калусів, %	Частота утворення калусів типу I, %	Частота утворення калусів типу II, %
Плазма Ланкастер, підплазма Oh43				
ДК267	452	71,46 ± 4,25	67,92 ± 4,40	3,54 ± 1,74
ДК212	268	40,67 ± 6,01	13,81 ± 4,22	26,87 ± 5,43
ДК6080	186	37,63 ± 7,12	0	37,63 ± 7,12
ДК420-1	199	30,15 ± 6,52	2,51 ± 2,22	27,64 ± 6,36
Середнє		44,98 ± 6,07	21,06 ± 4,32	23,92 ± 5,56
Плазма Ланкастер, підплазма Mo17/ Oh43				
ДК633/266	383	84,60 ± 3,69	5,48 ± 2,33	79,11 ± 4,16
ДК298	372	78,49 ± 4,27	34,68 ± 4,94	43,82 ± 5,15
Середнє		81,55 ± 5,64	20,08 ± 5,46	61,47 ± 6,62
Екзотична плазма, підплазма Chi31				
Chi31	473	59,20 ± 4,52	19,66 ± 3,66	39,53 ± 4,50

Високий рівень даного показника спостерігався у ДК267, ДК633/266, ДК298 та Chi31, низький – у ДК212, ДК6080 та ДК420-1. Загалом, частота утворення морфогенних калусів у проаналізованих ліній підплазми Mo17/Oh43 була вищою, ніж у ліній підплазми Oh43. Частота утворення калусів типу I коливалася в діапазоні 0–67,9 %.

Найвищим цей показник був у ДК267. Найнижча частота утворення калусів типу I відмічена у ДК420-1 і ДК633/266, зовсім відсутня здатність до калусоутворення цього типу у ДК6080. Частота утворення калусів типу II коливалася у діапазоні 3,5–79,1 %. Найвищим цей показник був у ДК633/266, найнижчим – у ДК267.

У кожного генотипу, крім лінії ДК298, переважав той чи інший тип калусу (див. табл. 2). Більшість ліній підплазми Oh43 переважно формувала калус типу II. Серед досліджених представників підплазми Mo17/Oh43 лінія ДК633/266 утворила переважно калуси типу II, а ДК298 – майже порівну калуси обох типів. Порівняння наведених у таблиці 2 показників у ліній групи Ланкастер і лінії Chi31 показує, що лінії ДК267, ДК633/266, ДК298 перевищують стандарт за частотою утворення морфогенних калусів, лінії ДК267, ДК298 – за частотою утворення калусів типу I, лінія ДК633/266 – калусів типу II.

Таким чином, для підплазми Oh43 базовою для отримання калусів типу I може слугувати лінія ДК267, калусів типу II – лінії ДК420-1 та ДК6080, обох типів одночасно – лінія ДК212. Для підплазми Mo17/Oh43 базовими для отримання калусів типу I, типу II та обох типів одночасно можуть бути обрані, відповідно, лінії ДК298, ДК633/266 та ДК298.

Калуси кожної лінії мали свої характерні особливості. Нижче представлено зовнішній вигляд на 30-ту добу культивування та описи калусів досліджених ліній, які можуть бути використані для їх ідентифікації та прогнозу морфогенетичного потенціалу.

Лінія ДК267 утворює типовий калус типу I світло-жовтого кольору, на ньому чітко вирізняються ембріоїдні структури (рис. 1.1). Окремі калуси цієї лінії розрізняються за розмірами, що може бути пов’язано з місцем розташування зародків на качані. Лінія ДК212 (рис. 1.2) утворює порівняно небагато морфогенних калусів від світло-коричневого до світло-жовтого кольору, ембріоїдні структури не спостерігаються, численні калуси швидко переходять до коренеутворення. Лінія ДК6080 (рис. 1.3) утворює великі пухкі, світло-жовті калуси типу II, проте ембріоїдні структури чітко не вирізняються. Калуси лінії ДК420-1 (рис. 1.4) мають середні розміри порівняно з калусами інших ліній. Калуси типу II цієї лінії пухкі, світло-жовті, спостерігається невелика кількість ембріоїдних структур, деякі калуси виявляють ризогенність.

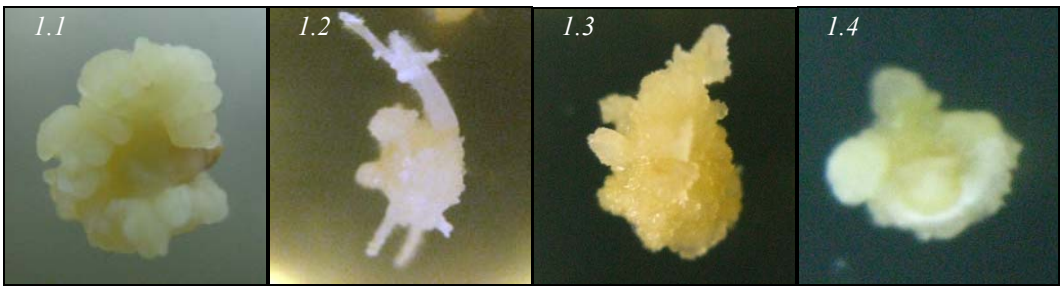


Рис. 1. Зовнішній вигляд калусів ліній кукурудзи підплазми Oh43 плазми Ланкастер на 30-ту добу культивування: *1.1* – ДК267, *1.2* – ДК212, *1.3* – ДК6080, *1.4* – ДК420-1

Калуси лінії ДК633/266 (рис. 2.1) великі, світло-жовтого кольору, утворюються як під щитком, так і на ньому. У цієї лінії переважає калус типу ІІ, хоча відмічається й калус типу І із добре помітними ембріоїдними структурами, деякі калуси у зазначений період культивування спонтанно переходять до регенерації. Калуси лінії ДК298 (рис. 2.2) середнього розміру порівняно з калусами інших ліній мають світло-жовте забарвлення, відмічено ембріоїдні структури. Лінія Chi31 (рис. 2.3) переважно утворювала світло-жовті, великі калуси типу ІІ та окремі калуси типу І середнього розміру.

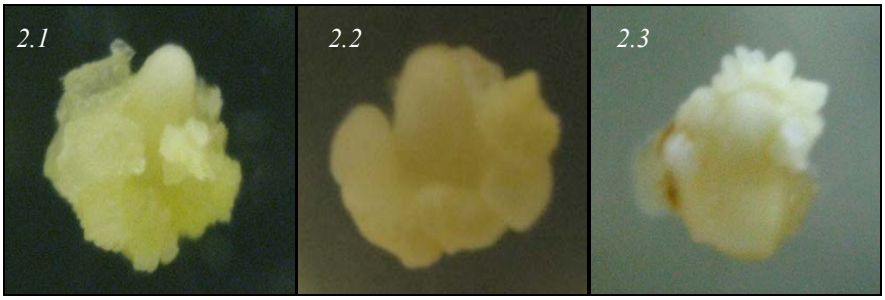


Рис. 2. Зовнішній вигляд калусів ліній кукурудзи підплазми Mo17/Oh43 плазми Ланкастер і лінії підплазми Chi31 екзотичної плазми на 30-ту добу культивування:
2.1 – ДК633/266, *2.2* – ДК298, *2.3* – Chi31

На 30-ту добу культивування зародки лінії ДК633 (рис. 3.1) мали дрібні, набухлі, світло-жовті щитки, на яких з'являлися ледь помітні меристематичні зони. У лінії ДК3070 (рис. 3.2) щитки великі, набухлі, світло-жовтого та світло-коричневого кольору, деякі зародки виглядали обводненими. Лінії ДК236 (рис. 3.3) і ДК633/325 (рис. 3.4) характеризуються набухлими світло-жовтими щитками, на яких спостерігаються білі, ледь помітні зони меристематичної активності. Лінії ДК633, ДК3070, ДК236 та ДК633/325 типових калусів не утворюють.

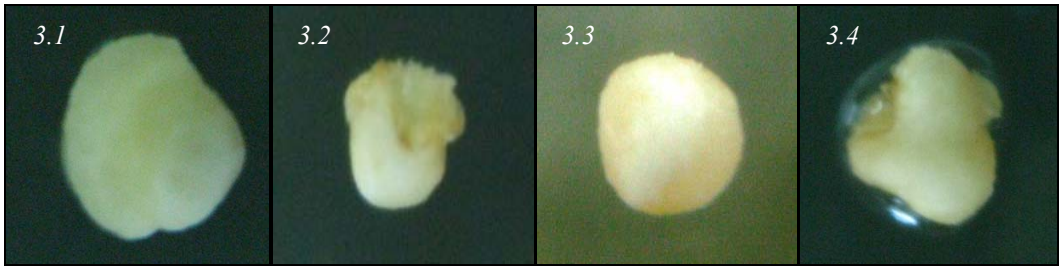


Рис. 3. Зовнішній вигляд калусів ліній кукурудзи різних підплазм плазми Ланкастер на 30-ту добу культивування: *3.1* – ДК633, *3.2* – ДК3070, *3.3* – ДК236, *3.4* – ДК633/325

Для ліній ДК6080, ДК3070 і ДК236 характерне проростання зародкових вісей упродовж перших двох тижнів культивування.

Висновки

Чутливість кукурудзи до культивування в умовах *in vitro* залежить від генотипічних особливостей ліній. Зародкова плазма Ланкастер характеризується здатністю до морфогенного калусогенезу на рівні 30–84 %. Присутність у родоводі лінії підплазми Oh43 сприяє калусогенезу. Визначено лінії плазми Ланкастер із високою здатністю до морфогенного калусогенезу різних типів, які можуть слугувати базовими для регенерації рослин, отримання сомаклонів та ефективної генетичної трансформації. Для підплазми Oh43 базовою для отримання калусів типу І рекомендується лінія

ДК267, калусів типу ІІ – лінії ДК420-1 і ДК6080, обох типів одночасно – лінія ДК212. Для підплазми Mo17/Oh43 базовими для продукування калусів типів І, ІІ та обох типів одночасно можуть бути, відповідно, обрані лінії ДК 298, ДК633/266 і ДК298.

Бібліографічні посилання

1. **Калусогенез** у ліній кукурудзи на фоні ауксинового навантаження / Т. М. Сатарова, Г. Р. Піралов, Н. А. Боденко, О. Є. Абраімова // Бюлетень Інституту зернового господарства. – 2010. – № 38. – С. 55–60.
2. **Лакин Г. Ф.** Биометрия. – М. : Высш. шк., 1990. – 352 с.
3. Нові ранньостиглі та середньоранні самозапилені лінії плазми Ланкастер / Є. І. Бєліков, А. В. Алдошин, Т. Г. Купріченкова та ін. // Бюлетень Інституту зернового господарства. – 2005. – № 23–24. – С. 21–24.
4. **Олешко О. Г.** Ідентифікація самозапильних ліній кукурудзи, створених на базі різних генетичних плазм. Автореф. дис. … канд. с.-г. наук: 06.01.05. – Д., 2007. – 16 с.
5. **Селекционная** оценка элитных самоопыленных линий кукурузы из основных гетерозисных групп зародышевой плазмы / В. М. Соколов, Б. Ф. Вареник, А. С. Пилюгин и др. // Генетика, селекция и технология возделывания кукурузы. – 1999. – С. 92–96.
6. **Armstrong C. L.** Establishment and maintenance of friable, embryogenic maize callus and the involvement of *L*-proline / C. L. Armstrong, C. E. Green // Planta. – 1985. – Vol. 164. – P. 207–214.
7. **O'Kennedy M. M.** Biolistic-mediated transformation protocols for maize and pearl millet using precultured immature zygotic embryos and embryogenic tissue / M. M. O'Kennedy, H. C. Stark, N. Dube // Methods in Molecular Biology. – 2011. – Vol. 710, part 5. – P. 343–354.
8. **Ombori O.** Somatic embryogenesis and plant regeneration from immature embryos of tropical maize (*Zea mays* L.) inbred lines / O. Ombori, N. M. Gitonga, J. Mschuka // Biotechnology. – 2008. – N 7 (2). – P. 224–232.
9. **Somaclonal** variation in the R_3-generation of a maize inbred line / J. Lazanyi, F. J. Novak, H. Brunner et al. // Acta Agronomica Hungarica. – 1990. – № 39 (1–2). – P. 101–108.

Надійшла до редколегії 10.01.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 22–30.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 22–30.

УДК 577.322+577.043

О. И. Доценко, А. М. Мищенко

Донецкий национальный университет

ВЛИЯНИЕ НИЗКОЧАСТОТНОЙ ВИБРАЦИИ НА КИСЛОТНУЮ РЕЗИСТЕНТНОСТЬ ЭРИТРОЦИТОВ

Исследовано действие низкочастотной вибрации (диапазон частот 8–32 Гц, амплитуды 0,5 ± 0,04 и 0,9 ± 0,08 мм) на кислотную резистентность эритроцитов. Охарактеризована кинетика отдельных стадий гемолиза. Оценены частотно-временные зависимости констант скоростей стадий гемолиза. Вибрация с частотами 8–16 Гц, амплитудой 0,5 ± 0,04 мм и 8 Гц, амплитудой 0,9 ± 0,08 мм вызывает деструктивные перестройки водно-белкового состава цитоплазмы, приводящие к снижению барьера проницаемости для гемолитического агента. При вибрационном воздействии интервала частот 20–32 Гц, в результате окислительного стресса, преобладают реакции модифицирующего характера, приводящие к агрегации клеточных белков и, в частности, белка полосы 3.

О. І. Доценко, А. М. Міщенко

Донецький національний університет

ВПЛИВ НИЗЬКОЧАСТОТНОЇ ВІБРАЦІЇ НА КИСЛОТНУ РЕЗИСТЕНТНІСТЬ ЕРИТРОЦИТІВ

Досліджено дію низькочастотної вібрації (діапазон частот 8–32 Гц, амплітуди 0,5 ± 0,04 та 0,9 ± 0,08 мм) на кислотну резистентність еритроцитів. Охарактеризовано кінетику окремих стадій гемолізу. Оцінено частотно-часові залежності констант швидкості стадій гемолізу. Вібрація з частотами 8–16 Гц, амплітудою 0,5 ± 0,04 та 8 Гц, амплітудою 0,9 ± 0,08 мм викликає деструктивні перебудови водно-білкового складу цитоплазми, що викликає зниження бар'єру проникності для гемолітичного агента. При вібраційному впливі інтервалу частот 20–32 Гц, в результаті окислювального стресу, переважають реакції модифікувального характеру, що викликають агрегацію клітинних білків, зокрема білка смуги 3.

O. I. Dotsenko, A. M. Mischenko

Donetsk National University

INFLUENCE OF LOW-FREQUENCY VIBRATION ON THE ERYTHROCYTES ACID RESISTANCE

The influence of low-frequency vibration (frequency range 8–32 Hz, amplitudes 0.5 ± 0.04 and 0.9 ± 0.08 mm) on the erythrocytes' acid resistance was studied. The kinetics of various hemolysis stages was investigated. The time-frequency dependences of the kinetics constants of hemolysis stages were obtained and discussed. It was shown that 8–16 Hz vibration with the 0.5 mm amplitude and 8 Hz with 0.9 mm causes destructive reorganizations of a cytoplasm's water-protein structure. It leads to decrease in a permeability barrier for a hemolytic agent. As a result of oxidizing stress the vibration in the frequency range of 20–32 Hz causes the modifying reactions leading to the aggregation of cellular proteins and, in particular, the band 3 protein.

© О. И. Доценко, А. М. Мищенко, 2011

Введение

Вибрация относится к факторам, обладающим высокой биологической активностью. Однако действие вибрации на изолированные клетки и ткани до сих пор не является предметом специальных исследований, хотя каждому исследователю должно быть ясно, что механизм биологического действия вибрации, как и других видов механических колебаний, не может быть разгадан до тех пор, пока не будет изучено ее действие на клетки.

И цитоплазма, и мембрана клетки содержат сеть полноразвернутых белков, поляризующих и структурирующих воду в многослойные образования [5; 12; 15; 16]. Такая система исключительно чувствительна к внешним воздействиям благодаря взаимосвязи колебаний «золь – гель» структур. «Золь – гель» структуры клетки – универсальный акцептор внешних электромагнитных полей, механических и гравитационных колебаний, который сохранил свою фундаментальную роль в эволюции и после появления специализированных рецепторных белков и рецепторных клеток [1; 15]. Участие воды в образовании единого водно-липидно-белкового комплекса и сенсорная способность реагировать на слабые (в том числе механические) воздействия, предопределяет ее функцию преобразования слабых внешних сигналов в изменение состояния активности кислородзависимых реакций в клетке. Активные формы кислорода (АФК), такие как супероксид-, гидроксилрадикалы и пероксиды, являющиеся промежуточными продуктами основного метаболизма, могут индуцировать окислительный стресс, который, в свою очередь, может приводить к изменениям и метаболическим перестройкам.

Информация о том, каким образом клетки реагируют на окислительный стресс, вызываемый низкочастотной вибрацией, в литературе отсутствует.

Для анализа влияния низкочастотной вибрации на состояние эритроцитов в работе использована оценка кинетических параметров кислотного гемолиза. Несмотря на то, что метод не новый, он достаточно часто применяется в научных исследованиях, особенно при изучении влияния лекарственных препаратов на состояние эритроцитов [7; 10; 11]. Однако часто авторы либо ограничиваются констатацией фактов, либо полученные результаты связывают с нарушением или изменением барьерной функции мембраны клетки.

Нужно отметить, что изучению механизма кислотного гемолиза посвящено несколько интересных работ [4; 8; 9], результаты которых указывают на вовлеченность в этот процесс ряда мембранных белков, в частности белка полосы 3, белков цитоскелета и окислительных процессов с участием свободных радикалов [4]. Анализ данных гемолиза с этой точки зрения (то есть механизма процесса) позволяет выявить ряд скрытых структурных изменений в белках (если они есть), участвующих в процессе гемолиза, что и дает этому методу, наряду с простотой, ряд дополнительных преимуществ.

В связи с вышеизложенным цель работы состояла в изучении влияния низкочастотных механических колебаний в интервале частот 8–32 Гц с шагом 4 Гц, амплитудами 0,5 ± 0,04 и 0,9 ± 0,08 мм на резистентность эритроцитов к воздействию гемолитического агента (*HCl*).

Материал и методы исследований

В экспериментах использовали свежую кровь доноров примерно одной возрастной группы и одного пола. Эритроциты осаждали центрифугированием. Затем эритроциты 4-кратно отмывали от плазмы *Na*-фосфатным буфером (0,015 М, *pH* 7,4), содержащим 0,15 М *NaCl*. После центрифугирования удаляли надосадочную жидкость и белый опалесцирующий слой лейкоцитов, располагающийся над осадком эритроцитов.

Эритроциты вносили в среду 0,15 М *NaCl* для получения суспензии с содержанием гемоглобина 1,1 ± 0,16 мг/мл. Суспензию эритроцитов подвергали действию вибрации в интервале частот 8–32 Гц, амплитудами 0,5 ± 0,04 и 0,9 ± 0,08 мм в течение трех часов. Вибрацию совершали при помощи вибростенда, разработанного на кафедре биофизики ДонНУ, состоящего из генератора низкочастотных сигналов синусоидальной формы, усилителя и механического преобразователя, совершающего колебания в вертикальной плоскости с заданной частотой и амплитудой. Экспериментальную кювету, заполненную суспензией эритроцитов, вертикально и прочно закрепляли на подвижной части вибратора (в этом случае механические колебания передаются в экспериментальную кювету с незначительными потерями мощности).

Изучение динамики кислотного гемолиза проводили на длине волны 650 нм (длина волны, при которой оптическая плотность образцов зависит от светорассеяния эритромассы). Измерения оптической плотности взвеси эритроцитов после добавления равного количества гемолитика производили с временным интервалом 1 с в автоматическом режиме. Измерение светопоглощения вели до получения совпадающих показаний оптической плотности, то есть до завершения гемолиза. По спектрам поглощения гемолиза рассчитывали первые производные спектров (эритрограммы), которые использовали для анализа положения и интенсивности максимумов эритрограмм. В качестве основных кинетических параметров, характеризующих структурные свойства эритроцитов, использовали кинетические параметры гемолиза – константу скорости лаг-фазы (k_1) и константу скорости выхода гемоглобина из клетки (собственно гемолиза) (k_2). $k_1 = 1/t_1$, где t_1 – суммарное время подготовительных процессов и начала выхода гемоглобина. Скорость гемолиза эритроцитов хорошо описывается кинетическими уравнениями первого порядка с независящей от времени константой скорости k_2. В этом случае зависимость оптической плотности D от времени t описывается дифференциальным уравнением (*1*), решение которого (*2*) и логарифмическая линеаризация (*3*) позволяют определить константу скорости гемолиза.

$$\frac{dD}{dt} = -k_2 D, \tag{1}$$

$$D_t = D_0 e^{-k_2 t}, \tag{2}$$

$$\ln D_t = -k_2 t + \ln D_0. \tag{3}$$

Другие параметры, предлагаемые в литературных источниках [7; 10; 11] для анализа, не отражают механизм процесса гемолиза.

Спектры поглощения гемолиза регистрировали до вибрационного воздействия (контроль), и затем каждые 20 минут в процессе эксперимента. Отдельно изучено трехчасовое влияние среды инкубирования на кинетические параметры гемолиза (далее в тексте – параметры, соответствующие частоте 0 Гц).

Все эксперименты выполнялись в трех повторностях. Статистический анализ полученных результатов проводили в программе Statistica. Достоверность различий между среднегрупповыми показателями оценивали с помощью непараметрического рангового критерия Уилкоксона и факторного анализа.

Результаты и их обсуждение

На рисунке 1 показаны зависимости константы скорости лаг-фазы гемолиза эритроцитов при вибрации с амплитудой 0,5 ± 0,04 мм в зависимости от двух факторов: частоты и времени вибрационного воздействия. Частоте 0 соответствует изменение этого параметра для контрольных серий экспериментов. Константа скорости лаг-

фазы возрастает и в течение 3-го часа эксперимента, на 25,2 ± 2,4 % превышает начальный уровень. Вибрационное воздействие в интервале частот 8–16 Гц вызывает еще больший прирост k_1 относительно начального уровня. Этот эффект дозозависимый, величины констант возрастают с увеличением времени и частоты воздействия. Воздействие с частотой 8 Гц приводит к росту констант скорости протекания лаг-фазы гемолиза к концу эксперимента на 29,2 ± 2,1 %, 12 Гц – 35,9 ± 2,3 %, 16 Гц – 36,9 ± 4,7 %. Далее в интервале частот 20–32 Гц с увеличением частоты вибрации степень увеличения констант лаг-фазы снижается. Вибрация с частотами 20, 24 Гц вызывает рост константы скорости лаг-фазы гемолиза, однако этот прирост не превышает 4 % от начального уровня. Вибрация с частотой 28 Гц приводит к незначительному (4,5 ± 1,8 %) росту константы скорости лаг-фазы в течение 2 часов воздействия, после чего она снижается до начального уровня. Вибрация с частотой 32 Гц не вызывает достоверных изменений константы скорости лаг-фазы по сравнением с начальным уровнем в течение 3 часов эксперимента.

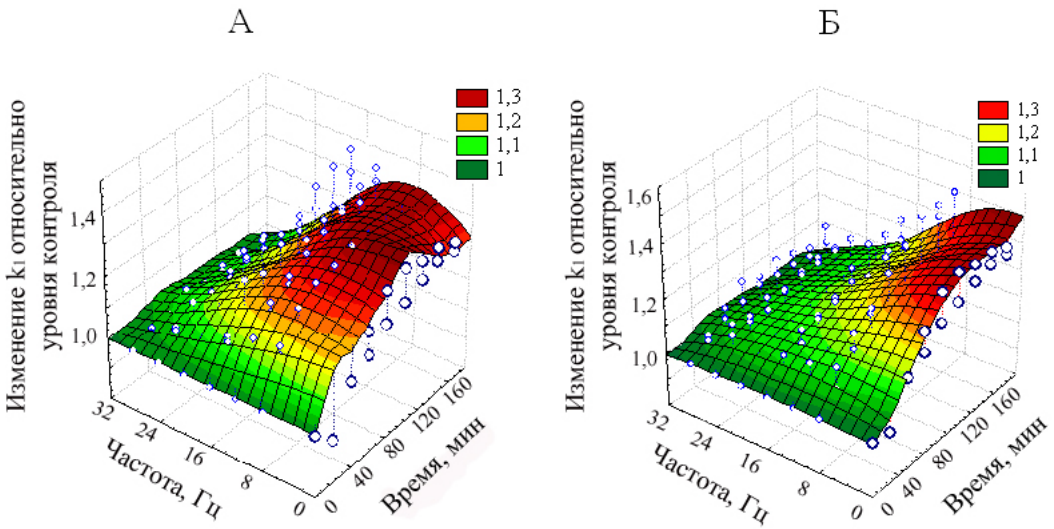


Рис. 1. Константы скорости лаг-фазы гемолиза в зависимости от частоты и длительности воздействия вибрации: *А* – амплитуда вибрации 0,5 ± 0,04 мм, *Б* – амплитуда вибрации 0,9 ± 0,08 мм

На рисунке 1*Б* показаны изменения констант скорости лаг-фазы при вибрации с амплитудой 0,9 ± 0,08 мм. Получен похожий вид частотно-временной зависимости, однако максимальный прирост величины k_1 (46,7 ± 4,1 %) регистрируется при воздействии с частотой 8 Гц. Далее с увеличением частоты воздействия степень прироста константы скорости лаг-фазы гемолиза начинает снижаться. Воздействие с частотой 12 Гц вызывает увеличение k_1 в конце эксперимента только на 8,9 ± 2,9 %. Вибрация с частотой 20 Гц приводит к незначительному росту (не более 4 %) константы скорости лаг-фазы в течение 80 минут эксперимента, после чего начинает снижаться и во временном промежутке 120–180 минут приближается к начальному уровню. При вибрации с частотой 32 Гц снижение константы скорости лаг-фазы относительно начального уровня составляет в среднем 5,9 ± 3,5 %.

Установлено, что гемолизу, вызванному *HCl*, предшествует перенос кислоты в цитозоль [4; 10]. Этот процесс идет с участием белка полосы 3. Прохождение H^+ через анионный обменник является лимитирующей стадией и ингибирование белка полосы 3

сильно влияет на скорость протекания лаг-фазы гемолиза (с увеличением степени ингибирования длительность предшествующего лизису этапа гемолиза возрастает). Согласно [4], любое воздействие, приводящее к увеличению ассоциации белка полосы 3 с компонентами клетки, также приводит к снижению скорости проникновения H^+ в цитозоль и замедлению начала гемолиза.

Эритроциты, помещенные в среду, не содержащую глюкозу и ионы K^+, теряют ионы K^+, связанные с карбоксильными группами клеточных белков, быстро истощаются по АТФ, что ведет к локальной деполяризации внутриклеточной воды и переходу цитоплазмы из геля в золь [5]. Снижение барьера проницаемости для H^+ будет приводить к увеличению скорости лаг-фазы, что мы и наблюдаем в контрольной серии. Наложение на этот процесс низкочастотных колебаний интервала частот 8–16 Гц низкой амплитуды (в нашем случае 0,5 ± 0,04 мм) усиливает процессы, описанные выше. В интервале частот 20–32 Гц на процессы деполяризации накладываются возрастающие по интенсивности процессы образования активных форм кислорода. Окислительная модификация белка полосы 3, ассоциация его окисленной формы с компонентами спектриновой сети клетки является в этом случае причиной снижения лаг-фазы процесса гемолиза в этом интервале частот. То, что низкочастотная вибрация интервала частот 24–32 Гц может вызывать окислительную модификацию белка в растворе, показано нами ранее [2; 3].

На рисунке 2 показаны зависимости констант скоростей выхода гемоглобина при вибрации с амплитудой 0,5 ± 0,04 мм в зависимости от двух факторов; частоты и времени вибрационного воздействия. Для контрольных серий прирост k_2 в конце эксперимента составил 57,9 ± 6,8 %. В процессе вибрационного воздействия в интервале 8–16 Гц прирост константы гемолиза ниже, чем в контрольной серии и снижается с увеличением частоты (8 Гц – 49,8 ± 8,4 %, 12 Гц – 48,1 ± 7,7 %, 16 Гц – 34,8 ± 11,6 %, 20 Гц – 18,7 ± 9,3 %). Вибрация с частотами 24 и 28 Гц не приводит к достоверным изменениям константы скорости гемолиза по сравнению с начальным уровнем. При частоте 32 Гц обнаруживаются незначительные изменения в сторону роста значений констант гемолиза.

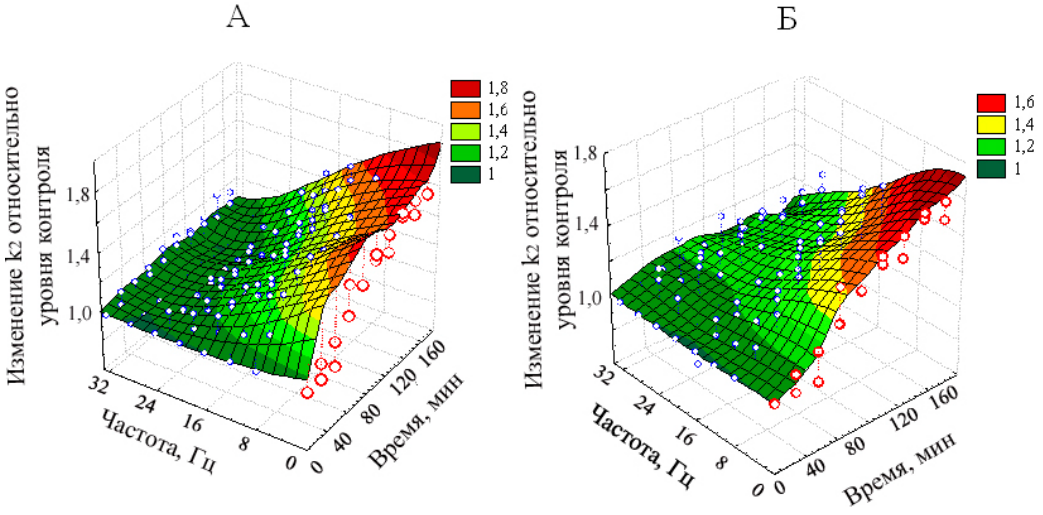


Рис. 2. Константы скорости выхода гемоглобина в зависимости от частоты и длительности воздействия вибрации: *А* – амплитуда вибрации 0,5 ± 0,04 мм, *Б* – амплитуда вибрации 0,9 ± 0,08 мм

На рисунке 2*Б* показаны изменения констант скоростей гемолиза при вибрации с амплитудой 0,9 ± 0,08 мм. И в этом случае константы гемолиза возрастают значительно в течение третьего часа эксперимента и степень увеличения констант гемолиза также определяется частотой вибрации. Как и в случае лаг-фазы прирост константы гемолиза выше контрольного уровня происходит только при вибрации с частотой 8 Гц. Во всех остальных случаях прирост константы гемолиза к концу эксперимента ниже, чем в контрольной серии, но выше, чем при тех же частотах с амплитудой 0,5 ± 0,04 мм; зависимость от частоты при этом обратная (12 Гц –32,2 ± 3,8 %, 16 Гц – 41,9 ± 14,9 %, 20 Гц – 12,5 ± 6,5 %, 24 Гц – 35,11 ± 5,4 %, 28 Гц – 28,6 ± 5,9 %, 32 Гц – 5,3 ± 3,9 %).

Центральный процесс кислотного гемолиза – расщепление гемоглобина с образованием мощного прооксиданта – гема. Процесс автоокисления гемоглобина сопряжен с образованием супероксиданион-радикала, дисмутирующего с образованием H_2O_2, способной вступать в реакцию Фентона. В связи с этим лизис эритроцитов в кислотной среде во многом обусловлен денатурацией и последующей агрегацией мембранных белков [4]. Участие мембранных белковых комплексов, в состав которых входит белок полосы 3, в терминальной стадии гемолиза показано в работе [8]. Наблюдаемое снижение скорости гемолиза эритроцитов, подвергавшихся действию низкочастотной вибрации, может свидетельствовать об увеличении степени взаимодействий белка полосы 3 с компонентами клетки или его кластеризации, что находит отражение в уменьшении скорости денатурации белковых компонентов анионных каналов.

На рисунках 3–5 показано изменение эритрограмм эритроцитов, подвергаемых воздействию вибрации с частотами 16, 24 и 32 Гц при исследуемых амплитудах. При воздействии с частотой 16 Гц, амплитудой 0,5 ± 0,04 мм положение максимумов эритрограмм не постоянно и при увеличении времени вибрационного воздействия эритрограммы сдвигаются влево относительно контроля (рис. 3*А*). Форма эритрограмм, полученных для временных промежутков (20–180 минут) практически не отличается от контроля, что свидетельствует о деструктивных перестройках водно-белкового состава, ведущих к более быстрому проникновению гемолитического агента в эритроцит. Подобный характер эритрограмм отмечается и в экспериментах по воздействию вибрации с той же частотой и амплитудой 0,9 ± 0,08 мм (рис. 3*Б*).

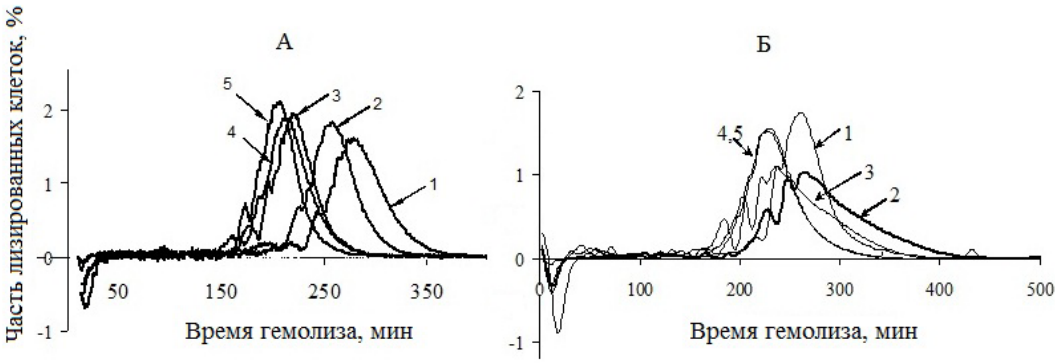


Рис. 3. Изменение эритрограмм в процессе воздействия вибрацией с частотой 16 Гц:
А – амплитуда 0,5 ± 0,04 мм: *1* – контроль, *2* – 20 мин, *3* – 40 мин, *4* – 100 мин, *5* – 180 мин;
Б – амплитуда 0,9 ± 0,08 мм: *1* – контроль, *2* – 20 мин, *3* – 60 мин, *4* – 120 мин, *5* – 180 мин

Однако эритрограммы, полученные через 20 и 60 минут воздействия меняют форму, что находит отражение в снижении высоты основного пика и расширении полосы. Наблюдаемое перераспределение эритроцитов по стойкости без изменения вре-

мени гемолиза указывает на то, что причиной является перестройка метаболизма в самих эритроцитах под действием вибрации. Последующее воздействие приводит к сдвигу эритрограмм влево (рис. 3*Б*).

На рисунках 4 и 5 показаны эритрограммы, полученные для эритроцитов, подвергавшихся вибрации с частотами 24 и 32 Гц, амплитудами 0,5 ± 0,04 и 0,9 ± 0,08 мм. В этом случае характерны в основном метаболические изменения внутри эритроцитов, что находит отражение в перераспределении эритроцитов по стойкости. Ранее было показано, что окислительная модификация белка в растворе наиболее выражена при воздействии с частотой 32 Гц [2]. В связи с этим мы предполагаем, что при вибрационном воздействии интервала частот 24–32 Гц преобладают реакции модифицирующего характера, приводящие к агрегации клеточных белков и, в частности белка полосы 3.

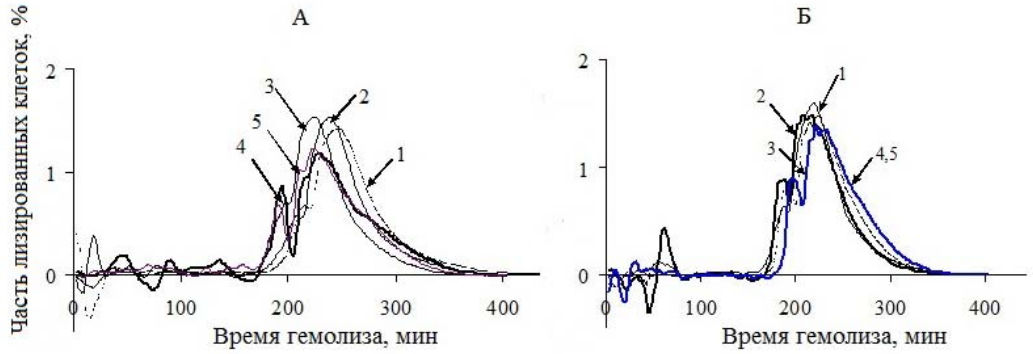


Рис. 4. Изменение эритрограмм в процессе воздействия вибрацией с частотой 24 Гц:
А – амплитуда 0,5 ± 0,04 мм: *1* – контроль, *2* – 20 мин, *3* – 60 мин, *4* – 120 мин, *5* – 180 мин;
Б – амплитуда 0,9 ± 0,08 мм: *1* – контроль, *2* – 60 мин, *3* – 120 мин, *4* – 140 мин, *5* – 180 мин

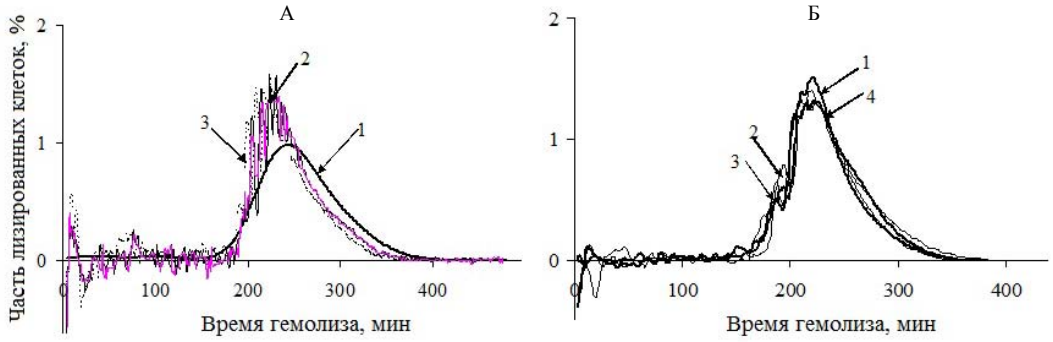


Рис. 5. Изменение эритрограмм в процессе воздействия вибрацией с частотой 32 Гц:
А – амплитуда 0,5 ± 0,04 мм: *1* – контроль, *2* – 60 мин, *3* – 160 мин;
Б – амплитуда 0,9 ± 0,08 мм: *1* – контроль, *2* – 40 мин, *3* – 80 мин, *4* – 160 мин

Обратимое образование временных структур в результате нативной агрегации белков является универсальной реакцией живой клетки на внешнее воздействие [13; 14]. Однако нативная агрегация, как и любой другой процесс в клетке, может быть объектом регуляции. Различные факторы могут вмешиваться в ее ход, инициируя возникновение новых сигнальных структур. Окислительный стресс может вызвать запуск в эритроцитах апоптозной программы, одним из признаков которой является изменение

структуры и функций двух транспортных белков – гликофорина и белка полосы 3 и устойчивости клетки к действию гемолитических агентов [6]. По-видимому, в условиях вибрационного воздействия (интервал частот 24–32 Гц, амплитуда 0,5 ± 0,04 мм (эффект при воздействии с большей амплитудой менее выражен)) начинающийся некроз провоцирует переход к апоптическому сценарию гибели клетки.

Исходя из полученных данных и данных по окислительной модификации белков в условиях действия низкочастотной вибрации [2; 3], можно предположить, что в результате нативной агрегации в условиях действия вибрации с частотами 24–32 Гц возникают структуры, запускающие каскад реакций, необходимых для деградации клетки по механизму апоптоза.

Выводы

1. Характер структурных перестроек в эритроцитах существенно зависит от частоты и амплитуды механических колебаний.

2. Вибрация с частотами 8–16 Гц, амплитудой 0,5 ± 0,04 мм и 8 Гц, амплитудой 0,9 ± 0,08 мм вызывает деструктивные перестройки водно-белкового состава цитоплазмы, приводящие к снижению барьера проницаемости для гемолитического агента.

3. При вибрационном воздействии интервала частот 20–32 Гц, в результате окислительного стресса, преобладают реакции модифицирующего характера, приводящие к агрегации клеточных белков и, в частности белка полосы 3. Следствием этих процессов является снижение констант скоростей отдельных стадий кислотного гемолиза эритроцитов.

Библиографические ссылки

1. **Галль Л. Н.** Механизм межмолекулярной передачи энергии и восприятия сверхслабых воздействий химическими и биологическими системами / Л. Н. Галль, Н. Р. Галль // Биофизика. – 2009. – Т. 51, вып. 3. – С. 563–574.
2. **Доценко О. І.** Механохімічні процеси у водних розчинах альбуміну / О. І. Доценко, Д. В. Пронько // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк, 2008. – Вып. 8. – С. 281–290.
3. **Доценко О. И.** Изучение влияния низкочастотной вибрации на активность глутатионпероксидазы эритроцитов / О. И. Доценко, В. О. Ткаченко // Вестник Харьков. нац. ун-та им. В. Н. Каразина. Серия биология. – 2010. – Вып. 11 (№ 905). – С. 166–172.
4. **Иванов И. Т.** Сравнение механизмов кислотного и щелочного гемолиза эритроцитов человека // Биофизика. – 2001. – Т. 46, вып. 2. – С. 281–290.
5. **Линг Г.** Физическая теория живой клетки: незамеченная революция. – СПб : Наука, 2008. – 376 с.
6. **Нарушение** деформационных и транспортных характеристик эритроцитов при развитии у них апоптоза / И. В. Миндукшев, В. В. Кривошлык, А. А. Добрылко и др. // Биологические мембраны. – 2010. – Т. 27, № 1. – С. 28–38.
7. **Нейропептид** карнозин увеличивает устойчивость липопротеинов и эритроцитов крови и эффективность иммунокомпетентной системы у пациентов с хронической дисциркуляторной энцефалопатией / Т. Н. Федорова, М. С. Беляев, О. А. Трунова и др. // Биологические мембраны. – 2008. – Т. 25, № 6. – С. 458–462.
8. **Трикуленко А. В.** Кинетика кислотного лизиса эритроцитов в присутствии лигандов некоторых интегральных белков плазматических мембран / А. В. Трикуленко, У. В. Панишко, Г. Л. Панкевич // Биофизика. – 1996. – Т. 41, вып. 6. – С. 1275–1277.
9. **Трикуленко О.** Кінетика кислотного лізису еритроцитів різних вікових популяцій за наявності лігандів деяких інтегральних білків плазматичних мембран / О. Трикуленко, У. Пінішко, Л. Дацюк // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологія. – 2001. – Т. 27. – С. 30–36.

10. **Холодов Д. Б.** Молекулярные и клеточные механизмы действия натрия 2-[(2,6-дихлорфенил)амино]фенилсалицилат на клеточные мембраны / Д. Б. Холодов, В. А. Николаевский, С. Н. Шамарин // Сорбционные и хроматографические процессы. – 2009. – Т. 9. – Вып. 1. – С. 137–146.
11. **Холодов Д. Б.** Изучение структурно-функциональных свойств мембран эритроцитов, модифицированных кеторолака трометамином / Д. Б. Холодов, В. А. Николаевский, С. Г. Резван // Вестник ВГУ. Химия. Биология. Фармация. – 2009. – № 1. – С. 129–135.
12. **Structural** and functional properties of hydration and confined water in membrane interfaces / E. A. Disalvo, F. Lairion, F. Martini et al. // Biochim et Biophys Acta (BBA) – Biomembranes. – 2008. – Vol. 1778, N 12. – P. 2655–2670.
13. **Matveev V. V.** Protoreaction of protoplasm // Cell. Mol. Biol. – 2005. – Vol. 51. – P. 715–723.
14. **Matveev V. V.** Native aggregation as a cause of origin of temporary cellular structures needed for all forms of cellular activity, signaling and transformations // Theoretical Biology and Medical Modelling. – 2010. – Vol. 7, N 19.
15. **Pollack G. H.** The role of aqueous interfaces in the cell // Advances in Colloid and Interface Science. – 2003. – Vol. 103. – P. 173–196.
16. **Welch G. R.** From protoplasmic theory to cellular systems biology: A 150-year reflection / G. R. Welch, J. S. Clegg // Am. J. Physiol. Cell Physiol. – 2010. – Vol. 298. – P. C1280–C1290.

Надійшла до редколегії 09.02.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 31–35.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 31–35.

УДК 595.122 (477)

О. П. Житова, О. М. Ємець

Житомирський національний агроекологічний університет
Сумський національний аграрний університет

PROSTHOGONIMUS CUNEATUS (DIGENEA, PROSTHOGONIMIDAE) З МОЛЮСКІВ *BITHYNIA TENTACULATA* В УКРАЇНІ

Партеніти та личинки *Prosthogonimus cuneatus* Rudolphi, 1809 у прісноводних молюсків *Bithynia tentaculata* вперше виявлені у східному Поліссі (заплава р. Псел, Сумська обл.). Наведено морфологічну характеристику церкарій *P. cuneatus*. Порівняно розміри виявлених авторами спороцист і личинок *P. cuneatus* із партенітами та церкаріями цього ж виду трематоди, описаними Т. О. Краснолобовою (1961), Л. В. Філімоновою та В. І. Шаляпіною (1980) та Є. Аристановим (1986) з молюсків *B. tentaculata*, *B. inflata* та *B. caerulans*.

Е. П. Житова, А. М. Емец

Житомирский национальный агроэкологический университет
Сумской национальный аграрный университет

PROSTHOGONIMUS CUNEATUS (DIGENEA, PROSTHOGONIMIDAE) ИЗ МОЛЛЮСКІВ *BITHYNIA TENTACULATA* В УКРАИНЕ

Партениты и личинки *Prosthogonimus cuneatus* Rudolphi, 1809 у пресноводных моллюсков *Bithynia tentaculata* впервые обнаружены в восточном Полесье (излучина р. Псел, Сумская обл.). Представлена морфологическая характеристика церкарий *P. cuneatus*. Проведен сравнительный аналіз размеров выявленных авторами спороцист и личинок *P. cuneatus* с партенитами и личинками этого же вида трематоды, описанными Т. А. Краснолобовой (1961), Л. В. Филимонововой и В. И. Шаляпиной (1980) и Е. Арыстановым (1986) из моллюсков *B. tentaculata*, *B. inflata* и *B.caerulans*.

Y. P. Zhytova, A. M. Yemets

Zhitomir National Agroecological University
Sumy National Agrarian University

PROSTHOGONIMUS CUNEATUS (DIGENEA, PROSTHOGONIMIDAE) IN *BITHYNIA TENTACULATA* MOLLUSKS IN UKRAINE

Parthenitae and larvae of *Prosthogonimus cuneatus* Rudolphi, 1809 in the fresh water mollusk *Bithynia tentaculata* s were firstly found in the eastern Polissya (the Psel river bend, Sumy oblast). The paper presents the morphological characteristics of the *P. cuneatus* cercariae. Comparative analysis of the dimensional data of *P. cuneatus* sporocysts and larvae with their parthenitae and larvae described by T. A. Krasnolobova (1961), L. F. Filimonova and V. I. Shalyapina (1980), and E. Arystanov (1986) from *B. tentaculata*, *B. inflata* and *B.caerulans* mollusks was made.

Вступ

Простогонімоз – один із небезпечних трематодозів птахів. Збудники простогонімозу в Україні – трематоди родини Prosthogonimidae: *Prosthogonimus cuneatus*

© О. П. Житова, О. М. Ємець, 2011

Rudolphi, 1809, *P. anatinus* Markov, 1902, *P. ovatus* Rudolphi, 1809 та *P. spinatus* Schevzov, 1965 із триксенним життєвим циклом. Найпатогенніші та найпоширеніші види – *P. cuneatus* та *P. ovatus* [8; 14; 15]. На території України проміжні хазяяї трематоди *P. ovatus* – молюски *Bithynia leachi* (Sheppard) та *B. tentaculata* (Linnaeus), для трематоди *P. cuneatus* – *B. leachi*. За межами України для *P. ovatus* як проміжні хазяяї відмічені *B. leachi*, *B. tentaculata*, *Anisus albus* (Muller), *A. acronicus* (Ferussac), для *P. cuneatus* – *B. leachi*, *B. tentaculata*, *B. troscheli* (Paasch), *P. cuneatus* (Hansen), *B. caerulans* (Westerlund), *A. acronicus* [2; 11; 13].

Аналіз літературних джерел свідчить, що дані про виявлення партеніт і личинок трематод *P. cuneatus* та *P. ovatus* у прісноводних молюсків України нечисленні. Церкарії *P. cuneatus* виявлено тільки раз (у 1956 р.) Г. І. Вергун [4] у молюсках *B. leachi* з невеликої пересихаючої водойми в районі р. Сіверський Донець. У своїй роботі автор не дає детального опису партеніт і церкарій *P. cuneatus*, а лише констатує їх знаходження. Тому мета нашої роботи полягала у здійсненні детального опису спороцист і личинок *P. cuneatus*, виявлених нами у молюсків *B. tentaculata* в р. Псел.

Матеріал і методи досліджень

Матеріал для досліджень – збори прісноводних молюсків *B. tentaculata* в 2010 р. на території Сумщини. Досліджено 100 екз. молюсків. Видову належність *B. tentaculata* здійснювали конхологічним методом за В. В. Аністратенко та А. П. Стадниченко [1]. Морфологію спороцист і церкарій вивчали на живих екземплярах із використанням вітальних барвників. Статистичну обробку даних здійснювали методом варіаційної статистики [9].

Результати та їх обговорення

У молюсків *B. tentaculata* виявлено церкарії, які за своїми розмірами та будовою подібні личинкам *P. cuneatus*, описанним Т. О. Краснолобовою та Є. Аристановим [2; 8].

Церкарія *Prosthogonimus cuneatus.* Проміжний хазяїн – *Bithynia tentaculata*. Локалізація – геатопанкреас. Місце виявлення – заплава р. Псел, с. Ворожба, Лебединський р-н, Сумська обл. ЕІ (2010 р.) – 1 %.

Церкарії дрібні, тіло малопрозоре, овальної форми. Довжина – 0,099 ± 0,003 мм, ширина – 0,040 ± 0,002 мм. Кутикула гладка. Ротовий присосок майже в 1,5 раза більший за черевний. Довжина ротового присоска – 0,027 ± 0,001 при ширині 0,021 ± 0,001 мм. Черевний присосок менший за розміром, довжина його – 0,0182 ± 0,0003 мм при ширині 0,0157 ± 0,0002 мм. Стилет має розвинену бульбу, він може втягуватись і висовуватись із присоска. Довжина стилета – 0,0129 ± 0,0002 мм. Травна система недорозвинена та представлена тільки фаринксом, діаметр якого 0,0159 ± 0,0002 мм, коротким стравоходом і передніми ділянками кишечника.

Залоз проникнення чотири пари, розташовані на рівні черевного присоска. Екскреторний міхур товстостінний, *V*-подібної форми. Екскреторна формула 2 [(2+2+2) + (2+2+2)] = 24. На задньому кінці тіла церкарій є добре розвинена каудальна кишеня, в яку входить проксимальна частина хвоста. Довжина хвоста – 0,078 ± 0,004 мм, ширина – 0,0169 ± 0,0003 мм (рис. 1).

Церкарії *P. cuneatus* розвиваються у спороцистах овальної та округлої форми, 0,258 ± 0,031 мм довжини та 0,456 ± 0,088 мм ширини (табл.). У спороцистах розвивається 2–3 церкарії та їх ембріони.

Виявлені Л. Ф. Філімоновою та В. І. Шаляпіною [11] церкарії *P. cuneatus* у молюсках *B. inflate* відрізняються від наших більшим стилетом і меншим розміром фаринкса.

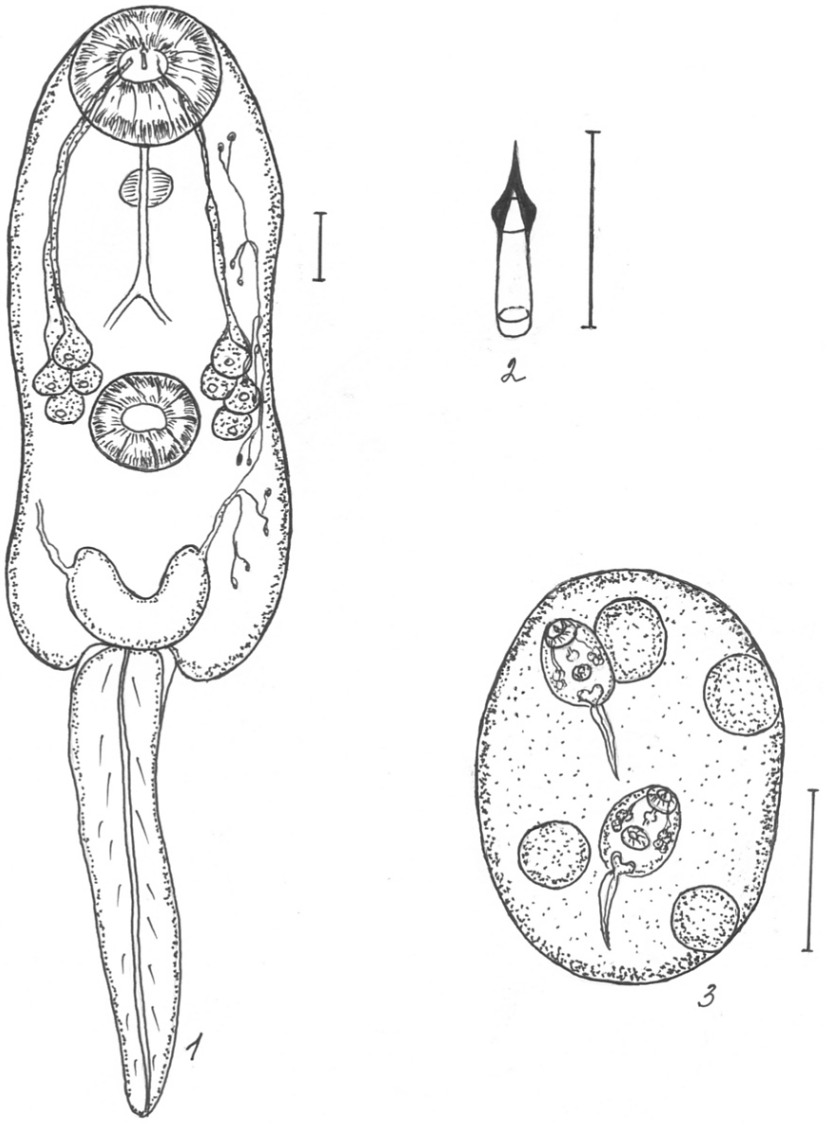


Рис. 1. *Prosthogonimus cuneatus*:
1 – церкарія, *2* – стилет, *3* – спороциста; масштабна лінійка: *1* – 0,01 мм, *2* – 0,01 мм, *3* – 0,1 мм.

