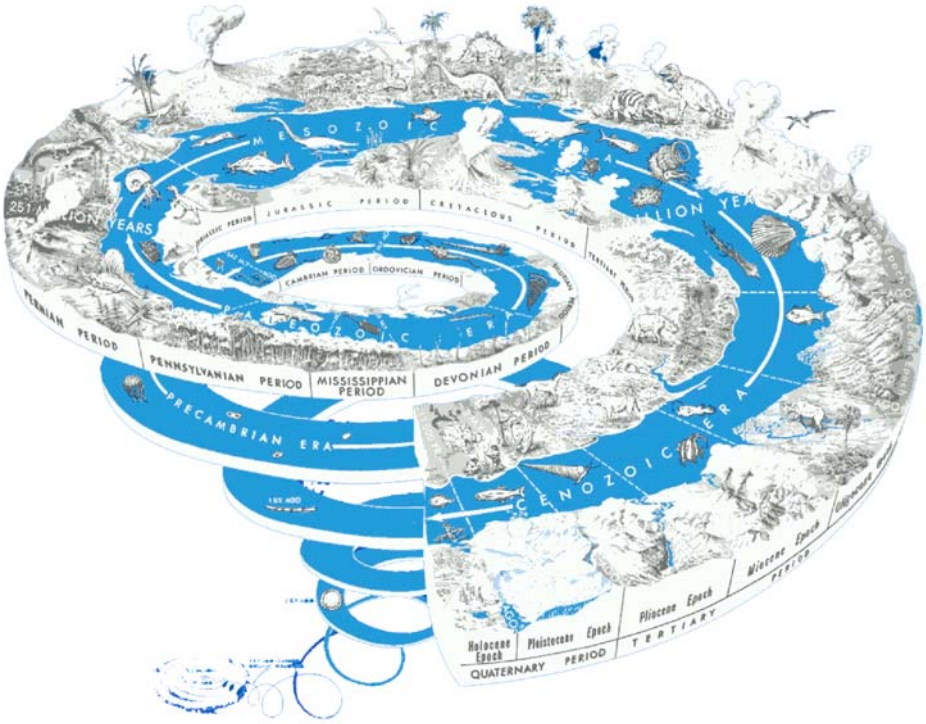
ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

ВІСНИК

Дніпропетровського університету.
Біологія, екологія

Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu.
Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University.
Biology, ecology



201z. 24(1)

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 3–7.

doi:10.15421/011601

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 636.3.035:(595.1+619)

Влияние уровня заражения гельминтами на изменение массы тела овец в условиях Украины

А.А. Бойко[1], Н.Н. Зажарская[1], В.В. Бригадиренко[2]

[1]Днепропетровский государственный аграрно-экономический университет, Днепропетровск, Украина
[2]Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепропетровск, Украина

У овец пород Merinolandschaf, Bleu du Maine, Bluefaced Leicester, Dorper, Clan Forest, Suffolk, Teksel, Beltex на территории Украины (Днепропетровская область) зарегистрированы гельминты двух классов (Nematoda and Cestoda). Среди нематод установлены паразиты пищеварительной системы *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803), *Strongyloides papillosus* (Wedl, 1856), *Nematodirus sp.*, *Trichuris sp.* и органов дыхания – *Muellerius capillaris* (Muller, 1889). В экскрементах мелких жвачных обнаружены яйца *Moniezia expansa* (Rudolphi, 1805) (Cestoda) – гельминта тонкого отдела кишечника. У всех исследуемых животных выявлены *S. papillosus*. У 58,2% овец обнаружен *H. contortus*. Наименьшие показатели экстенсивности инвазии зарегистрированы при паразитировании *Trichuris sp*. и *M. capillaris*. Экстенсивность нематодирозной инвазии не превышала 16,3%. Этот показатель мониезиоза у овец составил 25,5%. Диапазон колебаний интенсивности нематодозных инвазий находился в пределах 7–860 яиц/г экскрементов. Этот показатель для цестодозной инвазии не превышал 350 яиц/г. Наивысшая средняя интенсивность инвазии зарегистрирована для *S. papillosus* и *H. contortus*, минимальная – *Trichuris sp*. При нематодирозе и мюллериозе она составила 25 и 89 яиц/г фекалий соответственно. Наибольшее влияние на изменение массы тела овец имеют нематоды пищеварительного тракта *Trichuris sp*. и органов дыхания *M. capillaris*. При этом уровнь зараженности трихурозом минимален по сравнению с другими зарегистрированными гельминтозами.

Ключевые слова: гельминты овец; Strongylida; Rhabditida; Cestoda; дегельминтизация; масса тела

The influence of the extent of infestation by helminths upon changes in body weight of sheep in Ukraine

O.O. Boyko[1], N.M. Zazharska[1], V.V. Brygadyrenko[2]

[1]Dnipropetrovsk State Agrarian-Economic University, Dnipropetrovsk, Ukraine
[2]Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

Among the following breeds of sheep, Merino, Bleu du Maine, Bluefaced Leicester, Dorper, Clan Forest, Suffolk, Texel and Beltex, helminths of two classes (Nematoda and Cestoda) have been registered in Ukraine (Dnipropetrovsk oblast). Among the nematodes there were: parasites of the digestive system *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803), *Strongyloides papillosus* (Wedl, 1856), *Nematodirus sp.*, *Trichuris sp*. and parasites of the respiratory system *Muellerius capillaris* (Muller, 1889). In the excrements of small ruminants, eggs of *Moniezia expansa* (Rudolphi, 1805) (Cestoda) – helminths of the small intestine, were found. Among all studied animals we found *S. papillosus*. 58.2% of sheep were infested with *H. contortus*. The lowest indicators of invasion extensivity were registered for parasitism of *Trichuris sp.* and *M. capillaries*. Extensivity of *Nematodirus* invasion did not exceed 16.3%. This indicator for cestodiasis, specifically monieziasis, among sheep was 25,5%. The range of fluctuation in intensivity of nematode invasion was within 7 to 860 eggs/g of excrement. This indicator for Cestoda invasion did not exceed 350 eggs/g. The highest indicators of average invasion were registered for parasitism by *S. papillosus* and *H. contortus*. The lowest average indicators of intensity were found for *Trichuris*. For Nematoda and *Muellerius* they were 25.0 and 88.9

Днепропетровский государственный аграрно-экономический университет, ул. Ворошилова, 25, Днепропетровск, 49027, Украина
Dnipropetrovsk State Agrarian-Economic University, Voroshilov Str., 25, Dnipropetrovsk, 49027, Ukraine
E-mail: boikoalexandra@rambler.ru, zazharskayan@gmail.com

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, пр. Гагарина, 72, Днепропетровск, 49010, Украина
Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Gagarin Ave., 72, Dnipropetrovsk, 49010, Ukraine
Tel.: +38-050-93-90-788. E-mail: brigad@ua.fm

individuals/g of feces correspondingly. The greatest influence on changes of body weight in sheep was caused by nematodes of the digestive tract *Trichuris sp*. and of the respiratory organs *M. capillaris*. The indicators of *Trichuris* infection level are the lowest in comparison with other registered helminthiases.

Key words: helminths of sheep; Strongylida; Rhabditida; Cestoda; dehelminthisation; body weight

Введение

Взаимоотношения хазяин – паразит являются одним из видов антагонистических биотических связей. Их особенность заключается в использовании одним организмом питательных веществ и среды обитания другого (Brygadyrenko and Svyrydchenko, 2015). При этом влияние паразитов на организм хозяина зависит от интенсивности заражения, возраста, резистентности хозяина, его условий содержания, кормления и других экологических факторов. Потери, вызванные паразитарными заболеваниями в животноводстве, во всем мире огромны (Steelman et al., 1976, Jackson et al., 2009). Доказано, что гельминтозы являются основным фактором, сдерживающим производительность овец в Эфиопии (Demelash et al., 2007). Некоторые авторы пересматривают оценку общего ущерба от заболеваний (Perry et al., 1999) и считают, что влияние гельминтозов стало более тонким и фермоспецифичным. Поэтому нужны более утонченные экономические оценки действий, предназначенных для улучшения или поддержания здоровья сельскохозяйственных животных в отдельных хозяйствах (Voort et al., 2013). По мнению Charlier et al. (2014), экономический ущерб от фасциолеза может выходить за рамки непосредственного воздействия на продукцию. Более того, *Fasciola hepatica* Cobbold, 1855 может модулировать иммунный ответ к некоторым коинфекциям у крупного рогатого скота (Charlier et al., 2014).

Широкое развитие резистентности к антигельминтикам, особенно у нематод мелких жвачных животных, а также тенденция к нехимическому (экологическому, органическому, зеленому) скотоводству дало толчок для исследований и разработок альтернативных методов борьбы с паразитами. При этом учитывают генетическую резистентность хозяев (млекопитающих), их кормление, нематодные вакцины, растительные антигельминтики, нутрицевтики, нехимические подходы контроля свободноживущих стадий паразитов (управление пастбищами, биологический контроль) (Waller et al., 2004; Boyko et al., 2009). О значении генетической резистентности говорят и другие исследователи (Jackson et al., 2009), которые выбирали генетически устойчивых животных в течение многих лет с помощью фенотипических маркеров для эндопаразитизма. Использование антигельминтиков сильно ограничено в органическом сельском хозяйстве. Альтернативные методы лечения, основанные на фитотерапии или гомеопатии, в значительной степени рекомендуются в органическом сельском хозяйстве. Так же, как и управление выпасом, это является одним из средств борьбы с гельминтами (Cabaret et al., 2002). Например, у ягнят, которых выпасали на постоянных пастбищах, оказалось больше яиц нематод, чем у ягнят, которых выпасали на пастбищах, где не было овец в предыдущем году (Lindqvist et al., 2001). Исследовано влияние конденсированных танинов (dietary condensed tannins) на интенсивность инвазии у коз (Kabasa et al., 1999). Включение конденсированного танина в низкобелковые рационы может быть альтернативой кормлению рационом с высоким содержанием белка, чтобы уменьшить нематодную нагрузку у ягнят (Butter et al., 2000). Предлагаются возможные пороговые значения для глистогонного лечения некоторых из наиболее важных гельминтных инфекций у домашнего скота (желудочно-кишечных нематод, легочных червей и паразитов печени), чтобы способствовать оптимальному использованию антигельминтных средств (Vercruysse et al., 2001).

Одни из самых распространенных заболеваний копытных на территории Украины – гельминтозы. В условиях степного Приднепровья достаточно часто регистрируют представителей отрядов Ascaridida (*Ascaris suum* Goeze, 1782), Enoplida (*Trichuris suis* (Schrank, 1788)), Strongylida (*Oesophagostomum dentatum* (Rudolphi, 1803), *Metastrongylus elongatus* (Dujardin, 1845), *Dictyocaulus sp., Muellerius sp., Cystocaulus sp., Protostrongylus sp., Globocephalus sp., Bunostomum sp., Haemonchus sp.*), Rhabditida (*Strongyloides ransomi* Scwartz et al., 1930), *S. papillosus* (Wedl, 1856)) и Plagiorchiida (*Dicrocoelium lanceatum* (Rudolphi, 1819)). Они приводят к снижению продуктивности и качества продукции. В настоящее время в Украине активно развивается разведение копытных: крупный и мелкий рогатый скот, а также свиньи. При этом проводят лечебно-профилактические мероприятия, интродуцируют разнообразные породы животных, не учитывая видовой состав гельминтов. Поэтому изучение территориальных фаунистических комплексов гельминтов особенно важно для получения высокой продуктивности сельскохозяйственных животных (Boyko, 2015).

По литературным данным, паразитирование гельминтов в организме хозяина негативно сказывается на состоянии последнего. Это может проявляться в снижении веса, количества и качества молочной и мясной продукции. Kabasa et al. (1999) указывают на снижение массы тела коз при паразитировании нематод кишечного тракта (*Trichostrongylus spp., Haemonchus spp*. и *Strongyloides spp*.). По данным Vercruysse et al. (2001), снижение продуктивности и привесов у жвачных регистрируют при паразитировании *F. hepatica*, легочных нематод и паразитов пищеварительного тракта (Strongylida). Большое значение при этом имеет вид возбудителя инвазии, а также количество обнаруженных яиц и личинок в экскрементах животных. Влияние глистной инвазии на массу тела овец до настоящего времени остается неисследованным. Оценка данного воздействия на овец различных пород в условиях загонного содержания являлась целью настоящего исследования.

Материал и методы исследований

В эксперименте использовали 98 овец пород Merinolandschaf, Bleu du Maine, Bluefaced Leicester, Dorper, Clan

Forest, Suffolk, Teksel, Beltex в период с июня по июль 2015 года на территории Днепропетровской области. Овцы были завезены из Германии. Условия содержания животных удовлетворительные. Овцы летом выпасаются, часть времени проводят на выгульной площадке, в холодное время года содержатся в загоне на улице. Доступ к кормам и воде свободный.

Эксперимент проводили в условиях степной зоны. Характерные черты климата – континентальность и сухость. Коэффициент увлажнения находится в пределах 0,3–0,6 (Grytsan, 2000). В степной зоне Украины регистрируется жаркое лето, теплая осень, холодная зима с поздними весенними заморозками и достаточно короткая весна. Климат характеризуется существенными суточными колебаниями температуры и равномерным выпадением осадков (Brygadyrenko, 2014). Среднесуточная годовая температура составляет +8,3 ºС. Большинство осадков наблюдается в начале лета (53–62 мм) со значительными колебаниями, наименьшее их количество выпадает в конце зимы, начале весны и осени (20–29 мм). Летом довольно часто проходят ливни. В течение года 20% осадков выпадает в виде снега. Количество дней с осадками в регионе находится в пределах 120–160 (Grytsan, 2000).

В эксперименте учитывали уровень заражения овец гельминтами. Отбор проб фекалий проводили в июне – июле 2015 года. От каждой группы (n = 12) отбирали по 50 г фекалий, которые направляли в лабораторию паразитологии Днепропетровского государственного аграрно-экономического университета для исследований.

Фекалии исследовали на наличие яиц нематод, цестод, трематод, ооцист простейших, личинок легочных нематод овец. Анализ фекалий проводили общепринятыми в паразитологии методами флотации и Бермана (Baermann test) (Zajac et al., 2011). Для подтверждения правильности идентификации гельминтов пищеварительного тракта проведено вскрытие трех овец. Исследован сычуг, тонкий и толстый отделы кишечника. Содержимое сычуга, отдельно тонкого и толстого отделов кишечника промыто под проточной водой, объемом 4 л, затем просеяно. Остаток исследовали при помощи лупы. Выявленных паразитов фиксировали и сохраняли в смеси 70% этилового спирта и глицерина.

При изучении влияния гельминтозных инвазий на продуктивность мелкого рогатого скота использовали ежемесячные показатели массы тела (измеряли с точностью до 10 г) у исследованных животных возраста 518–1 673 дня. Взвешивание каждой овцы (n = 98) проводили в июне – июле 2015 года два раза через 30 суток. Рассчитывали среднесуточные привесы исследуемых животных. Во время эксперимента рацион овец состоял из 4,5 кг сена бобового, 100 г ячменя, кукурузы и макухи подсолнечника на одно животное в сутки. Рассчитывали среднее значение и среднеквадратическое отклонение каждой характеристики. Для оценки влияния интенсивности инвазии использовали регрессионный анализ (Statistica 8.0, Stat Soft, USA).

Результаты и их обсуждение

У обследованных животных обнаружены гельминты желудочно-кишечного тракта и органов дыхания. Класс Nematoda представлен *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803), *Strongyloides papillosus* (Wedl, 1856), *Nematodirus sp.*, *Trichuris sp.* Среди представителей класса Cestoda выявлена *Moniezia expansa* (Rudolphi, 1805). В органах дыхания овец паразитировали *Muellerius capillaris* (Muller, 1889) (Nematoda).

В экскрементах каждого животного обнаружен *S. papillosus*. Из остальных Nematoda чаще регистрировали *H. contortus*. Экстенсивность гемонхозной инвазии была значительно меньше, чем стронгилоидозной (на 41,8%). Экстенсивность заражения жвачных *Nematodirus sp.* была почти в три раза меньше, чем *H. contortus*. Показатели экстенсивности трихурозной и мюллериозной инвазий минимальны (не превышают 8,2%). Яйца *M. expansa* обнаружены в экскрементах овец реже, чем *S. papillosus* и *H. contortus* (табл. 1).

Таблица 1

Зараженность овец различными видами кишечных гельминтов (n = 98)

Характеристика	Экстенсивность инвазии, %	Средняя интенсивность инвазии (x ± SD), яиц/г фекалий	Диапазон колебаний интенсивности инвазии
Haemonchus contortus (Rudolphi, 1803)	58,2	450 ± 134	40–860
Strongyloides papillosus (Wedl, 1856)	100,0	359 ± 91	16–850
Nematodirus sp.	16,3	25 ± 5	20–40
Trichuris sp.	8,2	8,3 ± 1,7	6,7–10
Muellerius capillaris (Muller, 1889)	8,2	89 ± 22	67–133
Moniezia expansa (Rudolphi, 1805)	25,5	223 ± 65	140–350

Диапазон колебаний интенсивности нематодозных инвазий находился в пределах 7–860 яиц/г экскрементов. Этот показатель относительно цестодозной инвазии не превышал 350 яиц/г. Интенсивность стронгилоидозной и гемонхозной инвазии была наивысшей. Средние показатели интенсивности мониезиозной инвазии составляли на 136 и 227 яиц/г экскрементов меньше, чем при стронгилоидозной и гемонхозной, соотвнтственно. Интенсивность заражения овец мюллериозом была в 2,5 раза меньше. Эти показатели относительно нематодироза не превышали 25 яиц/г. Наименьшая интенсивность инвазии зарегистрирована при паразитировании *Trichuris sp.* Показатели среднесуточных привесов животных колебались в пределах –1,1–0,9 кг/сутки. Достоверно на изменение среднесуточных привесов у овец влияет фактор паразитирования нематод пищеварительного тракта *Trichuris sp.* и дыхательных путей *M. capillaris* (табл. 2). Хотя *H. contortus* и *S. papillosus* регистрировали чаще и с наивысшими показателями интенсивности инвазии, достоверного их влияния на привесы овец не обнаружено (рис.).

Самыми распространенными гельминтами овец, в том числе и в условиях степного Приднепровья, являют-

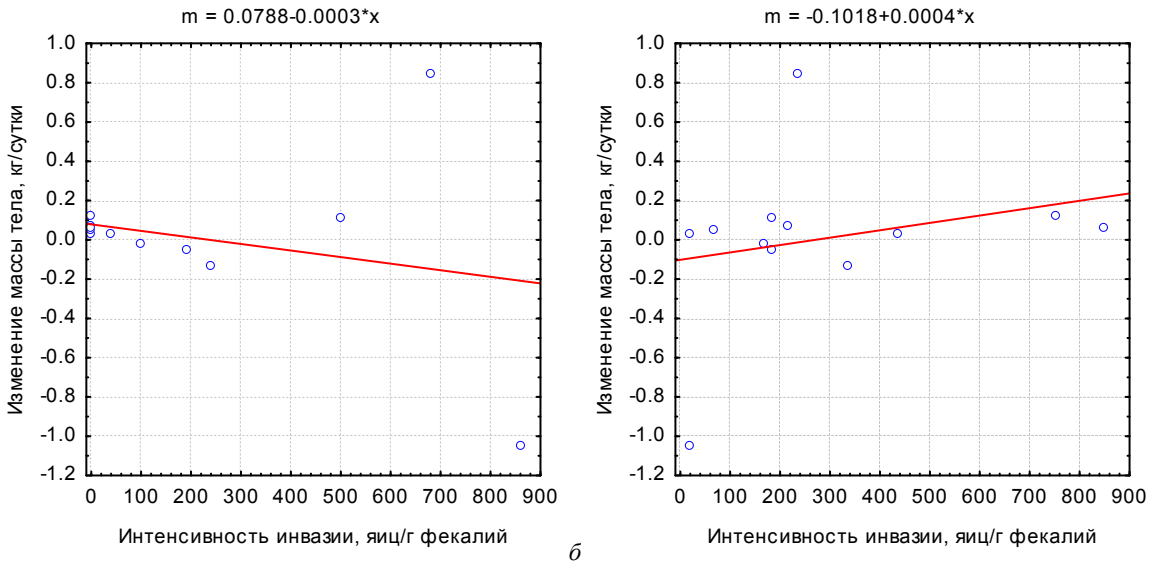
ся *S. papillosus* и *H. contortus*. Наши результаты частично подтверждаются Githigia et al. (2001) и Lindqvist et al. (2001). В основном *H. contortus* выявлен при исследовании коз в Кении (Githigia et al., 2001). При трехлетнем обследовании в органически выращиваемых стадах овец по всей Швеции одним из самых распространенных видов паразитов был также *H. contortus*, даже в широтах, приближенных к Полярному кругу (Lindqvist et al., 2001).

Таблица 2

Результаты регрессионного анализа изменения массы тела овец в зависимости от заражения различными видами кишечных гельминтов

Характеристика	Beta	Std. err. of Beta	B	Std. err. of B	$t_{(5)}$	p-level
Intercept	–	–	0,0107	0,0703	0,1524	0,8849
Haemonchus contortus (Rudolphi, 1803)	–0,0029	0,1493	–0,0001	0,0002	–0,0197	0,9850
Strongyloides papillosus (Wedl, 1856)	0,0289	0,0831	0,0001	0,0001	–0,4046	0,7025
Nematodirus sp.	–0,0311	0,0768	–0,0016	0,0041	–0,4046	0,7025
Trichuris sp.	0,5769	0,1039	0,1238	0,0223	5,5506	0,0026
Muellerius capillaris (Muller, 1889)	–0,7405	0,1226	–0,0159	0,0026	–6,0400	0,0018
Moniezia expansa (Rudolphi, 1805)	0,0415	0,0724	0,0002	0,0003	0,5734	0,5912

Примечание: $R^2 = 0,9768$; $F_{(6, 5)} = 35,16$; P = 0,0006; Std. Error of estimate – 0,0932.



а *б*

Рис. Влияние заражения *H. contortus* (*а*) и *S. papillosus* (*б*) на изменение массы тела овец (n = 12)

По данным других авторов, самыми распространенными видами были *H. contortus*, *Teladorsagia circumcincta* (Stadelman, 1894), *Trichostrongylus axei* (Cobbold, 1879), *T. colubriformis* (Giles, 1892), а также *Chabertia ovina* (Fabricius, 1794). Интенсивность заражения постепенно увеличивалась в течение лета у ягнят, пасущихся на постоянных пастбищах. *Nematodirus battus* Crofton and Thomas, 1951 впервые зарегистрирован в Швеции во время исследования Lindqvist et al. (2001).

У телят буйволов в Пакистане определены четыре различных вида гельминтов: *Toxocara vitulorum* (Goeze, 1782) – 33%, *Ostertagia ostertagi* (Stiles, 1892) – 8%, *T. ovis* – 2% и *F. gigantica* – 4% (Bachal et al., 2002).

Зарегистрированные нами виды нематод также встречаются на территории других стран. *S. papillosus* идентифицируют с меньшей экстенсивностью и интенсивностью заражения. Результаты наших исследований относительно уменьшения среднесуточных привесов у овец при паразитировании *M. capillaris* подобны результатам Vercruysse et al. (2001). При минимальной интенсивности инвазии (одна личинка первой стадии на один грамм экскрементов) происходит уменьшение привесов у жвачных. Подобные результаты и нами относительно паразитирования *Trichuris sp.*

Vercruysse et al. (2001) также сообщали о снижении массы тела жвачных (крупного рогатого скота) при интенсивности заражения свыше 200 яиц/г экскрементов для Strongylida. Мы также наблюдали подобную картину при паразитировании *H. contortus*, но достоверного уменьшения привесов не регистрировали. Это говорит о том, что необходимо продолжить подобные исследования относительно влияния *H. contortus* на продуктивность животных с учетом воздействия на овец разных экологических факторов.

Выводы

У овец пород Merinolandschaf, Bleu du Maine, Bluefaced Leicester, Dorper, Clan Forest, Suffolk, Teksel, Beltex на территории Днепропетровской области зарегистрированы гельминты шести видов (*H. contortus*, *S. papillosus*, *Nematodirus sp.*, *Trichuris sp.*, *M. capillaris*, *M. expansa*). Наивысшие показатели экстенсивности и интенсивности гельминтозной инвазии определены при паразитировании *H. contortus* и *S. papillosus*. Наибольшее влияние на изменение веса овец имеют нематоды пищеварительного тракта *Trichuris sp.* и органов дыха-

ния *M. capillaris*. При этом уровень заражения трихурозом минимальный, по сравнению с другими зарегистрированными паразитами видами.

Библиографические ссылки

Bhutto, B., Phullan, M.S., Rind, R., Soomro, A.H., 2002. Prevalence of gastro-intestinal helminths in buffalo calves. Journal of Biological Sciences 2(1), 43–45.

Brygadyrenko, V.V., 2014. Influence of soil moisture on litter invertebrate community structure of pine forests of the steppe zone of Ukraine. Folia Oecol. 41(1), 8–16.

Brygadyrenko, V.V., Svyrydchenko, A.O., 2015. Influence of the gregarine *Stenophora julipusilli* (Eugregarinorida, Stenophoridae) on the trophic activity of *Rossiulus kessleri* (Diplopoda, Julidae). Folia Oecol. 42(1), 10–20.

Boyko, A.A., 2015. Gel'mintofauna ovets i koz Dnepropetrovskoj oblasti [Helmintofauna of sheep and goats in Dnipropetrovsk region]. Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Med. 6(2), 87–92 (in Ukrainian).

Boyko, A., Brygadyrenko, V., Shendryk, L., Loza, I., 2009. Estimation of the role of antropo-zoonosis invasion agents in the counteraction to bioterrorism. NATO Science for Peace and Security Series A: Chemistry and Biology. Springer Science, Dordrecht, Netherlands. P. 309–315.

Butter, N.L., Dawson, J.M., Wakelin, D., Buttery, P.J., 2000. Effect of dietary tannin and protein concentration on nematode infection (*Trichostrongylus colubriformis*) in lambs. J. Agr. Sci. 134(1), 89–99.

Cabaret, J., Bouilhol, M., Mage, C., 2002. Managing helminths of ruminants in organic farming. Vet. Res. 33(5), 625–640.

Charlier, J., Vercruysse, J., Morgan, E., Van Dijk, J., Williams, D.J.L., 2014. Recent advances in the diagnosis, impact on production and prediction of *Fasciola hepatica* in cattle. Parasitology 141(3), 326–335.

Demelash, B., Yilma, J., Hassen, C., 2007. Ovine helminthosis, a major health constraint to productivity of sheep in Ethiopia. Anim. Health Res. Rev. 7, 107–118.

Githigia, S.M., Thamsborg, S.M., Munyua, W.K., Maingi, N., 2001. Impact of gastrointestinal helminths on production in goats in Kenya. Small Ruminant Res. 42, 21–29.

Grytsan, Y.I., 2000. Ekologichni osnovy peretvoryuyuchogo vplyvu lisovoy roslynnosty na stepove seredovysche [Ecological bases transformative impact of forest vegetation on steppe environment]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Jackson, F., Bartley, D., Bartley, Y., Kenyon, F., 2009. Worm control in sheep in the future. Small Ruminant Res. 86, 40–45.

Kabasa, J.D., Opuda-Asibo, J., Meulen, U., 1999. The effect of oral administration of polyethylene glycol on faecal helminth egg counts in pregnant goats grazed on browse containing condensed tannins. Trop. Anim. Health Pro. 32(2), 73–86.

Lindqvist, A., Ljungström, B.L., Nilsson, O., Waller, P.J., 2001. The dynamics, prevalence and impact of nematode infections in organically raised sheep in Sweden. Acta Vet. Scand. 42, 377–389.

Perry, B.D., Randolph, T.F., 1999. Improving the assessment of the economic impact of parasitic diseases and of their control in production animals. Vet. Parasitol. 84, 145–168.

Steelman, C.D., 1976. Effects of external and internal arthropod parasites on domestic livestock production. Annu. Rev. Entomol. 21, 155–178.

Vercruysse, J., Claerebout, E., 2001. Treatment vs non-treatment of helminth infections in cattle: Defining the threshold. Vet. Parasitol. 98, 195–214.

Voort, M., Charlier, J., Lauwers, L., Vercruysse, J., Huylenbroeck, G.V., Meensela, J.V., 2013. Conceptual framework for analysing farm-specific economic effects of helminth infections in ruminants and control strategies. Prev. Vet. Med. 109, 228–235.

Waller, P.J., Thamsborg, S.M., 2004. Nematode control in 'green' ruminant production systems. Trends Parasitol. 20(10), 493–497.

Zajac, A.M., Conboy, G.A. (eds.), 2011. Veterinary clinical parasitology, 8th ed. John Wiley and Sons, UK.

Надійшла до редколегії 03.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 8–14.

doi:10.15421/011602

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 574.21

Ценоморфы как фитоиндикаторы биотопов

Н.Н. Назаренко

Челябинский государственный педагогический университет, Челябинск, Россия

Рассмотрена система ценоморф видов сосудистых растений А.Л. Бельгарда как индикаторов биотопов. Оценка индикативной ценности ценоморф выполнялась для 2 186 видов сосудистых растений флоры Украины с использованием экспертно-статистического подхода, в рамках которого экспертное определение ценоморф видов проверяется методами дискриминантного анализа по базе фитоиндикационных шкал видов. Использованы унифицированные фитоиндикационные шкалы по 12 экологическим факторам. Дискриминантный анализ показал высокую точность классификации: большая часть ценоморф достаточно точно определяется в шкалах. Наименее гомогенной была петрофильная ценоморфа. Доказана обоснованность выделения рудеральной ценоморфы как индикатора биотопов с повышенными величинами почвенного азота. Ведущими факторами классификации видов на ценоморфы являются (по убыванию значимости): минимальное почвенное увлажнение, затенение, бедность почвенного раствора солями, высокая порозность почвы и ее бедность карбонатами кальция и максимальные показатели радиационного баланса. Ординация ценоморф в пространстве квадрата расстояния Махаланобиса и первых трех дискриминантных функций определяет ряды биотопического и ценотического замещения: почвенного увлажнения, радиационного баланса и освещенности, солевого режима и почвенной аэрации. Указанные ряды соответствуют зональным факторам распределения биотопов, а также ведущим ординатам типологии лесов А.Л. Бельгарда: почвенному увлажнению (гигротоп), минерализованности почвенного раствора, освещенности. Определены интервалы оптимумов ценоморф в фитоиндикационных шкалах, характеризующие ценоморфы как фитоиндикаторы биотопов. Анализ апостериорных вероятностей отнесения видов к ценоморфам указывает на обоснованность выделения переходных ценоморф; число их небольшое при небольшом составе групп. Определенные переходные ценоморфы характерны для экотонов между зональными и интразональными экосистемами растительного покрова Украины.

Ключевые слова: эколого-ценотические группы; дискриминантный анализ; местообитание

Coenomorphs as phytometers of biotopes

N.N. Nazarenko

Chelyabinsk State Pedagogical University, Chelyabinsk, Russia

The article describes the A.L. Belgard system of vascular plant species coenomorphs as indicators of biotopes by using standardized Y.P. Didukh phytometer scales for 12 environmental factors. The classification and ordination of coenomorphs in the phytometer space was performed by using algorithms of discriminant analysis. The analysis is based on 2,186 species of the vascular plant flora of Ukraine. The classification accuracy was around 80% and above, the least homogenous was the petrophyte coenomorph. The validity of identification of ruderal coenomorphs was proved as an indicator of biotopes with increased content of soil nitrogen. Analysis of the *a posteriori* probability of species attribution to a coenomorph supports the validity of distinguishing transitional coenomorphs. Their number is small and each group contains a small number of species. The principal factors of classifying species by coenomorph are (in descending order of significance): minimum soil moisture, minimum light (shade), impoverishment of salts in the soil solution, high porosity of soil and impoverishment of carbonates of calcium in the soil and maximum values for radiation balance. The analysis of the distribution of coenomorphs in the space of the square of Mahalanobis distances and the ordination in the discriminant functions axis has determined the ranking of coenomorph of biotope and coenotic substitution: soil moisture (first discriminant function), radiation balance and shade (second discriminant function), salt regime and soil aeration (third discriminant function). For the vegetation of Ukraine this ordination of coenomorphs corresponds to the zonal factors of the distribution of biotopes and their limiting factors and the factors determining A.L. Belgard's typology of natural and artificial forests: soil moisture, salinity of the soil solution, light conditions. The coenomorph optima for the principal factors have been defined in phytometer scales. This allows coenomorphs to be used as biotope phytometers and provides a

Челябинский государственный педагогический университет, пр. Ленина, 69, г. Челябинск, 454080, Россия
Chelyabinsk State Pedagogical University, Lenin Ave., 69, Chelyabinsk, 454080, Russia
Tel.: +7-351-21-05-416. E-mail: nnazarenko@hotmail.com

preliminary assessment of those species whose place in the scales has not yet been determined. Analysis of posterior probabilities enabled us to determine the transitional coenomorphs, which are typical for ecotones between zonal and intrazonal vegetational ecosystems of Ukraine.

Keywords: ecological-coenotical groups; discriminant analysis; habitats

Введение

Классификация эколого-ценотических групп видов (ЭЦГ), с которой далеко не всегда знакомы зарубежные специалисты, связана, прежде всего, с теорией видов-эдификаторов, разработанной советской (российской) геоботанической школой (Smirnova, 2004). При этом региональные особенности биотопов требовали выделения региональных эдификаторов и, соответственно, экологически близких им видов, в связи с чем существуют различные подходы к выделению ЭЦГ. Так, для Степи Украины А.Л. Бельгардом детально разработана система экоморф (Belgard, 1950), которая рассматривается как система адаптаций видов к биоценозу (биотопу) в целом, либо к определенным его структурным элементам (трофотопу, гигротопу, климатопу и т. д.). В системе экоморф непосредственно ЭЦГ являются ценоморфы, которые А.Л. Бельгардом понимаются как приспособления видов к фитоценозу в целом. Данный подход значительно расширяет теорию «ядро – сателлиты» в рамках парадигмы иерархического континуума (Collins and Glenn, 1990; Collins et al., 1993; Martinez et al., 2015), указывая на возможность выделения таких групп «ядерных» видов и их «сателлитов», которые могут быть идентификаторами местообитаний и сообществ различного иерархического уровня на разных этапах сукцессий. Группы выделенных видов-индикаторов и их функциональные группы могут использоваться при оценке биотопов в целом (Brygadyrenko, 2003; Marinšek et al., 2015; Solomakha, 2015; Vorobyov et al., 2015) и по отношению к отдельным экологическим факторам, например, почвенному увлажнению (Kleshcheva, 2010).

С другой стороны, достаточно широкое распространение при анализе биотопов получил метод фитоиндикационных шкал. При этом разными авторами используются разные экологические шкалы: Раменского (Avetov et al., 2014), Цыганова (Kleshcheva, 2007), Элленберга (Šamonil and Vrška, 2007, 2008; Cachovanová et al., 2012; Marinšek et al., 2015), а также их комплекс (Shirokikh and Martynenko, 2009). Использование фитоиндикационных шкал позволяет оценивать биотопы в их ретроспективе с точки зрения динамики отдельных факторов (Brygadyrenko, 2006, 2014; Priputina et al., 2015), а также пространственное распределение биотопов по комплексу экологических факторов (Faly and Brygadyrenko, 2014; Fischer et al., 2014), группам факторов (Mellert and Ewald, 2014) и по отдельным экологическим факторам (например, по реакции почвенного раствора, Häring et al. (2014)).

Поскольку фитоценоз формируется в определенном биотопе как результат адаптации к комплексу экологических факторов, ценоморфы должны отражать также и приспособления к факторам среды, определяющим этот ценоз, в том числе и к лимитирующим факторам. Таким образом, система ценоморф А.Л. Бельгарда должна представлять собой также и систему фитоиндикаторов биотопов, и возможен комплексный анализ ценоморф в пространстве фитоиндикационных шкал с целью определения индикаторных свойств определенных групп видов.

Вышеуказанный подход применялся для эколого-ценотических групп видов хвойных лесов Сибири (Kleshcheva, 2007) и степи Поволжья (Matveev, 2012). Нами проверены эти положения на примере естественных лиственных лесов северной Степи Украины (Nazarenko and Stadnik, 2011; Nazarenko and Didur, 2012; Nazarenko, 2013). Была доказана возможность использования ценоморф в качестве индикаторов биотопов естественных лиственных лесов северной Степи Украины. Задачей данной работы является определение расширенной системы фитоиндикации биотопов ценоморфами А.Л. Бельгарда для сосудистых растений флоры Украины.

Материал и методы исследований

Как правило, отнесение вида к той или иной ценоморфе определяется экспертно на основе анализа их встречаемости в различных типах фитоценозов. Помимо этого, система ценоморф предполагает возможность выделения переходных групп (если вид встречается в растительных сообществах нескольких типов или в сообществах краевого (маргинального) типов – различных экотонах). За основу принята рабочая система ценоморф, предложенная в сводке флоры Днепропетровской и Запорожской областей (Tarasov, 2012). Следует отметить, что сама сводка с учетом различных вариантов переходных групп содержит свыше 50 ценоморф, а ее расширение для флоры Украины приводит к выделению еще большего числа групп (до сотни), что значительно усложняет анализ. Выделение переходных групп ценоморф не всегда целесообразно, поскольку даже на уровне ценофлоры не снимает проблему вариабельности и нечеткости определения групп (Nazarenko and Didur, 2012). Следовательно, корректно систему анализируемых ценоморф свести к базовым группам: Aq – акванты, виды водных ценозов, Chs – хасмофиты, виды щебнистых осыпей, Cr – кретофиты, виды меловых обнажений, Ds – дезертанты, полупустынные и пустынные виды, Hal – галофиты, виды засоленных биотопов, Ptr – петрофиты, виды скальных обнажений, Lit – литоранты, виды морских побережий, Mont – монтанные, виды горных местообитаний, Pal – палюданты, виды прибрежно-водных и болотных местообитаний, Pr – пратанты, луговые виды, Ps – псаммофиты, виды песчаных ценозов, Sil – сильванты, лесные виды, St – степанты, степные виды. Хотя выделение сорных (рудеральных) видов в отдельную эколого-ценотическую группу (Ru) не всегда полагается целесообразным (Smirnova, 2004), мы ее также рассматривали в качестве отдельной ценоморфы и дополнительно выделяли группы адвентивных видов и видов культурных, но дичающих и уходящих в естественные растительные сообщества.

В качестве базовых в работе приняты унифицированные шкалы (Didukh, 2011). Фактически эти шкалы соответствуют шкалам Цыганова (Tsyganov, 1983), ко-

торые взяты как базовые для режимов термо- (Tm) и криоклимата (Cr), почвенного увлажнения (Hd), солевого (Tr, Sl), азотного (Nt) режимов и переменности увлажнения (fH). В целом шкалам Цыганова (с небольшой детализацией) соответствуют балльные оценки кислотного режима (Rc), континентальности (Kn) и омброрежима (Om). Шкала освещенности (Lc) также является шкалой освещенности Цыганова, но с обратным порядком отсчета (от теневых местообитаний к освещенным). Шкала аэрации (Ae) соответствует одноименной шкале Л.Г. Раменского с небольшой детализацией. Отдельно автором (Didukh, 2011) разработана оригинальная шкала режима кальция (Ca).

Поскольку выделенные ценоморфы можно рассматривать как классы, а их показатели в шкалах – как независимые переменные, для их сопоставления возможно использование алгоритмов дискриминантного анализа (McLachlan, 2004; Hardle and Simar, 2007). За основу взят алгоритм экспертно-статистической оценки эколого-ценотических групп видов лесной зоны Европейской России (Smirnov et al., 2006). Виды сосудистых растений сводились в единую базу фитоиндикационных шкал с указанием минимального и максимального балльного значения и расчета «среднего балла» для каждого вида. В базе для каждого вида выполнено экспертное определение ценоморф, как классов в дискриминантном анализе. Поскольку принятые шкалы являются интервальными, для анализа использованы минимальное, максимальное и среднее значение для вида в каждой из шкал. В работе использованы алгоритмы General Discriminant Analysis (GDA) статистического пакета Statistica 10. Процедура классификации – итерационная. Всего в анализе использовано 2 186 видов сосудистых растений, для которых возможно однозначное определение ценоморф и положения видов во всех шкалах. Ординация ценоморф выполнена методом максимального корреляционного пути (Terentiev, 1959) по матрице квадрата расстояния Махаланобиса и по первым трем дискриминантным функциям. Данная классификация является предварительной.

Результаты и их обсуждение

В результате классификации в заданном пространстве экологических шкал правильно классифицированными оказались 83% видов, что является достаточно высоким показателем для классификации такого уровня. При этом большая часть групп показала точность классификации порядка 80% и выше. Наименее гомогенной оказалась петрофильная группа (Ptr). Группа адвентивных и культурных видов полностью исчезла в связи с переходом видов в другие ценоморфы. При этом рудеральная группа осталась, и в нее перешли многие адвентивные и натурализовавшиеся культурные виды, что свидетельствует об обоснованности выделения ценоморфы рудерантов. Число правильно классифицированных таксонов составило 79 видов сосудистых растений, а с учетом переходов из других групп численность рудерантов составила 112 видов. Таким образом, выделение ценоморф А.Л. Бельгарда и их ценность как индикаторов биотопов на основе фитоиндикационных шкал подтверждается статистически.

Ведущими факторами дискриминации видов на ценоморфы являются (по убыванию значимости): режим почвенного увлажнения – освещенность – солевой режим (трофность) – режим почвенной аэрации – режим термоклимата – режим кальция. Следует отметить, что для использованных диапазонных шкал значимыми оказались прежде всего минимальные показатели перечисленных экологических факторов в шкалах, за исключением режима термоклимата, где наиболее значимым определяется максимальное балльное значение в шкале. Таким образом, определяющими для изученных ценоморф являются величины минимального почвенного увлажнения, минимальная освещенность (затенение), бедность почвенного раствора солями, высокая порозность почвы и бедность почвы карбонатами кальция, а также максимальные показатели радиационного баланса.

Анализ переходов видов из одной ценоморфы в другую показал, что для степных ценоморф чаще всего наблюдается переход в рудеральную группу и гораздо реже – в петрофильную, псаммофильную и луговую. Для рудерантов – обратная ситуация: чаще всего наблюдаются переходы в степную ценоморфу. Такая же ситуация характерна и для петрофитной, псаммофильной и галофитной ценоморф: переходы преимущественно в степную ценоморфу. Для лесной ценоморфы большинство переходов наблюдается в луговую группу, а для луговой – преимущественно в степную и, реже, болотную. Для остальных ценоморф переходы небольшие и преимущественная группа не выделяется.

Анализ апостериорной вероятности отнесения видов к ценоморфам показал, что группы аквантов, дезертантов, хасмофитов и монтанных видов являются наиболее устойчивыми: наблюдается полное отсутствие видов, которые можно отнести к нескольким ценоморфам. Для кретофитов четко выделяются три степных кретофита (StCr) и один кретофит монтанный. Для галофитов выделяются три степных галофита (StHal) и один галофит литоральный. Для болотной ценоморфы характерны пять лугово-болотных (PrPal) и пять лесо-болотных (SilPal) видов, а также два вида, переходных между лесной, луговой и болотной ценоморфами (SilPrPal). Луговая ценоморфа оказалась наиболее вариабельной – выделяются 54 лугово-степных (StPr), 17 лугово-болотных (PalPr), 15 сорно-луговых (RuPr), 7 псаммофильно-луговых (PsPr), 5 луговых галофитов (HalPr) и 2 лесо-луговых (SilPr) вида. Для пасммофильной ценоморфы определяются следующие переходные группы: 8 лугово-псаммофильных (PsPr) видов, 30 степных псаммофитов (StPs), 2 рудеральных псаммофита (RuPs) и по одному виду галофильных (HalPs) и петрофильных (PtrPs) псаммофитов. Петрофильная ценоморфа также является сильно гетерогенной, для нее выделяются следующие переходные группы: 40 видов степных петрофитов (StPtr), 8 псаммофитных петрофитов (PsPtr), 6 петрофитов меловых (CrPtr) и два вида монтанных петрофитов. Для переходных рудерантов выделяются 14 луговых (PrRu), 16 степных (StRu) и один псаммофитный (PsRu). При этом следует отметить, что для переходных видов рудеральной ценоморфы апостериорные вероятности отнесения к степным и луговым сорным растениям очень близки, так что выделенные 30 переходных видов могут характеризоваться как степные и луговые руде-

ранты в широком смысле. Для лесной ценоморфы характерно выделение преимущественно лугово-лесной (PrSil) переходной группы – 19 видов, по два вида степолесных (StSil) и сорно-лесных (RuSil) и по одному виду псаммофитно-лесному (PsSil) и петрофильно-лесному (PtrSil). Для степной ценоморфы характерны следующие переходные группы: 31 лугово-степной вид (PrSt), 26 петрофитно-степных (PtrSt), 15 сорно-степных (RuSt), 12 псаммофитно-степных (PsSt), по 5 видов степных галофитов (HalSt) и кретофитов (CrSt), и один литорально-степной (LitSt) вид. Таким образом, определенные в результате классификации по апостериорным вероятностям переходные ценоморфы соответствуют характеру растительности Украины и связаны преимущественно с существующими экотонами между зональными и интразональными экосистемами. Число таких групп может определяться как сравнительно невысокое, при небольшом (относительно базовых ценоморф) видовом составе самих переходных групп. Выделение переходных ценоморф целесообразно исключительно для региональных исследований, когда наблюдается «уход» видов в наиболее близкие биотопы в результате географического или экологического несоответствия факторам среды.

Ординация ценоморф в пространстве квадрата расстояния Махаланобиса (рис. 1) позволяет идентифицировать два ценоморфических центра: 1) петрофитно-степной с примыкающей группой псаммофитов, характерный для засушливых экосистем; 2) лугово-рудеральный, характерный для условий лучшего увлажнения и почвенной аэрации. Оба центра расположены достаточно близко друг к другу в факторном пространстве и образуют единый ценотический комплекс.

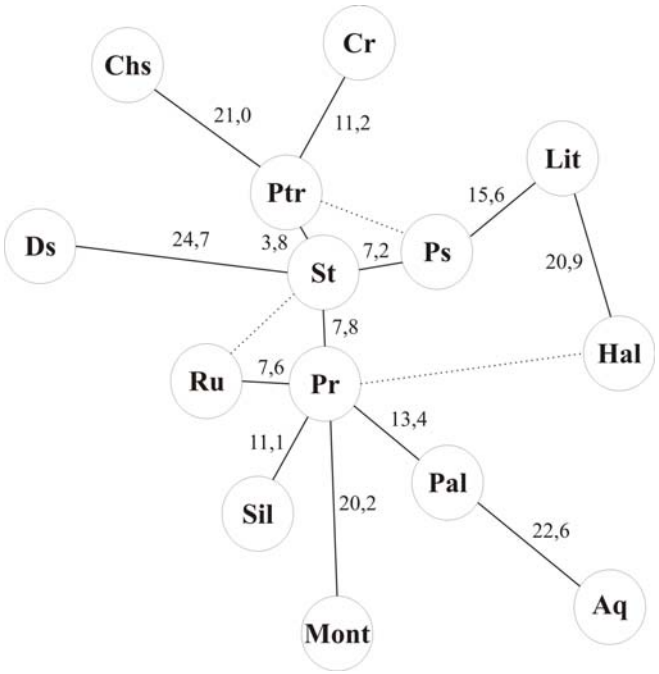


Рис. 1. Распределение ценоморф в факторном пространстве по матрице квадрата Махаланобиса:
цифрами показаны наименьшие значения квадрата Махаланобиса

С другой стороны, характер распределения ценоморф свидетельствует о существовании нескольких рядов биотопического и ценотического замещения, связанных с изменением почвенного увлажнения (от аквантов – палюдантов – пратантов к степантам и дезертантам), солевого режима и почвенной аэрации (от хасмофитов и петрофитов через степанты и псаммофиты к литоральным и галофильным ценоморфам и от сильвантов через пратанты и степанты к петрофитам с одной стороны, а также псаммофитам – литоральным и галофильным ценоморфам с другой). Также выделенные ряды с одной стороны являются рядами биотопического замещения терморежима (радиационного баланса) и освещенности. Таким образом, характер распределения ценоморф в факторном пространстве экологических шкал соответствует зональным факторам распределения биотопов и их лимитирующим факторам.

Существование рядов биотопического замещения подтверждается характером распределения ценоморф в первых трех дискриминантных осях (рис. 2). Однозначно идентифицируется ряд почвенного увлажнения от аквальных ценоморф до дезертантов, преимущественно определяющий первую дискриминантную функцию. Также достаточно четко индентифицируется ряд освещенности от сильвантов и хасмофитов к литорантам и галофитам, преимущественно определяющий вторую дискриминантную функцию. Наконец, третья дискриминантная функция, идентифицирующая третий ряд биотопического замещения, определяется комплексом эдафических факторов, среди которых ведущим является солевой режим. Следует отметить, что две ценоморфы (акванты и палюданты) «выпадают» из второго и третьего ряда (освещенности и эдафического), образуя особую группу водных и водно-наземных ценозов.

Таким образом, система ценоморф А.Л. Бельгарда соответствует существующим рядам биотопического замещения, характерным для растительного покрова Украины. Следует отметить то, что ряды ценоморф соответствуют факторам, определяющим типологию естественных и искусственных лесов А.Л. Бельгарда

(Belgard, 1971; Matveev, 2012): режим почвенного увлажнения – гигротоп, солевой режим – минерализованность почвенного раствора, освещенность. Рассчитанные оптимумы ценоморф в фитоиндикационных шкалах (табл.) позволяют охарактеризовать ценоморфы как фитоиндикаторы биотопов. Перекрытие между групповыми значениями определяет фитоиндикационные показатели переходных ценоморф. В целом, выделенные ценоморфы являются фитоиндикаторами следующих экологических характеристик биотопов.

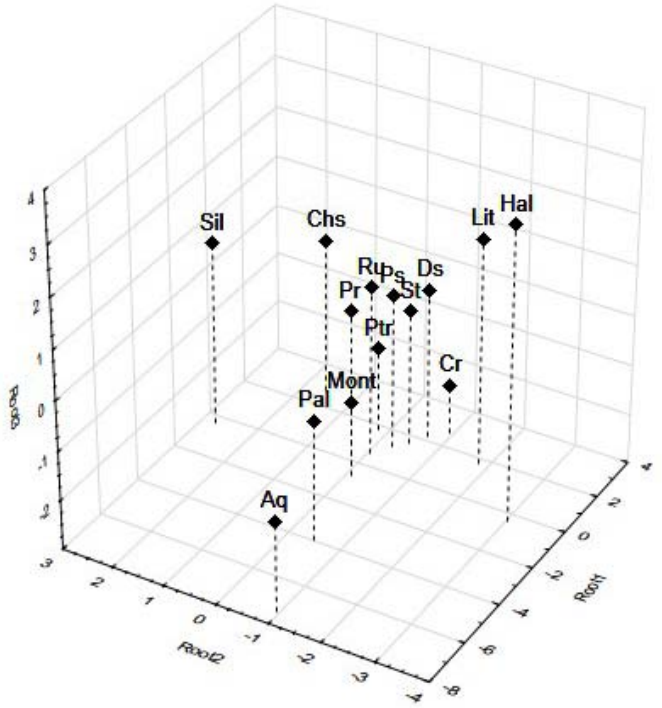


Рис. 2. Распределение ценоморф в факторном пространстве первых трех дискриминантных функций:
Root1, Root2 и Root3 – оси дискриминантных функций

Таблица

Положение ценоморф в фитоиндикационных шкалах

Фактор	Ценоморфы													
	St	Ru	Hal	Ptr	Ps	Sil	Lit	Pr	Mont	Pal	Aq	Cr	Chs	Ds
Почвенное увлажнение	5	6	7	5	5	8	5	8	9	12	18	5	4	3
	12	14	16	11	13	15	12	16	16	19	22	10	9	8
Переменность увлажнения почвы	5	4	7	4	6	3	8	5	3	4	2	3	3	7
	9	9	10	7	10	7	11	9	7	8	6	7	6	10
Кислотность почвы	7	6	9	7	5	5	8	6	4	5	6	8	4	9
	11	10	13	11	10	10	13	10	8	9	11	12	10	11
Солевой режим почвы	6	5	11	5	4	4	8	5	3	4	6	7	5	8
	12	11	17	10	10	9	15	11	7	10	11	11	10	12
Содержание в почве кальция	7	4	5	7	3	5	3	5	4	3	4	10	4	8
	11	9	9	11	8	9	8	9	8	7	8	13	8	13
Азотный режим почвы	2	5	3	2	2	4	2	4	2	4	4	1	3	1
	7	9	8	6	6	8	5	8	6	8	9	5	7	7
Почвенная аэрация	4	4	5	4	4	5	3	5	5	8	12	4	3	5
	7	8	9	7	7	9	7	9	8	12	14	6	6	8
Терморежим	7	6	7	8	7	6	9	5	4	5	5	7	8	11
	12	14	12	12	12	12	12	12	7	12	13	9	13	14
Омброрежим	8	5	6	8	8	9	8	8	14	9	6	11	3	4
	13	16	13	13	14	15	13	16	18	16	16	14	15	11
Континентальность	7	3	7	6	6	4	6	4	4	3	4	8	5	6
	14	14	14	12	13	13	10	14	9	14	14	11	13	17
Криорежим	7	6	6	8	7	6	9	5	6	4	5	7	9	10
	11	13	11	11	11	11	12	12	9	12	13	9	12	13
Освещенность	7	7	8	7	7	4	8	6	6	6	6	7	6	7
	9	9	9	9	9	7	9	9	9	9	8	9	8	9

Примечание: в таблице по каждому фактору в верхней строке и нижней, соответственно, минимальное и максимальное значение оптимума ценоморф.