До знайдених нами церкарій наближені личинки *Cercaria acris* Skw., детальний опис яких наведено М. І. Чорногоренко-Бідуліною [12]. Ця форма виявлена нею в молюсках *B. tentaculata* з нижнього Дніпра. Уперше *Cercaria acris* Skw. виявлено Скворцовим у тілі *B. tentaculata* з Волги та Ветлуги [12]. Описана М. І. Чорногоренко-Бідуліною [12] церкарія відрізнялась від згаданої форми наявністю не двох, а чотирьох пар залоз проникнення та формою стилета.

Відомості про знаходження церкарій *P. cuneatus* представлено в роботі Ю. В. Белякової [3]. Нею відмічено, що *P. cuneatus* – аналог церкарії *Cercaria helvetica* XI Dubois, 1929 (*Prosthogonimus cuneatus* (Cercaria helvetica XI – Dubois)), опис яких наведено в роботі Т. О. Гінецинської та О. О. Добровольского [5]. Аналіз літературних даних показав, що *Cercaria helvetica* XI – Dubois, відрізняється від *P. cuneatus* розмірами присосків, черевний присосок більший за ротовий.

Життєвий цикл *P. cuneatus* досліджено Т. О. Краснолобовою [8]. Цикл розвитку *P. cuneatus* досить складний і протікає з чергуванням поколінь. Як першого хазяїна Т. О. Краснолобова згадує молюсків *B. leachi* та *B. tentaculata*, другого – личинок та імаго бабок із родів *Libellula*, *Anax*, *Cordulia*.

Таблиця

Основні розміри (мм) спороцист і церкарій *P. cuneatus* та близьких видів

Показники	*P. cuneatus* (власні дані)	*Cercaria acris* [12]	*P. cuneatus* [8]	*P. cuneatus* [11]	*P. cuneatus* [2]
Спороцисти, $n = 15$					
Довжина	0,18–0,42	0,201	0,18	–	0,168–0,530
Ширина	0,14–0,30	0,124	0,12	–	0,112–0,280
Церкарії, $n = 27$					
Довжина тіла	0,08–0,14	0,124	0,150–0,160	0,103–0,157	0,093–0,140
Ширина тіла	0,03–0,05	0,062	0,067–0,070	0,040–0,063	0,029–0,050
Довжина ротового присоска	0,025–0,03	–	–	0,028–0,030	0,025–0,030
Ширина ротового присоска	0,018–0,026	–	–	0,022–0,030	0,017–0,025
D ротового присоска	–	0,028	0,027–0,030	–	–
Довжина черевного присоска	0,016–0,02	–	–	0,020–0,022	0,016–0,02
Ширина черевного присоска	0,015–0,018	–	–	0,017–0,020	0,015–0,018
D черевного присоска	–	0,016	0,021–0,025	–	–
Довжина стилета	0,012–0,014	0,010	0,012	0,017	0,018
D фаринкса	0,015–0,018	–	–	0,008	0,015–0,017
Довжина хвоста	0,050–0,102	0,108–0,124	0,065–0,075	0,097–0,123	0,050–0,103
Ширина хвоста	0,015–0,018	–	0,020–0,022	0,014–0,017	–

Дефінітивні хазяї в межах України: *Anser anser* dom., *Anas platyrhynchos* dom., *A. crecca*, *A. acuta*, *Aythya fuligula*, *A. nyroca*, *A. ferina*, *Hypotriorchis subbuteo*, *Gallinula chloropus*, *Fulica atra*, *Gallus gallus* dom., *Squatarola squatarola*, *Tringa totanus*, *Numenius arquata*, *Phalaropus lobatus*, *Philomachus pugnax*, *Gallinago gallinago*, *Stercorarius pomarinus*, *Larus argentatus*, *L. melanocephalus*, *L. genei*, *Chlidonias nigra*, *Hydroprogne caspia*, *Dendrocopos major*, *Cyanosylvia svecica*, *Turdus viscivorus*, *Sturnus vulgaris*, *Garrulus glandarius*, *Corvus frugilegus*, *C. cornix* [7].

За останні роки суттєвих змін зазнали погляди на систематику та видову належність прісноводних молюсків [1; 10]. Вид молюсків, визначений В. І. Жадіним як *B. leachi* [6], на сьогодні відомий як *Codiella leachi* (Sheppard). Тому визначення *B. leachi* проміжним хазяїном трематод *P. cuneatus* та *P. ovatus* – помилкове, потребує уточнення.

Результати наших досліджень підтверджують, що провідну роль у поширенні простогонімозу птахів відіграють молюски *B. tentaculata* – одні з поширених видів роду *Bithynia* на території України.

Висновки

Церкарії *P. cuneatus* для території Сумщини вказано вперше. Отримані результати та аналіз літературних джерел свідчать, що форма, описана М. І. Чорногоренко-Бідуліною з нижнього Дніпра [12], може бути віднесена до *P. cuneatus*. У подальшому для підвищення ефективності профілактичних заходів у боротьбі з небезпечними тре-

матодозами буде продовжено вивчення трематодофауни черевоногих молюсків із водойм Сумщини.

Бібліографічні посилання

1. **Анистратенко В. В.** Литторинообразные, риссоиобразные / В. В. Анистратенко, А. П. Стадниченко // Фауна Украины. – К. : Наук. думка, 1994. – Т. 29, вып. 1. – 175 с.
2. **Арыстанов Е.** Фауна партенит и личинок трематод моллюсков дельты Амударьи и юга Аральського моря. – Ташкент : Фан, 1986. – 157 с.
3. **Белякова Ю. В.** Церкарии Кургальджинских озер // Паразиты – компоненты водных и наземных биоценозов Казахстана. – Алма-Ата : Наука, 1981. – С. 28–57.
4. **Вергун Г. И.** О фауне личинок трематод в моллюсках р. Северского Донца и его пойменных водоемах в районе Среднего течения // Тр. НИИ биол. и биологического ф-та Харьк. гос. ун-та. – 1957. – Т. 30. – С. 147–166.
5. **Гинецинская Т. А.** К фауне личинок трематод пресноводных моллюсков Дельты Волги // Т. А. Гинецинская, А. А. Добровольский // Тр. Астраханского заповедника: Сб. гельминтол. работ. – 1964. – Вып. 9. – С. 64–91.
6. **Жадин В. И.** Моллюски пресноводных и солоноватых вод СССР. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1952. – 376 с.
7. **Каталог** гельминтов позвоночных Украины. Трематоды наземных позвоночных / За ред. Н. И. Искова, В. П. Шарпило, Л. Д. Шарпило, В. В. Ткач. – К., 1995. – 93 с.
8. **Краснолобова Т. А.** Жизненный цикл возбудителя заболевания домашних птиц – *Prosthogonimus cuneatus* Rudolphi, 1809 // Helminthologia. – 1961. – Т. 3. – С. 183–191.
9. **Лакин Г. Ф.** Биометрия. – М. : Высш. шк., 1973. – 348 с.
10. **Першко І. О.** Систематична структура родин Bithyniidae, Lithoglyphidae, Melanopsidae (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia) за результатами конхіологічних, анатомічних та каріологічних досліджень: Автореф. дис. … канд. біол. наук. – К., 2006. – 20 с.
11. **Филимонова Л. В.** Церкарии трематод в переднежаберных молюсках *Bithynia inflata* из озер северной Кулунды / Л. В. Филимонова, В. И. Шаляпина // Тр. ГЕЛАН. – 1980. – Т. 30. – С. 113–124.
12. **Чорногоренко-Бідуліна М. І.** Фауна личинкових форм трематоди в молюсках Дніпра. – К. : Вид-во АН УРСР, 1958. – 109 с.
13. **Шарпило В. П.** Фауна Украины. Плагиорхиаты (Plagiorchiata) / В. П. Шарпило, Н. И. Искова. – К. : Наук. думка, 1989. – Т. 34, вып. 3. – 276 с.
14. **Macy Ralph W.** On the life cycle of the trematode *Prosthogonimus cuneatus* (Rudolphi, 1809) (Plagiorchiidae) in Egypt // Trans. of the Amer. Microscop. – 1965. – Vol. 84, № 4. – P. 577–580.
15. **Monteiro C. M.** *Prosthogonimus ovatus* (Rudolphi) (Digenea, Prosthogonimidae) em tres especies de aves aquaticas da Sul do Brasil / C. M. Monteiro, J. F. R. Amato, S. B. Amato // Rev. Bras. Zool. – 2007. – Vol. 24, N 1. – P. 253–257.

Надійшла до редколегії 19.01.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 36–40.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 36–40.

УДК 581. 02+581.9:712.42

Г. А. Заїко, Ю. В. Лихолат

Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ СТІЙКОСТІ ОСНОВНИХ ПРЕДСТАВНИКІВ КВІТУЧИХ ГАЗОНІВ В УМОВАХ МІСЬКОГО СЕРЕДОВИЩА

Установлено особливості активності ферментів антиоксидантного комплексу (каталази, пероксидази, поліфенолоксидази) та глутатіон-аскорбінової захисної системи основних представників декоративноквітучих рослин (13 газонотвірних видів), що використовуються для створення газонів в умовах міського середовища. Один з основних критеріїв стійкості рослин – рівень прооксидантно-антиоксидантних метаболічних процесів. Установлено найпристосованіші до несприятливих умов навколишнього середовища види, які можна рекомендувати для створення квітучих газонів в умовах промислового міста.

А. А. Заико, Ю. В. Лихолат

Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ УСТОЙЧИВОСТИ ОСНОВНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ЦВЕТУЩИХ ГАЗОНОВ В УСЛОВИЯХ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ

Установлены особенности активности ферментов антиоксидантного комплекса (каталазы, пероксидазы, полифенолоксидазы) и глутатион-аскорбиновой защитной системы основных представителей декоративноцветущих растений (13 газонообразующих видов), которые используются для создания газонов в условиях городской среды. Один из основных критериев устойчивости растений – уровень прооксидантно-антиоксидантных метаболических процессов. Установлены наиболее приспособленные к неблагоприятным условиям окружающей среды виды, которые можно рекомендовать для создания цветущих газонов в условиях промышленного города.

G. A. Zaiyko, Y. V. Lykholat

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

PHYSIOLOGICAL FEATURES OF TOLERANCE OF THE MAIN SPECIES OF BLOOMING LAWNS IN THE URBAN ENVIRONMENT

The activity of enzymes of the antioxidative complex and glutathione-ascorbic acid system of the main species of decoratively-flowering plants used for blooming lawns in the urban environment are determined. The activity of catalase, peroxydase and polyphenoloxydase, and the content of glutathione and ascorbic acid in 13 plant species were analyzed. One of the basic criteria of plants tolerance is the level of prooxydative and antioxydative metabolic processes. The plant species resistant to adverse conditions are recommended for use in the blooming lawns design in industrial cities.

© Г. А. Заїко, Ю. В. Лихолат, 2011

Вступ

Один із найефективніших засобів оптимізації довкілля промислових центрів – їх озеленення [10]. Вагому частку при цьому становлять трав'янисті рослини, основу яких складають газонні трави, що сприяють вільному провітрюванню території [11]. Перевага використання в озелененні саме газонних покривів також полягає в тому, що площа їх листкової поверхні в 1,7–2,0 раза більша порівняно із зімкнутими деревними парковими насадженнями [10], що дозволяє затримувати у 10 разів більше пилу, ніж деревні насадження тієї ж площі [5].

Однак дана рослинність, як і інші компоненти екосистем, чутлива до техногенного забруднення. Стан дернового покриву на промислових територіях залежить у першу чергу від стійкості рослин до токсикантів, які містяться у викидах промислових підприємств [10; 11].

До систем захисту організму від ушкоджень унаслідок несприятливих факторів середовища належать ферменти, які знешкоджують вільні радикали та пероксиди: каталаза, пероксидаза, поліфенолоксидаза [4; 13]. Підвищенню стійкості рослин сприяють значною мірою аскорбінова кислота та глутатіон [16]. Фізіологічна антиоксидантна система забезпечує підтримання гомеостазу за дії різних екстремальних факторів, у тому числі й промислового забруднення [1; 2].

Враховуючи те, що в доступній літературі проблемі всебічного вивчення фізіолого-біохімічних показників квітучих рослин, використанню їх в озелененні приділяється недостатня увага, мета нашої роботи – на основі активності ферментів антиоксидантного комплексу та дії глутатіон-аскорбінової системи основних представників декоративних трав виділити найперспективніші квітково-декоративні види для створення квітучого газону.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкти досліджень – представники трав'янистих декоративноквітучих рослин: *Achillea submillefolium* Klok. et Ktytzka, *Artemisia vulgaris* L., *Barkhausia rhoeadifolia* Bieb., *Cichorium intybus* L., *Festuca orientalis* (Hack.) V. Krecz. et Bobr., *Lotus ucrainicus* Klok., *Poa angustifolia* L., *Potentilla argentea* L., *Sedum acre* L., *Taraxacum officinale* Webb ex Wigg., *Trifolium pratense* L., *Vicia cracca* L., *Viola odorata* L., що зростали на території ботанічного саду ДНУ ім. Олеся Гончара. Розташований фактично в центрі промислового міста, ботанічний сад зазнає впливу органічних і неорганічних полютантів. У зв'язку з цим при проведенні інтродукційної роботи нам доводиться враховувати стійкість рослин до умов навколишнього середовища, один із показників якої – рівень прооксидантно-антиоксидантних метаболічних процесів.

Визначення активності пероксидази проводили за А. Н. Бояркіним [4; 5; 7; 12]. Метод вимірювання активності ферменту, запропонований А. Н. Бояркіним, ґрунтується на обчисленні швидкості окислення бензидину під дією ферменту, що міститься в рослинах, до утворення продукту окислення синього кольору певної концентрації, що заздалегідь установлюється на фотоелектроколориметрі.

Визначення активності каталази ґрунтується на урахуванні кількості перекису водню, що розклався під дією ферменту шляхом титрування перманганатом калію [4; 6].

Визначення активності поліфенолоксидази базується на вимірюванні активності ферменту за швидкістю окислення парафенілендіаміну з утворенням сполук фіолетового кольору певної концентрації. Вимірювання активності поліфенолоксидази проводилося за А. Н. Бояркіним [4; 5].

Визначення вмісту в рослинному матеріалі аскорбінової кислоти та глутатіону проводили методом Т. Л. Петта (у модифікації С. М. Прокошева), заснованим на здатності аскорбінової кислоти відновлювати 2,6-дихлорфеноліндофенол. Визначення вмісту глутатіону пов'язане з його здатністю відновлювати вільний йод, утворений при титруванні екстракту в кислому середовищі [5; 7].

Статистичну обробку даних проводили з використанням критерію Стьюдента. Достовірність відмінностей вираховувалась при 5 % рівні значущості.

Результати та їх обговорення

Дія будь-яких абіотичних і біотичних чинників на рослинний організм, зокрема різкі перепади температури, низький рівень вологи у повітрі та ґрунті, часті посухи або викиди промислових підприємств, запускають механізми захисної системи рослин [9; 15]. В основі біологічного захисту видів стоїть біохімічна адаптація, що активно проявляється у випадку, коли у рослин немає інших способів уникнути дестабілізації раніше сформованих у них процесів метаболізму [14]. Одна з найхарактерніших реакцій рослини на дію будь-яких стресових факторів – зміна активності окисно-відновних ферментів [4]. При дослідженні активності каталази рослинних об'єктів виявили підвищену активність даного ферменту в осінній період (табл. 1). Однією з причин цього явища вважається підвищений вміст шкідливих речовин у листках рослин наприкінці періоду вегетації [3; 6; 15].

Аналогічна особливість відмічалася для активності пероксидази в усіх досліджуваних об'єктах незалежно від періоду сезону (див. табл. 1). Підвищений рівень активності ензиму підтверджує той факт, що джерелом активного кисню при каталітичній дії пероксидази можуть слугувати як перекис водню, так і органічні перекиси, у тому числі перекиси ненасичених жирних кислот і каротину. До субстрату, що окислюється пероксидазою за присутності перекису водню, можна віднести більшість фенолів і фенольних кислот.

Для того щоб стримувати підвищений рівень пероксидації, необхідна потужніша система захисту. При цьому стійкі рослини до несприятливих факторів мають вищі рівні антиоксидантів, тобто ефективнішу систему захисту, яка попереджає окисну деструкцію та забезпечує структурну та функціональну стабільність клітинних мембран [6; 8]. У зв'язку з цим показники активності поліфенолоксидази (див. табл. 1) для всіх досліджуваних видів рослин у літньому періоді значно нижчі порівняно з показниками активності поліфенолоксидази восени.

На основі проведених досліджень активності ферментів антиоксидантного комплексу, які гальмують реакцію супероксидатзалежної пероксидації ліпідів шляхом дисмутації вільних радикалів, що формуються в результаті вільнорадикальних реакцій у перекис водню, дані ензими, виявляючи антиоксидантні властивості, запобігають появі первинних продуктів перекисного окислення ліпідів і, завдяки цьому, уповільнюють вільнорадикальні процеси.

Один із критеріїв стійкості рослин – вміст аскорбінової кислоти та глутатіону. Це одні з найважливіших протекторів процесів пероксидного окиснення ліпідів [16]. Їх підвищення в осінній період, порівняно з літнім (табл. 2), у всіх видів досліджуваних рослин – свідчення того, що відбувається реакція рослинного організму на дію стресових чинників.

Установлені особливості зміни активності антиоксидантних ферментів і протекторів дають можливість стверджувати доцільність визначення їх активності при відборі стійкого асортименту рослин для озеленення міських територій.

Таблиця 1

Активність ($M \pm m$) пероксидази, каталази та поліфенолоксидази декоративноквітучих рослин влітку та восени 2010 року

Назва виду	Пероксидаза			Каталаза			Поліфенолоксидаза		
	літо	осінь	t_e	літо	осінь	t_e	літо	осінь	t_e
Achillea submillefolium	0,358 ± 0,0050	0,524 ± 0,0050	2,21	0,081 ± 0,0037	0,154 ± 0,0039	2,47	0,215 ± 0,0010	0,312 ± 0,0012	2,35
Artemisia vulgaris	0,871 ± 0,0065	1,204 ± 0,0067	2,32	0,124 ± 0,0021	0,320 ± 0,0019	3,25	0,102 ± 0,0008	0,187 ± 0,0010	2,56
Barkhausia rhoeadifolia	0,150 ± 0,0018	0,171 ± 0,0018	1,17	0,433 ± 0,0022	0,564 ± 0,0034	2,32	0,078 ± 0,0007	0,134 ± 0,0010	2,78
Cichorium intybus	1,682 ± 0,0070	2,453 ± 0,0077	4,56	0,131 ± 0,0019	0,191 ± 0,0024	1,98	0,250 ± 0,0011	0,376 ± 0,0012	4,01
Festuca orientalis	1,075 ± 0,0050	1,985 ± 0,0054	4,02	0,201 ± 0,0040	0,378 ± 0,0027	4,60	0,056 ± 0,0006	0,129 ± 0,0006	4,22
Lotus ucrainicus	0,100 ± 0,0020	0,134 ± 0,0020	2,10	0,157 ± 0,0022	0,222 ± 0,0032	2,76	0,100 ± 0,0015	0,180 ± 0,0016	3,73
Poa angustifolia	1,098 ± 0,0053	1,870 ± 0,0048	4,19	0,298 ± 0,0030	0,389 ± 0,0033	2,97	0,080 ± 0,0011	0,132 ± 0,0011	2,90
Potentilla argentea	0,092 ± 0,0013	0,145 ± 0,0015	2,99	0,162 ± 0,0026	0,299 ± 0,0021	2,39	0,060 ± 0,0012	0,102 ± 0,0015	2,89
Sedum acre	0,012 ± 0,0014	0,031 ± 0,0037	1,91	0,085 ± 0,0037	0,145 ± 0,0051	2,18	0,049 ± 0,0010	0,089 ± 0,0012	2,69
Taraxacum officinale	0,930 ± 0,0030	1,304 ± 0,0031	2,01	0,177 ± 0,0033	0,254 ± 0,0035	2,15	0,105 ± 0,0015	0,167 ± 0,0016	2,41
Trifolium pratense	0,602 ± 0,0021	0,997 ± 0,0023	2,35	0,201 ± 0,0020	0,304 ± 0,0025	2,30	0,267 ± 0,0020	0,402 ± 0,0022	3,85
Vicia cracca	0,200 ± 0,0018	0,309 ± 0,0018	2,00	0,097 ± 0,0015	0,131 ± 0,0030	2,10	0,050 ± 0,0008	0,081 ± 0,0009	3,03
Viola odorata	0,215 ± 0,0020	0,390 ± 0,0021	2,18	0,091 ± 0,0037	0,131 ± 0,0051	2,12	0,066 ± 0,0012	0,098 ± 0,0017	2,14

Примітка: t_e – критерій Стьюдента, $t_{0,05} = 2,08$.

Таблиця 2

Вміст ($M \pm m$) аскорбінової кислоти та глутатіону у декоративноквітучих рослинах улітку та восени 2010 року

Назва виду	Аскорбінова кислота			Глутатіон		
	літо	осінь	t_e	літо	осінь	t_e
Achillea submillefolium	0,110 ± 0,0021	0,160 ± 0,0023	2,21	0,072 ± 0,0011	0,205 ± 0,0024	4,05
Artemisia vulgaris	0,264 ± 0,0023	0,421 ± 0,0024	4,56	0,307 ± 0,0019	0,564 ± 0,0030	3,22
Barkhausia rhoeadifolia	0,113 ± 0,0020	0,265 ± 0,0021	4,00	0,859 ± 0,0045	1,098 ± 0,0067	3,11
Cichorium intybus	0,724 ± 0,0032	1,022 ± 0,0036	2,69	1,166 ± 0,0049	1,954 ± 0,0054	3,44
Festuca orientalis	0,220 ± 0,0029	0,398 ± 0,0030	3,86	0,767 ± 0,0056	1,129 ± 0,0066	4,05
Lotus ucrainicus	0,223 ± 0,0021	0,250 ± 0,0025	1,68	0,256 ± 0,0026	0,298 ± 0,0031	1,49
Poa angustifolia	0,863 ± 0,0056	1,323 ± 0,0067	2,90	0,921 ± 0,0067	1,598 ± 0,0088	4,01
Potentilla argentea	0,700 ± 0,0035	1,002 ± 0,0040	2,98	0,580 ± 0,0033	0,990 ± 0,0050	3,53
Sedum acre	0,140 ± 0,0019	0,200 ± 0,0021	2,10	0,096 ± 0,0011	0,179 ± 0,0019	2,75
Taraxacum officinale	0,796 ± 0,0031	1,059 ± 0,0033	3,47	0,897 ± 0,0057	1,682 ± 0,0070	5,00
Trifolium pratense	1,354 ± 0,0078	1,983 ± 0,0082	3,92	0,545 ± 0,0034	0,899 ± 0,0042	2,97
Vicia cracca	0,235 ± 0,0024	0,479 ± 0,0035	4,05	0,221 ± 0,0020	0,399 ± 0,0029	4,18
Viola odorata	0,101 ± 0,0011	0,154 ± 0,0017	2,52	0,157 ± 0,0014	0,278 ± 0,0022	3,78

Примітка: див. табл. 1.

Висновки

1. У досліджуваних квітково-декоративних видів існують відмінності між рівнем активності каталази, пероксидази та поліфенолоксидази, причому активність ферментів зростає восени.

2. Існують суттєві відмінності між умістом аскорбінової кислоти в період вегетації та при переході рослин у стан спокою. Така сама залежність спостерігається і для глутатіону. Це свідчить про реакцію рослинного організму на шкідливі зовнішні фактори.

3. Види, які відзначалися вищою активністю антиоксидантних ензимів і протекторів, можна вважати пристосованими до несприятливих чинників. У нашому досліді найстійкішими виявились *Achillea submillefolium*, *Artemisia vulgaris*, *Barkhausia rhoeadifolia*, *Cichorium intybus*, *Festuca orientalis*, *Poa angustifolia*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense*, *Vicia cracca* – перспективні квітково-декоративні види для створення квітучого газону.

Бібліографічні посилання

1. **Бессонова В. П.** Цитофизиологические аспекты воздействия тяжелых металлов на рост и развитие растений. – Запорожье : Павел, 1999. – 208 с.
2. **Котельникова И. М.** Влияние вируса табачной мозаики на содержание фосфолипидов и активность фосфолипазы *D* в листьях табака / И. М. Котельникова, Э. В. Некрасов, А. В. Крылов // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 1. – С. 73–79.
3. **Кретович В. Л.** Введение в энзимологию. – М. : Наука, 1974. – 322 с.
4. **Мартинова Н. В.** Активність окислювальних ферментів у вегетативних органах ґрунтопокривних рослин за умов дії стресу / Н. В. Мартинова, Ю. В. Лихолат // Інтродукція рослин. – 2009. – № 4. – С. 77–81.
5. **Методы** биохимического исследования растений / Под ред. А. И. Ермакова, 3-е изд. – Л. : Агропромиздат, 1987. – 430 с.
6. **Плешков Б. П.** Практикум по биохимии растений. – М. : Колос, 1968. – 183 с.
7. **Практикум** по физиологии растений. – М. : Агропромиздат, 1990. – 220 с.
8. **Серегин И. В.** Распределение кадмия, свинца, никеля и стронция в набухающих зерновках кукурузы / И. В. Серегин, А. Д. Кожевникова // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 4. – С. 635–640.
9. **Терек К. В.** Нагромадження *Cd* проростками кукурудзи та їх реакція на токсичну дію металу / К. В. Терек, М. С. Юревич, Н. Я. Речевська // Физиология и биохимия культурных растений. – 2000. – Т. 32, № 6. – С. 506–511.
10. **Трешоу М.** Загрязнение воздуха и жизнь растений. – Л. : Гидрометеоиздат, 1988. – 535 с.
11. **Тюльдюков В. А.** Газоноведение и озеленение населенных территорий / В. А. Тюльдюков, И. В. Кобозев, Н. В. Парахин. – М. : Колос, 2002. – 264 с.
12. **Хромих Н. О.** Еколого-фізіологічні аспекти гербіцидної дії на амброзію полинолисту (*Ambrosia artemisiifolia* L.) в умовах степового Придніпров'я. Автореф. дис. … канд. біол. наук. – Д. : ДНУ, 2008. – 24 с.
13. **Beauchamp C.** Superoxide dismutase: Improvend assays appliciable to acrylatide gels / C. Beauchamp, I. Fridovich // Anal. Biochem. – 1971. – Vol. 44. – P. 276–278.
14. **Fridovich I.** Superoxide radical and superoxide dismutase // Oxygen living process: Interdiscip. Approch New York, e. a. – 1981. – Vol. 43. – P. 250–272.
15. **Changes** in the activity of catalase in relation to the dormancy of grapevine (*Vitis vinifera* L.) / G. Nir, Y. Shulman, L. Fanberstein, S. Lavee // Plant Physiol. – 1986. – Vol. 81. – P. 1140–1142.
16. **Smirnoff N.** Ascorbic acid: Metabolism and functions of a multi-facetted molecule // Curr. Opin. Plant Biol. – 2000. – Vol. 3. – P. 229–235.

Надійшла до редколегії 31.01.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 41–50.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 41–50.

УДК 595.762.12:574.43

О. С. Комаров, В. В. Бригадиренко

Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

ТРОФІЧНІ ПЕРЕВАГИ *PTEROSTICHUS OBLONGOPUNCTATUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) В УМОВАХ ПІВДЕННОГО ЛІСОСТЕПУ

Досліджено переваги *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) у виборі об'єктів живлення в умовах лісових біогеоценозів південного Лісостепу Полтавської області. Проаналізовано таксономічну, розмірно-вагову та трофічну структуру запропонованих *P. oblongopunctatus* безхребетних. Установлено критерії вибору *P. oblongopunctatus* потенційних трофічних об'єктів: міцність покривів і розміри здобичі, а також її здатність до швидкого пересування.

А. С. Комаров, В. В. Бригадиренко

Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара

ТРОФИЧЕСКИЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ *PTEROSTICHUS OBLONGOPUNCTATUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Исследованы предпочтения *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) в выборе потенциальных объектов питания в условиях лесных биогеоценозов южной Лесостепи Полтавской области. Проанализирована таксономическая, размерно-весовая и трофическая структура предложенных *P. oblongopunctatus* беспозвоночных. Установлены критерии выбора *P. oblongopunctatus* потенциальных трофических объектов: твердость покровов и размеры добычи, а также ее способность быстро передвигаться.

O. S. Komarov, V. V. Brygadyrenko

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

TROPHIC PREFERENCES OF *PTEROSTICHUS OBLONGOPUNCTATUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN CONDITIONS OF SOUTH FOREST-STEPPE

The specific trophic preferences of *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) as one of the common litter zoophages in forests biogeocenoses of the south forest-steppe in the Poltava region are investigated. Taxonomic, size-weight and trophic structure of potential food objects offered to the *P. oblongopunctatus* was analysed. *P. oblongopunctatus* choice criteria of potential food objects were established: hardness of exoskeleton and size of prey and also victim's ability for to fast moving.

Вступ

Підстилка – одна з найважливіших складових лісового біогеоценозу, це постійне або тимчасове середовище перебування різноманітних груп безхребетних [15; 23; 24]. Підстилковий біогеогоризонт фокусує всю складність і динамічність біогеоценозу в цілому. Тваринне населення в ньому як група консументів виступає споживачем живої

© О. С. Комаров, В. В. Бригадиренко, 2011

та відмерлої фітомаси і, таким чином, активізує кругообіг речовин. Разом із тим воно створює певні умови для стимулювання активності редуцентів: актиноміцетів, грибів, бактерій. Підстилкова мезофауна прискорює проходження екосистемою певних етапів кругообігу речовин і трансформації енергії [2; 3; 14]. Серед підстилкової мезофауни особливий інтерес становлять популяції домінантних видів зоофагів, які виконують роль регуляторів чисельності консументів першого та другого порядків. Це, насамперед, такі представники родини Carabidae як *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787), *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824), *Calathus ambiguus* (Paykull, 1790), *C. melanocephalus* (Linnaeus, 1758) [16].

Багато літератури з дослідження трофічної спеціалізації турунів присвячено ролі цих комах як корисних для людини ентомофагів [12; 13; 25], які знищують різноманітних шкідників, що описують візуальні та лабораторні експерименти, або з найдосконалішими сучасними методиками, такими як маркування здобичі радіоактивними ізотопами або розпізнавання специфічних протеїнів [1; 8].

Достатньо досліджень присвячено вивченню трофіки турунів, що належать до роду *Pterostichus*, оскільки ці жуки проявляють себе активними хижаками та поширені у лісових біогеоценозах [20; 30; 33; 35; 39]. Вивчення жуків, які мешкають у лісах, проводилися D. F. Dennison та I. D. Hodkinson [31], J. H. Frank [32], M. Loreau [38].

При аналізі літературних джерел привертає увагу той факт, що значну частину хижих турунів, через їх широкий спектр живлення, можна було б віднести до пантофагів. Наприклад, туруни роду *Carabus* окрім різноманітних безхребетних споживають трупи комах [31; 38; 40]. У лабораторних умовах ці жуки відносно добре жили та розмножувалися, харчуючись м'ясом [21]. Крім тваринної їжі вони включають до свого раціону і рослинну: плоди, квіти та інші частини рослин [41]. Здатність перетравлювати рослинну їжу зумовлюється наявністю целюлаз, які містяться у кишковику [34]. Проте, оскільки рослинна їжа забезпечує лише виживання особин і недостатня для розмноження, а основний раціон складається завдяки тваринній їжі [40], цю групу тварин слід відносити до хижаків.

Незважаючи на досить численні здобутки у вивченні трофічних особливостей підстилкових безхребетних, залишаються маловивченими такі питання як трофічна спеціалізація домінантних видів турунів у лісових біогеоценозах південного Лісостепу (Полтавська обл.). Вирішенню цих питань на прикладі трофоконсортивних зв'язків хижих видів турунів, обраних як модельні об'єкти, що домінують, присвячено дану статтю.

Один із домінантних видів у регіоні – *P. oblongopunctatus* – транспалеарктичний неморальний вид. У Західній Європі та на території колишнього Радянського Союзу [26; 27] – характерний мешканець лісів, який домінує серед інших турунів. У європейський чистині колишнього СРСР поширений від середньої тайги до байрачних дібров степової зони [7]. Населяє як хвойні, так і листяні ліси [9]. У північній тайзі поодиноко реєструється на приморських луках [6]. *P. oblongopunctatus* – екологічно пластичний вид, що віддає перевагу температурі +16…+20 ºС та вологості 40–95 % [4; 5; 18]. Переважно нічний і сутінковий вид.

У зоні широколистяних лісів Московської області зимують жуки, активні із середини квітня до середини липня, а також із кінця серпня до кінця вересня [7; 10]. Мають весняний тип розмноження, два піки активності. Першого максимуму споживання їжі жуки досягають навесні: активізуються дорослі комахи. Максимальна активність спостерігається у кінці травня – на початку червня, під час розмноження. У середині літа (липень) переховуються в укриттях і припиняють живитися. Другий максимум (середина вересня) пояснюється активністю особин, що пов'язано з появою молодих

жуків, які готуються до зимівлі. Популяції *P. oblongopunctatus* складаються з особин трьох–чотирьох поколінь. Причому особини другого року життя складають 30–40 %, третього – не більше 8 %. Спостереження за сезонною активністю турунів виявили, що особини старших віків стають активнішими раніше за жуків, які вийшли з лялечок минулої осені [29].

Свідчення про живлення *P. oblongopunctatus* на основі серологічного аналізу наведені в работах H. Koehler [36], M. Loreau [38], Т. К. Сергеєвої та С. Ю. Грюнталя [11; 19]. Склад здобичі, що наводиться, доволі широкий, включає довгоносиків, стафілінів, різноманітних личинок (коваликів, мух, павуків, попелиць, метеликів) колембол, дощових червів, кліщів, цикад, клопів тощо.

Мета даної роботи – визначити трофічні переваги *P. oblongopunctatus* і оцінити роль хижака в регулюванні чисельності домінантних видів ґрунтово-підстилкової мезофауни природних лісових біогеоценозів південного Лісостепу Полтавської області.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження підстилкової мезофауни та трофічних спектрів домінантних турунів у герпетобії природних лісових угруповань проводились у Кременчуцькому та Козельщанському районах Полтавської області. Безхребетних збирали за допомогою пасток Барбера [17; 28] без фіксатора з невеликою кількістю сухого листя або хвої та методом ручного розбирання підстилки [22] рано вранці або у перший половині дня. Після ночі у пастках опиняється велика кількість дрібних безхребетних, які часто поїдаються хижими безхребетними, що також потрапляють до пасток. Тому виникає необхідність у їх розподілі. Для перебування безхребетних у лабораторних умовах, їх тривалого зберігання, використовували пластикові контейнери з вентиляцією, зразками підстилки та ґрунту лісових біогеоценозів, звичайних для даної групи безхребетних. Періодично зразки підстилки зволожували або замінювали на нові.

При проведенні досліджень трофіки використовували чашки Петрі зі зволоженим піском. Під час експерименту до хижака в окрему чашку Петрі (з відповідним номером) підсаджували один екземпляр передбачуваної жертви. Чашку Петрі заносили до темного прохолодного приміщення та залишали на добу. Потім перевіряли результат. У тих випадках, коли жертва не була з'їдена (негативний результат) її заміняли на іншу особину цього ж виду. Таким чином, кратність експериментів у середньому дорівнює 10. Винятки – тільки ті випадки, коли не було можливості дістати кормові об'єкти у необхідній кількості.

Результати проведених дослідів щодо трофічної спеціалізації *P. oblongopunctatus* схематично відображені на просторово-функціональній моделі. Для окремого біогеогоризонту (підстилки) модель побудована у двовимірній системі координат. Шкала осі абсцис відображає середню суху вагу тварин. Окремі трофічні рівні на осі ординат роз'єднані: знизу розподілені фітофаги та сапрофаги (разом із фітосапрофагами, копрофагами та некрофагами), над ними зоофаги I, II та III порядків (із паразитами та пантофагами включно). Таким чином, на моделі схематично показано розподіл безхребетних у окремому біогеоценозі залежно від ваги та трофічної спеціалізації.

Результати та їх обговорення

Для визначення трофічної спеціалізації P. oblongopunctatus проведено 4 399 лабораторних експериментів, у результаті яких установлено, що обрана здобич визначається ступенем хітинізації, розмірами та трофічною спеціалізацією (табл.).

Таблиця

Трофічні зв'язки *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) із домінантними групами безхребетних лісових біогеоценозів (Полтавська обл.)

Вид харчового об'єкта	Загальна кількість дослідів	Частка особин (%), з'їдених *P. oblongopunctatus*
Entomobridae sp.	87	3,4
Eurygaster integriceps Puton, 1881	38	7,9
Lathrobium sp.	43	9,3
Acari sp.	42	9,5
Syntomus truncatellus Linnaeus, 1761	50	18,0
Mesostigmata sp.	61	26,2
Porcellio scaber Latreille, 1804 (2 мм)	56	62,5
P. scaber Latreille, 1804 (1 мм)	56	78,6
Geophilidae sp.	38	78,9
Lygaeidae sp. (larvae)	37	81,1
Nabis sp.	26	84,6
Geophilidae sp.	41	85,4
Megalonotus dilatatus (Herrich-Schäffer, 1840)	58	89,7
M. chiragrus (Fabricius, 1794)	43	93,0
Linyphia sp.	30	93,3
Dermestes laniarius Illiger, 1801	17	94,1
Cetonia aurata (Linnaeus, 1758) (larvae)	26	96,2
Elateridae sp. (larvae)	39	100,0
Leptothorax crassispinus Karavaiev, 1926	40	100,0
Diptera sp. (larvae)	45	100,0
Nematocera sp.	88	100,0
Anthocoridae sp.	32	100,0
Chrysomelidae sp. (pupa)	41	100,0
Lygaeidae sp. (larvae)	33	100,0
Inocellia crassicornis Schneid (larvae)	15	100,0
Thanasimus formicarius Linnaeus, 1758	17	100,0
Forficula tomis (Kolenati, 1846)	25	100,0
Asilidae sp. (larvae)	17	100,0
Cantharis sp. (pupa)	36	100,0
Harpalus sp. (larvae)	20	100,0
Opiliones sp.	6	100,0
Prosternon tesselatum Linnaeus, 1758 (pupa)	41	100,0
Curculionidae sp.	42	100,0
Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826)	43	100,0
Serica brunnea (Linnaeus, 1758)	39	100,0
Lagria hirta (Linnaeus 1758)	41	100,0

Трофічна спеціалізація *P. oblongopunctatus* характеризується особливими рисами. Серед спожитої здобичі зафіксовано випадки поїдання *Eurygaster integriceps* Puton, 1881 (Scutellaridae), *Lathrobium sp.* (Staphylinidae) та *Linyphia sp.* (Linyphiidae). Перші два види здобичі вживались неохоче, останній, навпаки, поїдався у досить значній кількості (рис. 1).

При згодовуванні представників підряду Entomobryomorpha зафіксовано невисокі результати (див. табл.). Цікавість туруна до пропонованих Acari набуває особливих характеристик: відсотки поїдання Acari sp. збільшилися удвічі, а кількість спожитих Mesostignata sp. скоротилася учетверо порівняно з іншими домінантними хижими турунами (*Calathus ambiguus* (Paykull, 1790)), що мешкають у тих самих біогеоценозах [16].

P. oblongopunctatus характеризується нами як доволі агресивний хижак (рис. 1). Підкреслимо зафіксовані результати при поїданні Isopoda. Як передбачувана здобич згодовували личинок *Porcellio scaber* Latreille, 1804 молодих віків, розрізняючи їх за довжиною тіла. На противагу *C. ambiguus*, піддослідних *P. oblongopunctatus* не приваблювали мокриці, що мали довжину тіла 3 мм і більше, відсотки з'їденої здобичі значно нижчі. Це підтверджує, що *P. scaber* не входить до основного раціону *P. oblongopunctatus*. Турун полює на цих безхребетних скоріше за все при випадкових зустрічах. Дослідження даного трофічного об'єкта у природних умовах (або наближених до таких) продовжуються. Серед запропонованих імаго Carabidae позитивна реакція відмічена при підсаджуванні *Syntomus truncatellus* Linnaeus, 1761: кількість з'їдених екземплярів найвища порівняно з іншими видами турунів, які використовувалися як передбачувана здобич (рис. 2). Високі результати отримані при згодовуванні личинок *Harpalus sp.* (100 %). Привабливі об'єкти живлення для *P. oblongopunctatus* – представники Hemiptera. Досліди з невеликими клопами та їх личинками, поширеними у підстилковому горизонті, відмічені високими результатами. Постійний мешканець підстилки *Geophilidae sp.* активно поїдався туруном.

Серед безхребетних із м'якими покривами *Dermestes laniarius* Illiger, 1801 та личинки *Cetonia aurata* (Linnaeus, 1758) реєструється більша кількість спожитих екземплярів порівняно з *C. ambiguus*, що свідчить про суттєвий вплив *P. oblongopunctatus* на трофічну структуру підстилкової мезофауни обстежених лісових біогеоценозів [16]. Це підтверджують високі результати (100 %), зафіксовані при згодовуванні *Forficula tomis* (Kolenati, 1846), *Thanasimus formicarius* (Linnaeus, 1758), *Curculionidae sp.* (pupa), *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826).

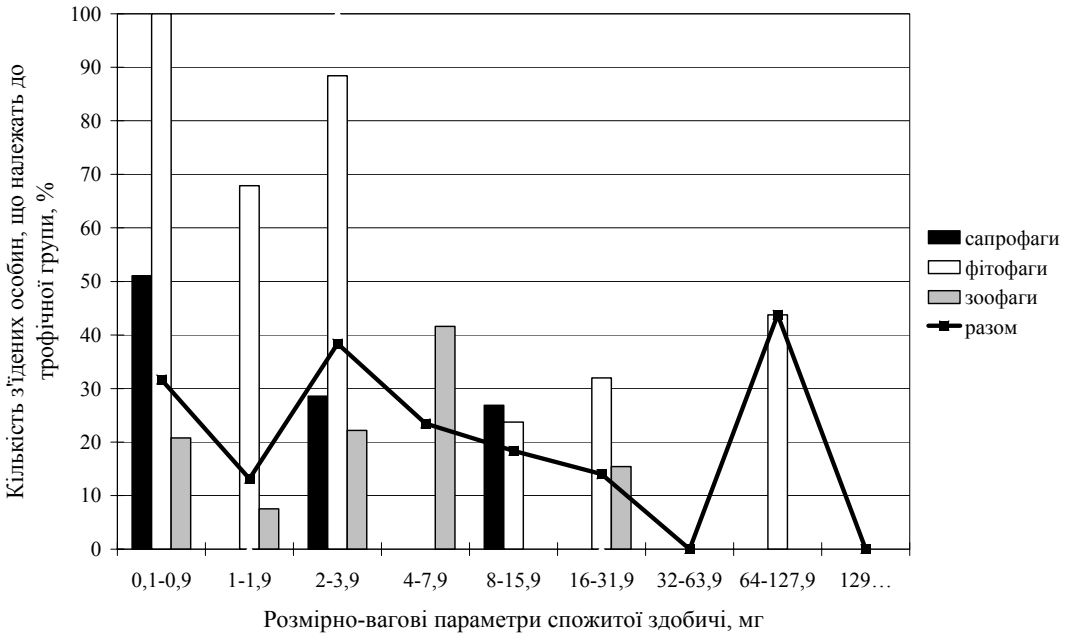


Рис. 1. Показники поїдання здобичі *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) залежно від розмірів та належності до функціональних груп

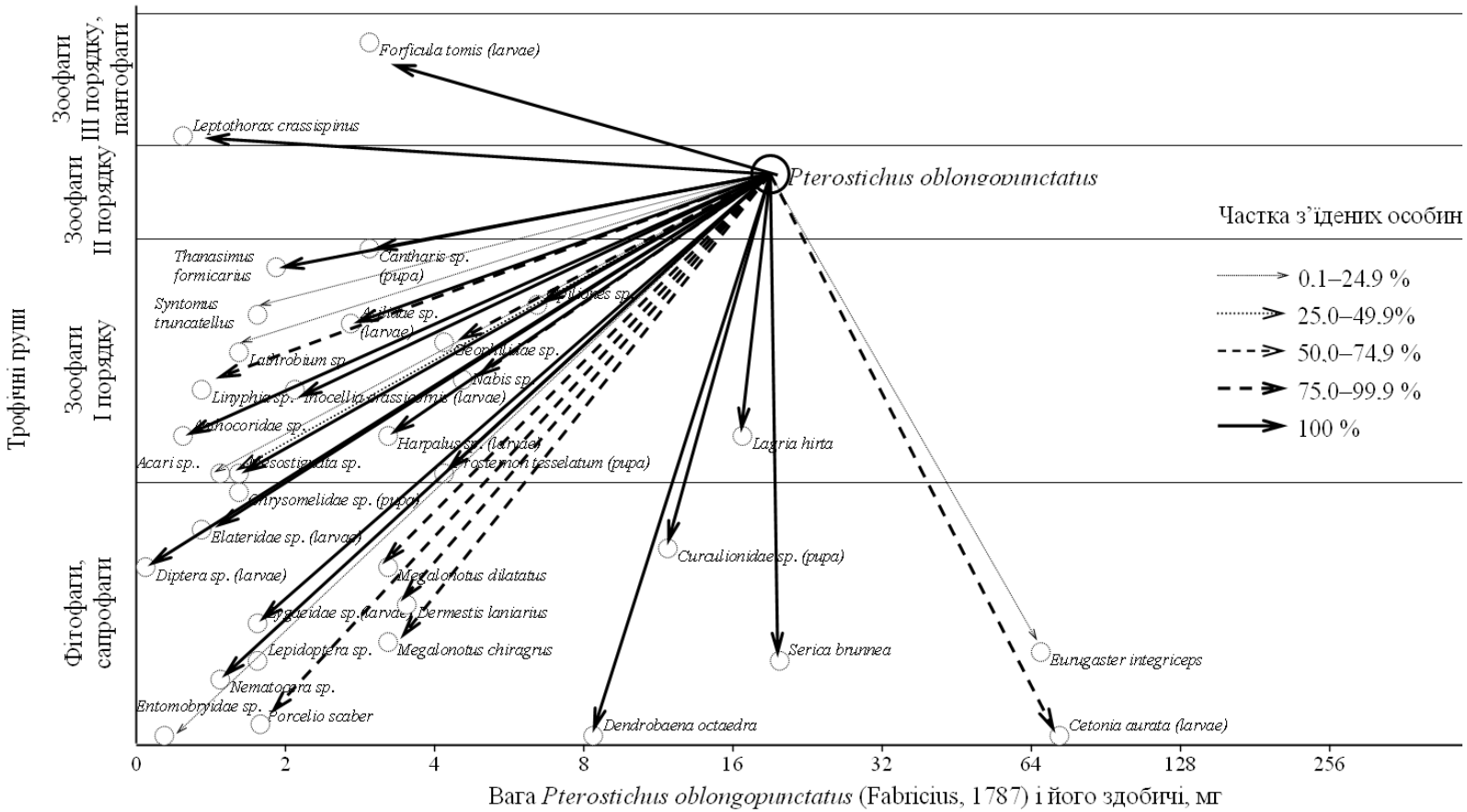


Рис 2. Спектр живлення та трофічні переваги *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) у лабораторних умовах

Відзначимо, що турун у виборі здобичі віддає перевагу безхребетним, вагою до 4 мг із незначним хітиновим покривом або без нього (личинки, мгякі лялечки, дощові черви тощо). Тварини з м'якою кутикулою виявляються привабливою здобиччю, яка легко вражається, і тому переважна більшість таких безхребетних становить основний раціон *P. oblongopunctatus*.

Порівнюючи трофічні переваги *P. oblongopunctatus* із *C. ambiguus* [16], треба відзначити подібність у виборі здобичі залежно від розмірно-вагових параметрів і належності їх до функціональних груп (рис. 1, рис. 2). Турун віддає перевагу невеликим жертвам, серед яких домінують сапрофаги. Зростають показники поїдання фітофагів (масою до 4 мг) та зоофагів (4–8 мг). Серед фітофагів вагою понад 10 мг відсотки з'їденої здобичі вищі завдяки більшій кількості спожитих лялечок довгоносиків.

Збільшується кількість таксонів, спожитих *P. oblongopunctatus* порівняно з *C. ambiguus* [16]. Зростає кількість з'їдених екземплярів – перевага у виборі здобичі віддається безхребетним другого та третього трофічного рівнів.

До раціону *P. oblongopunctatus* не потрапляють представники родини Carabidae (*Notiophilus hypocrita* Curtis, 1829, *Badister bullatus* (Schrank, 1798), *B. sadalis* (Duftschmid, 1812), *Pterostichus ovoideus* (Sturm, 1824), *Harpalus tardus* (Panzer, 1797), *H. caspius* (Steven, 1806)). Відзначимо, що турун не живиться представниками даної родини, незважаючи на наявність комах вагою менше 4 мг.

Представники Staphylinidae не виступають як об'єкти живлення, хоча є численними в обстежених природних лісових біогеоценозах. Турун не споживав *Gabrius sp.*, *Habrocerus capillaricornis* (Gravenhorst, 1806), *Astenus sp.*, *Tachyporus hypnorum* (Fabricius 1775), *Drusilla canaliculata* (Fabricius, 1787), *Stenus humilis* Erichson, 1839, *S. clavicornis* (Scopoli, 1763), *Oxypoda sp.*, *Bryoporus sp*., *Gabrius osseticus* (Kolenati, 1846), *Tachinus signayus* Gravenhorst, 1802, *Rugilus rufipes* Germar, 1863, *Xantholinus sp.*, *Lathrobium sp.*, *Staphylinus erythopterus* Linnaeus, 1758, *Quedius sp*.

Павуки, видове представництво та чисельність яких у герпетобії досліджених лісів перебуває в кореляційній залежності з турунами та мурашками, оскільки існує пряма конкуренція [4; 5], не виступають як основна здобич *P. oblongopunctatus*. Із павуків залишилися не з'їденими представники родин Lycosidae (*Pardosa sp.*, *Trochosa terricola* Thorell, 1856), Philodromidae (*Philodromus sp.*), Tetragnathidae (*Pachygnatha listeri* Sundevall, 1830) Theridiidae (*Robertus lividus* (Blackwall, 1836)).

Серед інших запропонованих зоофагів негативні результати виявлено при згодовуванні представників Lithobidae, Mutillidae та хижих видів Elateridae (*Prosternon tesselatum*, *Conoderini sp.* (larvae)).

Серед пантофагів турун не живиться Formicidae (*Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1771), *Lasius platythorax* Seifert, 1991, *L. fuliginosus* (Latreille, 1798), *L. flavus* (Fabricius, 1781), *L. alienus* (Forster, 1850), *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758), *M. rugulosa* Nylander, 1846, *M. scabrionodis* Nylander, 1849, *Formica glauca* Ruzsky, 1895, *F. imitans* Ruzsky, 1902) та Forficulidae (*Forficula tomis* (Kolenati, 1846)), як імаго так і личинками старших віків.

Серед консументів першого порядку виявлено сапрофагів, які не входять до раціону *P. oblongopunctatus*, це Tenebrionidae (*Crypticus ruberi* Marsuel, 1875, *C. quisqulius* (Linnaeus, 1761), *Uloma rufa* (Piller et Mitterpacher, 1783), Silphidae (*Silpha tristis* Illiger, 1798 (larvae), *S. carinata* Herbst, 1783 (larvae)), *Latridiidae sp.*, Julidae (*Rossiulus kessleri* (Lochmander, 1927)), Isopoda (*Porcellio scaber* Latreille, 1804, (3 мм і більше), Geophila (*Trichia hispida* (Linnaeus, 1758)).

Фітофаги, якими не живився турун – Curculionidae (*Otiorrhynchus raucus* (Fabricius, 1776) та *O. ovatus* (Linnaeus, 1758)), Hemiptera (*Ceraleptus gracilicornis* Herrich-Schaeffer, 1835, *Dicranocephalus agilis* (Scopoli, 1763), *Canthophorus sp.*, Pirrhocoridae (*Pyrrhocoris apterus* Linnaeus, 1758), Scutellaridae (*Aelia acuminata* Fieber, 1868), Lucanidae (*Dorcus paralellopipedus* (Linnaeus, 1758)), *Psychidae sp.* Привертає увагу, що серед безхребетних, які не були з'їдені, траплялися личинки *Lepidoptera sp.* з м'якими покривами, проте вкриті жорсткими волосками.

Висновки

Трофічні особливості *P. oblongopunctatus* мають ряд специфічних характеристик. На кількість об'єктів живлення впливають декілька чинників, головними з яких виступають міцність покривів і розміри здобичі, а також здатність її до швидкого пересування. Серед безхребетних, які становлять основу спектра живлення *P. oblongopunctatus*, домінують невеликі нерухливі та малорухливі об'єкти з відносно м'якими покривами тіла. Турун уникає більших за себе тварин, які характеризуються твердими покривами. У невеликій кількості *P. oblongopunctatus* споживає особин видів із високою активністю. Основу раціону дослідженого виду складають здебільшого фітофаги, зоофаги, некрофаги та фітосапрофаги, які належать до таких класів і родин: Anthocoridae, Asilidae, Cantharidae, Chrysomelidae, Cleridae, Curculionidae, Diptera, Eleteridae, Forficulidae, Inocellidae, Lagriidae, Lumbricidae, Opiliones. Біотопічний аналіз запропонованих туруну безхребетних вказує на вибір зоофагом лісових, переважно ґрунтових форм. Подальші дослідження трофічних зв'язків *P. oblongopunctatus* із домінантними безхребетними герпетобію необхідні для з'ясування ролі турунів у механізмах перетворення енергії та органічної речовини в консорціях.

Бібліографічні посилання

1. **Антоненко О. П.** Изучение хищников вредной черепашки с помощью радиоизотопа C^{14} // Сборник научно-технической информации. – 1971. – № 5. – С. 15–16.
2. **Бельгард А. Л.** Лесная растительность юго-востока УССР. – К. : КГУ, 1950. – 264 с.
3. **Бельгард А. Л.** Степное лесоведение. – М. : Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
4. **Бригадиренко В. В.** Закономерности распределения подстилочных беспозвоночных степных экосистем центрального степного Приднепровья // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2004. – Вип. 12, т. 1. – С. 13–18.
5. **Бригадиренко В. В.** Экологические аспекты взаимодействия муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с подстилочными беспозвоночными в условиях степных лесов // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Вип. 9 (34). – Д. : ДНУ, 2005. – С. 181–192.
6. **Бызова Ю. Б.** Почвенные безпозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника / Ю. Б. Бызова, А. Л. Уваров, В. Г. Губина. – М. : Наука, 1986. – 311 с.
7. **Волкова И. П.** О составе и сезонной динамике численности беспозвоночных в сосняке осоково-сфагновом в связи с рубками ухода / И. П. Волкова, С. Д. Узенбаев // Энтомофауна и патогенная миклофлора лесных фитоценозов Карелии и Мурманской области. – Мурманск, 1980. – С. 21–31.
8. **Гриванов Г. А.** Изучение хищников вредной черепашки *Eurigaster entegriceps* в активный период ее жизни с помощью радиоизотопа ^{14}C / Г. А. Гриванов, О. П. Антонченко // Зоологический журнал. – 1970. – Т. 49, вып. 10. – С. 1563–1568.
9. **Грюнталь С. Ю.** Ландшафтно-зональные особенности распределения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах центральных районов европейской части СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1985. – Т. 90, № 5. – С. 15–25.

10. **Грюнталь С. Ю.** О распределении жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах волосисто-осокового цикла в условиях Подмосковья // Фауна и экология беспозвоночных животных. – М. : МГПИ, 1978. – С. 68–77.
11. **Грюнталь С. Ю.** Особенности пищевых связей лесных жужелиц родов *Carabus* и *Cychrus* / С. Ю. Грюнталь, Т. К. Сергеева // Зоол. журн. – 1989. – Т. 68, вып. 1. – С. 45–51.
12. **Загороднюк И. В.** Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов / И. В. Загороднюк, И. Г. Емельянов, В. Н. Хоменко // Доповіді НАН України. – 1995. – № 7. – С. 145–148.
13. **Заева И. П.** Сравнительная роль весенних химических обработок и комплекса хищников и паразитов в динамике численности вредной черепашки // Зоологический журнал. – 1969. – Т. 48, вып. 10. – С. 1652–1660.
14. **Зонн С. В.** Влияние леса на почвы. – М. : Наука, 1954. – 144 с.
15. **Карпачевский Л. О.** Лес и лесные почвы. – М., 1981. – 264 с.
16. **Комаров О. С.** Екологічні особливості формування підстилкової мезофауни у природних лісах південного Лісостепу Полтавської області: Автореф. дис. … канд. біол. наук. – Д. : ДНУ, 2009. – 22 с.
17. **Маталин А. В.** Об использовании световых ловушек в экологических исследованиях жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. – 1996. – Т. 75, № 5. – С. 744–756.
18. **Россолимо Т. Е.** Термо- и гигропарферендумы некоторых почвенных беспозвоночных в связи с их биотопическим распределением / Т. Е. Россолимо, Л. Б. Рыбалов // Зоол. журн. – 1979. – Т. 58, вып. 12. – С. 1802–1810.
19. **Сергеева Т. К.** Сезонная динамика питания *Pterostichus oblongopunctatus* (Coleoptera, Carabidae) / Т. К. Сергеева, С. Ю. Грюнталь // Зоол. журн. – 1988. – Т. 67, вып. 4. – С. 548–556.
20. **Сорокин Н. С.** Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) – естественные враги колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say // Энтомол. обозр. – 1981. – Т. 60, вып. 2. – С. 282–288.
21. **Стипайс М. А.** Выращивание жужелиц рода *Carabus* L. // Фауна Латвийской ССР. – Рига, 1961. – Т. 3. – С 147–162.
22. **Тихомирова А. Л.** Учет напочвенных беспозвоночных // Методы почвенно-зоологических исследований. – М. : Наука, 1975. – С. 73–81.
23. **Травлеев А. П.** Лес и почва в условиях степи / А. П. Травлеев, Л. П. Травлеев. – Д. : ДГУ, 1988. – 85 с.
24. **Травлеев А. П.** Некоторые черты разложения органического опада древесных пород и взаимодействие продуктов их разложения с почвой // Вопросы степного лесоведения. – Д. : ДГУ, 1968. – Вып. 1. – С. 15–29.
25. **Тремль А. Г.** К вопросу о хищниках и паразитах вредной черепашки / А. Г. Тремль, Е. И. Баткина // Зоол. журн. – 1971. – Т. 30, вып. 2. – С. 190–192.
26. **Утробина Н. М.** Обзор жужелиц Среднего Поволжья // Почвенная фауна Среднего Поволжья. – М. : Наука, 1964. – С. 93–119.
27. **Шарова И. Х.** Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). – М. : Наука, 1981. – 360 с.
28. **Barber H. S.** Traps for cave-inhabiting // J. Elish. Mitcell. Sci. Sos. – 1931. – Vol. 46, N 3. – P. 259–266.
29. **Boer P. J.** The individual behaviour and population dynamics of some Carabid beetles of forest // On the Evolution of Behaviour in Carabid Beetles. – Amsterdam, 1979. – P. 151–166.
30. **Chapman P. A.** Control of leatherjackets by natural enemies: The potential role of a ground beetle *Pterostichus melanarius* // Brighton Crop Protection Conference on Pest and Diseases. – 1994. – P. 933–934.
31. **Dennison D. F.** Structure of the predatory beetle community in a woodland soil ecosystem. I. Prey selection / D. F. Dennison, I. D. Hodkinson // Pedobiologia. – 1983. – Vol. 25, N 2. – P. 109–115.
32. **Frank J. H.** The effect of pupal predators on s population of winter moth, *Operoptera brumata* (L.) (Hydriomenidae) // Ibidem. – 1967. – Vol. 36. – P. 611–621.
33. **Hagley E. A. C.** Laboratory studies of the food preferences of some orchard carabids (Coleoptera: Carabidae) / E. A. C. Hagley, N. J. Holliday, D. R. Barber // Canad. Entomol. – 1982. – Vol. 114, N 5. – P. 431–437.

34. **Jaspar-Versali M. E.** La plase das carabiques dans les chaines trophiques, envisag´ee sous l'ange de la composition de leur arsenal enzymatigue digestif // New Trends Soil Biol. – 1983. Proc. 8 Intern. Collog. Soil. Sool., Louvain-la-Neuve, 30 Aug. – 2 Sept. – Louvain-la-Neuve, 1982. – P. 610–611.
35. **Johnson N. E.** Phytophagous ground beetles / N. E. Johnson, R. S. Cameron // Ann. Entomol. Soc. Am. – 1969. – Vol. 62. – P. 909–914.
36. **Koehler H.** Nahrungsspektrum and nahrungskonnex von *Pterostichus oblongopunctatus* (F.) und *Pterostichus metallicus* (F.) (Coleoptera, Carabidae) // Verhandlungen der gesellschaft für ÖKologia. Göttingen. – 1976. – P. 103–111.
37. **Lauterbach A. W.** Verteilung und Aktivitäts bestimmende Factoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern //Abh. Landesmus. Naturk. Munster. Westf. – 1964. – Vol. 26, N 4. – P. 58–103.
38. **Loreau M.** Le régime alimentaire de huit carabides (Coleoptera) communs en milieu forestier // Acta Oecologia. – 1983. – Vol. 4, N 4. – P. 331–343.
39. **Pollet M.** Prey selection in carabid beetles (Coleoptera, Carabidae): Are diet activity patterns of predators and prey synchronized / M. Pollet, K. Desender // Ibidem. – 1986. – Vol. 51, N 3. – P 957–972.
40. **Sota T.** Activity, patterns dicts and interspecific interactions of coexisting spring and autumn breeding carabids: *Carabus yaconinus* and *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae) // Ecol. Entomol. – 1984. – Vol. 10, N 3. – P. 315–324.
41. **Sota T.** Long adult life span and polyphagy of a carabid beetle, *Leptocarabus kumagaii* in relation to reproduction and survival // Res. Pop. Ecol. – 1985. – Vol. 26, N 2. – P. 389–400.

Надійшла до редколегії 19.02.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 51–64.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 51–64.

УДК 004.942:597.851

М. А. Кравченко, Д. А. Шабанов, М. В. Владимирова, Г. Н. Жолткевич

Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина

ИССЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ ГЕМИКЛОНАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ ГИБРИДОГЕННОГО КОМПЛЕКСА ЗЕЛЕНЫХ ЛЯГУШЕК ПРИ ПОМОЩИ ИМИТАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

Проанализировано понятие устойчивости в экологии и математике. Обосновывается трактовка устойчивости как способности системы оставаться в ограниченной зоне фазового пространства, соответствующей определенному типу рассматриваемых систем. Этот подход применен для описания изменений состава гемиклональных популяционных систем гибридогенного комплекса зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex). Использована имитационная модель, построенная на рекуррентных разностных уравнениях в MS Excel. Описана динамика переходов в части фазового пространства гемиклональных популяционных систем зеленых лягушек. Проанализирована типология состояний устойчивости биосистем.

М. О. Кравченко, Д. А. Шабанов, М. В. Владимирова, Г. М. Жолткевич

Харківський національний університет ім. В. Н. Каразіна

ДОСЛІДЖЕННЯ СТІЙКОСТІ ГЕМІКЛОНАЛЬНИХ ПОПУЛЯЦІЙНИХ СИСТЕМ ГІБРИДОГЕННОГО КОМПЛЕКСУ ЗЕЛЕНИХ ЖАБ ЗА ДОПОМОГОЮ ІМІТАЦІЙНОГО МОДЕЛЮВАННЯ

Проаналізовано поняття стійкості в екології та математиці. Обґрунтовується трактування стійкості як здатності системи залишатися в обмеженій зоні фазового простору, що відповідає певному типу систем, які розглядаються. Цей підхід застосований для опису змін складу гемiклональних популяційних систем гібридогенного комплексу зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex). Використано імітаційну модель, побудовану на рекурентних різницевих рівняннях в MS Excel. Описано динаміку переходів у частині фазового простору гемiклональних популяційних систем зелених жаб. Проаналізовано типологію станів стійкості біосистем.

M. O. Kravchenko, D. A. Shabanov, M. V. Vladimirova, G. M. Zholtkevych

V. N. Karazin Kharkiv National University

INVESTIGATION OF THE STABILITY OF HEMICLONAL POPULATION SYSTEMS OF WATER FROGS HYBRIDOGENEOUS COMPLEX BY THE MEANS OF SIMULATION MODELING

The concept of stability used in ecology and mathematics is analyzed. Stability is interpreted as the ability of the system to remain in a restricted zone of a phase space that corresponds to a certain type of systems. This approach is applied to describe changes in the structure of hemiclonal population systems of hybridogenous complex of water frogs (*Pelophylax esculentus* complex). Simulation model of these population systems built on a recursive difference equations in MS Excel is used. The dynamics of transitions

© М. А. Кравченко, Д. А. Шабанов, М. В. Владимирова, Г. Н. Жолткевич, 2011

in the part of phase space of the hemiclonal population systems of water frogs is described. Typology of stabile states of biosystems is analyzed.

Введение

Для подавляющего большинства организмов с половым размножением характерно образование популяций, которые входят в состав биотических сообществ. Особи внутри популяции объединены общностью генофонда и совместно участвуют в популяционном воспроизводстве. Популяции в сообществе состоят в разнообразных отношениях, от конкуренции до эксплуатации и мутуализма. Часть сообщества, объединяющая конкурирующие популяции, использующие один и тот же ресурс, может образовывать гильдии. Перечисленные уровни организации биосистем (популяция, гильдия, сообщество) можно считать типичными. Однако для некоторых групп организмов характерны и иные, необычные уровни организации биосистем. К их числу принадлежат европейские зеленые лягушки, *Pelophylax esculentus* complex.

Название *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) принадлежит не виду, а гибриду, который образуется при скрещивании двух родительских видов: *P. lessonae* (Camerano, 1882) и *P. ridibundus* (Pallas, 1771). Для *P. esculentus* характерно гемиклональное наследование, при котором в гаметы (половые клетки) переходит или геном (хромосомный набор) *P. lessonae*, или геном *P. ridibundus*, а не рекомбинантные геномы, состоящие из смеси родительских геномов, как это происходит у подавляющего большинства организмов с половым размножением [17; 20]. Мы принимаем для генома *P. lessonae* обозначение *L*, а для генома *P. ridibundus* – *R*, причем клональность мы обозначаем заключением символа генома в скобки: (*L*) или (*R*). При скрещивании с особями родительских видов тех гибридов, которые передают гетероспецифичный геном (то есть геном другого родительского вида), все потомство состоит из гибридов: $RR \times R(L) \rightarrow R(L)$. Клональный геном (*L*) в обоих поколениях одинаков, а рекомбинантные геномы – *R* – «пересобираются» заново при передаче из поколения в поколение у особей родительских видов.

Для зеленых лягушек характерно образование популяционных систем, где совместно обитают и размножаются как представители родительских видов, так и разнообразные гемиклональные гибриды. Например, в Северско-Донецком центре разнообразия зеленых лягушек [17], помимо особей с генотипом *RR* (то есть представителей *P. ridibundus*), встречаются диплоидные гибриды (*L*)*R*, *L*(*R*), (*L*)(*R*), а также триплоидные гибриды *LLR* и *LRR*. Среди неполовозрелых особей встречаются одиночные тетраплоиды *LLRR* и особи *LL* (то есть *P. lessonae*). Важно, что особи *P. lessonae*, возникающие от скрещивания особей (*L*)*R*, оказываются нежизнеспособными. Нежизнеспособность особей родительских видов, получивших оба своих генома от родителей-гибридов, регистрировалась и в других регионах [20].

Очевидно, что подобные системы, где из поколения в поколение передаются как клональные, так и рекомбинантные геномы разных видов, принадлежат к особой группе биосистем и заслуживают особого названия. Мы предложили [16; 17] называть их гемиклональными популяционными системами (ГПС).

ГПС не являются популяциями, так как они включают особи разных видов. ГПС не являются гильдиями и сообществами, так как объединены процессом совместного воспроизводства. Динамика ГПС отличается от динамики популяций, гильдий и сообществ. Одним из следствий того, что ГПС является особым уровнем организации биосистем, существование которого осознано совсем недавно, является их значительно меньшая изученность по сравнению с типичными уровнями биосистем.

Цель данной работы – оценить различные состояния ГПС с точки зрения их устойчивости. Предварительным условием такого анализа является рассмотрение смысла, который вкладывается в понятие «устойчивость».

Анализ понятия «устойчивость»

Понятие устойчивости стало одним из важнейших экологических понятий с ранних этапов развития этой науки. Оно было важным для теории климакса растительных сообществ Ф. Клементса, появившейся в начале XX века [19, цит. по 13]. В. Н. Сукачев [14] определял устойчивость растительного сообщества как способность «сохранять свой состав и строй в течение продолжительного времени. Эта устойчивость обусловлена способностью сообщества к самовозобновлению».

Несмотря на интерес к понятию устойчивости в экологии, считать его ясным, увы, преждевременно. Приведем два высказывания авторитетных авторов. «К сожалению, термин «устойчивость» слишком часто оставался расплывчатым и неопределенным» [11, с. 324]. «Экологи удивительно невежественны во всем, что касается устойчивости природных систем: какие внутренние механизмы сообществ в этом участвуют и как они действуют?» [12, с. 394].

Р. Риклефс проводит анализ понятия «устойчивость». «Устойчивость, присущую данной системе, можно определить как отношение между изменчивостью в среде и изменчивостью в самой системе» [12, с. 378], подчеркивая, что это определение (фактически, говорящее о буферных свойствах системы) трудно приложить к популяции и сообществу. Проще понять этот подход на примере, относящемся к организменному уровню: Р. Риклефс приводит данные о динамике климатических параметров и динамике толщины годовых приростов деревьев. Выясняется, что с этой точки зрения деревья могут быть более или менее устойчивыми к изменению внешних условий. Затухание возмущений (снижение количества осадков на 50 % приводит к снижению растительной продукции на 25 % и к снижению численности растительноядных животных на 10 %) позволяет говорить о работе внутренних механизмов, поддерживающих устойчивость экосистемы.

Риклефс выделяет три типа состояний, связанных с устойчивостью: устойчивое равновесие (возмущения компенсируются), неустойчивое равновесие (возмущения усиливаются) и нейтральное равновесие (возмущения вызывают в системе несущественные для ее функционирования изменения). В конечном итоге, Р. Риклефс формулирует определение, характеризующее двойственность рассматриваемого понятия: «Устойчивость – это внутренне присущая системе способность выдерживать изменение, вызванное извне, или восстанавливаться после него» [12, с. 379].

Р. Уиттекер трактует устойчивость прежде всего как буферность. «Мы будем называть процессы, которые сокращают потери популяции, когда среда становится более неблагоприятной, буферностью популяций» [15, с. 58].

Понятийное выражение двойственности феномена устойчивости, на которое указывал Р. Риклефс, дает Ю. Одум [10, с. 66], рассматривающий резистентную устойчивость (способность сопротивляться пертурбациям) и упругую устойчивость (способность восстанавливаться после нарушения) как проявления стабильности.

М. Бигон и соавторы [3, с. 325–327, а также 19, p. 576–577], анализируя понятие устойчивости, выделяют три пары понятий:

– упругость (resilence) как мера способности возвращаться в исходное состояние и сопротивление (resistance) как мера способности избегать изменений;

– локальная (local) и общая устойчивость (global stability), различающиеся по уровню возмущений, которые способны компенсировать рассматриваемые системы;

– динамическая хрупкость (dynamic fragility) или прочность (robustness) отражают отношения рассматриваемой системы с внешней средой: способность системы сохраняться в узком наборе внешних условий или в их широком диапазоне.

Авторы приводят графические аналогии для пояснения использованных ими терминов. Как указывают М. Бигон и соавторы, изучение устойчивости сообществ ведется в значительной мере с использованием математического моделирования.

В. Г. Стороженко [13] приводит обширный перечень параметров, сохранение которых является проявлением устойчивости биогеоценозов. В их числе количество видов и сами эти виды, взаимосвязи внутри системы, численность популяций, особенности функционирования, подавление вредных факторов и т. д. Главной задачей анализа, который проводит В. Г. Стороженко, является поиск критериев устойчивого лесного сообщества. Автор не рассматривает и не классифицирует те состояния системы, которые далеки от климакса.

Как видно из приведенного обзора, большинство работ, посвященных проблеме экологической устойчивости, характеризует условия, при которых те или иные сообщества (прежде всего – лесные) оказываются устойчивыми. Однако кроме состояния истинной устойчивости (устойчивого равновесия) как наиболее ценного состояния биосистемы следует исследовать и иные ее возможные состояния. Можно ли разделить совокупность возможных состояний системы на типы, отличающиеся с точки зрения их динамики и устойчивости?

Для решения этой проблемы необходимо привлечь аппарат анализа устойчивости, развитый в математике. Рассматриваемому понятию «не повезло» и здесь: «устойчивость – термин, не имеющий четко определенного содержания» [9, с. 604]. Классическим определением понятия «устойчивость» является то, которое было дано в 1892 г. создателем теории устойчивости движения Александром Михайловичем Ляпуновым (доцентом, а позже – профессором Харьковского университета, ныне носящего имя В. Н. Каразина). Устойчивость определялась А. М. Ляпуновым с точки зрения воздействий возмущений на движение с определенными начальными условиями [8]. Применение такого подхода к описанию динамики биосистем сталкивается со значительными сложностями и не вполне соответствует сложившейся традиции. По нашему мнению, из математических подходов к рассматриваемому понятию для экологии полезнее всего представление об устойчивости по Ж. Л. Лагранжу, которое является частным случаем устойчивости по А. М. Ляпунову [5]. С этой точки зрения устойчивость является способностью системы оставаться в ограниченной области своего фазового пространства.

Фазовым пространством в данном случае называется совокупность возможных состояний системы, описанных с помощью набора ее переменных состояния. Выбор переменных, задающих фазовое пространство, позволяет, например, рассматривать устойчивость сообщества и с точки зрения числа его видов, и с точки зрения постоянства его структуры. Суть феномена устойчивости остается при этом одной и той же, меняется только набор координат, в котором исследуется траектория изменений исследуемой системы.

Такое понятие устойчивости вполне соответствует практике его применения в экологических исследованиях. Например, хотя Ф. Клементс и не формулировал свои взгляды таким образом, устойчивость климаксного сообщества по Ф. Клементсу мож-

но определить как способность сообщества сохранять с течением времени постоянным свой тип (на какой бы типологии не основывалось выделение этого типа).

К описанному подходу близка трактовка устойчивости геосистем, принадлежащая А. Д. Арманду [1]. Он выделяет устойчивость I, то есть неизменность, инертность, а также устойчивость II, то есть способность противостоять возмущениям. С устойчивостью II связано понятие бассейна устойчивости. Это «область в абстрактном многомерном пространстве, построенном на осях переменных состояния, из всех точек которой переходный процесс приводит систему в одно и то же равновесное или гомеостатическое состояние».

А. Д. Арманд выделяет несколько типов состояний равновесия, при которых не происходит саморазвития рассматриваемой системы. Это равновесие устойчивое, неустойчивое, безразличное, циклическое, динамическое и подвижное. Первые три типа равновесия соответствуют тем, которые выделяет Р. Риклефс. В случае циклического равновесия система регулярно возвращается в одно и то же состояние. Сложнее всего понять два последних типа. «Динамическое равновесие – состояние системы, в котором противоположно направленные процессы (привнос и вынос вещества и энергии, организация и дезорганизация) взаимно скомпенсированы. Подвижное равновесие – траектория системы в пространстве состояний, по которой система следует за изменением входных переменных (факторов), сохраняя в каждый момент времени состояние равновесия устойчивого» [1]. Когда речь идет о биосистемах, всякое их равновесное состояние является динамическим. Альтернативой динамическому равновесию является устойчивость I, то есть статичность. С нашей точки зрения, для того, чтобы описать разницу между устойчивым и подвижным равновесием, необходимо разделить влияющие на систему факторы на внешние и внутренние. Устойчивое равновесие – это результат уравновешивания внутренних факторов, а подвижное равновесие является следствием его смещения внешними факторами.

Итак, понятие устойчивости системы оказалось тесно связанным с типологией состояний биосистемы. Разделив пространство состояний системы на бассейны устойчивости (между которыми располагаются границы устойчивости [2]), можно получить динамическую типологию ее состояний. При решении этой задачи для ГПС *Pelophylax esculentus* complex будет полезной имитационная модель рассматриваемых систем.

Имитационное моделирование ГПС *Pelophylax esculentus* complex

Для моделирования динамики ГПС зеленых лягушек мы разработали совокупность требований пользователя к модели (URD, User Requirements Definition). Изучение динамики ГПС зеленых лягушек осуществлялось методом имитационного моделирования. Для верификации результатов моделирования разработали две диверсные имитационные модели. Совместно с А. А. Луциком создали мультиагентную имитационную модель ГПС [4]. Более удобной в работе в силу легкости внесения в нее изменений оказалась модель ГПС, основанная на рекуррентных разностных уравнениях, которая реализована в среде Microsoft Excel [6]. Одна из версий этой модели (названная Batrachometrics-2010) находится в свободном Интернет-доступе на сайте Центральной научной библиотеки Харьковского национального университета им. В. Н. Каразина по адресу http://dspace.univer.kharkov.ua/handle/123456789/2037. Важно подчеркнуть, что обе реализации модели, как мультиагентная, так и основанная на разностных уравнениях в среде MS Excel, генерируют качественно сходную динамику моделируемых систем.

В модели постулируется существование ГПС, состоящей из различных форм лягушек. В ГПС передаются геномы, отличающиеся по видовой принадлежности

(*P. lessonae* и *P. ridibundus*), характеру передачи (клональные и рекомбинантные) и полу (женские и мужские). От генома (набора генотипов) и возраста особи зависят параметры ее жизнеспособности: максимальная продолжительность жизни, срок наступления половозрелости, выживаемость в отсутствие конкуренции, конкурентоспособность, привлекательность для партнеров, плодовитость и, в случае самцов, вероятность повторных амплексусов (соединений пар).

Шаг модели соответствует одному году. В течение каждого года работы модели имитируется снижение численности каждого возрастного класса каждого генотипа в течение зимовки. Емкость среды ограничивает суммарную численность или биомассу всех особей в составе ГПС. Если численность популяции превышает емкость среды, происходит ее конкурентное сокращение. Численность каждой группы особей снижается обратно пропорционально конкурентоспособности ее представителей. Вступающие в амплексус пары образуются в зависимости от привлекательности особей каждой группы. В размножении участвуют все представители пола, который при наблюдаемой в ГПС численности способен вступить в меньшее количество амплексусов, а также соответствующее количество представителей другого пола. Для всех возможных сочетаний генотипов родителей задаются генотипы возникающих потомков. После имитации выживания в зимовке, конкурентного сокращения, образования пар их размножения и образования потомков модель переходит на следующий шаг (в следующем году), и вся описанная последовательность расчетов повторяется.

Для работы модели необходимо задать определенные значения параметров жизнеспособности для всех рассматриваемых форм лягушек (подробнее – см. [6]). Далее в данной статье, кроме оговоренных случаев, используются значения, выставленные в Batrachometrics-2010 по умолчанию.

Фазовое пространство и типология ГПС *Pelophylax esculentus* complex

Тот факт, что зеленые лягушки образуют популяционные системы, отличающиеся по своему составу, известен уже несколько десятилетий. Самая распространенная типология популяционных систем лягушек предложена в 1975 г. при участии открывателя гибридной природы *P. esculentus* Л. Бергера [21]. В этой типологии буква *L* обозначает присутствие в популяционной системе *P. lessonae*, *R* – *P. ridibundus*, а *E* – *P. esculentus*. Наличие среди гибридов триплоидных особей обозначается буквой *t*, присутствие исключительно самок – *f*, и исключительно самцов – *m* [7]. Можно утверждать, что в пойме реки Северский Донец в окрестностях биостанции Харьковского университета (с. Гайдары Змиевского района Харьковской области) обитает популяционная система *REt*-типа [17].

Описанный подход широко используется при изучении распространения различных форм зеленых лягушек, однако он не учитывает то обстоятельство, что особи *P. esculentus* могут производить гаметы с различными клональными геномами. Состав гамет определяет и состав будущего потомства, и особенности динамики рассматриваемой ГПС.

Мы предлагаем использовать для характеристики ГПС состав передаваемых в ней геномов. В данной работе мы рассмотрим ГПС *RE*-типа, где из поколения в поколение передаются рекомбинантные геномы *R*, и могут передаваться клональные геномы (*L*) и (*R*). Построим двумерное фазовое пространство, осями которого являются доли женских клональных геномов (^{X}L) и (^{X}R) в общем количестве геномов (рис. 1). Началу координат в такой системе соответствует популяция *R*-типа, состоящая из особей *P. ridibundus*. На прямой, соединяющей точки на осях координат, которые соответ-

ствуют 100 % (*R*) и 100 % (*L*), находятся ГПС *E*-типа. Точки выше этой прямой не определены, так как сумма передающихся клональных геномов для них превосходила бы 100 %. Остальные точки описанной плоскости соответствуют ГПС *RE*-типа.

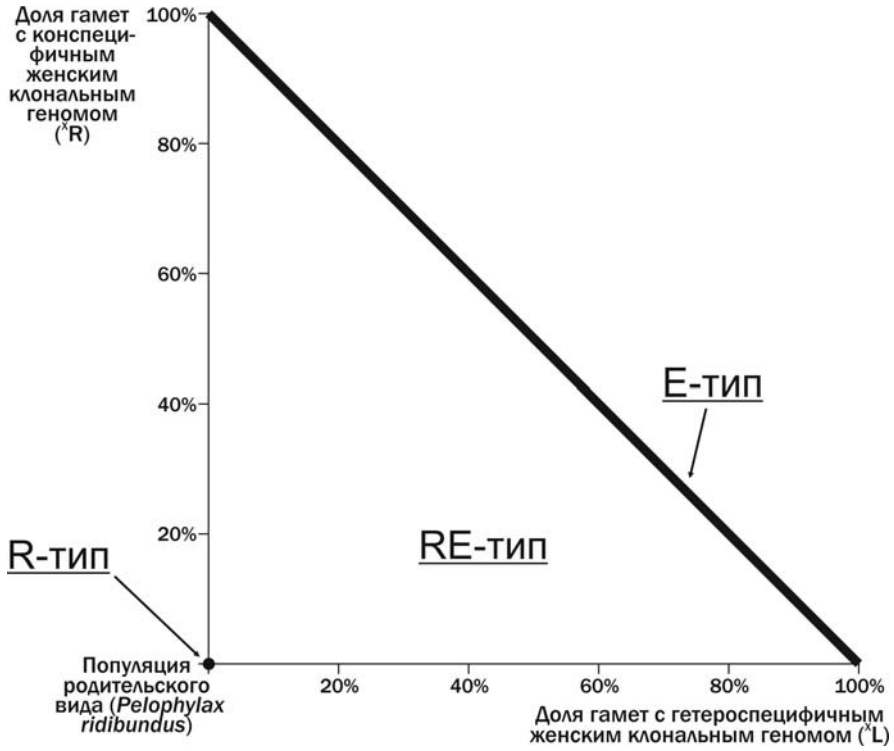


Рис. 1. Типы популяционных систем на фазовом пространстве ГПС, состоящей из особей *P. ridibundus*, а также гибридов, передающих женские клональные геномы обоих видов

Набор состояний ГПС, показанный на рисунке 1, – лишь часть возможного разнообразия ГПС зеленых лягушек. В ГПС с одним родительским видом могут передаваться и женские, и мужские клональные геномы. Помимо *RE*-типа ГПС можно рассматривать также *LE*-тип (набор фазовых состояний которого симметричен набору состояний *RE*-типа), а также *LER*-тип. Наконец, в ГПС могут присутствовать различные триплоидные гибриды.

Характеристика понятия устойчивости требует конкретизации возмущений, влияющих на рассматриваемую систему. Для состава ГПС возмущением является вызванное внешними обстоятельствами изменение численности представленных в ней форм особей. В рассматриваемом фазовом пространстве такими возмущениями являются добавления в ГПС особей *P. esculentus*, передающих женские клональные геномы: ♀♀(^{X}L)^{X}R, ♂♂(^{X}L)^{Y}R, ♀♀^{X}L(^{X}R) и ♂♂^{Y}L(^{X}R).

Трансформации ГПС *RE*-типа с женскими клональными геномами

Популяция *R*-типа может находиться в стационарном состоянии неограниченное время. При добавлении ♀♀^{X}L(^{X}R) или ♂♂^{Y}L(^{X}R) система через несколько лет возвращается к прежнему состоянию. В отношении этого возмущения ГПС находится в состоянии устойчивого равновесия.

При попадании в популяцию *P. ridibundus* хотя бы одной особи, передающей геном (^{X}L), в ней начинаются необратимые преобразования. Все потомство от скрещива-

ния особей родительского вида и гибридов оказывается гибридным; вследствие этого доля гибридов от поколения к поколению возрастает. По мере накопления в ГПС гибридов, переносящих геном (^{X}L), все большая доля скрещиваний происходит между ними и приводит к появлению нежизнеспособных особей (^{X}L)(^{X}L). Заканчивается описанный процесс гибелью ГПС (рис. 2).

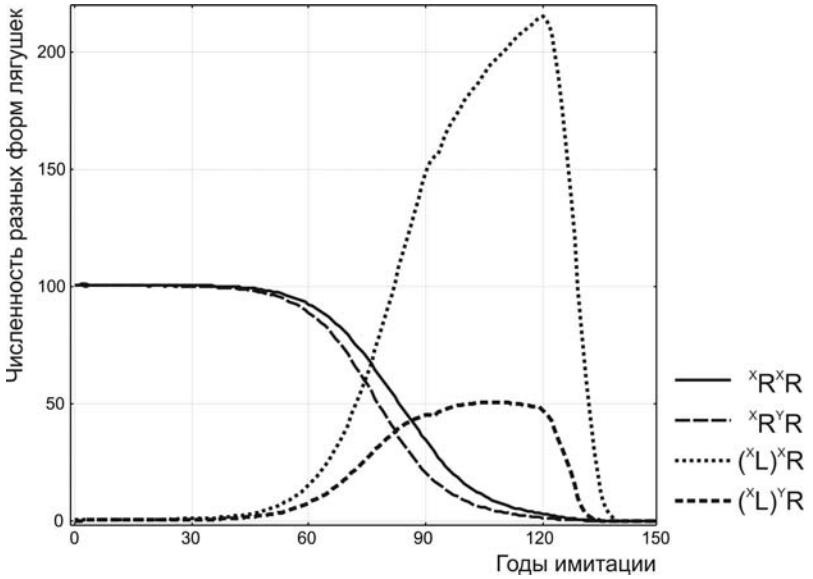


Рис. 2. Трансформации ГПС, полученной из популяции *P. ridibundus*, в которую на первом году имитации добавлена одна ♀ (^{X}L)^{X}R; около 140-го года ГПС погибает

На рисунке 2 иллюстрируется переход системы из состояния неустойчивого к добавлению генома (^{X}L) равновесия в состояние направленного изменения, характеризующееся возрастанием доли особей (^{X}L)^{X}R и (^{X}L)^{Y}R. Результатом этого процесса является гибель всей системы.

По мере нарастания в ГПС доли геномов (^{X}L) система теряет устойчивость к попаданию в нее геномов (^{X}R), так как по принятым в модели Batrachometrics-2010 умолчаниям особи (^{X}L)(^{X}R) являются жизнеспособными. Чтобы пояснить свойства системы на рассматриваемом участке фазового пространства, можно, вслед за М. Бигоном и соавторами [3], воспользоваться физической аналогией (рис. 3). Начальное состояние системы на рисунке 3 является устойчивым равновесием по отношению к добавлению геномов (^{X}R) и неустойчивым – по отношению к добавлению геномов (^{X}L). В целом такое состояние следует характеризовать как неустойчивое равновесие. При попадании геномов (^{X}L) система «скатывается» в сторону увеличения их доли и теряет устойчивость к попаданию в нее геномов (^{X}R).

На 90-м году имитации внесение в показанную на рисунке 2 ГПС как ♀ ^{X}L(^{X}R), так и ♂ ^{Y}L(^{X}R), не приводит ни к каким существенным изменениям. На 100-м и 110-м годах и то, и другое воздействие приводят к тому, что ГПС переходит к иному состоянию, при котором в ней передается значительное количество клональных геномов обоих видов (рис. 4).

Как видно из рисунка 4, ГПС, в которой передаются клональные геномы обоих видов, претерпевает затухающие циклические изменения своего состава. При анализе 500 лет имитации можно было бы допустить, что ГПС в конечном итоге переходит к состоянию циклического равновесия, при котором она движется по некоей замкнутой

траектории. Приводя аналогии из динамики иных биосистем, можно указать, что состоянию циклического равновесия соответствуют циклические сукцессии биогеоценозов или незатухающие циклические колебания двух видов в системе «хищник – жертва», с запаздыванием реагирующих на изменения численностей друг друга [11, с. 231].

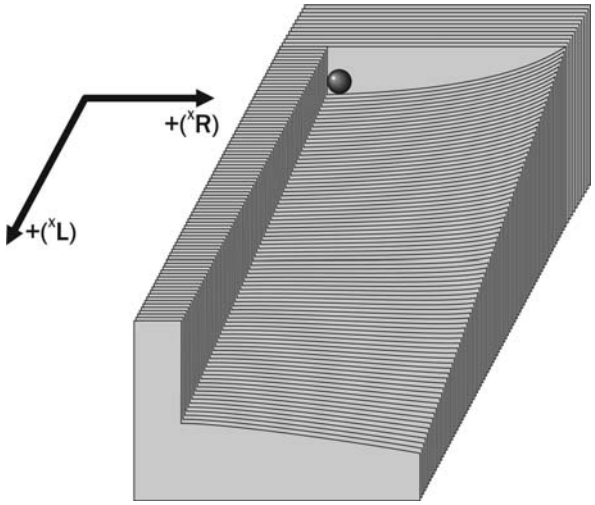


Рис. 3. Физическая аналогия свойств участка фазового пространства ГПС лягушек (см. рис. 1) вблизи начала координат (популяции *P. ridibundus*, показанная в виде шарика)

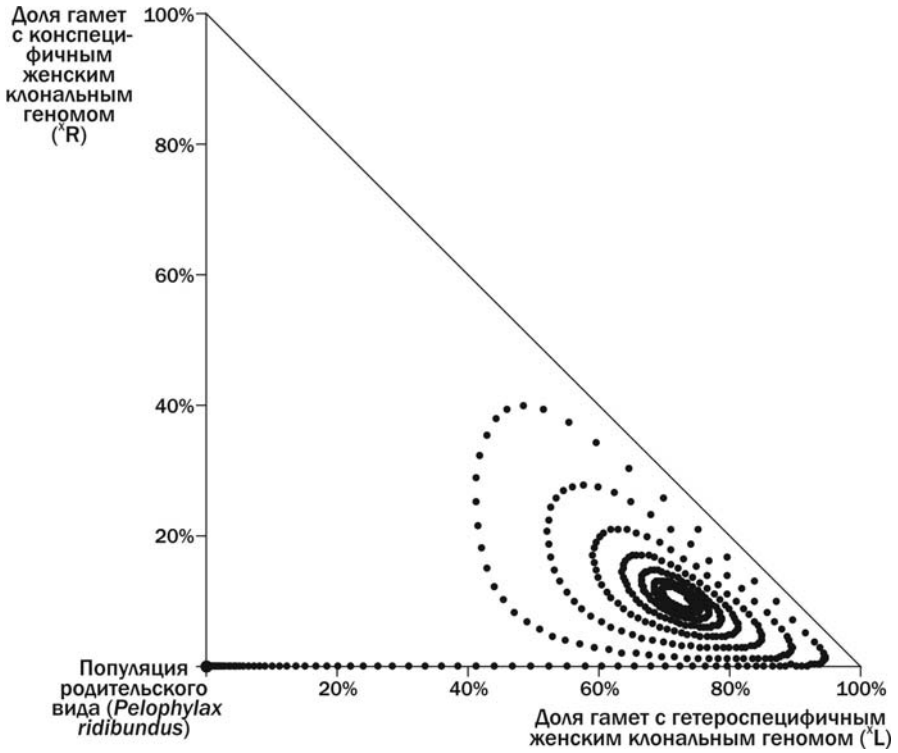


Рис. 4. Динамика ГПС в фазовом пространстве:
в начале процесса к популяции *P. ridibundus* добавлена одна ♀ $({}^{X}L){}^{X}R$, на 100-м году имитации добавлена одна ♀ ${}^{X}L({}^{X}R)$; продолжительность показанных на рисунке событий – 500 лет имитации

Однако в случае рассматриваемой модели ГПС равновесие не циклическое, и примерно к 1000-му году ГПС достигает точки устойчивого равновесия. Состав нерестового стада в этой точке таков: 10,5 % ♀♀ $^{X}R^{X}R$, 6,9 % ♂♂ $^{X}R^{Y}R$, 53,9 % ♀♀ $(^{X}L)^{X}R$, 16,7 % ♂♂ $(^{X}L)^{Y}R$, 8,6 % ♀♀ $^{X}L(^{X}R)$, 3,4 % ♀♀ $(^{X}L)(^{X}R)$. Этот состав ГПС очень далек от равенства полов: в нем всего лишь 23,6 % самцов и 76,4 % самок. Тем не менее, все ГПС, находящиеся внутри петлеобразной части траектории (см. рис. 4), приходят именно к этому состоянию.

А что происходит с ГПС, находящимися вне показанной на рисунке 4 «петли»? Рассмотрим случай, когда геном (^{X}R) добавляется лишь на 120-м году (рис. 5).

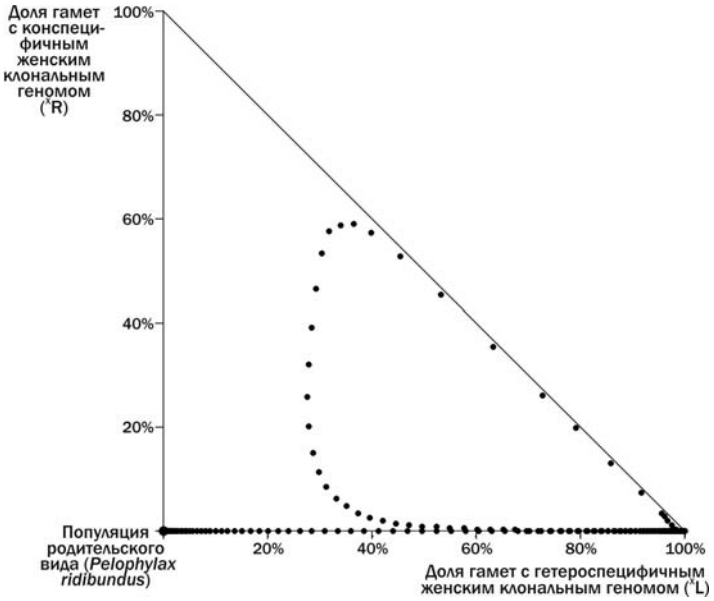


Рис. 5. Динамика ГПС в фазовом пространстве:
в начале процесса к популяции *P. ridibundus* добавлена ♀ $(^{X}L)^{X}R$, а на 120-м году – ♀ $^{X}L(^{X}R)$; описав в фазовом пространстве петлю, ГПС на 215-м году имитации попадает в правый угол, то есть точку, где все 100 % передающихся геномов – геномы (^{X}L), и погибает

Разнообразие состояний ГПС зеленых лягушек с точки зрения их устойчивости

Исходя из изложенного, мы можем выделить на изученном фазовом пространстве состояний ГПС положения равновесия и их бассейны (рис. 6). Граница между бассейном устойчивого равновесия и бассейном гибели ГПС проходит между петлей, описанной ГПС на рисунке 4, и более широкой петлей, описанной ГПС на рисунке 5. Разместив на неизученной части фазового пространства точки, соответствующие начальным состояниям ГПС, мы можем узнать, к каким бассейнам они относятся. ГПС, лежащие на оси ординат, переходят в начало координат, к популяции *P. ridibundus*. Развитие всех остальных ГПС, как это ни удивительно, заканчивается их гибелью в точке, соответствующей 100 % (^{X}L). На рисунке 6 видно три бассейна устойчивости (один из них соответствует оси ординат) и три положения равновесия: неустойчивое, устойчивое и гибель системы. Как ни парадоксально, состояние неустойчивого равновесия тоже имеет свой бассейн. Это связано с тем, что популяция *P. ridibundus*, будучи неустойчива к одним возмущениям, демонстрирует устойчивость к другим.

Может ли ГПС находиться в иных состояниях устойчивости, кроме показанных на рисунке 6? Выше было указано, что А. Д. Арманд [1] выделяет в отдельные катего-

рии состояния безразличного и подвижного равновесия. Как было показано, рисунки 2, 4, 5 и 6 получены при значениях параметров жизнеспособности, принятых в модели Batrachometrics-2010 по умолчанию. При изменении относительной жизнеспособности различных форм лягушек меняются и свойства фазового пространства. При снижении относительной жизнеспособности гибридных лягушек преимущество в их размножении компенсируется преимуществом особей родительского вида в жизнеспособности. При добавлении в популяции *P. ridibundus* ♀ $({}^{X}L)^{X}R$ (то есть в условиях, аналогичных тем, последствия которых показаны на рисунке 2), ГПС переходит в состояние подвижного равновесия. Напомним, что, с нашей точки зрения, о подвижном равновесии можно говорить при действии на систему внешнего фактора, противостоящего внутренним процессам развития системы. В данном случае мы рассматриваем пониженную жизнеспособность гибридов как средовое, то есть внешнее влияние на динамику ГПС.

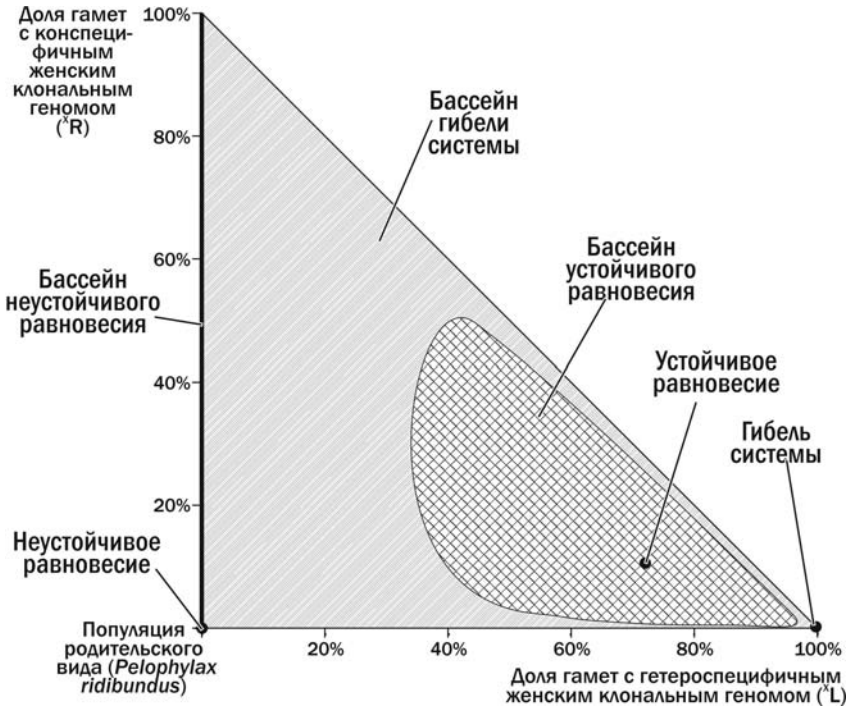


Рис. 6. Зоны (положения равновесия и их бассейны) изученного фазового пространства ГПС зеленых лягушек

Модель Batrachometrics-2010 является детерминистской. При одних и тех же начальных условиях она приходит к одному и тому же состоянию. Состояние безразличного равновесия достижимо при стохастичной, случайной динамике ГПС. Для моделирования таких процессов необходимо ввести в модель случайный компонент.

В следующей версии модели, Batrachometrics-2011, численность каждой группы лягушек раз в год округляется до целого числа, причем округление носит вероятностный характер (к примеру, величина 1,7 будет округлена до 1 с вероятностью 0,3, а до 2 – с вероятностью 0,7). Вследствие вероятностного округления при каждой очередной имитации с одними и теми же начальными условиями модель может приходить в различные состояния.

На рисунке 7 показана динамика модели Batrachometrics-2011 в условиях пониженной жизнеспособности гибридных лягушек. С точки зрения отношения между представителями родительского вида и гибридов система переходит в состояние подвижного равновесия: доля рекомбинантных родительских геномов колеблется, несколько превышая 50 %. Клональные геномы (^{X}L) на рисунке 7 представлены тремя идентичными по своей жизнеспособности и начальной численности гемиклонами. При различных имитациях с одними и теми же начальными условиями судьба этих гемиклонов оказывается разной. На рисунке показан случай, когда численность одного из них в силу случайных причин снижается до ноля, и он исчезает из ГПС.

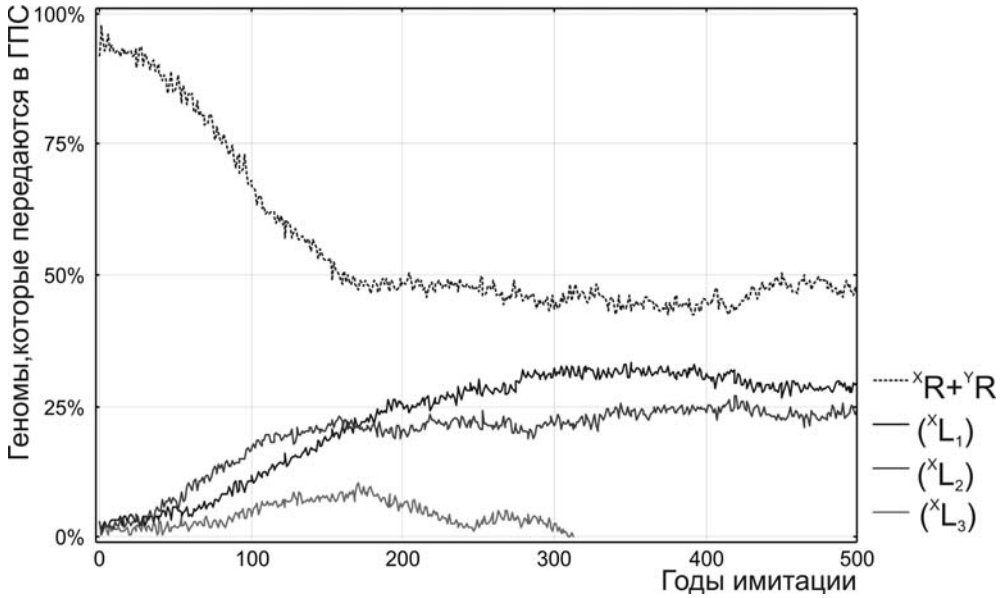


Рис. 7. Динамика модели Batrachometrics-2011 (с вероятностным округлением численностей групп особей): пониженная жизнеспособность гибридов приводит к подвижному равновесию между особями родительского вида и гибридами; три гетероспецифичных клональных гемиклона находятся в состоянии безразличного равновесия; в начале четвертого столетия имитации один из них исчезает из ГПС вследствие случайных причин

Типы устойчивости биосистем

Подводя итог изучению динамики ГПС зеленых лягушек с помощью имитационных моделей, можно предложить классификацию типов устойчивости биосистем. Эта классификация в основном соответствует взглядам А. Д. Арманда [1]. Типы устойчивости можно разделить на две группы (рис. 8). К первой относятся те состояния, которые могут быть «центрами» (точнее – аттракторами) бассейнов устойчивости. Это устойчивое равновесие, циклическое равновесие (примеры которого в данной работе детально не рассматривались), подвижное равновесие и состояние гибели системы. Может показаться странным, что гибель системы («негативное» состояние) оказывается стоящей в одном ряду с устойчивым равновесием (которое воспринимается как «позитивное» состояние). Роднит эти состояния то, что попав в них, система остается в них навсегда (по крайней мере, пока ее не выведет оттуда внешнее воздействие).

Переходные состояния образуют бассейны аттракторных состояний. Это неустойчивое равновесие, направленное изменение и безразличное равновесие. Границы

между бассейнами (границы устойчивости) представлены состояниями неустойчивого равновесия.

Рис. 8. Типы устойчивости биосистем (физические аналогии)

Как показывают рассмотренные в данной статье примеры, описанные типы устойчивости не абсолютны. Их выделение зависит от того, какие параметры состояния системы отслеживаются (в какой системе координат строится фазовое пространство ее состояний). Достигнутое ГПС на рисунке 7 состояние можно трактовать двояко. С точки зрения отношения между рекомбинантными и клональными геномами оно является состоянием подвижного равновесия, а с точки зрения отношения между различными гемиклонами его следует считать безразличным равновесием.

Выводы

Гемиклональные популяционные системы (ГПС) гибридогенных комплексов являются группой биосистем, открытой совсем недавно, их изучение только начинается. Это изучение предоставляет ценный материал для познания рассматриваемых групп организмов и расширяет понимание общих свойств биосистем.

В данной работе устойчивость биосистемы рассматривается как способность оставаться в определенной части ее фазового пространства. Эта часть фазового пространства соответствует определенному типу рассматриваемых систем. Все пространство состояний биосистемы может быть разделено на бассейны устойчивости, соответствующие определенным аттракторным состояниям. Предлагаемый подход примерен для части фазового пространства ГПС зеленых лягушек *RE*-типа, которая изучалась с помощью имитационного моделирования. Построенные на разной вычислительной основе имитационные модели продемонстрировали качественно сходную динамику изучаемых систем. Показано влияние на расположение и конфигурацию бассейнов устойчивости тех условий, в которых развивается рассматриваемая ГПС.

В данной работе продемонстрировано шесть типов состояний устойчивости биосистемы; седьмой тип известен из литературных источников. В целом эти типы образуют две группы: аттракторные состояния, «центры» бассейнов устойчивости, и переходные состояния, которые со временем переводят рассматриваемую систему к тем или иным аттракторным состояниям.

Библиографические ссылки

1. **Арманд А. Д.** Механизмы устойчивости геосистем. – М. : Наука, 1992. – 208 с.
2. **Арнольд В. И.** Теория катастроф. – М. : Наука, 1990. – 128 с.
3. **Бигон М.** Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Д. Харпер, К. Таунсенд. – М. : Мир, 1989. – В 2 т. – Т. 2. – 477 с.
4. **Исследование** целостных свойств биосистем на примере имитационного моделирования гибридогенных популяционных систем зеленых лягушек / М. В. Владимирова, Г. Н. Жолткевич, А. А. Луцик, Д. А. Шабанов // Вісник Харків. нац. ун-ту. Математичне моделювання. Інформаційні технології. Автоматизовані системи управління. – 2007. – № 780. – С. 61–70.
5. **Калитин Б. С.** Качественная теория устойчивости движения динамических систем. – Минск : БГУ, 2002. – 198 с.
6. **Кравченко М. А.** Моделирование трансформаций гемиклональных популяционных систем зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex; Amphibia, Ranidae) с помощью рекуррентных разностных уравнений / М. А. Кравченко, Д. А. Шабанов // Вісник Харківського нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Біологія. – 2010. – Вип. 12 (№ 920). – С. 70–82.
7. **Лада Г. А.** Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. – Тамбов, 1995. – С. 88–109.
8. **Ляпунов А. М.** Общая задача об устойчивости движения. – М.-Л. : Гостехиздат, 1950. – 472 с.
9. **Математический** энциклопедический словарь. – М. : Советская энциклопедия, 1988. – 847 с.
10. **Одум Ю.** Экология. В 2 т. – Т. 1. – М. : Мир, 1986. – 328 с.
11. **Пианка Э.** Эволюционная экология. – М. : Мир, 1981. – 400 с.
12. **Риклефс Р.** Основы общей экологии. – М. : Мир, 1979. – 424 с.
13. **Стороженко В. Г.** Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. – Тула : Гриф и К., 2007. – 192 с.
14. **Сукачев В. Н.** Избранные труды. – Л. : Наука, 1972. – Т. 1. – 343 с.
15. **Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы. – М. : Прогресс, 1980. – 327 с.
16. **Шабанов Д. А.** Які ж зелені жаби населяють Харківську область? Термінологічний і номенклатурний аспекти проблеми / Д. А. Шабанов, О. В. Коршунов, М. О. Кравченко // Біологія та валеологія. – Х. : ХДПУ, 2009. – Вип. 11. – С. 164–125.
17. **Шабанов Д. А.** Зеленые лягушки: жизнь без правил или особый способ эволюции? / Д. А. Шабанов, С. Н. Литвинчук // Природа. – 2010. – № 3. – С. 29–36.
18. **Begon M.** Ecology. From individuals to ecosystems / M. Begon, C. R. Townsend, J. L. Harper. – Blackwell Publishing, 2006. – 738 p.
19. **Clements F. E.** Plant succession. An analysis of the development of vegetation. – Washington : Carnegie Inst., 1916. – 242 p.
20. **Plötner J.** Die Westpaläarktichen Wasserfrösche. – Bielefeld : Laurenti-Verlag, 2005. – 161 s.
21. **Uzzell T. M.** Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and their hybridogenic associate *Rana esculenta* / T. M. Uzzell, L. Berger // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. – 1975. – Vol. 127. – P. 13–24.

Надійшла до редколегії 28.01.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 65–74.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 65–74.

УДК 574.4:504.054

О. Н. Кунах, А. А. Балдин

Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ ТВЕРДОСТИ ПОЧВЫ В ПРИСТЕННОЙ ДУБРАВЕ

Приведенные данные свидетельсвуют о том, что твердость почвы в пристенной дубраве является важным фактором, влияющим на ряд существенных экологических свойств этого биогеоценоза. Лимитирующее значение для проективного покрытия травянистой растительности имеет глубина, с которой начинается твердость почвы 5 МПа. При приближении этого уровня к поверхности почвы проективное покрытие травянистой растительности сокращается. Проективное покрытие оказывает влияние на трофическую активность почвенных животных и электрическую проводимость почвы. Развитие растительного покрова оказывает ограничивающее влияние на мощность мертвого растительного покрова. Уменьшение проективного покрытия способствует росту мощности подстилки. Подстилка также оказывает влияние на трофическую активность почвенных животных и на электропроводность почвы.

О. М. Кунах, А. О. Балдін

Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

ЕКОЛОГІЧНИЙ АСПЕКТ ТВЕРДОСТІ ҐРУНТУ У ПРИСТІНІЙ ДІБРОВІ

Наведені дані свідчать про те, що твердість ґрунту у пристінній діброві – важливий чинник, що впливає на ряд істотних екологічних властивостей цього біогеоценозу. Лімітуючі значення для проективного покриття трав'янистої рослинності має глибина, з якої починається твердість ґрунту 5 МПа. При наближенні цього рівня до поверхні ґрунту проективне покриття трав'яної рослинності зменшується. Проективне покриття впливає на трофічну активність ґрунтових тварин і електричну провідність ґрунту. Розвиток рослинного покриву впливає на потужність мертвого рослинного покриву. Зменшення проективного покриття сприяє росту потужності підстилки. Підстилка також впливає на трофічну активність ґрунтових тварин і на електропровідність ґрунту.