Дезертанты (Ds) – наименьшие значения оптимума режима почвенного увлажнения (эуксерофиты – стенотопные ксерофиты) и атмосферного увлажнения – омброрежима (стенотопные семиаридофиты); наибольшие величины оптимума термо- (стенотопные макротермы) и криорежима (стенотопные акриофиты), режима континентальности (эвритропные континенталы) и режима кальция (эвритропные карбонатофилы). Группа характеризуется крайне узким оптимумом режима кислотности (стенотопные нейтрофилы), солевого режима (стенотопные эвтрофы) и переменности увлажнения (стенотопные гидроконтрастофилы).

Хасмофиты (Chs) – наименьшие значения оптимума режима атмосферного увлажнения – омброрежима при самой большой его амплитуде (эвритопные мезоаридофиты) и оптимума почвенной аэрации (стенотопные субаэрофилы).

Кретофиты (Cr) – наименьшие величины оптимума азотного режима (стенотопные субанитрофилы) и криорежима при крайне узкой его амплитуде (стенотопные субкриофиты); наибольшие величины режима кальция при крайне узкой его амплитуде (стенотопные гиперкарбонатофилы). Группа характеризуется узким оптимумом солевого режима (стенотопные эвтрофы), континентальности (стенотопные гемиконтинентальны), термо- (стенотопные субмикротермы) и омброрежима (стенотопные субаридофиты).

Литоранты (Lit) – наименьшие величины оптимума почвенной аэрации (стенотопные субаэрофилы), режима кальция (стенотопные гемикарбонатофобы) и азотного режима при узкой его амплитуде (стенотопные субанитрофилы); наибольшие величины оптимума переменности увлажнения (стенотопные гидроконтрастофилы) и освещенности при крайне узкой его амплитуде (облигатные гелиофиты). Виды данной ценоморфы характеризуются самой большой амплитудой колебания оптимума солевого режима (эвритопные субгликотрофы).

Псаммофиты (Ps) – наименьшие величины режима кальция (стенотопные гемикарбонатофобы).

Рудеранты (Ru) – максимальные величины оптимума азотного режима (эвтрофные нитрофилы). Таким образом, рудеральные виды являются фитоиндикаторами повышенного содержания почвенного азота.

Галофиты (Hal) характеризуются наибольшими величинами оптимума освещенности при крайне узкой его амплитуде (облигатные гелиофиты), кислотного (стенотопные базифилы) и солевого (гликотрофы – галотрофы) режимов. Для ценоморфы характерен узкий оптимум режима переменности увлажнения (стенотопные гидроконтрастофилы) и наиболее широкий среди всех групп оптимум режима почвенного увлажнения (эвритопные мезофиты и гигромезофиты).

Сильванты (Sil) характеризуются наименьшими величинами оптимума освещенности (гелиосциофиты) при самой широкой его амплитуде.

Монтанные виды (Mont) характеризуются наименьшими величинами оптимума режимов криоклимата (стенотопные субкриофиты), континентальности (стенотопные гемиокеанисты), терморежима при узкой его амплитуде (стенотопные микротермы), кислотности почв (стенотопные ацидофилы) и солевого режима при узкой его амплитуде (стенотопные мезотрофы).

Палюданты (Pal) характеризуются минимальными значениями оптимума режима кальция (стенотопные гемикарбонатофобы) и широкой амплитудой оптимума режима континентальности (эвритопные гемиконтинентальны).

Акванты (Aq) характеризуются максимальными оптимумами режима увлажнения (стенотопные гидрофиты) и аэрации субстрата (стенотопные мегааэрофобы) при минимальных значениях режима переменности почвенного увлажнения (стенотопные гидроконтрастофобы). Для ценоморфы характерна значительная амплитуда оптимума режимов крио- (эвритопные гемикриофиты) и термоклимата (эвритопные субмезотермы).

Определенные центроиды ценоморф в фитоиндкационных шкалах позволяют давать предварительную оценку видам, для которых положение в шкалах еще не определено, на основании их встречаемости в тех или иных фитоценозах и биотопах, в частности, видам с узким или дизъюнктивным ареалам или эндемикам.

Выводы

Оценка ценоморф А.Л. Бельгарда в пространстве фитоиндикационных шкал позволила выделить оптимумы групп по 12 эдафическим и климатическим факторам. Определение ценоморф и их ценность как индикаторов биотопов на основе фитоиндикационных шкал подтверждается статистически.

Статистическими методами доказана обоснованность выделение рудеральной ценоморфы, прежде всего как фитоиндикатора биотопов с повышенными величинами почвенного азота.

Доказана обоснованность выделения переходных ценоморф, связанных с существующими экотонами между зональными и интразональными экосистемами. Число таких групп небольшое, при небольшом видовом составе самих переходных групп. Выделение переходных ценоморф целесообразно для анализа региональной флоры и требует дополнительных исследований в каждой природной зоне.

Характер распределения ценоморф в биотопах определяется величинами минимального почвенного увлажнения, минимальной освещенностью (затенение), бедностью почвенного раствора солями, высокой порозностью почвы и бедности ее карбонатами кальция, а также максимальными показателями радиационного баланса. Характер зонального и интразонального распределения этих факторов определяет биотопические ряды замещения ценоморф.

Система ценоморф А.Л. Бельгарда соответствует существующим рядам биотопического замещения, характерным для растительного покрова Украины. Биотопические ряды ценоморф соответствуют факторам, определяющим типологию естественных и искусственных лесов А.Л. Бельгарда.

Библиографические ссылки

Avetov, N.A., Sopova, E.O., Golovleva, Y.A., Kiryushin, A.V., Krasilnikov, P.V., 2014. Diagnostics of hydromorphism in soils of autonomous positions on the Severo-Sos'vinsk Upland (Western Siberia). Eurasian Soil Sci. 47(11), 1077–1085.

Belgard, A.L., 1950. Lesnaja rastitel'nost' jugo-vostoka USSR [Forest vegetation of the South-East of the USSR]. Kiev State University, Kiev (in Russian).

Belgard, A.L., 1971. Stepnoe lesovedenie [Steppe forest science]. Lesnaya Promyshlennost', Moscow (in Russian).

Brygadyrenko, V.V., 2003. Ispol'zovanie topologicheskih spektrov v zoologicheskoj diagnostike pochv na primere semejstva zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) [Using topological spectrums in zoological diagnostics of soils with the family Carabidae (Coleoptera) as an example]. Ecology and Noospherology 13(1), 119–130 (in Russian).

Brygadyrenko, V.V., 2006. Vozmozhnosti ispol'zovaniya napochvennyh bespozvonochnyh dlya indikacii gradaciy uvlazhneniya edafotopa v lesnyh ekosistemah [The possibility to use soil invertebrates to indicate soil moisture gradations in the forest ecosystems]. Vìsn. Dnìpropetr. Univ. Ser. Bìol. Ekol. 14(1), 21–26 (in Russian).

Brygadyrenko, V.V., 2014. Influence of soil moisture on litter invertebrate community structure of pine forests of the steppe zone of Ukraine. Folia Oecol. 41(1), 8–16.

Cachovanová, L., Hájek, M., Fajmonová, Z., Marrs, R., 2012. Species richness, community specialization and soil-vegetation relationships of managed grasslands in a geologically heterogeneous landscape. Folia Geobotanica 47(4). 349–371.

Collins, S.L., Glenn, S.M., 1990. A hierarchical analysis of species' abundance patterns in grassland vegetation. Am. Nat. 135(5), 633–648.

Collins, S.L., Glenn, S.M., Roberts, D.W., 1993. The hierarchical continuum concept. J. Veg. Sci. 4(2), 149–156.

Didukh, Y.P., 2011. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Phytosociocentre, Kyiv.

Faly, L.I., Brygadyrenko, V.V., 2014. Patterns in the horizontal structure of litter invertebrate communities in windbreak plantations in the steppe zone of the Ukraine. J. Plant Prot. Res. 54(4), 414–420.

Fischer, H.S., Michler, B., Ewald, J., 2014. Environmental, spatial and structural components in the composition of mountain forest in the Bavarian Alps. Folia Geobotanica 49(3), 361–384.

Hardle, W., Simar, L., 2007. Applied multivariate statistical analysis. Springer, Berlin-Heidelberg.

Häring, T., Reger, B., Ewald, J., Hothorn, T., Schröder, B., 2014. Regionalizing indicator values for soil reaction in the Bavarian Alps – from averages to multivariate spectra. Folia Geobotanica 49(3), 385–405.

Kleshcheva, E.A., 2007. The use of ecological scales for indication of the current state of forest communities. Russ. J. Ecol. 38(2), 94–100.

Kleshcheva, E.A., 2010. Indicator properties of Southern Siberian plants with respect to soil moisture. Russ. J. Ecol. 41(6), 480–485.

Marinšek, A., Čarni, A., Šilc, U., Manthey, M., 2015. What makes a plant species specialist in mixed broad-leaved deciduous forests? Plant Ecology 216(10), 1469–1479.

Martinez, K.A., Gibson, D.J., Middleton, B.A., 2015. Core-satellite species hypothesis and native versus exotic species in secondary succession. Plant Ecology 216(3), 419–427.

Matveev, N.M., 2012. Methodology of using the floristic structure of afforestation for characterization of biotopes in the steppe zone. Biology Bulletin 39(10), 794–799.

McLachlan, G.J., 2004. Discriminant analysis and statistical pattern recognition. Wiley-Interscience, Hoboken.

Mellert, K.H., Ewald, J., 2014. Regionalizing nutrient values of vegetation to assess site fertility of mountain forests in the Bavarian Alps. Folia Geobotanica 49(3), 407–423.

Nazarenko, N.N., 2013. Jekologo-cenoticheskie gruppy ili jekomorfy A.L. Bel'garda – sravnitel'nyj analiz na primere listvennyh lesov severnoj stepi Ukrainy [Ecological-coenotical groups or A.L. Belgard's ectomorphs – comparative analysis by the example of northern Steppe of Ukraine deciduous forests]. Tambov University Review. Ser. Natural and Technical Sciences 18, 3203–3207 (in Russian).

Nazarenko, N.N., Didur, O.A., 2012. Cenomorfy estestvennyh listvennyh lesov severnoj stepi Ukrainy [Coenomorphs of natural deciduous foretrs in northern Steppe of Ukraine]. Vìsn. Dnìpropetr. Univ. Ser. Bìol. Ekol. 20(1), 66–77 (in Russian).

Nazarenko, N.N., Stadnik, A.P., 2011. Lystjani lisy pivnichnostepovogo Prydniprov'ja (ekologija, typologija fitoriznomanittja) [Broadleaf forests of northern-steppe region of Dnieper river basin (ecology, typology, plant diversity)]. FOP Maydachenko, Korsun-Shevchenkivskyi (in Ukrainian).

Priputina, I.V., Zubkova, E.V., Komarov, A.S., 2015. Retrospective assessment of the dynamics of nitrogen availability in pine forests of the near-Moscow region based on the data of phytoindication. Contemp. Probl. Ecol. 8(7), 916–924.

Šamonil, P., Vrška, T., 2007. Trends and cyclical changes in natural fir-beech forests at the north-western edge of the Carpathians. Folia Geobotanica 42(4), 337–361.

Šamonil, P., Vrška, T., 2008. Long-term vegetation dynamics in the Šumava Mts. natural spruce-fir-beech forests. Plant Ecology 196(2), 197–214.

Shirokikh, P.S., Martynenko, V.B., 2009. Comparison of different ecological scales with respect to efficiency in assessing ecological conditions in forests of the Southern Ural region. Russ. J. Ecol. 40(7), 457–465.

Smirnov, V.E., Khanina, L.G., Bobrovskiy, M.V., 2006. Obosnovanie sistemy jekologo-cenoticheskih grupp vidov rastenij lesnoj zony Evropejskoj Rossii na osnove jekologicheskih shkal, geobotanicheskih opisanij i statisticheskogo analiza [Validation of the ecological-coenotical groups of vascular plant species for European Russian forests on the basis of ecological indicator values, vegetation description and statistical analysis]. Bull. Mosc. Soc. Natur. Biol. Ser. 111(2), 36–47 (in Russian).

Smirnova, O.V. (ed.), 2004. Vostochnoevropejskie lesa: Istorija v golocene i sovremennost' [Eastern European forests: History in Holocene and contemporaneity]. Nauka, Moscow (in Russian).

Solomakha, I.V., 2015. Sozologichna harakterystyka lisovoi' ta chagarnykovoi' roslynnosti Pivnichnogo Prychornomor'ja [Sozological characteristic of vegetation of forests and shrubs of the Northern Black Sea region]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(3), 130–139 (in Ukrainian).

Tarasov, V.V., 2012. Flora Dnipropetrovs'koyi i Zaporiz'koyi oblastej [Flora of Dnepropetrovsk and Zaporozhye regions]. Lira, Dnepropetrovsk (in Ukrainian).

Terentiev, P.V., 1959. Metod korreljacionnyh plejad [Method of correlation constellations]. Vestnik of Leningrad State University 9, 137–141 (in Russian).

Tsyganov, D.N., 1983. Fitoindikacija jekologicheskih faktorov v podzone hvojno-shirokolistvennyh lesov [Phytoindication of ecological factors in the subzone of coniferous-deciduous forests]. Nauka, Moscow (in Russian).

Vorobyov, E.O., Olijnyk, M.P., Solomakha, I.V., 2015. Syntaksonomija uhrupovan′ dribnolystjanych lisiv na zarostajučych perelohach [Syntaxonomy of small leaf forests groups on the overgrowing fallows]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(2), 54–63 (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 28.01.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Seriâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 15–25.

doi:10.15421/011603

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 574.4

Потенціал продукції фотосинтезу лісових біогеоценозів у низькогір'ї Покуття (Українські Карпати)

С.Я. Мілевська

Інститут екології Карпат НАН України, Львів, Україна

Мета дослідження – випробування на прикладі модельного регіону методики оцінки продукційного потенціалу лісових екосистем і наслідків їх антропогенних змін. Досліджено типове для Карпат лісове низькогір'я у басейні річки Лючка, площею 14 806 га. Воно здавна зазнало значної агрокультурної трансформації. Дослідження базувалися на основі картографічного моделювання сучасного антропогенно трансформованого біогеоценотичного покриву із застосуванням великомасштабних космічних зображень території. Основні типи біогеоценотичного покриву виділено відповідно до висотної поясності рослинності, частин гірського рельєфу та переважних типів ґрунтово-гідрологічних умов. Для аналітичних процедур створено базу даних матеріалів поділянкового таксаційного опису лісів. Це дозволило виконати розрахунки середніх і потенційних біометричних показників деревостанів різних клімато-ґрунтово-гідрологічних умов. Побудовано картографічні моделі просторових структур основних типів біогеоценотичного покриву. Біологічну продуктивність основних типів лісових екосистем визначали на основі даних про продуктивність деревостанів. Масу сухої деревини визначали, беручи до уваги її об'єм і стандартні значення щільності деревини різних порід. Обчислення загальних обсягів фітомаси лісів виконано із застосуванням конверсійних коефіцієнтів відносно маси стовбурової деревини. Масу депонованого вуглецю приймали у розмірі 50% загального обсягу фітомаси. Середній річний приріст фітомаси та депонованого вуглецю визначали шляхом поділу відповідних обсягів деревостанів на їх середній вік. Розрахунок спожитого фітоценозами унаслідок реакції фотосинтезу CO_2, H_2O та світлової енергії обчислено з урахуванням відповідних матеріально-енергетичних пропорцій. Загалом біогеоценотичний покрив модельної території низькогір'я упродовж року внаслідок фотосинтезу за умови відновлення потенційного рослинного покриву міг би депонувати вуглецю 43,3 тис. т, споживаючи при цьому CO_2 – 159 тис. т, H_2O – 65,2 тис. т, світлової енергії – $1724 \cdot 10^3$ ГДж, що рівнозначно 479 ГВт·год. При цьому в атмосферу надійшло б O_2 – 115,7 тис. т. У перерахунку на 1 га це становитиме: С – 2,92 т·га$^{-1}$, CO_2 – 10,7 т·га$^{-1}$, H_2O – 4,4 т·га$^{-1}$, O_2 – 7,8 т·га$^{-1}$, Е – 116,4·ГДж·га$^{-1}$, що рівнозначно 32,3 МВт·год·га$^{-1}$. Загальний потенціал продукції фотосинтезу сучасного біогеоценотичного покриву модельної території становить 38% від потенційно можливого. Унаслідок цього енергетичні втрати складають 20 МВт·год$^{-1}$·га$^{-1}$ світлової енергії, на 1,9 т·га$^{-1}$ менше депонованого вуглецю, 6,7 т·га$^{-1}$ менше використаного вуглекислого газу, не використано 2,8 т·га$^{-1}$ води, не повернуто в атмосферу 3,9 т·га$^{-1}$ кисню. Великий питомий обсяг не використаних біогеоценотичним покривом ресурсів, вуглекислого газу та світлової енергії, а також не транспірованої у повітря вологи та не виділеного кисню можуть спричинити вагомий вплив на місцеві кліматичні умови.

Ключові слова: ліс; продуктивність; баланс; вуглець; кисень; енергія

Production potential of photosynthesis in forest ecosystems of the low mountain Pokuttya (Ukrainian Carpathians)

S.Y. Milevskaya

Institute of Ecology of the Carpathians of the National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv, Ukraine

The aim of the study was testing on the example of a model region a method of estimation of the production potential of forest ecosystems and the consequences of anthropogenic changes there. The object of study is a typical Carpathian lower mountain forest in the basin of the river Lyuchka, an area of 14,806 ha. It has long undergone considerable agricultural transformations. Studies were based on cartographic modeling of modern anthropogenically transformed biogeocenotic cover using large scale satellite images. The main types of biogeocenotical cover were defined according to the altitudinal zonation of vegetation of the parts of the mountain terrain and the prevailing

Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна
Institute of Ecology of the Carpathians of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kozelnicka Str., 4, Lviv, 79026, Ukraine
E-mail: svetmil20@gmail.com, ecoinst@mail.lviv.ua

types of soil and hydrological conditions. For analytical procedures a database of materials describing the biometric features of the forests was created. It is possible to perform calculations of average and potential biometrical parameters of stands growing in different climatic, soil and hydrological conditions. The structure and the biological diversity of different vegetation types was determined by construction of mapping models of spatial structures of the basic types of biogeocenotic cover. The biological productivity of the main types of forest ecosystems was determined on base of the volume of timber stands. The mass of dry wood was determined taking into account its size and standard density of wood of different tree species. Calculation of the total volume of forest biomass was performed using the conversion factors of weight relative to the trunk timber volume. The mass of carbon deposited accounted for 50% of the total biomass. The average annual growth of biomass and carbon deposited was determined by dividing the volume of the stands by their average age. Calculation of phytocenosis consumed as a result of photosynthesis reaction of CO_2, H_2O and light energy was performed taking into account corresponding material and energy ratios. In general, in the course of one year the biogeocenotic cover of the model lowland area could deposit as a result of photosynthesis for the restoration of potential vegetation cover 43.3 ths. tons of carbon, while consuming 159 ths. t of CO_2 and 65.2 ths. t of H_2O and $1{,}724 \cdot 10^3$ GJ of light energy, which is equivalent to 479 GW · hour. During this process O_2 – 115.7 ths. t would be emitted into the atmosphere. In terms of 1 hectare, this is equal to C – 2.92 t · ha^{-1}, CO_2 – 10.7 t · ha^{-1}, H_20 – 4.4 t ·ha^{-1}, O_2 – 7.8 t · ha^{-1}, E – 116.4 GJ · ha^{-1}, which is equivalent to 32.3 MW · h · ha^{-1}. The total production capacity of photosynthesis of the modern biogeocenotic cover model area is 38% of the potential. As a result, the energy loss is 20 MW · h^{-1} · ha^{-1} light energy to 1.9 t · ha^{-1} less than the deposited carbon 6.7 t · ha^{-1} less carbon dioxide used, 2.8 t · ha^{-1} water is not used, 3.9 t ha^{-1} oxygen is not returned to the atmosphere. The large specific amount of unused resources of productivity of biogeocenotic cover, carbon dioxide, light energy, untranspired moisture in the air and unemitted oxygen can cause a significant impact on local climatic conditions.

Keywords: forest; productivity; balance carbon; oxygen; energy

Вступ

Збалансоване використання ресурсів біосфери, а також підтримання та оптимізація її стану належать до кола особливо актуальних проблем сьогодення глобального масштабу. Відповідно до міжнародних зобов'язань, особливої уваги набувають питання регіонального та локального моніторингу продукційного процесу біогеоценотичного покриву (Bobyliov et al., 2014). Загалом це стосується оцінки його екологічного потенціалу та, зокрема, продуктивності сучасних антропогенно трансформованих екосистем. Така продуктивність порівняно з відповідними показниками потенційних природних комплексів може слугувати об'єктивною основою для оцінки та прогнозу наслідків антропогенних змін у навколишньому середовищі. Вона оцінюється показниками повної (валової) первинної продуктивності (GPP) частини біосфери чи регіону загалом та її окремих ділянок зокрема. Однак навіть методами супутникового моніторингу отримання таких показників дуже проблематичне. Особливе значення для вирішення цієї наукової проблеми має наземна інформація стосовно чистої первинної продуктивності (NPP) екосистем модельних полігонів (Newman et al., 2006, 2015), у тому числі вуглецевого балансу (Waring et al., 1998). Моделювання реакції чистої первинної продуктивності має вагоме теоретичне та прикладне значення, зокрема, для оцінки змін клімату та антропогенних впливів на довкілля. У Канаді його застосовують для контролю режимів локальних збурень, наприклад тих, що виникають унаслідок лісових пожеж (Peng and Apps, 1999). Ці проблемні питання актуальні для України (Golubec' et al., 2001; Moroz et al., 2011).

Повна первинна продуктивність включає в себе продукування органічної речовини (тобто NPP) плюс втрати на дихання ($\sum$R). Її обсяг може бути визначений лише безпосередньо в камерних експериментах, що здійснити надзвичайно складно. Зазвичай обмежуються визначенням чистої первинної продуктивності лісових біогеоценозів (NPP), яку оцінюють у річному обсязі (т·га$^{-1}$·р$^{-1}$). Тобто визначають біомасу, що залишається після вирахування безперервних втрат на дихання екосистеми (Pretzsch, 2009). У такому випадку повну первинну продуктивність (GPP) визначають як похідну від обсягу продукування органічної речовини (NPP):

$$GPP = NPP + \sum R = NPP \times fr, \quad (1)$$

тобто величина NPP множиться на певний коефіцієнт фактора дихання (fr). Для регіонів помірного клімату прийнято вважати, що витрати дихання становлять близько 50% розміру GPP. Це відповідає величині fr = 2. Таке значення коефіцієнта приймається як базове для відповідних розрахунків.

Процес дихання складний. Загалом він полягає в акумулюванні та продукуванні CO_2, а також O_2 і H_2O (транспірація). Унаслідок фотосинтезу та транспірації має місце споживання великої кількості теплової та світлової енергії. Це істотно впливає на формування місцевого клімату (вологості та температурного режиму повітря). У ширшому масштабі ці процеси зумовлюють регіональні, континентальні та глобальні зміни клімату, що виникають унаслідок антропогенної трансформації наземних екосистем, зокрема, зменшення лісистості та штучного заліснення (Calder et al., 2002; Nisbet, 2002, 2005; Kirschbaum, 2004; Nisbet, 2005; Schlesinger and Jasechko, 2014). Проте у більшості публікацій (у тому числі й у наведених) чомусь не йдеться про споживання сонячної енергії та пов'язані з ним зміни температурного та гідрологічного балансу, зокрема, про охолодження повітря унаслідок фотосинтезу та транспірації, що є похідним від продуктивності рослинного покриву (Energy and Climate Change, 2015).

Особливе значення для отримання об'єктивних узагальнень мають не лише стаціонарні балансові дослідження на прикладі окремих фітоценозів (ділянок лісових масивів, чагарникових або лучних фітоценозів, агроценозів), а також інтегровані моніторингові спостереження у масштабі великих територій: гірських масивів, окремих островів та річкових басейнів (Mercado et al., 2009). Найпридатніші об'єкти для моніторингових досліджень – лісові біогеоценози, оскільки NPP їх біомаси є, умовно, майже винятково наслідком багаторічного фотосинтезу. Це зумовлено відносною збалансованістю речовинного обігу між фітоценозом і ґрунтом, чого немає в антропогенно трансформованих екосистемах, до яких періодично вносять органічні та мінеральні добрива, додатково зрошують або осушують, а також регулярно вилучають із

них частину біомаси. NPP лісових біогеоценозів залежить, головним чином, від видового складу деревостанів та їх біометричних характеристик: віку едифікаторних ценопопуляцій, абсолютної повноти, запасу та приросту стовбурної деревини та біомаси загалом (Tretjak and Chernevij, 2011; Pajtík et al., 2013; Vasylyshyn et al., 2014). Вирішальне значення має площа деревостанів сучасного біогеоценотичного покриву. Величина його NPP у сучасному стані може бути прирівняна до величини відповідного йому NPP у потенційно можливому (гіпотетичному) стані. У такому випадку можлива оцінка зміни його продукційного потенціалу унаслідок антропогенних змін. Водночас можливою є оцінка ∑R, як похідної величини від продуктивності (O_2 та H_2O транспірації). Може бути частково обчислений енергетичний баланс – депонування сонячної та теплової енергії унаслідок фотосинтезу, використання її на транспірацію, нагрівання повітря, поверхні ґрунту тощо. Такі моніторингові дослідження потребують розроблення відповідного методичного забезпечення та його апробації на прикладі модельних територій.

Наші дослідження власне передбачали на прикладі модельного річкового басейну розроблення та апробацію такої методики порівняльної оцінки матеріально-енергетичного балансу унаслідок фотосинтезу різного ступеня антропогенно трансформованого лісового покриву. Мета нашого дослідження – оцінити потенціал біологічної продуктивності унаслідок фотосинтезу сучасного та потенційного (гіпотетичного) лісового біогеоценотичного покриву.

Такий моніторинг біологічної продуктивності має особливе значення для оцінки екологічних наслідків антропогенних змін, що відбулися у біогеоценотичному покриві лісових гірських регіонів. У Карпатах це, насамперед, здавна заселені людьми низькогір'я, де тривалий час практикувалося лісокористування та відбулося масштабне агрокультурне освоєння колишніх лісових земель. До таких регіонів належить і Покутське низькогір'я – невисокі гори, що простягнулися від верхів'я р. Лючка до долини р. Черемош. Його орієнтовна площа становить 75 тис. га. Лісові ландшафти цього району, здавна заселені людьми, зазнали антропогенної трансформації. Особливо це стосується басейну р. Лючка, де сільські агломерації почали формуватися чи не найшвидше, упродовж щонайменше шести століть: тут здавна розвинуте рільництво, скотарство, солеваріння та різні мануфактурні виробництва (Milevs'ka, 2002). Саме тому територію гірської частини басейну р. Лючка обрано модельним полігоном для досліджень антропогенної трансформації біогеоценотичного покриву лісистого низькогірного ландшафту (рис.). Його площа становить майже 15 тис. га, тобто приблизно 20% загальної площі Покутського низькогір'я. Отримані на його прикладі узагальнення, можна вважати, будуть репрезентативними для всього цього регіону.

Матеріал і методи досліджень

Картосхему сучасного антропогенно трансформованого біогеоценотичного покриву (рис.) побудовано на основі картографічних матеріалів масштабу 1 : 100 000, а також космічних зображень геоінформаційної системи Google Планета Земля. Основні типи лісового біогеоценотичного покриву виділено відповідно до результатів аналізу особливостей структури сучасного лісового покриву залежно від висотної поясності, частин гірського рельєфу та переважаючих типів ґрунтово-гідрологічних умов на основі матеріалів таксаційного опису місцевих лісів (Березівське лісництво Державного підприємства «Кутське лісове господарство» (станом на 2011 р.), що ростуть у басейні гірської частини р. Лючка. Ґрунтово-гідрологічні умови розглядаємо за категоріями типів едафотопів: C_2, C_3, та C_4 – свіжі, вологі та сирі мезоевтрофні, D_2, D_3 та D_4 – свіжі, вологі та сирі евтрофні. Для цього побудовано комп'ютерну базу даних, що містить характеристики 567 ділянок, на яких ростуть деревостани природного походження. Їх загальна площа становить 2 234 га, тобто охоплює понад 30% загальної площі лісової рослинності у межах дослідної території. На цій фактологічній основі за допомогою стандартних функцій групування, математичної та статистичної обробки інформації, отримано відповідні узагальнення (табл. 1 і 2). При цьому враховували також попередньо отримані матеріали та висновки стосовно просторової та фітоценотичної структури сучасного лісового та лучного біогеоценотичного покриву (Milevskaya, 2004, 2013, 2014, 2015).

На основі картосхеми сучасного біогеоценотичного покриву, відповідно до виявлених просторових особливостей кліматично-ґрунтово-гідрологічних та лісорослинних умов побудовано гіпотетичну модель його потенційної структури (рис.). Маємо на увазі його можливий сучасний стан за відсутності антропогенної трансформації не лише змінених лісових екосистем, а і сільських агломерацій, вторинних сінокісних лук і пасовищ, зрубаних лісів тощо. У цьому випадку для побудови структури потенційних природних біогеоценозів до уваги брали фрагментарні залишки лісових екосистем. На основі наведених картосхем визначено орієнтовні площі та співвідношення характерних типів біогеоценозів (табл. 3).

Для оцінки можливої продуктивності деревостанів потенційного лісового покриву до уваги брали середні значення запасів стовбурової деревини повних деревостанів у 80 і більше років (Мп80), які визначали з матеріалів бази даних таксаційного опису лісів. Для цього фактичні запаси таких деревостанів старшого віку приводили до повноти 1.0, тобто ділили на фактичні значення відносної повноти, а отримані результати усереднювали. Для сучасного біогеоценотичного покриву до уваги брали середнє значення фактичних запасів стовбурової деревини всіх деревостанів відповідних біогеоценозів різного віку (Мф). Для перерахунку запасу деревини в одиниці маси сухої деревини застосовували стандартні значення її густини для різних порід (Kolomynova, 2010): бук – 650, вільха – 495, граб – 760, дуб – 655, ялина – 420, ялиця – 350, ясен – 650 кг·м$^{-3}$. Середню густину сухої деревини для мішаних деревостанів визначали за відсотками представництва едифікаторних порід у їх складі. Обчислення загальних обсягів фітомаси лісів виконували, застосовуючи конверсійні коефіцієнти фітомаси відносно маси стовбурової деревини (Ph/M). Для цього використали відповідні матеріали щодо структури фітомаси лісових біогеоценозів Карпатського національного природного

парку (Vasylyshyn et al., 2012). Його територія межує з басейном р. Лючка. Окрім цього, для потенційно можливих деревостанів дуба, що мали б рости у прирусловій долині, за основу взяли відповідні показники для деревостанів дуба III бонітету, які ростуть в умовах Поділля (Lashhenko, 2004). Тамтешні кліматично-ґрунтово-гідрологічні умови подібні до міжгірських долин на висоті 300–400 м н. р. м. Для ялинових лісів із домішкою ялиці та бука прийняте усереднене значення конверсійного коефіцієнта – 1,6, для ялиново-ялицево-букових лісів – 1,7, грабово-буково-дубових – 2,0, а вільхово-ясенево-дубових – 2,2. Отже, для отримання показників загальної фітомаси (PhM) у випадку потенційного біогеоценотичного покриву величину маси стовбурової деревини повних деревостанів у віці понад 80 років (Мп80) множили на відповідне значення конверсійного коефіцієнта (Ph/M). Подібну процедуру виконували також у випадку сучасного лісового біоценотичного покриву, при цьому до уваги брали середнє значення фактичних запасів стовбурової деревини всіх деревостанів (Мф), яке також множили на відповідне значення конверсійного коефіцієнта (табл. 2).

На основі отриманих показників загальної фітомаси (PhM) для кожного типу біогеоценозів у різних типах едафічних умов розраховано масу депонованого вуглецю (C), яку зазвичай приймають у розмірі 50% загальної фітомаси (Pretzsch, 2009), що відповідає загальновідомій пропорції хімічного складу сухої деревини. Середній річний приріст фітомаси (ZPhM) та депонованого вуглецю (Zc) визначали також шляхом поділу загального обсягу фітомаси чи депонованого у ній вуглецю на середній вік деревостанів. Для потенційного біогеоценотичного покриву у випадку деревостанів із переважанням дуба звичайного він становив 110 років, а інших видів дерев – 80 років. Такі значення передбачають сьогоднішні норми віку стиглості деревостанів цих порід. Для сучасного біогеоценотичного покриву брали до уваги середній вік деревостанів: ялинових – 50 років, ялиново-ялицево-букових – 70 років, грабово-буково-дубових, що ростуть в умовах едафотопів $C_{2–3}$ – 110 років, а в D_3 – 70 років, C_4 – 40 років.

Обчислення спожитого фітоценозами унаслідок реакції фотосинтезу вуглекислого газу, води та світлової енергії, а також отриманих продуктів (глюкози та кисню) виконали, беручи до уваги відповідні матеріально-енергетичні пропорції:

$$6CO_2 + 6H_2O + \text{енергія} = C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \quad (2)$$
$$264\ г + 108\ г + 2861{,}8\ кДж = 180\ г + 192\ г$$

Унаслідок фотосинтезу фітоценоз поглинає з атмосфери 264 г вуглекислого газу та 108 г води, а також споживає енергії 2 861,8 кДж або 477 кДж·моль$^{-1}$. При цьому утворюється 180 г глюкози та виділяється в атмосферу 192 г кисню. На цій основі виконано відповідні обчислення матеріально-енергетичних показників продукційного потенціалу біогеоценотичного покриву модельної території (табл. 6 та 7). У випадку агрокультурних типів біогеоценозів такі розрахунки виконано на основі місцевих середньостатистичних показників продуктивності сільськогосподарських культур і сінокосів.

Результати

Природно-кліматичні умови низькогір'я Покуття сприятливі для успішного росту та розвитку мішаних багатовидових широколистяних лісів. Лише у горах ростуть типові азональні ялиново-ялицево-букові деревостани, а на висотах понад 900 м – здебільшого ялинові ліси з домішкою ялиці та бука. Сучасні природно-кліматичні та ґрунтово-гідрологічні умови (табл. 1) зумовлюють помітні тенденції висотно-кліматичної та ґрунтово-гідрологічної диференціації структури деревостанів за складом едифікаторів та їх біометричними характеристиками (табл. 2).

Таблиця 1

Розподіл лісових земель (%) гірської частини басейну р. Лючка за ґрунтово-гідрологічними та висотно-поясними умовами

Висота над рівнем моря, м	Типи ґрунтово-гідрологічних умов (едафотопів)							Разом
	B_2	B_3	C_2	C_3	C_4	D_2	D_3	
901–1000	0	0	0	2,8	0	0	3,1	5,9
801–900	0	0	0	8,4	0	0	9,5	17,9
701–800	0	0	0	2,4	0	0	2,7	5,0
601–700	0	0	4,6	10,2	0	1,7	3,8	20,3
501–600	1,1	0,1	13,1	14,8	0,1	4,1	1,7	35,0
401–500	0,3	0,1	6,0	7,6	0,0	1,4	0,5	15,9
Разом	1,4	0,2	23,7	46,2	0,1	7,1	21,3	100,0

Сучасний біогеоценотичний покрив істотно змінений господарською діяльністю. Найбільші площі нині займають сільські агломерації (понад 30%). Луки та пасовища займають майже 20% території, а ділянки зрубаних лісів лише 2%. Решта території представлена відносно мало зміненими лісовими біогеоценозами, частка яких становить майже 48% (табл. 3). Сучасні ліси загалом відображають кліматично-ґрунтово-гідрологічну диференціацію лісового покриву. У межах територій, де панують антропогенно змінені біогеоценози, залишки лісових екосистем можуть слугувати лише прототипами колишніх або потенційно можливих сучасних природних лісових угруповань. Ці матеріали дозволяють вважати, що, вірогідно, нині за умов відсутності антропогенно змінених біогеоценозів, на цій території характерні чотири типи лісових біогеоценозів (табл. 4, 5 та 6).

Біогеоценози ялинових лісів у пригребеневій частині гірських масивів займають верхні частини схилів, що розташовані вище 900 м н. р. м. У таких місцях ростуть теперішні такі ліси. Геологічне підґрунтя тут – вапнисті піщано-глинисті продукти вивітрювання глинисто-пісковикового флішу, а також зрідка – кам'янисті розсипи та брилисті пісковики. Ґрунти середньої потужності буроземні нейтральні або слабокислі переважно свіжі.

За даними ґрунтово-лісотипологічного обстеження, такі лісорослинні умови діагностуються як свіжі «сугруди» або свіжі мезо-евтрофні едафотопи. Локальні кліматичні умови прохолодні та вологі зі значною вітровою діяльністю та високим сніговим покривом узимку.

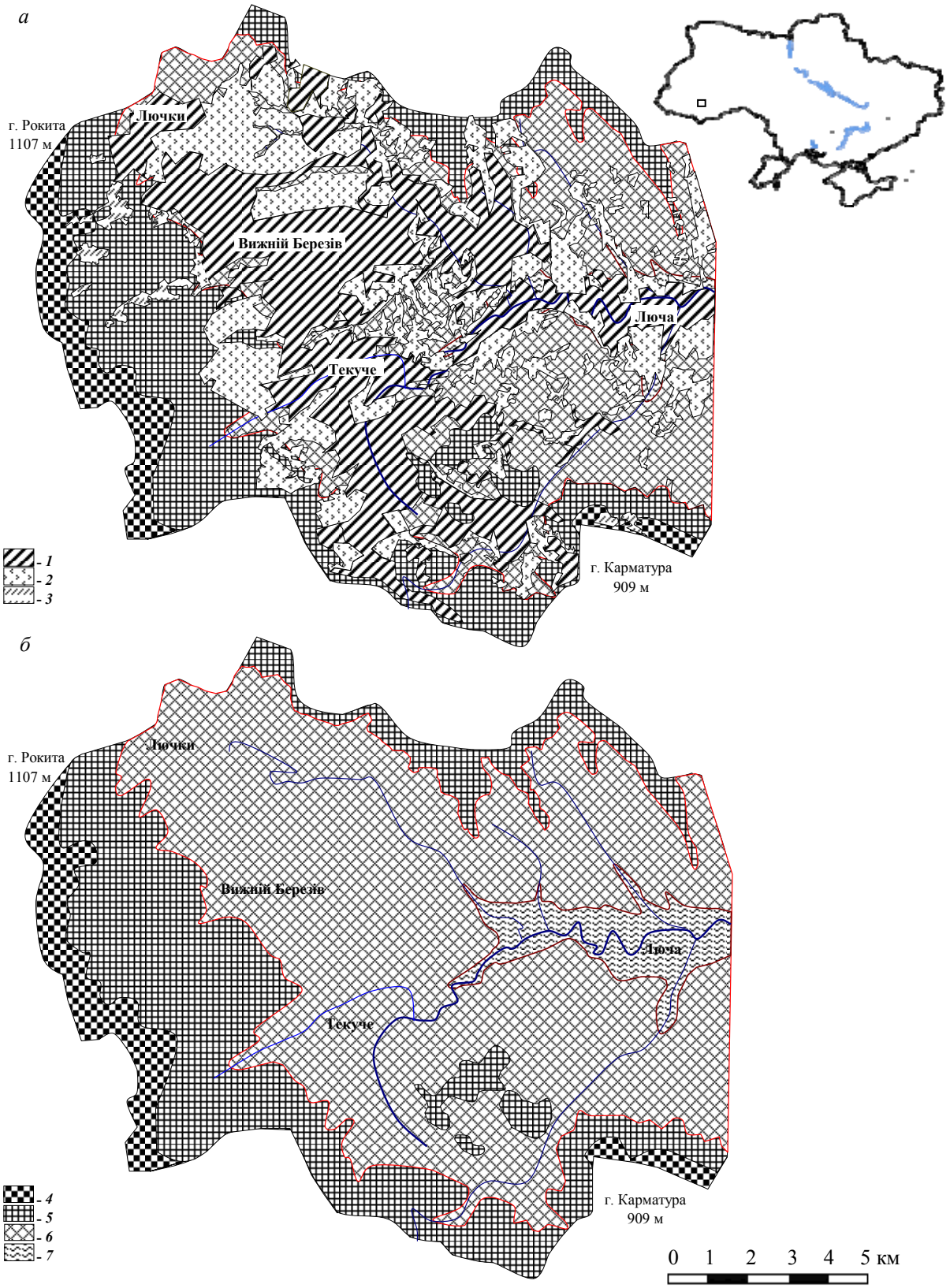


Рис. Сучасний антропогенно трансформований (а) та гіпотетичний потенційний (б) біогеоценотичний покрив у гірській частині басейну р. Лючка: 1 – сільські агломерації, 2 – вторинні сінокісні луки та пасовища, 3 – площі зрубаних лісів, 4 – ялинові ліси, 5 – ялиново-ялицево-букові ліси, 6 – грабово-буково-дубові ліси; 7 – заплавні та прируслові вільхово-ясенево-дубові ліси

Таблиця 2

Розподіл деревостанів у гірській частині басейну р. Лючка за едифікаторними деревними видами та висотою над рівнем моря (кількість досліджених ділянок та їх площі, а також усереднені біометричні показники)

Висота над рівнем моря, м	Деревостани з перевагою						
	бука лісового	ялини європейської	ялиці білої	дуба звичайного	вільхи сірої	граба звичайного	вільхи клейкої
901–1000	n = 40; S = 158; A = 65; P = 0,7; M = 293; MP = 421	n = 13; S = 23; A = 53; P = 0,6; M = 274; MP = 447	n = 7; S = 16; A = 57; P = 0,6; M = 260; MP = 416	0	0	0	0
801–900	n = 81; S = 451; A = 63; P = 0,7; M = 312; MP = 443	n = 22; S = 44; A = 54; P = 0,6; M = 279; MP = 464	n = 21; S = 70; A = 60; P = 0,7; M = 291; MP = 443	0	0	0	0
701–800	n = 23; S = 108; A = 67; P = 0,7; M = 295; MP = 447	n = 14; S = 36; A = 54; P = 0,6; M = 270; MP = 454	n = 7; S = 21; A = 53; P = 0,6; M = 259; MP = 404	0	0	0	0
601–700	n = 84; S = 350; A = 74; P = 0,7; M = 260; MP = 381	n = 58; S = 111; A = 49; P = 0,6; M = 251; MP = 450	n = 56; S = 152; A = 56; P = 0,6; M = 259; MP = 440	n = 1; S = 2; A = 56; P = 0,6; M = 240; MP = 369	n = 1; S = 0; A = 15; P = 0,5; M = 50; MP = 100	0	0
501–600	n = 228; S = 798; A = 75; P = 0,7; M = 240; MP = 354	n = 64; S = 114; A = 48; P = 0,6; M = 243; MP = 417	n = 1; S = 1; A = 47; P = 0,7; M = 330; MP = 471	n = 9; S = 9; A = 66; P = 0,6; M = 159; MP = 288	n = 3; S = 14; A = 55; P = 0,5; M = 90; MP = 176	n = 7; S = 12; A = 65; P = 0,6; M = 133; MP = 215	n = 1; S = 6; A = 45; P = 0,7; M = 130; MP = 186
401–500	n = 111; S = 369; A = 65; P = 0,7; M = 234; MP = 341	n = 30; S = 67; A = 52; P = 0,6; M = 252; MP = 446	n = 1; S = 0; A = 16; P = 0,8; M = 50; MP = 67	n = 15; S = 50; A = 66; P = 0,6; M = 165; MP = 286	n = 2; S = 4; A = 52; P = 0,6; M = 120; MP = 220	n = 3; S = 5; A = 57; P = 0,6; M = 147; MP = 243	n = 4; S = 8; A = 59; P = 0,6; M = 140; MP = 229
Разом	n = 567; S = 2234	n = 201; S = 395	n = 93; S = 260	n = 25; S = 61	n = 6; S = 18	n = 10; S = 17	n = 5; S = 14

Примітки: n – кількість ділянок, S – загальна площа (га), A – середній вік деревостанів (роки), P – середня відносна повнота деревостанів, M – середній запас деревостанів ($м^3 \cdot га^{-1}$), MP – потенційний середній запас деревостанів ($м^3 \cdot га^{-1}$).

Таблиця 3

Розподіл площ основних типів сучасного та потенційного біогеоценотичного профілю у межах гірської частини басейну р. Лючка

Типии біогеоценозів	Сучасний		Потенційний	
	га	%	га	%
Сільські агломерації	4 504	30,4	–	–
Луки та пасовища	2 927	19,8	–	–
Зруби	277	1,9	–	–
Ялинові ліси пригребеневих частин гірських масивів	892	6,0	910	6,1
Ялиново-ялицево-букові ліси середніх частин схилів гірських масивів	3 352	22,6	3 737	25,2
Грабово-буково-дубові ліси нижніх частин схилів та гірських долин	2 751	18,6	9 355	63,2
Заплавні та прируслові вільхово-ясенево-дубові ліси	102	0,7	804	5,5
Разом	14 806	100,0	14 806	100,0

Річна сума активних температур 1 400–1 800 ºС, а опадів 800–1 000 мм. У таких умовах переважно формуються лісові біогеоценози природних ялинових лісів із домішкою бука та ялиці, інколи явора. За флористичними критеріями їх можна зарахувати до асоціації Calamagrostio villosae-Piceetum. Максимальні запаси стовбурової деревини таких повних деревостанів у віці понад 80 років можуть сягати 535 $м^3 \cdot га^{-1}$. За умови представництва в таких деревостанах ялини 60%, бука 30% та ялиці 10% усереднена густина сухої деревини становитиме 482 $т \cdot м^{-3}$. У такому випадку маса стовбурової деревини становить 258 $т \cdot га^{-1}$, а загальна фітомаса – 413 $т \cdot га^{-1}$. У переважній більшості це найменше трансформовані господарським впливом лісові біогеоценози (за винятком тих, які прилягають до антропогенних лук; останні займають незначні площі у цих висотних межах). Сучасні тутешні лісові біогеоценози загалом відзначаються нижчими показниками (40% від потенційно можливих). Загалом сучасні обсяги матеріально-енергетичного потенціалу становлять 60–65% від потенційно можливих (табл. 4–6). Біогеоценози ялиново-ялицево-букових лісів середніх частин схилів гірських масивів у межах 650–900 м н. р. м. Загалом склад сучасних лісів наближений до природних, за винятком штучно створених ялинових і ялицевих деревостанів на невеликих площах. Ці біогеоценози лише частково трансформовані у післялісові луки (до 10% площі). Більшість сучасних лісів зазнали декількаразового вирубування, природного та штучного лісовідновлення. Унаслідок цього більшість із них є лісовими біогеоценозами, щонайменше дво- або триразової регенерації. На окремих ділянках тепер ростуть штучно створені ялиново-ялицеві середньовікові деревостани. Геологічне підґрунтя представлене переважно продуктами вивітрювання тонко-

шаруватих аргелітів та пісковиків, а також вапнистих глинистих сланців, що сприяють формуванню глибоких глинисто-дрібнощебенистих справжніх нейтральних або слабокислих буроземів.

Таблиця 4

Структура потенційного та сучасного лісового біогеоценотичного покриву у гірській частині басейну р. Лючка

Типи біогеоценозів	Висотні межі, м н. р. м.	Панівні едафотопи	Потенційний					Сучасний				
			S		$Мп_{80}$		PhM	S		Мф		PhM
			га	%	$м^3 \cdot га^{-1}$	$т \cdot га^{-1}$	$т \cdot га^{-1}$	га	%	$м^3 \cdot га^{-1}$	$т \cdot га^{-1}$	$т \cdot га^{-1}$
Ялинові ліси у пригребеневій частині гірських масивів	>900	C_2	910	6,1	535 ± 123	258	413	892	6,0	211	102	163
Ялиново-ялицево-букові ліси середніх частин схилів	650–900	$C_{2–3}$ (68%)	2 541	17,2	450 ± 151	245	417	2 279	15,4	257	140	238
		$D_{2–3}$ (32%)	1 196	8,1	517 ± 91	281	478	1 073	7,2	314	171	290
Дубово-грабово-букові ліси нижніх частин схилів і долин	400–650	$C_{2–3}$ (87%)	8 139	55,0	350 ± 123	236	472	2 393	16,2	167	113	225
		D_3 (13%)	1 216	8,2	380 ± 151	257	514	358	2,4	210	142	284
Вільхово-ясенево-дубові долинні та прируслові ліси	325–400	C_4	402	2,7	380 ± 45	236	519	102	0,7	70	44	96
		D_4	402	2,7	460 ± 51	286	629	–	–	–	–	–
Разом	–	–	14 806	100,0	–	–	–	7 097	47,9	–	–	–

Примітки: Мп80 – середнє значення обсягу стовбурової деревини повних деревостанів віком понад 80 років, PhM – загальна фітомаса, Мф – середнє значення фактичних запасів стовбурової деревини всіх деревостанів, інші позначення – див. табл. 2.

Таблиця 5

Розрахунок обсягів та річного приросту фітомаси та депонованого вуглецю лісового біогеоценотичного покриву у гірській частині басейну р. Лючка

Абревіатури типів біогеоценозів	Тип едафотопу	S, га	Питомий обсяг на 1 га				Загальний обсяг на всю площу			
			PhM, $т \cdot га^{-1}$	C, $т \cdot га^{-1}$	Z_{PhM}, $т \cdot га^{-1} \cdot рік^{-1}$	Z_c, $т \cdot га^{-1} \cdot рік^{-1}$	PhM, тис. т	C, тис. т	Z_{PhM}, тис. $т \cdot рік^{-1}$	Z_c, тис. $т \cdot рік^{-1}$
Гіпотетичний потенційний біогеоценотичний покрив										
Ялинові ліси у пригребеневій частині гірських масивів	C_2	910	413	206,5	5,16	2,58	375,8	187,9	4,7	2,3
Ялиново-ялицево-букові ліси середніх частин схилів	$C_{2–3}$	2 541	417	208,5	5,21	2,61	1 059,6	529,8	13,2	6,6
	$D_{2–3}$	1 196	478	239,0	5,98	2,99	571,7	285,8	7,1	3,6
Дубово-грабово-букові ліси нижніх частин схилів і долин	$C_{2–3}$	8 139	472	236,0	4,29	2,95	3 841,6	1920,8	34,9	24
	D_3	1 216	514	257,0	4,67	3,21	625,0	312,5	5,7	3,9
Вільхово-ясенево-дубові долинні та прируслові ліси	C_4	402	519	259,5	4,72	3,24	208,6	104,3	1,9	1,3
	D_4	402	629	314,5	5,72	3,93	252,9	126,4	2,3	1,6
Разом	–	14 806	–	–	–	–	6 935,2	3467,5	69,8	43,3
Сучасний біогеоценотичний покрив										
Ялинові ліси у пригребеневій частині гірських масивів	C_2	892	163	81,5	3,26	1,63	145,4	72,7	2,9	1,5
Ялиново-ялицево-букові ліси середніх частин схилів	$C_{2–3}$	2 279	238	119,0	3,40	1,83	542,4	271,2	7,7	4,2
	$D_{2–3}$	1 073	290	145,0	4,14	2,23	311,2	155,6	4,4	2,4
Дубово-грабово-букові ліси нижніх частин схилів і долин	$C_{2–3}$	2 393	225	112,5	2,05	1,41	538,4	269,2	4,9	3,4
	D_3	358	284	142,0	4,06	1,78	101,7	50,8	1,5	0,6
Вільхово-ясенево-дубові долинні та прируслові ліси	C_4	102	96	48,0	2,40	0,60	9,8	4,9	0,2	0,1
	D_4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Разом	–	7 097	–	–	–	–	1 648,9	824,4	21,6	12,2

Примітки: C – маса депонованого вуглецю, Z_{PhM} – середній річний приріст фітомаси, Z_c – середній річний приріст депонованого вуглецю, інші позначення – див. табл. 1 і 2.

Локальні кліматичні умови – перехідні від помірно теплого до прохолодно вологого клімату. Лісорослинні умови за матеріалами ґрунтово-лісотипологічного обстеження представлені переважно свіжими та вологими сугрудами та грудами (мезоевтрофними та евтрофними едафотопами). У таких природно-кліматичних умовах типові – мішані ялиново-ялицево-букові деревостани асоціації Dentario glandulosae-Fagetum та Luzulo luzuloidis-Fagetum. За даними лісовпорядкування, максимальні запаси стовбурової деревини таких повних деревостанів віком понад 80 років у мезоевтрофних умовах сягають 450 $м^3 \cdot га^{-1}$, а в евтрофних – 517 $м^3 \cdot га^{-1}$. За умов представництва у таких деревостанах бука 60%, ялини 20% та ялиці 20% усереднена густина деревини становитиме 544 $т \cdot м^{-3}$ сухої деревини. У такому випадку маса стовбурової деревини становить у мезоевтрофних умовах 245 $т \cdot га^{-1}$, в евтрофних – 281 $т \cdot га^{-1}$, а загальна фітомаса відповідно – 417 і 478 $т \cdot га^{-1}$. Сучасні тутешні лісові біогеоценози загалом відзначаються значно нижчими показниками (57% від потенційно можливих). Загалом сучасні обсяги матеріально-енергетичного потенціалу становлять 62–70% від потенційно можливих (табл. 4–6).