O. N. Kunakh, A. A. Baldin

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

ECOLOGICAL ASPECT OF THE SOIL MECHANICAL RESISTANCE IN THE OAK FOREST OF THE STEEP BANK

The obtained data revealed that soil mechanical resistance is an important factor affected many essential ecological properties of the biogeocoenosis. The soil layer's mechanical resistance of 5MP is a limitation factor for the projective cover of herbaceous vegetation. If the 5MP mechanical resistance spreads to upper soil layer up, then the the grass cover decreases. The development of the plants projective cover affects the soil animals' trophic activity and soil electrical conductivity. The expansion of the plant cover impacts on the capasity of dead plant horizon. The decrease of the projective plant cover favours the increase of the litter mass. The litter also influences the soil animals' trophic activity and soil electrical conductivity.

© О. Н. Кунах, А. А. Балдин, 2011

Введение

Чтобы доказать факт существования порядка и описать порождающие его правила, необходима регулярная схема опробования [5]. Последняя подразумевает размещение пробных точек с постоянным шагом на прямой линии, пересекающей территорию [3]. Уплотнение почвы может возникать в результате антропогенного воздействия (движение технологического транспорта по поверхности почвы) или естественных причин, как, например, в солонцовых почвах [10]. Уплотнение влияет на физическую структуру, плотность сложения, твердость и аэрацию почвы. Все эти свойства влияют на рост растений [12]. Такие характеристики корневых систем растений, как диаметр, длина и морфология подвержены влиянию уплотнения почвы [6].

Очень важной является задача определения масштабов уплотнения почвы в пределах поля. Полезным инструментом для ее решения является пенетрометр, с помощью которого можно быстро измерить твердость почвы на сравнительно большой территории. Считается, что твердость почвы, измеренная с помощью пенетрометра, отражает то противодействие, которое испытывает корень растения во время роста [9]. Максимальное давление корней на почву находится в диапазоне 0,9–1,3 МПа [11]. По данным других исследователей, рост корней прекращался при сопротивлении 0,8–5,0 МПа [7]. Таким образом, показания пенетрометра, которые превышают 5 МПа, свидетельствуют об уплотненной почве, которая противодействует росту корней, что влияет на первичную продуктивность растительности [10].

Показатели твердости почв широко применяются при исследовании агроземов. Цель нашей работы – оценить закономерности пространственной изменчивости твердости почвы в участке естественной дубравы и влияние этой характеристики почвы на некоторые экологические свойства биогеоценоза (проективное покрытие травянистой растительности, мощность подстилки, электрическую проводимость почвы и трофическую активность почвенных животных).

Материал и методы исследований

Экспериментальный полигон заложен в июне 2010 г. в средней части склона правого берега р. Самара (48°45'55,95" СШ, 35°25'57,16" ВД) в пристенной дубраве. В нескольких метрах южнее полигона начитается крутой склон, который непосредственно упирается в берег реки. Восточнее от полигона в 7–15 м расположен овраг, который разрезает склон в направлении, перпендикулярном направлению русла реки. Уклон рельефа в пределах полигона составляет 10–15 %.

Полигон представляет собой совокупность из 100 соприкасающихся ячеек размером 2 × 2 м. Ячейки составляют 5 трансект по 20 ячеек в каждой. Таким образом, полигон имеет форму прямоугольника со сторонами 10 × 40 м, большая сторона полигона ориентирована на север, перпендикулярно руслу р. Самара. По углам ячеек произведены измерения почвенных свойств и трофической активности почвенных животных. Оценка экологических характеристик растительности и подстилки произведена в пределах ячеек полигона.

В древостое преобладают клен полевой (*Acer campestre* L.), клен остролистный (*A. platanoides* L.), вяз граболистный (*Ulmus minor* Mill.), дуб обыкновенный (*Quercus robur* L.), клен тататрский (*A. tataricum* L.). Кустарники представлены бересклетом бородавчатым (*Euonymus verrucosa* Scop.) и боярышником обманчивым (*Crataegus fallacina* Klokov). В травостое преобладают фиалка удивительная (*Viola mirabilis* L.) и звездчатка средняя (*Stellaria media* (L.)). Анализ растительного покрова показывает, что полигон занимает границу перехода между двумя типами леса: свежая берест-

ясеневая дубрава с мятликом (Dn_2) и свежеватый берест-чернокленовый дубняк с ежой (E_{1-2}).

Измерение твердости почв производились в полевых условиях с помощью ручного пенетрометра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет ± 8 %. Измерения производились конусом с размером поперечного сечения 1 см^2. В пределах каждой ячейки измерения твердости почвы производились в однократной повторности.

Электрическую проводимость почвы (apparent soil electrical conductivity – ECa) измеряли с помощью сенсора HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Измерения в пределах каждой ячейки производили в трехкратной повторности.

Трофическую активность почвенных животных определяли с помощью метода приманочных пластинок (bait-lamina test), предложенного Э. Тёрне [4; 13]. Приманочные пластинки из твердого пластика имеют общую длину 13 см (10 см погружается в почву и «ручка» 3 см остается выше поверхности почвы). На расстоянии 5 мм от центров в пределах 10 см участка на пластине сделаны отверстия с диаметром 2 мм. В отверстия помещается приманка из растительной клетчатки. Клетчатку предварительно просеивали через сито размером 0,25 мм, из полученного порошка и воды получали густую массу, которую вносили в отверстия на пластинке. После высушивания приманка, которая находилась в отверстиях пластинки, несколько уменьшалась в размере, образуя «микротаблетки». Металлическим стержнем в почве делалась ниша, в которую до уровня верхнего отверстия с приманкой помещалась пластинка. Перфорирование приманок оценивали через 10 суток. Результаты представлены как процент перфорированных отверстий.

В каждой ячейке полигона определяли общее проективное покрытие травостоя по визуальной шкале с градациями 0, 10, …, 90, 100 % [2].

Измерение подстилки проводили по методу Е. Л. Воробейчика [1] в трехкратной повторности в каждой ячейке.

Построение карт поверхностей и геостатистические расчеты произведены с помощью программы Surfer 8.0, вычисление статистики Мантеля произведено в программе GeoDa (http://geodacenter.asu.edu/). Моделирование структурными уравнениями произведено с помощью программы Lisrel 8.0 (http://www.ssicentral.com/).

Результаты и их обсуждение

Твердость почвы увеличивается с ростом глубины почвенного горизонта (табл. 1). В горизонте 0–5 см этот показатель в среднем составляет 1,72 МПа, а на глубине 45–50 см – 5,11 МПа. Коэффициент вариации находится в пределах 26,7–30,7 %.

Для большинства горизонтов распределение значений твердости в пределах изученного полигона описывается нормальным законом. Достоверно отличие от нормального закона распределения только для значений твердости на глубине 5–10 см. Для большинства горизонтов характерна положительная асимметрия распределения (за исключением горизонтов 5–10 и 40–45 см), что свидетельствует о сдвиге распределения влево, то есть в сторону меньших значений. Распределение значений на всех горизонтах двувершинное (либо многовершинное на глубинах 5–10 см), что свидетельствует о контрастности режима твердости почвы в пределах изучаемого полигона. Показатель эксцесса указывает на степень выраженности одного из локальных максимумов твердости. Отрицательный эксцесс характерен для распределений с одним преобладающим максимумом и одним существенно ему уступающим, а положительный эксцесс характерен для двух соразмерных максимумов.

Таблица 1

Описательные статистики твердости почвы (МПа)

Горизонт, см	Среднее	Медиана	Ст. откл.	Асимметрия	Эксцесс	CV	d
0–5	1,72	1,70	0,47	0,17	–0,72	27,33	0,09*
5–10	2,30	2,40	0,66	–0,04	–0,08	28,70	0,11
10–15	2,81	2,85	0,81	0,29	0,25	28,83	0,08*
15–20	3,45	3,45	1,06	0,57	0,41	30,72	0,08*
20–25	4,04	4,00	1,21	0,45	–0,25	29,95	0,08*
25–30	4,41	4,50	1,18	0,56	0,94	26,76	0,07*
30–35	4,55	4,50	1,24	0,13	0,50	27,25	0,08*
35–40	4,74	4,60	1,41	0,23	–0,40	29,75	0,06*
40–45	4,91	5,00	1,44	–0,04	–0,44	29,33	0,08*
45–50	5,11	4,95	1,51	0,29	0,07	29,55	0,08*

Примечание: *d* – статистика Колмогорова – Смирнова; * – 5 % уровень значимости.

Геостатистические параметры твердости почв представлены в таблице 2. Наггет-эффект указывает на значимость непространственной компоненты изменчивости признака. Совместный учет частичного порога (пространственной компоненты изменчивости) и наггет-эффекта позволяет оценить уровень пространственной зависимости (показатель SDL или пространственное отношение). Этот показатель изменяется от 0 до 100 %.

Таблица 2

Геостатистические параметры твердости почвы

Горизонт, см	C_0 (Наггет)	C_1 (частичный порог)	C_0+C_1 (Порог)	SDL, %	Радиус влияния, м	*I*-Морана	*p*-уровень	R^2 тренда
0–5	0,16	0,17	0,34	48,83	27,02	0,18	0,002	0,25
5–10	0,20	0,21	0,41	49,02	1,69	0,14	0,006	0,18
10–15	0,26	0,35	0,61	42,82	2,35	0,20	0,001	0,22
15–20	0,49	0,52	1,01	48,08	1,85	0,14	0,006	0,18
20–25	0,36	1,05	1,41	25,75	2,47	0,14	0,005	0,11
25–30	0,43	0,79	1,22	35,37	2,61	0,19	0,002	0,16
30–35	0,44	1,00	1,44	30,44	1,55	0,09	0,033	0,16
35–40	0,76	1,20	1,96	38,78	1,90	–0,01	0,561	0,10
40–45	0,79	1,30	2,09	37,82	2,05	0,04	0,149	0,07
45–50	1,11	1,27	2,38	46,64	2,43	–0,01	0,460	0,04

Примечание: SDL – уровень пространственной зависимости (spatial dependence level) ($100*C_0/(C_0 + C_1)$).

Если пространственное отношение находится в пределах 0–25 %, то речь идет о сильной пространственной зависимости; если пространственное отношение находится в пределах 25–75 %, то в таком случае пространственная зависимость переменной является умеренной; если пространственное отношение превышает 75 %, то переменная рассматривается как слабо пространственно зависимая [9]. Твердость почвы является сильно (горизонт 20–25 см, SDL = 25,75) и умеренно пространственно зависимой (прочие горизонты, SDL в пределах 30,44–48,83).

На пространственную зависимость переменной указывает также индекс Морана. Этот показатель является коэффициентом корреляции между значением признака в данной точке пространства и усредненным значением этого признака в соседнем окружении данной точки. Степень соседства может быть установлена различными способами, нами выбран «ферзеобразный» критерий, когда соседями считаются все ячей-

ки, имеющие любой контакт с данной. Уровень значимости установлен при помощи 999 пермутаций.

Для горизонтов от 0–5 до 30–35 см установлены значимо отличные от нуля индексы Морана. Для более глубоких горизонтов индексы Морана значимо не отличаются от нуля. Очевидно, что индекс Морана отражает наличие пространственного тренда в изменчивости признака. Был проведен регрессионный анализ зависимости значений твердости от пространственных координат. В качестве уравнения регрессии был выбран полином второй степени:

$$Z = a_0 + a_1X + a_2X^2 + a_3Y + a_4Y^2 + a_5XY,$$

где X и Y – пространственные координаты, Z – значение признака в данной точке; a_0 – a_5 – регрессионные коэффициенты. Степень точности описательных возможностей уравнения тренда характеризуется статистикой R^2. В точном соответствии с показателями теста Морана статистика R2 свидетельствует о том, что для показателей твердости почвы на глубине от 0–5 до 30–35 см наблюдается отчетливый тренд изменчивости, который может быть описан полиномом второй степени. Для глубин 35–50 см значение такого тренда затухает и уступает значимость для локальных флуктуаций твердости почвы.

Пространственная изменчивость твердости почв на различных глубинах представлена на рисунках 1–4.

Для поверхностного слоя 0–5 см характерно плавное изменение твердости. По геостатистическим показателям такое свойство описывается значительным радиусом влияния – 27,02 м и высоким уровнем описательных способностей трендовой регрессионной модели (R2 = 0,25). Очевидно, активное поверхностное перемещение почвенной массы приводит к выравниванию свойств почвы, в том числе и её твердости. Таким образом, в центральной восточной части полигона наблюдается область с пониженной твердостью (1,4–1,5 МПа), которая окружена областью с более высокими значениями твердости почвы (1,5–2,3 МПа).

Под слоем почвы 0–5 см наблюдается более структурированная картина изменчивости твердости почвы. Структурность проявляется в резком уменьшении радиуса влияния. На глубинах от 5 до 50 см этот показатель находится на уровне 1,55–2,61 м, что контрастирует со значением радиуса влияния на глубине 0–5 см. Выделяются области округло-овальной и звездчатой формы с повышенной твердостью, которые окружены почвой с меньшей твердостью.

Области с относительно однородными значениями твердости согласованы по горизонтам, поэтому их можно охарактеризовать как педоны. Ф. И. Козловским (1966) введено понятие «педон» как почвенный индивидуум. Педоном считается наименьший объем почвы, в котором эффективно усредняются пространственные неоднородности ближнего порядка почвенных свойств отдельных горизонтов или профиля в целом в относительно однородном почвенном покрове.

Необходимо отметить, что педоны имеют сложную 3D-геометрию. На глубинах 5–10 и 10–15 см участки с однородной твердостью ориентированы в направлении север – юг. В горизонте 15–20 см образования приобретают звездчатую структуру, так как сохраняют анизотропию в направлении север – юг, но приобретают анизотропию в направлении запад – восток. На глубине 20–25 и 25–30 см преобладает анизотропия в направлении запад – восток. На больших глубинах зоны однородной твердости приобретают очертания гребней сложной конфигурации.

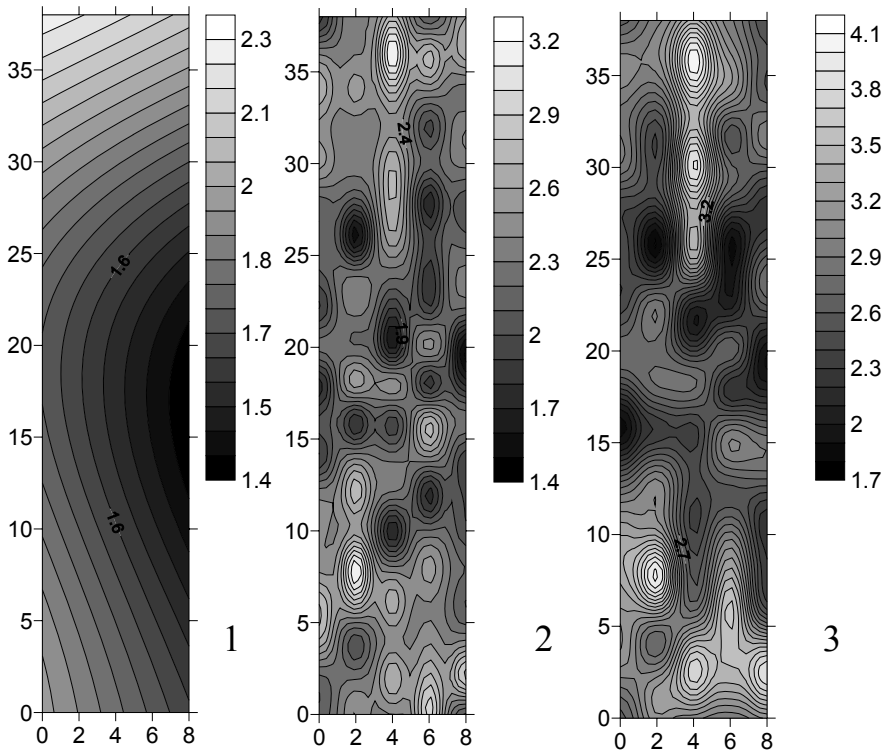


Рис. 1. Пространственное изменение твердости почвы (в МПа):
1 – слой 0–5 см; *2* – слой 5–10 см; *3* – слой 10–15 см

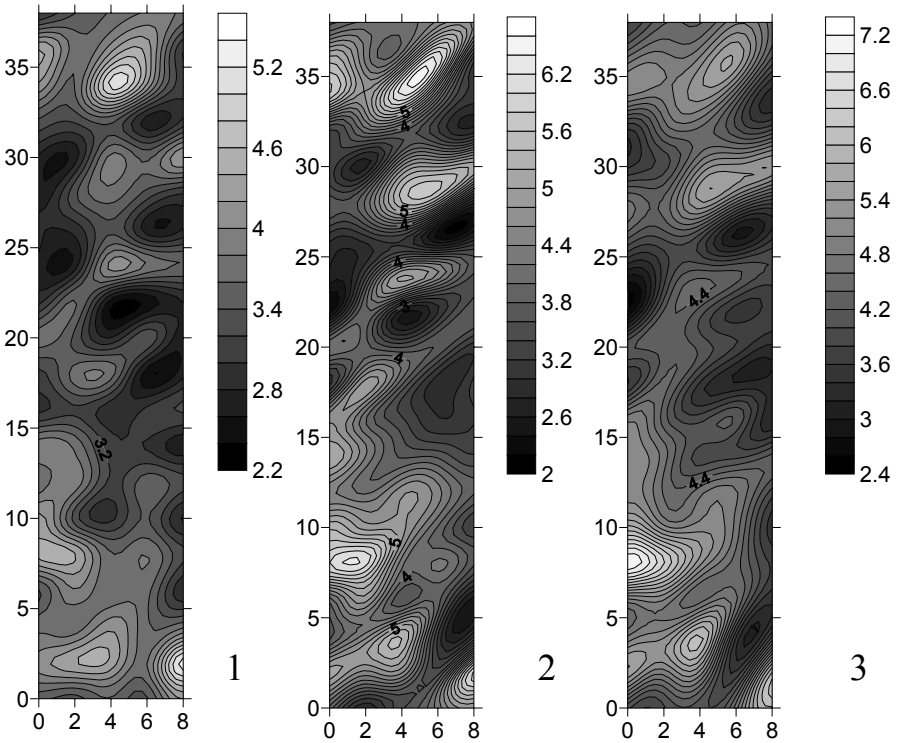


Рис. 2. Пространственное изменение твердости почвы (в МПа):
1 – слой 15–20 см; *2* – слой 20–25 см; *3* – слой 25–30 см

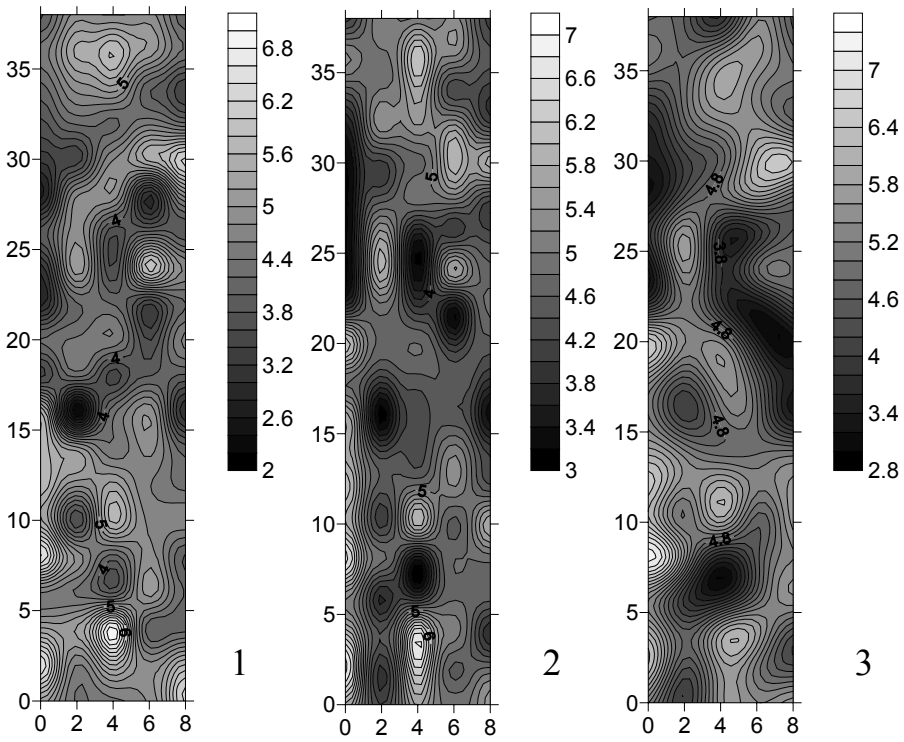


Рис. 3. Пространственное изменение твердости почвы (в МПа):
1 – слой 30–35 см; *2* – слой 35–40 см; *3* – слой 40–45 см

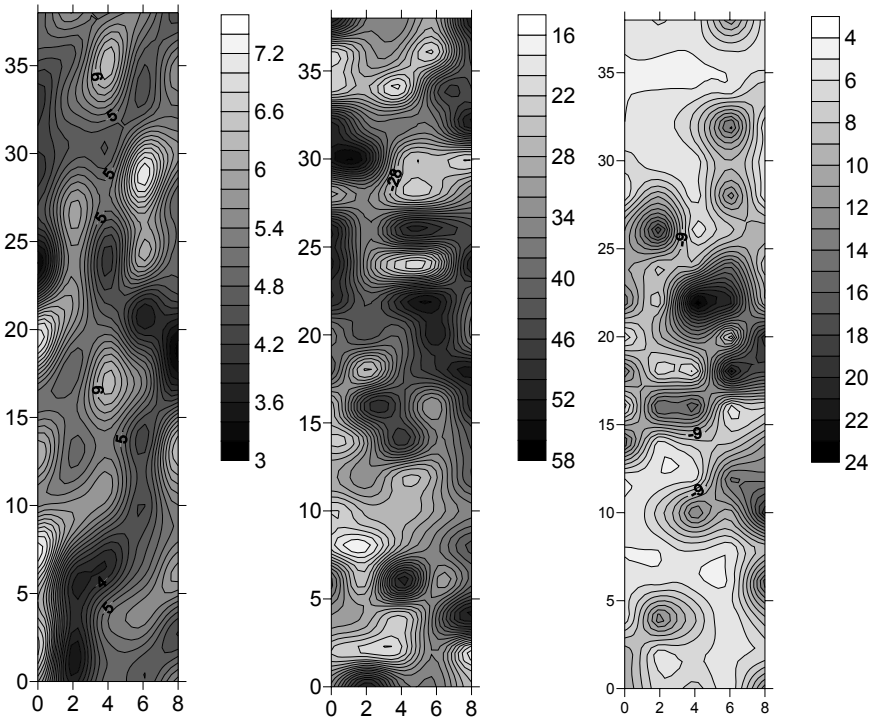


**Рис. 4. Твердость почвы на глубине 50 см (слева, МПа),
глубина твердости почвы 5 МПа (центр, см) и 2 МПа (справа, см)**

Твердость почвы может рассматриваться как фактор, ограничивающий рост корневых систем растений. Поэтому значение имеет карта изменчивости глубины, на которой наблюдается интересующее значение твердости почвы. По данным различных исследователей, лимитирующее влияние твердость почвы оказывает при значениях 0,8–5 МПа. На рисунке 4 (центр и справа) показаны карты изменчивости глубины, на которых начинается твердость почвы выше 5 и 2 МПа.

Твердость 2 МПа наблюдается от глубины от 5,00 до 24,65 см, в среднем находится на уровне 8,55 см. Твердость 5 МПа наблюдается с глубины 15,00 см до 50,00, в среднем находится на уровне 36,22 см.

Между глубиной, на которой начинается твердость почвы 2 МПа, и проективным покрытием травянистой растительности, а также мощностью подстилки нет достоверной связи, как статистической (r = 0,00; p = 0,99 и r = 0,16; p = 0,11 соответственно), так и геостатистической (двумерный индекс I-Морана = –0,02; p = 0,75 и 0,05; p = 0,36 соответственно). От глубины, на которой начинается твердость 5 МПа, зависит как проективное покрытие, так и мощность подстилки (r = –0,32; p = 0,00 и r = 0,33; p = 0,00; I-Морана = –0,11; p = 0,00 и 0,17; p = 0,00).

Трофическая активность животных, оцененная с помощью приманочного теста, не реагирует на изменение глубины твердости почвы 2МПа (r = –0,02; p = 0,85; I-Морана = –0,02; p = 0,65), но подвержена влиянию изменения глубины, на которой начинается твердость 5 МПа (r = 0,25; p = 0,01; I-Морана = 0,10; p = 0,03).

Электропроводность статистически не зависит от глубины, на которой начинается твердость почвы 2 и 5 МПа (r = 0,11; p = 0,30 и r = –0,15; p = 0,14 соответственно). Однако геостатистики указывают на достоверное увеличение электропроводности почвы при уменьшении уровня, где начинается твердость почвы 2 МПа (I-Морана = 0,13; p = 0,00) и увеличении уровня, где начинается твердость почвы 5 МПа (I-Морана = –0,12; p = 0,00).

Таким образом, в условиях пристенной дубравы проективное покрытие травянистой растительности тем меньше, чем ближе к поверхности почвы начинается её твердость, превышающая 5 МПа. Твердость 2 МПа такого влияния не оказывает. Вероятно, что локалитеты с пониженным проективным покрытием травянистой растительности накапливают подстилку с повышенной мощностью, вследствие чего между мощностью подстилки и твердостью почвы наблюдается отрицательная корреляционная связь. Соотношение между мертвым покровом и живой растительностью влияет на интенсивность трофической активности и на электропроводность почвы, чем обусловлено влияние твердости почвы на эти показатели.

Для проверки механизма связи между переменными была проведена процедура моделирования структурными уравнениями – SEPATH-анализ (рис. 5).

SEPATH-анализ позволяет проверить гипотезы о причинно-следственных связях между изучаемыми переменными, а также выявить и количественно оценить существенные факторы (латентные переменные), которые не наблюдаются непосредственно, но проявляют себя через поведение измеримых (манифестных) переменных.

Латентный фактор v1 (рис. 5) оказывает влияние на манифестные переменные – глубину, при которой твердость почвы становится равной 2 и 5 МПа (Depth_2M и Depth_5M). Регрессионные коэффициенты показывают, что индикационная способность показателя Depth_5M для выявления латентного фактора гораздо выше (11,18), чем индикационная способность показателя Depth_2M (коэффициент 1,06). Таким образом, латентный фактор v1 можно идентифицировать как ограничивающее влияние твердости почвы.

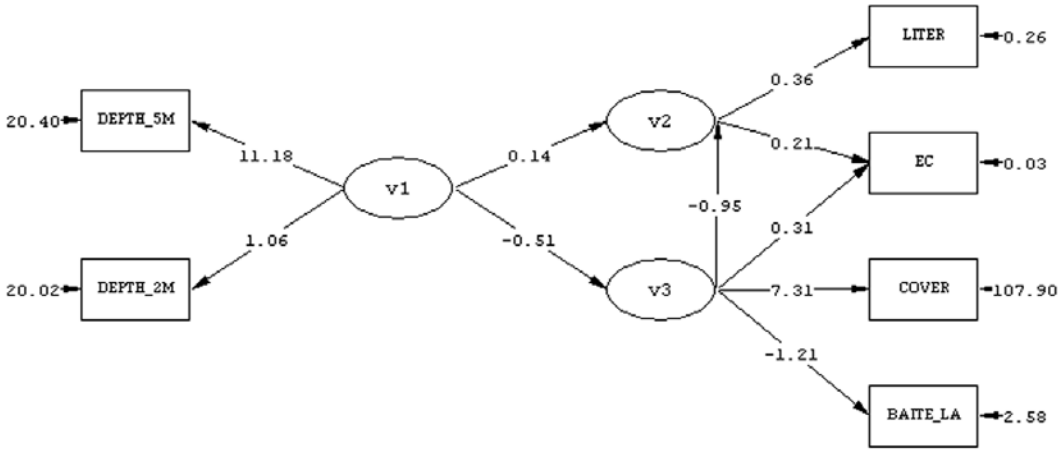


Рис. 5. Структурная модель взаимосвязи твердости почвы и экологических характеристик: Depth_5M – глубина, на которой начинается твердость почвы 5 МПа; Depth_2M – глубина, на которой начинается твердость почвы 2 МПа; v1–v3 – латентные переменные; Liter – мощность подстилки; EC – электропроводность; Cover – проективное покрытие растительности; Baite_la – трофическая активность почвенных животных по данным приманочного теста

Латентный фактор v1 оказывает влияние на латентные факторы v2 и v3. Латентный фактор v2 индицируется по мощности подстилки (регрессионный коэффициент 0,36) и по электропроводности почвы (коэффициент 0,21), а фактор v3 – по проективному покрытию (регрессионный коэффициент 7,31). Фактор подстилка (v2) и фактор проективное покрытие растительности (v3) влияют на электропроводность, а проективное покрытие – на трофическую активность почвенных животных. Наиболее существенным является тот результат, что полученная модель не противоречит гипотезе о негативном влиянии проективного покрытия на мощность подстилки. Модель с обратным направлением влияния (от v2 к v3) не является надежной.

Выводы

Твердость почвы в пристенной дубраве является важным фактором, который влияет на ряд существенных экологических свойств этого биогеоценоза. Лимитирующее значение для проективного покрытия травянистой растительности имеет глубина, с которой начинается твердость почвы 5 МПа. При приближении этого уровня к поверхности почвы проективное покрытие травянистой растительности сокращается. Проективное покрытие оказывает влияние на трофическую активность почвенных животных и электрическую проводимость почвы. Развитие растительного покрова оказывает ограничивающее влияние на мощность мертвого растительного покрова. Уменьшение проективного покрытия способствует росту мощности подстилки. Подстилка также оказывает влияние как на трофическую активность почвенных животных, так и на электропроводность почвы.

Библиографические ссылки

1. **Воробейчик Е. Л.** К методике измерения мощности лесной подстилки для целей диагностики техногенных нарушений экосистем // Экология. – 1997. – № 4. – С. 265–269.
2. **Воронов А. Г.** Геоботаника. – М. : Высшая школа, 1973. – 384 с.

3. **Козловский Ф. И.** Почвенный индивидуум и методы его определения // Закономерности пространственного варьирования свойств почв и информационно-статистические методы их изучения. – М. : Наука, 1970. – С. 42–59.
4. **Пространственная** экология почвенных животных / А. Д. Покаржевский, К. Б. Гонгальский, А. С. Зайцев, Ф. А. Савин. – М. : КМК, 2007. – 174 с.
5. **Методологические** основания отображения элементарных геосистемных процессов / Ю. Г. Пузаченко, М. В. Федяева, Д. Н. Козлов, М. Ю. Пузаченко // Современные естественные и антропогенные процессы в почвах геосистем. – М. : Почв. ин-т им. В. В. Докучаева. – 2006. – С. 13–52.
6. **Atwell B. J.** The effect of compaction on wheat during early tillering: I. Growth, development and root structure // New Phytology. – 1990. – Vol. 115. – P. 29–35.
7. **Subsurface** compaction reduces the root and shoot growth and grain yield of wheat / G. R. Bathke, D. K. Cassel, W. L. Hargrove, P. M. Porter // Soil Science. – 1992. – Vol. 154. – P. 316–328.
8. **Bengough A. G.** Mechanical impedance to root growth: A review of experimental techniques and root growth responses / A. G. Bengough, C. E. Mullins // Journal Soil Science. – 1990. – Vol. 41. – P. 341–358.
9. **Field** scale variability of soil properties in central Iowa soils / C. A. Cambardella, T. B. Moorman, J. M. Novak et al. // Soil Science Soc. Am. – 1994. – Vol. 58. – P. 1501–1511.
10. **Faechner T.** Prediction of yield response to soil remediation / T. Faechner, M. J. Pyrcz, C. V. Deutsch // Geoderma. – 2000. – Vol. 97. – P. 21–38.
11. **Misra R. K.** Penetration of soil aggregates of finite size: Plant roots / R. K. Misra, A. R. Dexter, A. M. Alston // Plant Soil. – 1986. – Vol. 95. – P. 59–85.
12. **Panayiotopoulus K. P.** Compaction and penetration resistance of an alfisol and entisol and their influence on root growth of maize seedlings / K. P. Panayiotopoulus, C. P. Papadopoulou, A. Hatjiioannidou // Soil Tillage Research. – 1994. – Vol. 31. – P. 323–337.
13. **Törne E.** Assessing feeding activities of soil-living animals. I. Bait-lamina-tests // Pedobiologia. – 1990. – Vol. 34. – P. 89–101.

Надійшла до редколегії 14.12.2010

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 75–81.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 75–81.

УДК 597.08:504.45(285.3)(477-25)

В. А. Кундиев*, Ю. М. Сытник**

**ГКП «ПЛЕСО», Киев*
***Институт гидробиологии НАН Украины, Киев*

ИХТИОФАУНА ПРУДОВ РЕКИ НИВКА (г. Киев)

Впервые проведены ихтиологические исследования системы прудов р. Нивка. Представлены результаты эколого-токсикологических и ихтиологических исследований прудов р. Нивка в 2001–2005 годах. Оценены современные условия естественного воспроизводства ценных промысловых видов рыб. Отмечены негативные факторы, ограничивающие воспроизводство рыб в системе прудов р. Нивка.

В. А. Кундієв*, Ю. М. Ситник**

**ГКП «ПЛЕСО», Київ*
***Інститут гідробіології НАН України, Київ*

ІХТІОФАУНА СТАВКІВ РІКИ НИВКА (м. Київ)

Уперше проведено іхтіологічні дослідження ставків р. Нивка. Наведено результати еколого-токсикологічних та іхтіологічних досліджень ставків р. Нивка у 2001–2005 роках. Оцінено сучасні умови відтворення цінних промислових видів риб. Відмічено негативні чинники, які обмежують відтворення риб у системі ставків р. Нивка.

V. A. Kundiev*, Y. M. Sytnyk**

**SUP «PLESO», Kyiv*
***Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine, Kyiv*

ICHTHYOFAUNA OF THE PONDS OR NYVKA RIVER (Kyiv)

Ichthyologic research of the ponds of Nyvka River was carried out firstly. Results of the ecology-toxicological and ichthyological studies made in 2001–2005 are presented. Modern conditions of the commercial fish reproduction are estimated. Negative factors influenced on the reproduction are noticed.

Введение

Река Нивка является притоком второго порядка р. Днепр, впадает в р. Ирпень, которая принудительно перекачивается в Киевское водохранилище, поскольку ее устье находится ниже уровня последнего. Нивка протекает в западной части Киева и берет начало в 0,5 км к востоку от Ледового стадиона. Протяженность реки – 19,7 км, ширина поймы – около 300 м, средняя ширина русла – 2 м, бассейн охватывает площадь 93,2 км^2. К 1992 г. на ее базе построен 21 пруд общей площадью 231,2 га. Падение реки – 71,0 м. Скорость течения незначительна и составляет в межень лишь 0,05–0,10 м/с, а во время водополья – 0,30–0,40 м/с. Среднегодовой расход воды равен 0,17 м^3/с, а наивысшие прогнозируемые расходы могут достигать 35,1 м^3/с [1]. Поскольку проточность реки незначительна, интенсивное производство товарной рыбы лимитируется

© В. А. Кундиев, Ю. М. Сытник, 2011

этим важным фактором. Биологическое значение этого водотока в комплексе с искусственно созданными прудами, которые играют роль многочисленных биоплато, заключается в естественном самоочищении воды, которое было бы неполноценным без участия в нем представителей ихтиофауны. Исходя из этого становится очевидным, что процессы самоочищения водоемов будут осуществляться более эффективно при достижении оптимального качественного и количественного состава населяющей их ихтиофауны.

В зоне влияния мегаполисов возникает проблема рационального комплексного использования водоемов, решение которой имеет чрезвычайно большое значение. Одним из ее аспектов является надлежащая организация отдыха населения, в частности, спортивного и любительского рыболовства. Последнее в полной мере возможно лишь при условии проведения ихтиологического мониторинга водоемов с последующей регуляцией видового состава ихтиофауны, численности соответствующих видов рыб путем создания благоприятных условий для их естественного воспроизводства либо, что менее рационально, периодического зарыбления, то есть создание сбалансированного ихтиологического разнообразия [3].

На основании утверждения ряда авторов [2; 7; 8] и наших исследований (2001–2005 гг.) в малые водоемы и водотоки, которые находятся в пределах города, почти беспрепятственно попадают поверхностные стоки, в составе которых присутствуют многочисленные загрязнители, в том числе химические и, особенно, нефтяные. Не является исключением и р. Нивка, водный баланс которой формируется большей частью атмосферными осадками и в незначительной степени грунтовыми водами.

В бассейне р. Нивка в пределах Киева действуют около 60 промышленных предприятий, большинство которых экологически небезопасно. Достаточно сказать, что всего лишь 16 из них оборудованы очистными сооружениями. По литературным [2; 7] и нашим данным (2001–2005 гг.) в реку, практически беспрепятственно, попадают недостаточно очищенные сточные воды девяти коллекторов, животноводческих комплексов и сельскохозяйственных угодий, которые обрабатывались пестицидами. Закономерным результатом этих процессов является эколого-токсикологическая ситуация, сложившаяся в изученных прудах р. Нивка (табл. 1).

Таблица 1

Качественная эколого-токсикологическая характеристика прудов р. Нивка (2001–2005 гг.)

Пруды	Хлорорганические пестициды	Нефть и нефтепродукты	Анионные СПАВ	Фенолы	Тяжелые металлы
Теремковский № 3	0	+	++	++	+
Бетонный, ул. Булгакова	++	++	+	++	++
Бетонный, ул. Зодчих	++	++	+	++	++
Святошинский № 14	0	++	+	++	++
Святошинский № 15	+	++	+	++	++

Примечания: 0 – отсутствие компонента в водоеме; + – наличие компонента в водоеме; ++ – концентрация компонента превышает рыбохозяйственные ПДК.

Цель работы – оценить количественный и качественный состав ихтиофауны системы прудов р. Нивка, условия воспроизводства ценных видов рыб.

Материал и методы исследований

Ихтиологические исследования проводились в 2002–2005 гг. на пяти прудах, расположенных на реке Нивка в пределах городской зоны Киева: № 3 (массив Теремки-2), Бетонный (ул. Булгакова), Бетонный (ул. Зодчих), № 14, 15 (соответственно Свя-

тошин, Беличи). Ихтиофауна пруда, расположенного вдоль ул. Щорса (Софиевская Борщаговка) исследовалась лишь с целью изучения ее видового состава. Ихтиологические исследования этих водоемов осуществлялись впервые за всю историю их существования. Контрольные обловы проводили в характерных точках прудовых гидроэкосистем соответствующими орудиями лова. В прибрежных участках молодь рыб отлавливали сачком диаметром 0,5 м, тканкой длиной 6 м, а рыб старших возрастных групп – 25-метровой мальковой волокушей. Для установления видовой принадлежности рыб использовали определители [4–6].

Результаты и их обсуждение

Теремковский пруд № 3 – водоем прудового типа со всеми присущими для таких водоемов признаками, главными из которых являются мелководность, небольшая проточность, ограниченное количество видов в составе населяющей его ихтиофауны. Последнее обстоятельство, характерное для подавляющего большинства таких водоемов, связано с выращиванием товарной рыбы и стремлением лишиться пищевой конкуренции со стороны малоценных и сорных видов рыб с целью максимального использования естественной кормовой базы водоема объектами выращивания.

В нашем случае наличие ограниченного количества видов рыб, кроме того, связано с недавней радикальной реконструкцией водоема. Ихтиофауна, населяющая этот водоем, по результатам ихтиологических исследований, состоит лишь из 7 видов рыб, которые принадлежат к 4 семействам и 6 родам (табл. 2).

В водоеме преобладают виды, которые являются объектами любительского рыболовства (66,7 %): окунь, ерш, головешка Глена и бычок-песочник. По опросным данным в водоеме обитает карась серебристый, но нашими уловами он не зафиксирован.

По особенностям размножения доминирует экологическая группа видов-индифферентов (66,7 %), а по характеру питания – бентофагов (33,2 %) (табл. 3).

Ихтиофауна характеризуется преобладанием непромысловых рыб (97,0 %), представителей экологических групп фитофилов (75,8 %) и зоопланктофагов (75,8 %), основу и тех и других составляет верховка.

Пруд «Бетонный» (ул. Булгакова). Видовой состав ихтиофауны этого водоема представлен 5 видами (см. табл. 2), которые принадлежат к 2 семействам и 5 родам. Карась серебристый, карп и вьюн являются промысловыми и объектами любительского рыболовства, остальные – верховка и чебачок амурский – непромысловые виды. Наиболее многочисленным в промысловой группе и в составе ихтиофауны вообще является карась серебристый.

По особенностями размножения ихтиофауна распределяется на две экологические группы: фитофильную, которая имеет в своем составе 4 вида, и литофильную – один вид. По численности фауна рыб характеризуется преобладанием фитофилов (92,4 %), основу которых составляет карась серебристый (59,7 %). По характеру питания доминирует группа зоопланктофагов за счет карася серебристого и верховки, что в сумме составляет 90,8 % численности ихтиофауны водоема (см. табл. 3).

Таким образом, ихтиофауна пруда Бетонный (ул. Булгакова) характеризуется весьма ограниченным видовым составом, преобладанием промысловой группы рыб и представителей экологических групп фитофилов и зоопланктофагов.

Пруд Бетонный (ул. Зодчих). Этот пруд населяет лишь 2 вида рыб: карась серебристый и чебачок амурский; первый из них принадлежит к промысловой группе. Более многочисленным видом (57,9 %) является амурский чебачок.

Таблица 2

Видовой состав ихтиофауны прудов р. Нивка

Вид	Пруды					
	Терем-ковский, № 3	Бетонный (ул. Бул-гакова)	Бетонный (ул. Зод-чих)	ул. Щорса, Софиевская Борщаговка	№ 14, Святошин	№ 15, Свято-шин–Ново-Беличи
Плотва обыкновенная *Rutilus rutilus rutilus* (Linnaeus)	–	–	–	+	+	–
Красноперка обыкновенная *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus)	–	–	–	+	+	+
Верховка обыкновенная *Leucaspius delineatus* (Heckel)	+	+	–	+	+	+
Чебачок амурский *Pseudorasbora parva* (Temminck)	–	+	+	+	+	+
Пескарь обыкновенный *Gobio gobio* (Linnaeus)	–	–	–	–	+	–
Горчак обыкновенный *Rhodeus sericeus* (Pallas)	+	–	–	+	+	+
Карась серебристый *Carassius auratus gibelio* (Bloch)	+	+	+	+	+	+
Карп европейский *Cyprinus carpio carpio* Linnaeus	–	+	–	+	–	+
Щиповка обыкновенная *Cobitis taenia* Linnaeus	–	–	–	–	–	+
Вьюн обыкновенный *Misgurnus fossilis* (Linnaeus)	–	+	–	–	–	–
Трехиглая колюшка обыкновенная *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus	–	–	–	–	+	+
Окунь обыкновенный *Perca fluviatilis* Linnaeus	+	–	–	+	+	+
Ерш обыкновенный *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus)	+	–	–	–	–	–
Ротан-головешка *Perccottus glehni* Dybowski	+	–	–	–	–	–
Бычок-песочник *Neogobius fluviatilis* (Pallas)	+	–	–	–	+	–
Бычок-гонец *Mesogobius gymnotrachelus* (Kessl.)	–	–	–	–	+	–
Всего видов	7	5	2	8	11	9

Таблица 3

Экологическая характеристика ихтиофауны (%) прудов реки Нивка

Экологическая группа		Пруд Терем-ковский № 3	Пруд Бетонный (ул. Булгакова)	Пруд Бетонный (ул. Зодчих)	Пруд № 14, Святошин	Пруд № 15, Святошин
По особенностям размножения	фитофилы	16,7	80,0	50,0	63,6	92,0
	псаммофилы	–	–	–	9,1	ед.
	индифференты	66,7	–	–	9,1	6,1
	остракофилы	16,6	–	–	9,1	1,1
	литофилы	–	20,0	50,0	9,1	0,8
	в целом	100	100	100	100	100
По характеру питания	бентофаги	33,2	60,0	50,0	27,3	1,3
	хищные	16,7	–	–	9,1	6,1
	растительноядные	16,7	–	–	18,2	2,7
	зоопланктофаги	16,7	40,0	50,0	45,4	89,9
	всеядные	16,7	–	–	–	–
	в целом	100	100	100	100	100

По особенностям размножения виды принадлежат к фитофильной и литофильной группам соответственно, по характеру питания – оба вида зоопланктофаги.

Пруд Святошинский № 14. Ихтиофауна этого водоема более разнообразна, представлена 11 видами, которые принадлежат к четырем семействам и 11 родам (см. табл. 2). Промысловая группа видов представлена 54,5 %, однако показатель относительной численности особей здесь достигает лишь 8,7 %, 81,8 % видов – лимнофилы. Относительная численность характеризуется преобладанием реофилов (пескарь обыкновенный – 16,3 % и чебачок амурский – 38,7 %), в целом – 55,0 %.

По особенностям размножения доминирует экологическая группа фитофилов (63,3 %). Остальные экологические группы (псаммофилы, остракофилы, индифференты и литофилы) представлены равными частями (по 9,1 %). Численно доминируют литофил чебачок амурский (38,7 %) и фитофил верховка (20,3 %). Самой малочисленной является группа индифферентов (окунь) – 1,0 %. По характеру питания преобладают зоопланктофаги (45,4 %) и бентофаги (27,3 %), а по относительной численности – бентофаги, основой которых являются чебачок амурский (38,7 %), пескарь обыкновенный (16,3 %), зоопланктофаги – верховка (20,3 %) и растительноядные – горчак (15,8 %). Именно эти виды и составляют основу ихтиофауны, которая населяет водоем.

Основой ихтиофауны водоема являются непромысловые, лимнофильные, по особенностями размножения – фитофильные, а по характеру питания – зоопланктофаги и бентофаги. Относительная численность характеризуется преобладанием непромысловых, реофильных, литофильных и видов-бентофагов. Наиболее массовыми в водоеме являются чебачок амурский, верховка, пескарь обыкновенный и горчак.

Пруд Святошинский № 15. Видовой состав ихтиофауны, населяющей этот водоем, представлен 9 видами (см. табл. 2), которые принадлежат к 3 семействам и 9 родам. Промысловые виды, в том числе и объекты любительского рыболовства, охватывают 50 % всего видового состава. Непромысловый вид верховка доминирует по численности не только в пределах этой группы, но и вообще в водоеме (87,7 %). За исключением чебачка амурского (реофил) все виды принадлежат к лимнофильной экологической группе. По особенностям размножения ихтиофауна водоема представлена фитофилами (92,0 %), индифферентами (6,1 %), остракофилами (1,1 %), литофилами (0,8 %) и, единично, псаммофилами. Относительная численность характеризуется доминированием особей, которые принадлежат к фитофильной экологической группе (92,0 %), основной составляющей которой (87,7 %) является верховка. По характеру питания в составе ихтиофауны преобладают бентофаги и зоопланктофаги (по 33,3 %), а по численности особей доминирует группа зоопланктофагов (89,9 %) за счет верховки (87,7 %).

Таким образом, относительная численность ихтиофауны водоема характеризуется подавляющим доминированием фитофилов и зоопланктофагов, наиболее многочисленная часть которой – непромысловый вид верховка.

Факторы, влияющие на естественное воспроизводство и разнообразие фауны рыб. На эффективность естественного воспроизводства ихтиофауны в изученных водоемах влияют два главных фактора: наличие нерестового субстрата и соответствующей кормовой базы рыб, особенно на ранних этапах их развития. Основываясь на полученных материалах, можно утверждать, что среди этих водоемов первому требованию (наличие нерестового субстрата) не отвечают озера Бетонное (ул. Булгакова) и Бетонное (ул. Зодчих). Условия естественного воспроизводства для ценных фитофильных видов рыб здесь почти отсутствуют, о чем свидетельствуют приведенные данные о качественном составе ихтиофауны, количественная их характеристика и состояние

нерестового субстрата. Что касается второго аспекта этой проблемы (наличие соответствующей кормовой базы), можно, с определенным уровнем достоверности, допустить, что в подавляющем большинстве изученных водоемов существует устойчивая напряженная пищевая конкуренция, которую непромысловый вид верховка составляет молоди ценных видов рыб. То есть, из-за возникающего по этой причине недостатка кормовых организмов становится проблематичной выживаемость личинок ценных видов рыб. Кроме упомянутых главных факторов, которые лимитируют численность и биомассу ценных промысловых рыб в изученных водоемах, существует еще один, который, не только на наш взгляд, но и по литературным данным, является не менее важным. Почти во всех водоемах значительно распространен браконьерский вылов рыбы. Использование браконьерами селективных, в том числе и электрических орудий лова, то есть осуществление незаконного, неконтролируемого и неограниченного вылова рыбы, приводит к изъятию из водоемов наиболее производительной быстрорастущей части популяций ценных промысловых видов рыб. В результате в составе популяции увеличивается доля неполовозрелых и тугорослых, то есть генетически неполноценных особей, которые не в состоянии обеспечить эффективное естественное воспроизводство ценных промысловых видов рыб в полном объеме.

Почти во всех водоемах наблюдается искусственно созданный дисбаланс как в составе ихтиофауны, которая их населяет, так и в пределах популяций промысловых видов. В результате этой незаконной деятельности уменьшается биоразнообразие и нарушается биологический баланс в водоемах со всеми вытекающими отсюда последствиями. Все перечисленные факторы, безусловно, регулируемы. Первые два – биологическими методами, а третий – административным воздействием. В заключение следует отметить, что без решения проблемы браконьерского вылова рыбы все усилия, направленные на повышение рыбопродуктивности водоемов путем реконструкции ихтиофауны, будут неэффективными.

Исходя из вышеизложенного можно утверждать, что современные условия естественного воспроизводства ценных промысловых видов рыб в изученных водоемах неудовлетворительны по двум причинам: а) благодаря наличию во всех водоемах большого количества сорного вида – верховки, которая является мощным пищевым конкурентом ценных промысловых видов рыб на ранних этапах их онтогенеза; б) в результате значительного распространения браконьерского вылова рыбы селективными, в том числе и электрическими орудиями лова.

Выводы

1. Видовой состав ихтиофауны изученных водоемов в целом насчитывает лишь 16 видов, в отдельных же прудах (Бетонный (ул. Зодчих) их численность не превышает 2–5).

2. В водоемах преобладают представители лимнофильной экологической группы, промысловые виды и объекты любительского рыболовства. По особенностям размножения доминируют виды-фитофилы, а по характеру питания – экологическая группа бентофагов. Численно преобладают зоопланктофаги, которые в большинстве случаев представлены сорным видом – верховкой.

3. Эколого-токсикологическая ситуация характеризуется наличием токсических веществ в воде, донных отложениях и в мышцах рыб, концентрация которых в большинстве случаев превышает предельно допустимые уровни.

4. Условия естественного воспроизводства фитофильных, в том числе промысловых видов рыб, в большинстве водоемов потенциально благоприятны, но наличие

большого количества верховки и браконьерский вылов рыбы делают невозможным их реализацию в полном объеме.

Библиографические ссылки

1. **Бойко О. В.** Малые реки Киева / О. В. Бойко, В. К. Хильчевский, О. Г. Ободовский // Краеведение. География. Туризм. – 2001. – № 4 (201). – С. 4–10.
2. **Гідроекологічні** проблеми водойм міської зони Києва / М. С. Щепець, О. М. Арсан, В. А. Кундієв, Ю. М. Ситник // Екологічний стан водойм м. Києва. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – С. 6–12.
3. **Ихтиофауна** Голосеевских прудов (г. Киев) / В. А. Кундиев, Ю. М. Сытник, П. Г. Шевченко, Н. И. Чеченюк // Гидробиол. журн. – 2006. – Т. 42, № 6. – С. 41–46.
4. **Коблицкая А. Ф.** Определитель молоди рыб дельты Волги. – М. : Наука, 1981. – 208 с.
5. **Маркевич О. П.** Определитель пресноводных рыб УССР / О. П. Маркевич, И. И. Короткий. – К. : Советская школа, 1954. – 209 с.
6. **Фауна** України. В 40 т. – Т. 8. Риби. Вип. 4. Окунеподібні / А. Я. Щербуха. – К. : Наук. думка, 1982. – 384 с.
7. **Щепець М. С.** Экология водоемов Киева / М. С. Щепець, М. І. Кузьменко, В. М. Якушин // Вестник аграрной науки. – 1992. – № 7. – С. 45–46.
8. **De Knecht I. A.** Biological assessment of the presence and effects of new and unknown organic contaminants in the environment / I. A. de Knecht, T. C. van Brummelen // ACES Scientific Report. Vrije Universiteit. – Amsterdam, 1997. – P. 9.

Надійшла до редколегії 20.01.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 81–88.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 82–88.

УДК 612.08:57

О. З. Мельнікова, В. П. Ляшенко, Г. О. Задорожна,
Т. Г. Чаус, Ю. М. Сніжковська, Я. О. Лучка

Запорізький державний медичний університет
Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара
Дніпропетровський державний аграрний університет

ВПЛИВ ТРИВАЛОГО СТРЕСУ НА РЕГУЛЯЦІЮ СЕРЦЕВОГО РИТМУ ЩУРІВ

За даними електрокардіографії оцінювали вплив тривалого стресу на варіабельність серцевого ритму щурів, яка відображує особливості його регуляції. Проаналізовано показники кореляційної ритмограми та варіаційної пульсограми тварин контрольної та стресової груп. Зміни досліджених показників залежали від тривалості стресового впливу та могли відповідати різним стадіям стрес-реакції організму.

О. З. Мельникова, В. П. Ляшенко, Г. А. Задорожная,
Т. Г. Чаус, Ю. Н. Снежковская, Я. А. Лучка

Запорожский государственный медицинский университет
Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара
Днепропетровский государственный аграрный университет

ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОГО СТРЕССА НА РЕГУЛЯЦИЮ СЕРДЕЧНОГО РИТМА КРЫС

По данным электрографии оценивали влияние длительного стресса на вариабельность сердечного ритма крыс, которая отражает особенности его регуляции. Проанализированы показатели корреляционной ритмограммы и вариационной пульсограммы животных контрольной и стрессовой групп. Изменения исследуемых показателей зависели от длительности стрессового воздействия и могли соответствовать различным стадиям стресс-реакции организма.

O. Z. Melnikova, V. P. Lyashenko, G. A. Zadorozhna,
T. G. Chaus, Y. N. Snezhkovskaya, Y. A. Luchka

Zaporizhzhya State Medical University
Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University
Dnipropetrovsk State Agrarian University

INFLUENCE OF LONG-LASTING STRESS ON THE REGULATION OF RATS' HEART RATE

The influence of long-lasting stress on rats' heart rate variability, which reflects its regulation features, was estimated using electrocardiography data. The indices of correlation rhythmogram and variation pulsogram were analyzed in control and stressed animals. It was discovered that changes of studied indices depended on the duration of stress influence and could correspond to the different stages of stress-reaction of an organism.

© О. З. Мельнікова, В. П. Ляшенко, Г. О. Задорожна, Т. Г. Чаус, Ю. М. Сніжковська, Я. О. Лучка, 2011

Вступ

При стресовому впливі відбуваються певні адаптаційно-трофічні процеси, які регулюються нервово-гуморальними впливами та перебудовують функціонування клітин, органів та їх систем для збереження гомеостазу та пристосування організму [11]. Наслідок здійснення регуляції в організмі – коливання показників багатьох біологічних процесів, зокрема варіабельність серцевого ритму (ВСР) людини та тварин, яка відображує періодичні зміни частоти серцевих скорочень [1; 10].

У нормі частоту скорочень серця визначає активність синоатріального вузла, що являє собою центр автоматії першого порядку та може розглядатись як індикатор вищих рівнів керування, розташованих у головному мозку, включаючи кору головного мозку, та гуморальних впливів [1–7; 15; 16]. Тобто в цілому регуляція серцевого ритму – багатоконтурна, нелінійна, ієрархічна, що відображається у ВСР навіть у відносно постійних умовах. Вважають, що за різноманітних впливів на організм зміни відбуваються в усіх її ланках, наслідком чого є модуляція ВСР. Існують певні межі нормальної ВСР, вихід за них несприятливий для організму: істотне зменшення ВСР може вказувати на недостатність процесів регуляції, а суттєве збільшення – про їх гіперактивність [10]. Тому оцінка показників ВСР при тривалому стресі може сприяти отриманню нових даних щодо стану процесів регуляції у таких умовах, перебігу адаптаційно-трофічних процесів протягом різних фаз стрес-відповіді та відносно патогенної дії такого стресу на живі організми [11].

Мета нашої роботи – на основі отриманих за даними електрокардіографії показників ВСР (кореляційної ритмограми та варіаційної пульсограми) оцінити вплив тривалого стресу на регуляцію серцевого ритму щурів.

Матеріал і методи досліджень

Експерименти здійснювали на нелінійних білих щурах-самцях відповідно до існуючих міжнародних вимог і норм гуманного ставлення до тварин. На початку дослідження щури мали вагу 125–140 г. Їм створювали загальноприйняті санітарно-гігієнічні умови, раціон і режим пиття [8].

Контрольних тварин (n = 24) утримували у стандартних умовах протягом усього експерименту. Щурам другої групи (n = 21) протягом 21-го тижня створювали стресову зооконфліктну ситуацію шляхом обмеження життєвого простору до 80–100 см^2 на одну особину. Для цього до стандартної клітки розміром 0,3 х 0,5 м, де повинно утримуватись 2–3 тварини, розміщували 20–22 щури.

Відведення ЕКГ проводили у підгрупах із трьох тварин, відібраних із контрольної та стресової групи через 3, 15 і 21 тиждень дослідження. Фіксацію тварини у стереотаксичному приладі проводили після внутрішньочеревинного уведення 20 мг/кг кетаміну та 50 мг/кг тіопенталу натрію. Електрокардіограму (ЕКГ) щурів реєстрували за допомогою голчатих електродів від передньої правої до задньої лівої кінцівок, що відповідало II стандартному відведенню ЕКГ. Запис і цифрове перетворення сигналу ЕКГ проводили з використанням аналого-цифрового перетворювача, який було з'єднано з комп'ютером. Тривалість кожного запису ЕКГ щурів становила 1 хвилину.

Аналізували тривалість інтервалу між двома послідовними зубцями R (R–R-інтервалу). За даними 100 кардіоінтервалів будували кореляційну ритмограму (КРГ) – скатерограму, яка являє собою двовимірне відображення ритму серця. Для побудови КРГ у декартовій системі координат наносили крапки. Ординатою кожної з них була тривалість кожного попереднього інтервалу R–R, а абсцисою – тривалість кожного наступного інтервалу.

Наступний показник ВСР у наших дослідженнях – варіаційна пульсограма. Для її побудови аналізували вибірку із 100 кардіоінтервалів, які групували з кроком у 0,005 с в діапазоні від 0,10 до 0,18 с (усього 16 діапазонів). По осі абсцис відкладали тривалість інтервалів *R–R* (с), по осі ординат – кількість інтервалів із певною тривалістю (%). За графіками варіаційної пульсограми визначали такі показники: моду, варіаційний розмах, амплітуду моди.

Мода являла собою значення *R–R*-інтервалу, що найчастіше зустрічалось у записах ЕКГ. Її використовували як показник домінуючого рівня функціонування синусового вузла. Варіаційний розмах, який розраховували як різницю між максимальним і мінімальним значеннями *R–R*, відображав ступінь варіабельності значень кардіоінтервалів і тонус, в основному, парасимпатичного відділу вегетативної нервової системи. Показником мобілізувального впливу симпатичного відділу вегетативної системи та стабілізувального ефекту централізації управління ритмом серця слугувала амплітуда моди, тобто відсоток кардіоінтервалів, що відповідали діапазону тривалостей *R–R*, в якому знаходилось значення моди [1–7; 10].

У кожній групі тварин у відповідні тижні експерименту обчислювали середні значення показників, що досліджували, їх помилки. Достовірність відмінностей між показниками щурів різних груп оцінювали за *t*-критерієм Стьюдента при $p < 0,05$.

Результати та їх обговорення

За даними КРГ, у тварин контрольної групи (рис. 1) спостерігався досить правильний серцевий ритм, про що свідчило розташування основної сукупності крапок поблизу бісектриси. Протягом усього експерименту скатерограма мала вигляд стислої хмарки, що могло свідчити з урахуванням її лівобічого положення в системі координат про превалювання симпатикотонічного типу регуляції серцевого ритму. Це спостереження відповідало загальним уявленням [6; 14], а в наших експериментах підтверджувалось даними варіаційної пульсограми. Вони свідчили, що через 3–6 тижнів від початку експерименту найчастіше зустрічались значення *R–R* інтервалів у діапазоні 0,120–0,124 с, при цьому мода у середньому дорівнювала 0,122 ± 0,006 с. Варіаційний розмах інтервалів *R–R*, який відображав ступень варіабельності ритму серця, на цьому етапі дослідження становив 0,010 ± 0,001 с, амплітуда моди – 77,4 ± 4,0 %. Через 15 тижнів дослідження діапазон, в якому опинялася більшість кардіоінтервалів, і значення моди майже не змінювались, зменшувався варіаційний розмах, а амплітуда моди зростала до 86,9 ± 4,5 %. Із продовженням терміну експерименту до 21 тижня частота серцевих скорочень щурів контрольної групи мала тенденцію до зниження, що відповідало збільшенню тривалості кардіоінтервалів. Значення моди через 21 тиждень експерименту дорівнювало 0,127 ± 0,005 с при амплітуді моди – 80,2 ± 2,0 %. Такі зміни стану автономної нервової регуляції щурів контрольної групи могли відображати певні адаптаційно-трофічні процеси, пов’язані з тривалим утриманням тварин у лабораторних умовах і спостерігатися у тварин цього виду в природних умовах протягом такого самого терміну їх життя [7].

За умов моделювання стресової ситуації показники ВСР тварин суттєво змінювались (рис. 2). Через три тижні експерименту на КРГ спостерігали досить стислу хмарку, в якій точки розташовувалися рівномірно. Відносно її положення порівняно із скатерограмою контрольних тварин спостерігалась тенденція до зміщення вправо та вгору, тобто вже через 3 тижні впливу стресу підвищувався тонус парасимпатичного відділу вегетативної нервової системи.

Через 15 тижнів дії стресогенних умов скатерограма зміщувалась вгору та вправо, як порівняно з попереднім періодом дослідження, так і відносно її розміщення у той самий тиждень у контрольній групі тварин. У ній спостерігався значний розкид точок, що могло свідчити про активацію обох відділів вегетативної нервової системи. До 21-го тижня дослідження значення кардіоінтервалів ще зростали, однак ступінь їх варіабельності зменшувався відносно попереднього періоду дослідження.

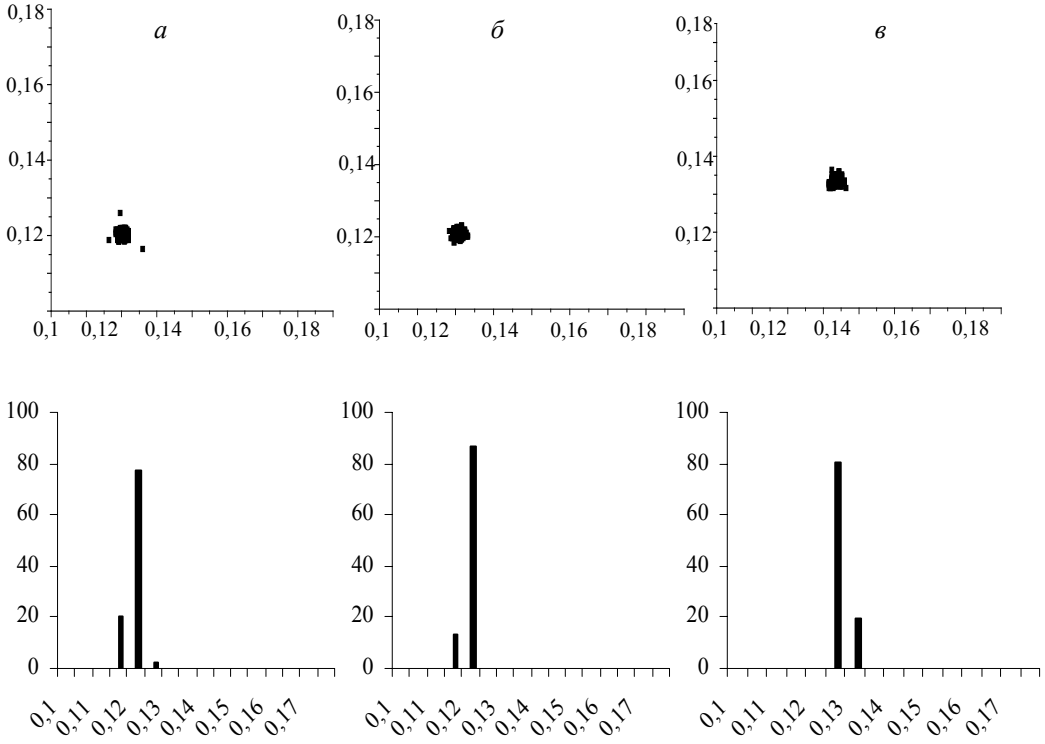


Рис. 1. Типові кореляційні ритмограми (угорі) та варіаційні пульсограми (внизу) щурів контрольної групи через 3 (*а*), 15 (*б*) і 21 (*в*) тиждень дослідження:
по осі абсцис і ординат – значення *R–R* інтервалів (с); на пусьсограмі по осі абсцис – діапазон *R–R* інтервалів (с), по осі ординат – відносна кількість *R–R* інтервалів певного діапазону серед досліджених кардіоінтервалів (%)

За даними варіаційної пульсограми від 3-го до 21-го тижня досліджень суттєво підвищувалося значення моди (з 0,134 ± 0,07 до 0,178 ± 0,08 с), але амплітуда моди була найвищою з початку експерименту (73,1 ± 3,0 %). У щурів стресової групи через 3–6 тижнів дослідження мобілізувальний вплив симпатичного відділу вегетативної нервової системи та ступінь централізації управління ритмом серця були найвищими порівняно з іншими періодами спостереження.

Найбільший варіаційний розмах інтервалів *R–R* у щурів, які перебували в умовах моделювання стресової ситуації, спостерігався протягом 15-го тижня експерименту та дорівнював 0,015 ± 0,010 с. Цей термін у межах нашого дослідження відповідав формуванню стадії резистентності. Збільшення варіабельності серцевого ритму в цей час могло забезпечувати надійність регуляції хронотропної функції серця [5; 10].

Через 21 тиждень ступінь варіабельності *R–R* інтервалів зменшувалась порівняно з попереднім періодом, зростала амплітуда моди. Однак, ураховуючи збільшення три-

валості кардіоінтервалів, можна зробити висновок про переважання парасимпатичних впливів на серцевий ритм у третій стадії стрес-реакції організму.

Результати наших дослідів свідчать, що при тривалому стресі відбувалось уповільнення серцевого ритму порівняно з контрольними тваринами, яке посилювалось при збільшенні тривалості експерименту. Ми вважаємо, що це було наслідком поступового зсуву вегетативного балансу організму у бік парасимпатичного типу регулювання та зменшення ступеня централізації управління серцевим ритмом тварин, яке могло бути пов'язаним з активацією центральних стрес-лімітувальних систем мозку. Як правило, при дослідженні ВСР за умов стресового впливу дослідники отримують збільшення частоти серцевих скорочень [1; 5–7]. Однак порівняно з указаними даними ми одержали її більші значення навіть у контрольних тварин, що, очевидно, зумовлювало можливість змін тільки у бік зменшення. У багатьох дослідженнях показано, що зміни показників життєдіяльності при стресовому впливі істотно залежать від їх вихідної величини [12]. Як правило, у дослідженнях вивчали вплив гострого стресового навантаження на ВСР [6], тоді як у наших експериментах до 3-го тижня могли відбуватись адаптивні зміни, що проявлялися в уповільненні ритму серця. З іншого боку, встановлено, що при стресовому впливі можливе як збільшення, так і зменшення частоти серцевих скорочень, залежно від того, який тип адаптивної поведінки вони забезпечують [13].

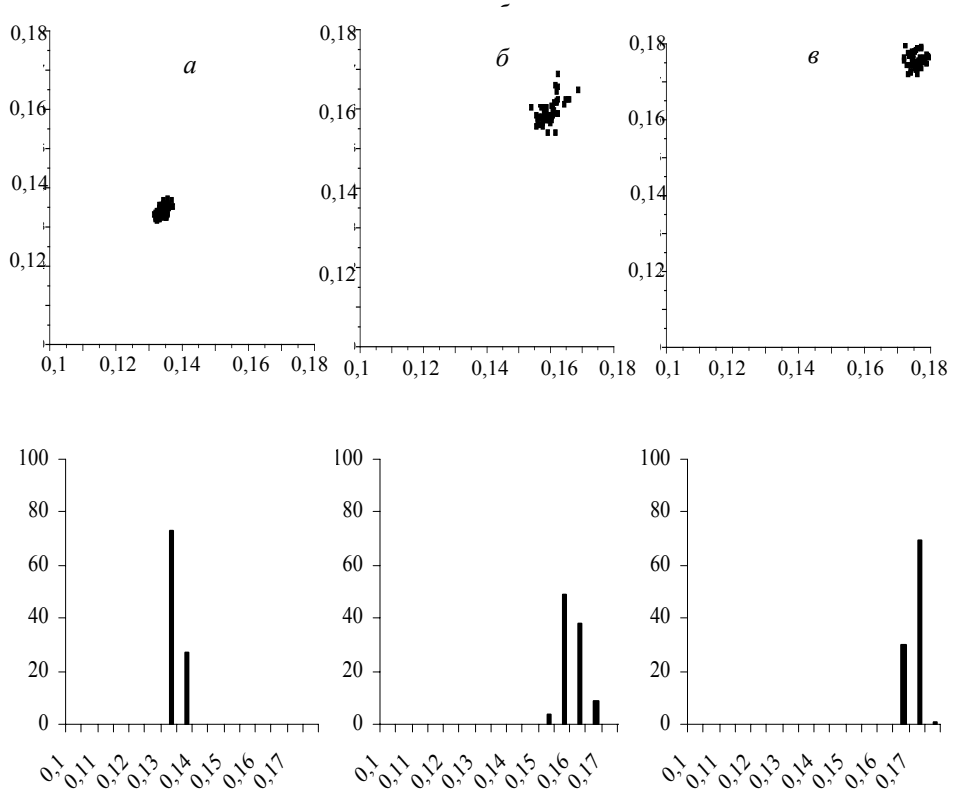


Рис. 2. Типові кореляційні ритмограми (угорі) і варіаційні пульсограми (внизу) щурів, які перебували в умовах зооконфліктної ситуації, через 3 (*а*), 15 (*б*) і 21 (*в*) тиждень дослідження: позначення див. рис. 1

Модуляція ВСР під впливом стресового навантаження в наших експериментах відбувалась у три фази. Протягом першої спостерігалось тільки уповільнення частоти

серцевих скорочень. Амплітуда моди залишалась високою, як у тварин контрольної групи, а варіаційний розмах зменшувався, що свідчило про активний стан обох відділів вегетативної нервової системи з переважанням симпатичної активації при суттєвій мірі централізації управління серцевим ритмом. Протягом другої – значно зменшувалась амплітуда моди, зростав варіаційний розмах і розкид точок у скатерограмі, що могло відображати посилення тонусу парасимпатичного відділу та активацію стресслімітувальних систем мозку, що зменшували вплив центральної нервової системи на серцевий ритм тварин. Протягом третьої фази зменшувалась не тільки частота скорочень серця, а і ВСР, порівняно з попереднім періодом. Це могло свідчити про переважання високочастотних впливів на синоатріальний вузол серця, які пов'язані з автономним контуром регуляції його ритму через блукаючий нерв.

Фізіологічне значення вказаної динаміки ВСР протягом експерименту стає зрозумілим, якщо враховувати, що симпатичні впливи забезпечують мобілізацію всіх ресурсів організму для подолання стресогенних умов, тоді як активація парасимпатичного відділу має обмежувати всі зміни в організмі на певному рівні, зберігаючи їх адаптивне значення [1–3; 9]. Те саме стосується поступового зменшення централізації управління серцевим ритмом, очевидно, внаслідок активації стреслімітувальних систем мозку. Зменшення ВСР у тварин стресової групи наприкінці дослідження могло мати несприятливе значення відповідно [10] та нашим дослідам, що продемонстрували збільшення ВСР у фазу адаптації.

Висновки

При тривалому стресі відбуваються зміни регуляції серцевого ритму, які можуть відповідати різним фазам стрес-реакції організму. У міру збільшення строку дії стресогенних умов відбувається зменшення централізації управління серцевим ритмом, яке може бути наслідком активації стреслімітувальних систем мозку, і збільшення ролі парасимпатичного відділу вегетативної нервової системи.

Бібліографічні посилання

1. **Баевский Р. М.** Математический анализ изменений сердечного ритма при стрессе / Р. М. Баевский, О. И. Кирилов, С. З. Клецкин. – М., 1984. – С. 8–15.
2. **Баевский Р. М.** Оценка адаптационных возможностей организма и риска развития заболеваний / Р. М. Баевский, А. П. Берснева. – М., 1997. – 187 с.
3. **Баевский Р. М.** Научно-теоретические основы использования анализа вариабельности сердечного ритма для оценки степени напряжения регуляторных систем организма // Компьютерная электрокардиография на рубеже XX–XXI столетий. Тез. Междунар. симпоз. – М., 1999. – С. 116.
4. **Березный Е. А.** Практическая кардиоритмография / Е. А. Березный, А. М. Рубин. – СПб. : НПО «Нео», 1997. – 120 с.
5. **Вариабельность** ритма сердца: представления о механизмах / С. А. Котельников, А. Д. Ноздрачев, М. М. Одинак и др. // Физиология человека. – 2002. – Т. 28, № 1. – С. 130–143.
6. **Курьянова Е. В.** Вариабельность сердечного ритма самцов и самок нелинейных крыс и ее изменения при блокаде синтеза катехоламинов / Е. В. Курьянова, Д. Л. Теплый // Бюллетень СО РАМН. – 2009. – № 6 (140). – С. 38–42.
7. **Курьянова Е. В.** Половые и возрастные особенности хронотропной функции сердца крыс при десимпатизации и введении витамина *Е* // Тр. I Междунар. форума «Актуальные проблемы современной науки». Естественные науки. – Ч. 29, Биология. – Самара, 2005. – С. 54–57.
8. **Лабораторные** животные: разведение, содержание, использование в эксперименте / И. П. Западнюк, Е. А. Западнюк, Е. А. Захария и др. – К. : Вища школа, 1983. – 383 с.

9. **Меерсон Ф. З.** Феномен адаптационной стабилизации структур и защита сердца / Ф. З. Меерсон, И. Ю. Малышев. – М. : Наука, 1993. – 159 с.
10. **Попов В. В.** Вариабельность сердечного ритма: возможности применения в физиологии и клинической медицине / В. В. Попов, Л. Н. Фрицше // Український медичний часопис. – № 2 (52). – С. 24–31.
11. **Пшенникова М. Г.** Феномен стресса. Эмоциональный стресс и его роль в патологии // Актуальные проблемы патофизиологии. – М., 2001. – 424 с.
12. **Пшенникова М. Г.** Врожденная эффективность стресс-лимитирующих систем как фактор устойчивости к стрессорным повреждениям // Успехи физиологических наук. – 2003. – Т. 34, № 3. – С. 55–67.
13. **Симонов П. В.** Эмоциональный мозг. – М. : Наука, 1981. – С. 69–74.
14. **Уманский В. Я.** Тонус вегетативной регуляции у лабораторных крыс в свете технологии спектрального анализа вариабельности сердечного ритма / В. Я. Уманский, И. А. Хрипаченко, И. И. Зинкович // Архив клинической и экспериментальной медицины. – 2003. – Т. 12, № 1. – С. 65–72.
15. **Aubert A. E.** Neurocardiology: The benefits of irregularity. The basics of methodology, physiology and current clinical applications / A. E. Aubert, D. Ramaekers // Acta cardiol. – 1999. – Vol. 5, N 3. – P. 107–120.
16. **Heart** rate variability. Standards of measurement, physiological interpretation, and clinical use // Task Force of the European Society of Cardiology and the North American Society of Pacing and Electrophysiology. – 1996. – Vol. 17, N 3. – P. 354–381.

Надійшла до редколегії 30.01.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 89–100.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 89–100.

УДК 574.42:599.323

И. Т. Русев, В. Н. Закусило, А. А. Овчаров

Украинский научно-исследовательский противочумный институт им. И. И. Мечникова, Одесса

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЫШИ КУРГАНЧИКОВОЙ (*MUS SPICILEGUS*) В ДВУХ ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ТУЛЯРЕМИИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

Результаты эколого-эпизоотологического мониторинга территории Северо-Западного Причерноморья, проведенного в зимние периоды 2004, 2005 и 2011 годов, свидетельствуют о роли курганчиковой мыши как носителя возбудителя туляремии в природных очагах этой инфекции. Территориальное распределение этого вида мышей зависит от биотопов, географического региона и погодных условий конкретного сезона. Гнездо мышей в курганчиках располагается на глубине 20–40 см ниже камеры запасов корма. Среднее число мышей в курганчиках колеблется от 3,08 ± 1,54 на юге до 3,88 ± 2,63 на северо-востоке обследованной территории. Наиболее крупные курганчики мыши формируют на стерне подсолнечника и на неудобьях между полями, наиболее мелкие – на полях озимой пшеницы.

І. Т. Русев, В. М. Закусило, О. О. Овчаров

Український науково-дослідний протичумний інститут ім. І. І. Мечникова, Одеса

ПОРІВНЯЛЬНА ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА МИШІ КУРГАНЦЕВОЇ (*MUS SPICILEGUS*) У ДВОХ ПРИРОДНИХ ОСЕРЕДКАХ ТУЛЯРЕМІЇ ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОГО ПРИЧОРНОМОР'Я

Результати еколого-епізоотологічного моніторингу території Північно-Західного Причорномор'я, проведеного в зимові періоди 2004, 2005 та 2011 років, свідчить про роль курганцевої миші як носія збудника туляремії у природних осередках цієї інфекції. Територіальний розподіл цього виду мишей залежить від біотопів, географічного регіону та погодних умов конкретного сезону. Гніздо мишей у курганчиках розташовується на глибині 20–40 см нижче камери запасів корму. Середня кількість мишей у курганчиках коливається від 3,08 ± 1,54 на півдні до 3,88 ± 2,63 на північному сході обстеженої території. Найбільші курганчики миші формують на стерні соняшнику та між полями, найдрібніші – на полях озимої пшениці.

I. N. Rusev, V. N. Zakusylo, A. A. Ovcharov

I. I. Mechnikov Ukrainian Antiplague Research Institute, Odessa

COMPARISON ECOLOGICAL CHARACTERISTICS OF MOUND-BUILDING MOUSE (*MUS SPICILEGUS*) IN TWO NATURAL HOTBEDS OF TULAREMIA AT NORTH-WEST COAST OF THE BLACK SEA

The analysis of ecology-epizootic monitoring of North-West coast of the Black sea carried out in wintering seasons of 2004, 2005 and 2011 testifies the basic role of the Mound-building mouse (*Mus spicilegus* Petenyi, 1882) as a carrier of *Francisella tularensis*. Spatial distribution of the Mound-building mouse strongly depends on a biotope, geographical region and weather conditions of a specific season. Mice nests in

© И. Т. Русев, В. Н. Закусило, А. А. Овчаров, 2011

the storage mounds are located normally at a depth of 20–40 cm under the food storage chamber. Average number of the mice in storage mounds is 3.08 ± 1.54 in the south of investigated region and 3.88 ± 2.63 – in the NE of the region.

Введение

Впервые курганчиковая мышь описана Нордманом в 1840 году по экземплярам из окрестностей Одессы. Позже, в 1899 году, известный зоолог А. А. Браунер, исследовавший фауну Украины, обнаружил в Херсонской области похожих мышей, описал их внешний вид, а также обратил внимание на способность этих зверьков сооружать из земли специальные зимние убежища – курганчики [7]. Именно эти данные послужили Вальху [3] основанием для установления нового вида – *Mus sergii*.

В 1948 г. Писарева в своем детальном обзоре по биологии степных форм рода *Mus* предположила идентичность *Mus spicilegus* Patenyi, 1882 и *M. sergii*, основываясь на способности балканских форм *spicilegus* сооружать курганчики [4].

Курганчиковая мышь – эндемичный для Европы вид, ареал которого охватывает территорию Австрии, Венгрии, Словакии, Молдовы, Украины и доходит до Ростовской области в России [18]. В Украине встречается в степной и лесостепной зонах. Ее находки на востоке и в типичной степи редки, но на севере лесостепи проходит четко очерченная граница распространения вида. Очевидно, на севере *M. spicilegus* ограничен условиями зимовки (промерзание грунта), а низкая плотность на юге определяется низкой кормностью биотопов [5].

За последние десятилетия на территории Северо-Западного Причерноморья в Дунай-Днестровском и в Днестровско-Бугском междуречьях в условиях активной антропогенной трансформации природной среды зарегистрированы новые природные очаги туляремии, основными носителем возбудителя в которых наряду с домовой мышью (*M. musculus musculus* Linnaeus, 1758) служит и курганчиковая мышь [1; 2; 10; 11]. Здесь эти два вида, как и на большей части ареала, обитают симпатрически [15; 17].

Курганчиковые мыши давно привлекали внимание ученых своим уникальным поведением и способностью строить на зиму специальные сооружения – курганчики с огромными запасами корма (иногда до 20 кг). В таких зимних убежищах, которые строятся в течение 14–21 дня, формируется своеобразный биоценоз из 4–14 особей этого и других видов мелких млекопитающих, а также гнездово-норовый паразитоценоз из блох, гамазовых и иксодовых клещей [8; 16; 20]. Такая характерная экологическая особенность курганчиковой мыши – единственный пример среди всех видов грызунов [14].

Этот вид среди мышей наиболее хорошо приспособлен к жизни в агроценозах и природных местообитаниях и практически не связан с постройками человека. Поэтому *M. spicilegus* можно рассматривать как наиболее узкоспециализированный вид [6]. Хорошо развитое поведение по запасанию корма и способность к строительству специальных зимних сооружений – курганчиков позволяют этим мышам в течение всего года существовать в открытых биотопах в условиях полной обеспеченности кормом и защищенности от неблагоприятных погодных условий [8].

Курганчиковую мышь на протяжении длительного времени не разграничивали с домовой. Особенно это заметно при анализе архивных зоопаразитологических материалов, описывающих период самой крупной эпизоотии туляремии в Украине (в 1948–1949 гг.) [2]. В тот период основным носителем возбудителя туляремии считались обыкновенная полевка и домовая мышь. При этом специалисты практического здравоохранения, прежде всего противотуляремийных и противочумных станций, не выделяли домовую и курганчиковую мышь, несмотря на их принципиально отличающиеся

экологические особенности, различную эпизоотологическую и, тем более, эпидемиологическую значимость в природных очагах туляремийной инфекции. На тот период отсутствовало понимание главной экологической особенности данных двух видов: домовые мыши никогда не сооружают курганчики, а курганчиковые мыши никогда не поселяются в домах, что имеет принципиальное эпизоотологическое и эпидемиологическое значение. Поэтому в отчетных материалах везде встречалась исключительно домовая мышь, хотя в зимний период зверьки добывались в природных условиях в различных биотопах, что не характерно для данного вида. Это затрудняло в полной мере использование особенностей экологии близкородственных видов мышей для эпизоотологического и, тем более, эпидемиологического анализа и разработки соответствующих профилактических мероприятий. Пространственное и биотопическое распределение курганчиковых мышей во многом определяет и распределение их курганчиков в осеннее-зимний период.

Цель настоящей работы – выявить особенности биотопического распределения и морфологии курганчиков мыши курганчиковой, охарактеризовать особенности биологии этих зверьков из двух природных очагов туляремии Северо-Западного Причерноморья.

Материал и методы исследований

С целью сравнения некоторых особенностей экологии основных носителей возбудителя туляремии в межэпизоотический период, в частности выявления пространственного распределения их курганчиков в природных очагах туляремии, формы, размера и некоторых морфобиологических характеристик мыши курганчиковой, нами проведены полевые исследования в зимние сезоны 2004, 2005 и 2011 гг. в рамках научных тем противочумного института «Изучение экологических особенностей птиц, млекопитающих и членистоногих фауны Украины как возможных носителей и переносчиков возбудителей особо опасных природноочаговых инфекций» и «Совершенствование эпизоотологического мониторинга природных очагов туляремии в условиях антропогенной трансформации окружающей среды».

Для изучения биотопического распределения и плотности курганчиков в природных очагах туляремии визуально обследовали агроценозы и естественные биотопы. Всего проанализировано более 200 км линейных маршрутов и заложено более 50 учетных площадок площадью 10 000 м^2. Для определения наружных параметров курганчиков (длина, ширина, высота) промерян 201 курганчик.

Курганчики раскапывали в дневное время в основном вручную или с использованием экскаватора. При работе вручную сначала вокруг курганчика по всему периметру выкапывали траншею глубиной 30–40 см, отступив от основания курганчика 30–40 см. Затем производили послойную разборку курганчика, начиная от его вершины. При обнаружении гнездовой камеры гнездо со всем содержимым помещали в полиэтиленовый пакет для доставки в лабораторию. Обнаруженных в гнезде мышей собирали в отдельные бязевые мешочки для доставки их в лабораторию с целью очеса на наличие эктопаразитов и бактериологического исследования на туляремию.

Общая характеристика территории природных очагов туляремии

Изучение курганчиковой мыши проводили в двух природных очагах туляремии: так называемых Татарбунарском, расположенном в зоне озера Сасык (Дунай-Днестровский участок в Татарбунарском р-не Одесской обл.), и Березовском (междуречье Днестр – Южный Буг в Березовском и Николаевском р-нах Одесской обл. и Веселиновском и Доманевском р-нах Николаевской обл.).

Озеро Сасык расположено в степной зоне Одесской области на территории Причерноморской низменности и представляет собой аккумулятивную низменную приморскую равнину, расчлененную речными долинами и балками (рис. 1). Долины рек расширяются в приморской части и постепенно переходят в лиманы (Сасык, Шаганы, Алибей, Бурнас и др.). Среднегодовая амплитуда температур составляет 24–26 ºС. Безморозный период длится более 200 дней. Среднегодовые осадки (350–400 мм) распределяются крайне неравномерно. Нетронутых и мало преобразованных ландшафтов в этом районе практически нет, за исключением прилиманных галофитных растительных ассоциаций. Природный очаг туляремии в зоне озера Сасык выявлен в первой половине XX столетия. Его эпизоотийные и эпидемические проявления впервые зарегистрированы в 1948–1949 годах. Впоследствии он вновь себя проявил в 1988–1989 гг. В настоящее время активность очага находится в межэпизоотийном цикле [2].

Рис. 1. Природные очаги туляремии в Северо-Западном Причерноморье

Территория второго – Березовского природного очага туляремии – расположена в Причерноморской низменности в междуречье Днестр – Южный Буг и представляет собой низменную аккумулятивную приморскую степную равнину, расчлененную речными долинами и балками (см. рис. 1). Долины рек, глубокие и узкие в верховьях, снижаются и расширяются в низовьях, а некоторые постепенно переходят в лиманы (Куяльник, Тилигул, Григорьевский, Дофиновский). Обследуемый район выделяется среди других степных областей Причерноморья богатыми тепловыми ресурсами, сравнительно слабой континентальностью и теплой зимой. Среднегодовая амплитуда 24–25 ºС. Безморозный период длится более 200 дней. В отдельные годы суммарное годовое количество осадков намного превышает среднемноголетнее (445 мм) и составляет, как, например, в 1997 г., 713 мм. Нетронутых ландшафтов в этом районе практически нет, за исключением балочно-овражных биотопов, пойменных речных и прилиманных галофитных ассоциаций.

Наиболее существенные антропогенные преобразования в зонах природной очаговости туляремии Одесской и Николаевской областей произошли в середине прошлого столетия. В этот период практически завершилось полное превращение степных экосистем в агроценозы и началось массовое насаждение лесополос. Дальнейшие преобразования произошли в 1970–1980-х годах в результате изменения гидрорежима малых рек для целей мелиорации. Повсеместное сооружение прудов в бассейнах малых рек и практически их полное зарегулирование создало своеобразный аграрный ландшафт. Озеро Сасык полностью превратили из соленого в пресный водоем, при этом создав систему магистральных и радиальных каналов подачи воды и дренажа. В ко-

нечном итоге планы по орошению черноземов привели к их осолонцеванию и деградации, а сама экосистема Сасыка стала зоной экологического бедствия [12].

Как известно, эпизоотологические особенности туляремии в степной зоне определяются, прежде всего, экологическими особенностями основных носителей возбудителя (курганчиковой и домовой мышей и обыкновенной полевки) при активной роли зайцев-русаков и иксодовых клещей. Именно эти виды очаговых паразитарных биоценозов в годы массовых размножений грызунов служат основными источниками инфекции туляремии для человека.

Курганчиковая и домовые мыши обладают высокой восприимчивостью и чувствительностью к возбудителю туляремии. Известно, что эта инфекция вызывает у обыкновенных полевок и указанных видов мышей интенсивные эпизоотии, охватывающие одновременно почти всю популяцию грызунов в конкретной местности и сопровождается массовым падежом зверьков. Заселяя в годы массовых размножений практически все доступные природные биоценозы, тесно контактируя с другими дикими и синантропными грызунами, курганчиковые мыши способны формировать высокий эпизоотийный потенциал в природных очагах туляремии и выступать одними из основных носителей возбудителя этой инфекции.

Пространственное распределение курганчиков и их морфологическая структура

Строительство курганчиков обычно начинается в сентябре и заканчивается в середине или в конце ноября. Иногда зверьки начинают строить курганчики еще в августе, что, вероятно, обусловлено физиологическими особенностями зверьков, позволяющим им «предвидеть» предстоящую зиму. В этот период зверьки переходят на «внутрикурганчиковый» образ жизни. Однако, если погодные условия позволяют, мыши ведут активный наземный образ жизни, выходя из курганчика не только ночью, но и днем. Об этом свидетельствуют визуальные наблюдения, а также находки остатков костей и черепов в погадках дневных хищных и хищничающих птиц: полевого луня, зимняка, ворона [13]. Большинство находок вида в пределах ареала связано с агроценозами. Одной из причин этого может быть то, что реализация такой видоспицефической особенности как создание крупных запасов семян едва ли осуществима на типично степных участках, лугах и неудобьях в связи с их малой кормностью, а зачастую и перевыпасом.

Следует отметить, что на территории природных очагов туляремии курганчики как в агроценозах, так и в естественных степных биоценозах если и встречались, то в значительном количестве, достигающем десятков и даже более сотни на 1 га (табл. 1). Исключение составил один случай, когда на значительной площади неудобий зарегистрирован только один курганчик. Но при этом он находился на самом берегу искусственного пруда и был затоплен водой. Запасы корма состояли в основном из солелюбивого растения саликорнии. Находящиеся на расстоянии 100–150 м от пруда поля были недавно перепаханы и, вполне вероятно, что до вспашки на них были курганчики. В Березовском природном очаге наибольшая плотность курганчиков отмечалась на неудобьях между полями, на скошенных полях кукурузы и на стерне подсолнечника; несколько меньшая плотность была на стерне зерновых, неудобьях вне зоны полей и на полях озимой пшеницы (табл. 1). Аналогичная картина наблюдается и для Татарбунарского природного очага. Но в последнем случае различия между плотностью курганчиков в разных биотопах было более резко выражены. На неудобьях между полями плотность курганчиков значительно выше, чем в других биотопах.

Таблица 1

Плотность распределения курганчиков (на 1 га)
в Березовском и Татарбунарском природных очагах

Биотоп	Березовский природный очаг	Татарбунарский природный очаг
Неудобья между полями	28	120
Скошенное поле кукурузы	25	79
Стерня подсолнечника	31	32
Стерня зерновых	18	30
Поле озимой пшеницы	13	14
Неудобья вне зоны полей	14	12

Также следует отметить, что на площадях, где курганчики имеются, они распределены не случайным образом. В качестве примера можно привести результаты подсчета количества курганчиков на типичном поле озимой пшеницы. Подсчет проведен на 9 произвольно выбранных квадратах площадью 1 га. Количество курганчиков в каждом из квадратов следующее: 14, 9, 13, 17, 19, 20, 12, 14, 24. Среднее количество – 15,8 ± 3,6. Дисперсия $S^2 = 21{,}44$. Поскольку S^2 больше m, то можно заключить, что на данном участке курганчики распределены не случайно и не равномерно ($S^2 >> 0$), прослеживается склонность к конгрегационному пространственному размещению. Аналогичная картина наблюдалась практически на всех обследованных биотопах природных очагов.

При измерении курганчиков учитывали их длину, ширину, высоту, вычисляли отношение длины к ширине, как показатель степени вытянутости или овальности курганчика (КО). Всего измерен 201 курганчик.

Средняя длина курганчика составила 160 ± 6 см, ширина – 127 ± 5 см, высота – 39 ± 2 см, средний коэффициент овальности равен 1,29 ± 0,04. Самые маленькие курганчики имели длину около 80 см, самые большие – 280 см. При построении корреляционного ряда наблюдается следующая картина распределения длин курганчиков (рис. 2).

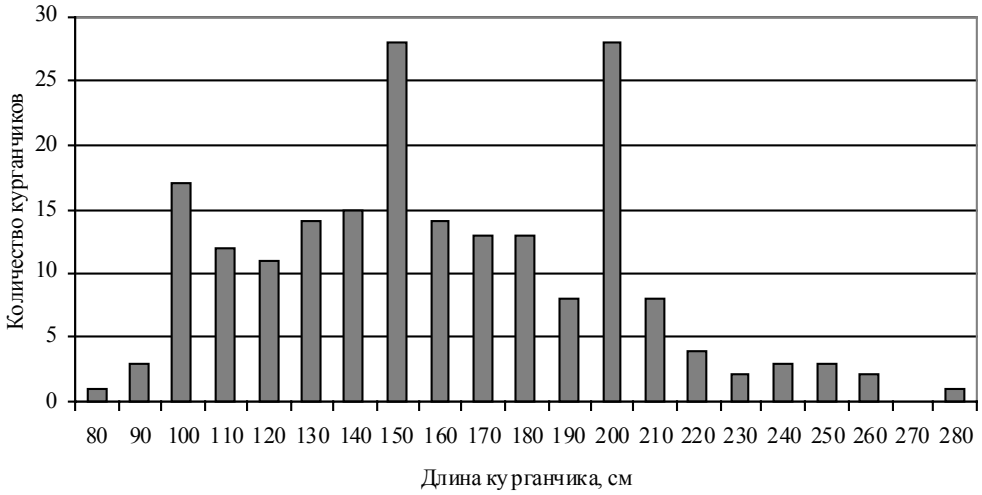


Рис. 2. Вариационный ряд распределения курганчиков по длине

Основная масса курганчиков сосредоточена в области близкой к средней длине, а в обе стороны от нее количество курганчиков соответствующей длины убывает. Это общая тенденция к нормальному распределению. Прослеживаются три пика длин – в областях 100, 150 и 200 см. Курганчики длиной 150 и 200 см встречаются практически с одинаковой, высокой частотой. Именно эти три значения оказываются предпоч-

тительными и постройка мышами основной массы курганчиков именно этих размеров определяется какими-то, пока не установленными, закономерностями.

Статистически достоверного различия в размерах курганчиков Татарбунарского и Березовского природных очагов между разными биотопами не обнаружено. При этом можно говорить о тенденции к тому, что в южном регионе наиболее крупные курганчики обнаруживались на стерне подсолнечника, полях, заросших дурнишником, и на неудобьях между полями; наиболее мелкие – на полях озимой пшеницы (табл. 2 и 3).

Таблица 2

Средний размер курганчиков ($M \pm m$, см) в различных биотопах Татарбунарского природного очага

Биотоп	Длина	Ширина	Высота
Скошенное поле кукурузы	170 ± 30	140 ± 20	56 ± 7
Стерня подсолнечника	230 ± 20	160 ± 20	50 ± 6
Поле озимой пшеницы	150 ± 20	120 ± 20	29 ± 5
Поле, заросшее дурнишником	180 ± 30	180 ± 30	39 ± 13
Неудобья	190 ± 10	170 ± 10	45 ± 6
Среднее	180 ± 10	150 ± 10	43 ± 4

Таблица 3

Средний размер курганчиков ($M \pm m$, см) в различных биотопах Березовского природного очага

Биотоп	Длина	Ширина	Высота
Скошенное поле кукурузы	130 ± 18	94 ± 12	38 ± 4
Скошенная пшеница, сорные травы	180 ± 26	132 ± 11	46 ± 4
Склон лимана, сорные травы	168 ± 18	130 ± 19	44 ± 6
Поле озимой пшеницы	149 ± 17	93 ± 11	34 ± 2
Виноградник, сорные травы	150 ± 29	95 ± 10	37 ± 4
Среднее	151 ± 8	108 ± 6	39 ± 2

В Березовском природном очаге наиболее крупные курганчики зарегистрированы на полях скошенной пшеницы, заросших сорными травами, аналогичных полям Татарбунарского природного очага, заросших дурнишником зобовидным. Наиболее мелкие курганчики, как и в Татарбунарском очаге, регистрировались на полях озимой пшеницы. Независимо от географического положения прослеживается если не четкая закономерность, то, во всяком случае, выраженная тенденция к зависимости размеров курганчиков от биотопа обитания мыши. Средняя длина курганчика в Татарбунарском природном очаге составила 180 ± 10 см, а в Березовском – 151 ± 8 см, ширина соответственно 150 ± 10 и 108 ± 6 см, высота – 43 ± 4 и 39 ± 2 см. Различие статистически высоко достоверно; только для высоты оно находится на границе достоверности, то есть размеры курганчиков на период наблюдений (2005, 2011 годы) четко зависели от обследованного очага: крупнее на юге, чем на северо-востоке обследуемой территории.

По форме курганчики круглые (9,0 ± 3,9 %) и различной степени вытянутости (овальности). Для оценки степени овальности курганчиков мы предлагаем рассчитывать отношение длины к ширине как коэффициент овальности (КО). Средняя величина КО для 201 промеренного курганчика равна 1,30 ± 0,04. Курганчики по величине КО не имеют тенденции к плавному снижению этого коэффициента в обе стороны от средней величины (рис. 3). Форма курганчиков – величина не случайная. Можно выделить четыре четко различающиеся группы форм курганчиков: I группа – круглые курганчики (КО = 1, частота встречаемости 9,0 ± 3,9 %), II – слабо вытянутые (КО = 1,1–1,3, частота встречаемости от 26,4 ± 6,1 до 16,4 ± 5,1 %), III – курганчики средней сте-

пени вытянутости (КО = 1,4–1,7, частота встречаемости от 7,5 ± 3,6 до 3,5 ± 2,5 %), IV группа – сильно вытянутые по длине курганчики (КО = 1,8–2,2 и более, частота встречаемости от 2,5 ± 2,2 до 0,5 ± 1,0 %). Хотя по величинам доверительных интервалов долевых отношений IV группа мало отличается от III, однако при расчете средней величины КО все значения от 1,8 и выше попадают в область статистически аномальных, что подтверждает крайнюю редкость их встречаемости и позволяет выделить в отдельную группу.

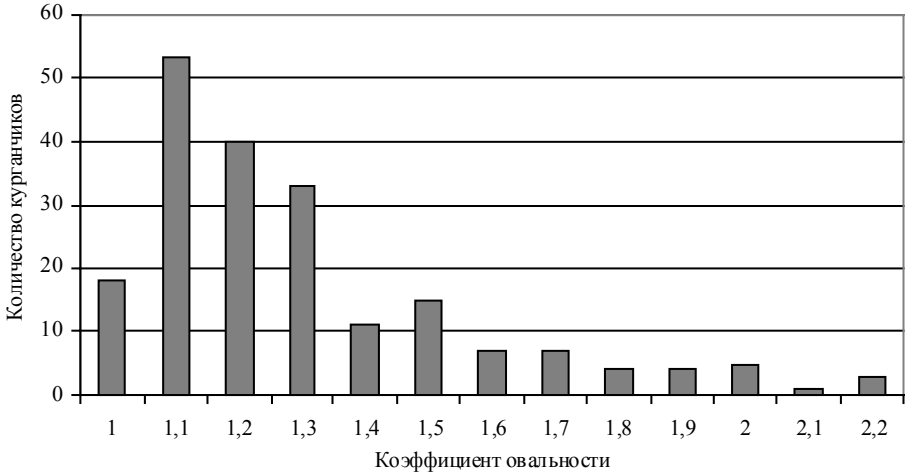


Рис. 3. Вариационный ряд распределения курганчиков по степени их овальности

На юге Одесской области на поле, заросшем дурнишником, и на неудобьях курганчики имели практически круглую форму, коэффициент овальности с учетом доверительного интервала находится в пределах 1,00–1,09 (табл. 4 и 5). Форма курганчиков в этих биотопах статистически достоверно отличается от формы в других биотопах, где коэффициент овальности достоверно выше: от 1,26–1,30 (слабо вытянутые) на скошенном поле кукурузы до 1,48 (средние) на поле стерни подсолнечника.

Таблица 4

Степень вытянутости (форма) курганчиков курганчиковой мыши в Татарбунарском природном очаге Одесской области (январь 2005 г.)

Биотоп	КО	Группа овальности
Поле, заросшее дурнишником	1,04 ± 0,05	круглые
Неудобья	1,07 ± 0,02	круглые
Скошенное поле кукурузы	1,26 ± 0,17	слабо вытянутые
Поле озимой пшеницы	1,30 ± 0,12	слабо вытянутые
Стерня подсолнечника	1,48 ± 0,25	средние

Таблица 5

Степень вытянутости (форма) курганчиков курганчиковой мыши в Березовском районе Одесской области (декабрь 2005 г.)

Биотоп	КО	Группа овальности
Неудобья	1,75 ± 0,39	сильно вытянутые
Скошенное поле кукурузы	1,20 ± 0,06	средние
Стерня подсолнечника	1,20 ± 0,14	средние

В Березовском природном очаге, в отличие от представленных выше результатов по югу Северо-Западного Причерноморья, наоборот, на неудобьях оказались силь-

но вытянутые курганчики, а на убранных полях кукурузы и подсолнечника – средние; различие статистически высоко достоверно.

Таким образом, распределение курганчиков в природных очагах туляремии не случайно и тем более не равномерно, а проявляет склонность к конгрегационному пространственному размещению. Между длиной, шириной и высотой курганчиков имеется средняя, а в ряде случаев высокая, статистически достоверная корреляция.

Статистически достоверного различия между курганчиками различных биотопов не обнаруживается, однако отмечается тенденция к тому, что наиболее крупные курганчики расположены на полях стерни подсолнечника и на неудобьях между полями, наиболее мелкие – на полях озимой пшеницы.

Степень вытянутости курганчиков зависит от биотопа; не исключено влияние погодных, климатических условий и других факторов. Следует подчеркнуть, что курганчики в Татарбунарском природном очаге Одесской области достоверно крупнее, чем в Березовском природном очаге.

Морфобиологические характеристики курганчиковых мышей

В курганчиках в качестве запасов корма мыши запасают, как правило, семена и плоды злаков и трав, которые растут на том поле, где расположены курганчики. Если курганчики расположены на неудобьях, то корм собирается с ближайших полей или используются сорняки, растущие непосредственно в местах постройки курганчиков. Количество корма в одном курганчике может достигать 20 кг.

При раскопке стало очевидным, что в некоторых курганчиках мыши обнаружены не были. Учет числа мышей в раскопанных курганчиках показал, что среднее число обнаруженных мышей составляет 3,08 ± 1,54 особи на один курганчик в Татарбунарском природном очаге и 3,88 ± 2,63 – в Березовском. Расчет проведен только для тех курганчиков, где обнаружены мыши; если провести расчет на все обследованные курганчики, то показатель для будет несколько ниже – 1,85 ± 1,13 и 1,48 ± 1,22 соответственно. Таким образом, численность мышей в курганчиках практически одинакова в обоих природных очагах.

Гнездовые камеры в курганчиках занимают, как правило, центральное положение и расположены на 20–40 см ниже запасов корма. Однако в ряде случаев гнезда занимали боковое положение и даже находились вне пределов курганчика. В отдельных курганчиках обнаружено по два гнезда, а в одном курганчике гнездо не обнаружено.

Как в Татарбунарском, так и в Березовском природных очагах в январе 2005 года в поселениях курганчиковой мыши преобладали самцы; самки составляли всего лишь около трети численности (табл. 6 и 7). Различие в численности самцов и самок статистически достоверно.

Длина тела самцов в Татарбунарском природном очаге статистически достоверно больше, чем у самок и чем у самцов из Березовского природного очага. Длина головы, хвоста, ступни и уха у самок и самцов статистически не отличаются. Также не отличаются эти параметры у мышей из разных районов. Известно, что такие параметры как длина, вес, размер тела и т. п. в биологических выборках из однородных групп имеют нормальное или почти нормальное распределение. При изучении конкретных биологических совокупностей часто бывает и так, что распределение не является нормальным. Одной из причин нарушения нормального распределения может быть то, что совокупность является неоднородной, и в одну группу собраны две или большее число нормальных совокупностей. Именно такая картина наблюдается, если построить вариационный ряд промеренных у курганчиковых мышей размеров, например, длины тела (рис. 4).

Таблица 6

**Размеры курганчиковых мышей,
отловленных в Татарбунарском природном очаге Одесской области**

Пол	Кол-во	%	Средний размер, мм				
			тело	голова	хвост	ступня	ухо
♀	27	28,7	65,1 ± 1,7	23,1 ± 0,5	57,4 ± 1,4	14,7 ± 0,5	10,7 ± 0,6
♂	67	71,3	69,2 ± 1,7	21,3 ± 0,3	56,3 ± 1,2	15,2 ± 0,3	11,3 ± 0,3

Таблица 7

**Размеры курганчиковых мышей,
отловленных в Березовском природном очаге в Одесской области**

Пол	Кол-во	%	Средний размер, мм				
			тело	голова	хвост	ступня	ухо
♀	11	34,4	66,0 ± 3,2	20,6 ± 0,7	57,7 ± 4,5	15,6 ± 0,6	11,4 ± 1,2
♂	21	65,6	65,4 ± 2,0	20,7 ± 0,7	54,5 ± 2,4	15,3 ± 0,6	10,8 ± 0,5

Поскольку в данную совокупность собраны самцы и самки и, кроме того, не проведено различие по возрасту, на рисунке видна классическая картина сильно асимметричного распределения. Имеется не менее четырех пиков длины тела, не лежащих в области средних значений. Следовательно, мы вправе заключить, что в данной совокупности, кроме самцов и самок, имеющих различную длину тела, присутствуют и другие, очевидно возрастные, группы. Действительно, если значения длины тела 65 и 70 мм близки к средним длинам для самок и самцов соответственно, то значения 60 и 75 мм, наравне с указанными, по всей вероятности, относятся к различным возрастным группам. Аналогичная картина наблюдается при построении вариационных рядов для длины головы, ступни, хвоста и уха.

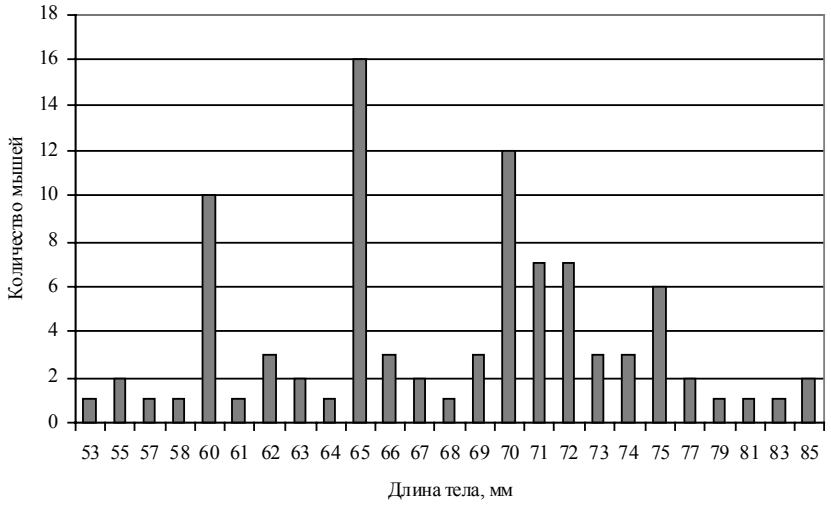


**Рис. 4. Вариационный ряд размеров тела курганчиковых мышей,
отловленных в Татарбунарском природном очаге**

Таким образом, результаты изучения внешней морфологии курганчиков показали, что гнездо курганчиковой мыши, как правило, располагается примерно в центре курганчика на глубине 20-40 см под запасами корма. Краевое расположение гнезда, а тем более его расположение вне пределов курганчика, регистрируются крайне редко. Размер тела самцов мыши курганчиковой в Татарбунарском природном очаге досто-

верно больше, чем у самок. В Березовском природном очаге такой закономерности не наблюдается. Статистически достоверного различия в размерах головы, хвоста, стопы и уха у самцов и самок, а также у мышей разных регионов не обнаружены.

Вариационный анализ показывает резкую асимметрию, распределение отклоняется от нормального, что свидетельствует о присутствии в выборке не менее 4–5 групп животных различных размеров и возрастов.

Выводы

Распределение курганчиков на занимаемой ими площади не случайно и не равномерно, а проявляет склонность к конгрегационному пространственному размещению. Между длиной, шириной и высотой курганчиков имеется средняя, а в ряде случаев – высокая, статистически достоверная корреляция. В длине курганчиков статистически достоверно преобладают три величины: длина курганчика в 100, 150 и 200 см.

Статистически достоверного различия между курганчиками различных биотопов не обнаруживается, однако отмечается тенденция к тому, что наиболее крупные курганчики расположены на стерне подсолнечника и на неудобьях между полями, наиболее мелкие – на полях озимой пшеницы. Курганчики в Татарбунарском природном очаге достоверно крупнее, чем в Березовском.