Таблиця 6

Річний баланс споживання та продукування матеріально-енергетичного ресурсу унаслідок фотосинтезу лісовим біогеоценозом у гірській частині басейну р. Лючка

Абревіатури типів біогеоценозів	Тип едафотопу	S, га	Питомий обсяг на 1 га				Загальний обсяг на всю площу			
			CO_2, т·га$^{-1}$	H_2O, т·га$^{-1}$	O_2, т·га$^{-1}$	E, ГДж·га$^{-1}$	CO_2, 10^3 т	H_2O, 10^3 т	O_2, 10^3 т	E, 10^3 ГДж
Гіпотетичний потенційний біогеоценотичний покрив										
Ялинові ліси у пригребеневій частині гірських масивів	C_2	910	9,46	3,87	6,88	102,7	8,6	3,5	6,3	93,5
Ялиново-ялицево-букові ліси середніх частин схилів	C_{2-3}	2 541	9,56	3,91	6,95	103,7	24,3	9,9	17,7	263,5
	D_{2-3}	1 196	10,95	4,48	7,97	118,8	13,1	5,4	9,5	142,1
Дубово-грабово-букові ліси нижніх частин схилів і долин	C_{2-3}	8 139	10,82	4,43	7,87	117,3	88,1	36,1	64,1	954,7
	D_3	1 216	11,78	4,82	8,57	127,8	14,3	5,9	10,4	155,4
Вільхово-ясенево-дубові долинні та прируслові ліси	C_4	402	11,89	4,87	8,65	129,0	4,8	2,0	3,5	51,9
	D_4	402	14,41	5,90	10,48	156,4	5,8	2,4	4,2	62,9
Разом	–	14 806	–	–	–	–	159,0	65,2	115,7	1724,0
Сучасний біогеоценотичний покрив										
Ялинові ліси у пригребеневій частині гірських масивів	C_2	892	5,98	2,45	4,35	64,8	5,3	2,2	3,9	57,8
Ялиново-ялицево-букові ліси середніх частин схилів	C_{2-3}	2 279	6,71	2,75	4,88	72,8	15,3	6,3	11,1	165,9
	D_{2-3}	1 073	8,18	3,35	5,95	88,7	8,8	3,6	6,4	95,2
Дубово-грабово-букові ліси нижніх частин схилів і долин	C_{2-3}	2 393	5,16	2,11	3,75	55,9	12,3	5,0	9,0	133,8
	D_3	358	6,51	2,66	4,73	70,6	2,3	1,0	1,7	25,3
Вільхово-ясенево-дубові долинні та прируслові ліси	C_4	102	2,20	0,90	1,60	23,9	0,2	0,1	0,2	2,4
	D_4	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Разом	–	7 097	–	–	–	–	44,2	18,2	32,3	480,4

Примітки: CO_2 – споживання гідрокарбонату, H_2O – споживання води, O_2 – продукування кисню, E – витрати енергії світла.

Біогеоценози дубово-грабово-букових лісів зосереджені в нижніх частинах схилів та гірських долинах у межах висот 400–650 м н. р. м. Сучасний біогеоценотичний покрив тут переважно докорінно змінений господарською діяльністю. Майже 90% площі зайнято сільськими агломераціями та післялісовими луками. Невеликі лісові ділянки трапляються фрагментарно та містять ознаки антропогенної деградації (витоптування, вирубування тощо). Геологічне підґрунтя представлене переважно пухкими щебенистими та дрібнокам'янистими глинистими схиловими відкладами дрібноритмічного флішу. Днище широкої та плоскої Березівської котловини збудоване вапнистими легко- та важкосуглинистими з піщаними прошарками відкладами продуктів вивітрювання аргелітів та алевролітів, а також кварцових і вапнистих пісковиків. Такі геологічні відклади сприятливі для формування глибоких глинистих справжніх частково оглеєних бурозем ів. Локальні кліматичні умови помірно теплі, вологі. Лісорослинні умови у матеріалах ґрунтово-типологічного обстеження діагностовано як свіжі та вологі сугруди, рідше вологі груди (мезо-евтрофні та евтрофні едафотопи). Панівними в таких природно-кліматичних умовах є грабово-букові ліси з дубом звичайним, які можна зарахувати до асоціації Stellario holosteae-Carpinetum betuli. За даними лісовпорядкування, максимальні запаси стовбурової деревини таких повних деревостанів віком понад 80 років у мезоевтрофних умовах сягають 350 м^3·га$^{-1}$, а в евтрофних – 380 м^3·га$^{-1}$. За умови представництва у таких деревостанах бука 60%, граба 20% та дуба 20% усереднена густина деревини становитиме 675 т·м$^{-3}$ сухої деревини. У такому випадку маса стовбурової деревини становить у мезоевтрофних умовах 236 т·га$^{-1}$, а в евтрофних – 257 т·га$^{-1}$; загальна фітомаса відповідно – 472 і 514 т·га$^{-1}$. Сучасні тутешні лісові біогеоценози відзначаються нижчими показниками (47% від потенційно можливих), а загалом сучасні обсяги матеріально-енергетичного потенціалу наявних лісових біогеоценозів становлять лише 14% від потенційно можливих (табл. 4–6).

Біогеоценози вільхово-ясенево-дубових лісів (долинні та прируслові) імовірно в доагрокультурний період займали нижню частину долини р. Лючка (нижче устя притоки Акра) у межах висот 325–400 м н. р. м. Ця частина річкової долини заповнена переважно водоакумулятивними гальково-піщано-глинистими відкладами. У минулому вони, мабуть, були перезволожені стічними та ґрунтовими водами. Природні ґрунти тут могли бути представлені сильнокам'янистими алювіально-акумулятивними глеєвими буроземами та типовими гірськими перегнійними мадами. Останні – доволі потужні та перезволожені ґрунти. Вони містять розвинений гумусовий, нижче – світлий елювіальний, далі – перехідний до породи горизонт. Разом із гірською породою його підстеляє доволі потужний ілювіальний горизонт. Він збагачений глинистими елементами та сполуками відновного заліза та алюмінію. Нині ці ділянки річкової тераси майже повністю зайняті селами та агрокультурними угіддями. Вони локально меліоровані, а тому мало чим нагадують колишні заплавні екосистеми. Зважаючи на окремі залишки прируслових вільшняків і вербняків, а також орієнтуючись на структуру збереженої лісової рослинності в інших гірських місцевостях, можна передбачити, що у минулому тут були поширені переважно сирі та мокрі заплавні лісорослинні умови та росли вологолюбні високопродуктивні ліси за участю вільхи сірої, вільхи клейкої, ясеня звичайного, дуба звичайного, а також осики, в'язів гірського та граболистого. Це – типові угруповання союзу Alno-Ulmion, які можна зара-

хувати до асоціацій Ficario-Ulmetum, Alnetum incanae, Caltho laetae-Alnetum та Ribo nigri-Alnetum. За даними лісовпорядкування, максимальні запаси стовбурової деревини таких повних деревостанів віком понад 80 років у сирих мезоевтрофних умовах сягають 380 $м^3 \cdot га^{-1}$, а в сирих евтрофних – 460 $м^3 \cdot га^{-1}$. За умови представництва у таких деревостанах дуба 60%, вільхи 20% та ясена 20% усереднена густина деревини становитиме 622 $т \cdot м^{-3}$ сухої деревини. У такому випадку маса стовбурової деревини становить у мезо-евтрофних умовах 236 $т \cdot га^{-1}$, а в евтрофних – 286 $т \cdot га^{-1}$, загальна фітомаса відповідно – 519 і 629 $т \cdot га^{-1}$. Сучасні тутешні лісові біогеоценози загалом відзначаються низькими показниками (18% від потенційно можливих), а обсяги матеріально-енергетичного потенціалу за рахунок наявних лісових біогеоценозів становлять лише 5% від потенційно можливих (табл. 4–6).

Антропогенно змінені біогеоценози займають 52% модельної території. Сільські агломерації, житлові та господарські будівлі, транспортні шляхи, городи та сади, займають 30% території, луки та пасовища, а також незаліснені зрубані ділянки – 20%. Разом вони займають 7 708 га. Площа орних земель у 1990–1992 рр. складала орієнтовно 400 га. Вирощували тут традиційно переважно зернові культури та картоплю. За даними відомчих матеріалів Косівської районної державної адміністрації, середня багаторічна продуктивність сінокосів сухої маси складала приблизно сіна 1 $т \cdot га^{-1}$, урожайність зернових – 3 $т \cdot га^{-1}$, картоплі 10 $т \cdot га^{-1}$. Беручи до уваги ці дані, можна розрахувати орієнтовний матеріально-енергетичний баланс унаслідок процесу фотосинтезу цих агрокультурних угідь (табл. 7). Слід зазначити, що середній питомий обсяг матеріально-енергетичного ресурсу удвічі менший, ніж потенційно можливий (якби на цих площах росли мішані широколистяні ліси): споживання CO_2 – орієнтовно 4–5 $т \cdot га^{-1} \cdot р^{-1}$ (картопля, зернові) проти 10–14 (дубові та букові ліси), депонування енергії – 40–60 10^6 $кДж \cdot га^{-1} \cdot р^{-1}$ проти 120–150.

Таблиця 7

Баланс споживання та продукування матеріально-енергетичного ресурсу унаслідок фотосинтезу агрокультурним біогеоценотичним покривом у гірській частині басейну р. Лючка

Тип агрокультури	S, га	Z_{PhM}, $т \cdot га^{-1} \cdot рік^{-1}$	Z_c, $т \cdot га^{-1} \cdot рік^{-1}$	Питомий обсяг				Загальний обсяг на всю площу			
				CO_2, $т \cdot га^{-1}$	H_2O, $т \cdot га^{-1}$	O_2, $т \cdot га^{-1}$	E, $ГДж \cdot га^{-1}$	CO_2, 10^3 т	H_2O, 10^3 т	O_2, 10^3 т	E, 10^3 ГДж
Сіно	7 000	1	0,5	1,83	0,75	1,33	19,93	12,81	5,25	9,31	139,51
Картопля	100	2	1,0	3,67	1,51	2,67	39,81	0,37	0,15	0,27	3,98
Зернові	300	3	1,5	5,52	2,25	3,99	59,72	1,66	0,68	1,20	17,92
Разом	7 708	–	–	–	–	–	–	14,83	6,08	10,77	161,41

Загальний обсяг річного балансу споживання та продукування матеріально-енергетичного ресурсу на всій модельній території сучасного біогеоценотичного покриву за підсумками даних таблиць 6 та 7 становить: споживання CO_2 – 59,1 тис. т, H_2O – 24,4 тис. т, енергії – $641 \cdot 10^3$ ГДж, що рівнозначно 178 ГВт·год, а продукування O_2 – 43,1 тис. т.

Обговорення

Загалом біогеоценотичний покрив модельної території низькогір'я, площа якого 14 806 га, упродовж року внаслідок фотосинтезу за умов відновлення потенційного рослинного покриву міг би депонувати вуглецю 43,3 тис. т, споживаючи при цьому CO_2 – 159 тис. т, H_2O – 65,2 тис. т, світлової енергії – $1724 \cdot 10^3$ ГДж, що рівнозначно 479 ГВт·год. При цьому в атмосферу надійшло б O_2 – 115,7 тис. т. У перерахунку на 1 га це становитиме: C – 2,92 $т \cdot га^{-1}$, CO_2 – 10,7 $т \cdot га^{-1}$, H_2O – 4,4 $т \cdot га^{-1}$, O_2 – 7,8 $т \cdot га^{-1}$, E – 116,4·$ГДж \cdot га^{-1}$, що рівнозначно 32,3 $МВт \cdot год \cdot га^{-1}$. Це високі показники, аналогічні до центральноєвропейських (Newman et al., 2006; Pretzsch, 2009). У випадку сучасного біогеоценотичного покриву ці показники у перерахунку на 1 га такі: C – 1,1 $т \cdot га^{-1}$, CO_2 – 4,0 $т \cdot га^{-1}$, H_2O – 1,6 $т \cdot га^{-1}$, O_2 – 2,9 $т \cdot га^{-1}$, E – 43,3·$МДж \cdot га^{-1}$, що рівнозначно 12 $МВт \cdot год \cdot га^{-1}$. Загалом вони майже утричі нижчі, ніж указані для потенційного стану.

Отримані результати можна перерахувати в одиниці потужності на 1 $м^2$, беручи до уваги тривалість вегетаційного періоду 200 діб на рік і денну тривалість фотосинтезу 10 год, що разом становить 2 000 $год \cdot рік^{-1}$. Із такої умови питома потужність акумульованої енергії потенційним біогеоценотичним покривом становитиме 1,6 $Вт \cdot м^{-2}$, сучасним – 0,6 $Вт \cdot м^{-2}$, втрата не використаної потужності – 1 $Вт \cdot м^{-2}$. Водночас це означає, що ця частка не використаної у процесі фотосинтезу сонячної енергії не депонується у прирості сухої речовини, а витрачається на фізичне нагрівання поверхні ґрунту, води та приземного шару повітря. Очевидно, що це також одна з можливих причин потепління локального клімату. Такі показники могли б бути враховані для моніторингу енергетичного балансу. Зазвичай прийнято враховувати енергетичні витрати при емісії CO_2 промисловістю, транспортом, комунальним господарством тощо та пов'язувати із цим підвищення температури повітря (Energy and Climate Change, 2015). Отримані результати показують, що доцільно було б при цьому оцінювати також вилучення світлової та теплової енергії унаслідок депонування CO_2 у процесі фотосинтезу.

Водночас заслуговує на увагу потенціал можливого вилучення з атмосфери CO_2. Він міг би становити у випадку гіпотетичного потенційного біогеоценотичного покриву 10,7 $т \cdot га^{-1} \cdot га^{-1}$. Однак сучасний біогеоценотичний покрив загалом споживає на рік лише близько 4 $т \cdot га^{-1}$. Таким чином, втрати неспожитого CO_2 становлять 6,7 $т \cdot га^{-1}$, або 167% від спожитої кількості.

Супутній процес до фотосинтетичної активності рослинного покриву – транспірація H_2O листковою поверхнею. На депонування одного кілограма сухої речовини рослин використовується 300–500 кг води. Ця кількість у річному вимірі еквівалентна 300–500 мм опадів. Для цього також необхідні відповідні витрати

енергії, потенціал якої становить приблизно 200 Вт·м$^{-2}$ (Heerwaarden and Teuling, 2014). У нашому випадку при річному депонуванні сухої рослинної речовини орієнтовно 5 т·га$^{-1}$, що відповідно становить 0,5 кг·м$^{-2}$, витрачається 150–250 кг води. У перерахунку на енергетичні витрати це становить орієнтовно 100–150 кВт·год ·м$^{-2}$. За тривалості денного фотосинтезувального періоду 2000 год на рік це потребує його потужності 5,0–7,5 Вт·м$^{-2}$. Таким чином, необхідний енергетичний потенціал для забезпечення фотосинтезу та транспірації для нашого модельного району може становити 6–9 Вт·м$^{-2}$. Отже, часткове використання продукційного потенціалу біогеоценотичного покриву значно зменшує споживання енергії для цього сонячної енергії, а її невикористана частина спричинює нагрівання навколишнього середовища, повітря, води, ґрунту, рослин тощо. Ці порушення матеріально-енергетичного балансу, як відомо, можуть зумовити виникнення небезпечних геофізичних процесів у біосфері (Seidl et al., 2011). Радикальним шляхом запобігання таким явищам, як відомо, є збільшення площі лісів та їх продуктивності (Noormets et al., 2015).

Висновки

Природні кліматично-ґрунтово-гідрологічні умови низькогірного регіону сприятливі для формування високопродуктивного лісового біогеценотичного покриву, здатного упродовж одного року депонувати у середньому майже 3 т·га$^{-1}$ вуглецю, споживаючи при цьому 4,4 т·га$^{-1}$ води та 32,3 МВт·год·га$^{-1}$ світлової енергії. Сучасний лісовий покрив відзначається нижчим матеріально-енергетичним потенціалом фотосинтезу, загальний обсяг якого становить ледве 28% від потенційно можливого. Це зумовлено удвічі меншою площею та продуктивністю сучасних лісів, ніж потенційно можливого лісового покриву. Річний баланс матеріально-енергетичного фотосинтезу агрокультурного біогеоценотичного покриву удвічі менший, ніж потенційно можливий для широколистяних лісів. Це – наслідок нижчої біологічної продуктивності цих угідь.

Загальний потенціал продукції фотосинтезу сучасного біогеоценотичного покриву модельної території становить 38% від потенційно можливого. Унаслідок цього енергетичні втрати складають 20 МВт·год·га$^{-1}$ світлової енергії, на 1,9 т·га$^{-1}$ менше депонованого вуглецю, 6,7 т·га$^{-1}$ менше використаного вуглекислого газу, не використано 2,8 т·га$^{-1}$ води, не повернуто в атмосферу 3,9 т·га$^{-1}$ кисню. Такі результати подібні до отриманих для території Канади (Greig and Bull, 2009), хоча значно нижчі, ніж дані для територій Африки та Азії (Justice et al., 2013; Haverd et al., 2013).

Великий питомий обсяг не використаних біогеоценотичним покривом ресурсів вуглекислого газу та світлової енергії, а також не транспірованої у повітря вологи та на ненадходження кисню можуть спричинити вагомий вплив на місцеві кліматичні умови. Наслідком цього може бути підвищення температури та зниження вологості повітря.

Бібліографічні посилання

Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyi, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).

Calder, I.R., Reid, I., Nisbet, T., Armstrong, A., Green, J.C., Parkin, G., 2002. Study of the potential impacts on water resources of proposed afforestation. Loughborough University report to the Department for environment, food and rural affairs (Defra). Loughborough University, Loughborough.

Energy and Climate Change, 2015. World Energy Outlook Special Report. International Energy Agency. Paris.

Golubec', M.A., Maryskevych, O.G., Kozlovs'kyj, M.P., Kozak, I.I., Krok, B.O., Javornyc'kyj, V.I., Proc', B.G., Shevchuk, A.I., Shpakivs'ka, I.M., Bashta, A.T.V., Kozlovs'kyj, V.I., 2001. Ekologichna sytuacija na pivnichno-shidnomu makroshyli Ukrai'ns'kyh Karpat [The ecological situation in the north-east macroslope of Ukrainian Carpathians Mts.]. Polli, L'viv (in Ukrainian).

Greig, M., Bull, G., 2009. Carbon management in British Columbia's forests: Opportunities and challenges.

Haverd, V., Raupach, M.R., Briggs, P.R., Canadell, J.G., Davis, S.J., Law, R.M., Meyer, C.P., Peters, G.P., Pickett-Heaps, C., Sherman, B., 2013. The Australian terrestrial carbon budget. Biogeosciences 10, 851–869.

Heerwaarden, C.C., Teuling, A.J., 2014. Disentangling the response of forest and grassland energy exchange to heatwaves under idealized land–atmosphere coupling. Biogeosciences 11, 6159–6171.

Justice, C., Wilkie, D., Zhang, Q., Brunner, J., Donoghue, C., 2001. Central African forests, carbon and climate change. Climate Res. 17, 229–246.

Kirschbaum, M.U.F., 2004. Direct and indirect climate change effects on photosynthesis and transpiration. Plant Biology 6, 242–253.

Kolomynova, M.V., 2010. Fizicheskie svojstva drevesiny: Metodicheskie ukazanija dlja studentov special'nosti 250401 «Lesoinzhenernoe delo» [Physical properties of wood: Methodical instructions for students of specialty 250401 "Forestry Engineer Business"]. UGTU, Uhta (in Russian).

Lashhenko, A.G., 2004. Produktyvnist', fitomasa ta deponovanyj vuglec' shtuchnyh dubovyh derevostaniv Podillja [Productivity, phytomass and deposited carbon artificial oak stands of Podillya]. Nac. Agrarn. Univ., Kyiv (in Ukrainian).

Martin, J.H., Waldren, R.P., Stamp, D.L., 2006. Principles of field crop production. Pearson Prentice Hall, Boston.

Mercado, L.M., Lloyd, J., Dolman, A.J., Sitch, S., Patino, S., 2009. Modelling basin-wide variations in Amazon forest productivity. Part 1: Model calibration, evaluation and scaling functions for canopy photosynthesis. Biogeosci. Discuss. 6, 2965–3030.

Milevs'ka, S.J., 2002. Do istorii' osvojennja biogeocenotychnogo pokryvu verhiv'ja basejnu richky Ljuchky [To the history of mastering of the biogeocenotic cover upper reaches of the river Luchka drainage-basin]. Naukovi Osnovy Zberezhennja Biotychnoi' Riznomanitnosti 4, 65–69 (in Ukrainian).

Milevs'ka, S.J., 2004. Suchasna transformacija lisiv verhiv'ja basejnu richky Ljuchky [Contemporary transformation forests of the river Luchka drainage-basin]. Naukovyj visnyk UkrDLTU 14(7), 49–51 (in Ukrainian).

Milevs'ka, S.J., 2014. Cenotichna asocijovanist' pisljalisovih luk pokuts'kogo niz'kogir'ja [Coenotic associatively of after forest meadow in Pokuttia low mountains]. Praci Naukovogo Tovarystva im. Shevchenka 39, 141–150 (in Ukrainian).

Milevskaya, S.Y., 2013. Zminy struktury lisiv hirs'koyi chastyny baseynu richky Lyuchky uprodovzh 1967–2010

rokiv [Changes in the forests structure of the mountain part of Lyuchka river basin during 1967–2010]. Naukovyy Visnyk of Natsional'nyy Lisotekhnichnyy Universytet Ukrayiny 23(18), 22–27 (in Ukrainian).

Milevskaya, S.Y., 2014. Sovremennoe sostojanie lesnoj rastitel'nosti Berezovskogo lesnichestva (Pokutsko-Bukovinskie Karpaty) [Current status of vegetation of Berezovsky forestry (Pokuttya-Bucovina Carpathians)]. Zarządzanie a ochroną przyrody w lasach. Management of Environmental Protection in Forests 8, 179–187 (in Russian).

Milevskaya, S.Y., 2015. Osoblyvosti pohidnyh berezovyh molodnjakiv u nyz'kogir'i' Pokuttja (Ukrai'ns'ki Karpaty) [Features of secondary birch young stands in low mountain Pokuttya (Ukrainian Carpathian mts.)]. Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 23(2), 203–209 (in Ukrainian).

Moroz, K.O., Brygadyrenko, V.V., Pakhomov, A.Y., 2011. Formirovanije fauny napochvennykh bespozvonochnykh peschanoj terrasy r. Orel' v uslovijakh pirogennoj sukcessii [Litter invertebrates fauna formation of the sandy terrace of Orel' river in condition of post-fire succession]. Proc. of the Azerbaijan Soc. of Zool. 3, 423–435 (in Russian).

Neumann, M., Zhao, M., Kindermann, G., Hasenauer, H., 2015. Comparing modis net primary production estimates with terrestrial national forest inventory data in Austria. Remote Sensing 7, 3878–3906.

Newman, G.S., Arthur, M.A., Muller, R.N., 2006. Above- and belowground net primary production in a temperate mixed deciduous forest. Ecosystems 9, 317–329.

Nisbet, T.R., 2002. Implications of climate change: Soil and water. In: Broadmeadow M.S.J. (ed.). Climate change and UK forests. Forestry Commission, Edinburgh. Bulletin 125, 53–68.

Nisbet, T.R., 2005. Water use by trees. Information note of forest research. Forestry Commission, Edinburgh.

Noormets, A., Epron, D., Domec, J.C., McNulty, S.G., Fox, T., Sun, G., King, J.S., 2015. Effects of forest management on productivity and carbon sequestration: A review and hypothesis. Forest Ecol. Manag. 355, 124–140.

Pajtík, J., Konôpka, B., Marušák, R., 2013. Above-ground net primary productivity in young stands of beech and spruce. Lesnícky časopis – Forestry Journal 59(3), 154–162.

Peng, C., Apps, M.J., 1999. Modelling the response of net primary productivity (NPP) of boreal forest ecosystems to changes in climate and fire disturbance regimes. Ecol. Model. 122, 175–193.

Pretzsch, H., 2009. From primary production to growth and harvestable yield and vice versa: Specific definitions and the link between two branches of forest science. Forest dynamics, growth and yield: From measurement to model. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. 41–99.

Schlesinger, W.H., Jasechko, S., 2014. Transpiration in the global water cycle. Agr. Forest Meteorol. 189–190, 115–117.

Seidl, R., Schelhaas, M-J., Lexer, M.J., 2011. Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. Glob. Change Biol. 17, 2842–2852.

Tretjak, P.R., Chernevij, J.I., 2011. Pryrist derevostaniv starshogo viku: Ekologichnyj aspect [Increase of old-age stands: Ecological potential]. Proceedings of the National Academy of Sciences of Ukraine 6, 203–208 (in Ukrainian).

Vasylyshyn, R.D., 2013. Ocinka vmistu energii' u fitomasi derev golovnyh lisotvirnyh porid Ukrai'ns'kyh Karpat [Evaluation of the energy content in phytomass of main forest form species trees in Ukrainian Carpathians]. Bioresursy i Pryrodokorystuvannja. 5, 102–110 (in Ukrainian).

Vasylyshyn, R.D., Bokoch, V.V., Vasylyshyn, O.M., Terent'jev, A.J., 2012. Struktura fitomasy lisovyh biocenoziv Karpats'kogo Nacional'nogo Pryrodnogo Parku. [The structure of the phytomass of forest biocenoses of Carpathian National Park]. Naukovyy Visnyk of Natsional'nyy Lisotekhnichnyy Universytet Ukrayiny 22(4), 77–85 (in Ukrainian).

Vasylyshyn, R.D., Domashovec', G.S., Vasylyshyn, O.M., 2014. Bioproduktyvnist' hvojnyh nasadzhen' Ukrai'ns'kyh Karpat [Productivity conifer forests in the Ukrainian Carpathians]. Naukovyj Visnyk Nacional'nogo Universytetu Bioresursiv i Pryrodokorystuvannja Ukrai'ny. 198(2), 9–15 (in Ukrainian).

Waring, R.H., Landsberg, J.J., Williams, M., 1998. Net primary production of forests: A constant fraction of gross primary production. Tree Physiol. 18, 129–134.

Надійшла до редколегії 09.02.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 26–39.

doi:10.15421/011604

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 574.21+574.476

Функциональная структура сообщества мезопедобионтов дерново-боровой почвы арены р. Днепр

О.В. Жуков, О.Н. Кунах, В.А. Новикова

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепропетровск, Украина

Выявлены функциональные группы почвенных животных дерново-боровой почвы (арена р. Днепр в пределах природного заповедника «Днепровско-Орельский») на основе кластерного анализа RLQ-осей, полученных как результат взаимодействия матрицы сообщества, матрицы эдафических параметров и матрицы экоморф почвенных животных. Количественный учет почвенной мезофауны позволил установить, что сообщество животных – обитателей дерново-боровой почвы характеризуется численностью 68,9 ± 14,6 экз./м^2 и представлено 20 видами, 8 форм определены до уровня рода, семейства или отряда. Два вида представлены личиночной и имагинальными фазами (*Anatolica eremita* (Steven, 1829) и *Calathus ambiguus* (Paykull, 1790)). Учет животных альтернативными способами позволил расширить список до 38 видов либо форм видового уровня. Уровень численности и разнообразия для дерново-боровой почвы на арене является не высоким, если сравнивать с другими типами почв арены р. Днепр. Этот результат подтверждается упрощенной экологической структурой сообщества. Преобладающий экологический облик сообщества можно охарактеризовать как степной, ксерофильный, олиготрофоценоморфичный. В топоморфической структуре отсутствуют норники, а в трофоморфической – сапрофаги. Только дополнительные сборы альтернативными методами позволили установить в сообществе наличие сапрофагов и норников. Последняя экологическая группа представлена чесночницей обыкновенной. Форморфическая структура сообщества отличается наибольшим разнообразием. В ней соразмерно представлены различные стратегии перемещения животных в почве.

Ключевые слова: почвенные животные; ординация; RLQ-анализ; экоморфы; твердость почвы

The functional organisation of the mesopedobionts community of sod pinewood soils on arena of the river Dnepr

O.V. Zhukov, O.N. Kunah, V.A. Novikova

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

We revealed the functional groups of the animals of sod pinewood soils (arena of the river Dnepr in the "Dneprovsko-Orelsky" Nature Reserve) on the basis of cluster analysis of the RLQ-axes received as result of interaction of matrix of community, matrix of edaphic parameters and matrix of ecomorphs of soil animals. The quantitative account of soil mesofauna has allowed us to establish that the community of animals inhabiting sod pinewood soils is represented by 20 species at a density of 68.9 ± 14.6 ind./m^2, 8 forms were identified at the level of genus, family or order. Two species were represented by their larval and imago phases (*Anatolica eremita* (Steven, 1829) and *Calathus ambiguus* (Paykull, 1790)). A count of animals conducted in an alternative way has allowed us to expand the list to 38 species or forms at species level. The level of abundance and diversity for sod pinewood soils on the arena is not high compared with other types of soils of the arena of the river Dnepr. This result shows that the community has a simplified ecological structure. The prevailing ecological structure of the community can be characterised as steppe, xerophilous, oligotrophocoenomorphic. Anecic animals are absent from the topomorphic structure and saprophagous animals absent from the trophic structure. Only additional collection by alternative methods has allowed us to establish the presence in the community of saprophagous and anecic animals. The latter ecological group is represented by the extremely mobile vertebrate species *Pelobates fuscus*. The foromorphic structure of the community differs by its great variety. In this structure various strategies of animals' movement through the soil are proportionately represented. On the one hand, we see various ways of movement of herpetobiont animals, mainly insect imagoes, which as a whole differ in their considerable migratory potential. This circumstance staticizes the historical reasons for the formation of the studied community. On the other hand, in the community there are various strategies of move-

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, пр. Гагаріна, 72, Дніпропетровськ, 49010, Україна
Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Gagarin Ave., 72, Dnipropetrovsk, 49010, Ukraine
Tel.: +38-056-760-84-38. E-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru

ment in the soil that allow us to assume or determine the reasons or causes of structurization of an ecological niche. Environmental factors are described by two groups of indicators, edaphic properties and values of phytoindicator scales. The mesopedobionts community structure is presented as a classical matrix of species/sampling points. The ecology of communities is principally focused not on taxonomic features but on biological properties (traits) of species. Such features can act on ecomorphs of soil animals. The direct functional analysis of relationship of biological properties of species with variables of environment by means of data on the abundance of species demands association of three matrixes of data. Such problem can be tackled by means of the RLQ-analysis. A key aspect of structurization of communities of soil mesofauna is differentiation in trophic traits. The organisation of a community of soil animals in an ecological space set by axes RLQ can be displayed in the form of a natural variation of RLQ-axes in geographical space. Everything in the RLQ is represented, as follows from the mathematical nature of this generalisation, an independent aspect of the coordinated variation of structure of a community of soil animals, properties of environment and ecomorphic features of mesopedobionts.

Keywords: soil animals; ordination; RLQ-analysis; ecomorphs; soil penetration resistance

Введение

Экологические процессы определяются воздействиями на различных масштабных уровнях, которые находятся в диапазоне от локального до глобального (Legendre, 1993). В естественных сообществах наблюдаемые пространственные паттерны являются результатом действия факторов окружающей среды и определяются биологическими или историческими причинами (Dray et al., 2006; Shtirts, 2015). Действие этих причин не является взаимоисключающим, а скорее является комплементарным (Jiménez et al., 2014). Существование пространственных структур сообществ видов предполагает действие, по меньшей мере, одного из структурирующих факторов. К числу таких факторов можно отнести пространственно распределенные факторы среды, которые приводят к структурированию сообщества в соответствии с теорией экологической ниши (Hutchinson, 1957, 1965). Виды группируются на некоторых пространственных уровнях в результате межвидовых взаимодействий (Schoener, 1974; Wilson and Habiba, 1995; Belyea and Lancaster, 1999). Межвидовые взаимодействия могут привести к двум противоположным типам динамики. Сильные взаимодействия могут сделать сообщество либо детерминистским, либо исторически обусловленным (Chase, 2003). Исторические обстоятельства в соответствии с теорией нейтральности (Ellwood et al., 2009), или стохастические вариации в истории появления видов в сообществе (Drake, 1990; Weslien et al., 2011) могут оказать существенное влияние на сообщество. Однако идиосинкратичность исторических эффектов представляет значительное препятствие для предсказания динамики экосистемных функций (Fukami et al., 2010). Очень важно оценить, вклад какого из процессов является наибольшим, особенно с учетом того, что исторические процессы и история перемещения видов в данный момент времени не наблюдаемы (Fukami, 2010; Konovalova et al., 2010; Kulbachko et al., 2011; Jiménez et al., 2014). Решение этой проблемы может находиться в исследовании пространственных масштабов, в пределах которых имеет значение история формирования комплексов живых организмов (Baljuk et al., 2014). В соответствии с детерминистской точкой зрения, условия окружающей среды определяют то, какой из видов регионального пула останется в сообществе в результате видовых взаимодействий. В этом случае история иммиграции не влияет на финальную композицию видов. Если же сообщество является исторически обусловленным, то условия среды не определяют единственное климаксовое сообщество (Fukami, 2010). Роль для сообщества таких пространственных характеристик, как размер пятен, где сообщество представлено, уровень их изоляции и пространственная гетерогенность, зависит от способности видов к перемещению (Cadotte and Fukami, 2005).

Геостатистика дает возможность оценить пространственную изменчивость свойств среды и почвенных организмов (Rossi et al., 1996; Rossi et al., 2003). Однако для моделирования пространственных структур на различных масштабных уровнях необходимы другие статистические инструменты, к числу которых относится анализ главных координат матрицы соседства (principal coordinates of neighbor matrices – PCNM) (Dray et al., 2006; Borcard and Legendre, 1994; Borcard et al., 2004). Этот подход позволяет связать варьирование свойств среды со структурой сообщества на различных пространственных уровнях (Rossi et al., 1996; Borcard and Legendre, 1994).

Сообщества почвенных организмов структурированы в силу их ответа на пространственную изменчивость почвенных ресурсов (Drake, 1990; Decaëns et al., 2009; Jiménez et al., 2012; Blanchet et al., 2013), что позволяет сосуществовать конкурирующим видам в пределах некоторого участка пространственно гетерогенной среды (Amarasekare, 2003; Jiménez et al., 2012). Почвенные беспозвоночные формируют пространственные паттерны, которые изменяются от размеров отдельных агрегатов (Ettema and Yeates, 2003) до размеров отдельных растений (Rossi et al., 1996), сельскохозяйственных полей и естественных экосистем (Decaëns and Rossi, 2001; Rossi, 2003; Whalen, 2004; Kunah et al., 2014). Оценена взаимосвязь свойств среды и сообществ дождевых червей с учетом многомасштабного взаимодействия (Jiménez et al., 2014). Отношения между пространственной структурой сообщества дождевых червей и почвенных свойств демонстрируют многоуровневый характер. Среди почвенных свойств, которые описывают вложенную структуру популяций в пределах многоуровневого градиента, можно выделить детальномасштабную (< 10 м) и среднемасштабную (10–20 м) компоненты. Почвенные свойства описывают 1–48% изменчивости пространственной вариации сообществ дождевых червей (Jiménez et al., 2014).

Взаимоотношения между видовыми особенностями и свойствами окружающей среды обычно оцениваются непрямо с помощью двухшагового анализа. Во-первых, обилие видов связывается с условиями окружающей среды, а реакция видов на изменчивость свойств среды соотносится затем с биологическими или физиологическими особенностями видов (Thuiller et al., 2004; Santoul et al., 2005; Brind'Amour et al., 2011). Анализ RQL позволяет соотнести экологические особенности видов с условиями

окружающей среды (Doledec et al., 1996). Этот анализ исследует совместную структуру трех таблиц данных: R-таблица (содержит переменные окружающей среды), Q-таблица (содержит видовые особенности) и L-таблица (обилие видов) (Doledec et al., 1996; Dray et al., 2002). L-таблица выполняет функцию связи между таблицами R и Q и измеряет интенсивность связи между ними. Перед собственно анализом проводятся три отдельных анализа. Анализ соответствий применяется для L-таблицы, в результате чего получают оптимальную корреляционную структуру между сайтами и весами численности видов. Ординация таблиц R и Q выполняется с помощью анализа главных компонент. Таким образом, RQL выполняет анализ коинерции кросс-матриц R, Q и L. Этот анализ максимизирует ковариацию между весами изучаемых сайтов с учетом свойств окружающей среды, выраженных таблицей R, и весами видов с учетом их экологических свойств, выраженных таблицей Q (Minden et al., 2012). В результате может быть получена лучшая совместная комбинация ординации сайтов по их характеристикам окружающей среды, ординации видов по их свойствам и одновременно ординации видов и сайтов (Thuiller et al., 2006). RQL-анализ объединяет три отдельных ординационных решения с максимизацией ковариации между особенностями видов и свойствами окружающей среды посредством анализа коинерции (Bernhardt-Romermann et al., 2008). Иерархический кластерный анализ весов видов по двум осям RQL по методу Варда дает функциональные группы (Minden et al., 2012). Оптимальное число групп можно получить с помощью критерия Калинского (Calinski and Harabasz, 1974). Кластеры показывают распределение видов в пространстве особенностей видов – экологическое пространство (Minden et al., 2012; Kunah et al., 2013).

Цель настоящего исследования – выявить функциональные группы почвенных животных дерново-боровой почвы (арена р. Днепр в пределах природного заповедника «Днепровско-Орельский») на основе кластерного анализа RLQ-осей, полученных как результат взаимодействия матрицы сообщества, матрицы эдафических параметров и матрицы экоморф почвенных животных.

Материал и методы исследований

Исследования проведены в апреле – мае 2014 г. в природном заповеднике «Днепровско-Орельский». Исследуемый полигон заложен на участке, который находится на арене р. Днепр (N 48°30’47", E 34°49’36"). Полигон состоит из 7 трансект. Каждая трансекта составлена из 15 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляет 3 м. Полигон расположен в направлении с юга на север. Начальные пробные точки полигона находятся у основания дюнного всхолмления. Полигон своей правой частью заходит на дюну, а его левая часть эту дюну огибает. На вершине дюны находятся чернокленовые кусты. У основания дюны расположены несколько отдельно стоящих сосен. Преобладающий тип растительности – псаммофильная степь.

В каждой точке сделаны почвенно-зоологические пробы размером 0,25 × 0,25 м для количественного учета почвенной мезофауны (результаты представлены как L-таблица). Для уточнения видового списка сообщества проведены сборы животных альтернативными способами. В центральной расти полигона размещали ловушки Барбера (три стеклянные банки 0,5 л расставлены на вершинах равностороннего треугольника со стороной 3 м, фиксатор – концентрированный раствор соли и этиленгликоль). Также проведено обследование скоплений подстилки и других растительных остатков.

В пределах каждого квадрата размером 3 × 3 м проведено описание растительности. Измерение твердости почв проводили в полевых условиях с помощью ручного пенетрометра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Погрешность результатов измерений прибора составляет 8%. Измерения проводили конусом с размером поперечного сечения 2 см^2. В пределах каждой точки измерения твердости почвы проводили в однократной повторности. Почвенную температуру измеряли в период с 13 до 14 часов цифровыми термометрами WT-1 (ПАО «Стеклоприбор», http://bit.steklopribor.com, точность – 0,1 °С) на глубине 5–7 см. Измерения температуры сделаны в трехкратной повторности в каждой пробной точке. Агрегатную структуру оценили методом сухого просеивания по Савинову, плотность почвы – по Качинскому, влажность почвы – весовым методом (Vadunina and Korchagina, 1986).

Статистические расчеты проведены с помощью программы Statistica 7.0 и программной оболочки Project R "R: A Language and Environment for Statistical Computing" (www.R-project.org). Оценивание доверительных интервалов и стандартного отклонения численности почвенных животных проведено с помощью бутстреп-подхода и выполнено средствами пакета bootES (Kirby and Gerlanc, 2013). Характеристика экоморф растений приведена по А.Л. Бельгарду (Belgard, 1950) и В.В. Тарасову (Tarasov, 2005, 2012), балльная оценка экоморф приведена по Н.М. Матвееву (Matveev, 2011), фитоиндикационные шкалы растений приведены по Я.П. Дидуху (Didukh, 2011). Эдафические характеристики, фитоиндикационные шкалы и индексы, основанные на экоморфах А.Л. Бельграда, многомерные шкалы растительного сообщества (Ganga et al., 2015) представлены как R-таблица. Q-таблица представлена экоморфами почвенных животных (Zhukov, 2009, 2010). Статистические процедуры RQL-анализа выполнены с помощью пакета ade4 для оболочки R (The R Foundation for Statistical Computing, 2010). Значимость RQL оценена с помощью процедуры randtest.rlq.

Результаты и их обсуждение

В почве исследуемого полигона при ручной разборке проб обнаружено 29 видов почвенных животных. Дополнительные способы отлова (ловушки Барбера, осмотр разлагающихся остатков деревьев, коры, подстилки) позволили установить список животных из 40 видов (табл. 1). Плотность почвенной мезофауны изученного полигона составляет 68,9 ± 14,6 экз./м^2.

Таблица 1

Видовой состав, обилие (L-таблица) и экоморфы (Q-таблица) почвенной мезофауны

Семейство	Вид	Ценоморфы	Гигроморфы	Трофоценоморфы	Топоморфы	Трофоморфы	Форморфы	Численность, x ± SE, экз./м^2
Lycosidae	Lycosidae spp.	St	Ks	OlgTr	Ep	ZF	A3	12,3 ± 1,2
Geophilidae	*Pachymerium ferrugineum* (C.L. Koch, 1835)	St	Ks	OlgTr	Ep	ZF	A2	1,5 ± 0,6
Lithobiidae	*Lithobius forficatus* (Linnaeus, 1758)	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A3	+
Byrrhidae	*Byrrhus pilula* (Linnaeus, 1758) (larvae)	St	Ms	MgTr	End	FF	B7	1,8 ± 0,5
Carabidae	*Amara sp.*	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	0,3 ± 0,1
	Calathus ambiguus (Paykull, 1790)	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	2,5 ± 0,4
	C. melanocephalus (Linnaeus, 1758)	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	0,1 ± 0,02
	Calosoma inquisitor (Linnaeus, 1758)	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	3,1 ± 0,5
	Carabus hungaricus scythus Motschulsky, 1847	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	0,7 ± 0,1
	Calathus ambiguus (Paykull, 1790) (larvae)	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	0,2 ± 0,2
	Calosoma inquisitor (Linnaeus, 1758)	Pr	Hg	MsTr	Ep	ZF	A3	+
Chrysomelidae	Chrysomelidae spp. (larvae)	St	Ks	OlgTr	End	FF	B7	3,2 ± 0,9
Curculionidae	*Otiorrhynchus sp.* (larvae)	St	Ks	MsTr	End	FF	B7	4,1 ± 0,8
Dermestidae	*Dermestes laniarius* Illiger, 1801	St	Ks	MgTr	Ep	SF	A3	+
	D. undulatus Brahm, 1790	St	Ks	MgTr	Ep	SF	A3	+
Elateridae	*Selatosomus aeneus* (Linnaeus, 1758) (larvae)	Sil	UHg	MgTr	End	FF	B5	1,2 ± 0,4
	Cardiophorus cinereus (Herbst, 1784) (larvae)	St	Ks	OlgTr	End	ZF	A2	4,7 ± 0,9
	Prosternon tessellatum (Linnaeus, 1758)	Pr	Ks	OlgTr	Ep	ZF	B5	+
Lucanidae	*Dorcus parallelipipedus* (Linnaeus, 1758)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	A1	+
Staphylinidae	Staphylinidae spp.	St	Ks	OlgTr	Ep	ZF	A1	0,3 ± 0,2
Tenebrionidae	*Podonta daghestanica* Reitter, 1885 (larvae)	St	Ks	MsTr	End	FF	B6	3,4 ± 0,9
	Anatolica eremita (Steven, 1829)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	1,8 ± 0,5
	A. eremita (Steven, 1829) (larvae)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	0,5 ± 0,3
	Crypticus quisquilius (Linnaeus 1761) (larvae)	St	Ms	MsTr	End	FF	B6	1,2 ± 0,4
	Blaps halophila Fischer, 1822	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	0,1 ± 0,01
	Pimelia subglobosa (Pallas, 1781)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	0,3 ± 0,1
	Platyscelis polita (Sturm, 1807)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	0,4 ± 0,1
	Prosodes obtusa (Fabricius, 1798)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	0,3 ± 0,1
	Tentyria nomas (Pallas, 1781)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	3,9 ± 0,8
Melolonthidae	*Anoxia pilosa* (Fabricius, 1792) (larvae)	St	Ks	MsTr	End	FF	B7	8,5 ± 1,4
Scarabaeidae	*Onthophagus ovatus* (Linnaeus, 1767)	St	Ks	MsTr	End	SF	B7	+
Silphidae	*Nicrophorus investigator* (Zetterstedt, 1824)	PrSil	Ms	MgTr	Ep	ZF	A3	+
	Nicrophorus vespillo (Linnaeus, 1758)	PrSil	Ms	MgTr	Ep	ZF	A3	+
Therevidae	*Thereva sp.* (larvae)	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2	1,1 ± 0,3
Asilidae	*Cyrtopogon lateralis* (Fallen, 1814) (larvae)	St	Ks	MsTr	End	ZF	B5	1,2 ± 0,5
Tabanidae	*Tabanus sp.* (larvae)	Pr	Ms	OlgTr	End	ZF	B4	2,7 ± 0,8
Noctuidae	*Agrotis sp.* (larvae)	Sil	Ks	MsTr	End	FF	B4	6,4 ± 1,0
Cochlicopidae	*Cochlicopa lubrica* (O.F. Muller, 1774)	Sil	Hg	MsTr	Ep	FF	A1	0,3 ± 0,2
Succineidae	*Succinella oblonga* (Draparnaud, 1801)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	0,3 ± 0,3
Pelobatidae	*Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)	Pr	Ms	OlgTr	An	FF	B6	+

Примечания: ценоморфы: St – степанты, Pr – пратанты, Pal – паллюданты, Sil – сильванты; гигроморфы: Ks – ксерофилы, Ms – мезофилы, Hg – гигрофилы, UHg – ультрагигрофилы; трофоценоморфы: MsTr – мезотрофоценоморфы, MgTr – мегатрофоценоморфы, UMgTr – ультрамегатрофоценоморфы; топоморфы: End – эндогейные, Ep – эпигейные, Anec – норники; форморфы: A – перемещение с помощью существующей трещиноватости почвы, B – активное прокладывание ходов, 1 – размеры тела меньше трещиноватости почвы, 2 – размеры тела соизмеримые с трещиноватостью, 3 – размеры тела больше полостей в подстилке или соизмеримые с крупными щелями или трещинами в почве, 4 – перемещение с изменением толщины тела, 5 – перемещение без измерения толщины тела, 6 – рытье нор с помощью конечностей, 7 – C-образная форма тела; трофоморфы: SF – сапрофаги, FF – фитофаги, ZF – зоофаги, + – альтернативный способ лова.

Доминирующей по численности и самой разнообразной группой являются насекомые – личинки и имаго, которые в среднем составили 79,0% от суммарной численности сообщества. Следующей по значимости в сообществе группой являются пауки – 17,9% численности сообщества. Значительно реже встречаются губоногие многоножки, представленные собственно почвенным видом *Pachymerium ferrugineum* (2,2% численности) и подстилочным видом *Lithobius forficatus*, который обнаружен с помощью ловушек Барбера. Моллюски представлены *Cochlicopa lubrica* и *Succinella oblonga* (0,9% численности сообщества). Среди всего сообщества почвенных животных личиночные стадии составляют 40,1%. Личинки обнаружены только для насекомых,

среди них эта возрастная стадия составляет 73,6%. Наиболее разнообразной и обильной группой насекомых являются чернотелки. Они представлены 9 видами. Наиболее многочисленны имаго *Tentyria nomas* и личинки *Podonta daghestanica*. Суммарная численность Tenebrionidae составляет 12,0 ± 3,1 экз./м^2. Среди чернотелок личинки составляют 40,4% численности. Семейству Tenebrionidae в сообществе немного уступает семейство Melolonthidae, которое представлено только личиночной фазой *Anoxia pilosa* (8,5 ± 1,4 экз./м^2). Важным компонентом сообщества мезопедобионтов являются жужелицы (7 видов, 7,0 ± 1,3 экз./м^2, среди которых 2,1% составляют личинки). В сборах установлены личиночные и имагинальные стадии *Calathus ambiguus*. Дополнительными способами лова установлены *Calosoma inquisitor* и вид, который включен в Красную книгу Украины – *Carabus hungaricus* (Brygadyrenko and Fedorchenko, 2008). Семейство Elateridae представлено двумя видами на личиночной фазе: *Selatosomus aeneus* и *Cardiophorus cinereus* (5,9 ± 1,4 экз./м^2). С помощью ловушек Барбера зарегистрирован *Prosternon tessellatum*. Также с помощью ловушек Барбера установлены два представителя семейства Dermestidae (*Dermestes laniarius* и *D. undulates*) и два представителя семейства Silphidae (*Nicrophorus investigator* и *N. vespillo*). Одним видом представлены семейства Byrrhidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Staphylinidae, Lucanidae, Scarabaeidae, Asilidae, Tabanidae. До уровня семейства определены личинки семейства Noctuidae. Также следует отметить наличие в сообществе представителя позвоночных, который по формальным признакам может быть отнесен к мезопедобионтам – чесночницу обыкновенную (*Pelobates fuscus*).

В сообществе (рис. 1) по численности доминируют степанты (86,0%), значительно меньше сильвантов (19,0%). Пратанты и палюданты вместе составляют около 2,0% по численности. Гигроморфы представлены ксерофилами (81,0%) и мезофилами (17,0%). Гигрофилы составляют 2,0%. В топоморфической структуре преобладают эндогейные формы (62,0%), значительно меньше эпигейных (38,0%). Норники представлены только чесночницей обыкновенной, которая зарегистрирована с помощью альтернативного способа отлова.

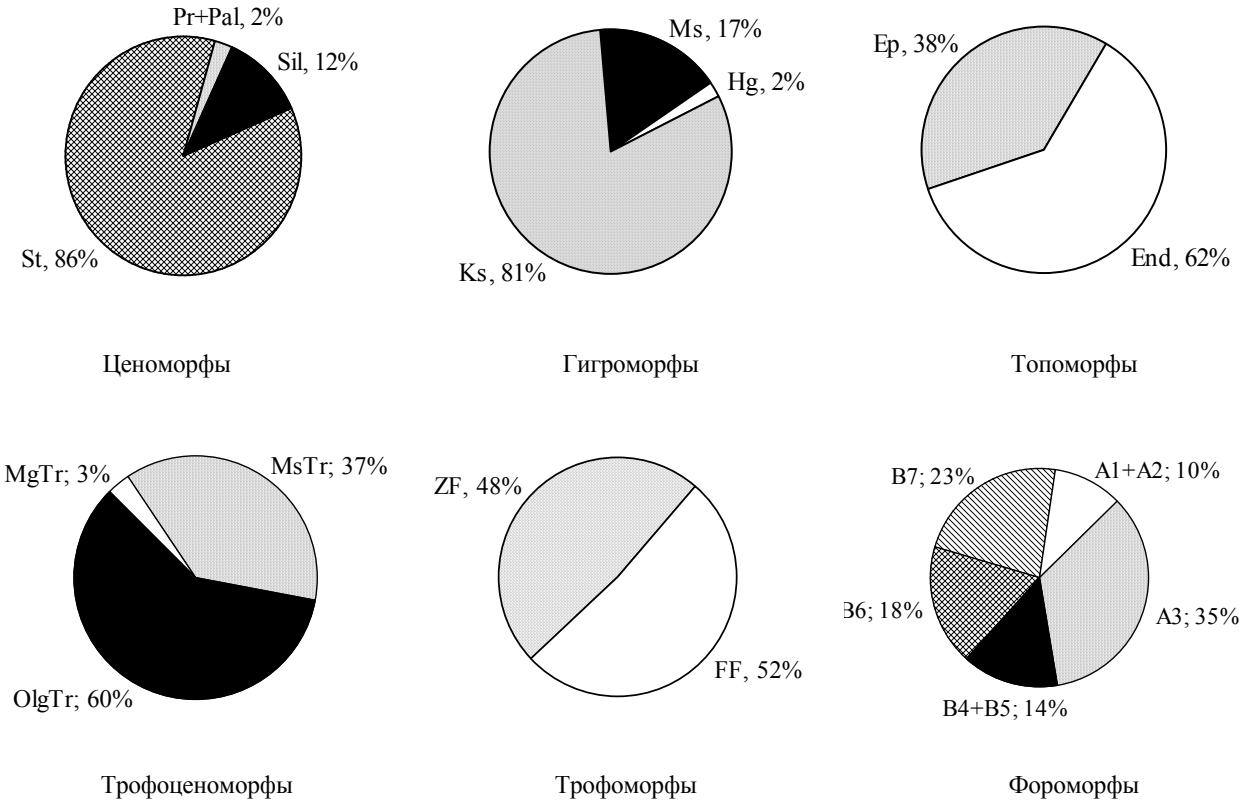


Рис. 1. Экоморфическая структура сообщества почвенной мезофауны: условные обозначения см. табл. 1

В структуре трофоценоморф преобладают олиготрофоценоморфы (60,0%), значительно меньше мезотрофоценоморф (37,0%) и эпизодически встречаются мегатрофоценоморфы (3,0%). Трофическая структура сообщества представлена фитофагами (52,0%) и зоофагами (48,0%). Сапрофаги в сообществе установлены только при помощи альтернативных способов сбора.

Преобладающими форморфами являются различные варианты активных прокладывателей ходов – B7 (С-образная форма тела), B6 (роют норы с помощью конечностей), B4 + B5 (перемещаются с изменением или без изменения толщины тела). Но наибольшую роль в сообществе играют фороморфы A3 (перемещение с помощью существующей трещиноватости почвы, размеры тела больше полостей в подстилке или соизмеримые с крупными щелями или трещинами в почве).

Эдафические характеристики могут рассматриваться как детерминанты экологического пространства сообщества мезопедобионтов (табл. 2–4).