Для сравнительной оценки формы курганчика можно предложить вычислять коэффициент овальности (КО) как отношение длины к ширине. Можно выделить четыре группы форм курганчиков: I группа – круглые курганчики (КО = 1,00–1,09), II – слабо вытянутые (КО = 1,1–1,3), III – курганчики средней степени вытянутости (КО = 1,4–1,7), IV группа – сильно вытянутые по длине курганчики (КО = 1,8–2,2 и более). В обследованных регионах преобладают курганчики I и II групп.

Гнездо курганчиковой мыши, как правило, располагается в центре курганчика, на глубине 20–40 см под запасами корма. Краевое расположение гнезда, а тем более его расположение вне пределов курганчика регистрируются крайне редко. Среднее количество мышей, обнаруживаемых в одном курганчике, составило соответственно в Татарбунарском и Березовском природных очагах 3,08 ± 1,54 и 3,88 ± 2,63 при расчете на курганчики, из которых были добыты мыши. В курганчиках количество самок составляло только около одной трети от общего количества животных.

Размер тела самцов мыши курганчиковой в Татарбунарском природном очаге достоверно больше, чем у самок. В Березовском природном очаге такой закономерности не наблюдается. Статистически достоверного различия в размерах головы, хвоста, стопы и уха у самцов и самок, а также у мышей разных регионов не обнаружено, однако результаты требуют уточнения на массовом полевом материале. Вариационный анализ показывает резкую асимметрию нормального распределения измеренных параметров, что свидетельствует о присутствии в выборке не менее 4–5 групп животных различных размеров и возрастов.

Библиографические ссылки

1. **Биоценотические** особенности природных очагов туляремии степной зоны Украины / И. Т. Русев, Л. Я. Могилевский, Ю. А. Бощенко, В. Н. Закусило // Вісник СумДУ. – № 7 (79). – 2005. – С. 25–35.
2. **Бощенко Ю. А.** Особенности эпизоотийного и эпидемического проявления природного очага туляремии в зоне озера Сасык / Ю. А. Бощенко, И. Т. Русев, Л. Я. Могилевский // Вісник СумДУ. Серия Медицина. – 2004. – №7 (66). – С. 43–50.

3. **Вальх Б. С.** О новом виде (*Mus sergii* sp. nova) // Труди Харків. т-ва досл. прир. – 1927. – Т. 50, вип. 2. – С. 49–50.
4. **Загороднюк И. В.** *Mus spicilegus* (Mammalia) в фауне Подолии и северная граница ареала этого вида в восточной Европе / И. В. Загороднюк, В. И. Березовский // Зоол. журн. – 1994. – Т. 73, вып. 6. – С. 110–119.
5. **Загороднюк И. В.** Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. Сообщ. 2 // News Biosphere Reserve "Askania Nova". – 2002. – Vol. 4. – С. 130–140.
6. **Котенкова Е. В.** Синантропные и дикоживущие мыши надвидового комплекса *Mus musculus* s. l.: систематика, распространение, образ жизни, механизмы изоляции и эволюция: Автореф. дисс. … д-ра биол. наук. – М., 2000. – 33 с.
7. **Котенкова Е. В.** О крысах и мышах / Е. В. Котенкова, Н. Н. Мешкова, М. И. Шутова. – М. : Наука, 1989. – 175 с.
8. **Котенкова Е. В.** Сравнительный анализ пространственно-этологической структуры группировок у синантропных и дикоживущих видов домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* sensu lato: механизмы формирования и поддержания / Е. В. Котенкова, А. И. Мунтяну // Успехи современной биологии. – 2006. – Т. 125, № 5. – С. 513–528.
9. **Русев И. Т.** Особенности экологии курганчиковых мышей (*Mus hortulanus* Nord.) в очагах лептоспироза на рисовых полях в дельте Дуная // Домовая мышь. – М., 1989. – С. 201–208.
10. **Русев И. Т.** Пусковые механизмы активности природных очагов туляремии в степной зоне Северо-Западного Причерноморья // Наукові та практичні аспекти боротьби з інфекціями в Україні на межі сторіч. Матер. Пленуму УНМТМЕП ім. Д. І. Заболотного. – Київ – Одеса, 2000. – С. 38–39.
11. **Русев И. Т.** Влияние антропогенной трансформации степей Украины на природные очаги туляремии // Біорізноманіття та роль зооценозу у природних і антропогенних екосистемах. Матер. ІІІ Міжнар. наук. конф. – Д. : ДНУ, 2005. – С. 153–155.
12. **Русев И. Т.** Прорыв Сасыкской блокады: тернистый путь возрождения жемчужины Причерноморья. – О., 2001. – 461 с.
13. **Русев И. Т.** Индикационная роль трофических связей ушастой совы для экологических и эпизоотологических целей / И. Т. Русев, С. Ф. Сацык // Сб. науч. тр. Азово-Черноморской орнитологической станции «Бранта». – Мелитополь – Симферополь, 1999. – С. 50–56.
14. **Осенне-зимняя** (2004–2005 гг.) численность курганчиковой мыши в очагах туляремии Северо-Западного Причерноморья / И. Т. Русев, А. А. Овчаров, В. Н. Закусило и др. // Матер. междунар. конф., посвящ. 140-летию основания Одесского нац. ун-та. – Одесса, 2005. – С. 245–247.
15. **Marinova Simeonovska-Nikolova D.** Strategies in open field behaviour of *Mus spicilegus* and *Mus musculus musculus* // Belg. J. Zool. – 2000. – Vol. 130 (Suppl. 1). – P. 115–120.
16. **Social structure** of the mound-building mouse *Mus spicilegus* revealed by genetic analysis with microsatellites / J. C. Garza, J. Dallas, D. Duryadi et al. // Biological Journal of the Linnean Society. – 2008. – Vol. 93, Is. 4. – P. 689–699.
17. **Csepkesz T.** Distinguishing *Mus spicilegus* from *Mus domesticus* (Rodentia, Muridae) by using cranial measurements / T. Csepkesz, A. Gubanyi, J. Farkas // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 2008. – Vol. 54 (3). – P. 305–318.
18. **Coroiu I.** *Mus spicilegus* / I. Coroiu, B. Kryštufek, V. Vohralík // IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. – 2008. – Version 2010.4 <www.iucnredlist.org>.
19. **Mašan P.** Mesostigmatic mites (Acari) and fleas (Siphonaptera) associated with nests of mound-building mouse, *Mus spicilegus* Petenyi, 1882 (Mammalia, Rodentia) / P. Mašan, M. Stanko // Acta Parasitologica. – 2005. – Vol. 50 (3). – P. 228–234.
20. **Sokolov V. E.** *Mus specilegus* / V. E. Sokolov, E. D. Kotenkova, A. G. Michailenko // American Society of Mammalogists. – 1998. – N 592. – P. 1–6.

Надійшла до редколегії 27.03.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 101–112.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 101–112.

УДК 674.09+674.093

С. Н. Санников*, И. В. Петрова*, Т. В. Филиппова*,
С. Н. Санникова*, Т. В. Парпан**, Е. В. Егоров*

**Ботанический сад Уральского отделения РАН, Екатеринбург*
***Украинский НИИ горного лесоводства им. П. С. Пастернака*

ПОЛИМОРФИЗМ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ

Проанализированы и обобщены основные результаты исследований аллозимной структуры, полиморфизма и степени геногеографической дифференциации системы разновысотных горных популяций-изолятов сосны обыкновенной в Украинских Карпатах. Выявлена значительная генетическая вариабельность предгорных и горных популяций *Pinus sylvestris* L., а также средняя генетическая дистанция между группами этих популяций. Дифференциация между группами популяций, изолированных отрогами хребтов, соответствует рангу географических групп популяций. На основании полученных результатов имеются достаточные аргументы для выделения карпатской горной географической расы *Pinus sylvestris* L. – var. *carpatica* Klika.

С. Н. Санніков*, И. В. Петрова*, Т. В. Філіппова*,
С. Н. Саннікова*, Т. В. Парпан**, Є. В. Єгоров*

**Ботанічний сад Уральського відділення РАН, Єкатеринбург*
***Український науково-дослідний інститут гірського лісівництва ім. П. С. Пастернака*

ПОЛІМОРФІЗМ І ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ *PINUS SYILVESTRIS* В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Проаналізовано та узагальнено основні результати досліджень алозимної структури, поліморфізму та ступеня геногеографічної диференціації системи різновисотних гірських популяцій-ізолятів сосни звичайної в Українських Карпатах. Виявлено значну генетичну варіабельність передгірських і гірських популяцій *Pinus sylvestris* L., а також середню генетичну дистанцію між групами цих популяцій. Диференціація між групами популяцій, ізольованих відрогами хребтів, відповідає рангу географічних груп популяцій. На основі отриманих результатів є достатні підстави для виділення карпатської гірської географічної раси *Pinus sylvestris* L. – var. *carpatica* Klika.

S. N. Sannikov*, I. V. Petrova*, T. V. Filippova*,
S. N. Sannikova*, T. V. Parpan**, E. V. Egorov*

**Botanical Garden, Ural Branch RAS, Ekaterinburg*
*** P. S. Pasternak Ukrainian Research Institute for Mountain Forestry*

POLYMORPHISM AND DIFFERENTIATION IN POPULATIONS OF *PINUS SYLVESTRIS* IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

The analysis and synthesis of the data on allozyme structure, polymorphism and degree of geno-geographic differentiation of mountain populations of Scots pine isolated in the Ukrainian Carpathians showed considerable genetic variability of foothill and mountain populations of *Pinus sylvestris* L., as well as

© С. Н. Санников, И. В. Петрова, Т. В. Филиппова, С. Н. Санникова, Т. В. Парпан, Е. В. Егоров, 2011

the average genetic distance between these groups of populations. The differentiation between these groups of populations isolated by the ridges corresponds to the rank of geographic groups of populations. On the basis of our results there are sufficient grounds to separate the Carpathian mountain geographical race of *Pinus sylvestris* L. – var. *carpatica* Klika.

Вступление

В синтетической теории эволюции постулировано, что различия в условиях среды, демографической структуре, фенологии и репродуктивной изоляции популяций и, как следствие, в направлении и интенсивности отбора и других микроэволюционных факторов должны приводить к дифференциации их генетической структуры [19; 26; 30].

Генетическая структура горных популяций хвойных растений в гетерогенных условиях среды различных высотных поясов, экспозиций склонов, микроклиматических инверсий, петрографических и почвенных разностей и т. п. наиболее вариабельна [17; 28; 31; 34; 35]. Однако на количественном уровне степень и факторы генетической дифференциации разновысотных поселений древесных растений, в частности *Pinus sylvestris* L., изучены недостаточно.

Уникальный объект для экогеногеографического изучения представляет серия длительно обособленных горной, фенологической и дистанционной репродуктивной изоляцией небольших (площадью до нескольких десятков га) изолятов *P. sylvestris* в Украинских Карпатах, между которыми нет проводников генов (даже отдельных деревьев этого вида). Некоторые параметры их аллозимной структуры ранее рассмотрены в серии наших публикаций [2; 5; 11; 12; 16; 17; 27] и работах других авторов [9; 14; 20]. Однако целостное, общее представление о генетической структуре и хорологической дифференциации карпатских изолятов *P. sylvestris* еще не разработано.

Цель настоящей статьи – анализ и обобщение основных результатов наших исследований аллозимной структуры, полиморфизма и степени геногеографической дифференциации системы разновысотных горных популяций-изолятов сосны обыкновенной в Украинских Карпатах.

Материал и методы исследований

В качестве объектов выбраны 10 небольших по площади (0,3–22 га) горных и предгорных и одна более крупная предгорная (Турова дача, около 2500 га) популяция-изолят *P. sylvestris* (рис. 1, табл. 1), резко обособленные друг от друга расстоянием (8–99 км) и лесами с доминированием других видов (*Picea abies*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica* и др.).

Изозимный анализ вегетативных тканей (терминальных почек латеральных побегов) 30–48 деревьев 35–50-летнего возраста в каждой выборке выполнен общепринятыми методами [8]. Определены частоты аллелей в 17 белковых локусах (в том числе 13 полиморфных) 11 ферментных систем. На их основе с помощью пакета программ BYOSIS [37] вычислены параметры внутрипопуляционного полиморфизма: число аллелей на локус (A), доля полиморфных локусов (P), ожидаемая (H_e) и наблюдаемая (H_o) гетерозиготности, а также F-статистики Райта [38] и генетические дистанции Неи [32; 33]. Кластерный анализ выполнен по методу УПГМА [36].

Геногеографический анализ хорологических изменений аллельной структуры популяций проведен с помощью оригинального метода градиентов генетических дистанций (ГГД) [12], вычисленных как отношения генетических дистанций Неи между двумя выборками к расстоянию (в км) между ними. Метод позволяет выявить местонахождение перепадов и границ в аллельной структуре генофонда и количественно оценить их на трансектах, пересекающих ареал.

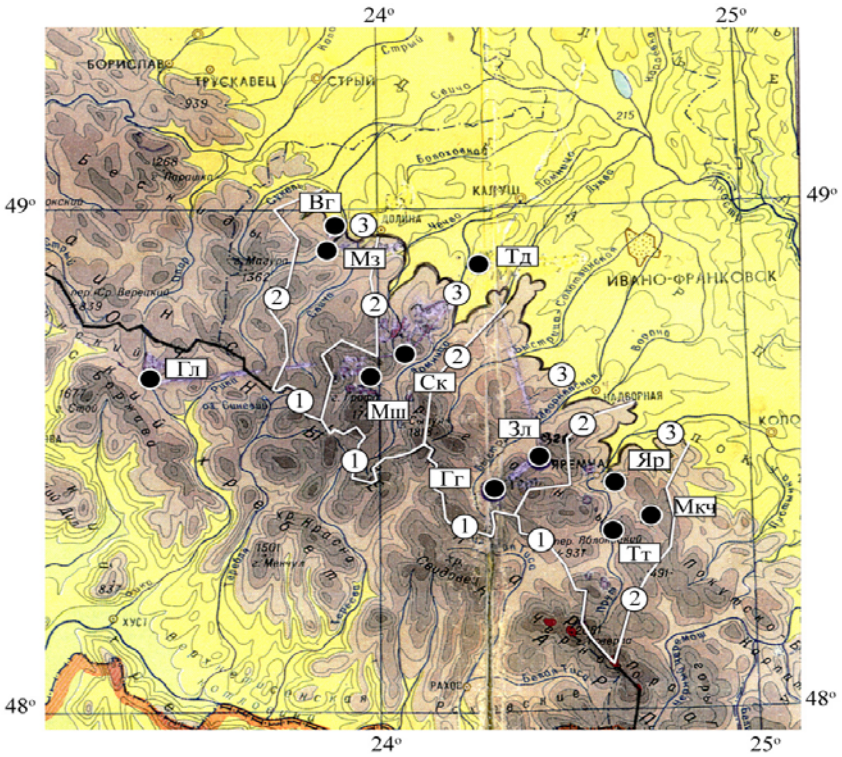


Рис. 1. Схема размещения популяционных выборок *Pinus sylvestris* в Украинских Карпатах: шифры выборок см. в табл. 1; *1* – граница между группами популяций северо-восточного и юго-западного макросклонов Карпат, *2* – границы бассейнов рек; *3* – граница между группами разновысотных популяций (500 м над уровнем моря)

Таблица 1

Географическое местоположение и номенклатура популяционных выборок *Pinus sylvestris* в Украинских Карпатах

Местоположение и наименование	Шифр	Высота над уровнем моря, м	Координаты	
			широта	долгота
Горганы	Гг	1100	48° 26'	24° 15'
Голятин	Гл	800	48° 46'	23° 00'
Зеленская	Зл	830	48° 22'	24° 20'
Татаров	Тт	860	48° 22'	24° 36'
Микуличин	Мкч	820	48° 20'	24° 34'
Яремча	Яр	630	48° 24'	24° 20'
г. Сокол	Ск	900	48° 42'	24° 12'
Мшана	Мш	850	48° 39'	23° 57'
Турова Дача	Тд	420	48° 53'	24° 14'
Выгода	Вг	480	48° 56'	23° 54'
Мизунь	Мз	470	48° 56'	23° 53'

Результаты и их обсуждение

Параметры полиморфизма. Наибольшими различиями частот аллелей между предгорной (Тд, 420 м н. у. м.) и горной (Ск, 850–900 м н. у. м.) изолированными популяциями характеризуются локусы 6-Pgd, Skdh-1, Adh-2, Pgm, Dia, Got-2. Не менее чем в два–три раза различаются и частоты аллелей Skdh-1 (4), Adh-1 (2), Adh-1 (2), Pgm (3), Dia (3), Got-2 (3, 5). Анализ показывает, что для локуса Got-2 в разновысотных выбор-

ках Тд и Ск, а также для аллелей Gdh (3), Skdh-1 (4), Pgm (1, 3), Dia (4), Got-1 (1, 2), Got-2 (2, 3, 4), Got-3 (2, 3, 4) в предгорной и горной популяциях Тд и Яр характерны почти обратные величины.

Значения аллозимного полиморфизма в предгорных выборках близки: ожидаемая гетерозиготность H_e – 0,251–0,274 (средняя – 0,255 ± 0,003), наблюдаемая гетерозиготность H_o – 0,241–0,258 (средняя – 0,252 ± 0,005). В горных популяциях наблюдаются пониженные величины, но большая изменчивость этих параметров: H_o колеблется от 0,214 до 0,283 (в среднем – 0,233 ± 0,011), тогда как в предгорьях – в узких пределах 0,241–0,257 (в среднем – 0,252±0,006) (табл. 2). Вероятно, в сильно изолированных мелких дизъюнкциях сосны Карпат уменьшение гетрозиготности популяций связано с длительным дествием инбридинга и самоопыления, которые и вызывают дефицит гетерозигот (эффект Валунда). Максимальная разница между ожидаемой и фактической гетерозиготностью отмечена в Голятинской популяции – небольшом изоляте на южном склоне Украинских Карпат. Значительное снижение (на 25 %) уровня наблюдаемой гетерозиготности по сравнению с другими разновысотными изолятами в Карпатах установлено в Мшанской лесокультурной популяции (H_o – 0,191).

«Редкие» аллели (встречающиеся с частотой не более 1 %) выявлены по трем локусам (GDH-3, ADH-1, GOT-1), в том числе «маркерными» (обнаруженными только в одной популяции) являются 4 аллеля (в выборках Яр, Вг, Гл и Ск). Г. Г. Гончаренко с соавторами [2] обнаружили 8 маркерных аллелей в предгорной болотной популяции Мизунь (470 м н. у. м.), по два маркерных аллеля – в предгорной Выгодской (480 м) и горной Зеленской (850 м) и один в – Горганской (1200 м).

В предгорной группе популяций частота встречаемости гетерозигот ни в одном из рассмотренных локусов не превышает ожидаемой, за исключением Выгодской выборки. Повышенной долей полиморфных локусов (75,0 %) отличается Мизунская популяция на верховом вересково-сфагновом болоте (с *Calluna vulgaris*).

Таблица 2

Уровни аллозимной изменчивости популяций *Pinus sylvestris*

Популция	N	H_o	H_e	P_{95},	A
Горные					
Горганская	29	0,224 ± 0,060	0,245 ± 0,064	62,5	2,0 ± 0,3
Голятинская	35	0,214 ± 0,049	0,280 ± 0,061	62,5	2,2 ± 0,3
Мшанская	35	0,191 ± 0,053	0,221 ± 0,053	62,5	1,9 ± 0,2
Яремчанская	43	0,283 ± 0,064	0,274 ± 0,060	68,8	2,3 ± 0,3
Зеленская	48	0,254 ± 0,060	0,241 ± 0,055	67,7	2,1 ± 0,2
Татаровская	48	0,227 ± 0,051	0,230 ± 0,051	72,2	2,2 ± 0,3
г. Сокол	48	0,238 ± 0,058	0,244 ± 0,060	63,0	2,0 ± 0,3
$M_x \pm m_x$	40	0,233 ± 0,011	0,247 ± 0,008	65,6	2,1 ± 0,1
Предгорные					
Мизунская	42	0,241 ± 0,048	0,256 ± 0,050	75,0	2,1 ± 0,3
Выгодская	33	0,258 ± 0,058	0,251 ± 0,057	63,0	2,3 ± 0,3
Турова дача	48	0,257 ± 0,060	0,260 ± 0,057	68,8	2,2 ± 0,3
$M_x \pm m_x$	41	0,252 ± 0,006	0,255 ± 0,003	68,9	2,2 ± 0,1

Примечания: N – число деревьев в выборке, H_o – наблюдаемая гетерозиготность, H_e – ожидаемая гетерозиготность, P_{95} – доля полиморфных локусов (%) на уровне вероятности 95 %, A – среднее число аллелей на локус.

Ранее отмечена повышенная частота гетерозигот в некоторых типах экстремальных экотопов, в частности, в высокогорных местообитаниях Южного Урала, на боло-

тах Русской равнины и Западной Сибири [6; 12; 22]. Однако эта тенденция не проявилась в маргинальных популяциях на южной границе ареала *P. sylvestris* и на сфагновых болотах Западной Сибири [1] и, как показано выше, в Украинских Карпатах. Напротив, в результате сравнительного аллозимного анализа 26 маргинальных островных и 20 популяций *P. sylvestris* в центральной части ареала установлено резкое уменьшение среднего числа аллелей на локус и гетерозиготности изолятов при сокращении их площади ниже 15–20 км^2 [7]. Таким образом, на уровне вида подтверждена гипотеза Э. Майра [30] о гомозиготизации мелких изолированных природных популяций на границах ареалов.

Уровни генетического полиморфизма и подразделенности популяций оценивалась также с помощью *F*-статистик Райта (табл. 3). Для различных локусов значения коэффициента инбридинга особей в своей выборке (F_{IS}) колеблются в пределах от 0,008 (Got-2) до 0,246 (Est-f), в среднем составляя 0,061, что означает явный дефицит гетерозигот. Коэффициент инбридинга относительно всех популяций Карпат в три раза выше (F_{IT} = 0,129). Это свидетельствует о весьма значительном общем инбридинге на региональном уровне.

Таблица 3

Параметры *F*-статистик Райта в разновысотных изолированных популяциях *Pinus sylvestris* в Карпатах

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
6-Pgd	–0,027	0,012	0,037
Gdh	0,088	0,106	0,019
Skdh-1	0,096	0,152	0,062
Adh-1	0,021	0,088	0,068
Adh-2	0,069	0,150	0,087
Pgm	0,027	0,058	0,032
Pgm-2	–0,024	–0,003	0,020
Dia	0,100	0,164	0,071
Got-1	–0,104	0,062	0,150
Got-2	0,008	0,042	0,034
Got-3	0,034	0,145	0,114
Est-f	0,283	0,378	0,133
M_x	0,061	0,129	0,072

Для хвойных характерна относительно низкая межпопуляционная генетическая подразделенность. Подавляющая доля изменчивости, как правило, относится к внутрипопуляционной. Так, у *Pinus sylvestris* на долю межпопуляционной изменчивости (F_{IS}) приходится в среднем лишь 2,0–3,0 % [17; 21; 24], у *P. sibirica* – 1,8–2,1 % [13], у *P. banksiana*, *P. contorta* и *P. rigida* – 1,6–2,4 % [25], у *P. mugo* – 3,6–6,9 % [7]. Степень генетической подразделенности (F_{IT}) в родах *Picea* и *Larix* несколько выше: у *Picea abies* и *P. obovata* – 3,9–7,5 % [15], у *Larix decidua* – 4,0–5,0 % [29]. Вероятно, это во многом обусловлено меньшей «летательной» способностью пыльцы этих родов.

Средняя межпопуляционная подразделенность (F_{ST}) изолятов *Pinus sylvestris* в Украинских Карпатах максимальна среди всех изучавшихся нами групп популяций в Северной Евразии – 7,2 % [17]. По-видимому, в условиях сильно дизъюнктивного ареала обмен генами между популяциями (по крайней мере, в течение последних нескольких тысяч лет) здесь был крайне затруднен. Величина генного потока между ними (N_{em} = 3,2, т. е. всего около трех мигрантов на поколение) в два–три раза ниже средних величин по ареалу вида [4]. Вероятно, это обусловлено тем, что они длительно и

надежно разобщены сообществами с доминированием других хвойных (*Picea abies*, *Abies alba*) и широколиственных видов (*Fagus sylvatica* и др.). В предгорьях Карпат межпопуляционная подразделенность в 2,5 раза ниже (F_{ST} = 2,0 %), чем на высоте 650–1 200 м над уровнем моря.

Генетическая дифференциация популяций

Генетические дистанции. Аллельная структура популяций *Pinus sylvestris* в Украинских Карпатах отчетливо дифференцирована по высотным поясам – предгорному (высота – 420–480 м н. у. м. – Выгода, Мизунь, Турова Дача) и горному (высота от 630 до 1100–1200 м н. у. м. – г. Сокол, Зеленская, Горганы, Голятин, Микуличин, Татаров, Яремча).

Карпатские горные изолированные популяции характеризуются весьма высокими индексами «интегральной репродуктивной изоляции»: 2,0–4,5, в том числе балл «горно-механической изоляции» – до 3,0 [16]. Это обусловлено совместным действием фенологической, горно-механической и дистанционной (в сочетании с «фитоценотической») форм изоляции [12].

Генетические дистанции Неи DN_{78} [33] между небольшими горными изолятами *P. sylvestris*, разобщенными хребтами и их отрогами (на расстоянии 20–100 км друг от друга), весьма значительны. Они колеблются в широких пределах – 0,015–0,054 (табл. 4), в среднем по 15 парам выборок составляя 0,021 ± 0,005. Этот уровень дифференциации аллелофонда популяций сосны обыкновенной примерно вдвое выше его подразделенности на равнинах Восточной Европы и Западной Сибири [2; 21]. По нашей шкале внутривидовых популяционно-генетических категорий *P. sylvestris* [17] он соответствует рангу географических групп популяций или даже географических рас. Близкие величины DN_{72} (0,015–0,032) между горными (750–1250 м н. у. м.) и предгорными (450–500 м) популяциями этого вида в том же регионе ранее получили Г. Г. Гончаренко с соавторами [20]. Следует, однако, учитывать, что подобные межпопуляционные градиенты на горных склонах, в отличие от таковых между болотными и суходольными сосняками на равнинах [12], носят характер не границы, а лишь резко выраженного «эстафетного» клина, не имеющего определенного положения на местности [10].

Межпопуляционная генетическая дифференциация предгорных изолятов *P. sylvestris* (420–450 м н. у. м.), не разобщенных горными массивами, втрое ниже (DN_{78} – 0,006–0,007; в среднем – 0,007 ± 0,001) по сравнению с горными (см. табл. 4). Это обусловлено почти полным отсутствием между ними горно-механической и фенологической изоляции, а также их на порядок меньшей, чем в горах, дистанционной (8–28 км) и интегральной (всего – 0,13–0,22) репродуктивной изоляцией.

Генетические дистанции Неи [33] между группами разновысотных предгорных (420–450 м над уровнем моря) и горных (650–1100 м) колеблются в пределах 0,010–0,027, в среднем составляя 0,017 ± 0,004. Эта разница несколько меньше, чем между горными популяциями, но в среднем как минимум в полтора–два раза выше, чем между стоящими на сотни и тысячи километров друг от друга популяциями сосны на Русской равнине [2; 7] или в Западной Сибири [17]. Столь значительная (во многом обусловленная фенологической репродуктивной изоляцией) дифференциация разновысотных популяций сосны сохраняется и в районе исследования, несмотря на установленный факт гидрохорного расселения по течению реки Ломницы [18].

Как показал иерархический межгрупповой анализ, средние величины дистанций Неи [33] между группами популяциями *P. sylvestris* Украинских Карпат и смежных географических стран составляют: с группами популяций Средиземноморья – 0,022,

Крыма и Западного Кавказа – 0,025, Русской равнины – 0,018, Центральной Европы – 0,014; а в среднем – 0,019. Это соответствует уровню дифференциации географических групп популяций [17]. В целом от всех других групп популяций в пределах ареала группа карпатских популяций дифференцирована на уровне географической расы (DN_{78} = 0,025). Ранее была установлена также разносторонняя фенотипическая специфика горных карпатских и смежных равнинных популяций *P. sylvestris* [23].

Таблица 4

Генетические дистанции Неи между популяциями *Pinus sylvestris*

Популяции (альтитуды)	Расстояние между выборками, км	DN_{72}	DN_{78}
Предгорные популяции			
Вг (480) – Мз (470)	8	0,011	0,007
Мз (470) – Тд (420)	28	0,011	0,007
Тд (420) – Вг (480)	28	0,011	0,006
$M_x \pm m$	21,3 ± 8,9	0,011 ± 0	0,007 ± 0,001
Горные популяции			
Гг (1100) – Гл (800)	75	0,034	0,029
Гг (1100) – Зл (830)	8	0,040	0,036
Гг (1100) – Тт (860)	25	0,030	0,025
Гг (1100) – Мкч (820)	26	0,023	0,018
Гг (1100) – Яр (630)	19	0,025	0,020
Гл (800) – Зл (830)	79	0,022	0,018
Гл (800) – Тт (860)	90	0,030	0,025
Гл (800 – Мкч 820)	99	0,036	0,029
Гл (800) – Яр (630)	91	0,024	0,017
Зл (800) – Тт (860)	16	0,021	0,015
Зл (800) – Яр (630)	12	0,029	0,025
Зл (800) – Мкч 820)	15	0,029	0,023
Тт (860) – Мкч 820)	8	0,015	0,008
Тт (860) – Яр (630)	14	0,019	0,015
Яр (630) – Мк (820)	13	0,022	0,015
$M_x \pm m$	39,3 ± 3,2	0,027 ± 0,006	0,021 ± 0,005
Разновысотные популяции			
Тд (420) – Гг (1100)	49	0,029	0,025
Тд (420) – Яр (630)	51	0,015	0,011
Тд (420) – Гл (800)	73	0,022	0,016
Тд (420) – Тт (860)	64	0,011	0,008
Тд (420) – Зл (830)	59	0,014	0,011
Вг (480) – Гг (1100)	61	0,018	0,014
Вг (480) – Яр (630)	70	0,015	0,011
Вг (480) – Гл (800)	50	0,024	0,019
Вг (480) – Зл (830)	61	0,026	0,022
Мз (470) – Гг (1100)	65	0,024	0,020
Мз (470) – Зл (830)	64	0,028	0,024
Мз (470) – Яр (630)	71	0,023	0,019
Мз (470) – Гл (800)	50,0	0,034	0,027
$M_x \pm m$	60,6 ± 6,9	0,021 ± 0,005	0,017 ± 0,004

Примечания: DN_{72} – по Nei [32]; DN_{78} – по Nei [33]; в скобках – высота над уровнем моря (м).

Кластерный анализ по методу UPGMA (рис. 2) выявил две группы популяций, которые обладают специфичным генофондом и отчетливо дифференцированы. К первой группе относятся «микроэволюционно молодые», по-видимому, появившиеся

лишь в среднем голоцене (всего 6–8 тыс. лет назад) горные изоляты – Гг, Гл, Зл, Ск, занимающие верхние высотные уровни (850–1100 м над уровнем моря). В другую группу входят «коренные», пережившие фазу Валдая [31], предгорные популяции (Вг, Мз, Тд), расположенные на высоте от 450 до 630 м над уровнем моря (см. рис. 1). Остальные популяции (Яр, Мкч, Тт) занимают как по рельефу, так и по аллельной структуре промежуточное положение.

Одним из ведущих факторов столь значительной дивергенции разновысотных изолятов *P. sylvestris* в Украинских Карпатах, наряду с механическим задержанием потоков пыльцы сосны горными хребтами (в сочетании с лесным покровом на них), является фенологическая репродуктивная изоляция. Она достигает 100 % при разности высот местообитаний сосны свыше 400 м [17]. По-видимому, меньшую роль на сравнительно небольших расстояниях, характерных для региона Карпат (10–100 км), играет фактор дистанционной изоляции. Множественный корреляционный анализ показал, что коэффициент общей корреляции R генетической дистанции DN_{78} с дистанционной, фенологической и горно-механической репродуктивной изоляцией всех 11 изучавшихся карпатских популяций *P. sylvestris* составил 0,80 ($p < 0{,}001$). Большая часть общей дисперсии DN_{78} приходится на долю фактора горно-механической изоляции ($r_m = 0{,}65$), меньшая – на фенологическую ($r_{ph} = 0{,}49$), а влияние дистанционной изоляции на данном объекте не выявляется ($r_d = -0{,}09$).

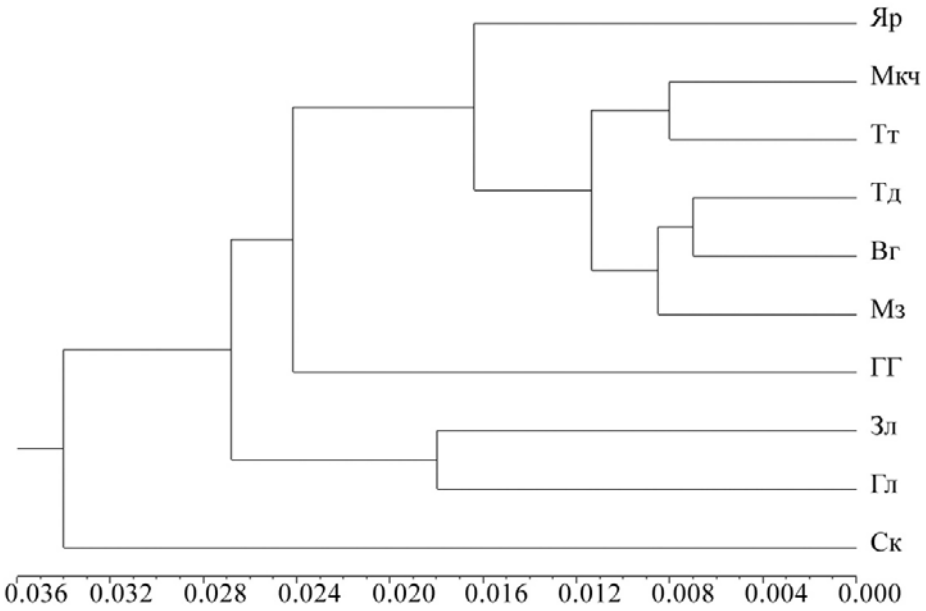


Рис. 2. Дендрограмма генетических дистанций Неи [33]:
шифры популяционных выборок см. в табл. 1

Градиент генетической дистанции Неи (ГГД), [32] между двумя предгорными выборками (Тд и Вг), расположенными на высоте 420–450 м н. у. м. на расстоянии 28 км друг от друга, составляет $28 \cdot 10^{-5}$ (рис. 3). В то же время ГГД между предгорной Туровой Дачей и находящейся на таком же расстоянии от нее небольшой (22 га) изолированной популяции на горе Сокол (около 900 м н. у. м.), отражающий скорость изменения структуры генофонда популяций вдоль высотного градиента, в три раза больше ($87 \cdot 10^{-5}$).

Популяции смежных речных бассейнов. Разновысотные популяции сосны обыкновенной, произрастающие в пределах одного речного бассейна, обладают значи- \

міший фактор протидії посушливому клімату південно-східних регіонів України, явищам спустелювання, слугують охороні природного середовища, виконують значне ґрунтозахисне та водорегулювальне навантаження, запобігаючи утворенню суховіїв і пилових бур, змінюючи гідрологічний режим території тощо [6; 13]. Концепцією збалансованого розвитку агроекосистем на період до 2025 р., схваленою Президією УААН у 2003 р., передбачається посилення робіт як зі збереження лісових генофондів, так і з цілеспрямованого збільшення площ лісових насаджень [25].

Оптимізація середовища, пов'язана з пертинентним впливом лісів степової зони, проявляється у таких явищах:

1) підвищення генеративних можливостей ґрунту в результаті змін фізико-хімічних і водно-фізичних властивостей, що супроводжуються поліпшенням ґрунтової родючості, створенням оптимальних умов для життєдіяльності рослин і ґрунтової фауни;

2) збільшення вологоємності ґрунтів унаслідок поліпшення їх оструктуреності, що сприяє постійно вираженому (за наявності атмосферних опадів) транзиту вологи у ризосферному шарі. Окрім того, зниження температурного режиму зменшує фізичне випаровування в едафотопі, й, у свою чергу, лісові біогеоценози набувають розширених та стійких функцій для оптимізації негативних факторів середовища степової зони;

3) біологічний кругообіг у лісових екосистемах степу має ширшу амплітуду охоплення повітряного та ґрунтового середовища (з вертикальним масштабом лісового та степового кругообігів), що зумовлює утворення лісополіпшених чорноземів у рамках чорноземного типу ґрунтотворення.

Якісне поліпшення чорноземів – підсумковий процес розвитку лісового угруповання у степу [8]. Розширення в умовах степової України лісових захисних, рекреаційних, декоративних, лісомеліоративних насаджень сприятиме поліпшенню родючості ґрунту та збільшенню ефективності використання природних ресурсів території [10].

Виходячи з цього, надзвичайно важливе всебічне вивчення лісових угруповань в умовах степу, спрямоване на розкриття їх середовищеперетворювального впливу, пізнання функціональних зв'язків між компонентами біогеоценозів і виявлення можливих шляхів управління біогеоценотичними процесами [30]. Одним із найвагоміших питань у дослідженні лісових біогеоценозів є стан едафотопів, що входять до їх складу, зокрема закономірностей вмісту та розподілу мікроелементів у ґрунтах [28–30; 36; 37]. Техногенне накопичення та трансформація мікроелементів у ґрунтовому середовищі, що відбувається у кількостях, які значно перевищують їх природний вміст, являють собою реальну загрозу розвитку живих організмів. Тому надзвичайно актуальним є дослідження трансформації важких металів у ґрунтових системах, зокрема вивчення закономірностей впливу насадження деревних рослин на мікроелементний стан вихідного ґрунту. Мета даної роботи – оцінити трансформацію мікроелементного складу чорнозему звичайного (на прикладі *Mn*) під впливом дубового насадження у межах привододільно-балкового ландшафту Присамар'я Дніпровського.

Мікроелементи являють собою групу хімічних елементів, які містяться в організмі людини та тварин у дуже незначних кількостях, у межах 10^{-3}–10^{-12} %, але є необхідною складовою ферментів, гормонів, вітамінів, які беруть участь у біохімічних і фізіологічних процесах живих організмів. Із 92 елементів, що трапляються у природі, 81 знайдено в організмі людини, при цьому 15 із них (*Fe*, *I*, *Cu*, *Zn*, *Co*, *Cr*, *Mo*, *Ni*, *V*, *Se*, *Mn*, *As*, *F*, *Si*, *Li*) визнані есенціальними, тобто життєво необхідними, та 4 інших (*Cd*, *Pb*, *Sn*, *Rb*) є «кандидатами на есенціальність» – за даними О. П. Авцина [18].

Особливу увагу привертають мікроелементи, що належать до групи важких металів (ВМ), яка включає понад 40 металів періодичної системи Д. І. Мендєлєєва з

атомною масою понад 50 а. о. м. Окрім атомної ваги, як критерій належності хімічних елементів до ВМ використовують інші характеристики: щільність, токсичність, поширеність у природному середовищі, ступінь залучення до природних і техногенних циклів тощо. Терміни «важкі метали» та «мікроелементи» характеризують одні й ті самі елементи, а використання того чи іншого терміна пов'язане з їх концентрацією – у разі дефіциту вмісту елемента для живих істот він розглядається як мікроелемент, у разі надлишку – як важкий метал. Надлишкова кількість у середовищі мешкання або у їжі будь-якого хімічного елемента – небажаний факт, тому доцільно вести мову не про шкідливі елементи, а про шкідливі концентрації [1; 12].

Будова електронних оболонок, для яких характерна незавершеність зовнішніх *p*- та *d*-орбіталей, пояснює змінну валентність багатьох ВМ, їх високу реакційну здатність, схильність до комплексоутворення, поляризації, що зумовлює високу біологічну та фізіологічну активність цих хімічних елементів [32]. Вони визначають оптимальні умови існування живих організмів у ґрунтах та їх біологічну продуктивність. Мікроелементи беруть участь у таких найважливіших біохімічних процесах як дихання (*Cu*, *Zn*, *Co*), фотосинтез (*Cu*), синтез білків (*Co*, *Cu*, *Ni*, *Cr*), кровотворення (*Co*, *Cu*, *Mn*, *Ni*, *Zn*), білковий, вуглеводний і жировий обмін (*Mo*, *Fe*, *V*, *Co*, *Cl*, *B*, *Mn*, *Zn*) [9].

Матеріал і методи досліджень

Як об'єкти досліджень обрано такі біогеоценози, розташовані на території Присамарського міжнародного біосферного стаціонару ім. О. Л. Бельгарда (с. Андріївка, Новомосковський р-н, Дніпропетровська обл.) у межах привододільно-балкового ландшафту на плакорі: штучне насадження дуба звичайного, створене на вихідному чорноземі звичайному розораної ділянки різнотравно-бородачево-ковилового степу, та еталонна для регіону дослідження ділянка різнотравно-кострицево-ковилового степу.

Штучне дубове насадження на плакорі (ПП 224). Вихідною основою для створення дубових насаджень із чагарниковим підліском є розораний різнотравно-бородачево-ковилевий степ на плакорі з нахилом північної експозиції (2–4°) за 3 км від с. Всесвятське Новомосковського району Дніпропетровської області. Вік насадження становить 45 років. Зімкненість деревостану – 0,5–0,9. Середня висота дерев – 12 м. Ґрунт – чорнозем лісополіпшений суглинковий, середньовилужений, середньогумусний, слабозмитий, на лесах [23; 24]. Зволоження атмосферне. Ґрунтові води залягають на глибині 40 м [15]. Тип садіння рядовий. Відстань у рядах складає 0,75 м, між рядами – 1,5 м. Ряди дуба звичайного чергуються з рядами чагарників.

У біогеоценозі виражені дві основні парцели: дубово-чагарниково-мертвопокривна та різнотравно-злакова. Дубово-чагарниково-мертвопрокривна парцела займає 85 % площі насаджень, де в першому ярусі – *Quercus robur* L., у другому – чагарники: клен татарський (*Acer tataricum* L.), рідше бруслина європейська (*Euonymus europaea* L.); травостій майже відсутній або розвинений слабко. Різнотравно-злакова парцела у «вікнах» займає 15 % площі. У травостої панує пирій повзучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), тонконіг вузьколистий (*Poa angustifolia* L.), шавлія кільчаста (*Salvia verticillata* L.), морква дика (*Daucus carota* L.), люцерна хмелевидна (*Medicago lupulina* L.), шандра рання (*Marrubium praecox* Janka). Середня освітленість під пологом насаджень у мертвопокривній парцелі – 1,0–1,7 % від освітленості відкритого місця, у дубово-різнотравно-злаковій – 3,0–18,0 % [33]. Типологічна формула насаджень [5]:

$$\frac{ЧЛПСГ_2}{н/тін_4 - II} \quad \frac{10Д.зв.}{1Яс.зв.9Кл.т.}$$

Характеристика ґрунтового профілю (за [3]):

H_o	0–3 см	Лісова підстилка складається з листя дуба та клена татарського. Листя клена скелетоване та напівзруйноване.
H_o	3–5 см	Напіврозкладена, трухоподібна маса, міцно з'єднана з ґрунтом. Наявний міцелій грибів, який утворює білі повстяні сплетіння.
H_1	0–10 см	Темно-сірий, гумусований, свіжий, суглинковий, пухкий, пористий. Насичений коренями трав, дерев дуба, чагарникового підліску з клена татарського, рідше – бересклету європейського.
H_2	20–37 см	Темно-сірий, гумусований, щільніший за попередній, вологий. Корененасичений великою фракцією коренів дерев, трав'янистих і чагарникових рослин. Пухкий, пористий. Перехід – за проясненням забарвлення та збільшенням ущільнення.
Hp	45–55 см	Темно-сірий із бурим, середньосуглинковий, зернисто-пилуватої структури, злегка ущільнений. Відрізняється максимальною насиченістю коренями. Наявні новоутворення з $CaCO_3$ у вигляді псевдоміцелію.
Phk	74–87 см	Перехідний, палево-буруватий, злегка гумусований, свіжий, ущільнений, зернистої структури.
Pk	140–150 см	Материнська порода – лес карбонатний палевого кольору. На глибині 86–93 см і 115–126 см знайдені кротовини – залишки діяльності степових землериїв.

Різнотравно-кострицево-ковиловий степ (ПП 201). Степовий біогеоценоз розташований на вершині вододільного плато зі слабким схилом на 1,5° північно-східної експозиції між рікою Самара та її притокою – р. Сороковушка (Присамарський міжнародний біосферний стаціонар ім. О. Л. Бельгарда, Новомосковський р-н, Дніпропетровська обл.) [3; 33]. Тип лісорослинних умов – суглинок сухий ($СГ_{0–1}$). У трав'яному ярусі превалюють костриця борозниста (*Festuca rupicola* Heuff.), тонконіг дібровний (*Poa nemoralis* L.), чебрець Маршаллів (*Thymus marschallianus* Willd.), льон шорсткий (*Linum hirsutum* L.), ковила Лессінга (*Stipa lessingiana* Trin. & Rupr.) тощо.

Ґрунт – чорнозем звичайний, карбонатний, малогумусний, середньосуглинковий, на лесоподібних суглинках [3]. Ґрунтові води – на глибині 40 м [15]. Скипання ґрунту починається з 46 см. Кількість гумусу у верхньому горизонті дорівнює 4,3 % і з глибиною зменшується. У верхніх горизонтах рівень *pH* нейтральний, углиб профілю реакція *pH* переходить у лужну. Співвідношення *Ca* : *Mg* дорівнює 9 : 7. Із глибиною частка *Mg* зростає незначною мірою, і співвідношення зменшується до 7,0. Аналіз водної витяжки свідчить про відсутність у ґрунті засолення. Сухий залишок дорівнює 0,02–0,15 %. Водопостачання атмосферне. Випаровуваність у районі дослідження значно перевищує річну кількість опадів, ЛКЗ приблизно дорівнює 0,6. Середня зольність степового калдану – 10,7 % [33].

Характеристика ґрунтового профілю (за [3]):

H_0	0–1 см	Фрагментарний калдан із залишків степових трав.
H_1	0–10 см	Темно-сірий сухуватий суглинок, пилувато-дрібнозернистий, пухкий. Коріння утворює суцільний дерен. Перехід – за збільшенням кількості коріння та наростанням ущільнення.
H_2	10–34 см	Темний, свіжий дрібнозернистий, менш корененасичений, середньосуглинковий. На структурних окремостях помітний наліт присипки SiO_2. Перехід за забарвленням.
Hp	34–56 см	Темно-сірий із бурим, свіжий, ущільнений, дрібнозернистий. Із глибини 46 см наявні новоутворення у вигляді псевдоміцелію.
Phk	56–85 см	Палево-бурий, свіжий, ущільнений, помережаний новоутвореннями (із $CaCO_3$) у вигляді білоочки.
Pk	85–150 см	Материнська порода – лес свіжий, ущільнений, карбонатний.

При виконанні роботи використано біогеоценотичний підхід, вираженням якого є вчення про біогеоценози В. М. Сукачова [22]. Керівною науковою ідеєю роботи слугували принципи типології лісів України О. Л. Бельгарда [4; 5].

Із метою дослідження трансформації мікроелементного складу чорнозему звичайного під впливом штучного дубового насадження відібрано проби чорнозему звичайного карбонатного, малогумусного, середньосуглинкового, на лесоподібних суглинках і чорнозему лісополіпшеного суглинкового, середньовилуженого, середньогумусного, слабозмитого, на лесах. Відбирання та обробку проб здійснювали за стандартною у практиці ґрунтознавства методикою [14; 17].

Визначення валового вмісту та вмісту рухомих форм *Mn* у досліджуваних ґрунтах проводилося методом атомно-абсорбційної спектрофотометрії за допомогою спектрофотометра ААС-30 у пропановому полум'ї [11]. Попереднє опрацювання проб для визначення валового вмісту *Mn* здійснювали шляхом озолення та розчинення золи концентрованою HNO_3. Рухомі форми досліджуваного мікроелемента у ґрунтах визначали у витяжці з амонійно-ацетатним буфером ($pH = 4,8$) [19; 34]. Отримані результати опрацьовували за загальноприйнятими методами варіаційної статистики з використанням програми Ms Excel 2007; прийнятий рівень значущості – $p < 0,05$.

Результати та їх обговорення

Із метою дослідження трансформації мікроелементного складу вихідного ґрунту розораного степу під впливом штучного дубового насадження визначали валовий вміст і вміст рухомих сполук *Mn* – поширеного у земній корі біогенного мікроелементу, який за ступенем можливого негативного впливу на ґрунт, рослини, тварини та людину належить до ІІІ класу небезпеки (малонебезпечні ВМ) [20], у чорноземі звичайному різнотравно-кострицево-ковилового степу та чорноземі лісополіпшеному штучного дубового насадження на плакорі; розрахований коефіцієнт співвідношення ґрунт–ґрунтотвірна порода як показник його біогенної акумуляції.

Марганець (*Mn*, лат. *Manganum*, ат. маса 54,9380) – метал сріблясто-білого кольору. У природі представлений одним стабільним ізотопом ^{55}Mn. Його вміст у земній корі становить 0,09 % (за масою). Марганець – постійна складова частина рослинних і тваринних організмів. Симптомами його нестачі у рослин – плями на листі. Марганець бере участь в окисно-відновних реакціях, фотосинтезі [31; 35], гальмує поглинання кальцію та магнію рослинами, необхідний для синтезу нуклеїнових кислот [7]. Є відомості про участь марганцю в азотному обміні, фотолізі води [12].

В організмі людини марганець – складова частина таких ферментів як аргіназа, піруваткарбоксилаза, супероксиддисмутаза, активує ряд інших ферментів, що належать до кіназ, карбоксилаз і трансфераз. Марганець необхідний для синтезу інсуліну, бере участь у ліпідному обміні. При дефіциті марганцю під час внутрішньоутробного розвитку у потомства спостерігаються ознаки атаксії. Біологічна роль марганцю пов'язана також із забезпеченням нормальної структури та стабільності мембран, синтезу біогенних амінів [18].

У разі потрапляння надмірної кількості марганцю до організму людини він проявляє виражену кумулятивну властивість, накопичуючись у печінці, нирках, залозах внутрішньої секреції, у меншій кількості – у кістках, головному та спинному мозку. Марганець вільно проникає крізь гематоенцефалічний бар'єр і має тропізм до підкіркових структур головного мозку, з чим і пов'язана його патогенна дія. Крайній варіант хронічної інтоксикації марганцем – синдром паркінсонізму [18].

Зв'язаний марганець широко розповсюджений у природі, за вмістом у земній корі посідає одинадцяте місце серед елементів і, зокрема, друге місце після заліза серед важких металів. У ґрунтах вміст марганцю коливається в межах від 20 до 3000 мг/кг і в середньому становить 600 мг/кг [2]. Даний елемент присутній у трьох ступенях окис-

нення – Mn^{2+}, Mn^{3+} та Mn^{4+}, проте рослинами переважно поглинається Mn^{2+}. Відношення форм марганцю у ґрунті залежить від окисно-відновних реакцій, що проходять у ньому; у більшості ґрунтів переважають Mn^{2+} та Mn^{4+} [2].

Двовалентний марганець утворює комплексні сполуки з розчинними та нерозчинними органічними речовинами. Підвищення значення *pH* під час вапнування ґрунту різко зменшує вміст марганцю, що добувається, – як обмінного, так і пов'язаного з органічними речовинами [2]. Рухомість марганцю залежить від окиснювального потенціалу середовища. Найбільш рухомий двовалентний марганець. Окисні сполуки марганцю менш розчинні і тому найменш рухомі: Mn_2O_3, MnO_2 та Mn_3O_4. У відновлювальному середовищі (кислі болотяні ґрунти, торф'яники) марганець – двовалентний і тому рухомий. Менш рухомі сполуки тривалентного марганцю. Найтиповіші та найстійкіші у ґрунті дві форми марганцю – двовалентний і чотиривалентний. Двовалентний марганець у вигляді бікарбонату, сульфату, хлориду, нітрату – розчинний у воді та рухомий у кислому середовищі до $pH = 6$. Із підвищенням *pH* до 8 можливе утворення гідрату у вигляді двоокису складу $MnO_2 \cdot nH_2O$, який, гідролізуючись, утворює MnO_2, нерозчинний у воді та ґрунтових розчинах. Очевидно, що MnO_2 не засвоюється рослинами на лужних вапнякових ґрунтах [2; 31].

Згідно з отриманими даними (табл. 1), чорнозем лісополіпшений істотно відрізняється за валовим вмістом марганцю від вихідного ґрунту чорнозему звичайного та характеризується значним накопиченням цього мікроелемента. Уміст *Mn* у шарі 0–50 см чорнозему звичайного становить 139,2 мг/кг (коефіцієнт варіації – 33 %), тоді як аналогічний показник для чорнозему лісополіпшеного – 541,2 мг/кг (37 %).

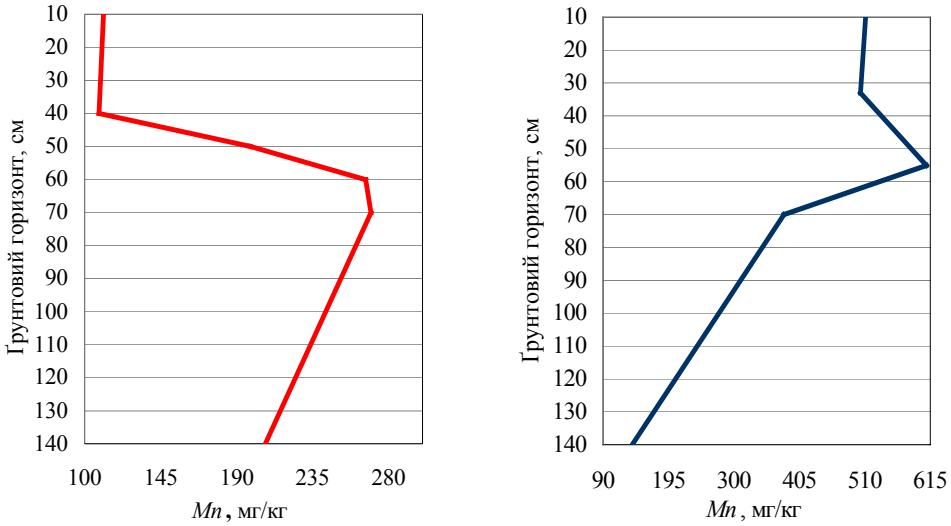
Таблиця 1

Валовий вміст *Mn* у ґрунтах різнотравно-кострицево-ковилового степу та штучного дубового насадження на плакорі

Ґрунт	Горизонт	Глибина, см	Вміст *Mn*, мг/ кг	$\bar{c}$*, мг/кг	*V***, %
Чорнозем звичайний різнотравно-кострицево-ковилового степу	H_1	0–15	111,1 ± 41,1	139,2 ± 45,9	33
	H_2	20–40	108,5 ± 36,9		
	Hp_1	40–50	198,0 ± 53,5		
	Hp_2	50–70	268,0 ± 91,1		
	P	70–150	198,0 ± 33,7		
Чорнозем лісополіпшений штучного дубового насадження на плакорі	H_1	0–10	511,3 ± 199,4	541,2 ± 200,2	37
	H_2	10–33	503,3 ± 186,2		
	Hp_1	33–55	609,0 ± 231,4		
	Hp_2	55–70	380,1 ± 125,4		
	P	70–150	102,2 ± 39,8		

Примітки: c* – середньозважений вміст *Mn* у корененасиченому шарі ґрунту 0–50 см; *V*** – коефіцієнт варіації вмісту *Mn* у корененасиченому шарі ґрунту 0–50 см.

Особливості профільного розподілу Mn у чорноземі звичайному та лісополіпшеному відображає рисунок 1. Аналіз отриманих даних показав, що максимум накопичення *Mn* в обох ґрунтах спостерігається на приблизно однаковій глибині (55–60 см) і становить 268 мг/кг для чорнозему звичайного та 609 мг/кг для чорнозему лісополіпшеного, тоді як характер розподілу за профілем цього елемента різниться: у чорноземі звичайному виявлено збільшення вмісту *Mn* із глибиною, що, ймовірно, пояснюється процесами вилуговування, а у чорноземі лісополіпшеному, навпаки, більші його концентрації спостерігалися у верхніх шарах ґрунтового профілю, що пояснюється значною біогенною акумуляцією цього елемента.



А *Б*

Рис. 1. Розподіл валового вмісту *Mn* за профілем:
А – у чорноземі звичайному різнотравно-кострицево-ковилового степу,
Б – у чорноземі лісополіпшеному штучного дубового насадження на плакорі

Спостережений максимум накопичення марганцю на глибині близько 55 см зумовлюється наявністю на цьому рівні геохімічного адсорбційного бар'єру в обох ґрунтах, представленого псевдоміцелієм (скупченням новоутворень $CaCO_3$), який за А. І. Перельманом [21] характеризується підвищеною сорбційною здатністю.

Як відомо, рухомі сполуки хімічних речовин здатні переходити у суміжні з ґрунтом середовища (підземні та природні води, рослинний світ), і у випадку надмірного потрапляння до ґрунту важких металів він може являти собою реальну загрозу нормальному функціонуванню біогеоценозів [10; 26]. Кількість рухомих форм мікроелементів у ґрунті не стала, вона може змінюватися за рахунок руйнування мінералів, життєдіяльності мікроорганізмів та інших факторів. Зазвичай у рухомій формі перебуває відносно невелика частина мікроелементів [27; 29].

За результатами дослідження вмісту рухомих сполук *Mn* та *Pb* у чорноземі звичайному та лісополіпшеному (табл. 2) загальної закономірності накопичення рухомих форм мікроелементів для цих двох ґрунтів не виявлено. Середня кількість рухомих сполук *Mn* у шарі ґрунту 0–50 см більша у чорноземі лісополіпшеному і складає 0,5 мг/кг ($V = 40$ %), тоді як у чорноземі звичайному вона становить 0,2 мг/кг ($V = 38$ %). Відносно більша кількість рухомого марганцю у ґрунті штучного дубового насадження може бути пов'язана з його породним складом. Відомо, що на ступінь рухомості *Mn* у ґрунті впливає кількість у складі фітоценозу видів, багатих на дубильні речовини (таніди), завдяки яким цей мікроелемент легше переходить у розчинний стан і тим більше його потрапляє у ґрунти ландшафту [16].

Із метою з'ясування перерозподілу марганцю за ґрунтовим профілем розрахований коефіцієнт співвідношення ґрунт – ґрунтотвірна порода, який становить 0,7 для чорнозему звичайного та 5,3 – для чорнозему лісополіпшеного.

Таблиця 2

Вміст рухомих форм *Mn* у ґрунтах різнотравно-кострицево-ковилового степу та штучного дубового насадження на плакорі (екстрагент – амонійно-ацетатний буфер)

Ґрунт	Горизонт	Глибина, см	Вміст *Mn*, мг/ кг	$\bar{c}$*, мг/кг	*V***, %
Чорнозем звичайний різнотравно-кострицево-ковилового степу	H_1	0–20	0,23 ± 0,09	0,2 ± 0,08	38
	H_2	20–40	0,27 ± 0,10		
	Hp_1	40–50	0,12 ± 0,04		
	Hp_2	50–70	0,21 ± 0,08		
	P	70–150	0,28 ± 0,08		
Чорнозем лісополіпшений штучного дубового насадження на плакорі	H_1	0–10	0,71 ± 0,29	0,5 ± 0,19	40
	H_2	10–33	0,31 ± 0,12		
	Hp_1	33–55	0,52 ± 0,21		
	Hp_2	55–70	0,22 ± 0,08		
	P	70–150	0,29 ± 0,11		

Примітки: див. табл. 1.

Це відображає наявність істотної акумуляції марганцю у чорноземі лісополіпшеному. Значення розрахованого коефіцієнта свідчать про зміни мікроелементного складу вихідного ґрунту розораної степової ділянки під впливом штучного дубового насадження, зокрема про збільшення у чорноземі звичайному вмісту марганцю.

Висновки

1. Під впливом пертинентної дії штучного дубового насадження на плакорі, у якому активно перебігає процес сильватизації, відбуваються зміни вихідного ґрунту розораної степової ділянки, у тому числі його мікроелементного складу.

2. Процес гальмування кругообігу органо-мінеральних речовин у штучному дубовому насадженні проявляється у значному накопиченні *Mn*, його середній валовий вміст у корененасиченому шарі 0–50 см чорнозему лісополіпшеного складає 541,2 мг/кг, порівняно з 139,2 мг/кг у чорноземі звичайному степової ділянки.

3. Результати дослідження розподілу *Mn* у чорноземі звичайному та лісополіпшеному показали, що максимум накопичення в обох ґрунтах спостерігається на приблизно однаковій глибині (близько 55 см), що зумовлюється значною корененасиченістю, обважненням гранулометричного складу ґрунту та наявністю псевдоміцелію (новоутворень $CaCO_3$) на цій глибині, і становить 268 мг/кг для чорнозему звичайного та 609 мг/кг удля чорнозему лісополіпшеного.

4. Середньозважена кількість рухомих сполук *Mn* у шарі ґрунту 0–50 см більша у чорноземі лісополіпшеному (0,5 мг/кг) ніж у чорноземі звичайному (0,2 мг/кг). Коефіцієнти співвідношення ґрунт – ґрунтотвірна порода відображають ступінь акумуляції *Mn* у чорноземі лісополіпшеному (5,3) та свідчать про збільшення вмісту дослідженого мікроелемента у чорноземі звичайному під впливом дубового насадження.

5. Результати роботи можуть бути використані при здійсненні подальших досліджень пертинентного впливу лісових насаджень в умовах степу, зокрема при вивченні закономірностей змін мікроелементного складу ґрунтів степової зони.

Бібліографічні посилання

1. **Алексеев Ю. В.** Тяжелые металлы в почвах и растениях. – Л. : Агропромиздат, 1987. – 142 с.
2. **Барбер С. А.** Биологическая доступность питательных веществ в почве. Механистический поход / Пер. с англ. Ю. Я. Мазеля. – М. : Аргропромиздат, 1988. – 376 с.

3. **Белова Н. А.** Естественные леса и степные почвы / Н. А. Белова, А. П. Травлеев. – Д. : Изд-во ДГУ, 1999. – 348 с.
4. **Бельгард А. Л.** Степная растительность юго-востока УССР. – К. : Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
5. **Бельгард А. Л.** Степное лесоведение. – М. : Лесная пром-сть, 1971. – 336 с.
6. **Бобко А. М.** Конвенція ООН про запобігання спустелюванню, досвід і шляхи вдосконалення заходів з лісомеліорації в Україні // Екологія та ноосферологія. – 1998. – Т. 4, № 1–2. – С. 24–33.
7. **Власюк П. А.** Содержание микроэлементов в почвах Украинской ССР / П. А. Власюк, А. В. Косицын. – К. : Наук. думка, 1964.
8. **Грицан Ю. И.** Экоклиматические условия и почвообразовательные процессы в лесных экосистемах степи / Ю. И. Грицан, В. Н. Зверковский // Екологія та ноосферологія. – 2002. – Т. 3, № 3–4. – С. 45–51.
9. **Жовинский Э. Я.** Геохимия тяжелых металлов в почвах Украины / Э. Я. Жовинский, И. В. Кураева. – К. : Наукова думка, 2002. – 213 с.
10. **Зверковский В. Н.** Фактор влагообеспеченности искусственных лесных насаждений на рекультивируемых шахтных отвалах Западного Донбасса // Антропогенные воздействия на лесные экосистемы степной зоны. – Д. : ДГУ, 1990. – С. 70–74.
11. **Зырин Н. Г.** Физико-химические методы исследования почв / Н. Г. Зырин, Д. С. Орлов. – М. : Изд-во МГУ, 1964. – 382 с.
12. **Ильин В. Б.** Тяжелые металлы в системе почва – растение. – Новосибирск : Наука, 1991. – 151 с.
13. **Калініченко А. В.** Оптимальне використання земельних ресурсів – надійний засіб досягнення збалансованості агроекосистем // Агроекологічний журнал. – 2005. – № 1. – С. 15–22.
14. **Ковальский В. В.** Методы определения микроэлементов в органах и тканях животных, растениях и почвах / В. В. Ковальский, А. Д. Гололобов. – М. : Колос, 1969. – 271 с.
15. **Котович А. В.** Лесная гидрология на Присамарье // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д. : РВВ ДНУ, 2004. – Вип. 8 (34). – С. 72–82.
16. **Леванидов Л. Я.** Роль растительности в почвенной миграции марганца / Л. Я. Леванидов, М. И. Милюкова // Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. – Улан-Удэ : БНЦ СО РАН, 1973. – С. 45–46.
17. **Методы** определения микроэлементов в почвах, растениях и водах / Под ред. И. Г. Важенина. – М. : Колос, 1974. – 242 с.
18. **Микроэлементозы** человека: этиология, классификация, органопатология / А. П. Авцын, А. А. Жаворонков, М. А. Риш, Л. С. Строчкова. – М. : Медицина, 1991. – 496 с.
19. **Обухов А. И.** Атомно-абсорбционный анализ в почвенно-биологических исследованиях / А. И. Обухов, И. О. Плеханова. – М. : МГУ, 1991. – 184 с.
20. **Охорона** ґрунтів / М. К. Шикула, О. Ф. Гнатенко, Л. Р. Петренко, М. В. Капштик. – К. : Знання, 2004. – 398 с.
21. **Перельман А. И.** Геохимия ландшафта. – М. : Гос. изд. геогр. литер., 1961. – 496 с.
22. **Сукачов В. Н.** Основные понятия лесной биогеоценологии. – М. : Наука, 1964. – С. 5–68.
23. **Травлеев А. П.** Вопросы генезиса и свойств почв лесных биогеоценозов Присамарья // Вопр. степного лесоведения. – Д. : ДНУ, 1972. – Вып. 2. – С. 8–12.
24. **Травлеев Л. П.** Материалы по изучению режима грунтовых вод Присамарья // Вопр. степного лесоведения и охраны природы. – Д. : ДНУ, 1975. – Вып. 5. – С. 51–61.
25. **Фурдичко О. І.** Лісове господарство України: Перспективи розвитку при формуванні сталих агроекосистем // Агроекологічний журнал. – 2003. – № 3. – С. 3–10.
26. **Химические** основы буферности почв / Т. А. Соколова, Г. В. Мотузова, М. С. Малинина, Т. Д. Обуховская. – М. : Изд-во МГУ, 1991. – 109 с.
27. **Цветкова Н. Н.** Закономерности распространения тяжелых металлов в почвогрунтах настоящих степей Украины // Екологія і ноосферологія. – 1995. – Т. 1, № 1–2. – С. 109–119.
28. **Цветкова Н. Н.** Миграция тяжелых металлов в черноземах Присамарья Днепровского // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – 2003. – Вип. 7 (32). – С. 34–39.

29. **Цветкова Н. Н.** Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины. – Д. : Изд-во ДГУ, 1992. – 236 с.
30. **Цветкова Н. Н.** Миграция органо-минеральных веществ тяжелых металлов в искусственных дубовых насаждениях степной зоны Украины / Н. Н. Цветкова, А. О. Дубина // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2001. – Вип. 9, т. 1. – С. 67–70.
31. **Цветкова Н. Н.** Уровень содержания марганца в почвах урбосистем индустриальных городов степного Приднепровья / Н. Н. Цветкова, А. О. Дубина // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологя. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 1. – С. 204–209.
32. **Цветкова Н. Н.** Содержание и закономерности распределения марганца и железа в почвогрунтах естественных биогеоценозов Среднего степного Приднепровья / Н. Н. Цветкова, А. Ф. Кулик // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Д. : ДГУ, 1996. – С. 24–32.
33. **Цвєткова Н. М.** Біокругообіг речовин у біогеоценозах Присамар'я Дніпровського / Н. М. Цвєткова, М. С. Якуба. – Д. : РВВ ДНУ, 2008. – 112 с.
34. **Чмиленко Ф. О.** Аналітична хімія ґрунтів / Ф. О. Чмиленко, Н. М. Смітюк. – Д. : ДНУ, 2005. – 156 с.
35. **Школьник М. Я.** Значение микроэлементов в жизни растений и земледелии. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1950. – 512 с.
36. **Якуба М. С.** Розподіл марганцю та свинцю у білоакацієвих насадженнях Присамар'я Дніпровського // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д. : РВВ ДНУ, 2005. – Вип. 9. – С. 76–86.
37. **Якуба М. С.** Типологічні особливості накопичення важких металів у підстилці та опаді штучних насаджень Присамар'я Дніпровського // Екологія та ноосферологія. – 2008. – Т. 19, № 3–4. – С. 67–76.

Надійшла до редколегії 14.01.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 123–129.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 123–129.

УДК 581.524:632.51

О. М. Тихонова

Сумський національний аграрний університет

ВІТАЛІТЕТНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ДЕЯКИХ ВИДІВ БУР'ЯНІВ У ПОСІВАХ ЗЕРНОВИХ КУЛЬТУР

Досліджено особливості розвитку популяцій сегетальних видів (*Cirsium arvense* (L.) Scop., *Sonchus arvensis* L., *Melandium album* (Mill.) Garke, *Setaria glauca* (L.) Beauv., *Fallopia convolvulus* (L.) A. Love) у посівах зернових культур (пшениці озимої, жита, ячменю, гречки, гороху), які не оброблялися гербіцидами у господарствах лісостепової зони на території Сумської області.

Е. М. Тихонова

Сумской национальный аграрный университет

ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СОРНЯКОВ В ПОСЕВАХ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР

Исследованы особенности развития популяций сегетальных видов (*Cirsium arvense* (L.) Scop., *Sonchus arvensis* L., *Melandium album* (Mill.) Garke, *Setaria glauca* (L.) Beauv., *Fallopia convolvulus* (L.) A. Love) в посевах зерновых культур (пшеницы озимой, ржи, ячменя, гречихи, гороха), которые не подвергались обработке гербицидами в хозяйствах лесостепной зоны на территории Сумской области.

E. M. Tikhonova

Sumy National Agrarian University

VITALITY STRUCTURE OF THE POPULATIONS OF SOME WEED SPECIES IN CROP SOWINGS

Features of development of populations of weed species (*Cirsium arvense* (L.) Scop., *Sonchus arvensis* L., *Melandium album* (Mill.) Garke, *Setaria glauca* (L.) Beauv., *Fallopia convolvulus* (L.) A. Love) in most typical crops in the forest-steppe zone of the Sumy region. It was studied the crop sowings (winter wheat, rye, barley, buckwheat, pea) which was not subjected to the herbicide treatment.

Вступ

Віталітет популяції – її життєвість, життєздатність. Життєвість популяції рослин – властивість, яка визначає тривале існування особин та їх нащадків у популяції. Оскільки безпосереднє визначення життєвості можливе лише за умов багаторічних спостережень, що не завжди зручно, користуються непрямими експрес-методами оцінки життєвості. Сьогодні розвинено декілька підходів до оцінки життєвості ценопопуляцій: фітоценотичний, демографічний, комплексний і віталітетний.

Зовнішній аспект існування популяції пов'язаний з кількістю фітомаси, яку вона продукує. Її можна оцінити різними шляхами. Окремі автори для цього використовують кількість пагонів на одиницю площі [10], щільність особин [9], масу на одиницю площі [4], проективне покриття [19; 20], врожайність. Внутрішній аспект існування

© О. М. Тихонова, 2011

популяції пов'язаний із підтриманням певного рівня генетичного різноманіття виду. Прихильники демографічного підходу [22] приділяють неабияку увагу забезпеченості популяції молодим поколінням, що вкрай необхідно для процесів відновлення. Т. А. Работнов [12] поділяв популяції на інвазійні, нормальні та регресивні, але така характеристика не давала можливості передбачити подальшу динаміку популяції. А. А. Уранов [17] запропонував індекс віковості як різницю між чисельністю старих і молодих особин популяції. Високі значення індексу віковості свідчать про зниження едифікаторного впливу ценопопуляції, а низькі – про недостатню стабільність ценопопуляції. Прихильники комплексного підходу [6; 16; 21] крім проективного покриття та щільності популяції запропонували враховувати повноту онтогенетичного циклу особин, яка впливає на стійкість популяції у фітоценозі.

Віталітетний підхід спирається на рівнозначність ознак, які характеризують життєвість особини, в усіх досліджуваних популяціях [5; 7; 8; 23; 24]. Методи визначення життєвості особин і ценопопуляцій різноманітні, але всі вони базуються на поділі всієї сукупності особин на декілька рангів чи класів віталітету за однією чи декількома ознаками та обчисленні середнього бала для кожної окремої популяції. Віталітетний аналіз оцінює життєздатність особин рослин на основі морфогенетичних ознак із подальшим установленням співвідношення в популяції кількості особин різної життєздатності. Продукційний процес, ріст і морфологічна структура особини, виражені кількісно, дають узагальнену оцінку її життєвого стану. Віталітетний аналіз дозволяє ефективно порівнювати стани різних популяцій у різних еколого-ценотичних умовах.

Мета даної роботи – оцінити з використанням віталітетного аналізу популяції розповсюджених сегетальних видів рослин у виробничих посівах зернових культур в умовах Лівобережного Лісостепу України.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкти досліджень – популяції сегетальних видів (*Cirsium arvense* (L.) Scop., *Sonchus arvensis* L., *Melandium album* (Mill.) Garke, *Setaria glauca* (L.) Beauv., *Fallopia convolvulus* (L.) A. Love) у виробничих посівах зернових культур (пшениці озимої, жита озимого, ячменю, гречки, гороху), які не оброблялися гербіцидами [14]. Дослідження проводили в 2006–2009 роках у господарствах лісостепової природної зони на території Сумської області.

Район дослідження розташований у південно-західній частині Воронезького кристалічного щита, докембрійські породи якого залягають на глибині близько 180 м і вкриті моренами молодшого віку, що склали Середньоруську височину [13]. Висота Лівобережного плато не перевищує 178–206 м над рівнем моря [3; 11]. Гірська порода – в основному лес. Це карбонатна (вміст $CaCO_3$ складає 10–15 %), збагачена калієм і фосфором порода, яка відрізняється високою пористістю та крупнопилуватим легкосуглинистим механічним складом. Ґрунтові води мають низьку солоність і залягають на глибині 3–5 (до 10) м, істотного впливу на зволоження ґрунтового покриву вони не мають.

Район досліджень розташований в межах Північної лісостепової області Придніпровської рівнини та займає значну частину Лівобережно-Дніпровської лісостепової провінції [18]. Згідно з геоботанічним районуванням [2; 15] України досліджуваний регіон розташований в межах Європейсько-Сибірської лісостепової області Східноєвропейської провінції Лівобережно-Придніпровської та Середньоруської лісостепової підпровінцій.

Основу ґрунтового покриву на землях сільськогосподарського використання складають типові чорноземи, представлені малогумусовими різновидами і лише в

південній частині – середньогумусовими. Для таких ґрунтів характерний потужний гумусовий профіль глибиною до 120–130 см із поступовим зниженням вмісту гумусу вглиб. Механічний склад ґрунтів регіону досить різноманітний. Частіше за все це крупнопилуваті легко- та середньосуглинкові ґрунти. Зустрічаються і важкі суглинки. Колоїдний комплекс сільськогосподарських ґрунтів регіону насичений поглиненими кальцієм і магнієм. Реакція ґрунтового розчину знаходиться в межах 6,0–7,2. Вміст мулу досягає 25 %. Запаси валового азоту в малогумусних середньосуглинкових чорноземах складають 0,26–0,29 %, а в середньогумусових – 0,27–0,32 %. Ці ґрунти мають високий вміст фосфору. Валова кількість фосфору досягає 0,11–0,18 %. Рухомим фосфором краще забезпечені малогумусні чорноземи (14–15 мг/100 г ґрунту). Відрізняються чорноземні ґрунти високим вмістом калію. Кількість валового калію складає 2,1–2,5 % (відповідає 7–9 мг/100 г ґрунту).

Клімат помірно-континентальний. Переважає атмосферний тип зволоження. Сума активних температур вище +10 °С складає 2 500–2 600, кількість опадів за період вегетації – 280–310 мм. Гідротермічний коефіцієнт дорівнює 1,1–1,2. Тривалість безморозного періоду – 150–170 діб. Період зі стійким сніговим покривом триває 95–105 діб. Весняні заморозки можуть спостерігатися до 23–30 квітня, осінні – починаються з 2–8 жовтня [2]. Середня температура січня – –7,9 °С, липня – +19,3 °С. Середня висота снігового покриву в регіоні – 20 см. Це створює гарні умови для зимівлі всіх озимих культур. Середньорічна кількість опадів у районі досліджень складає 507 мм.

Віталітетний аналіз популяцій проводили за методикою Ю. А. Злобіна [7]: особини бур'янів із вибірки ділили за їх віталітетом на три категорії якості (висока – *A*, середня – *B*, низька – *C*). Цей поділ здійснювався на основі ключових (детермінуючих) віталітет, морфоструктурних ознак. Зазвичай таких ознак виділяють три. Встановлення ключових ознак являє собою самостійне завдання. Алгоритм складається з таких етапів:

– використовуючи репрезентативні вибірки особин, які ростуть у різних еколого-ценотичних та антропогенних умовах і перебувають в одному віковому стані, враховують основні кількісні морфопараметри прямого виміру та алометричні;

– на основі матриці вихідних даних обчислюють коефіцієнти варіації всіх морфопараметрів; надалі перевага віддається тим із них, які найбільше варіюють; параметр, що мало змінюється за еколого-ценотичним градієнтом, майже не несе інформації про зміни стану особин;

– матриця вихідних даних використовується також для розрахунку коефіцієнтів парної кореляції між усіма ознаками; на основі таких матриць складають кореляційні плеяди ознак, які дозволяють виявити групи найщільніше пов'язаних між собою ознак; із такої окремої групи недоцільно брати декілька ознак – вони дублюють одна одну, бо несуть близьку інформацію;

– на основі матриці вихідних даних методом факторного аналізу знаходиться факторне рішення; факторні навантаження ознак, які отримують у ході факторного аналізу, обирають так, щоб ознаки з найвищими факторними навантаженнями входили до складу ключових;

– на основі отриманої інформації на попередніх етапах розглянутого алгоритму та при обов'язковому врахуванні біологічного значення кожної з ознак обирають три, які детермінують віталітет.

При використанні розглянутого алгоритму для багаторічних і малорічних бур'янів виявилось, що за рівнем варіювання морфопараметрів, структурою кореляційних плеяд і факторним навантаженням вони мають принципово збіжні результати. Тому для діагностики віталітету особин цих видів однаково використовувались: *W* –

надземна фітомаса особин, *A* – площа листкової поверхні, *Wg* – маса репродуктивних органів. Знайдені описаним способом ознаки використано для встановлення віталітетної структури популяцій. Залежно від співвідношення в популяції особин різного віталітету самі популяції оцінюють як процвітаючі, рівноважні, депресивні. Належність окремої особини із загальної вибірки до того чи іншого класу віталітету виявляють за допомогою середнього арифметичного вибірки та його похибки. Якщо взяти повний статистичний ряд, то всі особини, віталітет яких обмежений інтервалом значень $\bar{x} \pm t_{0,05 S_{\bar{x}}}$ (де $\bar{x}$ – середнє арифметичне повної вибірки з усіх досліджених популяцій, $t_{0,05}$ – значення критерію Стьюдента, S_x – похибка) належать до класу *B*. Усі особини з більшими значеннями індикаторних параметрів увійдуть до класу *A*, із меншими – до класу *C*.

Інтегральною оцінкою якості популяцій є індекс $Q = 0,5\ (a + b)$, де *a* – кількість особин вищого класу віталітету в популяції, *b* – кількість особин середнього класу, *c* – кількість особин нижчого класу. Якщо $0,5\ (a + b) > c$ – популяція належить до процвітаючої, якщо $0,5\ (a + b) < c$ – популяція депресивна, якщо $0,5\ (a + b) = c$, то популяція рівноважна. Величина індексу якості *Q* перебуває в амплітуді від 0 до 0,5. Обробка статистичного матеріалу здійснювалась за допомогою програми «VITAL», розробленої Ю. А. Злобіним.

Результати та їх обговорення

При аналізі віталітетної структури популяцій *Cirsium arvense* використано об'єднану вибірку зі 134 особин рослин, які росли в посівах різних сільськогосподарських культур. Одержані дані (табл. 1) свідчать, що віталітетна структура популяцій *C. arvense* в посівах різко відмінна. В озимих зернових культурах у популяціях *C. arvense* переважають пригнічені особини (їх частка 95–100 %), загальний тип популяцій – депресивний. Навпаки, у посівах ярого ячменю, гречки та гороху популяції *C. arvense* процвітаючого типу. У них частка особин вищого класу віталітету *A* лежить в амплітуді 46–67 %. Різко понижений віталітет популяцій цього виду в посівах озимих зернових. Раннє формування посіву озимих навесні, його швидке змикання при вираженій світлолюбності *C. arvense* виявляється основним механізмом пригнічення цього коренепаросткового бур'яну в посівах озимої пшениці та жита.

Таблиця 1

Віталітетна стуктура популяцій *Cirsium arvense* в посівах різних культур

Культура	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості популяції, *Q*	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності, %
	A	*B*	*C*			
Жито озиме	0,000	0,000	1,000	0,000	депресивна	97,1
Пшениця озима	0,050	0,000	0,950	0,025	депресивна	95,0
Ячмінь	0,523	0,421	0,053	0,474	процвітаюча	90,0
Гречка	0,462	0,231	0,307	0,346	процвітаюча	70,4
Горох	0,667	0,000	0,333	0,333	процвітаюча	70,0

При аналізі віталітетної структури популяцій *Sonchus arvensis* використано об'єднану вибірку зі 113 особин рослин, які росли в посівах різних сільськогосподарських культур. Отримані дані (табл. 2) свідчать, що характер віталітетної структури популяцій *S. arvensis* у посівах різних культур характерний для коренепаросткових рослин.

Популяції *S. arvensis* у посівах озимого жита та озимої пшениці депресивні з часткою дуже пригнічених особин 68–100 %. Озимі культури достатньо стійкі до

S. arvensis. На відміну від них, у ячмені популяція *S. arvensis* рівноважного типу з переважанням у ній особин класу *B*, а у посівах гречки та гороху – процвітаючі з часткою особин класу *A* і *B* на рівні 67–100 %. Ці сільськогосподарські культури не стійкі відносно *S. arvensis*.

Таблиця 2

Віталітетна стуктура популяцій *Sonchus arvensis* у посівах різних культур

Культура	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості популяції, *Q*	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності, %
	A	*B*	*C*			
Жито озиме	0,000	0,000	1,000	0,000	депресивна	92,5
Пшениця озима	0,227	0,091	0,682	0,159	депресивна	70,0
Ячмінь	0,000	0,632	0,368	0,316	рівноважна	95,0
Гречка	0,000	0,667	0,333	0,333	процвітаюча	70,2
Горох	0,900	0,100	0,000	0,500	процвітаюча	80,0

При аналізі віталітетної структури популяцій *Melandrium album* використано об'єднану вибірку 112 особин рослин, які ростуть у посівах різних сільськогосподарських культур (табл. 3). Отримані дані свідчать, що посіви озимих зернових культур для *M. album* вкрай несприятливі. У них реєструються тільки сильно пригнічені рослини бур'яну нижчого класу віталітету. Популяції зі статистичною достовірністю 96–97 % належать до категорії депресивних. Ефективно пригнічують популяції *M. album* і посіви гречки. Тут популяції бур'яну також депресивні з часткою депресивних особин 94 %. У ячмені популяції бур'яну рівноважні. Краще за все розвивається *M. album* у посівах гороху. У цій культурі формуються процвітаючі популяції бур'яну з часткою особин вищого класу віталітету *A* до 100 %.

Таблиця 3

Віталітетна стуктура популяцій *Melandrium album* у посівах різних культур

Культура	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості популяції, *Q*	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності, %
	A	*B*	*C*			
Жито озиме	0,000	0,000	1,000	0,000	депресивна	97,0
Пшениця озима	0,000	0,000	1,000	0,000	депресивна	96,1
Ячмінь	0,444	0,111	0,444	0,278	рівноважна	80,0
Гречка	0,000	0,063	0,937	0,031	депресивна	92,5
Горох	1,000	0,000	0,000	0,500	процвітаюча	92,5

При аналізі віталітетної структури популяцій *Setaria glauca* використано об'єднану вибірку з 128 особин рослин, які росли у посівах різних сільськогосподарських культур (табл. 4). Отримані дані свідчать, що віталітетна структура популяцій за її характером у даного виду бур'яну відрізняється від попередніх трьох досліджуваних видів. В усіх культурах популяції *S. glauca* рівноважного типу із приблизно рівними частками особин класів *A*, *B* і *C*. Тільки в посівах ячменю популяції *S. glauca* депресивного типу, що може бути пов'язано з алелопатичними особливостями культури. Але і в ячмені частка особин класу *A* перебуває на рівні 22 %. Це свідчить, що і в посівах даного злака популяції *S. glauca* стійко зберігає свій статус.

При аналізі віталітетної структури популяцій *Fallopia convolvulus* використано об'єднану вибірку з 132 особин (табл. 5). Віталітетний аналіз виявив достатньо складну картину статусу особин *F. convolvulus* у різних сільськогосподарських культурах.

Таблиця 4

Віталітетна стуктура популяцій *Setaria glauca* в посівах різних культур

Культура	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості популяції,	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності, %
	A	*B*	*C*	*Q*		
Жито озиме	0,316	0,105	0,579	0,211	рівноважна	70,0
Пшениця озима	0,438	0,188	0,375	0,313	рівноважна	92,5
Ячмінь	0,222	0,111	0,667	0,167	депресивна	70,0
Гречка	0,316	0,211	0,474	0,263	рівноважна	80,0
Горох	0,368	0,211	0,421	0,289	рівноважна	90,2

Таблиця 5

Віталітетна стуктура популяцій *Fallopia convolvulus* у посівах різних культур

Культура	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості популяції,	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності, %
	A	*B*	*C*	*Q*		
Жито озиме	0,133	0,000	0,867	0,067	депресивна	80,3
Пшениця озима	0,950	0,000	0,050	0,476	процвітаюча	90,0
Ячмінь	0,000	0,000	1,000	0,000	депресивна	96,0
Гречка	0,000	0,000	1,000	0,000	депресивна	97,0
Горох	1,000	0,000	0,000	0,500	процвітаюча	96,2

У посівах озимого жита, гречки та ячменю бур'ян формує популяції депресивного типу з переважанням у них (86–100 %) пригнічених особин. Особливо це стосується агрофітоценозів гречки, в яких *F. convolvulus* не досягає висоти 15 см, а квітка бур'яну ніколи не перетворюється на плід. Набагато кращі умови для росту *F. convolvulus* створюються у посівах озимої пшениці та гороху. У цих культурах популяції процвітаючого типу складаються, в основному, із розвинених особин класу *A*.

Висновки

Віталітетний аналіз популяцій сегетальних рослин показує виражену різнорідність особин за рівнем розвитку в різних агрофітоценотичних умовах. Віталітетна структура популяцій досліджених видів змінюється від депресивної до процвітаючої залежно від виду культурної рослини.

Найбільшою мірою пригнічують особини та популяції багаторічних видів *Cirsium arvense* та *Sonchus arvensis* озима пшениця й озиме жито, *Melandrium album* – озиме жито, *Setaria glauca* – яровий ячмінь, *Fallopia convolvulus* – гречка. Із результатів досліджень витікає, що застосування науково обґрунтованих сівозмін дозволить істотно пригнітити розвиток того чи іншого виду бур'яну без додаткових гербіцидних навантажень на посів.

Бібліографічні посилання

1. **Агроклиматический** справочник Сумской области / А. М. Кекух. − Л. : Гидрометеоиздат, 1958. − 192 с.
2. **Андрієнко Т. Л.** Геоботанічне районування Української РСР / Т. Л. Андрієнко, Г. І. Білик, Є. М. Брадіс. − К. : Наукова думка, 1977. − 302 с.
3. **Атлас** Сумської області / В. Я. Тюленева та ін. − К. : ГУГКК, 1995. − 40 с.
4. **Горышина Т. К.** Экология растений. – М. : Высш. шк., 1979. – 336 с.
5. **Ермакова И. М.** Динамика ценопопуляций ежи сборной и овсяницы луговой в искусственных фитоценозах Псковской области / И. М. Ермакова, Л. А. Жукова, Л. С. Миронова // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. – М. : Наука, 1982. – С. 93–96.

6. **Заугольнова Л. Б.** Понятие оптимумов у растений // Журн. общ. биологии. – 1985. – Т. 46, № 4. – С. 441–451.
7. **Злобин Ю. А.** Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. – Казань : Изд-во Казанского ун-та, 1989. – 148 с.
8. **Любарский Е. Л.** Структура ценопопуляций вегетативно подвижных растений / Е. Л. Любарский, В. И. Полуянова. – Казань : Изд-во Казанского ун-та, 1984. – 138 с.
9. **Марков М. В.** Общая геоботаника. – М. : Высш. шк., 1962. – 450 с.
10. **Прозоровский А. В.** Изучение биоценотических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофильного и ксерофильного типов // Советская ботаника. – 1940. – № 5–6. – С. 302–316.
11. **Природа** Украинской ССР. Ландшафты и физико-географическое районирование / А. М. Маринич, В. М. Пащенко, П. Г. Мищенко и др. – К. : Наукова думка, 1995. − 224 с.
12. **Работнов Т. А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. – 1950. – Сер. 3, вып. 6. – С. 7–207.
13. **Рослый И. Н.** Геоморфология Украинской ССР. – К. : Вища школа, 1990. – 287 с.
14. **Тихонова О. М.** Віталітетна спроможність *Fallopia convolvulus* в зернових агрофітоценозах // Наука: теорія і практика – 2007. Матер. IV Міжнар. конф. – Прага: Nauka i studia, 2007. – С. 34–36.
15. **Удра І. Х.** Біогеографічне районування території України // Укр. географ. журн. − 1997. − № 4. − С. 28–34.
16. **Уранов А. А.** Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1960. – Т. 65, № 3. – С. 77–92.
17. **Уранов А. А.** Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А. А. Уранов, О. В. Смирнова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74, вып. 2. – С. 119–134.
18. **Физико-географическое** районирование Украинской ССР / Ред. В. П. Попов, А. М. Маринич. − К. : КГУ, 1968. − 683 с.
19. **Шахов А. А.** О факторах распределения и структуры фитоценозов (к современному состоянию проблемы в советской фитоценологии) // Ботанический журн. – 1949. – Т. 34, № 2. – С. 148–162.
20. **Шахов А. А.** Экологическая и фитоценотическая области солончакового фитоценоза // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1945. – Т. 50, № 3–4. – С. 120–127.
21. **Шенников А. П.** Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении // Журн. общ. биологии. – 1942. – Т. 3, № 5–6. – С. 331–361.
22. **Braun-Blanquet J.** Vocabulaire de Sociologie vegetaie. / J. Braun-Blanquet, J. Pavillard. – Monpellier, 1925. – 22 p.
23. **Grime J. P.** Plant strategies and vegetation processes. – N. Y., 1979. – 222 p.
24. **Harper J. L.** The demography of plants / J. L. Harper, J. White // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1974. – Vol. 5. – P. 419–463.

Надійшла до редколегії 14.11.2010

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 130–136.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 130–136.

УДК 581.526.45(292.485)(477.5)

Л. Д. Орлова

Полтавський національний педагогічний університет ім. В. Г. Короленка

ФОРМУВАННЯ ЗАПАСІВ ПІДСТИЛКИ НА СУХОДІЛЬНИХ ЛУКАХ ЛІВОБЕРЕЖНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

Досліджено запаси підстилки на суходільних луках Лівобережного Лісостепу України. Накопичення підстилки на суходільних луках складає 30,9–190,1 г/м^2. Умовно запаси її можна поділити на три групи. Залежно від погодних умов року (температури та кількості опадів) на луках накопичується маса підстилки тієї чи іншої групи з більшим або меншим вмістом сухої речовини. Запаси енергії коливаються в межах 36,9–837,0 ккал/м^2 і залежать від частини (верхньої, середньої чи нижньої) обстежених травостоїв.

Л. Д. Орлова

Полтавский национальный педагогический университет им. В. Г. Короленко

ФОРМИРОВАНИЕ ЗАПАСОВ ПОДСТИЛКИ НА СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГАХ ЛЕВОБЕРЕЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ

Исследованы запасы подстилки на суходольных лугах Левобережной Лесостепи Украины. Накопление подстилки на суходольных лугах находится в пределах 30,9–190,1 г/м^2. Условно запасы ее можно разделить на три группы. В зависимости от погодных условий (температуры, количества осадков) на лугах накапливается масса подстилки той или другой группы с большим или меньшим содержанием сухого вещества. Запасы энергии колеблются в интервале 36,9–837,0 ккал/м^2 и зависят от части (верхней, средней или нижней) обследованных травостоев.

L. D. Orlova

V. G. Korolenko Poltava National Pedagogical University

FORMATION OF THE LITTER RESERVES ON UPLAND MEADOWS OF THE LEFT-BANK FOREST-STEPPE OF UKRAINE

The accumulation of litter on upland meadows in the studied area was calculated as 30.9–190.1 g/m^2. For convenience the reserves can be divided into three groups. Depending on the weather conditions (temperature and rainfall) the litter consists of particular groups and has specific content of solid matter. The energy content of the studied meadows' litter fluctuated in the range of 36.9–837.0 kkal/m^2 and depends on the part of grass stand: upper, middle or lower one.

Вступ

Продукційний процес і його закономірності в лучних угрупованнях залежать від багатьох факторів. У першу чергу це біоморфологічні та еколого-ценотичні особливості та співвідношення рослинних компонентів. Набір цих компонентів визначається тими ґрунтовими та кліматичними умовами, при яких фітоценоз формується, тривалий час існує та перебуває з ним у рівновазі. Великий вплив на розмір запасів загальної рослинної маси та її структури, накопичення та розкладу мертвої рослинної маси має

© Л. Д. Орлова, 2011

зміна режиму використання луків [15]. Одним із суттєвих показників стану лучного фітоценозу, інтенсивності кругообігу речовин у ньому є запаси підстилки.

Підстилка належить до важливої ланки в низці зв'язків між рослинністю та ґрунтом. Вона – один із найважливіших складників будь-якого рослинного угруповання, структурно-функціональний компонент, який об'єднує абіотичні та біотичні частки біогеоценозу в цілісну систему. Підстилкою вважаються усі сухі нерозкладені й напіврозкладені частини рослин, що втратили зв'язок і лежать на поверхні ґрунту. Таке визначення для лісової підстилки наводять О. Л. Бельгард [1], А. П. Травлєєв [25], Н. М. Цвєткова та М. С. Якуба [22] та багато інших авторів. Подібне визначення дає для лучної підстилки В. Н. Макаревич [11], який вважає, що підстилка містить всі залишки рослин, що осипалися або опали та втратили зв'язок із материнськими особинами. У той же час, А. М. Семенова-Тян-Шанська [20] наводить роботи попередників із цього питання та уточнює поняття підстилки як маси багаторічних відкладів рослинних залишків у різній мірі розкладання на поверхні ґрунту. На луках до неї можуть входити також сухі пагони трав'янистих рослин, які не втратили механічного зв'язку з живою особиною, але відрізняються від прямостоячої повсті ознаками розкладу.

Можна виділити три групи функцій підстилки у фітоценозі, базуючись на роботі Л. Г. Богатирьова [3]: системотвірні, біогеохімічні та інтегральні. До першої входять фітоценотичні, ґрунтові, мікоценотичні, мікробоценотичні, зооценотичні; до другої – фотосилізаційні, енергетичні, газові, концентраційні, біохімічні, окисно-відновні; до третьої – біогеохімічні, ландшафтні, біомні функції. Подібні функції виконує підстилка і на луках. Саме тому М. М. Міна [13] запропонував визначати запаси підстилки та опаду, за їх співвідношенням з'ясовувати процес накопичення та розкладу органічної речовини у фітоценозах.

Біологічну продуктивність лучних угруповань, кругообіг речовин на них та інших фітоценозах досліджували Є. П. Матвєєва зі співавторами [13], Є. В. Шифферс, Р. В. Суховерко [30], І. І. Смольянінов та Є. В. Рябуха [21].

У вивченні питань підстилки трав'яних фітоценозів велику роль відіграли роботи А. М. Семенової-Тян-Шанської [19; 20], В. Д. Друзіної [8], А. Т. Шуйншалієва [31], І. В. Царика [26]. Методику обчислення підстилки та опаду та визначення їх складу для характеристики біокругообігів розробили Л. О. Гришина та Є. М. Самойлова [4].

А. А. Титлянова [23; 24] та А. А. Титлянова зі співавторами [2] запропонували методику вивчення біологічного кругообігу, надали характеристику біологічного кругообігу нітрогену та зольних елементів у трав'яних екосистемах, розглянули запаси та потоки речовин у їх компонентах, географічні закономірності та екологічні особливості біологічної продуктивності трав'яних екосистем.

В Україні значний внесок у дослідження підстилки, опаду, кругообігу речовин зробили вчені Дніпропетровського національного університету ім. Олеся Гончара. Серед них потрібно назвати О. Л. Бельгарда, А. П. Травлєєва, Н. М. Цвєткову, А. О. Дубину, М. М. Носовську, А. Ф. Кулик та інших [1; 9; 25; 27; 28]. Вони в основному характеризували біологічний кругообіг у лісових фітоценозах степової зони. Дослідники відзначали, що під час вивчення окремих ланок біологічного кругообігу особливу увагу слід приділяти підстилці, що виступає як поєднувальна ланка між рослинністю та ґрунтом і є проміжною субстанцією між живим і неживим.

Велика увага приділяється з'ясуванню механізмів перетворення енергії в екосистемах на різних рівнях, порушенням енергетичного балансу природних фітоценозів, які виникають під впливом нерозумної діяльності людини, реакції рослин на зміни клімату та ін. [5; 6; 32–35]. Зокрема, Я. П. Дідух [5; 6] провів порівняльну оцінку енер-

гетичних запасів різних екосистем України: лісових, лучних, болотних, агроценозів тощо. Він розрахував енергетичний запас надземних частин, підземної маси, а також підстилки різних фітоценозів.

Матеріали з накопичення, динаміки підстилки в лучних екосистемах лівобережжя України практично відсутні. Основна мета нашого дослідження – встановлити запаси, динаміку та енергетичний потенціал підстилки суходільних лучних травостоїв Лівобережного Лісостепу.

Матеріал і методи досліджень

Матеріали для дослідження взяті з різних районів Лівобережного Лісостепу України. У Полтавській області зразки для вивчення відібрані на луках в околицях населених пунктів: Гадяцький р-н – с. Долинка, Глобинський р-н – с. Зубані, Гребінківський р-н – с. Овсюки, Диканський р-н – смт. Диканька, с. В. Будища, Кобеляцький р-н – с. Світлогірське, Машівський р-н – с. Латишівка, с. Кошманівка, Пирятинський р-н – с. Прихідьки, Решетилівський р-н – с. Крахмільці, Чутівський р-н – с. Смородщина, с. Артемівка, Шишацький р-н – с. Чернишівка; у Сумській області: Роменський р-н – с. Андріяшівка; у Харківській області: Зачепилівський р-н – с. Забарине, Краснокутський р-н – с. Колонтаїв; у Чернігівської області: Бахмацький р-н – с. Дмитрівка.

Визначення загальних запасів підстилки проводили за методикою Л. Е. Родіна та ін. [17; 18]. При відборі зразків підстилки використовували метод шаблону. Проби відбирали в типових місцях у 10–20-разовій повторності у чотирьох напрямках: на захід, схід, північ і південь від центра ділянки. У лабораторії визначали початкову вагу, а після висушування до повітряно-сухого стану розраховували кількість сухої речовини та вміст вологи у підстилці.

Енергетичний потенціал сухої підстилки розраховували за формулою: $Ев = 4{,}5 \text{ ккал/г} \cdot M$, де *Ев* – енергія біомаси, 4,5 ккал – енергія 1 г сухої речовини, *M* – біомаса [5; 14]. Результати опрацьовані методом варіаційної статистики [7].

Результати досліджень та їх обговорення

Кількість підстилки в екосистемах різна, визначається співвідношенням надходження мертвих рослинних залишків під час відмирання надземної фітомаси та переміщенням її матеріалу в розташовані нижче горизонти ґрунту. Запас підстилки – найбільш об’єктивний серед морфологічних показників фітоценозів і становить основу в процесі оцінки інтенсивності кругообігу, тобто відбиває насамперед біогеоценотичну сутність її [28].

Кількісні показники запасу підстилки на луках наводять різні автори. А. А. Титлянова зі співавторами [2] дають її залежно від пори року в межах 31,0–486,0 г/м^2, інші дослідники на суходільних луках – 44,0–163,0 г/м^2 [22], 71,2–220,1 г/м^2 [15], 46,0–702,4 г/м^2 [16], на гірських луках – 96,2–199,0 ц/га [26]. А. М. Семенова-Тян-Шанська [20] вказує на різних типах луків цей показник на рівні 0,8–9,9 т/га. В. Д. Друзіна [8] на приозерних лучних ділянках наводить її кількість в інтервалі 45,0–160,0 г/м^2, Н. Г. Шатохіна [29] у лучних степах – 120,0–214,0 г/м^2.

Нами встановлено, що на суходільних луках досліджуваного регіону запаси підстилки варіювали в межах 9,1–190,1 г/м^2. За роками вивчення отримали такі показчики: 2008 р. – 32,7–126,4 г/м^2, 2009 р. – 9,1–103,0 г/м^2, 2010 р. – 30,9–190,1 г/м^2. Середні значення відповідно були такими: $73{,}1 \pm 6{,}9$, $50{,}0 \pm 1{,}1$ та $93{,}1 \pm 4{,}5$ г/м^2.

Суходільні луки за своїми частинами мають неоднакову потужність травостою і, зрозуміло, різну кількість показника. Найбільші запаси підстилки накопичуються у

нижній частині схилу. У середньому за роками вивчення на цих ділянках її виявлено: 2010 р.– 94,4 ± 4,7 г/м^2, 2009 р. – 51,1 ± 2,4 г/м^2, 2008 р. – 80,5 ± 4,1 г/м^2. Це пов'язано з кращими умовами зростання рослин у нижній частині схилу.

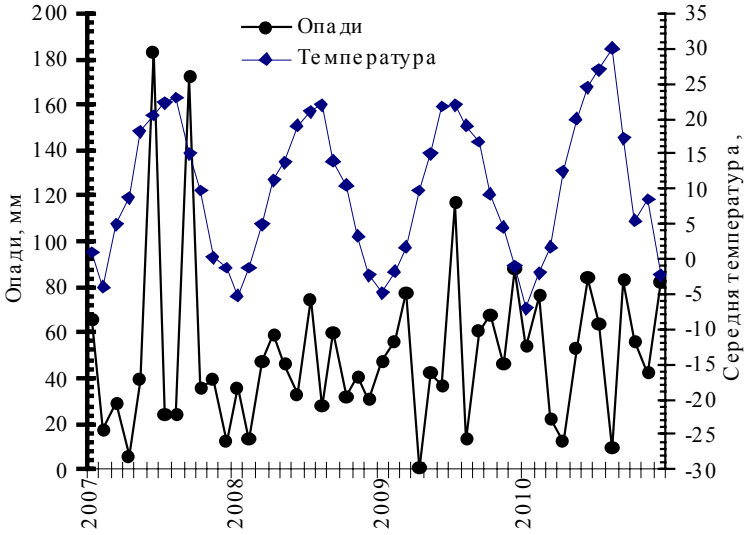


Рис. 1. Кліматограма співвідношення температури та опадів у 2007–2010 рр. за даними метеостанції м. Полтава

Запаси підстилки формуються у прямій залежності від накопичення в попередньому році опаду у фітоценозі та погодних умов, зокрема температури та кількості опадів, які прямо впливають на процес його розкладання. Кліматограма 2007–2010 рр. (рис. 1) показує подібні середньорічні температури за період дослідження 9,9 ºС (2007 р.), 9,3 ºС (2008 р.), 9,1 ºС (2009 р.). Сумарна кількість опадів була приблизно однаковою у 2007 і 2009 рр. (650 та 684 мм). У 2008 р. їх випало лише 502 мм. Разом із тим, виявляємо досить велику кількість опадів влітку та восени 2007 р. і незначні – навесні 2008 р., середні температури осені, зими та весни цього періоду. Кліматичні показники осені, зими та весни 2008/2009 рр. значно гірші аналогічного періоду 2007/2008 рр. Опади названих сезонів 2009/2010 рр. значно більші попереднього року, температурні показники – на рівні середніх значень. Очевидно, цим можна пояснити вище накопичення підстилки на вивчених луках у 2010 р. Запаси підстилки на луках конкретних місць показують подібну картину (рис. 2). Найменші кількості показника виявляються на вказаних прикладах також у 2009 р.

Проведений аналіз запасів підстилки показав, що її кількість на досліджених луках умовно можна поділити на три групи. До першої групи належать ділянки з накопиченням підстилки до 60,0 г/м^2, до другої – 61,0–89,9 г/м^2, до третьої – 90,0 і більше г/м^2. У 2010 році переважна більшість обстежених травостоїв мала показники другої–третьої групи (по 36,4 %), 2009 р. – першої групи (92,3 %), 2008 р. – також першої групи (62,5 %). Такі результати також можна пояснити кліматичними умовами цих сезонів, які відповідають за формування підстилки.

Порівняння утворення підстилки на суходільних луках району дослідження зі степовими ділянками показало певну закономірність. На ділянках лучного степу ботанічного заказника «Олегова Балка» в Карлівському р-ні Полтавської обл. її запаси були на рівні 51,8 ± 5,6 г/м^2. Тобто вони виявилися на 29,1 % меншими, ніж у серед-

ньому на вивчених луках у 2008 р., приблизно однаковими з 2009 р. і на 44,3 % менше 2010 р. Розрахунок вмісту сухої речовини показав, що за час дослідження він коливався. У 2008 р. її містилось 56,9–85,7 %, 2009 р. – 67,6–96,2 %, 2010 р. – 67,7–91,5 %. Вища кількість сухої речовини у 2009 р. може з певною часткою вірогідності свідчити про несприятливіші умови існування: меншу кількість опадів, вищі температурні показники. Насправді така погода і була в цьому році.

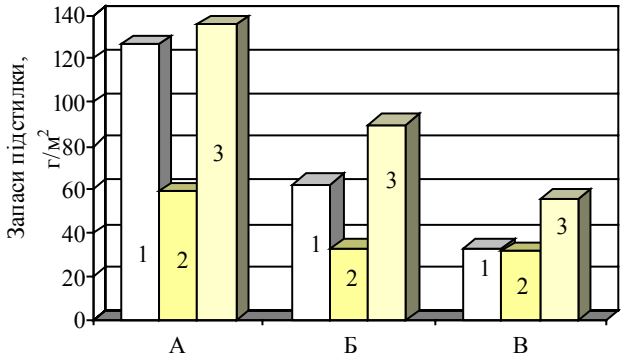


Рис. 2. Динаміка накопичення підстилки на суходільних луках Полтавської області:
1 – 2008 р., *2* – 2009 р., *3* – 2010 р.; *А* – околиці смт. Диканька, *Б* – околиці с. Кошманівка Машівського р-ну, *В* – околиці с. Чернишівка Шишацького р-ну

Енергетичні запаси вивчених угідь формуються за умов достатнього і навіть надмірного зволоження та потенційно досить високої продуктивності біомаси. Я. П. Дідух [5; 6] для лучного типу угруповань дає середні запаси підстилки 6,0 т/га, що еквівалентно $10{,}8 \cdot 10^6$ Дж/дм^2. Підстилка розкладається упродовж року (коефіцієнт рециркуляції 1). Потужність трансформації енергії – 0,32 Вт/м^2, тобто ці показники нижчі, ніж у степах. Але разом із тим енергетичний потенціал лучної підстилки досить потужний. Він вказує, що особливістю лучного типу угруповань є те, що надземна маса переходить у підстилку, хоча певний, невеликий відсоток біомаси споживається консументами. Нами встановлено, що запаси енергії на обстежених луках коливалися в інтервалі 36,9–837,0 ккал/м^2. У частинах лучних фітоценозів також спостерігаються певні варіації. Найбільші запаси енергії виявляються на ділянках у нижній частині цих травостоїв. Відповідно на верхівках схилу, у середній частині кількість її менша. Наприклад, на луках в околицях смт. Диканька Полтавської області в цих ділянках енергетичний потенціал був у 1,5–4,8 раза вищим порівняно з іншими.

Утворення загальної маси підстилки на луках зі звичайним використанням і тих, які підлягають охороні, показав певні закономірності. Для вивчених охоронюваних лучних фітоценозів у 2010 р. характерні запаси підстилки тільки третьої групи. Наприклад, в околицях с. Овсюки Гребінківського р-ну Полтавської області на території заповідного урочища «Плисів Яр», у цьому році накопичення її було приблизно утричі більше, ніж у попередньому, і найвище серед усіх інших вивчених ділянок. Певна ступінь охорони сприяє більшому накопиченню підстилки. Це, очевидно, пов’язано з меншим випалюванням сухих залишків восени та навесні, менш активним їх господарським використанням як сінокосів і пасовищ та, часто, віддаленішим розташуванням від населених пунктів.

Разом із тим, економічна нестабільність у сільському господарстві спричинює те, що в останні десятиріччя проявляється стійка тенденція до невикористання, «закидання»

значних площ сільськогосподарських угідь. С. Ю. Маракуліна [11] наголошує, що зняття режиму сільськогосподарського використання із суходільних луків ініціює демутаційні процеси, завершальними етапами яких може бути формування зональних лісових угруповань. Тому розумне, раціональне використання суходільних луків повинно враховувати як необхідність підтримування стану луків у належному культуртехнічному стані, так і збереження всього їх біорізноманіття, у тому числі рослинного.

Висновки

Накопичення підстилки на суходільних луках вивченого регіону знаходяться в межах 30,9–190,1 г/м^2. Умовно запаси її можна поділити на три групи. Залежно від погодних умов року на луках накопичуються маса підстилки тієї чи іншої групи з більшим або меншим вмістом сухої речовини. Запаси енергії на обстежених луках коливалися в інтервалі 36,9–837,0 ккал/м^2. Певний ступінь охорони сприяє більшому формуванню підстилки.