Таблица 2

Твердость почвы (МПа)

Глубина, см	x ± SE	CV, %	Корреляция с RLQ осями (только достоверные *r* на уровне *p* < 0,05)			
			1	2	3	4
0–5	0,65 ± 0,02	26,8	–	–	0,44	0,33
5–10	0,95 ± 0,02	19,6	0,29	–	0,61	–
10–15	1,34 ± 0,02	18,7	0,21	–	0,63	–
15–20	1,73 ± 0,04	20,7	0,33	–	0,74	–
20–25	2,11 ± 0,04	21,7	0,45	–	0,77	–0,23
25–30	2,45 ± 0,06	26,4	0,55	–	0,78	–0,34
30–35	2,79 ± 0,08	29,7	0,58	–	0,81	–0,43
35–40	3,05 ± 0,09	28,8	0,62	–	0,82	–0,45
40–45	3,38 ± 0,08	25,5	0,55	–	0,80	–0,44
45–50	3,76 ± 0,08	22,7	0,54	–	0,79	–0,50
50–55	4,16 ± 0,08	19,7	0,45	–	0,79	–0,46
55–60	4,42 ± 0,07	16,0	0,45	–	0,85	–0,43
60–65	4,55 ± 0,06	14,2	0,38	–	0,87	–0,42
65–70	4,70 ± 0,06	13,0	0,25	–	0,90	–0,43
70–75	4,73 ± 0,06	12,1	0,23	–	0,89	–0,37
75–80	4,80 ± 0,06	12,9	0,28	–	0,91	–0,36
80–85	4,74 ± 0,06	12,9	0,35	–	0,80	–0,42
85–90	4,75 ± 0,06	12,7	0,25	–	0,88	–0,37
90–95	4,75 ± 0,06	12,0	0,35	–	0,78	–0,39
95–100	4,72 ± 0,05	11,6	0,51	–	0,85	–0,44

Для твердости почвы на изучаемом участке характерно монотонное увеличение с ростом глубины. В верхнем почвенном слое твердость в среднем составляет 0,99–1,07 МПа, в нижнем – 3,82–4,15 МПа. Средние значения твердости почвы в пределах изучаемого полигона в период проведенных исследований превышают критические для роста корневых систем растений (3,0–3,5 МПа) (Medvedev, 2008) начиная с почвенных слоев 35–40 см. Это позволяет предположить, что в пределах корнеобитаемого слоя почвы сформированы приемлемые условия по критерию твердости для роста травянистых растений. Коэффициент вариации твердости почвы изменятся в пределах от 11,6% до 29,7%. В профильном распределении этого показателя наблюдаются два максимума: на глубине 0–5 (26,8%) и 30–35 см (29,8%). После максимума на 30–35 см с увеличением глубины наблюдается монотонное снижение коэффициента вариации твердости почвы.

Путем просеивания получено фракционирование изученной почвы (табл. 3). Формально просеивание по Савинову дает возможность оценить агрегатную структуру почвы. Песчаные почвы являются дезагрегированными и фактически фракции имеют маркер механического состава почвы без тонкого фракционирования компонентов менее 0,25 мм. Песок мелкий и средний составляет основу фракционной структуры почвы (41,0 ± 1,3 и 46,7 ± 1,2% соответственно). Менее значимые фракции характеризуются большим уровнем вариабельности. Коэффициент вариации почвенных фракций – 25,2–342,0%. Корни растений можно рассматривать как биотическую фракцию в почвенной структуре. Этот показатель составляет 13,8 ± 1,4% с коэффициентом вариации 101,2%.

Таблица 3

Эдафические характеристики пробного участка

Характеристика	x ± SE	CV, %	Корреляция с RLQ осями (только достоверные *r* на уровне *P* < 0,05)			
			1	2	3	4
Температура слоя почвы 5–7 см, ºС, 02.07.2014, 9 ч 15 мин	22,72 ± 0,27	12,2	0,83	0,37	0,26	–0,27
08.07.2014, 9 ч 45 мин	22,01 ± 0,30	14,1	0,77	0,30	0,27	–0,21
08.07.2014, 11 ч 15 мин	23,86 ± 0,36	15,5	0,77	0,37	0,33	–0,29
SE температуры	1,50 ± 0,09	59,5	0,46	0,29	0,32	–0,22
Влажность почвы, % (Moisture)	1,78 ± 0,15	85,6	–0,81	–	–	0,29
Плотность почвы, г/см^3 (Density)	1,39 ± 0,02	14,2	0,68	–	–	–0,28
Гравий 2,0–3,25 мм (Gravel_1)	1,46 ± 0,49	342,0	–	–	–	–
Гравий 1,0–2,0 мм (Gravel_2)	7,61 ± 1,14	153,3	–	–	–	–
Песок крупный 0,5–1,0 мм (Sand)	2,34 ± 0,30	129,1	–	–	–	–
Песок средний 0,25–0,5 мм (Silt)	46,71 ± 1,15	25,2	0,60	0,25	–	–0,38
Песок мелкий <0,25 мм (Loam)	41,00 ± 1,26	31,5	–0,25	–	–	–
Корни, % (Roots)	13,83 ± 1,37	101,2	–0,40	–0,66	–	0,22

Влажность верхнего почвенного слоя очень невелика и составляет 1,78 ± 0,15% с коэффициентом вариации 85,6%. Температура почвы характеризуется коэффициентом вариации 12,2–15,5%. Гораздо более высоким

уровнем вариабельности характеризуется изменчивость температуры во времени, выраженная с помощью стандартного отклонения температуры в данной точке пространства по времени. Это свидетельствует о том, что разные сайты в пределах изученного полигона характеризуются различной скоростью нагревания и остывания, что наряду с температурой как таковой можно рассматривать как отдельный экологический фактор, который, вероятно, может приводить к структурированию сообщества почвенных животных.

Растительность экспериментального участка можно охарактеризовать как такую, которая соответствует неморальному климату (в среднем по сообществу Tm = 9,62) с фитоиндикационной оценкой обеспечением теплом 48,1 ккал/см*см*год (табл. 4). Режим континентальности можно оценить как материковый/субконтинентальный (Kn = 10,1). Гумидность климата по данным фитоиндикации можно оценить как среднестепную (Hd = 7,74). В среднем значение Om-шкалы находится на уровне 10,97, что соответствует разнице между осадками и испарением 54,85 мм/год. Это позволяет омброклимат охарактеризовать как гумидный. Как отмечено в работе Г.Н. Лысенко и соавт. (Lisenko et al., 2010), морозность климата является одним из важнейших лимитирующих экологических факторов, который прямо влияет на пространственное распределение видов в растительных группировках, так как во многих случаях именно условия зимовки определяют возможность роста растений в том или ином экотопе. Значение Cr-фактора для растительности составляет 10,1, что соответствует температуре самого холодного месяца 0,48 °C, которая характеризует мягкие и теплые зимы. Фитоиндикация общего солевого режима участка позволила установить, что изучаемый эдафотоп можно отнести к категории небогатых / довольно богатых почв. По фитоиндикационному оцениванию уровень азотного питания почвы можно определить как безазотные / очень бедные азотом. Эти почвы можно отнести к группе слабокислых. По режиму освещения эдафотоп можно отнести к категории почв открытых пространств. Режим переменности увлажнения можно оценить как сильно переменный. Растения относительно содержания карбонатов относятся к преимущественно гемистенотопным акарбонатофилам. Относительно аэрации почвы растения относятся к гемистенотопным субаэрофилам (Ganga et al., 2015).

Таблица 4

Характеристики растительного покрова пробного участка

Характеристика	x ± SE	CV, %	Корреляция с RLQ осями (только достоверные *r* на уровне $p < 0,05$)			
			1	2	3	4
Фитоиндикационные шкалы Я. П. Дидуха (Diduh, 2011)						
Hd	7,74 ± 0,02	2,7	–0,49	0,45	–	–
ffl	9,42 ± 0,02	1,8	0,31	0,57	–	–
Rc	7,59 ± 0,02	2,2	–0,65	–	–	0,25
Sl	6,16 ± 0,02	3,1	–	–	–	0,32
Ca	7,68 ± 0,01	1,7	–	–	–0,28	0,40
Nt	2,87 ± 0,02	6,5	–0,45	0,32	–	–
Ae	4,42 ± 0,01	2,0	–0,46	–	0,23	–
Tm	9,62 ± 0,01	0,7	–0,24	–	–	–0,21
Om	10,97 ± 0,01	1,0	–	0,63	0,26	–0,21
Kn	10,09 ± 0,01	1,1	0,51	–	–	–
Cr	8,77 ± 0,00	0,5	–	–0,34	–	–
Lc	9,33 ± 0,00	0,3	–0,32	0,45	–	–
Индексы, основанные на экоморфах А. Л. Бельгарда (Belgard, 1950)						
Трофоморфы (Troph_B)	1,30 ± 0,02	12,3	–0,48	0,54	–	–
Гигроморфы (Hygr_B)	1,93 ± 0,03	15,2	–0,20	0,56	–	–
Гелиоморфы (Hel_B)	3,94 ± 0,01	2,3	0,33	–	–0,21	–
Доля ценоморф А. Л. Бельгарда в растительном сообществе						
Пратанты (Pr)	0,05 ± 0,01	149,1	–	–0,25	0,26	–
Псаммофиты (Ps)	0,68 ± 0,03	41,1	0,83	–	–	–0,37
Сильванты (Sil)	0,17 ± 0,03	176,6	–0,85	–	–	0,36
Степанты (St)	0,11 ± 0,01	69,5	0,33	–0,21	–	–0,20
Оси, полученные при многомерном шкалировании растительности (Ganga et al., 2015)						
MDS 1	0,00 ± 0,06	–	–0,91	–	–	0,31
MDS 2	0,00 ± 0,04	–	–	0,74	–	–
MDS 3	0,00 ± 0,03	–	0,20	–	–	0,27

В растительном сообществе представлены преимущественно псаммофиты (68%), значительно реже встречаются сильванты (17%) и пратанты (5%). Основываясь на трофической структуре растительности, можно утверждать, что эдафотоп занимает промежуточное положение между олиго- и мезотрофными условиями, а представленные почвы можно оценить как переходные между бедными и среднебогатыми. Условия увлажнения можно оценить как мезоксерофильные суховатые, а световой режим – как осветленный. Для оценки роли экоморф в описании пространственной структуры сообществ мезопедобионтов в качестве детерминантов экологического пространства использовали эдафические показатели и значения фитоиндикационных шкал, установленные в точках отбора почвенно-зоологических проб (табл. 4). Результаты RLQ-анализа представлены на рисунке 2. Установлено, что 90,02 % общей вариации (общей инерции) описывают первые четыре оси RLQ

(57,0, 16,7, 10,0 и 6,4% соответственно). Процедура randtest подтвердила значимость результатов RLQ-анализа на P-уровне 0,001. Анализ приведенных в таблице 1 данных свидетельствует о важной роли почвенных условий и структуры растительности как маркеров условий обитания почвенной мезофауны.

RLQ-ось 1 отражает роль твердости почвы как фактора структурирования экологического пространства мезопедобионтов от глубины 5–10 см вплоть до максимальной измеренной глубины 100 см. Наибольшей корреляцией с осью RLQ 1 характеризуется твердость на глубине 35–40 см. Эта ось сопряжена динамикой температурного режима, влажностью и плотностью почвы. Позитивные значения оси сопряжены с увеличением содержания фракции песка среднего, а негативные – с увеличением содержания фракций песка мелкого и растительных корней. Наиболее информационно важным маркером RLQ-оси 1 является фитоиндикационная шкала кислотности почвы, а также доля в растительной группировке псаммофитов и сильвантов.

RLQ-ось 2 не чувствительна к твердости почвы, но обусловлена температурным режимом и зависит от варьирования содержания корней в почве. Важным аспектом варьирования экологических свойств эдафотопа, связанного с RLQ-осью 2, являются его влажность и режим варьирования влажности. Трофомоморфы и гигроморфы А.Л. Бельграда также чувствительны к этой оси.

RLQ-ось 3 отображает роль твердости почвы в структурировании экологического пространства почвенных животных. Отмечена тенденция увеличения коэффициентов корреляции RLQ-оси 3 и показателей твердости почвы с глубиной. Необходимо отметить роль температуры почвы в идентификации RLQ-оси 3. Роль растительности в формировании RLQ-оси 3, очевидно, второстепенная.

RLQ-ось 4 отражает противоположную динамику твердости почвы в верхних слоях (преимущественно 0–5 см) с одной стороны и в более глубоких (начиная с 20–25 см вплоть до 100 см) – с другой. Эта ось также чувствительна к температуре, влажности и плотности почвы. Фитоиндикационными маркерами этой оси являются шкалы кальция и общей минерализации. Также ось чувствительна к соотношению псаммофитов и сильвантов.

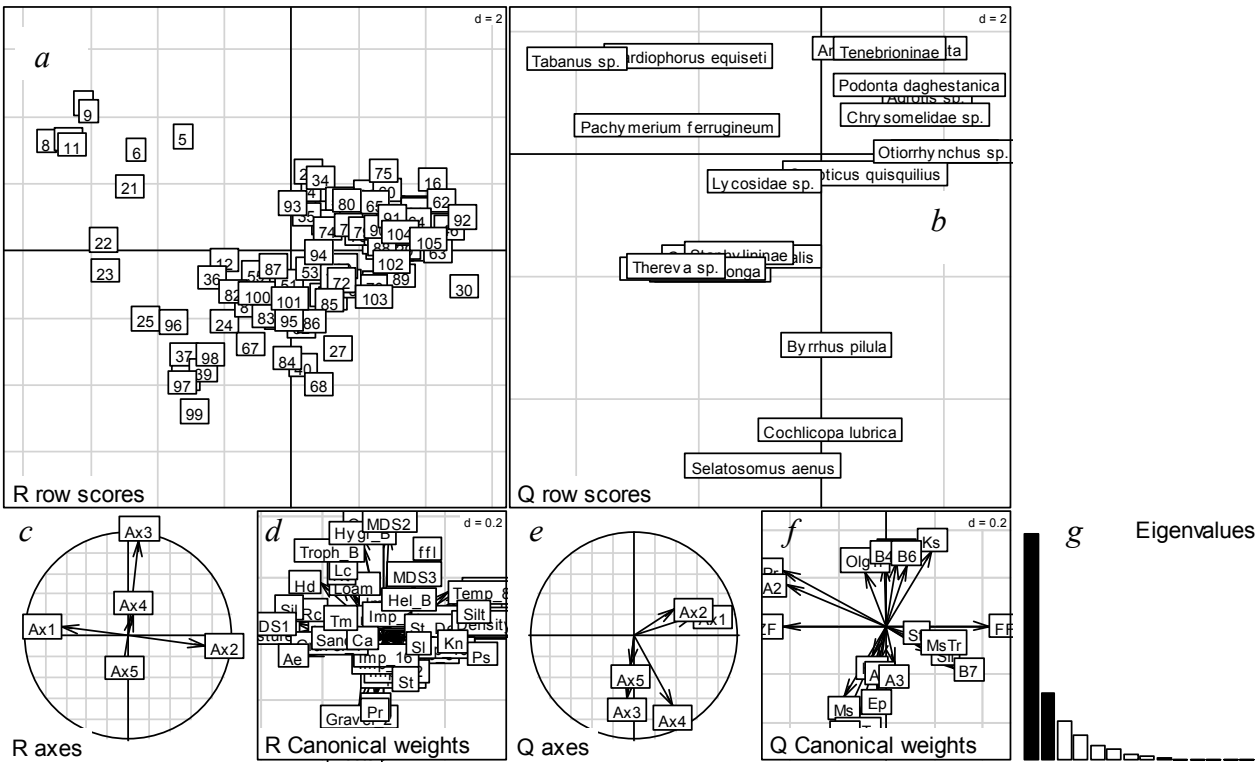


Рис. 3. Результаты анализа RLQ: ось абсцисс – RLQ-ось 1, ось ординат – RLQ-ось 2; *a* – веса точек отбора проб (R-матрица) по RLQ-осям; *b* – веса видов (Q-матрица) по RLQ-осям; *c* – корреляция главных компонент 1 и 2, полученных на основе факторного анализа переменных среды и RLQ-осей; *d* – корреляция переменных среды и RLQ-осей; *e* – корреляция главных компонент 1 и 2, полученных на основе факторного анализа экоморф и RLQ-осей; *f* – корреляция экоморф и RLQ-осей; *g* – гистограмма собственных чисел

RLQ-оси могут использоваться для классификации видов почвенной мезофауны (рис. 4). Следует отметить, что RLQ-оси ординируют сообщество с учетом взаимосвязи почвенных животных с факторами среды и их экоморфическими особенностями. Мы остановились на решении, включающем четыре кластера почвенных беспозвоночных, которые обозначили как функциональные группы A, B, C и D (рис. 4). Наряду с интерпретацией RLQ-осей в терминах R-таблицы (признаки среды) эти оси можно интерпретировать в терминах Q-таблицы.

Крайние положения в диапазоне изменчивости RLQ-оси 1 занимают кластеры B и C. Кластер B представлен преимущественно личинками чернотелок, пилюльщиков и жуков-слоников. Представители этого кластера предпочитают более твердые почвы, с более высокими температурами и высокой вариабельностью температурного

режима. Представители кластера B занимают позиции, где доминируют псаммофиты. Ключевой экологической особенностью кластера B является фитофагия его представителей, как и то, что характерными являются виды, относящиеся к преимущественно фороморфе B7 – активные прокладыватели ходов с C-образной формой тела. C-образная форма тела является важнейшей адаптацией для существования в условиях плотного и сухого субстрата (Gilarov, 1949). Кластер C представлен имаго стафилинид, жужелиц, личинками жужелиц, пауками, личинками табанид, губоногими многоножками и личинками жуков-щелкунов. Общей экологической особенностью этой группы является хищничество, то, что эти животные являются пратантами и относятся к фороморфе A2 – перемещаются с помощью существующей трещиноватости почвы при размерах тела, соизмеримых с трещиноватостью. Представители кластера C тяготеют к более влажным сайтам с менее твердыми почвами.

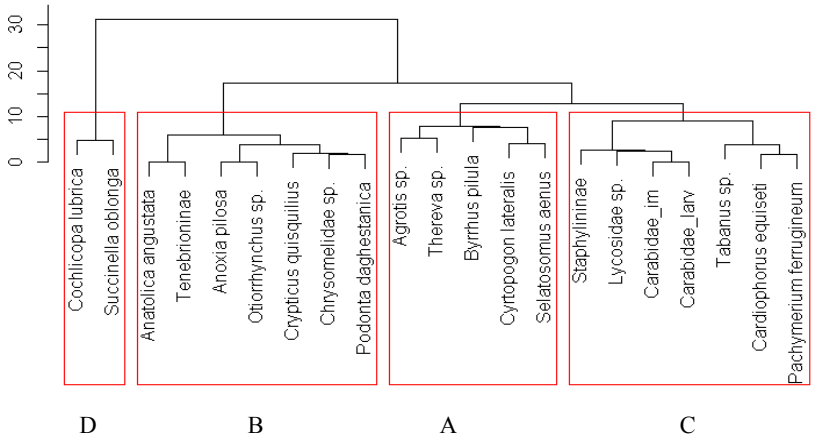


Рис. 4. Кластерный анализ структуры животного населения мезопедобионтов (метод Варда, эвклидова дистанция): A, B, C и D – функциональные группы

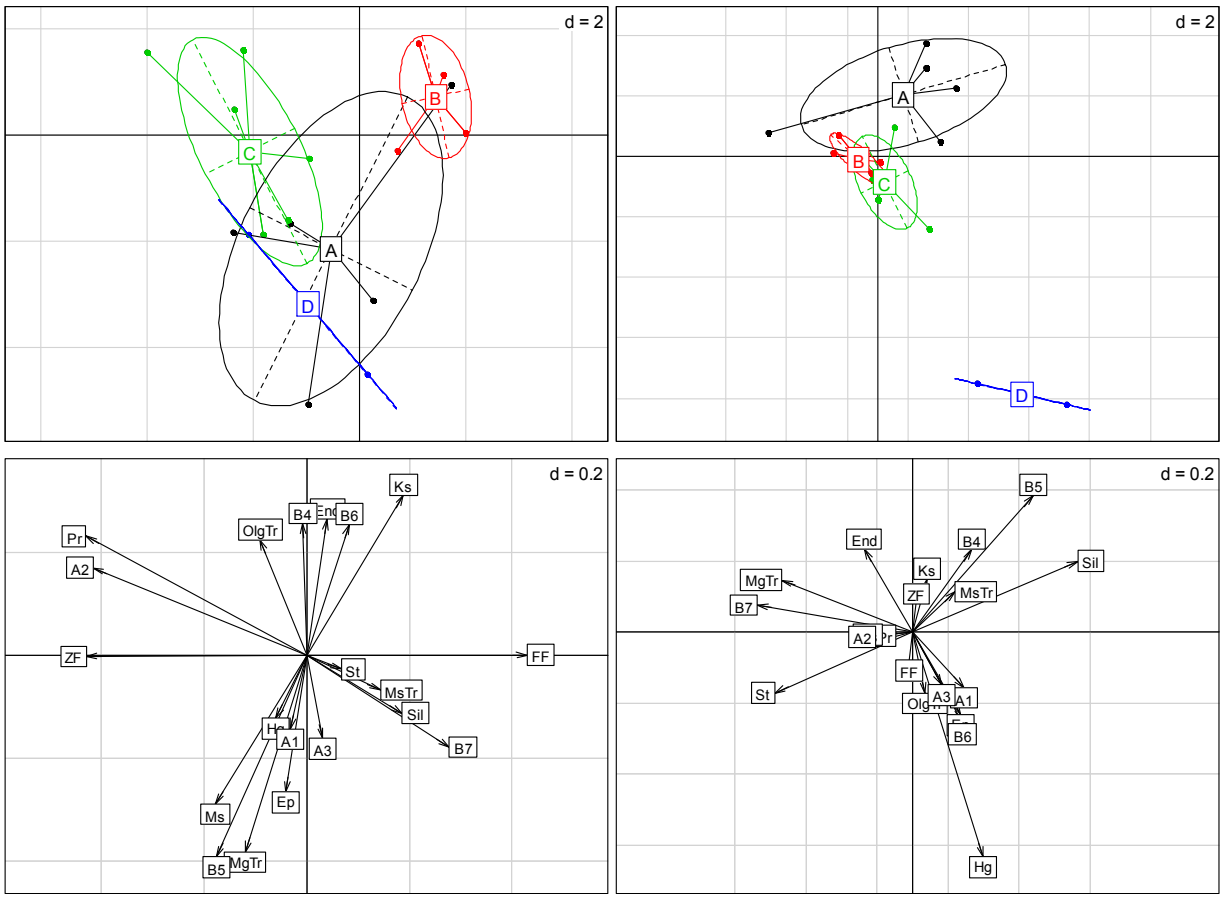


Рис. 5. Расположение функциональных групп мезопедобионтов в пространстве RLQ-осей (верх) и экоморфические маркеры RLQ-осей (низ): слева – оси 1 и 2, справа – оси 3 и 4; обозначение кластеров – рис. 4

Кластеры C и B разобщены RLQ-осью 1, но занимают позитивный полюс RLQ-оси 2 и противопоставляются кластерам A и D. Экологическая область представителей класса A весьма обширна, что свидетельствует об экологической пластичности видов, которые этот кластер составляют. Экологические особенности предста-

вителей кластера A объясняются RLQ-осью 4, по которой этот кластер четко обособлен от остальных (рис. 5). Кластер A представлен сильвантами, фороморфами B4 и B5. Этот кластер естественно сопряжен с сайтами, где также преобладают сильванты среди растений. Оценка расположения по RLQ-оси 4 указывает на то, что экологические особенности кластера D состоят в большей гигрофильности и в том, что среди видов кластера наиболее типичными являются фороморфы B6.

Важную информацию предоставляет пространственное варьирование RLQ-осей (рис. 6). В пространстве RLQ-оси формируют независимые и специфичные паттерны различного масштабного уровня.

RLQ-ось 1 фактически делит изучаемый полигон на две соразмерные области. Одна область, представленная псаммофитной растительностью, формирует подножие дюнных всхолмлений, на вершине которых размещены чернокленовые кусты. Генезис дифференциации экологических условий, обусловленных RLQ-осью 1, очевидно, имеет геоморфологическую природу.

RLQ-ось 2 также делит полигон на две относительно соразмерные области, которые не различаются по твердости почвы, но различаются по температурному режиму. Можно предположить, что мы имеем дело с пертинентным влиянием лесной растительности, под кронами которой наблюдается снижение вариабельности температуры почвы. Эта гипотеза полностью согласуется с результатами фитоиндикации, которые свидетельствует у снижении уровня освещенности в области пониженных температур и снижении индекса переменности увлажнения.

RLQ-ось 3 указывает на наличие локальных возмущений экологической обстановки, обусловленных уменьшением твердости почвы. На указанный тренд изменчивости экологических свойств почвенные животные реагируют, но эта ось не позволяет четко дифференцировать отдельные кластеры почвенных животных. Реакция сообщества мезопедобионтов на характеристики, сопряженные с RLQ-осью 3, является количественной и не приводит к качественным перестройкам структуры сообщества.

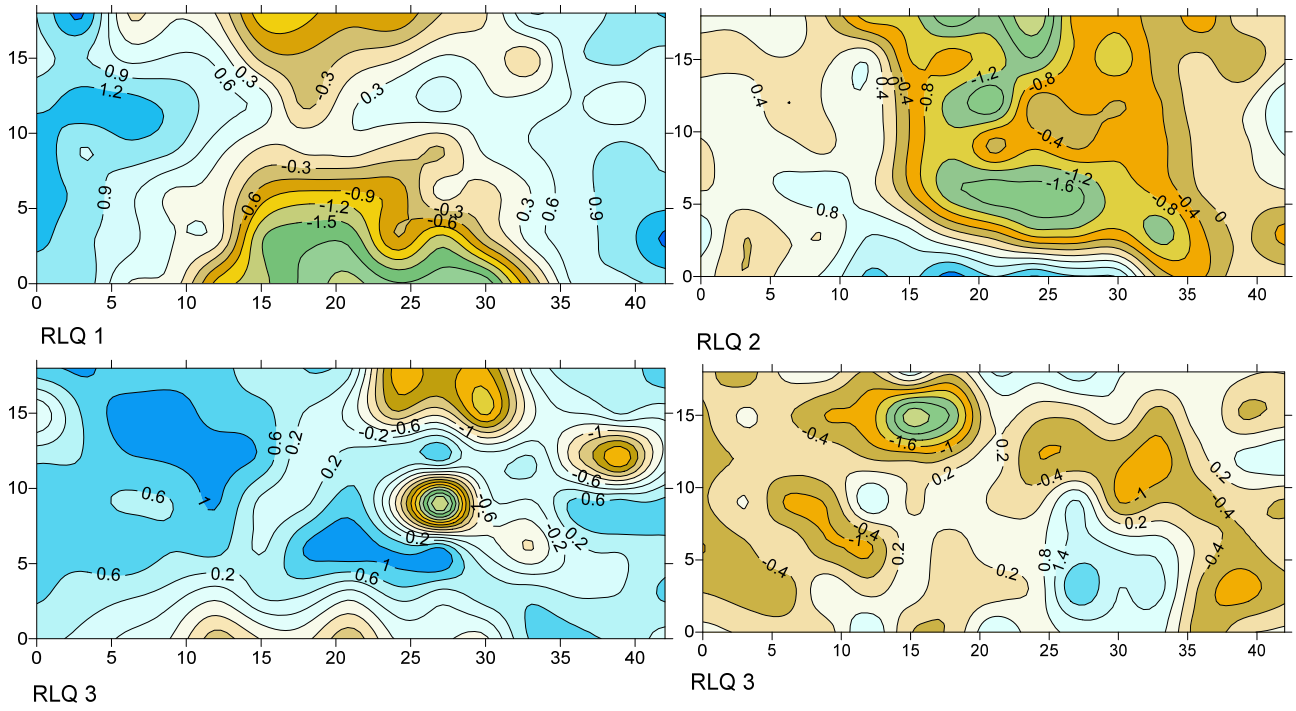


Рис. 6. Пространственное варьирование RLQ-осей

Локалитеты, сформированные вследствие пространственного варьирования RLQ-оси 4, образуют конфигурацию, которую можно охарактеризовать как мозаику. Элементы мозаики имеют особенности профильного распределения твердости почвы, но главная особенность состоит в ценоморфическом своеобразии растительного покрова: это антагонистические отношения лесной и песчано-степной растительности. Только на ограниченных участках изученного полигона формируются микроусловия, благоприятные для развития лесного круговорота, который проявляет себя на уровне фито- и зооценоза.

Обсуждение

Сообщество животных – обитателей дерново-боровой почвы характеризуется численностью 68,9 ± 14,6 экз./м^2 и представлено 20 видами, 8 форм определены до уровня рода, семейства или отряда. Два вида представлены личиночной и имагинальными фазами (*Anatolica eremita* и *Calathus ambiguus*). Учет животных альтернативными способами позволил расширить список до 38 видов либо форм видового уровня. Можно признать, что уровень численности и разнообразия для дерново-боровой почвы на арене является невысоким (если сравнивать с другими типами почв арены р. Днепр). Численность мезопедобионтов лугово-болотной почвы составляет 197,5 экз./м^2, а видовое богатство – 59 видов; лесной почвы – 247,6 экз./м^2, 50 видов, луговой почвы – 254,6 экз./м^2, 47 видов (не опубликованные данные). Более низкая численность сообщества и обедненное разнообразие позволяют рассматривать экотоп, представленный дерново-боровой почвой на арене, как весьма экстремальное местообитание. Значительно упрощенные сообщества под-

стилочных макробеспозвоночных характерны для олиготрофных песчаных почв (Brygadyrenko and Solovjov, 2007; Brygadyrenko, 2015). Этот результат подтверждается упрощенной экологической структурой сообщества. Преобладающий экологический облик сообщества можно охарактеризовать как степной, ксерофильный, олиготрофоценоморфичный. В топоморфической структуре отсутствуют норники, а в трофоморфической – сапрофаги. Только дополнительные сборы альтернативными методами позволили установить в сообществе наличие сапрофагов и норников. Последняя экологическая группа представлена чесночницей обыкновенной. Фороморфическая структура сообщества отличается наибольшим разнообразием. В ней соразмерно представлены различные стратегии перемещения в почве. С одной стороны, мы видим различные способы перемещения герпетобионтных животных, преимущественно имаго насекомых, которые в целом отличаются значительным миграционным потенциалом. Это обстоятельство актуализирует исторические причины в формировании изучаемого сообщества (Drake, 1990; Weslien et al., 2011). С другой стороны, в сообществе представлены различные стратегии перемещения в почве, что позволяет предположить либо наличие детерминистских причин (Chase, 2003), либо тех, которые обусловлены структурированием экологической ниши (Hutchinson, 1957).

Регулярная сетка, по которой отобраны пробы с учетом их локальных координат, дает возможность для изучения пространственной вариации экологической структуры сообщества во взаимосвязи с экологическими факторами. Факторы среды описаны двумя группами показателей. Это эдафические свойства и значения фитоиндикационных шкал. Структура сообщества мезопедобионтов представлена как классическая матрица: виды / точки отбора проб. Экология сообществ в большей степени фокусируется не на таксономических особенностях, а на биологических свойствах (traits) видов (Seebacher et al., 2012). В качестве таких особенностей могут выступать экоморфы почвенных животных (Zhukov et al., 2015). Прямой функциональный анализ связи биологических свойств видов с переменными среды посредством данных по численности видов требует объединения трех матриц данных (Dray and Legendre, 2008). Такая задача может быть выполнена с помощью RLQ-анализа (Dolédec et al., 1996).

Ключевым аспектом структурирования сообщества почвенной мезофауны является дифференцирование по трофическому признаку. Ось RLQ-1 ординирует сообщество, различая фитофагов с одной стороны, а зоофагов – с другой. Эта ординация сопряжена с изменчивостью твердости почвы по всему профилю, температуры, влажности и плотности почвы. Указанный градиент может быть интерпретирован с помощью фитоиндикационных шкал и экоморф растений А.Л. Бельгарда. Фитофаги более характерны для участков со степной псаммофитной растительностью, а зоофаги – для участков с преобладанием сильвантов. Прочие растительные характеристики расширяют объем экологического описания различий, которые отражаются RLQ-осью 1. Степные псаммофитные участки характеризуются большей освещенностью, а лесные – трофностью и влажностью. Направление варьирования влажности эдафотопа подтверждается как по растительным показателям (гигроморфы А.Л. Бельгарда и фитоиндикационные шкалы Я.П. Дидуха), так и прямыми измерениями влажности почвы.

Ось RLQ-2 отражает более сложное согласование экологических характеристик почвенных животных. Позитивный полюс RLQ-оси 2 отражает то обстоятельство, что целостную группировку мезопедобионтов представляют ксерофильные олиготрофоценоморфы, эндогейные, которые относятся к фороморфе B4 и B6. Эта группировка противопоставлена другой, характерными особенностями которой является эпигейность, мезофилия, мегатрофоценоморфичность и принадлежность к фороморфе B5. В свою очередь, RLQ-ось 3 противопоставляет сильвантов и степантов, а RLQ-ось 4 – ксерофильных эндогейных животных – гигрофильным. Согласованные изменения экоморфической структуры, которые сопровождаются изменчивостью свойств среды, приводят к возможности выделения функциональных групп на основе RLQ-осей.

Функциональные группы включают в себя виды без учета их филогенетических связей с подобными экофизиологическими особенностями и свойствами жизненного цикла, которые реагируют сходным образом на действие факторов окружающей среды и оказывают подобное воздействие на функционирование экосистемы (Lavorel and Garnier, 2002; Ni, 2003; Moonen and Barberi, 2008; Franks et al., 2009).

Установлены четко обозначенные функциональные группы почвенных животных. Функциональный аспект группировок усиливается с учетом роли почвенных животных в процессах почвообразования. В этой связи следует говорить не только о влиянии свойств среды на пространственную и функциональную организацию сообщества мезопедобионтов, но и о структурированном воздействии обитателей почвы на почвенные режимы. Важным фактором структуры сообщества мезопедобионтов дерново-боровой почвы является отношение животных к режиму влажности. Фитофагия является важной адаптацией к дефициту влаги (Gilyarov, 1970). Свидетельством этого является конфигурация осей RLQ-1 (фитофагия – хищничество) и RLQ-2 (ксерофильность – мезофильность), которая приводит к формированию функциональной группы B (ксерофильные фитофаги), C (хищники – пратанты) и A (эпигейные формы, среди которых преобладают мезофилы). Функциональная группа D представлена моллюсками. Эти кальцефильные животные очень редки в условиях выщелоченных дерново-боровых почв.

Организация сообщества почвенных животных в экологическом пространстве, заданном осями RLQ, может быть отображена в виде закономерного варьирования RLQ-осей в географическом пространстве. Каждая RLQ-ось представляет собой, как это следует из математической природы этой генерализации, независимый аспект согласованного варьирования структуры сообщества почвенных животных, свойств среды и экоморфических особенностей мезопедобионтов. В экологическом пространстве сообщество может быть представлено как совокупность некоторого числа образований – функциональных групп. В географическом пространстве моделью структуры населения является композиция различных функциональных групп, которая возникает как результат

континуального наложения различных трендов. Природа этих трендов различна, на что проливает свет рассмотрение пространственных паттернов RLQ-осей. Геоморфологические причины являются наиболее вероятным механизмом возникновения согласованной изменчивости почвенных свойств и особенностей животного населения и растительного покрова, которые отображаются RLQ-осью 1. Нельзя исключать рельефной компоненты в динамике RLQ-оси 2, но наиболее важной является компонента, обусловленная конфигурацией растительного покрова. RLQ-оси 1 и 2 отражают тренды, которые простираются в пределах всего полигона. Эти тренды находят свое отражение в экоморфической структуре сообщества почвенных животных. В свою очередь, RLQ-оси 3 и 4 отражают особенности меньшего пространственного масштаба. RLQ-ось 3 не приводит к дифференциации функциональных групп. RLQ-ось 4 дополняет обособленность функциональной группы А, которая достаточно четко обозначена уже в пространстве RLQ-осей 1 и 2. Именно RLQ-оси 3 и 4 формируют пространственные структуры, которые в наивысшей степени могут быть обозначены как мозаичные.

Выводы

Экотоп, представленный дерново-боровой почвой на арене, представляет собой экстремальное местообитание для почвенных животных по сравнению с другими почвами арены. Преобладающий экологический облик сообщества можно охарактеризовать как степной, ксерофильный, олиготрофоценоморфичный. В топоморфической структуре отсутствуют норники, а в трофоморфической – сапрофаги.

Ключевым аспектом структурирования сообщества почвенной мезофауны является дифференцирование по трофическому признаку. Ось RLQ-1 ординирует сообщество, различая фитофагов, с одной стороны, а зоофагов – с другой. Эта ось сопряжена с изменчивостью твердости почвы по всему профилю, температуры, влажности и плотности почвы. Фитофаги более характерны для участков со степной псаммофитной растительностью, а зоофаги – для участков с преобладанием сильвантов.

Ось RLQ-2 отражает более сложное согласование экологических характеристик почвенных животных. Позитивный полюс RLQ-оси 2 связан с целостной группировкой мезопедобионтов, представленной ксерофильными олиготрофоценоморфами, эндогейными, которые относятся к фороморфе В4 и В6. Этой группировке противопоставлена другая, характерными особенностями которой являются эпигейность, мезофилия, мегатрофоценоморфичность и принадлежность к фороморфе В5.

В экологическом пространстве сообщество может быть представлено как совокупность некоторого числа образований – функциональных групп. Организация сообщества почвенных животных в экологическом пространстве, заданном осями RLQ, может быть отображена в виде закономерного варьирования RLQ-осей в географическом пространстве. Каждая RLQ-ось представляет собой независимый аспект согласованного варьирования структуры сообщества почвенных животных, свойств среды и экоморфических особенностей мезопедобионтов.

Библиографические ссылки

Amarasekare, P., 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: A synthesis. Ecol. Lett. 6, 1109–1122.

Baljuk, J.A., Kunah, O.N., Zhukov, A.V., Zadorozhnaja, G.A., Ganzha, D.S., 2014. Adaptivnaya strategiya otbora prob dlya otsenki prostranstvennoj organizatsii soobshhestv pochvennykh zhivotnykh urbanizirovannykh territorij na razlichnykh ierarkhicheskikh urovnyakh [Sampling adaptive strategy and spatial organisation estimation of soil animal communities at various hierarchical levels of urbanised territories]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 4(3), 8–33 (in Russian).

Belgard, A.L., 1950. Lesnaya rastitelnost' yugo-vostoka USSR [Forest vegetation of the south-east of the UkrSSR]. Izd-vo KGU, Kiev (in Russian).

Belyea, L.R., Lancaster, J., 1999. Assembly rules within a contingent ecology. Oikos 86, 402–416.

Bernhardt-Romermann, M., Romermann, C., Nuske, R., Parth, A., Klotz, S., Schmidt, W., Stadler, J., 2008. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. Oikos 117, 1533–1541.

Blanchet, F.G., Bergeron, J.A.C., Spence, J.R., He, F., 2013. Landscape effects of disturbance, habitat heterogeneity and spatial autocorrelation for a ground beetle (Carabidae) assemblage in mature boreal forest. Ecography 36, 636–647.

Borcard, D., Legendre, P., 1994. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites. Environ. Ecol. Stat. 1, 37–61.

Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C., Tuosimoto, H., 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. Ecology 85, 1826–1832.

Brind'Amour, A., Boisclair, D., Dray, S., Legendre P., 2011. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix approach. Ecol. Appl. 21(2), 363–377.

Brind'Amour, A., Boisclair, D., Legendre, P., Borcard, D., 2005. Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables. Limnol. Oceanogr. 50(2), 465–479.

Brygadyrenko, V.V., 2015. Effect of canopy density on litter invertebrate community structure in pine forests. Ekológia (Bratislava) 34(4), 90–102.

Brygadyrenko, V.V., Fedorchenko, D.O., 2008. Morfologichna minlyvist' populjacii' *Carabus hungaricus scythus* (Coleoptera, Carabidae) v umovah ostrova Hortycja (Zaporiz'ka oblast') [Morphological variability of populations *Carabus hungaricus scythus* (Coleoptera, Carabidae) on the Khortitsa island (Zaporizhzhya province)]. Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 16(1), 20–27 (in Ukrainian).

Brygadyrenko, V.V., Solovjov, S.V., 2007. Vplyv pervynnogo g'runtoutvorennja u zaplavnyh lisah Dniprovs'ko-Oril's'kogo pryrodnogo zapovidnyka na strukturu gerpetobiju [Effect of initial soil in floodplain forests of the Dnieper-Oril's'ke Nature Reserve on the litter invertebrates communities structure]. Pynannia Bioidycacii ta Ecologii 12(1), 34–45 (in Ukrainian).

Cadotte, M.W., Fukami, T., 2005. Dispersal, spatial scale and species diversity in a hierarchically structured experimental landscape. Ecol. Lett. 8, 548–557.

Calinski, T., Harabasz, J., 1974. A dendrite method for cluster analysis. Commun. Stat. 3, 1–27.

Chase, J.M., 2003. Community assembly: When should history matter? Oecologia 136, 489–498.

Decaëns, T., Jiménez, J.J., Rossi, J.-P., 2009. A null-model analysis of the spatio-temporal distribution of earthworm species assemblages in Colombian grasslands. J. Trop. Ecol. 25(4), 415–427.

Decaëns, T., Rossi, J.-P., 2001. Spatio-temporal structure of earthworm community and soil heterogeneity in a tropical pasture. Ecography 24(6), 671–682.

Didukh, Y.P., 2011. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Phytosociocentre, Kyiv.

Doledec, S., Chessel, D., Ter Braak, C.J.F., Champely, S., 1996. Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. Environ. Ecol. Stat. 3, 143–166.

Drake, J.A., 1990. Communities as assembled structures: Do rules govern pattern? Trends Ecol. Evol. 5, 159–164.

Dray, S., Legendre, P., 2008. Testing the species traits-environment relationships: The fourth-corner problem revisited. Ecology 89, 3400–3412.

Dray, S., Legendre, P., Peres-Neto, P., 2006. Spatial modelling: A comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbours matrices (PCNM). Ecol. Model. 196, 483–493.

Dray, S., Pettorelli, N., Chessel, D., 2002. Matching data sets from two different spatial samples. J. Veg. Sci. 13, 867–874.

Ellwood, M.D.F., Manica, A., Foster, W.A., 2009. Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities. Ecol. Lett. 12, 277–284.

Ettema, C.H., Yeates, G.W., 2003. Nested spatial biodiversity patterns of nematode genera in a New Zealand forest and pasture soil. Soil Biol. Biochem. 35(2), 339–342.

Franks, A.J., Yates, C.J., Hobbs, R.J., 2009. Defining plant functional groups to guide rare plant management. Plant Ecol. 204(2), 207–216.

Fukami, T., 2010. Community assembly dynamics in space. In. Verhoef, H.A., Morin, P.J. (ed.) Community ecology: Processes, models, and applications. Oxford University Press, Oxford, 45–54.

Fukami, T., Dickie, I.A., Wilkie, P., Paulus, B.C., Park, D., Roberts, A., Buchanan, P.K., Allen, R.B., 2010. Assembly history dictates ecosystem functioning: Evidence from wood decomposer communities. Ecol. Lett. 13, 675–684.

Ganzha, D.S., Kunah, O.N., Zhukov, A.V., Novikova, V.A., 2015. Ekomorficheskaya organizatsiya chernoklenovnikov v psamofilnoy stepi na arene r. Dnepr [Ecomorphic organisation of *Acer tataricum* biocoenosis in sand steppes on arena of the river Depr]. Pitannya Stepovogo Lisoznavstva ta Lisovoyi Rekultivatsiyi Zemel 44, 110–126 (in Russian).

Gilyarov, M.S., 1949. Osobennosti pochvyi kak sredyi obitaniya i ee znachenie v evolyutsii nasekomyih [Pecularities of the soil as environment and its role in the insects evolution]. Izd-vo AN SSSR, Moscow (in Russian).

Gilyarov, M.S., 1970. Zakonomernosti prisposobleniya chlenistonogih k zhizni na sushe [Laws of the adaptation of arthropods by a life on a land]. Nauka, Moscow (in Russian).

Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22, 415–427.

Hutchinson, G.E., 1965. The niche: An abstractly inhabited hypervolume. In: Hutchinson, G.E. (ed.) The ecological theatre and the evolutionary play. Yale Univ. Press., New Haven, 26–78.

Jiménez, J.J., Decaëns, T., Lavelle, P., Rossi, J.-P., 2014. Dissecting the multi-scale spatial relationship of earthworm assemblages with soil environmental variability. BMC Ecol. 14, 26.

Jiménez, J.J., Decaëns, T., Rossi, J.-P., 2012. Soil environmental heterogeneity allows spatial co-occurrence of competitor earthworm species in a gallery forest of the Colombian "Llanos". Oikos 121, 915–926.

Kirby, K.N., Gerlanc, D., 2013. BootES: An R package for bootstrap confidence intervals on effect sizes. Behav. Res. Meth. 45, 905–927.

Konovalova, T.M., Zhukov, O.V., Pakhomov, O.Y., 2010. GIS-podkhod dlya otsenki izmenchivosti elektroprovodnsti pochvy pod vliyaniyem pedoturbatsionnoy aktivnosti slepysha (*Spalax microphthalmus*) [Gis-approach for variability assessment of soil electric conductivity under pedoturbation activity of mole rat (*Spalax microphthalmus*)]. Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 18(1), 58–66.

Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), Sustainable agricultural development. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.

Kunah, O.N., Tryfanova, M.V., Ganzha, D.S., 2014. Zoo- i fitoindikatsiya roli avtotrofnoj i geterotrofnoj konsortsij v organizatsii biogeotsenoza [Zooindication and phytoindication of autotrophic and heterotrophic consortia of biogeocoenoses organization]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 4(2), 115–141 (in Russian).

Kunah, O.N., Zhukov, A.V., Balyuk, Y.A., 2013. Prostranstvennaya organizatsiya soobschestva mezopedobiontov urbotehnozema [The spatial organization of the urbotechnozem mesopedobionts]. Gruntoznavstvo 14(3), 76–97 (in Russian).

Kunah, O.N., Zhukov, A.V., Balyuk, Y.A., 2013. Prostranstvennaya organizatsiya soobschestva pochvennyih mezopedobiontov v usloviyah rekreatsionnoy nagruzki v lesoparkovom nasazhdenii [The spatial organization of the soil mesopedobionts under recreation impact]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 3(3), 274–286 (in Russian).

Kunah, O.N., Zhukov, A.V., Balyuk, Y.A., 2013. Prostranstvennoe varirovanie ekomorficheskoy strukturyi pochvennoy mezofaunyi urbazema [The spatial variation of soil mesofauna ecomorphic structure in urbazem]. Scientific Notes of Taurida National V.I. Vernadsky University. Series Biology and Chemistry 26(65), 107–126 (in Russian).

Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. Funct. Ecol. 16(5), 545–556.

Legendre, P., 1993. Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? Ecology 74(6), 1659–1673.

Lysenko, H.M., Kolomiychuk., V.P., Shapoval, V.V., 2010. Synfitoindykatsiyna otsinka roslynnykh uhrupovan' Berdyans'koho polihonu (Zaporiz'ka obl.) ta yikh polozhennya v ekolohichnomu kontynuumi Prychornomors'kykh (Pontychnykh) stepiv [Synphytoindicational estimation of plant communities of Berdyansk shooting-range (Zaporizhzhya region) and their position in ecological balance of Prychornomorsk (Pont) steppes]. Chornomorski Botanical Journal 6(3), 338–351 (in Ukranian).

Matveev, N.M., 2011. Osnovyi stepnogo lesovedeniya professora A.L. Belgarda i ih sovremennaya interpretatsiya [Professor's A.L. Belgard basis of the steppe forest science in modern context]. Samara University Press, Samara (in Russian).

Medvedev, V.V., 2009. Tverdost pochvyi [Soil penetration resistance]. Gorodskaya Tipografiya, Kharkov (in Russian).

Minden, V., Andratschke, S., Spalke, J., Timmermann, H., Kleyer, M., 2012. Plant-trait environment relationships in salt marshes: deviations from predictions by ecological concepts. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 14, 183–192.

Moonen, A.-C., Barberi, P., 2008. Functional biodiversity: An agroecosystem approach. Agric. Ecosyst. Environ. 127, 7–21.

Ni, J., 2003. Plant functional types and climate along a precipitation gradient in temperate grasslands, north-east China and south-east Mongolia. J. Arid Environ. 53(4), 501–516.

Rossi, J.P., 2003. Clusters in earthworm spatial distribution. Pedobiologia 47, 490–496.

Rossi, J.-P., Delaville, L., Quénéhervé P., 1996. Microspatial structure of a plant-parasitic nematode community in a sugarcane field in Martinique. Appl. Soil Ecol. 3, 17–26.

Santoul, F., Cayrou, J., Mastrorillo, S., Cereghino, R., 2005. Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France. J. Fish Biol. 66, 301–314.

Schoener, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science 185(4145), 27–39.
Seebacher, D., Dirnböck, T., Dullinger, S., Karrer, G., 2012. Small-scale variation of plant traits in a temperate forest understory in relation to environmental conditions and disturbance. STAPFIA 97, 153–168.
Shtirts, A.D., 2015. Ekologicheskaya struktura naseleniya pantsirnykh kleshhej (kar'er «Osnovnoj», Donetskaya oblast') [The ecological structure of oribatid mites population ('Osnovnoy' quarry, Donetsk region)]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(2), 16–30 (in Russian).
Tarasov, V.V., 2005. Flora Dnipropetrovs'koyi i Zaporiz'koyi oblastey [Dnipropetrovsk an Zaporozhie regions flora]. Dnipropetrovsk University Press, Dnipropetrovsk (in Ukranian).
Tarasov, V.V., 2012. Flora Dnipropetrovs'koyi i Zaporiz'koyi oblastey [Dnipropetrovsk an Zaporozhie regions flora]. Second ed. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukranian).
Thuiller, W., Lavorel, S., Midgley, G., Lavergne, S. Rebelo, T., 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for Leucadendron taxa. Ecology 85, 1688–1699.
Vadyunina, A.F., Korchagina, Z.A., 1986. Metodyi issledovaniya fizicheskih svoystv pochv [Methods of research of physical properties of soils]. Agropromizdat, Moscow (in Russian).
Weslien, J., Djupström, L.B., Schroeder, M., Widenfalk, O., 2011. Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. J. Anim. Ecol. 80, 1155–1162.
Whalen, J.K., 2004. Spatial and temporal distribution of earthworm patches in corn field, hayfield and forest systems of southwestern Quebec, Canada. Appl. Soil Ecol. 27(2), 143–151.
Wilson, J.B., Habiba, G., 1995. Limitation to species coexistence: Evidence for competition from field observations, using a patch model. J. Veg. Sci. 6, 369–376.
Zhukov, A.V., Kunah, O.N., Balyuk, Y.A., 2015. Prostranstvennaya organizatsiya soobschestva mezopedobiontov gorodskoy pochvyi [The spatial organisation of city soils mesopedobionts community]. Kharkov Entomological Society Gazette 23(1), 46–57 (in Russian).
Zhukov, O.V., 2009. Ekomorfichnyy analiz konsortsiy gruntovykh tvaryn [Ecomorphic analysis of the soil animals consortias]. Vyd-vo «Svidler A. L.», Dnipropetrovsk (in Ukranian).
Zhukov, O.V., 2010. Ekomorfy Bel'harda–Akimova ta ekolohichni matrytsi [Belgard-Akimov ecomorphes and ecological matrixes]. Ecology and Noospherology 21(3–4), 109–111 (in Ukranian).

Надійшла до редколегії 17.01.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), –.

doi:10.15421/011605

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 598.293.1:591.5(477.42)

Просторовий розподіл воронових в умовах трансформованих ландшафтів Житомирської області

О.В. Мацюра[1], А.А. Зимароєва[2]

[1]*Алтайський державний університет, Барнаул, Росія*
[2]*Житомирський національний агротехнологічний університет, Житомир, Україна*

Протягом 2009–2012 рр. досліджено просторовий розподіл воронових птахів у Житомирській області відповідно до градієнта антропогенного навантаження та сезонів року. У Житомирській області зустрічаються шість видів воронових птахів: сіра ворона, ворон, грак, галка, сойка, сорока. Середня щільність граків у 2009–2010 рр. становила 50,1 ос./км^2, у 2010–2011 рр. – 58,3, у 2011–2012 рр. – 59,4 ос./км^2. Збільшенню чисельності та подальшій урбанізації сірої ворони, на нашу думку, сприяє велика кількість кормів антропогенного походження у вигляді харчових і господарських відходів. Це дозволяє птахам пережити суворі зимові погодні умови. Інтенсивне збільшення чисельності популяцій сірої ворони стримує конкуренція з боку грака. За період досліджень помітно змінилася щільність галки у містах, що свідчить про зростання міських популяцій і доводить, що в умовах Житомирської області галка – типовий синурбаніст. Сойка активно заселяє всі типи населених пунктів області, триває її входження до найбільш перетворених людиною ландшафтів (великі міста), де чисельність виду з року в рік зростає. Це свідчить про активну синантропізацію сойки. Середня щільність крука за три роки досліджень суттєво не змінилася, хоча спостерігається її незначне підвищення: від 1,2 ос./км^2 у 2009–2010 рр. до 1,5 ос./км^2 у 2011–2012 рр.