Бібліографічні посилання

1. **Бельгард А. Л.** Лесная растительность юго-востока Украины. – К. : КГУ, 1950. – 264 с.
2. **Биологическая** продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности / А. А. Титлянова, Н. И. Базилевич, В. А. Снытко и др. – Новосибирск : Наука, 1988. – 134 с.
3. **Богатырёв Л. Г.** Образование подстилок – один из важнейших процессов в лесных экосистемах // Почвоведение. – 1996. – № 4. – С. 501–511.
4. **Гришина Л. А.** Учёт биомассы и химический анализ растений / Л. А. Гришина, Е. М. Самойлова. – М. : МГУ, 1971. – 99 с.
5. **Дідух Я. П.** Еколого-енергетичні аспекти у співвідношенні лісових і степових екосистем // Укр. ботан. журн. – 2005. – Т. 62, № 4. – С. 455–467.
6. **Дідух Я. П.** Порівняльна оцінка енергетичних запасів екосистем України // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т. 64, № 2. – С. 177–194.
7. **Доспехов Б. А.** Методика полевого опыта (с основами статистической обработки данных). – М. : Колос, 1979. – 416 с.
8. **Друзина В. Д.** Динамика зольных элементов и азота в луговых биогеоценозах (на примере мелкозлаково-разнотравных сообществ): Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Л., 1977. – 20 с.
9. **Дубина А. А.** Роль подстилки в жизни степного леса // Вопр. степного лесоведения. – Д. : ДГУ, 1977. – Вып. 8. – С. 46–49.
10. **Макаревич В. Н.** Об изучении прироста и опада надземной части луговых растительных сообществ // Ботан. журн. – 1968. – Т. 53, № 8. – С. 1160–1169.
11. **Маракулина С. Ю.** Суходольные луга таежной зоны Кировской области: структура, функции, динамика: Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2009. – 19 с.
12. **Матвеева Е. П.** Биологическая продуктивность наиболее распространенных типов лугов Советской Прибалтики / Е. П. Матвеева, В. М. Понятковская, И. В. Сырокомская / Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. – Л. : Наука, 1971. – С. 78–85.
13. **Мина В. Н.** Биологическая активность лесных почв и ее зависимость от физико-географических условий и состава насаждений // Почвоведение. – 1957. – № 10. – С. 73–79.
14. **Одум Ю.** Основы экологии. – М. : Мир, 1975. – 740 с.
15. **Продуктивность** луговых сообществ / Под ред. В. М. Понятковская. – Л. : Наука, 1978. – 287 с.
16. **Ронгинская А. В.** Динамические процессы в луговых фитоценозах (на примере лугов Салаирского кряжа). – Новосибирск : Наука, 1988. – 152 с.
17. **Родин Л. Е.** Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности / Л. Е. Родин, Н. И. Базилевич. – М.–Л. : Наука, 1965. – 247 с.

18. **Родин Л. Е.** Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фітоценозах / Л. Е. Родин, Н. П. Ремезов, Н. И. Базилевич. – Л. : Наука, 1967. – 145 с.
19. **Семенова-Тян-Шанская А. М.** Динамика накопления и разложения мертвых растительных остатков в лугово-степных и луговых ценозах // Ботан. журн. – 1960. – Т. 45, № 9. – С. 1342–1350.
20. **Семенова-Тян-Шанская А. М.** Накопление и роль подстилки в травяных сообществах. – Л. : Наука, 1977. – 191 с.
21. **Смольянинов И. И.** Круговорот веществ в природе / И. И. Смольянинов, Е. В. Рябуха. – К. : Наук. думка, 1971. – 120 с.
22. **Суходольный** луг как биогеоценоз / Под ред. Т. А. Работнова. – М. : Наука, 1978. – 84 с.
23. **Титлянова А. А.** Изучение биологического круговорота в биогеоценозах. – Новосибирск : Наука, 1971. – 136 с.
24. **Титлянова А. А.** Биологический круговорот азота и зольных элементов в травяных биогеоценозах. – Новосибирск : Наука, 1979. – 152 с.
25. **Травлєєв А. П.** Лісова підстилка як структурний елемент лісового біогеоценозу в степу // Укр. ботан. журн. – 1961. – Т. 18, № 2. – С. 40–46.
26. **Царик И. В.** Накопление и разложение подстилки в биогеоценозах субальпийского пояса Карпат. – Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Д., 1977. – 29 с.
27. **Цветкова Н. Н.** Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины. – Д. : ДГУ, 1992. – 236 с.
28. **Цветкова Н. М.** Біокругообіг речовин у біогеоценозах Присамар'я Дніпровського / Н. М. Цвєткова, М. С. Якуба. – Д. : РВВ ДНУ, 2008. – 112 с.
29. **Шатохина Н. Г.** Продукционный процесс и круговорот азота и зольных элементов в луговых степях и агроценозах пшеницы в Барабе. – Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Томск, 1980. – 20 с.
30. **Шифферс Е. В.** Динамика накопления надземной растительной массы в пустынных, степных и луговых биогеоценозах Терско-Кумской низменности / Е. В. Шифферс, Р. В. Суховерко // Ботан. журн. – 1960. – Т. 45, № 4. – С. 555–564.
31. **Шуйншалиев А. Т.** Биологический круговорот энергии, зольных элементов и азота в основных ассоциациях пойменных лугов р. Урал: Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Алма-Ата, 1981. – 23 с.
32. **Bramwell D.** Plant adaption and climate change // 2nd Word Scientific Congress Challenges in Botanical Research and Climate Change. Programme Book of Abstract. – Delft, the Netherland, 2008. – P. 3.
33. **Brooks D. R.** Evolution as Entropy / D. R. Brooks, E. O. Wiley. – Chicago; London : Univ. Press., 1986. – 335 p.
34. **Havens K. H.** Plant responses to climate change: Phenology, adaption, migration // 2nd Word Scientific Congress Challenges in Botanical Research and Climate Change. Programme Book of Abstract. – Delft, the Netherland, 2008. – P. 6.
35. **Resourses** and Environment World Atlas. Characteristics of Vegetation Cover / Ed. Holzel. – Vienna, 1998. – T. 2, p. 3. – P. 112–116.

Надійшла до редколегії 17.03.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 137–142.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 137–142.

УДК 581.1+633.15

Г. С. Россихіна, В. С. Більчук, В. В. Лашко, О. М. Вінниченко

Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

ВПЛИВ СТИМУЛЯТОРІВ РОСТУ НА АКТИВНІСТЬ ФЕРМЕНТІВ АЗОТНОГО МЕТАБОЛІЗМУ КУКУРУДЗИ

Досліджено вплив стимуляторів росту «Епін-Екстра», «Вимпел» і «Агат» на активність амінотрансфераз проростків середньоранніх гібридів кукурудзи. Обробка насіння стимуляторами росту сприяє підвищенню активності аспартат- та аланінамінотрансфераз і накопиченню легкорозчинних білків у різних органах на ранніх етапах росту. На фоні чіткої тенденції до підвищення активності амінотрансфераз під впливом стимуляторів росту виявлено і суто сортоспецифічні реакції. Зареєстровано існування кореляційного зв'язку (r = 0,88–0,99) ферментативної активності ензимів у досліджених частинах проростків кукурудзи за дії регуляторів росту.

А. С. Россихина, В. С. Бильчук, В. В. Лашко, А. Н. Винниченко

Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара

ВЛИЯНИЕ СТИМУЛЯТОРОВ РОСТА НА АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ АЗОТНОГО МЕТАБОЛИЗМА КУКУРУЗЫ

Исследовано влияние стимуляторов роста «Эпин-Экстра», «Вымпел» и «Агат» на активность аминотрансфераз проростков среднеранних гибридов кукурузы. Обработка семян стимуляторами роста способствует повышению активности аспартат- и аланинаминотрансфераз и накоплению легкорастворимых белков на ранних этапах роста. На фоне четкой тенденции повышения активности аминотрансфераз под влиянием стимуляторов роста выявлены и сортоспецифические реакции. Зарегистрировано существование корреляционной связи (r = 0,88–0,99) ферментативной активности энзима в исследуемых частях проростков кукурузы при действии регуляторов роста.

A. S. Rossikhina, V. S. Bilchuk, V. V. Lashko, A. N. Vinnichenko

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

INFLUENCE OF GROWTH-PROMOTING FACTORS ON ACTIVITY OF NITRIC METABOLISM ENZYMES IN MAIZE

The influence of growth stimulators «Appin-extra», «Vympel» and «Agat» on the activity of aminotransferases in the seedlings of early-mid ripening hybrids of maize has been studied. It has been established that growth-stimulating processing causes the rise of aspartat aminotransferase and alanin aminotransferase activities and accumulation of easily soluble proteins at the early stages of growth. Against the background of clear tendency of the aminotransferases activities increase under the influence of growth-promoting factors the cultivar-specific reactions have been revealed. It has been registered the existence of a correlation (r = 0.88–0.99) between enzymatic activity of aminotransferases and growth stimulation in the maize seedlings.

Вступ

На даний момент інтерес до стимуляторів росту зумовлений широким спектром їх дії на рослини [10], здатністю компенсувати недоліки сортів і гібридів, можливістю

© Г. С. Россихіна, В. С. Більчук, В. В. Лашко, О. М. Вінниченко, 2011

спрямовано регулювати окремі етапи розвитку з метою мобілізації потенційних можливостей рослинного організму, підвищення врожайності та якості сільськогосподарської продукції [8]. За дії будь-яких фізіологічно активних сполук значну чутливість проявляє білковий обмін рослин, зміни в якому пов'язані з ферментами переамінування [5; 6]. Ці ензими беруть безпосередню участь у синтезі амінокислот і протеїну, а також підтриманні білкового та енергетичного обмінів. Амінотрансферази відіграють значну роль у новоутворенні амінокислот у насінні, що проростає. Важливі ферменти переамінування – аспартатамінотрансфераза (АСТ) (КФ 2.6.1.1) та аланінамінотрансфераза (АЛТ) (КФ 2.6.1.2), оскільки реакції, які вони каталізують, ідуть за участі аспарагінової, глютамінової кислот, їх амідів і аланіну [11]. Вміст амінокислот у насінні, що проростає, залежить як від інтенсивності гідролізу запасних речовин, так і від включення їх до обміну, особливо в реакціях, що викликають синтез білків [3]. Дослідженню впливу різних чинників на активність трансаміназ присвячено велику кількість робіт [2–4; 7; 9; 11], при цьому кількість праць, які б розширювали уявлення про функціонування амінотрансфераз за дії регуляторів росту, обмежена.

У зв'язку з цим мета роботи – оцінити вплив регуляторів росту «Епін-Екстра», «Вимпел» і «Агат» на активність АСТ та АЛТ проростків кукурудзи та взаємозв'язок між процесом накопичення протеїну та каталітичною активністю амінотрансфераз.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проведено на проростках кукурудзи середньоранніх гібридів Хмельницький 280СВ та Оржиця 237МВ, які відрізнялись за стійкістю за 9-бальною шкалою. Як стимулятори росту використовували препарати, що належать до різних класів. «Епін-Екстра» за дією схожий на фітогормони рослин. Це регулятор і адаптоген широкого спектра дії, синтезований аналог природної речовини. До складу препарату «Вимпел» входить унікальний бурштиново-гуматний хелатний комплекс, який містить усі необхідні рослині мікроелементи. Його присутність посилює коренеутворення та поліпшує живлення. Мікробіологічний препарат «Агат-25К» містить визначений штам бактерій і продуктів їх метаболізму, одночасно є і фунгіцидом, і регулятором росту рослин. Зазначені препарати – активні антиоксиданти, що захищають рослинний організм від стресу.

Перед висаджуванням насіння замочували в розчинах регуляторів росту «Епін-Екстра», «Вимпел» і «Агат» згідно з інструкцією щодо використання впродовж 4 годин. Контрольне насіння замочували у воді. Надалі насіння висаджували у воду в рулонах фільтрувального паперу з додаванням поживного розчину Кнопа. Активність аланінамінотрансферази в листках та коренях 5, 7 та 9-добових проростків визначали методом [12], принцип якого полягає в тому, що в результаті реакцій, які каталізує АЛТ, утворюється піровиноградна кислота (ПВК), що дає із 2,4-динітрофенілгідразином у лужному середовищі забарвлену сполуку – гідразон. Перетворення щавлевої кислоти на ПВК у випадку визначення АСТ здійснювали за допомогою анілінцитрату [12]. Каталітичну активність виражали в нмоль пірувату/с·г наважки. Вміст білка визначали методом M. M. Bredford [13]. Повторюваність кожного досліду – триразова. Результати опрацьовано статистично за допомогою пакета Statistica 6.0; розбіжності між вибірками вважали достовірними при $p < 0{,}05$.

Результати та їх обговорення

Передпосівна обробка насіння кукурудзи регуляторами росту впливає на активність ферментів переамінування анатомічних частин проростків. За дії препаратів

«Вимпел» і «Агат» достовірне підвищення активності амінотрансфераз у проростках гібриду Хмельницький 280СВ зареєстровано на п'яту добу проростання (рис. 1, 2). У процесі розвитку рівень активності АСТ колеоптилів дослідних рослин перевищував контроль у середньому в 1,2 раза при застосуванні препарату «Вимпел» і в 1,3 раза за дії «Агату». У коренях проростків за дії досліджуваних стимуляторів цей показник упродовж експерименту збільшувався відносно контролю в 1,2 раза.

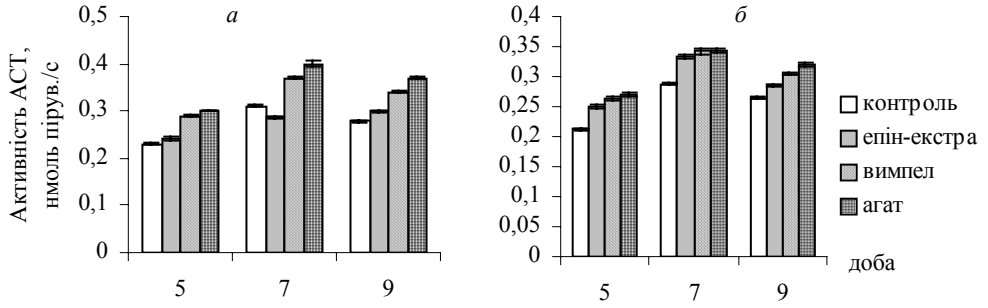


Рис. 1. Динаміка активності аспартатамінотрансферази в листках (*а*) і коренях (*б*) проростків кукурудзи гібриду Хмельницький 280СВ за передпосівної обробки насіння стимуляторами росту

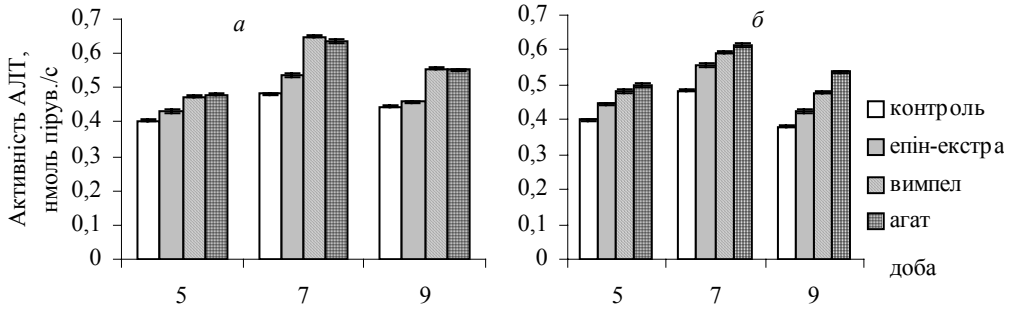


Рис. 2. Динаміка активності аланінамінотрансферази в листках (*а*) і коренях (*б*) проростків кукурудзи гібриду Хмельницький 280СВ за передпосівної обробки насіння стимуляторами росту

Передпосівна обробка насіння препаратом «Епін-Екстра» сприяла достовірному підвищенню активності ферменту тільки в коренях проростків від 10 до 20 % залежно від терміну проростання (див. рис. 1).

При аналізі динаміки змін активності АЛТ в аналогічних умовах дії стимуляторів установлені деякі розбіжності. Препарат «Епін-Екстра» сприяв підвищенню активності ферменту як у листках, так і в коренях, починаючи з п'ятої доби проростання. Максимальний рівень активності АЛТ у проростках зареєстровано на сьому добу проростання: він перевищував контрольні зразки в 1,1 раза в колеоптилях та в 1,2 раза в коренях (див. рис. 2).

Препарати «Вимпел» і «Агат» однаково стимулювали активність АЛТ, на відміну від процесу переамінування аспарагінової кислоти. У пагонах проростків загалом спостерігалась однакова тенденція впливу препаратів «Вимпел» і «Агат» на процес переамінування аланіну. Рівень активності АЛТ збільшувався у відповідь на дію цих стимуляторів протягом усього терміну проростання в 1,2–1,4 раза порівняно з контролем. У коренях загалом відмічена подібна закономірність, хоча рівень активності

АЛТ при використанні препарату «Агат» був дещо вищим, ніж за дії інших стимуляторів, і становив 0,62 нмоль пірувату/с · г наважки на дев'яту добу (див. рис. 2).

Результати впливу передпосівної обробки зерна регуляторами росту на активність амінотрансфераз проростків кукурудзи гібриду Оржиця 237МВ наведено на рисунках 3 та 4. Анатомічні частини контрольних рослин даного гібриду мали вищий рівень активності АСТ та АЛТ порівняно з гібридом Хмельницький 280СВ. Виявлені особливості впливу стимуляторів на активність АСТ свідчать, що післядія препарату «Епін-Екстра» сприяла активізації процесу переамінування в пагонах кукурудзи цього гібриду. При цьому максимальне підвищення активності ензиму на 16 % зареєстровано на п'яту добу онтогенезу. Дія препаратів «Вимпел» і «Агат» викликала подібне зростання активності АСТ у пагонах. У п'ятидобових дослідних рослин активність ферменту перевищувала контроль відповідно в 1,25 та 1,29 раза. Із подальшим розвитком проростків активність АСТ збільшувалась в 1,31 та 1,34 раза на сьому добу, із деяким зниженням даного показника на дев'яту (в 1,23 та 1,27 раза) (див. рис. 3).

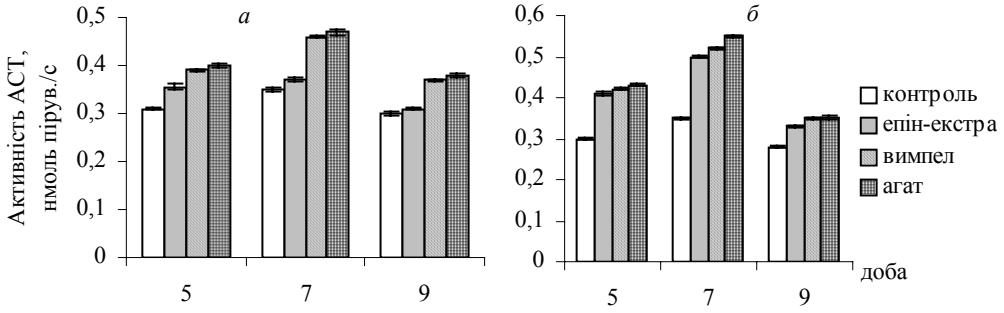


Рис. 3. Динаміка активності аспартатамінотрансферази в листках (*а*) і коренях (*б*) проростків кукурудзи гібриду Оржиця 237МВ за передпосівної обробки насіння стимуляторами росту

У коренях проростків гібриду Оржиця процес переамінування за участі аспартатамінотрансферази за дії стимуляторів тривав із більшою інтенсивністю, ніж у гібриду Хмельницький. З'ясовано, що рівень ферментативної активності на п'яту добу за дії всіх препаратів перевищував контроль в 1,40 раза. Найвища активність зафіксована в коренях семидобових проростків, які обробляли препаратом «Агат». Під час подальшого росту (дев'ята доба) активність АСТ коренів зменшувалась порівняно з семидобовими рослинами, але залишалась вищою, ніж у контрольних зразках, в 1,25 раза (за дії стимуляторів «Вимпел» і «Агат») (див. рис. 3).

Передпосівна обробка насіння гібриду Оржиця 237МВ регуляторами росту також стимулювала активність АЛТ листків і коренів (див. рис. 4). Ферментативна активність у листках п'ятидобових дослідних рослин перевищувала контрольні на 13 % за дії «Епін-Екстри», на 32 % – «Вимпела» та 20 % – «Агата». У семидобових проростків кукурудзи активність ферменту мала тенденцію до зростання відповідно на 18, 38 та 27 %. На дев'яту добу онтогенезу відмічено певне зниження активності, але її рівень достовірно перевищував контроль на 16 % («Епін-Екстра»), 26 % («Вимпел») та 44 % («Агат»).

У коренях проростків гібриду Оржиця 237МВ фіксували подібну тенденцію. У п'ятидобових рослин рівень активності аланінамінотрансферази достовірно перевищував контрольний на фоні обробки насіння препаратом «Епін-Екстра» в 1,10 раза, «Вимпел» – в 1,30 раза, «Агат» – в 1,20 раза. На сьому добу цей показник за дії всіх речовин помітно збільшувався відносно контролю в 1,30 раза. У дев'ятидобових ор-

ганізмів інтенсивність процесу переамінування дещо знижувалась порівняно з іншими стадіями розвитку, але перевищувала контроль від 12 до 20 % (див. рис. 4).

Процеси переамінування аспарагінової кислоти та аланіну з ά-кетоглутаратом перебувають в певній залежності. Встановлено існування кореляційного зв'язку ферментативної активності АЛТ з активністю АСТ у досліджуваних частинах проростків кукурудзи за дії регуляторів росту, про що свідчать високі значення коефіцієнтів кореляції (0,88–0,99) при 95 % рівні надійності (рис. 5).

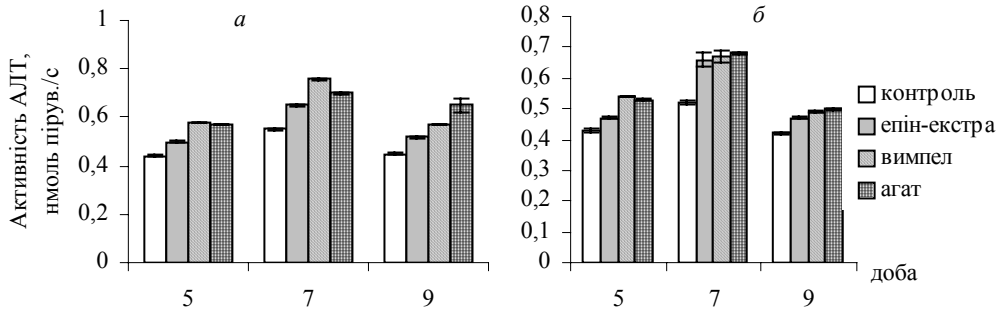


Рис. 4. Динаміка активності аланінамінотрансферази в листках (*а*) і коренях (*б*) проростків кукурудзи гібриду Оржиця 237МВ за передпосівної обробки насіння стимуляторами росту

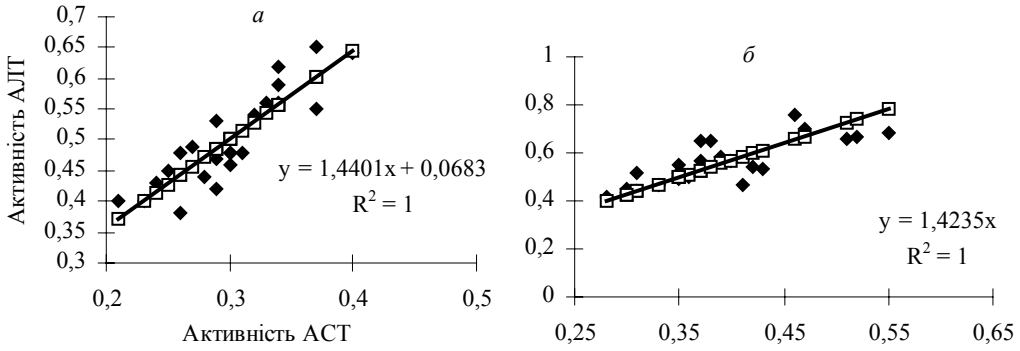


Рис. 5. Взаємозв'язок активності АСТ та АЛТ проростків кукурудзи гібриду Хмельницький 280СВ (*а*) та Оржиця 237МВ (*б*) за дії різних стимуляторів росту:
◊ – практичне значення АЛТ, □ – теоретичне значення АЛТ

Дані щодо вмісту загального протеїну в листках і коренях свідчать, що у п'ятидобових листках кукурудзи гібриду Хмельницький 280СВ концентрація білка дослідних варіантів відповідала контрольним. На сьому добу онтогенезу цей показник за дії препаратів «Вимпел» і «Агат» достовірно перевищував контроль на 69 та 67 %, а на дев'яту – відповідно на 23 і 33 %. У коренях вміст білка збільшувався на 42 % вже на п'яту добу онтогенезу та продовжував зростати до 70 % на сьому добу та 30 % на дев'яту добу. У листках і коренях кукурудзи гібриду Оржиця 237МВ вміст білка за дії «Вимпела» та «Агата» перевищував контроль на п'яту добу онтогенезу на 51–28 %, на сьому – на 50–25 %, на дев'яту добу – на 58–27 %. Для досліджуваних гібридів залежність накопичення протеїну від терміну проростання подібна до змін активності амінотрансфераз у анатомічних частинах проростків.

Висновки

Передпосівна обробка насіння стимуляторами росту «Вимпел» і «Агат» викликала зростання активності ферментів переамінування на фоні підвищення вмісту загального білка в анатомічних частинах проростків. При цьому зростала інтенсивність гідролізу запасних речовин. «Епін-Екстра» достовірних змін цих параметрів не викликав. На фоні тенденції до підвищення активності амінотрансфераз під впливом стимуляторів росту виявлено і суто сортоспецифічні реакції. Порівняння метаболічної реакції гібридної кукурудзи за впливу стимуляторів росту дозволило відібрати «Вимпел» і «Агат» як найефективніші препарати, що регулюють ріст. Вони після подальшого поглибленого дослідження фізіолого-біохімічних реакцій рослин у лабораторних і виробничих умовах можуть бути рекомендовані для застосування в сільському господарстві.

Бібліографічні посилання

1. **Активность** ключевых ферментов фотосинтеза и особенности азотного метаболизма у C_3 и C_4-растений в условиях водного стресса / А. К. Юзбеков, И. Г. Шматько, О. Е. Шведова, О. П. Латашенко // Физиология и биохимия культурных растений. – 1989. – Т. 20, № 6. – С. 523–527.
2. **Більчук В. С.** Особливості азотного обміну в вегетативних та репродуктивних органах інтродукованих рослин / В. С. Більчук, О. М. Вінниченко // Сучасні проблеми фізіології та інтродукції рослин. Матер. Всеукр. конф. до 80-річчя проф. Л. Г. Долгової. – Д. : ДНУ, 2007. – С. 10.
3. **Більчук В. С.** Вплив гербіцидної обробки на функціонування системи переамінування сільськогосподарських культур / В. С. Більчук, О. М. Вінниченко, В. Я. Попов // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2001. – Вип. 9. – С. 196–204.
4. **Бильчук В. С.** Влияние эндо- и экзогенных факторов на ферменты переаминирования / В. С. Бильчук, О. А. Папета // Адаптация растений в антропогенных условиях. – Д. : ДГУ, 1992. – С. 4–14.
5. **Василюк О. М.** Вплив антропогенного забруднення на ферменти переамінування деяких сільськогосподарських культур / О. М. Василюк, Н. П. Коцюбинська // Фізіологія рослин та екологія. Матер. Всеукр. наук.-практ. конф. – Д. : ДНУ, 2003. – С. 35.
6. **Василюк О. М.** Вплив ксенобіотиків на ферменти переамінування у C_4-рослин на фоні дії регулятора росту агростимулін / О. М. Василюк, Н. П. Коцюбинська // Фізіологія рослин та екологія. Матер. Всеукр. наук.-практ. конф. – Д. : ДНУ, 2003. – С. 35–36.
7. **Винниченко А. Н.** Ферменты азотного метаболизма и адаптация растений к антропогенным условиям среды / А. Н. Винниченко, Н. П. Коцюбинская, В. С. Бильчук // Вестник Днепропетр. ун-та. Биология. Экология. – 1996. – Вып. 2. – С. 138–146.
8. **Войцеховска Е. В.** Влияние новых физиологически активних веществ на продуктивность зерновых / Е. В. Войцеховска, В. И. Войцеховский // Стрес і адаптація рослин: фізіологія, біохімія, генетика. Матер. семінару молодих учених, аспірантів і студентів. – Харків, 2005. – С. 48–49.
9. **Воробець Н. М.** Активність аспартат- і аланін амінотрансфераз у соняшника за дії різних доз свинцю // Физиология и биохимия культурных растений. – 2002. – Т. 34, № 2. – С. 147–151.
10. **Голунова Л. А.** Вплив ретардантів на інтенсивність азотфіксації рослинами сої // Актуальні проблеми фізіології, генетики та біотехнології рослин і ґрунтових мікроорганізмів. Тези доп. IX конф. молодих дослідників, присвяченої 100-річчю від дня народження акад. АН УРСР ВАСГНІЛ П. А. Власюка. – К., 2005. – С. 11.
11. **Кретович В. Л.** Обмен азота в растениях. – М. : Наука, 1992. – 527 с.
12. **Практикум** по физиологии растений / Под ред. В. И. Иванова. – М. : Агропромиздат, 1990. – 120 с.
13. **Bredford M. M.** A rapid and sensitive method for quantitative of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein – dye blinding // Anal. Biochem. – 1976. – Vol. 72. – P. 248–254.

Надійшла до редколегії 20.03.2011

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 143–149.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2011. – Vol. 19, N 1. – P. 143–149.

УДК 712.41:712.253(477.64)

А. С. Яловенко

Дніпропетровський державний аграрний університет

ЖИТТЄВИЙ СТАН ДЕРЕВНИХ НАСАДЖЕНЬ ПАРКУ ім. Т. Г. ШЕВЧЕНКА м. ЗАПОРІЖЖЯ

Оцінено стан деревних рослин парку ім. Т. Г. Шевченка (м. Запоріжжя) за методикою Н. П. Красинського в модифікації Ю. З. Кулагіна. Оцінено життєвість окремих рослин і деревостану взагалі за методикою В. А. Алексєєва. Визначено бонітет насаджень і простежено вплив класу віку на клас бонітету. Оцінено фаутність стовбурів деревних рослин парку.

А. С. Яловенко

Днепропетровский государственный аграрный университет

ЖИЗНЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ДРЕВЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЙ ПАРКА им. Т. Г. ШЕВЧЕНКО г. ЗАПОРОЖЬЕ

Оценено состояние древесных растений парка им. Т. Г. Шевченко (г. Запорожье) по методу Н. П. Красинского в модификации Ю. З. Кулагина. Оценена жизненность отдельных растений и древостоя в целом по методу В. А. Алексеева. Определен бонитет насаждений и прослежено влияние класса возраста на класс бонитета. Оценена фаутность стволов древесных растений парка.

A. S. Yalovenko

Dnipropetrovsk State Agrarian University

VITAL STATUS OF TREES PLANTATIONS OF THE SHEVCHENKO PARK IN ZAPORIZHZHYA CITY

The tree plantation's vital status of the Shevchenko Park in Zaporizhzhya city was estimated according to N. P. Krasinsky's method modified by Y. Z. Kulagin. The vitality of individual plants and stands as a whole was assessed according to V. A. Alekseev. The growth class of tree stands and the influence of the age class on the forest capacity class were determined. The defectiveness of tree stems in the park was estimated.

Вступ

Міські насадження являють собою своєрідні екосистеми, адаптовані до несприятливих антропогенних впливів. Урбанізація неминуче веде до скорочення площ із природною рослинністю та розширення територій, зайнятих культурними та напівприродними фітоценозами. Постійно зростаюча концентрація населення міста зумовлює наростання антропогенних навантажень на природні та паркові території. Цим насадженням притаманна мала екологічна надійність, вони потребують регулярної підтримки з боку людини [4].

Створення зелених насаджень на півдні України пов'язане з певними складностями, тому що повітря забруднене промисловими викидами [9]. Унаслідок цього створюються особливі умови для існування всіх природних компонентів зеленої зони

© А. С. Яловенко, 2011

міста, які визначають їх склад і структуру, стан насаджень, можливість і умови росту [14], особливості функціонування та інтенсивність здійснення ними природоохоронних, санітарно-гігієнічних, рекреаційних та інших функцій.

Один із парків м. Запоріжжя, на який покладено виконання цих функцій, – парк культури та відпочинку ім. Т. Г. Шевченка, якому в 1979 році присвоєно статус парка-пам'ятки садово-паркового мистецтва [12].

Парк площею 5,2 га розташований у Шевченківському районі м. Запоріжжя. Із трьох боків він оточений будівлями промислового підприємства ВАТ «Мотор Січ», які із західного та східного боків відокремлені автомобільними шляхами. Із південного боку парку розміщені житлові будинки.

ВАТ «Мотор Січ» – одне з найбільших підприємств України з будування авіадвигунів. Підприємство щорічно викидає в атмосферу близько 430 тис. т технологічних відходів, із них викиди металів та їх сполук до 15,5 т, речовин у вигляді суспендованих твердих частинок – близько 85,5 т, сполук азоту – 109 т, викиди діоксиду та інших сполук сірки – близько 33,1 т, оксиду вуглецю – 66,3 т, неметанових летких органічних сполук (НМЛОС) – 128 т. І хоча ці значення відповідають граничнодопустимим концентраціям (ГДК) викидів забруднювальних речовин [7], для рослин дані показники значно нижчі існуючих санітарно-гігієнічних норм [8]. Тобто технологічні відходи заводу можуть вплинути на життєвий стан насаджень парку, розташованого у безпосередній близькості.

Оцінка стану деревостану парку дозволяє визначити причинну збумовленість змін, прогнозувати розвиток екосистеми та встановити межу оборотності її дигресії [13]. Саме тому мета нашої роботи – з'ясувати життєвий стан насаджень парку ім. Т. Г. Шевченка з використанням різних способів оцінки.

Матеріал і методи досліджень

Для оцінки стану рослин у парковому деревостані використовували шкалу Н. П. Красинського у модифікації Ю. З. Кулагіна [12]. Для діагностики життєвого стану деревостану користувалися шкалою категорій станів В. А. Алексеєва [1]. Для розрахунку індексу стану деревостану за кількістю дерев застосували формулу:

$$L_n = (100\, n_1 + 70\, n_2 + 40\, n_3 + 5\, n_4) / N,$$

де L_n – відносний життєвий стан деревостану, розрахований за кількістю дерев; n_1 – кількість здорових, n_2 – ослаблених, n_3 – сильно ослаблених, n_4 – відмираючих дерев лісоутворювача або лісоутворювачів на пробній площі; N – загальна кількість дерев (включаючи сухостій) на пробній площі. Для характеристики стану рослин визначали таксаційні показники: висоту та бонітет [5]. Для визначення фаутності дерев користувалися загальноприйнятою методикою [10].

Результати та їх обговорення

Деревні породи парку представлені 23 видами та 2 формами, які належать до 17 родів, 15 родин. Головна порода першого ярусу – *Robinia pseudoacacia* L. з супутніми *Ulmus minor* Mill., *U. glabra* Siebold Zucc., *Acer platanoides* L., *A. negundo* L. Переважна порода другого ярусу, сформованого в основному з молодих насаджень, – *Betula pendula* Roth. із допоміжними *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L. Інші види представлені у незначній кількості, або спорадично розміщені на території парку, або входять до складу паркових композицій. Використання методики В. А. Алексєєва, заснованої на характеристиці крони, дає змогу оцінити не тільки кумулятивні прояви стану різних особин, що конкурують за життєвий простір і багатство факторів середо-

вища (світло, вологу, поживні речовини ґрунту), а й ознаки ослаблення дерев, пошкоджених якимись новітніми стресовими явищами [3]. Згідно цієї шкали, усі деревні рослини парку можна поділити на 5 категорій. Переважна кількість дерев належить до категорій «здорове» (57,9 % від загальної кількості рослин), «пошкоджене» (34,7 %) або «сильно пошкоджене дерево» (5,6 %) (рис. 1).

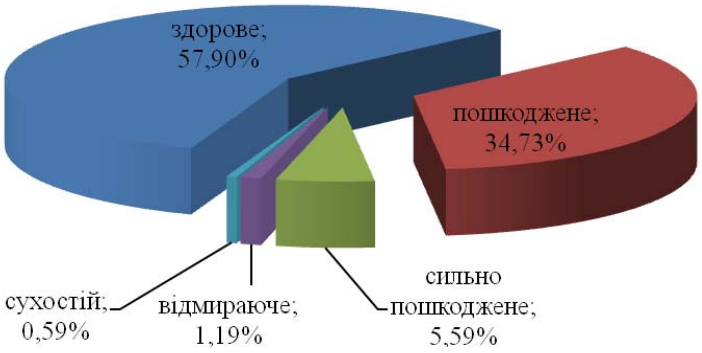


Рис. 1. Оцінка життєвого стану деревостану парку ім. Шевченка за шкалою категорій життєвого стану В. А. Алексєєва

За кількістю дерев показник відносного життєвого стану деревостану парку дорівнює 84,5 %, що відповідає оцінці «здоровий».

При оцінці загального стану деревних рослин за шестибальною шкалою пошкоджень Н. П. Красинського в модифікації Ю. З. Кулагіна [12], яка враховує зниження приросту, зменшення кількості листя, наявність загиблих пагонів чи сухих гілок у кроні, встановили, що переважна кількість деревних насаджень парку – у доброму стані (оцінені в 0, 1 та 2 бали) – 86,7 %, насадження у задовільному стані (оцінені в 3 та 4 бали) становлять 11,5 %, у незадовільному стані (5 та 6 балів) перебуває 1,8 % насаджень парку (рис. 2). Внаслідок посушливого літа (98 мм опадів, що складає лише 66 % від норми) спостерігалося незначне зниження приросту.

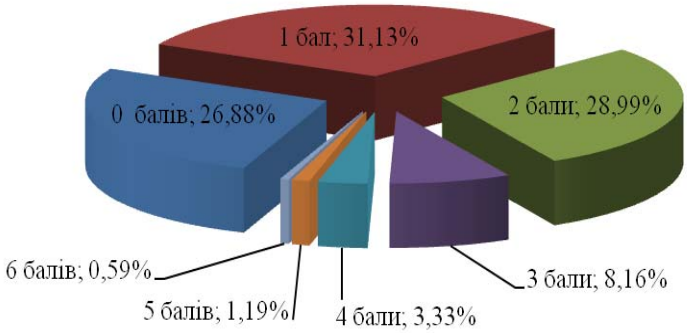


Рис. 2. Оцінка життєвого стану деревостану парку ім. Шевченка за шкалою Н. П. Красинського у модифікації Ю. З. Кулагіна

Найбільшу кількість екземплярів, визначених як «відмираюче дерево» та «сухостій» за класифікацією В. А. Алексєєва та оцінених в 5 і 6 балів за шкалою Н. П. Красинського у модифікації Ю. З. Кулагіна, виявлено серед *Quercus robur* L. (7,1 %), *Acer negundo* L. (7,7 %), *Syringa vulgaris* L. (6,3 %). Менше пошкоджених екземплярів серед *Robinia pseudoacacia* L. (2,5 %), *Ulmus minor* Mill. (2,1 %), *Betula pendula* Roth. (1,1 %) (рис. 3).

Ще один показник, який характеризує стан деревних рослин і залежить як від природних чинників, так і від антропогенних, – бонітет. Бонітет рослин у господарському відношенні – показник продуктивності деревостану, а в екологічному – показник ступеня відповідності умов місцезростання вимогам деревної породи до умов життя [11]. Бонітет визначають за двома параметрами: вік і висота. Висота насадження – провідний показник його продуктивності та відповідності умовам середовища. У різних умовах місцезростання насадження однієї й тієї ж породи будуть мати різну висоту, і відповідно, бонітет [6]. Бонітет за продуктивністю (рівнем адаптації) поділяють: високі класи – I, Ia, невисокі – II, III, низький – IV, дуже низькі класи – V, Va. Бонітет визначали за класами віку, розподіл за якими проводили з урахуванням інтенсивності росту та структури деревини (табл.). Різний вік рослин зумовлений не природним відновленням, а штучним, шляхом підсадки крупновимірного посадкового матеріалу.

Таблиця

Вік, висота та бонітет деревостану парку ім. Т. Г. Шевченка м. Запоріжжя

Клас віку	Вид, латинська назва	Кількість, шт.	Висота, м	Бонітет
I	*Ribes aureum* Pursh.	2	2	–
	Syringa vulgaris L.	17	1	–
	Betula pendula Roth.	14	5	I
	Prunus cerasus L.	2	4	I
	Juglans regia L.	4	5	I
	Quercus robur L.	14	5	I
	Sorbus aucuparia ‘Pendula’	29	2	III
	Acer platanoides ‘Globosum’	10	2	III
	Betula pendula ‘Youngii’	3	2	III
	Pinus mugo Turr	9	7	Ia
	Robinia pseudoacacia L.	24	6	Ia
II	*Populus simonii* Carriere	10	11	II
	Fraxinus lanceolata Borkh.	9	12	I
	Morus nigra L.	3	7	IV
	Betula pendula Roth.	80	7	III
	B. pubescens Ehrh.	2	12	II
	Tilia cordata Mill.	4	2	Va
III	*Catalpa bignonioides* Walter.	1	9	IV
	Acer platanoides L.	28	8	V
	A. negundo L.	2	9	IV
IV	*Tilia cordata* Mill.	12	7	V
	Aesculus hippocastanum L.	2	7	V
	Acer tataricum L.	1	4	–
	Robinia pseudoacacia L.	93; 43	13; 19	IV; III
	Ulmus minor Mill.	36; 11	14; 19	IV; III
	U. glabra Siebold Zucc.	15	14	IV
	Acer negundo L.	11	12	IV
	A. platanoides L.	11	15	IV
	Populus simonii Carriere	1	13	IV
V	–	0	0	–
VI	–	0	0	–
VII	–	0	0	–
VIII	*P. alba* L.	2	22	III
	P. nigra L.	13	19	III

Розподіл за класами бонітету деревних рослин парку має такий вигляд: Ia – 6,37 %, I – 8,30 %, II – 2,32 %, III – 36,86 %, IV – 33,40 %, V – 8,11 % та Va – 0,77 %; або високі класи – 14,67 %, невисокі – 39,18 %, низький – 33,40 %, дуже низькі – 8,88 %.

У свою чергу, до Ia бонітету відносять дерева I класу віку, до I класу бонітету – I і II (79,07 і 20,93 % відповідно), до II класу бонітету – II клас віку. Переважним є III клас бонітету, до якого входять рослини I (21,99 %), II (41,88 %), IV (28,27 %) та VIII класу віку (7,85 %). До IV класу бонітету, що складає третину деревних насаджень парку, відносять рослини II, III, IV класу віку (1,73, 1,73 та 96,53 % відповідно), до V класу бонітету – III та IV класи віку (66,67 та 33,33 % відповідно). До Va класу бонітету належить лише один вид II класу віку.

Загалом, простежується тенденція до зменшення бонітету деревних рослин зі збільшенням класу віку. Тобто поряд із конкуренцією та умовами середовища на ріст і розвиток деревних рослин впливає вікова структура. Тому до високих і невисоких бонітетів відносять молоді насадження, а до низьких і дуже низьких – переважно середньовікові та пристигаючі. А невисокий бонітет (III клас) *Acer platanoides* 'Globosum', *Betula pendula* 'Youngii' та *Sorbus aucuparia* 'Pendula', які відносять до I класу віку, пояснюється карликовістю цих сортів.

Для комплексної оцінки деревних насаджень парку оцінювали також зміни зовнішнього вигляду дерев. Всілякі відхилення від нормальної форми стовбура вважають фаутом. Серед деревних насаджень парку виявлено 39 дерев із фаутами (7,5 % усіх дерев). Фаутність стовбурів, в основному, спостерігається лише у здорових або пошкоджених дерев, серед відмираючих або сухостою її майже не виявлено. Фаутність представлена такими видами змін: викривлення стовбура (76,9 % від кількості фаутних дерев), двоверхівковість (15,4 %) і капи (10,3 %). Деякі дерева мають декілька видів фаутів. Близько 65,6 % дерев із викривленими стовбурами належать до *Robinia pseudoacacia* L., 45,9 % двоверхівкових дерев становлять *Ulmus minor* Mill., а капи найпоширеніші серед *Acer negundo* L. – 80,0 %. Наявність фаута свідчить про зниження стійкості, довговічності або наявність захворювань рослин, що негативно впливає на стан насаджень. З іншого боку, фаутність стовбурів надає насадженням певної декоративності, бо в масиві, через монотонність пейзажу, особливого значення набувають незвична будова стовбура чи структура галуження [2].

Майже в 1 % від загальної кількості дерев спиляна верхівка, що суттєво впливає на зниження декоративності цих екземплярів. Найпоширеніша порода дерев зі спиляними верхівками – *Ulmus minor* Mill., що становить 60 %.

Найбільша кількість фаутних дерев виявлена серед *Acer negundo* L. – 46,2 % від загальної кількості дерев цього виду, *Ulmus minor* Mill. має 14,9 % екземплярів з фаутами, *Robinia pseudoacacia* L. – 13,8 %, *Fraxinus lanceolata* Borkh. – 11,1 %. Меншою мірою фаутність виражена у *Populus nigra* L. – 7,7 %, *Ulmus glabra* Siebold Zucc. – 6,7 %, *Acer platanoides* L. – 5,1 % та *Betula pendula* Roth. – 3,2 % (рис. 3).

Порівнюючи кількість дерев незадовільного стану з фаутними (рис. 3), можна зробити висновок, що найбільша чисельність таких екземплярів виявлена або серед дерев перестійного віку, у яких знижені адаптивні механізми до несприятливих умов (*Acer negundo* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Populus nigra* L., *Ulmus minor* Mill., *Ulmus glabra* Siebold Zucc.), або серед дерев середнього та молодого віку (*Fraxinus lanceolata* Borkh, *Betula pendula* Roth., *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L.), які ще не встигли адаптуватися до нового місцезростання після пересадки.

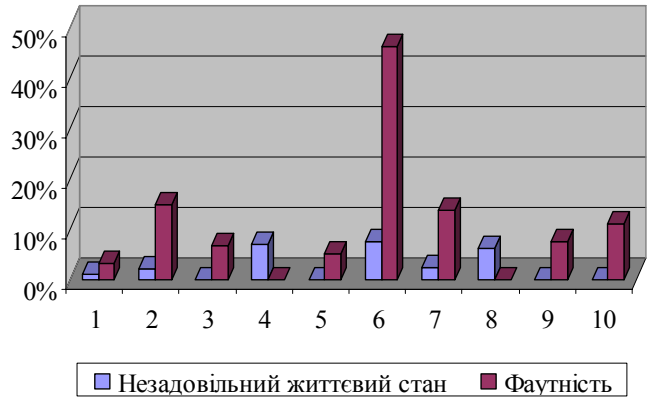


Рис. 3. Кількість дерев незадовільного життєвого стану та з фаутністю (%):
1 − *Betula pendula* Roth., *2* − *Ulmus minor* Mill., *3* − *U. glabra* Siebold Zucc., *4* − *Quercus robur* L., *5* − *Acer platanoides* L., *6* − *A. negundo* L., *7* − *Robinia pseudoacacia* L., *8* − *Syringa vulgaris* L., *9* − *Populus nigra* L., *10* − *Fraxinus lanceolata* Borkh.

У характеристиці насадження парку ім. Т. Г. Шевченка немає однозначної оцінки щодо життєвості рослин деревостану. Згідно з порівняльними окомірними методиками оцінки за рядом ознак (за В. А. Алексєєвим та Н. П. Красинським у модифікації Ю. З. Кулагіна), деревостан парку перебуває у доброму стані та оцінюється як «здоровий». З іншого боку, використовуючи оцінки за абсолютними чи відносними ознаками (бонітет рослин), встановлено, що більшість деревостану належить до невисоких і низького класів бонітету. У перспективі буде зроблена оцінка життєвого стану рослин за іншими показниками.

Висновки

За шкалою категорій станів В. А. Алексєєва 57,9 % деревних рослин парку належить до категорії «здорове дерево», 34,7 % – «пошкоджене», 5,6 % – «сильно пошкоджене», 1,2 % – «відмираюче дерево» та 0,6 % – «сухостій». Показник відносного життєвого стану деревостану парку дорівнює 84,5 %, що відповідає оцінці «здоровий».

За шкалою оцінки стану рослин Н. П. Красинського у модифікації Ю. З. Кулагіна 86,7 % паркових насаджень перебувають у доброму стані, 11,5 % − у задовільному та 1,8 % − у незадовільному.

За бонітетом 14,7 % деревних рослин парку належить до високих класів (Ia та I), 39,2 % – до невисоких (II та III), 33,4 % – до низького (IV) та 8,9 % – до дуже низьких класів (V та Va).

У 7,5 % дерев парку виявлена фаутність стовбурів, серед яких 76,9 % – дерева з викривленням стовбура, 15,4 % – із двоверхівковістю та 10,3 % – дерева з капами.

Бібліографічні посилання

1. **Алексеев В. А.** Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоя // Лесоведение. – 1989. – № 4. – С. 51–56.
2. **Атаманюк Ю. А.** Реконструкция городских зеленых насаждений / Ю. А. Атаманюк, Л. Л. Костюченко, Я. В. Остапенко. – К. : Будівельник, 1987. – 240 с.
3. **Бебия С. М.** Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев // Лесоведение. – 2000. – № 4. – С. 35–43.
4. **Ежов О. Н.** Вредители и болезни городских зеленых насаждений архангельского промышленного узла // Лесной журнал. – 2008. – № 3. – С. 46–50.

5. **Колесниченко М. В.** Лесомелиорация с основами лесоводства. – М. : Колос, 1981. – 335 с.
6. **Малюга В. М.** Оціночний показник нормальності росту захисних насаджень та їхньої біологічної стійкості // Науковий вісник Нац. аграрн. ун-ту. Лісівництво. – 2001. – Вип. 39. – С. 201–209.
7. **Наказ** Міністерства охорони навколишнього природного середовища України «Про затвердження нормативів граничнодопустимих викидів забруднюючих речовин із стаціонарних джерел» від 27.06.2006 р. № 309 // Офіційний вісник України. – 16.08.2006. – № 31. – С. 236–259.
8. **Николаевский В. С.** Биомониторинг, его значение и роль в системе экологического мониторинга и охране окружающей среды // Методологические и философские проблемы биологии. – Новосибирск : Наука, 1981. – С. 341–354.
9. **Принципы** формирования устойчивого ассортимента для санитарно-защитных зон промышленных комплексов / В. В. Петрушенко, Т. В. Васильева, Г. Н. Шихалеева и др. // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку. Матер. IV Міжнар. наук. конф. – Донецьк, 2010. – С. 355–358.
10. **Справочник** работника зеленого строителя / А. А. Лаптев, Б. А. Глазачев, А. С. Маяк. – К. : Будівельник, 1984. – 152 с.
11. **Таран И. В.** Преобразование пригородных лесов / И. В. Таран, В. Н. Спиридонов, Н. Д. Беликов. – Новосибирск : СО РАН, 2006. – 148 с.
12. **Фитотоксичность** органических и неорганических загрязнителей / В. П. Тарабрин, Е. Н. Кондратюк, В. Г. Башкотов и др. – К. : Наукова думка, 1986. – 216 с.
13. **Beisman H.** Measuring the effect of air pollution on the environment with standardized methods // Int. J. Hyg. Enviton.-Helth. – 2006. – Vol. 209. – P. 207–208.
14. **Grigor'ev Y. S.** Effect of industrial environmental pollution on winter dormancy in Scotch Pine / Y. S. Grigor'ev, M. N. Pakhar'kova // Russian Journal of Ecology. – 2001. – Vol. 32, N 6. – P. 437–439.

Надійшла до редколегії 11.03.2011

ЗМІСТ

Абдыев В. Б., Касумов Н. А. Поглощение ионов хлора из раствора *NaCl* корневой системой ячменя при действии *NaBr* 3
Василюк О. М., Кулік А. Ф. Активність ферментів переамінування в листках *Sambucus nigra* в умовах підвищеної мінералізації 10
Деркач К. В., Абраімова О. Є., Сатарова Т. М. Калусогенний потенціал ліній кукурудзи групи Ланкастер в умовах *in vitro* 16
Доценко О. И., Мищенко А. М. Влияние низкочастотной вибрации на кислотную резистентность эритроцитов 22
Житова О. П., Ємець О. М. *Prosthogonimus cuneatus* (Digenea, Prosthogonimidae) з молюсків *Bithynia tentaculata* в Україні 31
Заїко Г. А., Лихолат Ю. В. Фізіологічні особливості стійкості основних представників квітучих газонів в умовах міського середовища 36
Комаров О. С., Бригадиренко В. В. Трофічні переваги *Pterostichus oblongopunctatus* (Coleoptera, Carabidae) в умовах Південного Лісостепу 41
Кравченко М. А., Шабанов Д. А., Владимирова М. В., Жолткевич Г. Н. Исследование устойчивости гемиклональных популяционных систем гибридогенного комплекса зеленых лягушек при помощи имитационного моделирования 51
Кунах О. Н., Балдин А. А. Экологический аспект твердости почвы в пристенной дубраве .. 65
Кундиев В. А., Сытник Ю. М. Ихтиофауна прудов реки Нивка (г. Киев) 75
Мельнікова О. З., Ляшенко В. П., Задорожна Г. О., Чаус Т. Г., Сніжковська Ю. М., Лучка Я. О. Вплив тривалого стресу на регуляцію серцевого ритму щурів 82
Русев И. Т., Закусило В. Н., Овчаров А. А. Сравнительная экологическая характеристика мыши курганчиковой (*Mus spicilegus*) в двух природных очагах туляремии Северо-Западного Причерноморья 89
Санников С. Н., Петрова И. В., Филиппова Т. В., Санникова С. Н., Парпан Т. В., Егоров Е. В. Полиморфизм и дифференциация популяций *Pinus sylvestris* в Украинских Карпатах 101
Тагунова Є. О. Вплив дубового насадження на мікроелементний склад (на прикладі *Mn*) чорнозему звичайного 113
Тихонова О. М. Віталітетна структура популяцій деяких видів бур'янів у посівах зернових культур 123
Орлова Л. Д. Формування запасів підстилки на суходільних луках Лівобережного Лісостепу України 130
Россихіна Г. С., Більчук В. С., Лашко В. В., Вінниченко О. М. Вплив стимуляторів росту на активність ферментів азотного метаболізму кукурудзи 137
Яловенко А. С. Життєвий стан деревних насаджень парку ім. Т. Г. Шевченка м. Запоріжжя 143
ЗМІСТ 150

ВІСНИК ДНІПРОПЕТРОВСЬКОГО УНІВЕРСИТЕТУ

Біологія. Екологія

Заснований у 1993 р.

Випуск 19, том 1

Українською, російською та англійською мовами

Свідоцтво державної реєстрації серія КВ № 7898 від 17.09.2003 р.

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

Підписано до друку 25.07.2011. Формат 70×108 $^{1}/_{16}$. Папір друкарський. Друк плоский. Ум. друк. арк. 13,3. Ум. фарбовідб. 13,3. Обл.-вид. арк. 13,5. Тираж 100 пр. Вид. № 1541. Замовлене

Свідоцтво державної реєстрації № ДК – 289 від 21.12.2000 р.

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

УДК 57+574.581
ББК 28

Друкується за рішенням вченої ради
Дніпропетровського національного університету ім. Олеся Гончара
згідно з планом видань на 2011 рік

Редакційна колегія:

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

© Дніпропетровський національний
університет ім. Олеся Гончара, 2011

© Видавництво ДНУ, оформлення, 2011