Ключові слова: воронові птахи; щільність; антропогенне навантаження; урбанізація; чисельність; Житомир; Україна

Spatial distribution of Corvidae in transformed landscapes of Zhytomyr region

A.V. Matsyura[1], A.A. Zimaroyeva[2]

[1]*Altai State University, Barnaul, Russia*
[2]*Zhytomyr National Agrotechnological University, Zhytomyr, Ukraine*

The spatial distribution and abundance of Corvidae species was studied in Zhytomyr region with a focus on rural and urban differences in the studied parameters. We selected Rook (*Corvus frugilegus* L.), Western Jackdaw (*C. monedula* L.), Hooded Crow (*C. cornix* L.), Eurasian Magpie (*Pica pica* L.), Eurasian Jay (*Garrulus glandarius* L.), and Common Raven (*Corvus corax* L.). All observations were made during 2009–2012. During the study period some 38 survey paths of more than 8,000 km were surveyed in 21 settlements of Zhytomyr region, among them 13 were in Zhytomyr city. The aim of our study was to establish the number and density of Corvidae in different seasons in the settlements of Zhytomyr region along a rural-urban gradient. The average density of Rooks was 55.9 ind./km^2. We also found a strong correlation between Rook density and the rural-urban gradient and observed that the number of Rooks wintering in cities significantly increased due to the influx from villages. The peak number of Rooks in villages was registered in the breeding and post-breeding season while in the cities it was high in winter and during the spring migration. The average density of Eurasian Magpie in the study area was 8.7 ind./km^2 and had a weak correlation with the urban-rural gradient. The density of Eurasian Magpies in urban areas differs significantly only from the density of birds in villages with a population of ca. 1,000 people. The density of Magpies varied insignificantly within a narrow range during the three years of research, remaining relatively stable, which suggests that the species successfully adjusts to conditions in transformed landscapes. The urban-rural gradient significantly affects the density of Hooded Crows. The average density of birds in towns was 6.6 ind./km^2. In breeding period the urban birds had a low density and rural crows, on the contrary, had a high density, the density of

Алтайський державний університет, вул. Леніна, 61, Барнаул, 656049, Росія
Altai State University, Lenin Str., 61, Barnaul, 656049, Russia

Житомирський національний агротехнологічний університет, вул. Старий бульвар, 7, Житомир, 10008, Україна
Zhytomyr National Agrotechnological University, Staryi Bulvar Str., 7, Zhytomyr, 10008, Ukraine
Tel.: +38-098-799-55-13. E-mail: anastasia_zima@mail.ru

birds in the nesting period was greater than in autumn and winter, due to the distribution of birds in their breeding territories and the start of the reproductive cycle. The average density of Eurasian Jackdaw was 9.7 ind./km^2 and the rural-urban gradient significantly affected the number of birds. For jackdaws we registered high annual population dynamics. The peak number of birds was observed in the winter period in cities and small towns while in villages it was registered in the breeding and post-breeding season. The average density of Eurasian Jay was 2.4 ind./km^2 and varied significantly in different settlements, although the fluctuation range was small (0.1–9.3 ind./km^2). The number of this species naturally decreases along the gradient of landscape transformation. The highest average density was typical in small villages (4.9 ind./km^2) and the lowest was found in medium-sized cities (1.5 ind./km^2). We have identified certain patterns in the seasonal dynamic of Eurasian Jays relative to the type of settlement. In urban areas the birds' density was much higher in winter compared to the nesting period, and in villages we observed the reverse situation. The average density of Common Raven was 1.3 ind./km^2. The highest density was registered in small villages and was 2.2 ind./km^2, and the smallest in the villages of urban type (0.6 ind./km^2). The urban-rural gradient significantly affected the spatial distribution of Common Raven, but we cannot state that this bird increased or decreased its number along the gradient of urbanization, since the value of this indicator also depended on habitat conditions in specific settlements. The spatial distribution of Common Ravens varied seasonally and the highest density was typical in winter due to food migrations to human settlements.

Keywords: Corvidae; density; anthropogenic pressure; abundance; urbanization; Zhytomyr; Ukraine

Вступ

Птахи – невід'ємна частина багатьох екосистем, яка швидко реагує на вплив різноманітних чинників середовища. Це досить пластична група хребетних тварин, що за впливу антропогенних чинників може набувати нових адаптацій та змінювати характер розподілу на антропогенних територіях (Bonier et al., 2007; Blair and Johnson, 2008; Croci et al., 2008; Catterall, 2009; Evans et al., 2010; Conole and Kirkpatrick, 2011). Птахи як обов'язковий компонент тваринного населення міст залучаються до процесів синантропізації та урбанізації, проте закономірності формування орнітокомплексів на антропогенно трансформованих територіях досліджені недостатньо, тому потребують детального вивчення (Rakhimov, 2002; Kark et al., 2007; Kath et al., 2009; Gonzalez-Oreja, 2011; Bobyliov et al., 2014; Matsyura et al., 2015a, 2015b).

Виділяють п'ять категорій, що відображають послідовні стадії процесу синантропізації (синурбізації) птахів: сезонні синантропи – птахи, які відвідують населені пункти, але розмножуються тільки за межами антропогенного ландшафту; пасивні синантропи – види птахів, які гніздяться у біотопах населених пунктів, близьких до природних; факультативні синурбаністи – птахи, які розмножуються в населених пунктах; розвинені синурбаністи – птахи, понад чверть популяції яких мешкають на високоурбанізованих ділянках і які характеризуються певними біологічними відмінностями від птахів природних біотопів; екстремальні (повні) синурбаністи – птахи, основна частина популяцій яких розмножується винятково в населених пунктах (Andersen and Hoerschelmann, 1992; McGowan, 2001; Bonier et al., 2007; Blair and Johnson, 2008; Croci et al., 2008; Kark et al., 2007; Kath et al., 2009). В умовах інтенсивного господарського освоєння людьми природних ландшафтів обов'язкова складова орнітокомплексів урбанізованих територій – воронові птахи (Kark et al., 2007; Konstantinov et al., 2007; Evans et al., 2010; Gonzalez-Oreja, 2011).

Воронові віддають перевагу антропогенним ландшафтам і вдало адаптуються до життя в них завдяки своїй унікальній екологічній пластичності – широкому діапазону модифікацій у випадку зміни умов існування. Ці птахи можуть займати екологічні ніші зі значними коливаннями температур, а їх загальний високий метаболізм сприяє формуванню всеїдності та екологічної пластичності (Gavrilov, 2004). Багато представників воронових у різноманітних ділянках їх ареалів проявляють синантропні тенденції: освоюють антропогенні ландшафти, є численними у межах міст, а тому спричиняють проблеми для комунальних і санітарно-епідеміологічних служб у місцях їх масових скупчень (Boyko et al., 2009). Накопичена велика кількість праць, що стосуються екології воронових птахів в антропогенних ландшафтах (Shochat et al., 2006; Marzluff and Rodewald, 2008; Møller, 2009; McDonnell et al., 2012; Leveau, 2013; Robertson et al., 2013). Оскільки контакти воронових із людиною набувають усе більш щільного характеру, важливим стає комплексне та всебічне вивчення цієї групи птахів (Tratalos et al., 2007; Luck and Smallbone, 2010; McDonnell et al., 2012; Ramalho and Hobbs, 2012; McDonnell and Hahs, 2013; Mikami and Nagata, 2013; Robertson et al., 2013; Kunakh et al., 2014). Інтерес до вивчення воронових пов'язаний не тільки з їх великим систематичним і екологічним різноманіттям, а і зі складною поведінкою та великим практичним значенням (Ramalho and Hobbs, 2012; Leveau, 2013; Mikami and Nagata, 2013; Robertson et al., 2013).

Дослідження, пов'язані з вивченням родини воронових птахів в антропогенних та природних ландшафтах України, мають фрагментарний характер. Екологія родини розглядалась у контексті загальних проблем орнітофауни країни та детально майже не вивчалась. Є праці, в яких наводяться дані щодо чисельності або щільності окремих видів Corvidae у різних регіонах України (Ilynskiy, 2008, 2009; Loparev and Janysh, 2010; Listopadskiy, 2015). Воронові птахи м. Житомир майже не досліджені.

Мета нашого дослідження – встановити чисельність та щільність воронових птахів у різні періоди року в населених пунктах Житомирщини, які мають різний ступінь антропогенного перетворення ландшафту.

Матеріал і методи досліджень

Виділено п'ять типів біотопів у межах м. Житомир та приміські «зелені зони» (змішані ліси, лісопарки та водойми). До біотопів у межах міської забудови належать стара забудова (дво-п'ятиповерхова), багатоповерхова забудова (дев'яти-чотирнадцятиповерхова), індивідуальна забудова, біотопи зі штучними зеленими насадженнями (парки, сквери, бульвари), вбудовані в архітектуру міста, індустріальний ландшафт. Виділення цих біотопів базується на співвідношенні різних типів забудови, її розташуванні в межах міста, а також на ступені озеленення біотопів та на рівнях антропогенного впливу на біотоп (щільність населення тощо).

На локальному рівні (у межах міста) градієнт урбанізації (щільність населення) зростає у такому напрямку: приміські зелені зони (ліси, прирічкові біотопи, поля – буферні зони, які тісно пов'язані з містом господарською діяльністю та потоком рекреантів) – промислова забудова (індустріальний ландшафт) – індивідуальна забудова – міські парки, сквери, бульвари, сади – типова багатоповерхова забудова.

Градієнт антропогенного навантаження між містами та сільськими біотопами поданий у вигляді бальної оцінки: 1 – малі села, 2 – середні села, 3 – великі села, 4 – селища міського типу, 5 – малі міста, 6 – середні міста, 7 – велике місто.

Об'єктом досліджень – такі види воронових птахів: грак (*Corvus frugilegus* L.), галка (*C. monedula* L.), сіра ворона (*C. cornix* L.), крук (*C. corax* L.), сорока (*Pica pica* L.) та сойка (*Garrulus glandarius* L.).

В основу роботи покладено результати польових досліджень, проведених із вересня 2009 по серпень 2012 року в містах і селах Житомирської області. Облік воронових птахів проведено на 38 маршрутах (13 з яких – у м. Житомир) у 21 населеному пункті Житомирщини. За цей період проведено понад 8 000 км маршрутних обліків.

Неоднорідність міського середовища існування та відсутність детально розроблених методик обліку птахів у містах унеможливлює використання якоїсь однієї методики для визначення чисельності орнітофауни (Bokotey, 1993). Слід враховувати, що кожен тип забудови, а також території зелених насаджень потребує свого особливого підходу. Зважаючи на це, ми скористалися диференційованим підходом. У межах міської забудови обліки проводили на трансектах зі змінною шириною облікової смуги (оскільки на різних ділянках маршруту відстані між будівлями різняться), тобто фактично на серії фіксованих майданчиків, що межують один з одним (Ravkin and Chelintsev, 1990).

Для птахів, які траплялися на маршруті в польоті, щільність населення розраховували за формулою Яппа (Guziy, 1993; Bibby et al., 1992):

$$N = \frac{n}{2Rt\sqrt{v_1^2 + v_2^2}},$$

де N – кількість особин/км^2, n – кількість птахів, що летять, R – радіальна дальність виявлення особини або групи особин (км), t – час спостереження (год.), v_1 – швидкість польоту птаха (для сірої ворони – 50 км/год, для інших – 30 км/год), v_2 – швидкість руху спостерігача (км/год).

Загальну щільність розраховували як суму щільностей птахів, що сидять, та тих, які летять.

Ширина трансекти в середньому дорівнювала в межах масивів старої багатоповерхової (три- – п'ятиповерхової) забудови 60 м, у межах індивідуальної забудови – 100 м, серед новобудов (дев'яти- – чотирнадцятиповерхових) – 80 м, у промисловій зоні – 200 м, у парках, скверах і на бульварах – 300 м (Matsyura, 2015).

У міських парках, лісопарках і на пустирях птахів підраховували без обмеження ширини облікової смуги інтервальним методом. Цю саму методику застосовували для обліку птахів у сільських населених пунктах. Перерахунок отриманих показників щільності на площу (кількість особин на 1 км^2) здійснювали за середньою дальністю виявлення птахів (Ravkin and Chelintsev, 1990) із застосуванням стандартної перерахункової формули:

$$N = \frac{n_1 \times 40 + n_2 \times 10 + n_3 \times 3 + n_4}{L},$$

де n_1–n_4 – кількість особин, які зареєстровані у смугах виявлення, відповідно 0–25, 25–100, 100–300 та 300–1000 м; 40, 10, 3 та 1 – коефіцієнти для перерахунку, а L – пройдена відстань (км).

Для птахів, які траплялись у польоті, підрахунок щільності проводили за такою формулою:

$$N = \frac{n_1 \times 40 + n_2 \times 10 + n_3 \times 3 + n_4}{v \times t},$$

де t – час спостереження (год), v – швидкість польоту птаха (для сірої ворони – 50 км/год, для інших – 30 км/год).

У гніздовий період враховували всіх зустрітих птахів та всі гнізда, що траплялися під час проходження маршруту, з метою визначення щільності окремих видів птахів, котрі гніздяться, та загальної щільності воронових.

З огляду на особливості клімату регіону проведення досліджень, а також на сезонні ритми, притаманні саме вороновим птахам на території області, у рамках річного циклу виділили декілька періодів: зимовий (1 листопада – 15 лютого), передгніздовий (16 лютого – 30 березня), гніздовий (1 квітня – 30 червня), період літніх кочівель або післягніздовий період (1 липня – 31 серпня) та період осінніх міграцій (1 вересня – 30 жовтня). Сезонну динаміку орнітофауни населених пунктів розглядали відповідно до виділених періодів.

Статистична обробка даних проведена в пакеті Statsoft Statistica 6.0.

Для визначення нормальності розподілу застосовували тест Колмогорова – Смірнова. У роботі прийнято 5% рівень значущості. Різниця між середніми вважалася вірогідною, якщо її імовірність $P < 0,05$. Оцінку тісноти лінійного зв'язку здійснювали за допомогою кореляційного аналізу, при цьому застосовували коефіцієнт кореляції Пірсона.

Для встановлення достовірної статистичної різниці між вибірками застосовували t-критерій Стьюдента для незалежних вибірок та критерій Фішера. Якщо розподіл вибірки визначено як не нормальний використовували непараметричні тести, зокрема критерій Манна – Уїтні. Рівняння регресії для щільності воронових птахів у різних населених пунктах і значення коефіцієнтів розраховано за допомогою програми Curve Expert 1.4.

Результати та їх обговорення

Щільність та розподіл грака

Середня щільність граків становить 55,9 ос./км^2 (n = 2 924; SD = 94,2) і коливається від 0,4 ос./км^2 у малому селі Стара Олександрівка до 79,0 ос./км^2 в обласному центрі – м. Житомир. Обраховані нами щільності популяцій грака не підпорядковуються нормальному розподілу (Kolmogorov – Smirnov test; d = 0,28; P < 0,01).

За допомогою кореляційного аналізу достовірно встановлено ($P < 0,05$), що між щільністю граків і градієнтом антропогенного навантаження існує прямий лінійний зв'язок. Зі збільшенням градієнта щільність грака зростає, що свідчить при високий рівень синантропізації грака в Житомирській області. Найбільша середня щільність

граків характерна для міст і зафіксована у м. Житомир узимку 2012 року.

У результаті аналізу отриманих даних у програмному середовищі Curve Expert 1.4 встановлено залежність між щільністю та градієнтом антропогенного навантаження на екосистеми, виражену рівнянням (1):

$$y = \frac{1}{a + bx + cx^2}, \quad (1)$$

де a = 7,44, b = –1,65, c = 1,1, коефіцієнт кореляції – 0,99, стандартне відхилення – 1,7.

Щільність граків значно варіює в різних типах населених пунктів ($P < 0,05$; $F = 13,4$) і не завжди підпорядковується загальним лінійним закономірностям зміни щільності у градієнті антропогенного навантаження. Найбільшу щільність граків у населених пунктах зареєстровано у зимовий період. Максимальну кількість граків узимку спостерігали в містах, насамперед, у м. Житомир. Середня зимова щільність граків у Житомирі за 2009–2012 рр. склала 182,4 ос./км^2. Збільшення чисельності грака в містах України узимку пов'язане з міграцією граків із північно-європейських популяцій. Частка граків, які не покидають на зиму район свого гніздування (народження), зросла, і це стосується не тільки дорослих птахів, а і молодих (Poluda and Tsukanova, 2012).

Кількість граків, які зимують у містах, істотно збільшується за рахунок їх притоку із приміських сіл на зимівлю у міста: кількість птахів у сільських населених пунктах узимку зменшується, а в містах збільшується (рис. 1).

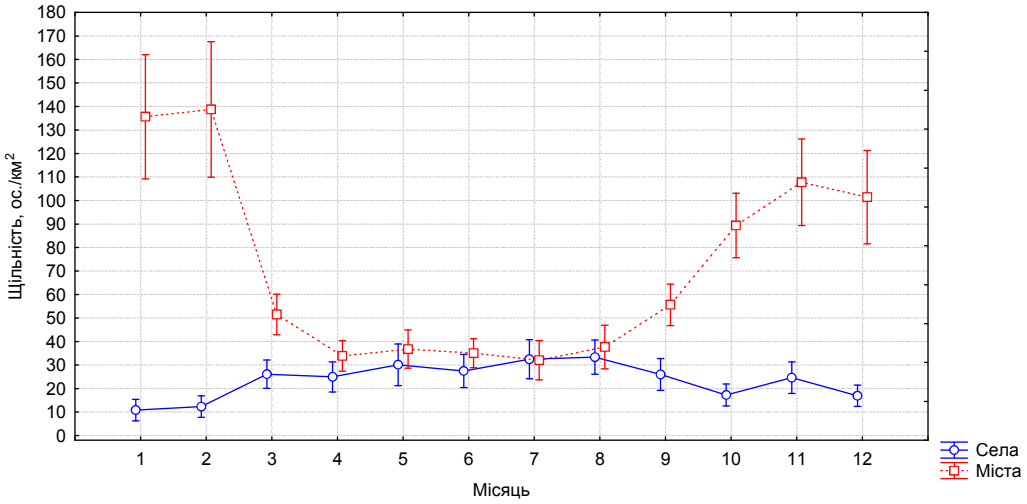


Рис. 1. Зміна щільності граків по місяцях року в сільських і міських населених пунктах (тут і далі наведено середнє значення та стандартне відхилення)

Показове те, що динаміка чисельності відрізняється у різних типах населених пунктів. Пік чисельності грака у селах припадає на гніздовий та післягніздовий періоди, а у містах – на зимовий і період весняної міграції. Така ситуація може бути пов'язана з кочівлями воронових, оскільки узимку воронові переміщуються із сіл у міста, де є достатня кількість кормових ресурсів та м'якіші температурні умови. Протягом передгніздового періоду птахи знову відкочовують у села, в яких і гніздяться. Улітку чисельність граків у містах різко падає: птахи відлітають із міст, харчуються на полях і городах у приміських селах, де їх щільність закономірно збільшується.

Висока щільність граків у періоди весняних і осінніх міграцій пов'язана, вочевидь, із прольотом граків, які мігрують з інших областей України. Масовий весняний проліт граків через Житомирську область йде у третій декаді лютого – першій декаді березня та триває протягом усього березня. Початок прольоту тісно корелює з погодними умовами: під час затяжної та холодної зими 2012 року перші прольотні зграї спостерігали лише у першій декаді березня, тоді як у 2009 році перша хвиля весняної міграції граків почалася вже наприкінці першої декади лютого.

Осінній проліт грака відбувається наприкінці вересня – на початку жовтня та триває до першого листопада. У жовтні міграційна активність граків стає досить помітною: у цей час реєструються багатотисячні зграї граків, які часто ночують на території населених пунктів області. Перші зимуючі зграї цього виду воронових у населених пунктах області з'являються у першій половині жовтня. Чисельність їх швидко збільшується наприкінці жовтня – у першій декаді листопада та продовжує зростати протягом усієї зими.

Граки – абсолютні домінанти серед зимового населення воронових на звалищах побутових відходів у всіх населених пунктах, в яких проведене дослідження. Середні значення індексу Сімпсона на звалищах узимку 2010–2011 рр. становлять 0,48 (min = 0,25; max = 0,81; SD = 0,2), а індексу Бергера – Паркера – 0,62 (min = 0,38; max = 0,9; SD = 0,2).

Слід зазначити, що грак домінує як на сільських, так і на міських звалищах, причому середні значення індексів домінування відрізняються незначно ($P > 0,05$; $t = –0,3$): для сільських звалищ середнє значення індексу Сімпсона становить 0,47, для міських – 0,50. Хоча в містах чисельність граків на звалищах набагато більша, ніж у селах. У холодні та сніжні зимові дні на звалищі твердих побутових відходів м. Житомир харчується близько 5 тисяч граків.

Особливості просторового розподілу сороки

У досліджених населених пунктах середня чисельність сороки становить 8,7 ос./км^2 (n = 2 919; SD = 11,2). Визначені щільності цих птахів мають ненормальний розподіл (критерії Колмогорова – Смірнова, Лілієфорса,

P < 0,01). Розподіл та чисельність сороки у різних біотопах пов'язані насамперед із наявністю заростей кущів, що чергуються з відкритими просторами, тобто на щільність сороки достовірно впливають природно-географічні умови конкретного населеного пункту (P < 0,05; F = 9,3). Щільність сорок корелює з градієнтом антропогенного навантаження, між цими показниками існує слабкий лінійний зв'язок (коефіцієнт кореляції 0,18, P < 0,05; F = 20,1). У цілому, при переході від менш урбанізованих до більш урбанізованих ландшафтів чисельність сорок зростає. Найбільшу середню щільність сороки відмічено у м. Житомир (10,2 ос./км^2).

Порівняння середніх значень щільності сороки в населених пунктах із різним антропогенним навантаженням за допомогою такого критерію як найменша суттєва різниця дало змогу виявити такі тенденції: щільність сорок у малих селах достовірно відрізняється від інших типів населених пунктів, окрім середніх сіл (P = 0,66), а щільність цих птахів у великих селах достовірно не відрізняється від щільності у селищах міського типу (P = 0,21), малих містах (P = 0,84), середніх містах (P = 0,88) та у м. Житомир (P = 0,38). Щільність сорок у селищах міського типу достовірно відрізняється від таких у малих і середніх селах та м. Житомир. Щільність сороки в містах достовірно відрізняється лише від щільності цих птахів у селах із кількістю населення до 1 000 чоловік (P < 0,05).

Ми також установили залежність між щільністю сороки та антропогенним навантаженням, виражену таким рівнянням:

$$y = \frac{ab + cx^{a}}{b + x^{d}}, \qquad (2)$$

де a = 3,78, b = 1,77, c = 9,43, d = 1,72, коефіцієнт кореляції – 0,97, стандартне відхилення – 0,8.

Аналіз динаміки щільності сорок протягом року (рис. 2) не показав достовірного впливу періоду року на чисельність цих птахів у населених пунктах Житомирщини (P > 0,05; F = 1,87): середня чисельність сороки майже не змінюється упродовж року. Очевидно, це зумовлено осілим способом життя сороки та відсутністю у цього виду воронових далеких перельотів у пошуках їжі.

Виявлені певні відмінності динаміки чисельності сорок у різних типах населених пунктів. Максимальна щільність сорок у містах спостерігається у зимовий період, у селах – у літні місяці (рис. 2). Це можна пояснити тим, що взимку невелика кількість цих птахів кочує в міста із прилеглих до них сіл у пошуках корму, особливо у холодні дні, а з початком весни птахи повертаються на місця свого гніздування. Порівняно висока чисельність сороки в сільських населених пунктах у літній період пов'язана, з одного боку, зі зростанням чисельності місцевих популяцій за рахунок появи молодняка, а з іншого – з тим, що частина міських сорок, які мешкають на околицях міста, часто живиться на присадибних ділянках і в садках за межами міста.

Упродовж трьох років досліджень (2009–2012 рр.) щільність сороки змінювалася незначно (P > 0,05; F = 0,58). Найбільшим цей показник був протягом другого року досліджень (9,0 ос./км^2). У перший рік досліджень щільність сорок складала 8,5, а в третій – 8,7 ос./км^2. Щільність сороки коливається у певних, досить вузьких межах, залишаючись відносно стабільною. Це свідчить, що вид почувається досить комфортно в ландшафтах, перетворених людиною, і що сорока вдало адаптувалася до життя в населених пунктах.

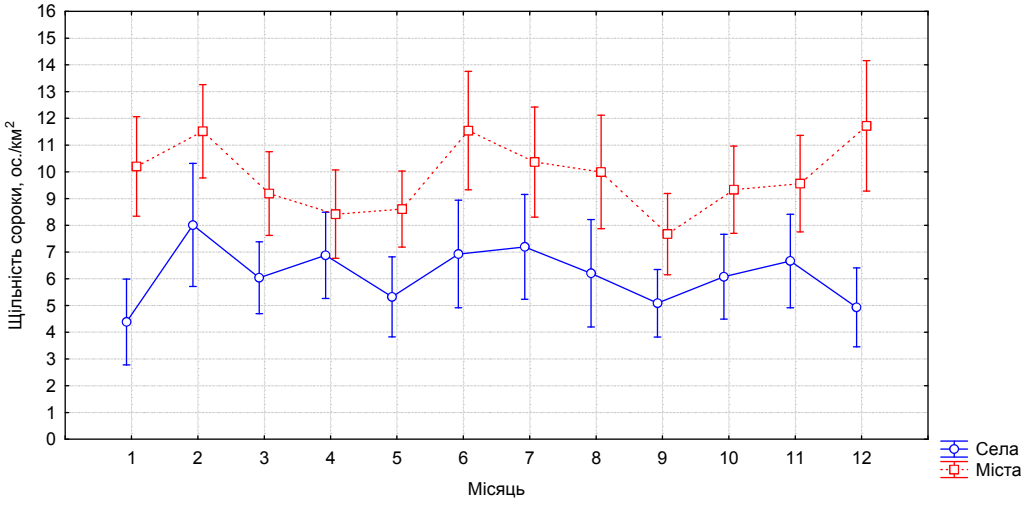


Рис. 2. Зміна щільності сороки по місяцях року в сільських і міських населених пунктах

Закономірності просторового розподілу сірої ворони

Градієнт антропогенного навантаження достовірно впливає на щільність сірих ворон (P < 0,05; F = 29,2). Середня щільність цих птахів у досліджених населених пунктах становить 6,6 ос./км^2. Лінійний зв'язок між антропогенним навантаженням і щільністю сірої ворони оцінюється як слабкий (коефіцієнт кореляції 0,23; P < 0,05).

Логістична модель залежності щільності сірих ворон від антропогенного навантаження описується рівнянням:

$$y = a + bx + cx^{2} + dx^{3} + \cdots, \qquad (3)$$

де a = –4,2, b = 6,2, c = –1,4, d = 1,11, коефіцієнт кореляції – 0,98, стандартне відхилення – 0,63.

Незважаючи на достовірний вплив градієнта на чисельність сірих ворон, лише в малих селах і великих містах їх середня щільність достовірно відрізняється від щільності в усіх інших типах населених пунктів (P < 0,05), щільність птахів у середніх, великих селах і селищах міського типу різниться між собою неістотно (P > 0,05).

Різниця щільності сірих ворон у малих і середніх містах також недостовірна (P > 0,05). Показники чисельності сірої ворони значно різняться в населених пунктах області (P < 0,05; F = 9,9) і не завжди підпорядковуються загальним лінійним закономірностям зміни щільності у градієнті антропогенного навантаження. Сірі ворони присутні в усіх селищах міського типу та містах області, в яких проводили дослідження. Найвища щільність цих птахів відмічена у м. Житомир (9,2 ос./км^2).

Щільність сірих ворон значимо коливається залежно від періодів року (P < 0,05; F = 4,8). Узимку розподіл сірої ворони визначається характером і ступенем господарського освоєння території (рис. 3). Птахи постійно зустрічаються поблизу житла людини, уздовж автомобільних доріг і залізничних колій, а в сільських населених пунктах концентруються навколо ферм і тваринницьких комплексів. У містах щільність сірих ворон найбільша, що пов'язано з наявністю великої кількості кормів антропогенного походження, основне джерело яких – звалища та смітники. Досить часто чисельність птахів у невеликих сільських населених пунктах після встановлення стабільного снігового покриву зменшується, а в містах збільшується за рахунок притоку особин із сільських популяцій. Напровесні (період весняних міграцій) рухливість ворон зростає, птахи починають переміщуватися на свої гніздові ділянки. При цьому їх чисельність у містах порівняно із зимовим періодом падає. У гніздовий період для міст характерна невисока щільність населення сірої ворони, а в селах, навпаки, щільність у гніздовий період більша, ніж в осінньо-зимовий. Це пов'язано з розподілом утворених пар на їх гніздових ділянках і початком репродуктивного циклу. У перші тижні після завершення гніздування чисельність сірих ворон зростає в усіх типах антропогенних ландшафтів. Це у першу чергу пов'язано з виходом молодняка із гнізд. Пізніше (в липні–серпні) чисельність ворон у міських кварталах зменшується, проте їх щільність зростає на околицях міст, приміських дачних ділянках і в навколишніх селах.

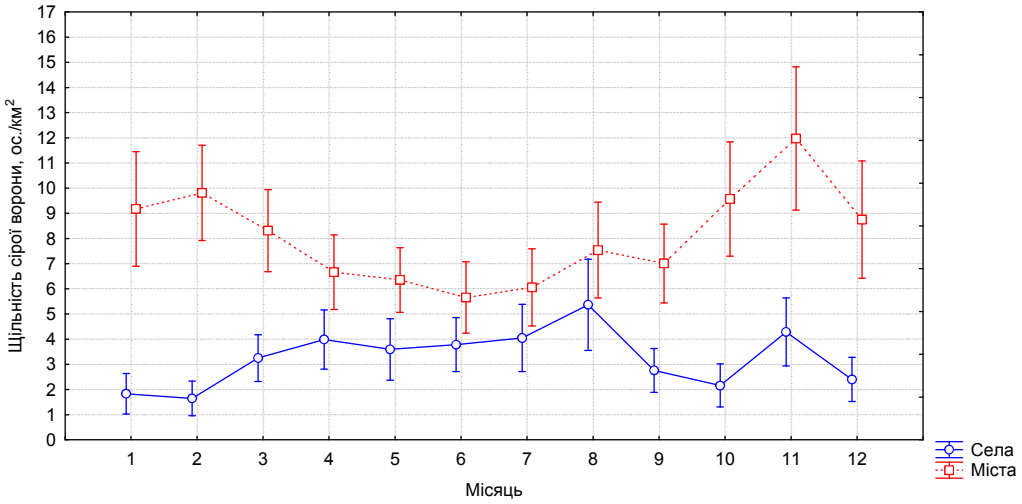


Рис. 3. Динаміка щільності сірої ворони по місяцях року в сільських і міських населених пунктах

Говорити про певні популяційні тренди за три роки досліджень ми, звичайно, не можемо, оскільки середня щільність сірої ворони змінилася недостовірно (P > 0,05), хоча вона поступово зростала протягом цих років: у перший рік досліджень (вересень 2009 – серпень 2010 рр.) щільність ворони становила 6,1 ос./км^2, у другий (вересень 2010 – серпень 2011 рр.) – 6,7 ос./км^2, а в третій (вересень 2011 – серпень 2012 рр.) – 7,0 ос./км^2.

Чисельність та розподіл галки

У населених пунктах середня щільність галки становить 9,7 ± 0,4 ос./км^2 (n = 2921; SD = 21,9). Розподіл щільності галки не можна вважати нормальним (за критеріями Колмогорова – Смірнова та Ліліефорса, P < 0,01). Антропогенне навантаження достовірно впливає на щільність галки (P < 0,05; F = 28,4). Вплив градієнта антропогенного навантаження на щільність можна описати формулою:

$$y = ax^b, \quad (4)$$

де a = 8,9, b = 1,4, коефіцієнт кореляції – 0,96, стандартне відхилення – 1,54.

Щільність населення галки зростає у міру переходу до урбанізованих територій. Виняток із загальної тенденції – середні села, де щільність галки досить висока. Це можна пов'язати із впливом конкретних природно-кліматичних умов досліджених населених пунктів і великою гніздовою популяцією галки.

Для галки характерна динаміка чисельності за основними періодами року (рис. 4). Найвища щільність цих птахів у населених пунктах, особливо у містах, спостерігається взимку, що можна пояснити міграціями птахів. Максимальна чисельність галок (268 ос./км^2) зареєстрована у м. Житомир у лютому 2012 року (період надзвичайно низьких температур) у центральних кварталах міста. Період року достовірно впливає на щільність населення галки (P < 0,05; F = 18,7), хоча є певні особливості сезонної динаміки в різних типах населених пунктів. Пік чисельності галки у містах і селищах міського типу припадає на зимові місяці, у селах – на гніздовий та післягніздовий періоди (рис. 4). Навесні галки повертаються на місця гніздування. У сільських населених пунктах щільність птахів у гніздовий період більша порівняно із зимовими місяцями, а у містах – навпаки. У післягніздовий період щільність галки зростає як у селах, так і в містах, що пов'язано із вильотом молодняка. Осіння міграція цього виду воронових разом із граками починається приблизно у першій декаді жовтня та закінчується до початку листопада. У містах у зимовий період галки утворюють мішані зграї з граками,

з якими вони об'єднуються на спільних колективних ночівлях і здійснюють щоденні кочівлі у пошуках корму.

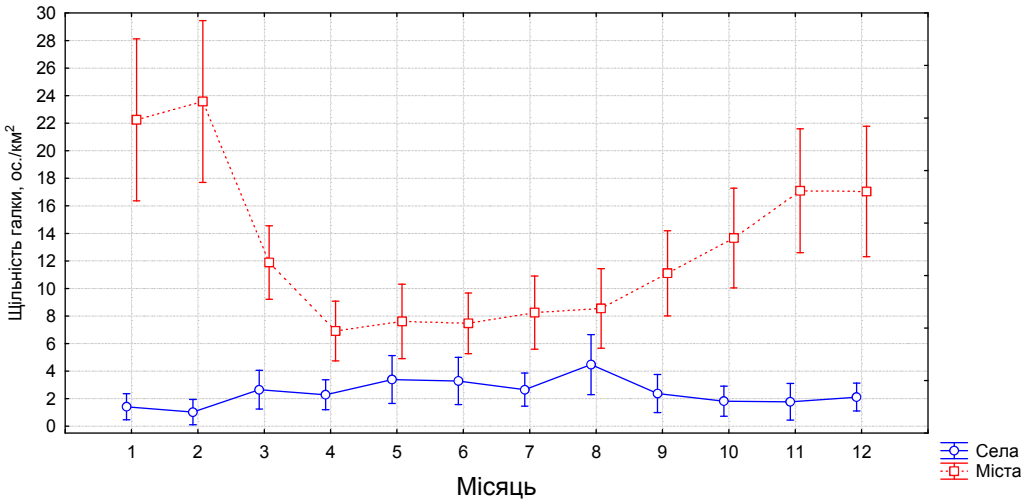


Рис. 4. Динаміка щільності галки по місяцях року в сільських та міських населених пунктах

Щільність птахів за три роки змінилася достовірно ($P < 0,05$; $F = 4,8$). У перший рік досліджень середня щільність галки становила 8,2 ос./км^2, у другий – 9,8 ос./км^2, у третій – 11,3 ос./км^2.

Основні закономірності просторового розподілу сойки

Середня щільність сойки становить 2,4 ± 0,1 ос./км^2 ($n = 2922$; $SD = 5,3$). Значення щільності сойки не мають нормального розподілу (згідно з критеріями Колмогорова – Смірнова, Лілієфорса, $P < 0,01$). Щільність сойки значимо змінюється в різних населених пунктах ($P < 0,05$; $F = 15,9$), хоча коливається у досить вузьких межах (0,1–9,3 ос./км^2). Частка сойки відносно всіх воронових птахів, виявлених у певному населеному пункті, може коливатися у межах 0,2–22,3%. Останніми роками спостерігається розширення гніздових стацій і поява гнізд сойки серед старих озеленених міських кварталів і в невеликих парках центру м. Житомир. Чисельність цього виду закономірно зменшується із посиленням антропогенного перетворення ландшафту. Вплив градієнта антропогенного навантаження на щільність сойки достовірний ($P < 0,05$; $F = 17,1$). Найбільша середня щільність сойки характерна для малих сіл (4,9 ос./км^2), найменша – для середніх міст (1,5 ос./км^2). Існує слабкий зворотний лінійний зв'язок між градієнтом антропогенного навантаження та щільністю сойки ($r = – 0,16$; $P < 0,05$).

Вплив градієнта на щільність сойки можна описати формулою (5):

$$y = a - be^{-cx^d}, \quad (5)$$

де $a = 4,9$, $b = 3,2$, $c = 7,9$, $d = –2,8$, коефіцієнт кореляції – 0,99, стандартне відхилення – 0,26.

Щільність сойки (рис. 5) значимо змінюється за періодами року ($P < 0,05$; $F = 3,5$). Найбільше значення середньої щільності зареєстроване у післягніздовий період, що пов'язано з виходом молодняка із гнізд (саме у цей період сойки поводяться вкрай галасливо). Виявлено певні особливості сезонної динаміки сойки залежно від типу населеного пункту. У містах області щільність сойки у зимовий період (порівняно з гніздовим) значно вища, а в селах – навпаки. Вважаємо, що цей вид воронових в умовах Житомирської області не осілий, а кочовий, здійснює нетривалі перельоти у пошуках їжі, особливо взимку, коли у природних біотопах кормові ресурси виснажені, а в містах багато кормів антропогенного походження.

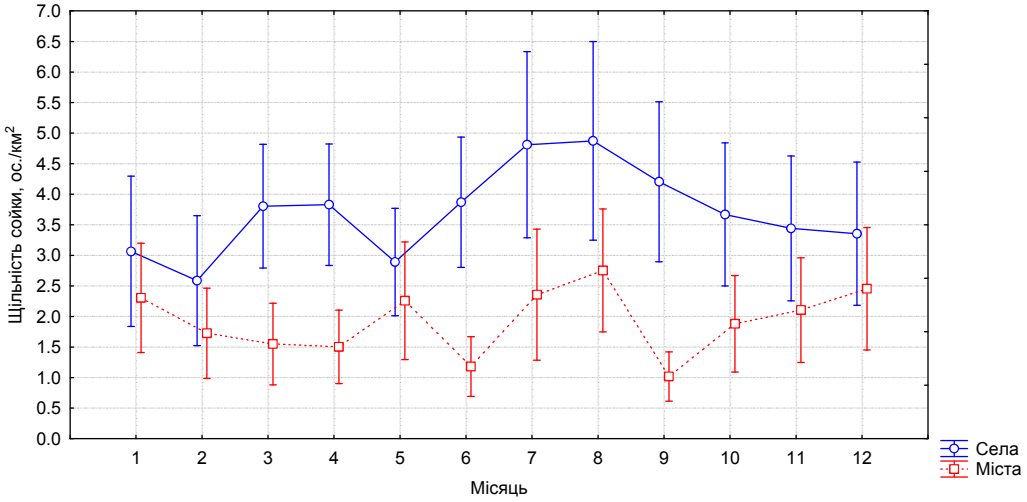


Рис. 5. Динаміка щільності сойки по місяцях року в сільських та міських населених пунктах

Сойка в такі періоди трапляється у кварталах житлової забудови більшості міст Житомирщини, харчується не тільки поблизу смітників, а й у штучних годівницях для інших видів птахів і домашніх тварин. Чисельність сойки в населених пунктах області упродовж періоду досліджень залишалася майже незмінною, що свідчить про стабільність місцевих популяцій сойки. Хоча відмічено тенденцію до зростання чисельності цього виду в населених пунктах Житомирщини: у перший рік досліджень – 2,2, у другий – 2,3, у третій – 2,6 ос./км^2.

Чисельність та розподіл крука

Середня щільність крука у досліджених населених пунктах і у безпосередній близькості від них становить 1,3 ± 0,1 ос./км^2 (n = 2 682; SD = 3,7). Розподіл щільності крука не нормальний (за критеріями Колмогорова – Смірнова та Лілієфорса) (P < 0,01). Цей вид складає 0,0–33,7% усіх представників воронових у населених пунктах області. Найбільша середня щільність крука зареєстрована в малих селах (2,2 ос./км^2), найменша – у селищах міського типу (0,6 ос./км^2). Залежність між щільністю та градієнтом антропогенного навантаження можна виразити таким рівнянням (6):

$$y = ax^{b/x}, \quad (6)$$

де a = 1,9, b = –1,8, коефіцієнт кореляції – 0,6, стандартне відхилення – 0,5.

Хоча градієнт значимо впливає на просторовий розподіл *C. corax* (P < 0,05; F = 6,3), ми не можемо стверджувати, що щільність крука зростає чи зменшується за підвищення ступеня урбанізації, оскільки величина цього показника залежить також від біотопічних умов конкретного населеного пункту. Розподіл крука по території області досить сильно варіює по періодам року (P < 0,05; F = 8,4). Для всіх типів населених пунктів найвища щільність круків характерна у зимовий період, що пов'язано із зимовими кочівлями цих птахів до населених пунктів у пошуках їжі. Навесні птахи повертаються на місця гніздування, а влітку кочують по природних біотопах у пошуках корму. Восени зграї круків знову починають переміщатися ближче до людей (рис. 6).

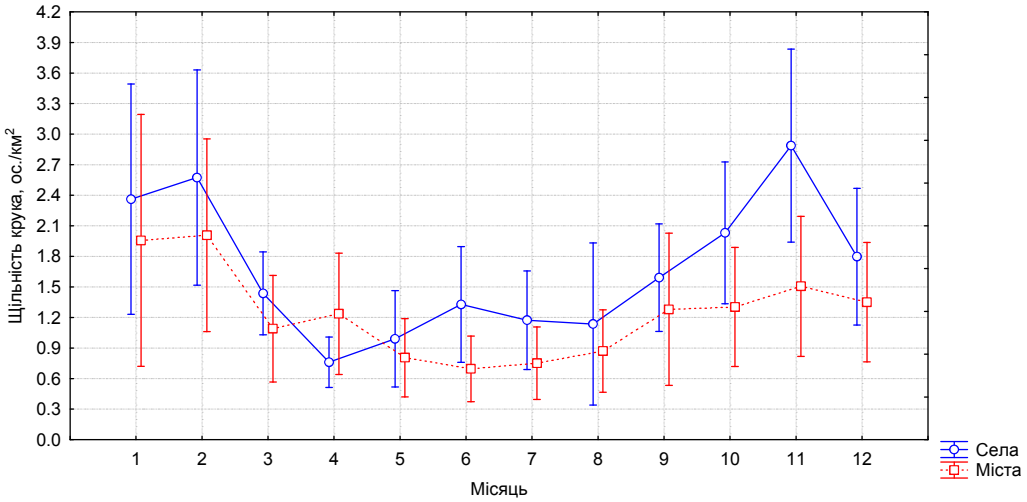


Рис. 6. Динаміка щільності крука по місяцях року в сільських та міських населених пунктах

Середня щільність крука за три роки досліджень суттєво не змінилася (P < 0,05; F = 1,1), хоча і спостерігається її незначне підвищення з 1,2 ос./км^2 у 2009–2010 рр. до 1,5 ос./км^2 у 2011–2012 рр. Зрозуміло, що говорити про певні тренди популяції некоректно через невеликий період досліджень, проте вважаємо, що крук поступово, але досить неухильно входить до антропогенних ландшафтів, живиться кормами антропогенного походження та адаптується до присутності людини, що може свідчити про успішність його синантропізації.

Висновки

За три роки досліджень щільність популяцій грака у населених пунктах Житомирської області достовірно не змінилася, проте відмічено деяке підвищення щільності граків упродовж цих років. Середня щільність граків у перший рік досліджень (2009–2010 рр.) становила 50,1 ос./км^2, у другий (2010–2011 рр.) – 58,3 ос./км^2, у третій (2011–2012 рр.) – 59,4 ос./км^2. Хоча показники щільності граків мають тенденцію до зростання, ми не можемо встановити певні популяційні тренди: комплексна оцінка щільності популяцій воронових птахів проводиться в Житомирській області вперше, ми маємо порівняно невеликий період досліджень.

Зростанню чисельності та подальшій урбанізації сірої ворони, на нашу думку, сприяє велика кількість кормів антропогенного походження, у вигляді харчових і господарських відходів, що дозволяє птахам пережити суворі погодні умови останніх зим. Інтенсивне зростання популяцій сірої ворони стримує конкуренція з боку грака. У селах, де присутні великі колонії граків, ворона гніздиться вкрай рідко.

Галки віддають перевагу зимівлі у великих населених пунктах, оскільки у містах м'якіші температурні умови, менший тиск хижаків і достатня кількість трофічних ресурсів, представлених, насамперед, на звалищах і смітниках. За нашими спостереженнями, частка галки на звалищах серед інших видів воронових складає 5–16%.

За період досліджень помітно змінилася щільність галки у містах, що свідчить, з одного боку, про збільшення її популяції, а з іншого, про те, що в умовах Житомирської області галка – типовий синурбаніст. Цей вид воронових птахів рідко трапляється поза сферою впливу людської діяльності та заселяє найбільше

перетворені людиною ландшафти, наприклад, центральні квартали великих міст.

Сойка активно заселяє всі типи населених пунктів області, а також продовжується її входження до найбільше перетворених людиною ландшафтів (великі міста), де її чисельність із року в рік зростає, що свідчить про активну синантропізацію виду.

Середня щільність крука за три роки досліджень суттєво не змінилася, хоча спостерігається її незначне підвищення. Вважаємо, що крук поступово входить до антропогенних ландшафтів, споживає корми антропогенного походження та адаптується до присутності людини – тобто відбувається його синантропізація.

Бібліографічні посилання

Andersen, L., Hoerschelmann, H., 1996. Siedlungsdichte, Reviergrosse und Bruterfolg von Rabenkrahen (*Corvus corone* L.) in der Gross Stadlandschaft Hamburgs. Hamburg. Avifaun. Beitr. 28, 17-42.

Bar-Massada, A., Wood, E.M., Pidgeon, A.M., Radeloff, V.C., 2012. Complex effects of scale on the relationships of landscape pattern versus avian species richness and community structure in a woodland savanna mosaic. Ecography 35, 393–411.

Bibby, C.J., Burgess, N.D., Hill, D.A., 1992. Bird census techniques. Academic Press, London.

Blair, R.B., Johnson, E.M., 2008. Suburban habitats and their role for birds in the urban–rural habitat network: Points of local invasion and extinction? Landscape Ecol. 23, 1157–1169.

Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyi, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).

Bokotey, A.A., 1993. Struktura metodychnyh pidhodiv do vyvchennja naselennja ptahiv urbolandshaftiv (na prykladi L'vova) [The structure and methods of urban bird research (the case of Lvov)]. IBA Program 'Obliky ptahiv: Pidhody, metodyky, rezul'taty'. Kyiv, Lviv (in Ukrainian).

Bonier, F., Martin, P.R., Wingfield, J.C., 2007. Urban birds have broader environmental tolerance. Biol. Lett. 3, 670–673.

Boyko, A., Brygadyrenko, V., Shendryk, L., Loza, I., 2009. Estimation of the role of antropo-zoonosis invasion agents in the counteraction to bioterrorism. NATO Science for Peace and Security Series A: Chemistry and Biology. Springer Science, Dordrecht, Netherlands, pp. 309–315.

Catterall, C.P., 2009. Responses of faunal assemblages to urbanisation: Global research paradigms and an avian case study. In: McDonnell, M.J., Hahs, A.K., Brueste, J.H. (eds). Ecology of cities and towns: A comparative approach. Cambridge University Press, New York. 129–155.

Conole, L., Kirkpatrick, J.B., 2011. Functional and spatial differentiation of urban bird assemblages at the landscape scale. Landscape Urban Plan. 100, 11–23.

Croci, S., Butet, A., Clergeau, P., 2008. Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? Condor 110, 223–240.

Evans, K.L., Chamberlain, D.E., Hatchwell, B.J., Gregory, R.D., Gaston, K.J., 2010. What makes an urban bird? Glob. Change Biol. 17, 32–44.

Gavrilov, V.M., 2004. Sravnitel'naja jenergetika vorob'inyh i nevorob'inyh ptic: Predel'nye razmery, jenergeticheskaja moshhnost', jekologicheskie sledstvija [Comparative energetics of Passeriformes and Non-Passeroformes: extremal dimensions, energetic power, ecological consequences]. Ornitologija 31, 92–107 (in Russian).

Gonzalez-Oreja, J.A., 2011. Birds of different biogeographic origins respond in contrasting ways to urbanization. Biol. Conserv. 144, 234–242.

Guziy, A.I., 1993. Metody ucheta ptyc v lesakh. In: Obliky ptahiv: Pidhody, metodiky, rezul'taty [Forest birds census methods – approaches, algorithms, results]. IBI Program, L'viv, Kyiv. 18–58 (in Russian).

Ilynskiy, S.V., 2008. Poshyrennja j biotopnyj rozpodil graka *Corvus frugilegus* L. i soroky *Pica pica* L. u misti Hmel'nyc'kyj (gnizdovyj period) [Biotope distribution of Rook and Eurasian Magpie in Chmelnitskiy during the breeding season]. Naukovyj Visnyk Uzhgorods'kogo Universytetu 23, 47–53 (in Ukrainian).

Ilynskiy, S.V., 2009. Poshyrennja i prostorovyj rozpodil poselen' galky *Corvus monedula* u misti Hmel'nyc'kyj v gnizdovyj period [Biotope distribution of Eurasian Jay in Chmelnitskiy during the breeding season]. Biologija ta Valeologija 11, 36–41 (in Ukrainian).

Kark, S., Iwaniuk, A., Schalimtzek, A., Banker, E., 2007. Living in the city: Can anyone become an 'urban exploiter'? J. Biogeogr. 34, 638–651.

Kath, J., Maron, M., Dunn, P.K., 2009. Interspecific competition and small bird diversity in an urbanizing landscape. Landscape Urban Plan. 92, 72–79.

Konstantinov, V.M., Ponomarev, V.A., Voronov, L.N., Zorina, Z.A., Krasnobaev, D.A., 2007. Seraja vorona (*Corvus cornix* L.) v antropogennyh landshaftah Palearktiki (problemy sinantropizacii i urbanizacii) [Hooded Crow in anthropogenic landscape of Palearctic. Synantropization and urbanization problems]. MPGU, Moscow (in Russian).

Kunakh, O.N., Trifanova, M.V., Ganzha, D.S., 2014. Zoo- i phytoindicatciya roli avtotrophnoy i geterotrophnoy konsortciy v organizatciy biogeotcenoza [Zooindication and phytoindication of autotrophic and heterotrophic consortia of biogeocoenoses organization]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 4(2), 115–141 (in Russian).

Leveau, L.M., 2013. Bird traits in urban–rural gradients: How many functional groups are there? J. Ornithol. 154, 655–662.

Listopadsky, M.A., 2015. Istoriya ta suchasnyi stan lisosmug biosphernogo zapovidnyka 'Askania Nova' [History and present state of forest bells in the biosphere reserve 'Askania Nova']. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(1), 156–210 (in Ukrainian).

Loginov, S.B., 2008. Chislennost' i razmeshhenie vranovyh ptic v gorode Tveri [Corvidae abundance and distribution in Tver]. Vesnik Tverskogo Gosudarstvennogo Universituteta Serija Biologija 7, 89–95 (in Russian).

Luck, G.W., Smallbone, L.T., 2010. Species diversity and urbanization: Patterns, drivers and implications. In: Gaston, K.J. (ed.). Urban ecology. Cambridge University Press, Cambridge.

Matsyura, A.V., 2015. Ispolzovanie dannykh mecheniya i povtornogo otlova dlia opredeleniya razmera populatciy [Population size estimation from the data of marked and capture-recapture methods]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(2), 85–92 (in Russian).

Matsyura, A., Jankowski, K., Zimaroeva, A., 2015a. Corvidae tolerance to human disturbance in settlement landscapes of Zhytomir (Ukraine). Romanian Journal of Biology-Zoology 60(1), 39–47.

Matsyura, A., Jankowski, K., Zimaroeva, A., 2015b. Escape behaviours of Corvidae in an urban ecosystem of Zhytomyr (Ukraine). Romanian Journal of Biology-Zoology, 60(2), in press.

McDonnell, M.J., Hahs, A.K., 2013. The future of urban biodiversity research: Moving beyond the low-hanging fruit. Urban Ecosyst. 16, 397–409.

McDonnell, M.J., Hahs, A.K., Pickett, S.T.A., 2012. Exposing an urban ecology straw man: Critique of Ramalho and Hobbs. Trends Ecol. Evol. 27, 255–256.

McGowan, K.J., 2001. Demographic and behavioral comparisons of suburban and rural American Crows. In: Marzluff, J.M., Bowman, R., Donelly, R. (eds.). Avian ecology and conservation in an urbanizing world. Kluwer Academic Press, Norwell. 365–381.

Mikami, O.K., Nagata, H., 2013. No evidence of interspecific competition regulating the urban avian communities of the Kanto region, Japan. Ornithological Science 12, 43–50.

Møller, A.P., 2009. Successful city dwellers: A comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. Oecologia 159, 849–858.

Poluda, A.M., Tsukanova, S.V., 2012. Osobennosti prostranstvenno-vremennogo raspredelenija grachej (*Corvus frugilegus*), svjazannyh s territoriej Ukrainy [Temporal and spatial distribution of Rook in Ukraine]. Branta 15, 103–120.

Rakhimov, I.I., 2002. Avifauna Srednego Povolzh'ja v uslovijah antropogennoj transformacii estestvennyh prirodnyh landshaftov [Birds of Middle Volga area under human transformation of natural habitats]. Novoe Znanie, Kazan' (in Russian).

Ramalho, C.E., Hobbs, R.J., 2012. Time for a change: Dynamic urban ecology. Trends Ecol. Evol. 27, 179–188.

Ravkin, E.S., Chelintsev, N.G., 1990. Metodicheskie rekomendacii po kompleksnomu marshrutnomu uchetu ptic [Manual on bird transect count]. Nauka, Moscow (in Russian).

Robertson, O.J., McAlpine, C.A., House, A., Maron, M., 2013. Influence of interspecific competition and landscape structure on spatial homogenization of avian assemblages. PLoS One 8:e65299.

Shochat, E., Warren, P.S., Faeth, S.H., McIntyre, N.E., Hope, D., 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. Trends Ecol. Evol. 21, 186–191.

Tratalos, J., Fuller, R.A., Evans, K.L., Davies, R.G., Newson, S.E., Greenwood, J.J.D., Gaston, K.J., 2007. Bird densities are associated with household densities. Glob. Change Biol. 13, 1685–1695.

Надійшла до редколегії 01.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 50–60.

doi:10.15421/011606

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 598.293.1(477.64)

Коллективная ночевка врановых птиц в г. Мелитополь (Запорожская область) в 2014–2015 годах

А.О. Дранга[1], П.И. Горлов[2]

[1]Мелитопольский государственный педагогический университет имени Богдана Хмельницкого, Мелитополь, Украина
[2]НИИ биоразнообразия наземных и водных экосистем Украины, Мелитополь, Украина

Показаны результаты наблюдений за формированием, существованием и распадом совместной зимовки врановых птиц на протяжении осенне-весеннего периода 2014–2015 гг. в г. Мелитополь (Запорожская область). Фиксировали и анализировали такие параметры: время начала и окончания процесса разлета с ночевки и сбора на ночевку, хронометраж летной активности птиц внутри этих интервалов, численность и видовой состав птиц, направления перелетов с нанесением на карту местности, погодные условия. Описаны процессы разлета птиц с места ночевки и сбора на ночевку. Методом абсолютного подсчета птиц оценка процесса сбора на ночевку и разлет с нее утром проведена два раза в неделю (всего 47 дней наблюдений утром и вечером). Наблюдения показали высокую степень зависимости от долготы дня и разную интенсивность этих видов суточной активности. Выявлены сезонные различия между временем разлета. В зимние месяцы этот период достоверно короче, чем осенью и весной. Продолжительность разлета птиц с ночевки меньше, чем сбора на ночевку. В работе схематически представлены основные стратегии утреннего разлета и вечернего сбора птиц на месте ночевки с их количественной характеристикой. Для утреннего разлета птиц с территории ночевки доминирующей является стратегия «разлет с паузой», а наименьший процент составила стратегия «три пика». Для вечернего сбора птиц доминирующей является стратегия «два пика», а наименее представленной – «сбор с паузой».

Ключевые слова: врановые; скопление птиц; ночевка; Украина

Collective roost of corvids in Melitopol (Zaporozhye region) in 2014–2015

A.O. Dranga[1], P.I. Gorlov[2]

[1]Bohdan Khmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, Melitopol, Ukraine
[2]Biodiversity Research Institute of Ukraine, Melitopol, Ukraine

The article contains the results of observations on the formation, existence and the dissociation of the collective winter roost of corvids (crow species) in 2014–2015 in Melitopol (Zaporozhye region). A detailed study of the concentration and the dynamics of its functioning during the winter period was carried out. By the method of absolute counting of birds, the estimation of the gathering process on the roost in the night and dispersal from roost in the morning was carried out twice a week (a total of 47 days of observation in the morning and evening). We selected the following essential parameters: time of the beginning and ending of the process of dispersal from the roost in the morning and gathering at the roost in the evening; time – study of birds' flight activity in these intervals; the number and species composition of birds; directions of flights with their mapping; weather conditions. Within the city of Melitopol during the winter period of 2014–2015, corvids (Rook, Western Jackdaw, Eurasian Magpie and Common Raven) form one central roost. The total number of birds at the roost was typically 18 thousand individuals. The collective roost exists from the beginning of October till the end of March. The analysis of dynamics of the birds' number during the existence of the collective showed a wide amplitude of fluctuation in the range of 1,000–5,000 individuals during autumn (10 times) and spring (5 times) migration. By the end of November migration ends, the number of birds has stabilized, and the location of the night roost becomes permanent. In winter the gathering is more stable and fluctuations in number lie within the limits of

Мелитопольский государственный педагогический университет имени Богдана Хмельницкого, ул. Ленина, 20, Мелитополь, 72312, Украина
Bohdan Khmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, Lenin Str., 20, Melitopol, 72312, Ukraine
Tel.: +38-098-592-39-45. E-mail: alinka-tihan@mail.ru

НИИ биоразнообразия наземных и водных экосистем Украины, ул. Ленина, 20, Мелитополь, 72312, Украина
Biodiversity Research Institute of Ukraine, Lenin Str., 20, Melitopol, 72312, Ukraine
Tel.: +38-067-885-13-50. E-mail: petro-gorlov@mail.ru

500 individuals (8 times). The number of birds that roost collectively decreased from mid – March. In this article considerable attention is paid to processes of the birds' dispersal from the roost site and gathering at the roost at night. The observations showed a high degree of dependence on day length and different intensity of these types of daily activity. During the analysis of the process of morning dispersal of birds from the collective roost, seasonal differences in the time of dispersal were found. In the winter months this period was significantly shorter than in the autumn and spring. The duration of dispersal of birds from the roost (28.4 ± 9 min; lim – 15–45 min) was reliably less than that of gathering at the roost (87.9 ± 14.8 min; lim – 30–115 min); the difference of averages is significant for the highest probability threshold of $p \geq 0.001$ for the entire observation period. As a result of research on dispersal and gathering of birds at the roost site, the basic strategies of the birds' behaviour were revealled. For morning dispersal of birds from the territory of the roost the strategy of "gathering with a pause" (16 registrations; 35.6%) is dominant. The strategy of "the damped wave" is sub dominant (14; 31.1%). The lowest percentage was taken up by the strategy of "three peaks" (1; 2.2%). For the evening gathering of birds at the roost, the strategy of "two peaks" is dominant. The lowest percentage was taken up by the strategy of "gathering with a pause" (2; 4.5%). The overall species diversity within a gathering and on the routes of birds' flights reached 24 species. The undisputed dominant in numbers was the Rook, and the subdominan was the Jackdaw. Thus, corvids form the basis of the ornithological complex of the forest – park zone of Melitopol in the autumn and spring period.

Keywords: corvids; gathering of birds; roost; Ukraine

Введение

Скопления птиц одного вида, имеющих разную функциональную значимость – явление распространенное и характерное для представителей семейства Врановые (Corvidae). В странах Западной и Центральной Европы зимовочные скопления врановых птиц изучают многие орнитологи (Loman, 1980; Chantrey, 1982; Jadczyk, 1994; Jadczyk and Jakubiec, 1995; Winiecki, 2000; Jakubiec and Jadczyk, 2004; Jadczyk and Jakubiec, 2005; Mazgajski et al., 2005; Hordowski, 2009). Важным направлением исследований является изучение особенностей сезонных перемещений и зимовок врановых птиц (Waite, 1984; Hubalek, 1999; Mazgajski et al., 2008; Zhimorski, 2010). Изучение суточных кормовых перелетов птиц проводили многие исследователи (Feare et al., 1974; Wilson et al., 1996; Rolando et al., 1998; Atkinson et al., 2002; Kasprzykowski, 2003; Mason and Macdonald, 2004; Møller, 2008; Scheid et al., 2008).

Города Украины являются центрами локальных зимовок врановых птиц, которые достигают значительной численности (Loparev, 1996). Исследования коллективных ночевок врановых проводились на территории Киева и Харькова (Loparev, 1996; Konovalenko et al., 2003; Brezgunova, 2005; Janish and Lopar'ov, 2007). Однако работ, включающих комплексное изучение ночевочных скоплений врановых и посвященных непосредственно поведению птиц в месте ночевки, особенностям организации коллективной ночевки в разные периоды года, очень мало.

Ранее мы характеризовали условия существования грача (*Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758) и других врановых в селитебных ландшафтах, уделяя внимание гнездовому периоду (Tikhonova and Matsyura, 2014; Dranga and Gorlov, 2015). Предварительные данные о формировании зимовочного скопления и ночевки в г. Мелитополь (Dranga, 2015) дополнены наблюдениями о сроках сезонных миграций, фенологии существования скопления, динамике численности в осенне-весенний период 2014–2015 гг.

Цель настоящего исследования – описать коллективную ночевку врановых птиц на протяжении осенне-весеннего периода 2014–2015 гг. в городе Мелитополь (Запорожская область).

Материал и методы исследований

Для поиска коллективных ночевок и учета на них птиц использовали методику, предложенную Bibbi et al. (2000). Территорию г. Мелитополь разделили на 15 равных частей, и выбрали, соответственно, 15 точек с хорошим обзором местности. На этих участках отмечали направления перемещений птиц, что позволило выявить на территории города основное место их коллективной ночевки. Проведено детальное изучение различных фаз суточной активности птиц в скоплении и динамика его функционирования в течение осенне-весеннего периода. Наблюдения проведены с 01.10.2014 по 28.03.2015 г. в месте коллективной ночевки, а также на маршрутах перелетов птиц и мест их кормления (зеленые зоны города, пригородные сельскохозяйственные поля и полигоны твердых бытовых отходов). Кроме того, использованы фрагментарные данные об описываемых явлениях, собранные в 2007–2014 гг. Методом абсолютного подсчета птиц (дважды в неделю) осуществлен мониторинг процесса сбора на ночевку и разлета с нее (всего 47 дней наблюдений утром и вечером). Использовали бинокли Etherna 10x и подзорную трубу Vixen Geoma 20–60 x 80. Пунктами наблюдения были наиболее удобные места с круговым обзором (высотные строения, естественные возвышения, открытые участки местности), на которых наблюдатель находился в утреннее (за 20 минут до наступления гражданских сумерек, за 50 минут до восхода солнца) и вечернее время (за 1 час 30 минут до захода солнца). Фиксировали такие обязательные параметры: время начала и окончания разлета с ночевки и сбора на ночевку; хронометраж летной активности птиц внутри этих интервалов; численность и видовой состав птиц; направления перелетов с нанесением на карту местности; погодные условия.

Все перемещения наблюдателя и наблюдаемых объектов фиксировали навигаторами Garmin GPSmap 78s. Треки каждого выезда в виде KML файлов отображали в программе Google Earth с последующей их обработкой (время, координаты, длина маршрутов и т. д.).

Все фотографии экспортировали в программу Fast Stone Image Viewer, которая, вместе с программным обеспечением фотоаппаратов (Canon EOS 450D и Canon Power Shot SX 230HS) в режиме Exif метаданных, давала возможность контролировать геолокационные данные сделанных фотографий, дату, время и условия съемки. Такие снимки позволяли в режиме зуммирования более точно определять видовой состав и численность птиц в стаях.

Статистическую обработку данных проводили в программе Statistica 7 (в модуле Basic Statistics/Descriptive Statistics) с указанием до десятых средних значений описываемых параметров, их лимитов, ошибки и коэффициента вариации признака (%).

Результаты и их обсуждение

В конце сентября – начале октября совместные стаи грачей и галок (*Corvus monedula* Linnaeus, 1758), включая мигрантов, образуют общую центральную совместную ночевку в районе лесопарковой зоны (1700 х 950 м) на северо-востоке города. Территория представляет собой кварталы искусственных посадок акации белой (*Robinia pseudoacacia* L.), гледичии трехколючковой (*Gleditsia triacanthos* L.), шелковицы черной (*Morus nigra* L.) и белой (*M. alba* L.), каркаса европейского (*Celtis australis* L.), вяза гладкого (*Ulmus laevis* Pall.), клена остролистного (*Acer platanoides* L.), клена ясенелистного (*A. negundo* L.) и сосны (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb)). Средний возраст насаждений – 50–60 лет. Посадки младшего возраста практически отсутствуют. На больших площадях леса населением в последние годы проведена незаконная рубка, в значительной степени снизившая показатели сомкнутости древесного яруса. На севере и западе к лесопарку примыкают черешневые сады общей площадью около 1 000 га. Частный сектор по периметру лесопарка состоит в основном из одноэтажных строений (рис. 1).

Рис. 1. Место основной коллективной ночевки врановых птиц (◎) и места предварительного сбора птиц (○) перед отлетом на ночевку и вылетом на кормежку

Видовой состав птиц в месте коллективной ночевки. Зеленые зоны города привлекают птиц во все сезоны года. Во внегнездовое время птицы используют лесонасаждения для отдыха, кормления, ночевки. Совместно с грачом в месте коллективной ночевки зарегистрирована галка, встречавшаяся во все дни наблюдений. За пределами ночевочного скопления, однако в непосредственной близости от него встречены во время учетов сорока (*Pica pica* Linnaeus, 1758), серая ворона (*Corvus cornix* Linnaeus 1758), ворон (*C. corax* Linnaeus, 1758), канюк (*Buteo buteo* Linnaeus, 1758), зимняк (*B. lagopus* Pontoppidan, 1763), пустельга обыкновенная (*Falco tinnunculus* Linnaeus, 1758), сова ушастая (*Asio otus* Linnaeus, 1758), зяблик (*Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758), синица большая (*Parus major* Linnaeus, 1758), дрозд черный (*Turdus merula* Linnaeus, 1758), полевой воробей (*Passer montanus* Linnaeus, 1758), просянка (*Emberiza calandra* Linnaeus, 1758).

Кроме того, массовые перелеты грачей и галок к месту ночевки сопровождались редкими встречами в потоке птиц кряквы (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758), чайки-хохотуньи (*Larus cachinnans* Pallas, 1811), сизой чайки (*L. canus* Linnaeus, 1758), серой цапли (*Ardea cinerea* Linnaeus, 1758), кваквы (*Nycticorax nycticorax* Linnaeus, 1758), сирийского дятла (*Dendrocopos syriacus* Hemprich and Ehrenberg, 1833), дрозда рябинника (*Turdus pilaris* Linnaeus, 1758), скворца обыкновенного (*Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758) и белой трясогузки (*Motacilla alba* Linnaeus, 1758). Перечисленные виды регистрировали только в осенний и весенний периоды, что связано с миграционной активностью, а зимой редко встречены лишь скворцы и чайки.

По наблюдениям в 2010–2015 гг., неоднократно отмечали факты нападения на грачей ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis* Linnaeus, 1758), реже сапсана (*Falco peregrinus* Tunstall, 1771). Численность хищных птиц обычно невысока, однако 12.10.2015 г. во время вечернего сбора в месте коллективной ночевки врановых птиц отмечены семь тетеревятников и один сапсан. Безусловным доминантом по численности был грач, субдоминантом – галка. Таким образом, врановые составляют основу орнитологического комплекса лесопарковой зоны Мелитополя в осенне-весенний период.

Фенология формирования и существования скопления. Для северо-западного Приазовья, к сожалению, практически отсутствует информация о сроках и динамике миграционных перемещений птиц. Общепринято считать, что на юге Украины осенняя миграция проходит в октябре – ноябре (Ardamatskaya, 1968; Konstantinov et al., 2009; Poluda and Cukanova, 2012). Однако большинство данных относится к концу прошлого века либо для сопредельных регионов.

По многолетним наблюдениям, формирование нерегулярных трасс перелета врановых птиц от мест кормежки к местам ночевки в г. Мелитополь становится заметным, начиная со второй декады сентября, и лишь к концу месяца эти перелеты носят характер постоянных. Стационарные наблюдения процесса формирования осенне-зимнего скопления начаты нами с 01.10.2014 г. Наши наблюдения показывают незначительный рост численности (с 4 400 до 6 580 особей) до 12 октября, что, по-видимому, связано с концентрацией местных птиц из нескольких мест ночевок в одном месте. Первый значительный прирост численности грачей отмечен 12.10, когда на ночевку собралось более 12 тыс. особей. Такие всплески численности в осенний период отмечены еще трижды: 25.10, 02.11 и 18.11. Примечательно, что после таких волн происходило незначительное снижение численности птиц. Учитывая, что в этот период ночевочное скопление располагалось в одном месте, рост численности мы связываем с миграционной активностью, а снижение – с транзитным пролетом птиц через наш регион (рис. 2).

Подтверждением этому может служить активная миграция других групп птиц (гусеобразные, журавли), наблюдаемая нами в эти же периоды. К концу ноября заканчивается миграция, стабилизируется численность птиц, а место ночевки становится постоянным (рис. 2, 3). С конца ноября до середины февраля скопление врановых птиц носило характер типичного зимовочного. Характерными особенностями поведения птиц в этот период являются регулярные трассы суточных перелетов, постоянные места ночевок, практически не меняющиеся места кормежек на фоне стабильной общей численности (рис. 3).

Распад коллективной ночевки начинается с момента появления птиц на местах будущих колоний и с началом периода весенней миграции. По нашим данным, в период проведения среднезимних учетов птиц, которые приходились в разные годы на середину – конец января (2009–2014), грачи встречены в местах прошлогодних колоний. Появившись на 1–2 часа в утреннее время, птицы проявляли элементы территориального и брачного поведения, затем улетали на весь день кормиться, а ночевали в традиционном для зимы месте коллективной ночевки. В этот период не отмечен процесс гнездостроения, который приходится на первую декаду марта (28.02–09.03). Весенняя миграция грачей на юге определяется погодно-климатическими показателями (температура воздуха, атмосферное давление). При отсутствии снежного покрова она начинается с середины февраля, а массовый пролет отмечается в конце февраля и начале марта. В период исследований численность птиц на ночевке начинает изменяться с 19 февраля. Первые признаки распада коллективной ночевки врановых отмечены 26–28 февраля, когда во время утреннего подсчета птиц их численность уменьшилась с 17 750 ос (26.02) до 15 200 (28.02). Массовым это явление было в период 19–25.03, когда в течение трех волн миграционного отлета птиц скопление полностью распалось. Последняя группа в 1 200 особей отмечена 25.03, а уже с 28 марта птицы на месте коллективной ночевки не появлялись (рис. 4).

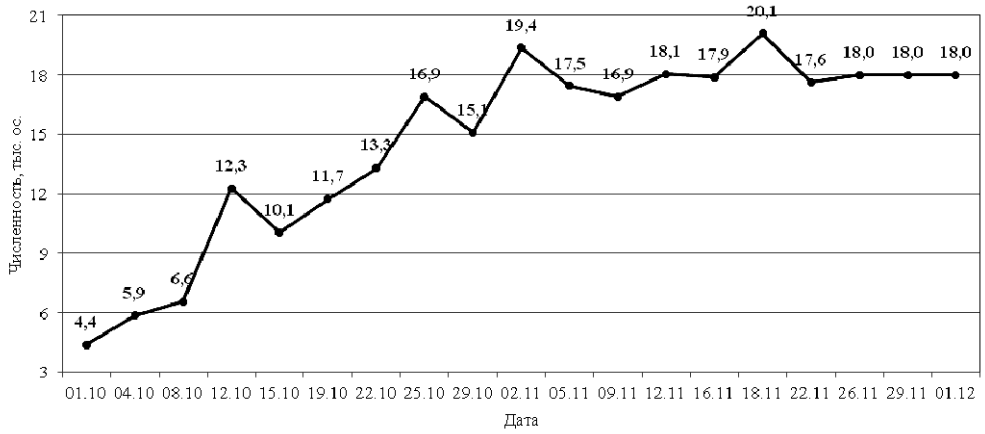


Рис. 2. Формирование осенне-зимнего скопления врановых птиц в 2014 г. (г. Мелитополь)

Характеристика погодно-климатических условий за описываемый период показала прохождение трех антициклонов (рис. 5, I – III), характеризовавшихся снижением температур воздуха (до 0 ºС) и повышенным атмосферным давлением (свыше 765 мм рт. ст.). Сопоставление дат отлета птиц с мартовской изобарой показало связь миграционной активности птиц с периодами высокого давления (антициклоны) и отсутствие таковой с температурами воздуха (рис. 5).

Динамика численности. Общая численность врановых птиц в основном ночевочном скоплении в Мелитополе в зимний период 2014–2015 гг. находилась в пределах 18 тыс. особей. Максимальной она была 18.11.2014 (20 100 особей) в последнюю волну транзитных мигрантов, поскольку больше ни разу такого числа птиц мы не наблюдали. Характеризуя стабильность численности скопления (табл. 1), констатируем широкую амплитуду колебания в сезоны осенней и весенней миграции, когда между днями наблюдений были обычными падение или рост численности в интервале 1 000–5 000 особей (10 регистраций осенью и 5 весной). Кроме того, во время одной из осенних волн прилета 12.10.2014 скопление увеличилось на 5 710 особей, а 23.03.2015 мы не досчитались 9 500 весенних мигрантов. В зимний период скопление более стабильно и флуктуации численности лежат в пределах 500 особей (табл. 1).

Суточная активность. Взяв для анализа наиболее показательные дни наблюдений, охарактеризуем процесс разлета птиц с места ночевки, который происходит группами различной величины. Во все дни наблюдений отмечался одновременный старт основной группы, состоящей из 67–90% численности ночевочного скопления.

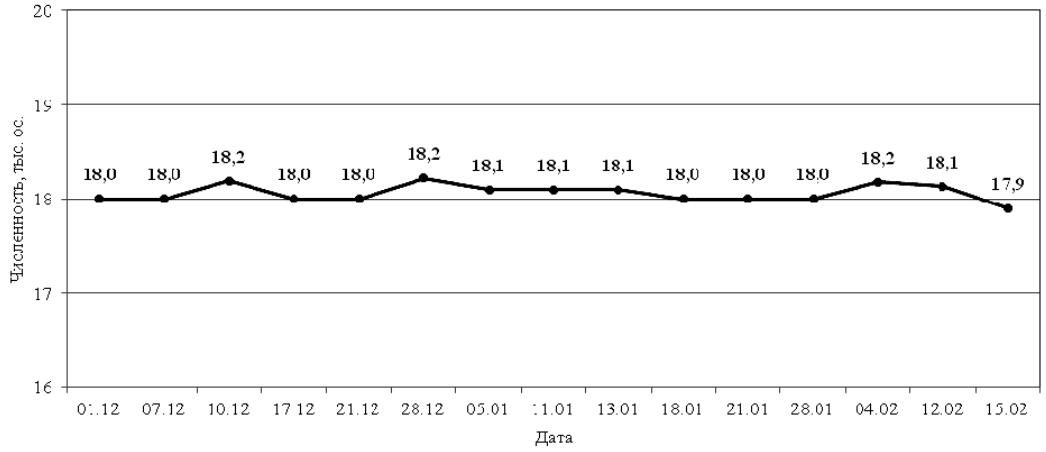


Рис. 3. Динамика численности врановых птиц в зимовочном скоплении (01.12.2014–15.02.2015)

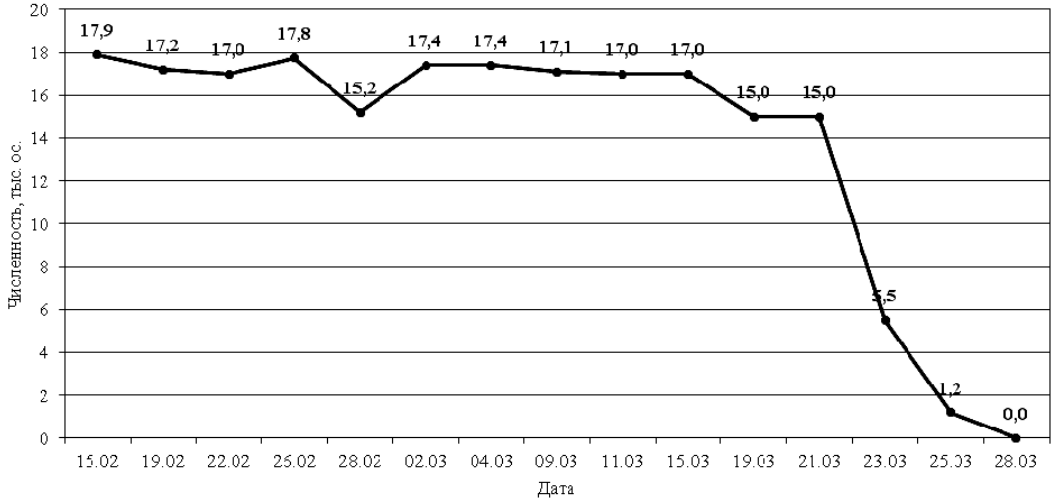


Рис. 4. Распад зимовочного скопления врановых птиц (весна, 2015)

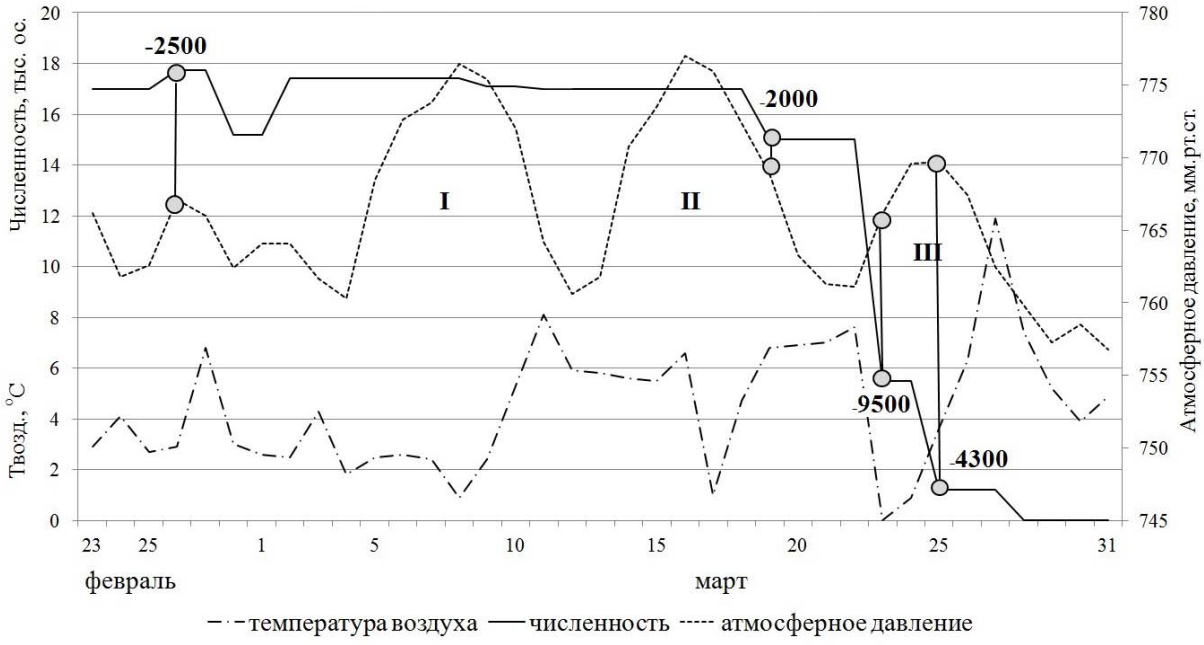


Рис. 5. Погодно-климатические показатели и динамика численности птиц в период весеннего распада коллективной ночевки: I, II, III – области высокого давления; ⟜⟝ – связь точки изобары с датой миграционного отлета птиц

Таблица 1

Стабильность скопления врановых птиц по сезонам в 2014–2015 гг. в месте коллективной ночевки

Сезон		Дней наблюдений	Численность		Интервалы колебания численности, n				
			min	max	Стабильная	1–500	501–1 000	1 001–5 000	>5 000
Осень	01.10–29.11	18	4 400	20 100	2	3	2	10	1
Зима	01.12–15.02	15	17 900	18 220	7	8	–	–	–
Весна	19.02–28.03	14	1 200	17 750	3	3	2	5	1

Время старта первых одиночных птиц и небольших стай практически совпадает со временем отлета основной части скопления (табл. 2). Происходило это за 2–9 минут до наступления гражданских сумерек и за 35–40 минут до восхода солнца. Заканчивался разлет за 10–25 минут до восхода солнца. Вечерний сбор на ночевку был менее организованным во все сезоны (табл. 3). Как и утром, вечером также отмечена основная группа птиц, однако численность ее была несравнимо меньшей, чем утром. Последние птицы появлялись на месте ночевки спустя 5–29 минут после захода солнца. Утренний разлет с места ночевки у врановых птиц проходил в более сжатые сроки, чем вечерний сбор (табл. 4).

Таблица 2

Характеристика утреннего разлета птиц с места ночевки

Дата	Время утреннего старта					
	Lim	основной группы, ч: мин	численность основной группы, % от общей	основной группы до наступления сумерек, мин	до восхода солнца	
					основной группы, мин.	последних птиц, мин.
04.10.2014	5:00–5:30	05:02	67,2	9	35	10
09.11.2014	5:50–6:10	05:59	85,0	2	35	15
07.12.2014	6:30–7:00	06:32	74,8	4	40	10
21.01.2015	6:40–7:00	06:40	90,0	3	35	15
22.02.2015	5:55–6:05	05:55	89,4	7	38	28
02.03.2015	5:40–6:00	05:41	84,1	7	40	10

Таблица 3

Характеристика вечернего сбора птиц в месте ночевки

Дата	Время вечернего появления в месте ночевки:					
	Lim	основной группы, ч: мин	численность основной группы, % от общей	основной группы до наступления сумерек, мин.	до / после захода солнца	
					основной группы, мин.	последних птиц, мин.
04.10.2014	17:20–18:30	17:50	43,4	57	15	+14
09.11.2014	15:00–16:30	16:10	27,6	36	3	+17
07.12.2014	15:00–16:20	16:00	21,2	26	+9	+29
21.01.2015	14:40–16:30	15:50	18,9	68	35	+5
22.02.2015	16:10–17:30	17:30	27,1	14	+17	+17
02.03.2015	16:20–17:40	17:20	25,5	36	5	+15

Таблица 4

Характеристика продолжительности утреннего разлета и вечернего сбора в месте коллективной ночевки врановых птиц (осень, 2014 – весна, 2015)

Сезон		n	M ± m	min	max	Cv
Осень	разлет	18	30,3 ± 8,8	15	45	29,1
	сбор	18	84,2 ± 13,6	50	100	16,2
Зима	разлет	18	23,6 ± 7,4	15	40	31,5
	сбор	18	91,4 ± 8,5	75	115	9,4
Весна	разлет	8	35,0 ± 7,6	25	45	21,6
	сбор	9	83,3 ± 24,5	30	110	27,7
Весь период наблюдений	разлет	44	28,4 ± 9,0	15	45	31,7
	сбор	45	87,9 ± 14,8	30	115	16,9

Продолжительность разлета с ночевки (28,4 ± 9,0 мин; lim – 15–45 мин; Cv = 31,7%) была достоверно меньше, чем сбора на ночевку (87,9 ± 14,8 мин; lim – 30–115; Cv = 16,9%); разница средних достоверна для высшего порога вероятности $P < 0,001$ за весь период наблюдений. Выявлены сезонные различия между временем разлета врановых птиц с коллективной ночевки. В зимние месяцы этот период достоверно короче, чем осенью ($P < 0,05$) и весной ($P < 0,001$). В то же время сравнение этих показателей для вечернего сбора на ночевку в разные сезоны достоверных различий средних не выявило. Утром и вечером наблюдалась группа птиц, которую можно считать основным ядром скопления. Утренний отлет и вечернее появление такой группы считалось «пиком» процесса, до и после которого активность птиц менее выражена. Размер основной группы утром лежал в пределах 67,2–90,0%, а вечером – 18,9–43,4% общей численности птиц в скоплении, показав достоверные различия

средних ($P < 0,05$). Такую утреннюю организованность птиц можно объяснить их одинаково низкой энергетической кондицией после проведенной ночи и потребностью в питании, в отличие от вечернего сбора, когда к месту ночевки птицы устремляются после максимального пополнения запасов на местах кормежки, которое наступает в более растянутые сроки. К тому же, утром мы наблюдаем птиц, стартующих из одного места, в то время как вечером, в зависимости от расположения кормовых полей, птицы появляются из разноудаленных мест.

Наблюдения процессов разлета с места ночевки и сбора на ночевку показали высокую степень зависимости от долготы дня, и различную интенсивность этих видов суточной активности (рис. 6).

В осенне-зимний период время между утренним разлетом с места ночевки и сбором на нее птицы проводят в поисках корма, дневном парении крупных стай грачей и отдыхе. Кормовые поля расположены на различных расстояниях от ночевки, соответственно и время перелетов к ним различно. Мы объединили эти два вида активности (перелет и кормление) и сравнили, насколько меняется их продолжительность в зависимости от долготы дня. Учитывая, что птицы покидают место ночевки еще в сумерках и прибывают на ночлег практически в полной темноте, под светлым временем суток мы понимаем время между утренними и вечерними сумерками. На рисунке 7 видна ожидаемая прямая зависимость ($r = 0,99$), свидетельствующая о максимально эффективном использовании светлого времени для пополнения энергетических запасов. Особенно актуально это в период наименьшей долготы дня (неделя до и после зимнего солнцестояния).

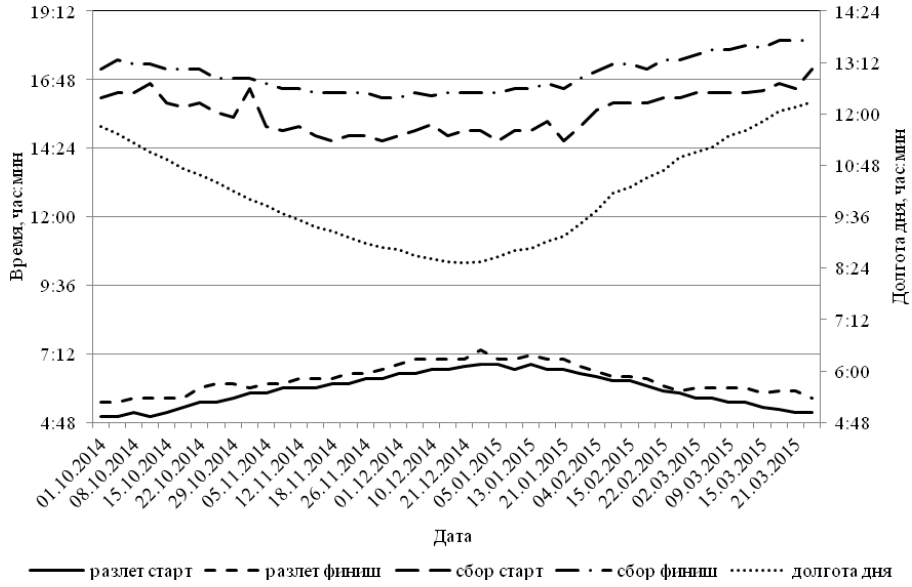


Рис. 6. Долгота дня, утренний разлет и вечерний сбор в месте коллективной ночевки врановых птиц (осень, 2014 – весна, 2015)

Однако приведенные на рисунке 7 данные не отражают перераспределения различных видов активности в течение всего времени существования скопления. Осенью и весной, когда долгота светлого времени суток превышает 12 часов, отлет и прилет птиц в месте ночевки происходит с предварительным сбором части скопления на близлежащих деревьях. Нередки в этот период кружение в воздухе основной части скопления, к которому присоединяются птицы из других, меньших по размеру, стай. Наблюдения на местах кормления показывают, что часть светлого времени суток птицы отдыхают на полях, а в середине дня, особенно при благоприятных погодных условиях, группами до 500 особей парят на больших высотах. Такой режим суточной активности несколько меняется в зимнее время при продолжительности дня менее 10 часов. Утренний старт с места ночевки проходит в более короткие сроки и без облетов территории и сбора птиц в воздухе. Дневное парение практически полностью исключается, а время дневного отдыха сокращается. Очевидно, этими видами активности врановые птицы жертвуют в пользу сокращающегося времени кормления на фоне уменьшившейся долготы дня. Подобное перераспределение суточного бюджета времени отмечалось нами в скоплении серого журавля на Сиваше (Джанкойский р-н, Крым) в период с августа по ноябрь (Gorlov, 1998).

Стратегии разлета и сбора птиц в месте ночевки. Для представителей врановых – грача и галки – характерен одновременный массовый старт птиц с территории ночевки для всего периода существования зимовки. Перед разлетом с ночевки птицы образуют «место разлета» – территория, расположенная вблизи ночевки, на которой птицы одного ночевочного скопления задерживаются перед разлетом с ночевки. Птицы по-разному ведут себя при сборе и вылете с места ночевки. Основные стратегии утреннего разлета в месте ночевки схематически показаны на рисунке 8, а их количественные характеристики даны в таблице 5.

Среди всех представленных стратегий вылета доминирующей является «разлет с паузой» (16 наблюдений; 35,6%), когда между первой группой птиц и отлетом основного скопления существует пауза, длительностью от 3–4 до 12–15 минут. Под «массовым стартом» мы понимаем одновременный старт основной группы, состоящей из 75–90% численности всего ночевочного скопления. Стратегии «один пик», «два пика» и «три пика» характеризуются заметными по численности волнами отлета

птиц. Стратегия «затухающая волна» является субдоминирующей (14; 31,1%) и характеризуется вылетом основного потока птиц со старта с последующим плавным снижением активности птиц, покидающих ночевку.

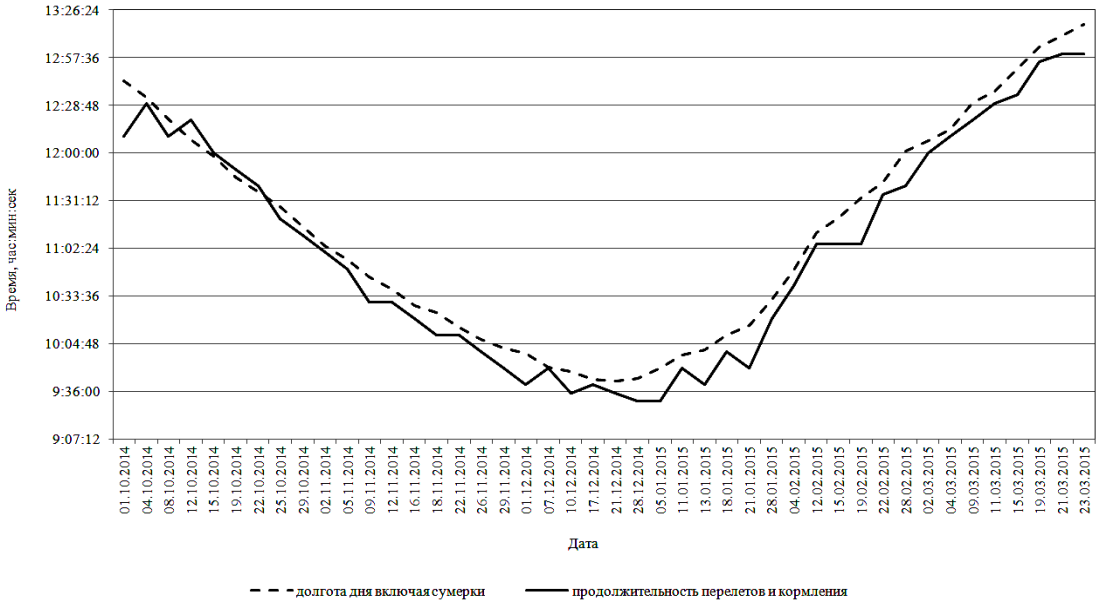


Рис. 7. Продолжительность светлого времени суток, перелетов и кормления птиц

Таблица 5

Характеристика показателей стратегий утреннего разлета птиц с места коллективной ночевки

Стратегия утреннего разлета	Осень		Зима		Весна		Количество регистраций	%
	n	%	n	%	n	%		
Массовый старт	3	16,7	1	6,7	2	16,7	6	13,3
Один пик	1	5,6	1	6,7	0	0,0	2	4,4
Два пика	3	16,7	1	6,7	2	16,7	6	13,3
Три пика	1	5,6	0	0,0	0	0,0	1	2,2
Разлет с паузой	4	22,1	7	46,6	5	41,7	16	35,6
Затухающая волна	6	33,3	5	33,3	3	25,0	14	31,2
Всего	18	100	15	100	12	100	45	100

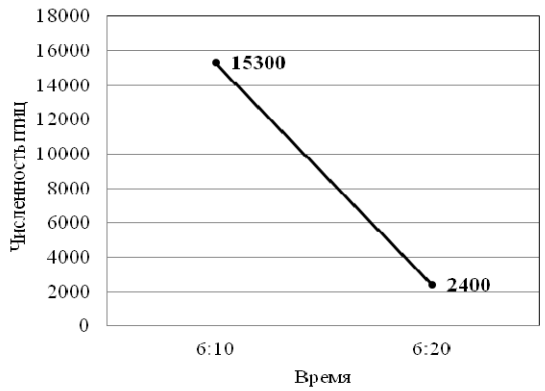
Весь период существования коллективной зимовки (с I декады октября 2014 г. по III декаду марта 2015 г.) можно разделить на три периода: 1) формирование зимовочного скопления (октябрь – ноябрь); 2) собственно зимовка (декабрь – февраль); 3) распад совместной зимовки (февраль – март). Для периода формирования зимовочного скопления характерны все шесть стратегий. В зимний период мы не наблюдали разлет тремя волнами, поскольку для этого периода, как мы показали выше, характерен более массовый старт. Для распада зимовочного скопления (весна) характерны стратегии 3, 5 и 6, свойственные процессам, растянутым во времени.

Таблица 6

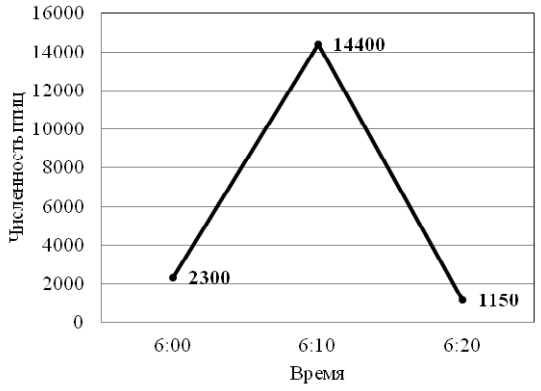
Характеристика показателей стратегии вечернего сбора птиц на ночевку

Стратегия вечернего сбора	Сезон						Сумма	%
	осень		зима		весна			
	n	%	n	%	n	%		
Нарастающая волна	1	5,6	3	20,0	1	7,7	5	10,9
Один пик	7	38,8	2	13,3	0	0,0	9	19,6
Два пика	9	50,0	3	20,0	4	30,7	16	34,8
Три пика	1	5,6	5	33,4	3	23,1	9	19,5
Четыре пика	0	0,0	2	13,3	3	23,1	5	10,9
Сбор с паузой	0	0,0	0	0,0	2	15,4	2	4,3
Всего	18	100	15	100	13	100	46	100

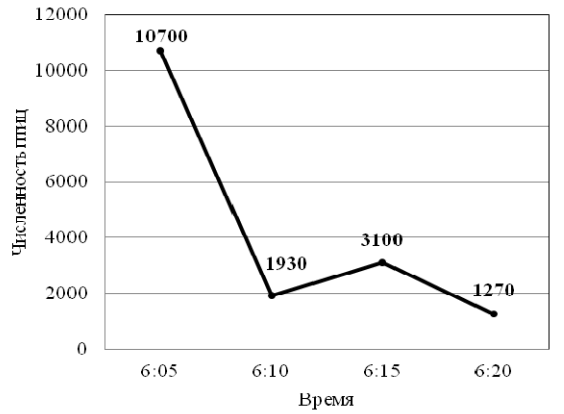
Для вечернего сбора характерны следующие стратегии: «нарастающая волна», «один пик», «два пика», «три пика», «четыре пика» и «сбор с паузой», представленные на рисунке 9, а их количественные характеристики даны в таблице 6. Для периода формирования зимовки характерны стратегии 2 и 3. Для периода устойчивого существования зимовки – стратегии 1, 2, 3, 4 и 5. Для распада зимовочного скопления – стратегии 3, 4, 5 и 6, практически в равном долевом соотношении. Анализируя таблицу 6, видим, что доминирующей является стратегия «два пика» (16; 34,8%). Самую малую долю среди предложенных нами стратегий составляет – «сбор с паузой» (2; 4,5%). Стратегия «сбор с паузой» присутствовала исключительно в последние два дня наблюдений за совместной ночевкой и говорит о распаде скопления и переходе к гнездовым заботам.



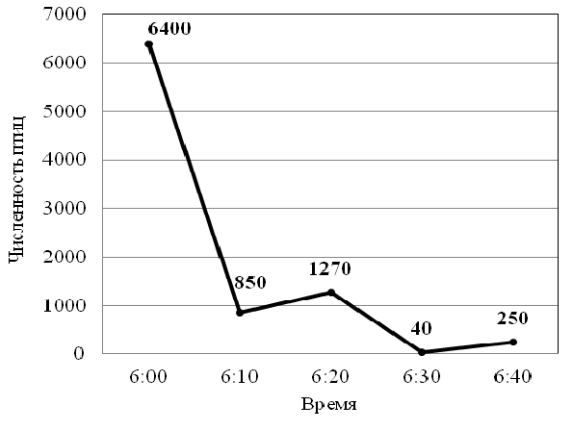
18.11.2014 (массовый старт)



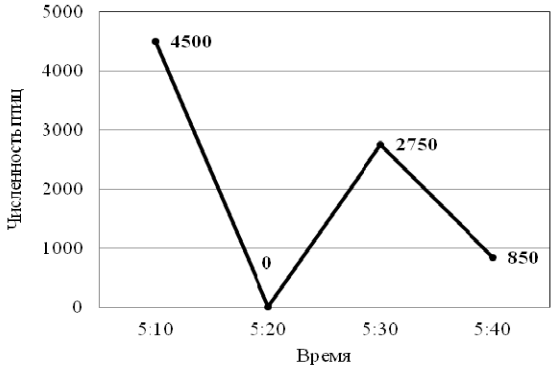
12.11.2014 (один пик)



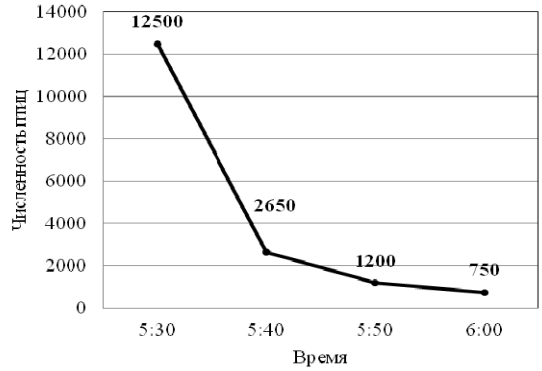
19.02.2015 (два пика)



12.10.2014 (три пика)



23.03.2015 (разлет с паузой)



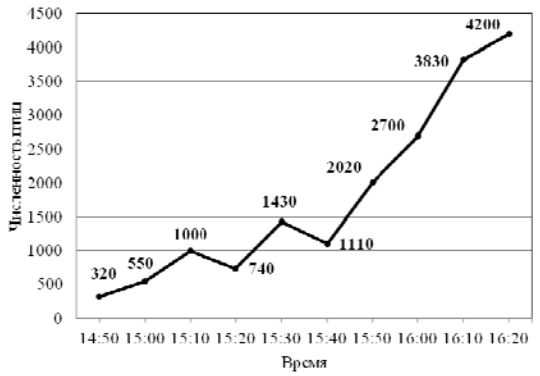
09.03.2015 (затухающая волна)

Рис. 8. Стратегии утреннего разлета птиц с места коллективной ночевки

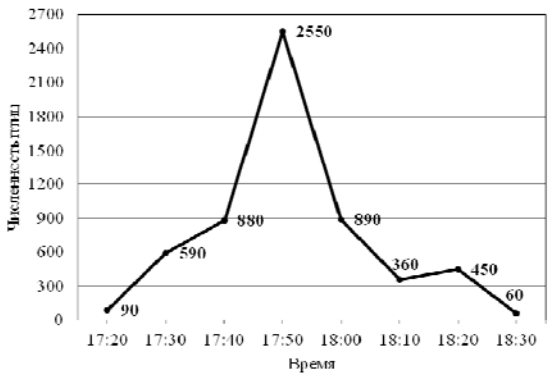
Периодичность ночевок. Наблюдения показали довольно высокую степень постоянства места коллективной ночевки врановых птиц. Из 45 дней наблюдений за вечерним сбором, в 42 случаях птицы собирались в одном и том же месте. Однако первый раз птицы поменяли место ночевки по причине беспокойства со стороны человека. 25 октября 2014 года, птицы, как обычно, собирались на деревьях в месте сбора перед отлетом на ночевку, и за 7 минут до наступления сумерек двое мужчин начали стрелять из пневматической винтовки недалеко от скопления. По этой причине птицы были вынуждены покинуть место сбора раньше, а ночевать полетели на расстояние в 500 м от места ночевки. Но уже на следующий день вернулись на прежнее место. Второй случай смены места произошел за неделю до полного распада ночевки. Птицы переместились восточнее на 400 м, и ночевали в новом месте до полного распада ночевочного скопления. Вероятно, это связано с началом весенней активности птиц. В зимний период птицы ни разу не поменяли место ночевки.

Выводы

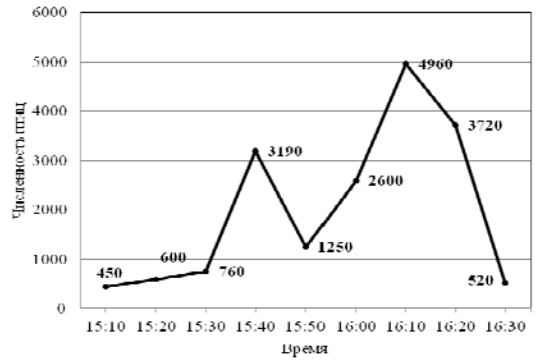
На территории Мелитополя в зимний период 2014–2015 гг. врановые птицы (грач, галка, сорока, ворон) образовали одну центральную ночевку, общая численность которой находилась в пределах 18 тыс. особей. Совместная ночевка существует с начала октября по конец марта.



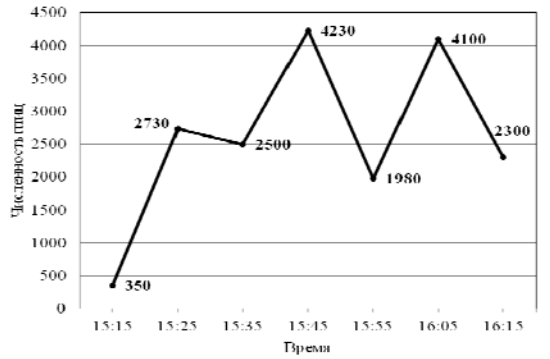
16.11.2014 (нарастающая волна)



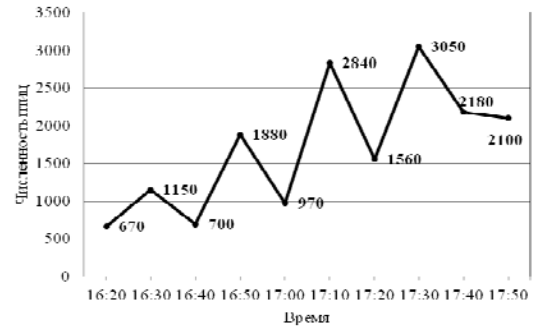
04.10.2014 (один пик)



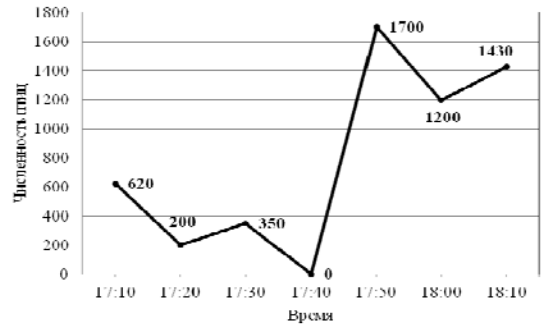
12.11.2014 (два пика)



10.12.2014 (три пика)



09.03.2015 (четыре пика)



23.03.2015 (сбор с паузой)

Рис. 9. Стратегии вечернего сбора птиц на ночевку

Анализ динамики численности птиц за время существования совместной ночевки показал широкую амплитуду колебания в сезоны осенней и весенней миграции, когда между днями наблюдений обычны падение или рост численности в интервале 1 000–5 000 особей (10 раз осенью и 5 весной). К концу ноября заканчивается миграция, стабилизируется численность птиц, а место ночевки становится постоянным. В зимний период скопление более стабильно и флуктуации численности находятся в пределах до 500 особей.

В ходе анализа утреннего разлета врановых птиц с места коллективной ночевки выявлены сезонные различия времени разлета. В зимние месяцы этот период достоверно короче, чем осенью ($P < 0,05$) и весной ($P < 0,001$). Утренний разлет птиц с места ночевки проходил в более сжатые сроки, чем вечерний сбор. Продолжительность разлета с ночевки (28,4 ± 9,0 мин; lim – 15–45 мин; Cv = 31,7%) достоверно меньше, чем сбора на ночевку (87,9 ± 14,8 мин; lim – 30–115; Cv = 16,9%); разница средних достоверна для высшего порога вероятности $P < 0,001$ за весь период наблюдений.

В результате исследований выделены основные стратегии утреннего разлета и вечернего сбора птиц на месте ночевки. Для утреннего разлета птиц с территории ночевки доминирующей является стратегия «разлет с паузой» (16 регистраций; 35,6%). Наименьший процент составила стратегия «три пика» (1; 2,2%). Для вечернего сбора птиц доминирующей является стратегия «два пика» (16; 34,8%), а наименее представленной – «сбор с паузой» (2; 4,5%). И утром, и вечером наблюдалась группа птиц, которую можно считать основным ядром скопления. Утренний отлет и вечернее появление такой группы считались «пиком» процесса, до и после которого активность птиц менее выражена. Размер основной группы утром лежал в пределах 67,2–90,0%, а вечером – 18,9–43,4% общей численности скопления, показав достоверные различия средних ($P < 0,05$).

Многолетние наблюдения показали высокую степень постоянства места коллективной ночевки. В зимний период (2014–2015 гг.) птицы ни разу не поменяли место ночевки. Видовая сопряженность внутри ночевочного скопления и на трассах перелета птиц показала высокое разнообразие, доходившее до 24 видов. Безусловным доминантом по численности был грач, субдоминантом – галка. Таким образом, врановые птицы составляют основу орнитологического комплекса лесопарковой зоны Мелитополя в осенне-весенний период.

Библиографические ссылки

Ardamatskaya, T.V., 1968. Materialy po sezonnomu razmeshcheniyu i biologii grachei v severnom Prichernomor'e [The materials on seasonal placement and biology of rooks in northern Black Sea Area]. Migratsii Zhivotnykh 5, 146–152 (in Russian).

Atkinson, P.W., Fuller, R.J., Vickery, J.A., 2002. Large-scale patterns of summer and winter bird distribution in relation to farmland type in England and Wales. Ecography 25, 466–488.

Bibbi, K., Jones, M., Marsden, S, 2000. Metody polevykh ekspeditsionnykh issledovanii. Issledovaniya i uchety ptits [Exedition field techniques. Bird surveys]. Bird Life International, Moscow (in Russian).

Brezgunova, O.A., 2005. Organizatsiya kommunal'nykh nochevok seroi vorony (*Corvus cornix*) v g. Khar'kove [The organization of the hooded crow (*Corvus cornix*) communal roosts in Kharkov]. Visnyk Harkivs'kogo Natsional'nogo Universytetu Imeni V.N. Karazina. Serija: Biologija 116–121 (in Ukrainian).

Chantrey, D.F., 1982. Foraging strategies of Rooks (*Corvus frugilegus*): A simulation. Z. Tierpsych. 59, 157–171.

Dranga, A., 2015. Formuvannja voronovymy ptahamy spil'noi' nochivli v zymovyj period u misti Melitopol' (Zaporiz'ka oblast') [The formation by corvids birds of joint roost during the winter period in the city of Melitopol (Zaporozhye region)]. Ekologija i pryrodokorystuvannja v systemi optymizacii' vidnosyn pryrody i suspil'stva: Materialy II Mizhnar. Nauk.-Prakt. Internet-Konf. Krok, Ternopil'. 56–58 (in Ukrainian).

Dranga, A.O., Gorlov, P.I., 2015. Prostranstvenno-strukturnaja harakteristika kolonial'nyh poselenij gracha (*Corvus frugilegus*) na territorii Botievskoj vetrostancii (Zaporozhskaja oblast') v 2015 godu [The spatial and structural characteristic of colonial settlements of a rook (*Corvus frugilegus*) in the Botievo wind farm (Zaporozhye region) in 2015]. Vestnik Zaporozhskogo Nacional'nogo Universiteta. Biologicheskie nauki 2, 69–83 (in Ukrainian).

Feare, C., Dunnet, G., Patterson, I., 1974. Ecological studies of the rook (*Corvus frugilegus*) in north-east Scotland: Food intake and feeding behavior. J. Appl. Ecol. 11, 867–896.

Gorlov, P.I., 1998. Predmigratsionnoe skoplenie serykh zhuravlei na Tsentral'nom Sivashe [A premigratory congestion of gray cranes on the Central Sivash]. Branta 1, 103–110 (in Russian).

Hordowski, J., 2009. Gawron *Corvus frugilegus* na Podkarpaciu. Arboretum i Zakład Fizjografii, Bolestraszyce.

Hubalek, Z., 1999. Seasonal changes of bird community in a managed lowland riverine ecosystem. Folia Zool. 48, 203–210.

Jadczyk, P., 1994. Winter roosting of Rooks *Corvus frugilegus* in Wroclaw. Acta Ornithol. 29, 39–47.

Jadczyk, P., Jakubiec, Z., 1995. Winter roosting of Rooks *Corvus frugilegus* in Europe. Przegląd Zoologiczny 39, 297–312 (in Polish).

Jadczyk, P., Jakubiec, Z., 2005. Zimowanie gawronow *Corvus frugilegus* w Polsce [Wintering of Rooks *Corvus frugilegus* in Poland]. In: Jerzak, L., Kavanagh, B.P., Tryjanowski, P. (Eds). Corvids of Poland. Bogucki Wyd. Nauk., Poznań. 541–556.

Jakubiec, Z., Jadczyk, P., 2004. Zimowanie gawronów *Corvus frugilegus* we Wrocławiu w latach 1946–2004 [Wintering of Rooks *Corvus frugilegus* in Wrocław in 1946–2004]. Not. Ornitol. 45, 69–82.

Janish, J.J., Lopar'ov, S.O., 2007. Zymivlja voronovyh ptahiv (Corvidae) na terytorii' Kyjeva v suchasnyh umovah [Wintering of corvids birds on the territory of Kyiv in modern conditions]. Vestnik Zoologii 41(2), 143–152 (in Ukrainian).

Kasprzykowski, Z., 2003. Habitat preferences of foraging rooks, *Corvus frugilegus*, during the breeding period in agricultural landscape of eastern Poland. Acta Ornithol. 38, 27–31.

Konovalenko, O.A., Krivitskii, I.A., Konovalenko, S.V., 2003. O gruppovykh zimnikh nochevkakh sorok *Pica pica* (Passeriformes, Corvidae) v g. Khar'kove [About group of wintering *Pica pica* (Passeriformes, Corvidae) in Kharkov city]. Visn. Dnìpropetr. Univ. Ser. Bìol. Ekol. 11(1), 174–177 (in Ukrainian).

Konstantinov, V.M., Ponomarev, V.A., Zorina, Z.A., Lebedev, I.G., Malovichko, L.V., Margolin, V.A., Rahimov, I.I., Rezanov, A.G., Rodimtsev, A.S., Fadeeva, E.O., 2009. Grach (*Corvus frugilegus* L.) v antropogennyh landshaftah Palearktiki [A rook (*Corvus frugilegus* L.) in anthropogenous landscapes of Palearctic]. Ministerstvo Obrazovanija i Nauki, Moscow (in Russian).

Loman, J., 1980. Habitat distribution and feeding strategies of four south Swedish corvid species during winter. Ekol. Pol. 28, 95–108.

Loparev, S.O., 1996. Ornitofauna naselennyh punktiv Centru Ukrai'ny ta i'i' zminy [Avifauna of human settlements and its changes in Central Ukraine]. Institute of Zoology, Kyiv (in Ukrainian).

Mason, C.F., Macdonald, S.M., 2004. Distribution of foraging rooks, *Corvus frugilegus*, and rookeries in a landscape in eastern England dominated by winter cereals. Folia Zool. 53, 179–188.

Mazgajski, T.D., 2008. Long-term population trends of corvids wintering in urban parks in central Poland. Pol. J. Ecol. 56, 521–526.

Mazgajski, T.D., Woźniak, A., Żmihorski, M., 2005. Changes in the number of corvids wintering in Warsaw over thirty years 1975–2004. In: Jerzak, L., Kavanagh, B.P., Tryjanowski, P. (Eds). Corvids of Poland. Bogucki Wyd. Nauk., Poznań. 419–426.

Møller, A.P., 2008. Flight distance of urban birds, predation and selection for urban life. Behav. Ecol. Sociobiol. 63(1), 63–75.

Poluda, A.M., Cukanova, S.V., 2012. Osobennosti prostranstvenno-vremennogo raspredeleniya grachey (*Corvus frugilegus*), svyazannyih s territoriey Ukrainy [Features of spatio-temporal distribution of the rooks (*Corvus frugilegus*) related to territory of Ukraine]. Branta 15, 103–120 (in Ukrainian).

Rolando, A., Peila, P., Marchisio, M., 1998. Foraging behaviour and habitat use in corvids wintering on farmland in northern Italy. Avocetta 22, 56–64.

Scheid, C., Schmidt, J., Noe, R., 2008. Distinct patterns of food offering and co-feeding in rooks. Anim. Behav. 76(5), 1701–1707.

Tikhonova, A.O., Matsyura, O.V., 2014. Osoblivosti gnizduvannya i poshirennya voronovih ptahiv u selitebnih landshaftah [Features of nesting and distribution of corvids birds are in man – altered landscape]. Materialy X Miedzynarodowej Naukowi – Praktycznej Konferencji «Aktualne Problem Nowoczesnych Nauk – 2014». Nauka i Studia, Przemysl. 20, 25–28.

Waite, R.K., 1984. Winter habitat selection and foraging behaviour in sympatric corvids. Ornis Scand. 15, 55–62.

Wilson, J.D., Taylor, R., Muirhead, L.B., 1996. Field use by farmland birds in winter: An analysis of field type preferences using resampling methods. Bird Study 43, 320–332.

Winiecki, A., 2000. The wintering strategy of Rooks *Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758, in Poznan, west Poland. Acta Zoologica Cracoviensia 43, 135–164.

Zhimorski, M., Halba, R., Mazgajski, T.D., 2010. Long-term spatio-temporal dynamics of corvids wintering in urban parks of Warsaw, Poland. Ornis Fennica 87, 61–68.

Надійшла до редколегії 11.02.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 61–71.

doi:10.15421/011607

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 574.58:597.2/.5

Огляд підходів до оцінювання «здоров'я» гідроекосистем за показниками гомеостазу риб

М.О. Клименко[1], Ю.В. Пилипенко[2], О.О. Бєдункова[1]

[1]Національний університет водного господарства та природокористування, Рівне, Україна
[2]Херсонський державний аграрний університет, Херсон, Україна

Розширено уявлення про можливість оцінок наслідків комбінованих ефектів забруднення водойм і умови, на фоні котрих діють шкідливі елементи та сполуки, шляхом реєстрації змін показників гомеостазу риб. Більшість таких методів достатньо складні, потребують спеціальних навичок дослідника, значних матеріальних і часових затрат, тому не можуть широко застосовуватись у дослідженнях природних водойм. Проведений аналіз реакцій організму риб на мутагенну дію біотичних та абіотичних факторів показує, що до найважливіших та відносно простих методів належить мікроядерне тестування периферійної крові риб. Наголошено на необхідності звертати увагу як на одиниці виміру результатів досліджень, так і на їх інтерпретацію відносно рівнів спонтанних мутацій. Зроблено припущення, що таких ускладнень можна уникнути шляхом з'ясування рівнів онтогенетичного «шуму» для гідроекосистем окремих фізико-географічних регіонів. Узагальнено факти про помітну дестабілізацію розвитку організмів за незначних порушень водного середовища. Акцентовано увагу на можливості оцінки «здоров'я» гідроекосистем за показниками флуктуюючої асиметрії риб. Перевагами подібних оцінок є тісна кореляція параметрів стабільності розвитку риб із рівнями забруднення води, однак існує очевидна загроза отримання високої похибки вимірювань пыд час установлення рівнів флуктуючої асиметрії. Зроблено висновок про доцільність поєднання декількох відносно простих і показових методів і розробки критеріїв «здоров'я» гідроекосистем у межах окремих фізико-географічних зон.

Ключові слова: забруднення; мінливість росту; ядерні порушення; флуктуюча асиметрія

Health assessment of hydro-ecosystems based on homeostasis indicators of fish: Review of approaches

N.A. Klimenko[1], Y.V. Pylypenko[2], O.O. Biedunkova[1]

[1]National University of Water Management and Nature Resources Use, Rivne, Ukraine
[2]Kherson State Agricultural University, Kherson, Ukraine

This paper reviews scientific literature concerning the possibility of using aspects of physiological responses of fish to environmental stressors and their indicators to assess vulnerability ('health') of hydro-ecosystems of various types. Based on the available information, the authors have found that most of these methods are quite complex, they require a researcher to have specialized skills, involve considerable time and costs, and therefore are not widely used in research on natural water bodies. These factors allowed the author to determine the aim of the paper: the analysis of the most representative and relatively simple methods of health assessment of hydro-ecosystems by using fish as biological indicators. Some of the known concepts are then discussed, demonstrating the possibility of describing and monitoring changes in hydro-ecosystems according to morphometric parameters and fish growth variability. The paper indicates that such approaches can be justified and illustrative only when the ecosystem is assessed in clearly defined local terms. The review of literature on the influence of different biotic and abiotic factors and their mutagenic action on fish suggests that the micronucleus (MN) test in fish erythrocytes is one of the most important and relatively simple assessment methods. Our research emphasizes that there is a need to pay attention in the assessment

Національний університет водного господарства та природокористування, вул. Соборна, 11, Рівне, 33028, Україна
National University of Water Management and Nature Resources Use, Sobornaya Str., 11, Rivne, 33028, Ukraine
Tel.: +38-066-913-83-92. E-mail: m.o.klimenko@nuwm.edu.ua, bedunkovaolga@mail.ru

Херсонський державний аграрний університет, вул. Рози Люксембург, 23, Херсон, 73006, Україна
Kherson State Agricultural University, Rosa Luxemburg Str., 23, Kherson, 73006, Ukraine
Tel.: +38-050-166-01-05. E-mail: pilipenko_eco@mail.ru

process both to the measurement units used in the presentation of research results and to their interpretation regarding the level of spontaneous mutations among fish, which differs according to various sources. The research suggests that such complications can be avoided by clarifying the levels of ontogenetic 'noise' for hydro-ecosystems of specific geographic zones. Taking into consideration the existing generalization of scientific facts about significant destabilization in the development of organisms when water is polluted even at low levels, the paper focuses on the opportunity to assess health of hydro-ecosystems using the fluctuating asymmetry index (FA). This study indicates that such assessments have the benefit of close correlation between the parameters of fish development stability and levels of water pollution. However there is an obvious risk of obtaining serious measurement errors in determining the level of FA. Based on the foregoing, this paper uses the registration of changes in fish homeostasis in order to expand the understanding of both the possibility of assessing the effects of combined ratings of water pollution and the background conditions in which harmful elements and compounds act. The authors substantiate the feasibility of combining several relatively simple and descriptive assessment methods and conclude that there is a need to elaborate criteria for the development of health of hydro-ecosystems within specific geographic zones.

Keywords: pollution; growth variability; nuclear violations; fluctuating asymmetry

Вступ

На відміну від звичних методів біоіндикації, згідно з якими якість поверхневих вод експертно оцінюється у балах за сумою ознак порушень у підсистемах, у рамках концепції «здоров'я» екосистем обґрунтовуються кількісно змінні інформативні критерії порушень у біологічних системах, а також інтегральні кількісні значення дози впливу, які відображають наслідки комплексного забруднення вод і ті умови водойм, на фоні яких діють токсичні елементи та сполуки (Attrill and Depledge, 1997; Moiseenko, 2008; Fei et al., 2013; Rudik-Leuska et al., 2014).

Подібна інтегральна система критеріальної оцінки якості вод і здоров'я гідроекосистем повинна відповідати таким вимогам: відображувати специфіку забруднення, враховувати кількість найчутливіших індикаторів організменого, популяційного та екосистемного рівнів (John et al., 2014), враховувати функціональний резерв екосистеми витримувати стрес (Xiaojun et al., 2015), зберігати свою структуру, а також відображувати здатність до відновлення системи після пертурбацій (Gilvear et al., 2013; Gurbik et al., 2014). Не існує єдиного універсального критерію відносно оцінок усіх можливих сценаріїв змін стану гідроекосистем. Наприклад, під час оцінювання евтрофування водойм найчіткішу картину формують зміни фітопланктонних угруповань (Karadžić et al., 2010; Garmendia et al., 2013), закислення вод – зообентосу (Moiseenko and Gashkina, 2011; Halsband and Kurihara, 2013), токсичного забруднення – порушення в організмі риб (Kuderskiy, 1987; Moiseenko, 2000).

Але незмінним залишається той факт, що відобразити «здоров'я» гідроекосистем за дії забруднень та їх комбінованих ефектів, передусім, дозволяє з'ясування резистентності водної та навколоводної флори та фауни (Brygadyrenko and Slynko, 2015). Успішне використання риб як індикаторів стану гідроекосистем (Kuderskiy, 1987) зумовлене такими причинами: 1) риби мають тривалий життєвий цикл і через це здатні накопичувати шкідливі речовини протягом значного періоду часу; 2) різні види риб мають неоднакову чутливість до антропогенних токсикантів і тому можуть використовуватись як біоіндикатори різного ступеня антропогенного забруднення водойм; 3) риби мають неоднакову чутливість на різних етапах онтогенезу, що розширює можливості використання цих тварин для біоіндикації. При цьому розрізняють високочутливі види риб (лососеві (форель, голець), сигові (сиг звичайний, пелядь), судак, пічкур), середньочутливі (гольян, лящ, окунь) та слабкочутливі (головень, сазан, карась) (Luk'yanenko, 1987).

Нині в Україні відмічається зацікавленість дослідників у вивченні різноманітних підходів до використання риб як індикаторів стану гідроекосистем. Разом із тим, окремі автори звертають увагу на певні складності цього процесу (Demchenko, 2011), які зводяться до проблеми вибору «еталона» для порівняння результатів оцінювання та проблеми визначення оптимального рівня антропогенного перетворення гідроекосистем. Аналізуючи існуючі підходи та методи, автор пропонує п'ять показників популяційного та ценотичного рівнів іхтіофауни, що дозволять судити про різні зміни у водоймі: 1) розмірне різноманіття особин популяції; 2) розмірно-масова структура популяції; 3) співвідношення статей; 4) індивідуальна морфологічна мінливість особин та кількість фенодевіацій; 5) видове та таксономічне різноманіття.

Прикладом останнього підходу може бути вивчення змін видового різноманіття аборигенної іхтіофауни на фоні сучасних антропогенних змін гідроекосистем басейну р. Прип'ять (Sondak, 2009). Однак відомо, що зв'язок показників різноманіття та сталості (стабільності) екосистем має не завжди відповідний, а інколи й суперечливий характер (Chakrabarti and Ghosh, 2013). Разом із тим, що сталість біосистем збільшується зі збільшенням різноманіття (Whittaker, 1980), не завжди відмічається формування різноманіття за рахунок стабільності екосистеми (Costanza et al., 2007; Trebilco et al., 2013).

У рамках екосистемного інтегрованого підходу, в оцінюванні екологічних наслідків забруднення вод перевага віддається дослідженню риб на рівні організму. Такі світові системи моніторингу як Environmental Monitoring and Assessment Program (EMAP), European Environment Agency (EEA), Australian and New Zealand Guidelines for Fresh and Marine Water Quality (ANZECC and ARMCANZ), Environment Canada (EC), та інші за тривалої дії забруднень води, особливо токсичного характеру, використовують відгуки певних функціональних систем організму риб (у відповідних умовах за певний проміжок часу).

З огляду на наведені факти, дослідники продовжують вдосконалювати підходи системних досліджень іхтіопопуляцій на рівні окремих особин і пропонують інформативні засоби контролю гідроекосистем. В умовах інтенсивного забруднення стійкість організму риб визначалась здатністю ефективно метаболізувати та виводити токсичні речовини, які надходили до їх організму (Mikryakov et al., 2015). Патологічні зміни в тілі риб дозволили визначити ступінь токсичності водного середовища (Torres, 2014), оцінити кумулятивні ефекти (He et al., 2012; Jayaprakash et al., 2015), а також сформувати уявлення про потенційну небезпеку групи речовин, що надходять до водойм і для людини (Dórea, 2008). Перерозподіл токсичних речовин

між тканинами риб використовується для оцінки термінів, які мали місце після забруднення водойми (Albalat et al., 2002; Torres, 2014).

Велика група авторів (Moiseenko et al., 2010) запропонувала дворівневий методичний підхід, який, на їх погляд, дозволяє поєднувати в оптимальному співвідношенні можливість отримання масового іхтіологічного матеріалу та встановлення точного діагнозу. Вони відокремили перший – макрорівень обстеження індивідумів, за яким захворювання виявляються на основі масового візуального обстеження організмів, а попередній діагноз встановлюється за клінічними та патологоанатомічними симптомами отруєнь; другий – макрорівень діагностики включає гематологічні, гістологічні, біохімічні, інструментальні фізіологічні та інші методи. Отже, зміни фізіологічного стану риб реєструються численними показниками, які можна використовувати для діагностики «здоров'я» гідроекосистем. Однак, на нашу думку, більшість методів, особливо біохімічні та фізіологічні, достатньо складні, тому не можуть широко застосовуватись у дослідженнях природних водойм. Існує також необхідність у спеціальних навичках дослідника, значних матеріальних затратах і тривалості виконання досліджень. До того ж, відсутність чіткої програми іхтіологічного моніторингу для окремих фізико-географічних регіонів стає перешкодою для отримання оцінки реального стану гідроекосистем.

Огляд і узагальнення наведеної інформації дозволили окреслити мету нашої роботи – аналіз найпоказовіших та відносно простих методів оцінювання «здоров'я» (вразливості) гідроекосистем із використанням риб як біоіндикаторів.

Морфометричні параметри та мінливість росту риб як відображення гідрохімічних змін водойм

У класичному розумінні ріст риб розглядається як частина фізіолого-біохімічних процесів, що відбуваються згідно із законом збереження енергії (Sherman and Pylypenko, 1999). Розмірне різноманіття угруповань риб зумовлене впливом на процес росту як генетичних факторів, так і факторів середовища, тому морфометричні ознаки вважаються сумарним відображенням специфіки способу життя риб та індикатором стану популяції.

Нині з морфометрії риб накопичено значний обсяг літературних даних, який доводить, що питання, пов'язані з мінливістю ознак, – зручні методичні підходи до здійснення різнопланових досліджень. Систематизація відомих досліджень для вивчення мінливості морфометричних ознак риб дозволяє виділити такі основні напрями: 1) вивчення географічної (в основному широтної) мінливості видів із широким ареалом; 2) вивчення мінливості, що пов'язана з локальними варіаціями умов; 3) вивчення мінливості, що пов'язана зі змінами умов у часі; 4) вивчення мінливості штучних групувань і популяцій; 5) аналіз мінливості морфометричних показників під час моделювання умов середовища мешкання.

Із позицій оцінки «здоров'я» гідроекосистем, без сумніву, найбільший інтерес становить другий пункт, який повинен спиратись на вивчення закономірностей формування розмірного різноманіття природних угруповань риб у межах окремих видів залежно від екологічних умов. Однак у природних умовах на риб діє безліч факторів, які впливають на обмін їх речовин (Dgebuadze, 2001), тобто спостерігається комплексний вплив явищ неживої природи, опосередкований через біотичні фактори. Автор доводить, що температура зумовлює швидкість обмінних реакцій (контролюючий фактор) та ускладнює процеси внутрішньої регуляції (маскувальний фактор), зміни освітлення впливають на функціонування ендокринної системи (напрямний фактор), у той час, коли такі фактори як уміст кисню, маса тіла та раціон можуть стримувати ріст (лімітуючий фактор).

У більшості праць із вивчення впливу гідрохімічних факторів на темпи росту риб наявні дані, які доводять визначальний вплив забруднень, пов'язаних із діяльністю людини. Звичайно, як у природних умовах, так і в експерименті спостерігається зниження темпів росту при відхиленнях від нормального хімічного складу води. Причинами зниження темпів росту за погіршення якості води, як правило, виявляються: зменшення кількості доступної їжі, погіршення апетиту риб, пониження трофічної активності та здатності знайти, вхопити жертву, пониження ефективності утилізації їжі, здатності нормального її перетравлення та засвоєння.

Дослідження на двох гідрологічно ідентичних ділянках р. Пілиця (Penczak et al., 1976), що відчувають різний ступінь впливу побутових забруднень, виявили суттєве відставання в рості плітки з брудної ділянки. Раннє дозрівання та пригнічення темпу росту сигових (*Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758)) спостерігались у водоймах Кольського півострова, які відчували аеротехногенне забруднення комбінату з виробництва нікелю (Kashulin, 1995). Уповільнення темпів росту молоді (масою 5–13 г) райдужної форелі (*Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)) спостерігалось за умов її утримання у м'якій підкисленій (pH 5,2) воді із сублетальною дозою алюмінію (38 мг/л) (Wison, 1994).

Окремі праці доводять, що не завжди зниження темпів росту того або іншого виду риб – наслідок погіршення гідрохімічних параметрів води. Прикладом цього може бути несподівана реакція риб на закислення оліготрофних озер Південної Фінляндії, серед яких виділяли групу сильно закислених (6 озер із pH < 5), помірно закислених (5 озер із pH < 6) та нейтральних (5 озер із pH > 6). Виявилось, що серед 16 досліджуваних водойм темп росту річкового окуня (*Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758)) в озерах перших двох груп вищий (Ranitaniemi, 1988). Аналогічна ситуація спостерігалась і на одних і тих самих водоймах, вода яких ставала кислішою. Через чотири роки після підкислення озер (pH знизилось до 4,7–4,8) помічене прискорення росту окуня (Ranitaniemi, 1995). Автор припускає, що темп росту прискорився через зниження чисельності риб (внаслідок закислення) та послаблення внутрішньо- та міжвидової конкуренції. Іншими дослідженнями встановлено, що оптимальні умови для росту риб відповідають значенням pH води вище 4,5 та концентрацій Al і Fe < 1,0 мг/дм^3 (Hamish et al., 2010).

Цікаві дані отримані під час вивчення впливу токсичного забруднення гідроекосистеми Каспійського моря на біохімічні та морфофізіологічні порушення кутума (*Rutilus frisii kutum* (Kamensky, 1901)) і бичка-

кругляка (*Gobius cephalarges* (Pallas, 1814)). За відносно низьких концентрацій нафти (0,05–1,0 мг/л) зміни процесів росту мали адаптивний характер: ріст на певних етапах прискорювався, а за хронічного впливу – уповільнювався. За високих концентрацій нафти (понад 40 мг/л) ріст риб суттєво уповільнювався та навіть припинявся (400, 800 мг/л) (Kurbanova, 2002).

Вплив хімічних факторів на ріст риб може варіювати також з інших причин, частина яких поки не має достатнього пояснення. Наприклад, популяція чукучана (*Catostomus commersoni* (Lacepède, 1803)) за підвищених концентрацій цинку та міді, зумовлених надходженням з атмосфери, демонструвала збільшення темпів росту та плодючості, при цьому риби раніше досягали статевої зрілості. Рудні води, які містили ті самі концентрації даних елементів, спричинювали уповільнення росту, зменшували плодючість, але термін дозрівання особин залишався таким самим (Jana and Das, 1982). Досить цікаву картину динаміки зміни приростів риби у часі залежно від різних концентрацій токсикантів отримано в модельному експерименті: значення питомої швидкості росту молоді гупі (*Poecelia reticulata* (Peters, 1859)) в акваріумах із концентрацією Cu^{2+} 0,1 мг/дм^3 на другий тиждень знижувалось до 30%, на третій тиждень зростало майже на 50%, а на четвертий тиждень знову зменшувалось на 20%. В акваріумах із концентрацією токсиканта 0,001 мг/дм^3 та в контролі спостерігали коливання значень показника питомої швидкості росту: на початку експерименту питома швидкість росту помітно збільшувалася, потім різко знижувалась і знову стрімко зростала. За наявності в акваріумах Cd^{2+} у різних концентраціях істотних змін маси тіла риб не спостерігали. Проте вивчення зміни значень динаміки питомої швидкості росту риб дали авторам експерименту підставу стверджувати, що в акваріумах із найбільшою концентрацією Cd^{2+} значення цього показника постійно знижується, а за найменшої концентрації та в контролі різко зростає (Handzyura, 2002).

Достатньо значний вплив на ріст та життєдіяльність риб здійснює вміст у воді вуглекислого газу (CO_2), але і тут можна спостерігати різну силу та спрямованість впливу цього фактора. Хронічний вплив підвищених рівнів CO_2 корелював із нижніми індексами росту багатьох видів риб, які відрізнялись від темпів росту риб в умовах нормальної концентрації вуглекислого газу на 21–58%. Зокрема, у цьоголіток камбали (*Pleuronectes platessa* (Linnaeus, 1758)), що утримувалась у воді з різними концентраціями розчиненого вуглексислого газу: ~ 3 000, 15 000, 25 000 µatm (відповідно, 5, 26 та 42 мг/дм^3), зі зростанням величини CO_2 зменшувалось споживання корму на фоні активізації катаболізму білка (Stiller et al., 2015). Як і у випадку з підвищеною кислотністю, риби можуть адаптуватись до впливу хімічних факторів після певного часу. За впливу «хімічних стресів» риби понижують спонтанну рухову активність і, як наслідок, більша частина енергії може бути використана для росту (Sfakianakis et al., 2015).

Відомі дані про вплив різних хімічних речовин на індивідуальну мінливість розмірів риб. За умов насичення води NO_2 у концентраціях 15–130 мг/дм^3 відмічали пригнічення росту *Danio rerio* (Hamilton, 1822) на 28-му добу утримання риб у водному середовищі, починаючи з концентрації діоксиду азоту 73 мг/дм^3, з експоненціальною залежністю між швидкістю росту риб і концентрацією NO_2, з величиною апроксимації R^2 = 0,896 (Voslarova et al., 2008).

На значному експериментальному матеріалі доведено, що питома швидкість росту молоді риб – високочутливий біопродукційний параметр наявності у воді таких токсикантів як шестивалентний хром, нікель і свинець (Ashfaq, 1999). За наявності у воді іонів полівалентних металів (Fe^{3+}, Cu^{2+}, Mn^{7+}) посилюється інгібувальний ефект каталітичного перекисного окиснення на лінійний і ваговий ріст молоді риб різних екологічних груп (Podoprigora, 2010).

Є цікаві дані і про реакцію морфометричних показників риб на дію пестицидів. Аналіз впливу різних препаратів виявив достовірні зміни темпів лінійного та вагового росту дослідних передличинок бестера. Димоксистробін в концентраціях 0,0005 мг/л і 0,001 мг/л спричинював зниження темпів вагового росту, при цьому лінійний ріст не змінювався. Флуоксастробін у концентрації 0,1 мг/л викликав статистично достовірне зниження темпів лінійного та вагового росту дослідних організмів. У розчинах димоксистробіну концентрацією 0,0001 мг/л, трифлоксистробіну і піроклостробіну концентрацією 0,0005 мг/л, флуоксастробіну 0,01 мг/л і 0,05 мг/л за всіма вивченими показниками у предличинок бестера відхилень від норми не спостерігали (Fedorova, 2012).

Порівняння загальних концентрацій і обсягів скидання забруднювальних речовин у стічних водах ВАТ «Дніпроважмаш» із морфометрією та біомасою молоді риб прибережних угруповань Дніпровського водосховища за 2007–2011 рр. виявило пряму залежність між цими показниками. Розраховані коефіцієнти кореляції для цих значень підтверджують сильний позитивний зв'язок між наведеними параметрами: коефіцієнт кореляції дорівнює 0,62 (коефіцієнт детермінації 38,4%), для маси забруднювальних речовин та іхтіомаси – 0,92 (84,6%) (Bobyl'ov and Khrystov, 2013).

Дуже поширеним наслідком індустріальної діяльності людини є радіація. Як фактор впливу на ріст риб вона може діяти прямо або через зміну життєвих циклів риб. Багаторічні спостереження за короповими, які утримувались у водоймі-охолоджувачі Чорнобильської АЕС, показали, що білі товстолобики (*Hypophtalmichthis molitrix* (Valenciennes, 1844)) після опромінення стали дозрівати при значно менших розмірах, ніж особини зі звичайних популяцій (Belova, 1998). У процесі моделювання групової та індивідуальної мінливості морфометричних ознак річкової риби за впливу радіонуклідів (^{3}H, ^{14}C, ^{60}Co, ^{134}Cs, ^{137}Cs, ^{65}Zn, ^{89}Sr, ^{90}Sr, ^{125}I, ^{131}I тощо) помічено, що ці параметри більшою мірою залежать від таких абіотичних факторів як об'ємні витрати та температура води (Smith, 2006).

Фактори, які діють у рамках «локальних варіацій», часто можуть не викликати суттєвих змін морфометричних ознак риб (Rocchetta et al., 2014). Очевидно, справа в тому, що як абіотичні, так і біотичні фактори впливають на риб одночасно, а «негативний» вплив одного фактора часто може бути компенсований «сприятливим» впливом іншого.

У спеціальній літературі чітко простежується впевнена думка, що мінливість морфометричних ознак організмів – це одна з найбільш показових і чутливих характеристик впливу факторів середовища на екосистеми.

Можна узагальнити, що вивчення морфометричної мінливості риб – виправданий підхід, який дає можливість описувати та контролювати зміни у гідроекосистемах, якщо проводити оцінювання в чітко окреслених локальних умовах.

Цитогенетичний гомеостаз іхтіопопуляцій як показник наявності токсичних забруднень гідроекосистем

Важлива складова гідроекологічних досліджень – моніторинг генотоксичного забруднення водойм, оскільки окремі забруднювачі можуть бути небезпечні в надзвичайно низьких концентраціях, проявляти синергізм і адитивність, виступати як мутагени або промутагени і, при цьому, не фіксуються звичайним хімічним аналізом води. Перші дослідження мутаційних спектрів токсикантів відносять до початку XX століття та пов'язують із дослідженнями соматичних клітин: генетичні зміни у соматичних клітинах відображають порушення гомеостазу розвитку та ефективність реакції імунної відповіді організму (Krysanov, 1987). За нормальних умов, більшість генетичних порушень елімінується, тому наявність таких порушень – індикатор стресу, який і спричинює появу аномальних клітин та зниження імунного статусу організму. Цитогенетичні порушення діагностуються на хромосомному рівні за допомогою таких високочутливих методів як облік сестринських хроматинових обмінів та хромосомних аберацій, а також мікроядерного тестування. Нині у світовій практиці зазначені підходи широко застосовуються для оцінки «здоров'я» гідроекосистем, причому аналізуються порушення як у клітинах мікроорганізмів (Ohe et al., 2003; Davoren and Fogarty, 2004; Lemos et al., 2009), так і у соматичних клітинах організмів більш високих трофічних ланцюгів, тобто представників іхтіофауни гідроекосистем (Buschini et al., 2004; Dar et al., 2015).

За відсутності лабораторних умов, у певних випадках для швидкої діагностики генетичної сприятливості зручний експрес-метод із використанням мікроядерного тесту. Перевага цього методу – у простоті відбору матеріалу у польових умовах, порівняно незначних часових і матеріальних затратах і можливості опрацювати достатньо великий масив даних (Ledebur and Schmid, 1973). Для досліджень різних видів риб у природних умовах найзручнішим виявляється мікроядерний тест у клітинах периферійної крові, який виявляє амітоз еритроцитів – один із патоморфологічних станів клітин червоної крові, у результаті чого еритроцити стають двоядерними або утворюють одне чи декілька мікроядер (Krysanov, 1987). Поява таких клітинних порушень відмічається в морських та прісноводних риб як за дії кумулятивного токсикозу (Nunes et al., 2011), так і у випадку токсичного стресу (Gutiérrez et al., 2015).

В експериментах *in vivo* щодо впливу ацетату свинцю у концентрації 0,5 мг/дм^3 (тут і далі ГДК для рибогосподарських водойм 0,1 мг/дм^3), хлориду кадмію у концентрації 0,1 мг/дм^3 (ГДК 0,005 мг/дм^3) та сирої нафти в концентрації 0,5 мг/дм^3 (ГДК 0,05 мг/дм^3) в акваріумних умовах виявлено, що кількість еритроцитів із мікроядрами у цьоголіток коропа становила 1,67 ± 0,19%, двоядерних клітин – 7,80 ± 0,40%, у дволіток червоноперки – відповідно 4,17 ± 0,01% та 2,00 ± 0,03%. Перевищення значень у дослідних екземплярів над контрольними на 5, 15, 30 та 40-ву добу було на рівні 1,4–7,3 раза. Найпомітніше зростала кількість абератних еритроїдних клітин у випадках впливу сирої нафти (Gabibov et al., 2011).

Під час досліджень крові карася сріблястого (*Carassius auratus* (Linnaeus, 1758)) риб утримували у розчинах атразину, концентрацією 5, 10 і 15 мкг/дм^3 протягом 2, 4 та 6 діб. Відмічено зростання кількості мікроядер в еритроцитах на 6%, 9% та 15% порівняно з контролем (Cavas, 2011). Специфічну реакцію ядерних показників клітин крові цього ж виду риб доводять дослідження, в ході яких визначено, що хлоралгідрат, іони міді (Cu^{2+}) та кадмію (Cd^{2+}) впливають на еритроцити периферичної крові карася сріблястого, викликаючи зростання кількості клітин із порушеннями мітозу до 10‰ порівняно з контролем (Arhipchuk et al., 2005).

Ядерні та цитоплазматичні аномалії спостерігались при впливі на індійського коропа (*Catla catla* (F. Hamilton, 1822)) тривалого (0,002 Гр/хв) і гострого (3,2 Гр/хв) гамма-випромінювання. Результати мікроядерного тестування еритроцитів крові риб мали статистично значуще збільшення мікроядер, деформованих ядер, двоядерних клітин і апоптозу клітин порівняно з контролем в експериментах із різною тривалістю опромінення, що становила 3, 6, 12, 18, 30, 45, 90, 135, 202 доби (Anbumani and Mary, 2012).

В експериментах *in situ*, проведених на озерах Кета та Ладаннах, а також у нижній течії річки Єнісей, отримано мазки крові від 52 риб дев'яти видів: гольця (*Salvelinus nemachilus* (Linnaeus, 1758)), миня (*Lota lota* (Linnaeus, 1758)), осетра сибірського (*Acipenser baeri* (Brandt, 1869)), ряпушки сибірської (*Coregonus sardinella* (Vallenciennes, 1848)), сига (*C. lavaretus*), плітки сибірської (*Rutilus rutilus lacustris* (Pallas, 1814)), стерляді (*Acipenser rutenus* (Linnaeus, 1758)), харіуса сибірського (*Thimallus arcticus* (Pallas, 1814)) та чира (*Coregonus nasus* (Pallas, 1814)). У клітинах еритроцитів мікроядра виявили лише у 19 особин, у решти (33 особини) мікроядра не ідентифіковано. Усього серед 56 703 клітин нарахували 30 клітин із мікроядрами. Таким чином, загальна частота клітин із мікроядрами становила 0,05 ± 0,01% (Kryukov and Kochkarev, 2013).

У зоні радіаційної аномалії на Південному Уралі багаторічний спільний вплив радіаційних та хімічних факторів не спричинив незворотних змін як у популяціях риб, так і на рівні екосистем. Частота трапляння мікроядер у щук (*Esox lucius* (Linnaeus, 1758)) технологічних водойм склала 6,0 ± 0,02‰, плітки – 1,4 ± 0,006‰, окуня – 0,3 ± 0,009‰ (Smagin, 2005).

В інших дослідженнях, проведених у найбільш забруднених радіонуклідами озерах Чорнобильської зони відчуження, визначено, що у туводних карасів (*Carassius carassius* L.) кількість еритроцитів з ядерними порушеннями сягала 5,8 ± 3,7%. У той же час, частота трапляння мікроядер у контрольній водоймі (Київське водосховище) була значно нижчою – 0,3 ± 0,2% (Pomortseva et al., 2011).

Зазначимо, що частота спонтанних мутацій ядра еритроцитів периферичної крові здорових риб, за даними багатьох авторів (Ledebur and Schmid, 1973; Krysanov,

1987; Lugaskova, 2003; Kryukov and Kochkarev, 2013), становить 0,5–4‰ відповідно. Вкрай низьким ступенем цитогенетичної стабільності та підвищеним рівнем спонтанних генетичних порушень відрізняється щука (Lugaskova, 2003; Smagin, 2005).

Для з'ясування генотоксичної дії забруднювачів гідроекосистем Донецько-Придніпровського регіону України (Gorovaya et al., 2011) як індикатор обрано два найбільш розповсюджених у даному регіоні види риб: плітку та карася сріблястого. Частота мікроядер у клітинах крові цих видів коливалась у межах від 0,14 ± 0,015% до 2,8 ± 0,31%, що дозволило авторам виявити відмінність мутагенної активності досліджуваних водойм, яка мала розбіжність в окремих випадках до 3,7–4,1 раза.

Цитологічні зміни представників популяцій риб р. Случ у межах Рівненської області спостерігались лише у клітинах периферійної крові плітки (*R. rutilus* – 4,57 ± 0,42‰ у створі з помірним антропогенним навантаженням та 6,02 ± 0,19‰ у створі з посиленим антропогенним навантаженням) та щуки (*E. lucius* – 5,53 ± 0,55‰ та 7,21 ± 0,41‰, відповідно). У решти проаналізованих видів середня частота ядерних порушень перебувала в межах фізіологічної норми. Виявлений прояв дегенеративних процесів в організмах риб розцінювався як підвищена реактивність чутливих видів на наявність мутагенів у складі забруднень річки (Biedunkova, 2015).

Багаторічні гідрохімічні та токсикологічні дослідження на Волго-Каспійському каналі (Cousina, 2011) показали, що частота трапляння еритроцитів із мікроядрами у крові риб залежить і від сезону року. Восени частка еритроцитів із мікроядрами понижується в 1,8 раза у крові судака (*Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)) та в 1,9 раза у крові ляща (*Abramis brama* (Linnaeus, 1758)).

Окремі автори відмічають, що кількість мікроядер у клітинах периферичної крові риб змінюється на різних етапах онтогенезу. При співставленні спонтанної частоти аберратних клітин крові у різних вікових групах у двох видів карпозубих риб (*Nothobranchius rachovii* (Ahl, 1926) і *Pterolebias longipinnis* (Garman, 1895)) помічено, що вона збільшується у міру старіння організму та зумовлена не стільки змінами в імунній системі, скільки порушеннями репарації ДНК. За впливу органічної сполуки 5-бромдезоксиуридину частота аберратних клітин у *N. rachovii* становила для личинок 4,9%, молодих особин – 7,5%, старих – 12,9% (Krysanov, 1987).

З аналізу літературних джерел стає зрозуміло, що сучасна інформація про цитогенетичний гомеостаз риб отримується як у модельних експериментах із відстеженням впливу окремих токсичних речовин на певні види риб (*in vivo*), так і під час аналізу іхтіопопуляцій природних водойм на фоні комплексного характеру забруднень (*in situ*). Необхідно зазначити, що порівняння наявних у літературі відомостей необхідно проводити вкрай уважно, оскільки частота трапляння мікроядер наводяться в різних одиницях вимірювання (або %, або ‰). Донині ускладненим залишається визначення рівнів спонтанних мутацій, адже відомо, що утворення мікроядер може являти собою прояв реалізації компенсаторно-пристосувальних процесів клітини (Ilyinskikh, 1988; Gutiérrez et al., 2015), які, на нашу думку, мають свої особливості для різних видів риб в окремих геохімічних регіонах. Проте мікроядерне тестування належить до найважливіших та відносно простих методів, які успішно застосовуються для виявлення мутагенної дії біотичних та абіотичних факторів на організм риб у гідроекосистемах різних типів.

Стабільність розвитку іхтіопопуляцій як інтегральний показник стану гідроекосистем

Останнім часом збільшується кількість праць з оцінювання стану навколишнього середовища за допомогою стабільності розвитку популяцій. Стабільність розвитку – одна з найбільш загальних характеристик організмів, що підтримується на базі генетичної коадаптації за оптимальних умов розвитку (Zakharov and Appearance, 1993): «стабільність розвитку – здатність організму до формування фенотипу без онтогенетичних порушень і помилок». Показником стабільності розвитку може бути флуктуюча асиметрія (ФА) – незначні неспрямовані відхилення від білатеральної симетрії у будові різних морфологічних структур (Valen, 1962). Вважається, що показник ФА – міра стабільності розвитку не окремої особини, а їх групи. Підвищення ФА на груповому рівні вказує на дестабілізацію процесу розвитку у популяції, від стану якої у кінцевому випадку залежить як збереження окремих видів, так і нормальне функціонування екосистеми в цілому (Parsons, 1990; Zakharov and Appearance, 1993; Kozlov and Zvereva, 2015).

Дестабілізація розвитку звичайно спостерігається на відносно низькому рівні порушень середовища, незалежних від незворотних змін у популяціях (Beasley et al., 2015). Це дозволяє використовувати ФА як неспецифічний індикатор навіть незначних відхилень параметрів середовища від фонового стану, які ще не спричинюють суттєвого зниження життєздатності в популяції (Zakharov and Chubinishvili, 2001). Численні дослідження доводять, що рівень ФА іхтіофауни мінімальний у нормальних умовах природних водойм, а за появи будь-якого стресового фактора ФА відчутно зростає (Baranov, 2003; Kostyleva and Peskova, 2011; Fedorov, 2011; Biedunkova and Petruk, 2015).

Оцінюючи вплив антропогенного навантаження на іхтіофауну р. Ішим (Fedorov, 2011), провели аналіз рівня ФА у вибірках плітки, ляща та окуня за п'ятьма меристичними ознаками. Отримані показники свідчили, що в особин, виловлених зі створів із мінімальним антропогенним навантаженням, стабільність розвитку індивідуумів була достовірно вищою, ніж в особин у межах урбоекосистем. Найпомітніше збільшувалась частка асиметричних особин у плітки, сягаючи різниці 68,8% між окремими створами, причому видовий склад і структура угруповань риб не мали суттєвих відмінностей.

Під час встановлення взаємозв'язку між рівнем забруднення донних відкладень гирла австралійської річки Хоуксбері та флуктуючою асиметрією *Toadfish tetractenos* (Fréminville, 1813) з'ясовано, що асиметрія кісток черепа риб позитивно корелювала із вмістом у відкладах хлорорганічних пестицидів (ДДТ, ДДД, ДДЕ, хлордан, дильдрин, ліндан) і не мала тісної кореляційної залежності з такими важкими металами як Cd, Cr, Ni та Pb. Підвищення у воді концентрацій Cu та Zn провокувало зростання рівнів асиметрії досліджуваних структур організму риб (Lajus et al., 2015). Антропогенні ефекти на

ФА риб відмічені також у гольяна (*Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758)) р. Колва, на території басейну якої здійснюється розроблення нафтогазових родовищ, що спричинює її хімічне забруднення. Найвищою виявилась залежність від рівня забруднення поверхневих вод (r = 0,69) дисперсії асиметрії для грудних плавців (Kazakova, 2009).

Цікаві результати отримані у випадку порівняння ФА тихоокеанських лососевих (*Oncorhynchus* (Suckley, 1861)) заводського та природного відтворення (Romanov, 1995). Заводська кета (*Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792)) відрізняється від природної середніми значеннями дисперсії асиметрії (δ_d^2) трьох із чотирьох оцінених ознак: у заводської кети менше променів у черевних плавцях ($\delta_d^2 > 0,999$), менше позаочних кісток ($\delta_d^2 > 0,95$), але більше каналів другого порядку на першій позаочній кістці ($\delta_d^2 > 0,999$). Дисперсія ФА у заводської нерки (*Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792)) також виявилась значно вищою, ніж у природної, за чотирма ознаками з п'яти. Особливо помітно це було за кількістю променів у черевних плавцях ($\delta_d^2 > 0,999$) та за кількістю каналів другого порядку на третій позаочній кістці ($\delta_d^2 > 0,999$). Число асиметричних випадків на особину у заводських риб було удвічі більшим, ніж у природних. Автор вбачає причину порушення стабільності розвитку заводських лососів у хімічних речовинах (формалін, малахітовий зелений тощо), якими ембріони, личинки та молодь обробляють із профілактичною та лікувальною метою.

Аналогічні результати порівняльного аналізу дисперсії асиметрії наведено і для осетрових (Acipenseridae (Bonaparte, 1831)), яких вирощували в умовах аквакультури (Mikheev et al., 2014). У стерляді (*Asipenser ruthenus* (Linnaeus, 1758)), яку утримують у рибних господарствах в умовах теплих вод відвідного каналу Пермської ГРЕС, помічено вищі показники дисперсії ФА порівняно з «дикими» рибами, яких виловлювали у природних водоймах Обсько-Камського басейну. У даному випадку автори стверджують, що в умовах рибницьких господарств кількість лічильних елементів може змінюватись відповідно до температури води.

У дослідженнях, проведених на бельдюзі (*Zoarces viviparus* (Linnaeus, 1758)) у різних районах Північної Європи (Північне, Норвезьке, Баренцове, Біле та Балтійське моря), крім температурних, показано також ефекти дії солоності на рівень асиметрії (Lajus et al., 2003). У цілому, ФА була мінімальною за середніх температур і пониженої солоності. Взаємодія температури та солоності суттєво ускладнювала інтерпретацію результатів. Аналізуючи вибірки бичка (*Zosterisessor ophiocephalus* (Pallas, 1814)) із р. Габес (Туніс), який зазнає на окремих ділянках хімічного забруднення різної інтенсивності, з'ясували, що найбільш показовою ознакою впливу негативного фактора є саме асиметрія меристичних ознак, при тому, що морфометричні ознаки не мали такої чутливості, підтвердженої статистичним аналізом відносно контролю (Mabrouk et al., 2014). Досвід використання показників флуктуючої асиметрії для іхтіомоніторингу малих річок Сибіру у популяціях пічкура (*Gobio gobio* (Linnaeus, 1758)) віком 3+, 4+ за 15 меристичними ознаками дозволив зробити висновок, що значення середньої частоти асиметричного прояву на ознаку зменшується зі збільшенням кількості симетричних ознак (Petrova, 2012). Рівень ФА залежить не лише від стану навколишнього середовища, а і від внутрішніх факторів, таких як стать, плодючість, генетична детермінованість, гетерозиготність, інбридинг тощо (Zakharov and Appearance, 1993; Lajus et al., 2003; Swaddle, 2003; Vinogradov et al., 2012; Beasley et al., 2015). Єдиної думки стосовно ступеня та характеру впливу названих явищ на асиметрію немає, однак більшість авторів радять враховувати їх у роботі.

Зокрема, встановлення залежності загального показника асиметрії (за трьома меристичними ознаками) окуня (*Rerca fluviatilis* (Linnaeus, 1758)) від віку та швидкості росту показали, що у вибірках старшого віку рівень ФА нижчій ніж у вибірках молодшого віку. Рівень асиметрії найменший для особин із середнім розміром для своєї вікової групи, тобто пов'язаний зі швидкістю росту. За твердженням авторів, вплив віку важливіший (Vinogradov et al., 2012).

Про відмінності у прояві ФА між швидко та повільнорослими групами особин однієї локальної популяції свідчить також оцінка сріблястого карася (*C. auratus*) озера Айгинське (Yankova, 2006). У повільнорослих риб стабільність розвитку індивідуумів вища, ніж у швидкорослих, оскільки середня величина ФА менша (відповідно 0,19 і 0,29) та менша середня кількість випадків асиметрії на особину (відповідно 0,68 і 0,96).

Ще один приклад стосується біломорського оселедця, де порівнювали дві популяції Кандалацької затоки (широта полярного кола) – єгоровську, що відрізняється невисоким темпом росту та нересться у квітні за незвично низької для оселедця температури (близько 0 ºС), та івановську, що росте значно швидше та нересться у червні за температур +8…+10 ºС. Перша має значно вищу чисельність, ніж друга. При цьому ФА у єгоровського оселедця виявилась вищою, ніж у івановського (Lajus, 1991). Автори досліджень передбачили таке пояснення. Обидві форми генетично дуже близькі, що доводить хромосомний аналіз, та походять від одного тихоокеанського пращура, який оселився у Білому морі після відступу льодовиків. Івановський оселедець зберіг майже всі риси цього пращура, у той час як єгоровський помітно відрізняється від нього, у першу чергу, умовами розмноження. Ранній нерест за екстремальних температурних умов зумовлює те, що поява личинок збігається з піком біомаси трофічного планктону у червні, обумовленим масовим розвитком арктичної копеподи *Pseudocalanus minutus*. За твердженням автора, це дозволяє єгоровському оселедцю, з одного боку, сягати вищої чисельності, ніж івановському, а з іншого, спричинює її понижену життєздатність, показником чого може бути не лише підвищена ФА, а і стійкість личинок до опріснення (Lajus, 1996).

Відстеження залежностей між величиною ФА та гетерозиготністю у самок і самців горбуші (*Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792)) р. Ола (північне узбережжя Охотського моря) показало, що ФА у гетерозиготних особин вища, ніж у гомозиготних. При цьому у міру росту гетерозиготності особин величина ФА за кількістю променів у черевних плавцях статистично значимо понижується, а ФА за кількістю променів у грудному плавці відмінностей не має (Pustovoyt, 2010). Про існування відмінностей величин ФА свідчать також результати, отримані на диплоїдах і триплоїдах уже згадуваного карася сріблястого (*C. auratus*), який мешкає у

заморному озері Айгинське. Зокрема, у триплоїдів стабільність розвитку індивідуумів виявилась вищою, оскільки середня величина ФА та кількість випадків асиметрії на особину (0,75) була меншою, ніж у диплоїдів (0,91) (Yankova, 2006).

Для глибшого розуміння механізму формування мінливості ознак риб за впливу забруднень водного середовища необхідно згадати деякі теоретичні аспекти стабільності розвитку. Натепер, поряд з основними видами фенотипової мінливості – генотипічної та середовищної (Falconer and Mackay, 1996) – виділяють третій самодостатній її вид – випадкову мінливість, джерелом якої є нестабільність розвитку (Zakharov, 1997; Lajus, 2003). Праці, котрі вивчали частку випадкової мінливості у загальній, доводять, що у низці випадків вона перевищує значення генетичної та середовищної мінливості. Наприклад, для лічильних (меристичних) ознак частка випадкової мінливості звичайно становить 50–70% загальної мінливості, у той час як для вимірюваних (морфометричних) ознак вона нижча, однак теж достатньо висока 10–40% (Lajus, 2003). Досвід вивчення флуктуючої асиметрії річкового окуня (*P. fluviatilis*) за трьома меристичними ознаками (Vinogradov et al., 2012) доводить, що у випадках, коли значення флуктуючої асиметрії мають розподіл, близький до нормального, тобто розподіл, симетричний відносно нульового значення, можна вважати, що на мінливість ознаки впливає «онтогенетичний шум».

Не менш важлива проблема методичного характеру у вивченні ФА – це наявність похибки вимірювань, яка може мати досить значні величини. Наприклад, для меристичних ознак оселедця вона становить 0–46%, а для морфометричних – 0,1–43% (Lajus, 2003). У зв'язку з цим оцінка похибки вимірювання стала стандартною процедурою в дослідженнях ФА. Відмінності у рівнях похибки мають місце в тих випадках, якщо порівняння вибірок відбувається за різних умов. Наприклад, за різних зовнішніх умов, із використанням різного обладнання, різними дослідниками тощо. Існує думка, що для однієї і тієї ж ознаки, чим краще охарактеризовано її розподіл (чим більша досліджувана вибірка), тим вірогідніше, що відхилення цього розподілу від нормального, обчислене за загальноприйнятними статистичними критеріями, буде значущим (Vinogradov et al., 2012). У низці праць із метою уникнення впливу цих факторів пропонується проводити вимірювання зразків у вибірках не послідовно, а змішуючи зразки різних вибірок у випадковому порядку (Yurtseva et al., 2008).

Ґрунтовний аналіз флуктуючої асиметрії як методу оцінювання стану будь-яких популяцій, проведений Д.Л. Лайусом, дозволив автору окреслити декілька характерних рис, які, залежно від ситуації, можуть мати не лише переваги, а і вади:

– цей підхід дозволяє *a priori* визначити вектор змін параметра у разі погіршення стану популяції (підвищення у випадку погіршення та пониження в разі поліпшення). Далеко не для всіх показників це можливо. Наприклад, більший або менший темп росту можуть просто характеризувати різні життєві стратегії;

– рівень асиметрії відображає стан популяції не на даний момент, а інтегрально, стан, сформований протягом значної частини життєвого циклу особини;

– кожен об'єкт і ситуація вимагають спеціальних методичних розробок, зокрема, вибору ознак, до якого необхідно підходити досить ретельно;

– можливість використовувати матеріал, зібраний безпосередньо в природних умовах;

– можливість прижиттєвого аналізу;

– метод не вимагає спеціального дорогого обладнання;

– від дослідника вимагається гарне знання біологічної статистики та широкий загальнобіологічний кругозір;

– зміна рівня ФА – показник впливу всієї сукупності факторів, що визначають стан популяції.

Отже, провівши аналіз доступних праць, можна зробити висновок, що оцінка рівнів ФА іхтіофауни дозволяє судити як про гетерогенність популяцій, так і про механізми зворотних реакцій населення гідроекосистем на різні рівні антропогенного впливу.

Д.Л. Лайус справедливо зазначає: «Історія досліджень ФА доводить, що явища стресу мають безліч різних аспектів, та, вивчаючи його, не варто сподіватися лише на один із показників, будь то ФА, або будь-який інший. Найадекватнішу оцінку стресу можна отримати лише застосовуючи комплекс методів, кожен з яких має свої переваги та недоліки» (Lajus et al., 2009).

Висновки

Завершуючи огляд матеріалів стосовно досвіду використання риб як індикаторів «здоров'я» гідроекосистем, необхідно окреслити основні важливі моменти.

Враховуючи, що всі зміни гідроекосистем проходять за участю безлічі факторів, що проявляються не лише у момент дії, а й відображують минулі події та впливають на екологічну ситуацію у майбутньому, для отримання повного уявлення про фактори формування гомеостазу риб в умовах конкретних гідроекосистем бажано мати як ретроспективну, так і ситуаційну інформацію.

Кількість розглянутих нами фактів і прикладів ні в якому разі не можна вважати вичерпною. З оціночних параметрів риб не розглядались питання гістопатологічних, біохімічних, вузьких гематологічних і епізоотологічних досліджень, оскільки ці дослідження вимагають від дослідника високопрофесійних навичок і не можуть отримати належного впровадження в загальні оперативні оцінки водойм.

Як показує досвід проаналізованих праць, у реальних практичних дослідженнях не можна очікувати ні тривалого моніторингу водойми, ні можливостей активного експерименту з нею, ні передумов застосування єдиної методики та оціночної шкали для з'ясування вразливості гідроекосистем.

Тому не складно дійти висновку, що найреалістичніший варіант для оцінки «здоров'я» гідроекосистем за показниками гомеостазу риб – це аналіз ситуації на підставі поєднання показових та відносно простих (експрес) методів, що здатні відобразити наслідки комбінованих ефектів забруднення водойм і умови, на фоні яких діють шкідливі елементи та їх сполуки. Цілком очевидно, що достовірність оцінки залежатиме як від досвіду виконавців, так і від наявності інтегральних систем критеріальної оцінки гідроекосистем для окремих фізико-географічних зон.

Бібліографічні посилання

Akhmad, A., 1999. Vplyv toksykantiv (Cr^{6+}, Ni^{2+}, Pb^{2+}) na bioproduktsiyni parametry molodi ryb [The impact of toxicants (Cr^{6+}, Ni^{2+}, Pb^{2+}) on young fish bioproduktsiyni options]. Instytut Rybnoho Hospodarstva, Kyiv (in Ukrainian).

Albalat, A., Potrykus, J., Pempkowiak, J., Porte, C., 2002. Assessment of organotin pollution along the Polish coast (Baltic Sea) by using mussels and fish as sentinel organisms. Chemosphere 47, 165–171.

Anbumani, S., Mary, N., 2012. Mohankumar Gamma radiation induced micronuclei and erythrocyte cellular abnormalities in the fish *Catla catla*. Aquat. Toxicol. 122–123, 125–132.

Arhipchuk, V.V., Garanko, N.N., 2015. Using the nucleolar biomarker and the micronucleus test on *in vivo* fish fin cells. Ecotox. Environ. Safe. 62(1), 42–52.

Attrill, M.J, Depledge, M.H., 1997. Community and population indicators of ecosystem health: Targeting links between levels of biological organization. Aquat. Toxicol. 38, 183–197.

Baranov, V.J., 2003. Issledovanie populjacij ryb v uslovijah vodnyh jekosistem s razlichnoj stepen'ju antropogennoj nagruzki [The study of fish populations in the conditions of aquatic ecosystems with varying degrees of anthropogenic load]. Problemy Global'noj i Regional'noj Jekologii 7, 6–9 (in Russian).

Beasley, A., Bonisoli-Alquati, A., Mousseau, T., 2013. The use of fluctuating asymmetry as a measure of environmentally induced developmental instability: A meta-analysis. Ecol. Indic. 30, 218–226.

Belova, N.V., Emel'janova, N.G., Makeeva, A.P., 2009. Unikal'nyj sluchaj pojavlenija karlikovih osobej belogo tovstolobika *Hypophtalmichthis molitrix* v vodoeme-ohladitele Chernobyl'skoj AJeS [A unique case of occurrence of dwarf species silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* in the cooling pond of the Chernobyl Nuclear Power Plant]. Voprosy Ihtiologii 38, 839–843 (in Russian).

Biedunkova, O.O., 2015. Stabil'nist' rozvytku ta tsytohenetychnyy homeostaz ikhtiopopulyatsiy richky Sluch u suchasnykh umovakh antropohennoho navantazhennya [The stability and development of cytogenetic homeostasis ihtio populations Sluch river in modern conditions of anthropogenic load]. Rybohospodars'ka Nauka Ukrayiny 31, 56–70 (in Ukrainian).

Biedunkova, O.O., Petruk, A.M., 2014. Fluktuyucha asymetriya plitky v richkakh Rivnenshchyny [Fluctuating asymmetry of gossip in rivers of Rivne region]. Pytannya Bioindykatsiyi ta Ekolohiyi 19, 139–149 (in Ukrainian).

Bobyl'ov, Y.P., Khrystov, O.O., 2013. Otsinka vplyvu stichnykh vod VAT «Dniprovazhmash» na pryberezhni uhrupovannya molodi ryb [Assessing the impact of wastewater JSC "Dneprotyazhmash" on coastal communities young fish]. Bioriznomanittya ta Rol' Tvaryn v Ekosystemakh: Materialy VII Mizhnarodnoyi Naukovoyi Konferentsiyi. Dnipropetrovs'k. 81–84 (in Ukrainian).

Bosch, P. (ed.), 2003. Environmental indicators. Typology and use reporting. European Environment Agency, Copenhagen.

Brannen, L., Bielak, A. (ed.), 2004. Threats to water availability in Canada. National Water Research Institute, Environment Canada.

Brygadyrenko, V.V., Slynko, V.O., 2015. Morphological variability of *Bembidion articulatum* (Coleoptera, Carabidae) populations: Linear dimensions depend on sex, while morphological indices depend on ecosystems. International Journal of Applied Environmental Sciences 10(1), 163–187.

Buschini, A., Martino, A., Gustavino, B., Monfrinotti, M., Poli, P., Rossi, C., Santoro, M., Dörr, A.J.M., Rizzoni, M., 2004. Comet assay and micronucleus test in circulating erythrocytes of *Cyprinus carpio* specimens exposed *in situ* to lake waters treated with disinfectants for potabilization. Mutat. Res. 557, 119–129.

Cavas, T., 2011. *In vivo* genotoxicity evaluation of atrazine and atrazine-based herbicide on fish *Carassius auratus* using the micronucleus test and the comet assay. Food Chem. Toxicol. 49, 1431–1435.

Chakrabarti, C.G., Ghosh, K., 2013. Dynamical entropy via entropy of non-random matrices: Application to stability and complexity in modelling ecosystems. Math. Biosci. 245, 278–281.

Costanza, R., Fisher, B., Mulder, K., Liu, S., Christopher, T., 2007. Biodiversity and ecosystem services: A multi-scale empirical study of the relationship between species richness and net primary production. Ecol. Econ. 61, 478–491.

Davoren, M., Fogarty, A.M., 2004. A test battery for the ecotoxicological evaluations of the agri-chemical Environ. Ecotox. Environ. Safe. 59, 116–122.

Demchenko, V.O., 2011. Teoretychni ta praktychni aspekty problemy vykorystannya ryb yak indykatoriv stanu hidroekosystem (na prykladi Azovs'koho morya) [Theoretical and practical aspects of the use of fish as indicators of hidroekosystem (for example the Azov sea)]. Naukovi Zapysky Ternopilskoho Natsionalnoho Pedahohichnoho Universytetu Seriia Biolohiia 2, 26–31 (in Ukrainian).

Deng, X., Xu, Y., Han, L., Yu, Z., Yang, M., 2015. Assessment of river health based on an improved entropy-based fuzzy matter-element model in the Taihu Plain China. Ecol. Indic. 57, 85–95.

Dgebuadze, J.J., 2001. Jekologicheskie zakonomernosti izmenchivosti rosta ryb [Environmental variability in fish growth patterns]. Nauka, Moscow (in Russian).

Dórea, J.G., 2008. Persistent, bioaccumulative and toxic substances in fish: Human health considerations. Sci. Total Environ. 400, 93–114.

Falconer, D.S., Mackay, F.C., 1996. Introduction to quantitative genetics. 4th ed. Essex, England.

Fedorov, E.F., 2011. Jekologicheskaja ocenka antropogennogo vlijanija na ihtiofaunu reki Ishim juga Tjumenskoj oblasti [Environmental assesment anthropogenic impact on the ichthyofauna of the Ishim River in south of Tyumen region]. Omskij Gosudarstvennyj Pedagogicheskij Universitet, Omsk (in Russian).

Fedorova, E.A., 2012. Ocenka toksichnosti strobilurinovyh fungicidov dlja gidrobiontov [Assessment of toxicity to aquatic organisms strobilurin fungicides]. Juzhnyj Federal'nyj Universitet, Rostov-na-Donu (in Russian).

Gabibov, M.M., Abdullaeva, N.M., Ortabaeva, L.M., Ismailov, I.A., Asadulaeva, P.A., 2011. Vlijanie zagrjaznenija vodnoj sredy ionami Pb^{2+}, Cd^{2+} i syroj neft'ju na nakoplenie geneticheski inducirovannyh povrezhdenij v jeritrocitah ryb [Influence of water pollution ions Pb^{2+}, Cd^{2+} and crude oil on the accumulation of genetic damage induced in erythrocytes of fish]. Izvestija Samarskogo Nauchnogo Centra Rossijskoj Akademii Nauk 13, 1068–1070 (in Russian).

Garmendia, M., Borja, Á., Franco, J., Revilla, M., 2013. Phytoplankton composition indicators for the assessment of eutrophication in marine waters: Present state and challenges within the European directives. Mar. Pollut. Bull. 66, 7–16.

Gilvear, D.J., Spray, C.J., Casas-Mulet, R., 2013. River rehabilitation for the delivery of multiple ecosystem services at the river network scale. J. Environ. Manage. 126, 30–43.

Gorovaja, A.I., Skvorcova, T.V., Pavlichenko, A.V., Lisickaja, S.M., 2011. Monitoringovyj kontrol' sostojanija vodnyh jekosisem na osnove citogeneticheskih metodov. Zbirnik naukovih statej III Vseukrains'kogo z'izdu ekologiv. 1, 314–317 (in Ukrainian).

Greig, H.S., Niyogi, D.K., Hogsden, K.L., Jellyman, P.G., Harding, J.S., 2010. Heavy metals: Confounding factors in the response of New Zealand freshwater fish assemblages to natural and anthropogenic acidity. Sci. Total Environ. 408, 3240–3250.

Gurbik, O.V., Rudik-Leuska, N.A., Yakovleva, T.V., 2014. Zakhody zi shtuchnoho vidtvorennya ikhtiofauny Kanivs'koho vodoskhovyshcha [Artificial fish propagation in kanev reservoir]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 4(3), 70–84 (in Ukrainian).

Gutiérrez, J.M., Villar, S., Plavan, A.A., 2015. Micronucleus test in fishes as indicators of environmental quality in subestuaries of the Río de la Plata (Uruguay). Mar. Pollut. Bull. 91, 518–523.

Halsband, C., Kurihara, H., 2013. Potential acidification impacts on zooplankton in CCS leakage scenarios. Mar. Pollut. Bull. 73, 495–503.

Handzyura, V.P., 2002. Produktyvnist' biosystem za toksychnoho zabrudnennya seredovyshcha vazhkymy metallamy [Productivity biosystems pollution by toxic heavy metals]. Obriyi, Kyiv (in Ukrainian).

He, M., Luo, X., Chen, M., Sun, Y., Chen, S., Mai, B., 2012. Bioaccumulation of polybrominated diphenyl ethers and decabromodiphenyl ethane in fish from a river system in a highly industrialized area, South China. Sci. Total Environ. 419, 109–115.

Il'inskih, N.N., 1988. Ispol'zovanie mikrojadernogo testa v skrininge i monitoringe mutagenov [Using the micronucleus test in screening and monitoring of mutagens]. Tsitol. Genet. 22, 67–71 (in Russian).

Jana, B.B., Das, R.N., 1982. Growth responces of *Clarias batrachus* in experimental tanks under different conditions of feeding and maturing. Aquacult. Hung. 3, 113–123.

Jankova, N.V., 2006. Jekologo-morfologicheskie osobennosti diploidno-triploidnyh kompleksov serebrjanogo karasja (*Carassius aurates gibelio* (Bloch)) na primere ozer mezhdurech'ja Tobol-Tavda [Ecological and morphological characteristics of diploid-triploid complexes goldfish (*Carassius auratus gibelio* (Bloch)) as an example of lakes Tobol-Tavda]. Tjumenskij Gosudarstvennyj Universitet, Tjumen' (in Russian).

Jayaprakash, M., Kumar, R.S., Giridharan, L., Sujitha, S.B., Sarkar, S.K., Jonathan, M.P., 2015. Bioaccumulation of metals in fish species from water and sediments in macrotidal Ennore creek, Chennai, SE coast of India: A metropolitan city effect. Ecotox. Environ. Safe. 120, 243–255.

Jurceva, A.O., Lajus, D.L., Artamonova, V.S., Titov, S.F., Studenov, I.I., 2008. Izmenchivost' osteologicheskih priznakov molodi atlanticheskogo lososja (*Salmo salar* L.) severo-zapada Rossii: Uroven' fluktuirujushhej asimmetrii i srednie znachenija priznakov [Variability osteological signs of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) north-west of Russia: The level of fluctuating asymmetry and average characteristic values]. Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta 3, 29–40 (in Russian).

Karadžić, V., Subakov-Simić, G., Krizmanić, J., Natić, D., 2010. Phytoplankton and eutrophication development in the water supply reservoirs Garaši and Bukulja (Serbia). Desalination 255, 91–96.

Kashulin, N.A., 1995. Sostojanie populjacij ryb v nebol'shih vodoemah lesnoj zony Kol'skogo severa v uslovijah aerotehnologicheskogo zagrjaznenija [Status of fish populations in small ponds of the forest zone in the north of the Kola conditions aerotehnologicheskogo pollution]. Problemy himicheskogo i biologicheskogo monitoringa jekologicheskogo sostojanija vodnyh obiektov Kol'skogo Severa. Apatity, 120–143 (in Russian).

Kazakova, D.D., 2009. Asimmetrija parnyh struktur obyknovennogo gol'jana nekotoryh vodotokov bassejnov rek Pechora i Vychegda. Bioresurs 244–247 (in Russian).

Kostyleva, L.A., Peskova, T.J., 2011. Ocenka gomeostaza razvitija ryb nizhnego Dona po pokazatelju fluktuirujushhej asimmetrii. [Evaluation homeostasis of fish lower Don in terms of fluctuating asymmetry]. Estestvennye Nauki 36, 44–50 (in Russian).

Kozlov, V., Zvereva, E., 2015. Confirmation bias in studies of fluctuating asymmetry. Ecol. Indic. 57, 293–297.

Krjukov, V.I., Kochkarjov, P.V., 2013. Chastota mikrojader v kletkah krovi ryb presnyh vodojomov poluostrova Tajmyr [The frequency of micronuclei in blood cells of fish freshwater reservoirs of the Taimyr peninsula]. Obrazovanie, Nauka i Proizvodstvo 1, 35–37 (in Russian).

Krysanov, E.Y., 1987. Aneuploidiya i khromosomnyy mozaitsizm u ryb [Aneuploidy and chromosomal mosaicism in fish]. Institut Evolyutsionnoy Morfologii i Ekologii im. A.N. Severova, Moscow (in Russian).

Kuderskiy, L.A., 1987. Ryby kak biologicheskie indikatory sostoyaniya vodnoy sredy [Fish as biological indicators of the state of the aquatic environment]. Metody ikhtiologicheskikh issledovaniy: Tez. dokl. I Vses. Simpoziuma po Metodam Ikhtiotoksikol. Issled., 71–73 (in Russian).

Kurbanova, I.K., 2002. Vlijanie neftjanogo zagrjaznenija vodnoj sredy na morfofunkcional'nye pokazateli kutuma i bychka-krugljaka [The impact of oil pollution of the aquatic environment on morphological and functional indicators kutum and bull-logs]. Dagestanskij Gosudarstvennyj Universitet, Mahachkala (in Russian).

Kuzina, T.V., 2011. Izmenenija struktury jadra jeritrocitov perifericheskoj krovi promyslovyh ryb Volgo-Kaspijskogo kanala. Vestnik Moskovskogo Gosudarstvennogo Oblastnogo Universiteta. Serija «Estestvennye Nauki» 2, 50–57 (in Russian).

Lajus, D.L., 1991. Analiz fluktuirujushhej asimmetrii kak metod populjacionnyh issledovanij belomorskoj sel'di [An analysis of fluctuating asymmetry as a method of population-based studies of the White Sea herring]. Trudy Zool. In-ta AN SSSR 235, 121–128 (in Russian).

Lajus, D.L., 1996. What is the White Sea herring (*Clupea pallasi marisalbi* Berg, 1923)? A new concept of the population structure. Proceedings of the VIII Congress Societatis Europaea Ichtiologorum. Oviedo, Spain 21, 221–230.

Lajus, D.L., Graham, J.H., Kozhara, A.V., 2003. Developmental instability and the stochastic component of total phenotypic variance. Developmental instability: Causes and consequences. Oxford, 343–363.

Lajus, D.L., Grjem, D.H., Katolikova, M.V., Jurceva, A.O., 2009. Fluktuirujushhaja asimmetrija i sluchajnaja fenotipicheskaja izmenchivost' v populjacionnyh issledovanijah: Istorija, dostizhenija, problemy, perspektivy [Fluctuating asymmetry and phenotypic variability in a random population-based studies: History, achievements, problems and prospects]. Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta 3, 98–110 (in Russian).

Lajus, D.L., Knust, R., Brix, O., 2003. Fluctuating asymmetry and other parameters of morphological variation of elpout *Zoarces viviparus* from different parts of distributional range. Sarsia 88, 247–260.

Ledebur, M., Schmid, W., 1973. The micronucleus test methodological aspects. Mutat. Res.-Fund. Mol. M. 19, 109–117.

Lemos, A.T., Rosa, D.P., Vaz, J.A., Ferrão, V.M., 2009. Mutagenicity assessment in a river basin influenced by agricultural, urban and industrial sources. Ecotox. Environ. Safe. 72, 2058–2065.

Lugas'kova, N.V., 2003. Species specificity of the cytogenetic stability of fish in a eutrophic water body. Russ. J. Ecol. 34(3), 210–214.

Luk'yanenko, V.I., Cherkashin, S.A., 1987. Ikhtiologicheskiy monitoring – vazhneyshiy instrument otsenki kachestva vodnoy sredy [Ichthyological monitoring – an important tool for assessing water quality]. Metody Ikhtiologicheskikh Issledovaniy: Tez. Dokl. I Vses. Simpoziuma po Metodam Ikhtiotoksikol. Issled., 91–93 (in Russian).

Mabrouk, L., Guarred, T., Hamza, A., Messaoudi, I., Noureddine, A., 2014. Fluctuating asymmetry in grass goby *Zosterisessor ophiocephalus* Pallas, 1811 inhabiting polluted and unpolluted area in Tunisia. Mar. Pollut. Bull. 85, 248–251.

Miheev, P.B., Petrenko, N.G., Ogorodov, S.P., Miheeva, O.I., 2014. Ob izmenchivosti chisla zhuchek sterljadi *Acipenser ruthenus* v areale i akvakul'ture [The variability of bug starlet *Acipenser ruthenus* in the area and Aquaculture]. Rybovodstvo i Rybnoe Hozjajstvo 10, 25–31 (in Russian).

Mikrjakov, D.V., Mikrjakov, V.R., Stepanova, V.M., 2015. Vlijanie nekotoryh jekologicheskih faktorov na soderzhanie antigen-reagirujushhih limfocitov v organizme karpa *Cyprinus carpio* [The influence of some environmental factors on the content of the antigen-reactive lymphocytes in the body of carp *Cyprinus carpio*]. Problemy Patologii, Immunologii i Ohrany Zdorov'ja Ryb i Drugih Gidrobiontov 588, 202–209 (in Russian).

Moiseenko, T.I., 2000. Morphophysiological rearrangements in fish in response to pollution (in the Light of S.S. Shvarts' theory). Russ. J. Ecol. 6, 429–438.

Moiseenko, T.I., 2008. The concept of ecosystem health in water quality assessment and rating of anthropogenic loads. Russ. J. Ecol. 6, 390–397.

Moiseenko, T.I., Gashkina, N.A., 2011. Zonal'nye osobennosti zakislenija vod [Zone features water acidification]. Vodnye Resursy 38, 1–17 (in Russian).

Nunes, E.A., Lemos, C.T., Gavronski, L., Moreira, T.N., Oliveira, N.C.D., Silva, J., 2011. Genotoxic assessment on river water using different biological systems. Chemosphere 84, 47–53.

Ogden, J.C., Baldwin, J.D., Bass, O.L., Browder, J.A., Cook, M.I., Frederick, P.C., Frezza, P.E., Galvez, R.A., Hodgson, A.B., Meyer, K.D., Oberhofer, L.D., Paul, A.F., Fletcher, P.J., Davis, S.M., Lorenz, J.J., 2014. Waterbirds as indicators of ecosystem health in the coastal marine habitats of Southern Florida: 2. Conceptual ecological models. Ecol. Indic. 44, 128–147.

Ohe, T., White, P.A., De Marini, D.M., 2003. Mutagenic characteristics of river waters flowing through large metropolitan areas in North America. Mutat. Res. Genet. Toxicol. Environ. Mutagen 534, 101–112.

Parsons, P.A., 1990. Fluctuating asymmetry: An epigenetic measure of stress. Biol. Rev. 65, 131–145.

Penczak, T., Zalewski, M., Molinski, M., Szpoton, K., 1976. The ecology of roach, *Rutilus rutilus* (L.) in the barbell region of the polluted Pilica river. Ekol. Pol. 24, 473–489.

Petrova, A.V., 2012. Opyt ispol'zovanija pokazatelej fluktuirujushhej asimmetrii v ihtiomonitoringe malyh rek Sibiri [Experience in the use of indicators of fluctuating asymmetry in ichthyosis monitoring of small rivers of Siberia]. Molodjozh' i Nauka: Sbornik Materialov VIII Vserossijskoj Nauchno-Tehnicheskoj Konferencii, 31–41 (in Russian).

Podopryhora, V.N., 2010. Vplyv stres-faktoriv na rist ta vyzhyvanist' molodi ryb [The impact of stress factors on the growth and survival of young fish]. Instytut Rybnoho Hospodarstva, Kyiv (in Ukrainian).

Pomorceva, N.A., Rodionova, N.K., Gudkov, D.I., 2011. Kletochnyj sostav perefericheskoj krovi karasja obyknovennogo v vodoemah Chernobyl'skoj zony otchuzhdenija [The cellular composition of peripheral blood of an ordinary carp ponds in the Chernobyl exclusion zone]. Naukovi Zapysky Ternopilskoho Natsionalnoho Pedahohichnoho Universytetu Seriia Biolohiia 2(47), 45–48 (in Ukrainian).

Pustovojt, S.P., 2010. Analiz vzaimosvjazi geterozigotnosti i velichiny fluktumrujushhej asimmetrii gorbushi (*Oncorhynchus gorbucha*) [Analysis of the relationship of heterozygosity and the value of fluctuating asymmetry of salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*)]. Russian Journal of Genetics: Applied Research 14, 530–536 (in Russian).

Ranitaniemi, J., 1995. The growth of young pike in small Finnish lakes with different acidity-related water properties and fish species composition. J. Fish Biol. 47, 115–125.

Ranitaniemi, J., Rask, M., Vuorinen, P.J., 1988. The growth of perch, *Perca fluviatilis* L., in small Finish lakes at different stages of acidification. Ann. Zool. Fenn. 3, 209–219.

Rocchetta, I., Lomovasky, B.J., Yusseppone, M.S., Sabatini, S.E., Bieczynski, F., Ríos de Molina, M.C., Luquet, C.M., 2014. Growth, abundance, morphometric and metabolic parameters of three populations of *Diplodon chilensis* subject to different levels of natural and anthropogenic organic matter input in a glaciar lake of North Patagonia limnologica. Ecology and Management of Inland Waters 44, 72–80.

Romanov, N.S., 1995. Fluktuirujushhaja asimmetrija lososej zavodskogo i estestvennogo vosproizvodstva [Fluctuating asymmetry salmon hatchery and natural reproduction]. Biologija Morja 21, 328–335 (in Russian).

Rudik-Leuska, N.J., Kotovska, H.O., Slynko, E.E., Khrystenko, D.S., 2014. Raritetnyj komponent ikhtiofanuny landshaftnogo zakaznika obshhegosudarstvennogo znacheniya "Culinskij" [Rare component of the fish fauna of the Sulinsky national landscape reserve]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 4(2), 19–33 (in Russian).

Sfakianakis, D.G., Renieri, E., Kentouri, M., Tsatsakis, A.M., 2015. Effect of heavy metals on fish larvae deformities: A review. Environ. Res. 137, 246–255.

Sherman, I.M., Pilipenko, J.V., 1999. Ihtiologicheskij russko-ukrainskij tolkovyj slovar' [Ichthyological russian-ukrainian dictionary]. Al'ternatyvy, Kiyv (in Ukrainian).

Smagin, A.I., Lugas'kova, N.V., Men'shih, T.B., 2005. Citogeneticheskoe issledovanie ryb iz vodoema-hranilishha othodov PO «MAJaK» [Cytogenetic study of fish from the reservoir storage of waste "Mayak"]. Problemy Radiojekologii i Pogranichnyh Discipline 7, 97–118 (in Russian).

Smith, J.T., 2006. Modelling the dispersion of radionuclides following short duration releases to rivers: Part 2. Uptake by fish. Sci. Total Environ. 368, 502–518.

Sondak, V.V., 2009. Do pytannya reabilitatsiyi umov vidtvorennya aboryhennoyi ikhtiofauny ta formuvannya stiykosti vodnoho seredovyshcha u transformovaniy richkoviy merezhi Zakhidnoho Polissya Ukrayiny [On the issue of rehabilitation of conditions of reproduction and formation of native fish fauna sustainability of the water environment in river networks transformed Western Polissya Ukraine]. Rybohospodars'ka Nauka Ukrayiny 3(9), 54–60 (in Ukrainian).

Stiller, K., Vanselow, K., Moran, D., Bojens, G., Voigt, W., Meyer, S., Schulz, C., 2015. The effect of carbon dioxide on growth and metabolism in juvenile turbot *Scophthalmus maximus* L. Aquaculturen 444, 143–150.

Swaddle, J.P., 2003. Fluctuating asymmetry, animal behavior, and evolution. Adv. Stud. Behav. 32, 169–205.

Torres, L., Nilsen, E., Grove, R., Patiño, R., 2014. Health status of Largescale Sucker (*Catostomus macrocheilus*) collected along an organic contaminant gradient in the lower Columbia River, Oregon and Washington, USA. Sci. Total Environ. 484, 353–364.

Trebilco, R., Baum, J., Salomon, A., Dulvy, N., 2013. Ecosystem ecology: Size-based constraints on the pyramids of life. Trends Ecol. Evol. 28, 423–431.

Uitteker, R., 1980. Soobshhestva i jekosistemy [Communities and ecosystems]. Progress, Moscow (in Russian).

Van Valen, L., 1962. Study of fluctuating asymmetry. Evolution 16, 125–146.

Vinohradov, K.P., Sakun, Y.V., Byelousova, K.M., Honcharov, H.L., Shabanov, D.A., 2012. Vyvchennya fluktuyuchoyi asymetriyi richkovoho okunya (*Perca fluviatilis* L., 1758) [The study of fluctuating asymmetry of river perch (*Perca fluviatilis* L., 1758)]. Biolohiya ta Valeolohiya 14, 9–17 (in Ukrainian).

Voslarova, E., Pistekova, V., Svobodova, Z., Bedanova, I., 2008. Nitrite toxicity to *Danio rerio*: Effects of subchronic exposure on fish growth. Acta Vet. 77, 455–460.

Wison, R.W., Bergman, H.L., Wood, C.M., 1994. Metabolic costs and physiological consequences of assimilation to aluminium in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). 1. Acclimation specificity, resting physiology, feeding, and growth. Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 51, 527–535.

Xu, F., Yang, Z., Chen, B., Zhao, Y., 2013. Development of a structurally dynamic model for ecosystem health prognosis of Baiyangdian Lake. Ecol. Indic. 29, 398–410.

Zaharov, V.M., 1987. Asimmetrija zhivotnyh (populjacionno-fenogeneticheskij podhod) [The asymmetry of animals (population-phenogenetically approach)]. Nauka, Moscow (in Russian).

Zaharov, V.M., Chubinishvili, A.T., 2001. Monitoring zdorov'ja sredy na ohranjaemyh prirodnyh territorijah [Monitoring the health of the environment in protected areas]. Centr Jekologicheskoj Politiki Rossii, Moscow (in Russian).

Zakharov, V.M., 1993. Appearance, fixation and stabilization of environmentally induced phenotypic changes as a microevolutionary event. Genetica 89, 227–234.

Надійшла до редколегії 24.01.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 72–77.

doi:10.15421/011608

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 579.222.2:579.266

Процеси ліпопероксидації у клітинах *Chlorobium limicola* IMB K-8 за впливу купрум (II) сульфату

Т.Б. Сегін, С.О. Гнатуш, М.Б. Горішний

Львівський національний університет імені Івана Франка, Львів, Україна

Досліджено вплив купрум (II) сульфату на інтенсивність процесів перекисного окиснення ліпідів у клітинах *Chlorobium limicola* IMB K-8. Від додавання солі металу в інкубаційне середовище вміст первинних продуктів перекисного окиснення ліпідів змінювався залежно від тривалості культивування бактерій і концентрації солі металу в інкубаційному середовищі. Максимальний вміст гідропероксидів ліпідів спостерігали на шосту добу культивування мікроорганізмів. На сьому та восьму добу він значно знижувався. За внесення купрум (II) сульфату вміст гідропероксидів ліпідів зростав, порівняно з контрольним зразком за впливу усіх досліджуваних концентрацій. Вміст дієнових кон'югатів (ДК) у клітинах *Ch. limicola* IMB K-8 найвищим був на шосту добу культивування, зі збільшенням тривалості культивування вміст цих продуктів у клітинах бактерій знижувався. За внесення купрум (II) сульфату у концентраціях 0,05–0,25 мМ вміст ДК зростав, а за впливу 0,5 мМ – знижувався. За збільшення тривалості культивування мікроорганізмів вміст ДК знижувався. Вміст ТБК-активних продуктів за впливу купрум (II) сульфату змінювався залежно від часу культивування та концентрації металу. Максимальний вміст ТБК-активних продуктів спостерігали на восьму добу культивування за концентрації металу 0,125 мМ.

Ключові слова: перекисне окиснення ліпідів; зелені сіркобактерії; дієнові кон'югати; гідропероксиди ліпідів; малоновий діальдегід

The processes of lipid peroxidation in the cells of *Chlorobium limicola* IMV K-8 under the influence of copper (II) sulphate

T.B. Segin, S.O. Hnatush, M.B. Gorishniy

Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine

The effect of stressors, including heavy metal ions such as Cu^{2+}, promotes activation of free radical processes in the cells of microorganisms, which causes changes in their physiological and biochemical properties and the structure of bacterial membranes. The aim of this work was to assess the influence of copper (II) sulphate on intensity of lipid peroxidation (LPO) of *Chlorobium limicola* IMV K-8 by measuring the content of primary (conjugated dienes and lipid hydroperoxides) and secondary lipid peroxidation products (TBA-reactive products). Microorganisms were cultivated at a temperature of 28 °C in GSB cultivation medium with exposure to light of wavelength 700–800 nm and intensity 40 lux. A suspension of *C. limicola* IMV K-8 cells in the phase of exponential growth was treated for one hour with metal salt solution in concentrations 0.05–0.50 mM for investigation of the influence of copper (II) sulphate on its physiological and biochemical properties. The control samples did not contain any copper (II) sulphate. Biomass was determined by turbidity of diluted cell suspension by application of photoelectric colorimeter KFK-3. A mixture of n-heptane and isopropyl alcohol was added into cell-free extract for conjugated dienes determination. The samples were incubated at room temperature and centrifuged. Water was added into the supernatant and the samples were stirred. Ethanol was added to the heptanes phase and adsorption was measured at 233 nm. The content of lipid hydroperoxides was determined by a method based on protein precipitation by trichloroacetic acid followed by addition of ammonium thiocyanate. The concentration of TBA-reactive products in the cell-free extracts was determined by color reaction with malondialdehyde and thiobarbituric acid exposed to high temperature and acidity of the medium, which causes formation of trimetinic adduct with maximal absorption at 532 nm. It was shown that when $CuSO_4$ was added to the incubation medium the content of conjugated dienes and lipid hydroperoxides increased with the enhancement of salt concentration. However, its value decreased by the seventh and eighth days of cultivation. The content of TBA-reactive products under the influence of copper (II) sulphate varied depending on the duration of cultivation and concentration of the metal. Its highest quantity was observed on the eighth day of cultivation. Thus it was determined that under the

Львівський національний університет імені Івана Франка, вул. Грушевського, 4, Львів, 79005, Україна
Ivan Franko National University of Lviv, Hrushevsky Str., 4, Lviv, 79005, Ukraine
Tel.: +38-067-811-86-44. E–mail: gnatuk88@ukr.net

influence of $CuSO_4$ the content of conjugated dienes, lipid hydroperoxides and TBA-reactive products increases. This indicates the increased activity of lipid peroxidation processes and the free radical chain reaction damage mechanism to lipids under these conditions.

Keywords: lipid peroxidation; green sulphur bacteria; conjugated dienes; lipid hydroperoxides; malondialdehyde

Вступ

Стрес, незалежно від його походження, ініціює процеси перекисного окиснення ліпідів (ПОЛ), що є основною причиною пошкодження клітинних мембран (Halliwell et al., 1989; Kolisnyk et al., 2009). За впливу стресових чинників, зокрема, солей важких металів, у клітинах мікро- та макроорганізмів активуються вільнорадикальні процеси, внаслідок чого змінюються фізіолого-біохімічні властивості та порушується структура мембран (Lushhak et al., 2006; Bobyliov et al., 2014; Brygadyrenko and Ivanyshyn, 2015; Segin and Hnatush, 2015; Tsvetkova et al., 2016). Активні форми кисню, що утворюються у процесах ПОЛ, виявляють цитотоксичну дію, впливають на регуляцію процесу поділу клітин та ліпідні компоненти біомембран (Dubinina, 2006). Основні продукти ПОЛ поділяють на первинні та вторинні. Первинні продукти ПОЛ, до яких належать дієнові кон'югати (ДК), утворюються у результаті окиснення поліненасичених вищих жирних кислот на стадії утворення вільних радикалів. Поява ДК свідчить про утворення вільних радикалів, а отже, і про вільнорадикальний механізм окиснення поліненасичених жирних кислот, та водночас слугує сигналом до утворення гідропероксидів (Marnett, 1999; Gueraud et al., 2010; Maslovs'ka and Hnatush, 2014; Segin and Hnatush, 2015).

Вторинні продукти вільнорадикального окиснення ліпідів утворюються у результаті деструкції гідроперекисів поліненасичених жирних кислот, продукуючи значну кількість малонового діальдегіду (МДА) та кетонів (Baraboj, 1989; Golovchak et al., 2012; Maslovs'ka and Hnatush, 2014). МДА – біфункціональний альдегід, здатний утворювати шиффові основи з аміногрупами білка, виступаючи як зшивальний агент. У результаті окиснення утворюються нерозчинні білок-ліпідні комплекси, що мають назву пігментів зношення або ліпофусцинів (Gueraud et al., 2010; Ryl's'kyj, 2010). Таким чином, вміст МДА – показник активності окиснювальних процесів, зумовлених кисневими радикалами.

Іони важких металів впливають на інтенсивність ПОЛ у *Desulfuromonas acetoxidans* (Papanikolaou and Pantopoulos, 2005; Maslovs'ka and Hnatush, 2014), проте відсутні відомості при вплив іонів Cu^{2+} на ПОЛ у клітинах зелених сіркобактерій. З огляду на те, що іони купруму найтоксичніші для бактерій роду *Chlorobium* (Kushkevych and Hnatush, 2010), визначено мету статті – з'ясувати вплив купрум (II) сульфату на інтенсивність процесів ПОЛ *Chlorobium limicola* ІМВ К-8 за вмістом первинних і вторинних продуктів перекисного окиснення ліпідів.

Матеріал і методи досліджень

Для досліджень використовували бактерії *Chlorobium limicola* ІМВ К-8, виділені та ідентифіковані на кафедрі мікробіології ЛНУ ім. Івана Франка. Штам задепонований і зберігається в Українській колекції мікроорганізмів Інституту мікробіології та вірусології імені Д.К. Заболотного НАН України.

Мікроорганізми вирощували за температури +28 °С у середовищі GSB такого складу (г/л): KH_2PO_4 – 0,3, NH_4Cl – 0,34, KCl – 0,34, $CaCl_2 \times 2H_2O$ – 0,15, $MgSO_4 \times 7H_2O$ – 0,5. Після автоклавування додавали (мл/л): 10% розчин $NaHCO_3$ – 15, 10% розчин натрій ацетату – 10, 10% розчин натрій пірувату – 10, 1 М розчин $Na_2S \times 9H_2O$ – 2,5, розчин вітаміну B_{12} (2 мг/мл) – 0,1, розчин мікроелементів – 1 (Gudz' et al., 2011). Культуру вирощували на світлі з довжиною хвилі 700–800 нм інтенсивністю 40 лк (Kushkevych and Hnatush, 2010). Для дослідження впливу купрум (II) сульфату на фізіолого-біохімічні властивості бактерій *Ch. limicola* ІМВ К-8 суспензію клітин бактерій з експоненціальної фази росту обробляли упродовж однієї години розчином солі металу у концентраціях 0,05–0,5 мМ. У зразки, що слугували контролем, купрум (II) сульфат не вносили. Біомасу у розведеній суспензії клітин визначали турбідиметрично за допомогою фотоелектроколориметра КФК-3 (Gudz' et al., 2014).

Після шести, семи та восьми діб культивування, біомасу осаджували центрифугуванням за 3 000 g упродовж однієї години. Клітини відмивали 50 мМ трис-HCl буфером (pH 7,0), ресуспендували в охолодженому 50 мМ трис-HCl буфері (pH 7,5) із додаванням 10^{-5} М етилендіамінтетраоцтової кислоти та 10^{-5} М фенілметилсульфонілфториду та використовували для отримання безклітинних екстрактів, які одержували руйнуванням клітин на ультразвуковому гомогенізаторі УЗДН-2Т за 22 кГц 5 хв і температури 0 °С. Уламки клітин відділяли центрифугуванням за 8 000 g і температури 4 °С упродовж 30 хв на центрифузі ЦР-2. Концентрацію білків у безклітинних екстрактах визначали методом Лоурі (Lowry et al., 1951).

Як маркери первинних продуктів ПОЛ визначали дієнові кон'югати та гідропероксиди ліпідів, вторинних продуктів – ТБК-активні продукти (ТБКАП). Для визначення вмісту дієнових кон'югатів до 0,2 мл безклітинного екстракту додавали 1,8 мл суміші н-гептану та ізопропропанолу у співвідношенні 1 : 1. Струшували та інкубували за кімнатної температури упродовж 30 хв. Після чого центрифугували за 1 500 g 10 хв. Супернатант відбирали у пробірки, до яких попередньо вносили 0,1 мл води. Суміш енергійно струшували. До гептанової фази (0,5 мл) додавали 2 мл етанолу та вимірювали абсорбцію за $\lambda = 233$ нм проти контролю, що містив 0,5 мл н-гептану та 2 мл етанолу. Концентрацію дієнових кон'югатів у зразку визначали, застосовуючи коефіцієнт молярної екстинції 28 000 $M^{-1} \cdot см^{-1}$ (Golovchak et al., 2012). Вміст гідропероксидів ліпідів визначали методом, що ґрунтується на осадженні протеїну трихлороцтовою кислотою з наступним внесенням у середовище амоній тіоціанату. Із цією метою до 0,2 мл безклітинного екстракту додавали 2,8 мл етанолу та 0,05 мл 50% розчину трихлороцтової кислоти та струшували упродовж 5 хв. Центрифугували за 2 500 g 5 хв. Відбирали 1,5 мл супернатанту і до нього додавали 1,2 мл етанолу, 0,02 мл концентрованої HCl, 0,03 мл 1% розчину солі Мора в 3% розчині HCl, струшували та через 30 с додавали 2 мл 20% розчину амоній тіоціанату. Абсорбцію вимірювали за $\lambda = 480$ нм. Вміст

гідропероксидів ліпідів визначали за різницею між дослідним зразком і контролем, у який замість безклітинного екстракту додавали відповідну кількість бідистильованої води. Концентрацію гідропероксидів ліпідів виражали в умовних одиницях на 1 г білка (умов. од./г білка) (Oleksjuk and Janovych, 2010). Концентрацію ТБК-активних продуктів у безклітинних екстрактах визначали за допомогою кольорової реакції малонового діальдегіду (МДА) з тіобарбітуровою кислотою (ТБК) за умов високої температури та кислого pH середовища, що спричиняє утворення триметинового комплексу, котрий містить одну молекулу МДА та дві молекули ТБК (Oleksjuk and Janovych, 2010). Для визначення вмісту ТБКАП до 0,4 мл безклітинного екстракту додавали 3 мл 10 мМ K-Na фосфатного буферу, приготовленого на 125 мМ KCl (pH = 7,4) та 0,5 мл 1 мМ $KMnO_4$. Для індукції ПОЛ двічі з інтервалом у 10 хв додавали 125 мкл 10 мМ $FeSO_4$. Реакцію зупиняли за допомогою трихлороцтової кислоти та центрифугували за 1 500 g 10 хв. До 2 мл супернатанту додавали 0,5 мл 1 н HCl, 1 мл 0,7 мМ ТБК та інкубували на водяній бані за температури +95…+100 °C протягом 20 хв. У контрольний зразок замість супернатанту додавали воду. Після швидкого охолодження додавали 3 мл бутанолу, суміш інтенсивно перемішували та центрифугували у попередньому режимі. Вимірювали екстинцію у верхньому бутаноловому шарі (λ = 532 нм), застосовуючи коефіцієнт молярного поглинання 156 000 M^{-1} $см^{-1}$ (Golovchak et al., 2012).

Статистичний аналіз отриманих даних проводили із застосуванням загальноприйнятих методів статистики. Усі дані представлені як середнє (M) ± стандартна похибка (SE). Критерій Стьюдента застосовували для аналізу різниці даних між групами. Різниця з величиною $P < 0,05$ вважалася достовірною.

Результати та їх обговорення

Для дослідження впливу купрум (II) сульфату на інтенсивність процесів перекисного окиснення ліпідів зелених сіркобактерій *C. limicola* IMB K-8 підібрано концентрації металу, які інгібують ріст мікроорганізмів на 70%. Досліджено вплив купрум (II) сульфату в концентраціях 0,05–0,50 мМ на ріст *C. limicola* IMB K-8 упродовж восьми діб культивування (рис. 1).

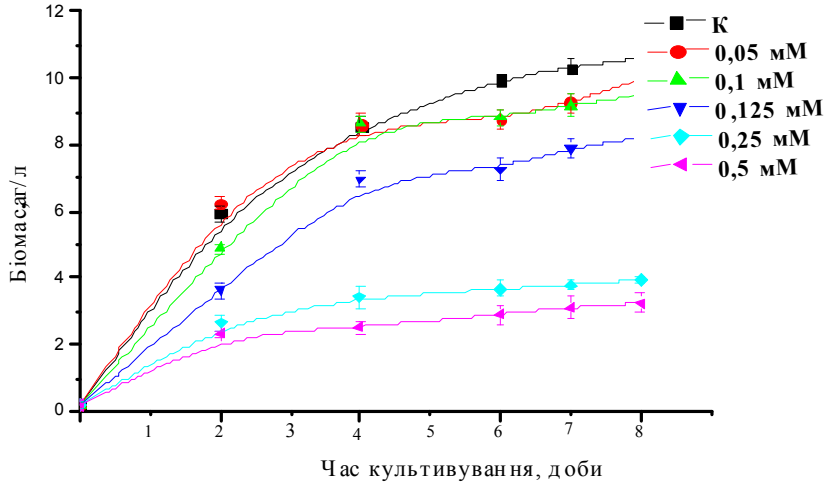


Рис. 1. Нагромадження біомаси бактеріями *C. limicola* IMB K-8 за впливу купрум (II) сульфату

Внесення купрум (II) сульфату в концентраціях 0,05–0,10 мМ не спричиняло інгібування росту культури. За додавання $CuSO_4$ в концентрації 0,125 мМ до середовища інкубації на сьому добу культивування нагромадження біомаси знижувалося на 27% порівняно з контролем. Зі збільшенням концентрації солі металу нагромадження біомаси бактерій знижувалося. Внесення 0,25 мМ купрум (II) сульфату спричиняло інгібування росту бактерій на 63%, а 0,50 мМ – на 70% на сьому добу культивування.

Наявність іонів купруму у середовищі культивування бактерій спричиняє нагромадження у клітинах токсичних продуктів ліпопероксидації: гідропероксидів ліпідів, дієнових кон'югатів.

Вміст дієнових кон'югатів у клітинах бактерій *C. limicola* IMB K-8, інкубованих у середовищі без купрум (II) сульфату змінювався, залежно від часу культивування (рис. 2). Найвищий вміст ДК спостерігали на шосту добу культивування. Зі збільшенням тривалості вирощування бактерій вміст дієнових кон'югатів у безклітинних екстрактах знижувався. Внесення солі металу в інкубаційне середовище зумовлювало зростання вмісту дієнових кон'югатів у безклітинних екстрактах фотосинтезувальних зелених бактерій, порівняно з контролем.

Максимальний вміст дієнових кон'югатів на шосту добу культивування спостерігали за внесення солі металу в концентраціях 0,125–0,25 мМ. За подальшого збільшення вмісту $CuSO_4$ до 0,5 мМ вміст досліджуваних сполук у безклітинних екстрактах знижувався. На сьому добу культивування вміст дієнових кон'югатів у клітинах *C. limicola* IMB K-8 за впливу 0,05–0,25 мМ купрум (II) сульфату залишався на рівні 0,42–0,50 мМоль/мг білка. Додавання 0,50 мМ солі металу зумовлювало зниження вмісту дієнових кон'югатів на сьому та восьму добу порівняно з умістом цих сполук у безклітинних екстрактах бактерій, вирощених за впливу 0,05–0,25 мМ солі металу. За внесення 0,10, 0,125 та 0,25 мМ купрум (II) сульфату в інкубаційне середовище на восьму добу культивування спостерігали зростання вмісту дієнових кон'югатів відповідно на 57, 50 та 25% порівняно з контролем.

Вміст гідропероксидів ліпідів у безклітинних екстрактах *C. limicola* IMB K-8, інкубованих у середовищі без купрум (II) сульфату, зменшувався зі збільшенням тривалості

культивування. Найвищий їх уміст спостерігали на шосту добу культивування. Внесення купрум (II) сульфату в інкубаційне середовище зумовлювало зростання вмісту гідропероксидів ліпідів порівняно з контролем (рис. 3). Вміст гідропероксидів ліпідів у безклітинних екстрактах бактерій збільшувався зі зростанням концентрації солі металу. Внесення купрум (II) сульфату в інкубаційне середовище у концентрації 0,50 мМ на шосту добу вирощування бактерій спричинило зростання вмісту гідропероксидів ліпідів удвічі порівняно з контролем.

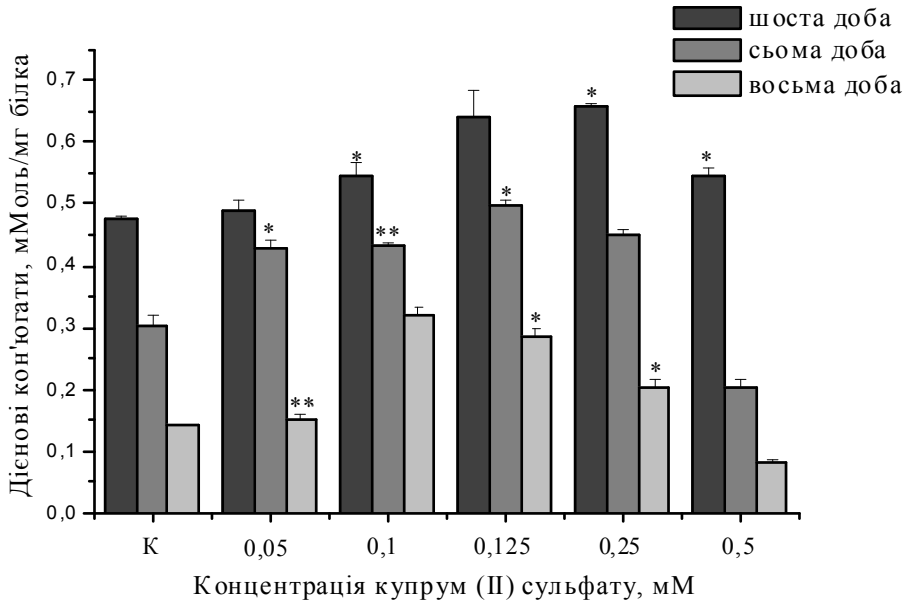


Рис. 2. Вміст дієнових кон'югатів у безклітинних екстрактах *C. limicola* ІМВ К-8 за впливу купрум (II) сульфату: * – P < 0,05, ** – P < 0,01 вірогідні зміни порівняно з контролем; n = 3

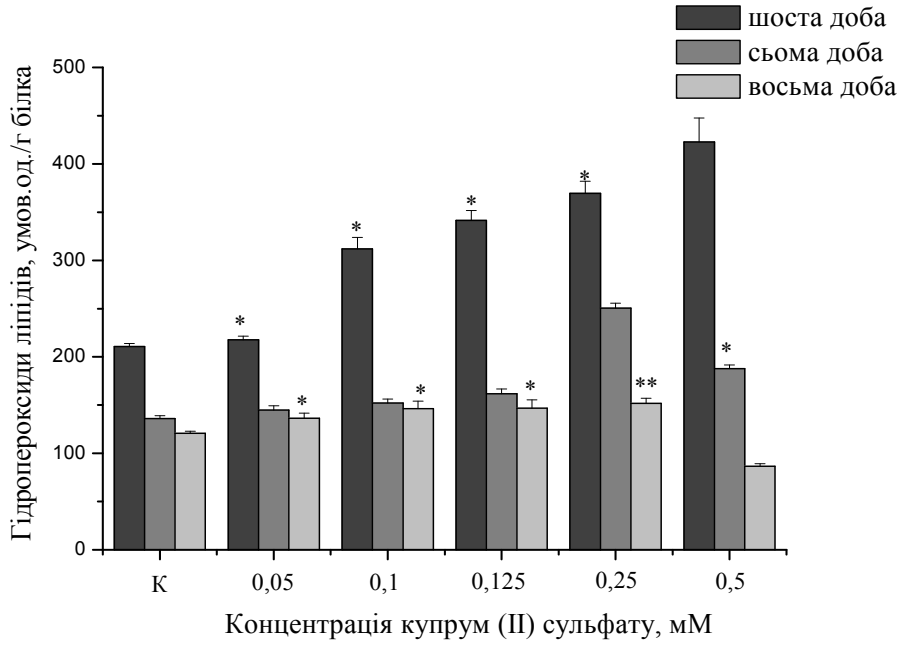


Рис. 3. Вміст гідропероксидів ліпідів у безклітинних екстрактах *C. limicola* ІМВ К-8 за впливу купрум (II) сульфату: * – P < 0,05, ** – P < 0,01 вірогідні зміни порівняно з контролем; n = 3

Вміст гідропероксидів ліпідів у клітинах бактерій на восьму добу культивування за впливу всіх досліджуваних концентрацій купрум (II) сульфату, окрім 0,50 мМ солі металу в інкубаційному середовищі, практично не змінювався. Отже, нагромадження у *C. limicola* ІМВ К-8 значних кількостей ДК і ГПЛ бактерій за впливу купрум (II) сульфату свідчить про вільнорадикальний механізм пошкодження ліпідів мембран. Вміст ТБК-активних продуктів у безклітинних екстрактах бактерій, інкубованих у середовищі без купрум (II) сульфату, зменшувався зі збільшенням тривалості культивування (рис. 4). Внесення $CuSO_4$ в інкубаційне середовище зумовлювало зростання вмісту ТБКАП порівняно з контрольним зразком.

Найвищий вміст ТБКАП спостерігали на восьму добу вирощування за дії солі металу концентрацією 0,125 мМ (488 мкМоль/мг білка), що більше в 4,2 раза за контрольний показник. За вищих концентрацій $CuSO_4$ вміст ТБКАП знижувався до 222 мкМоль/мг білка за концен-

трації 0,50 мМ відповідно. Згідно з даними літератури (Kompanec' and Ostapchenko, 2013), слід враховувати, що МДА, як і інші продукти ПОЛ, є високореактивним і може реагувати з амінами (наприклад, залишками лізину у складі білків) з утворенням основ Шиффа. Проте у біологічних зразках із високим вмістом білка вміст вільного МДА може бути низьким, тому що аддукти основ Шиффа не реагують із ТБК. Однак динаміка накопичення ТБКАП у бактерій *C. limicola* ІМВ К-8 за впливу купрум (II) сульфату різна. Можливо, це наслідок дії протилежно спрямованих про- та антиоксидантних процесів у клітинах бактерій, які віддзеркалюють адаптивні можливості клітини.

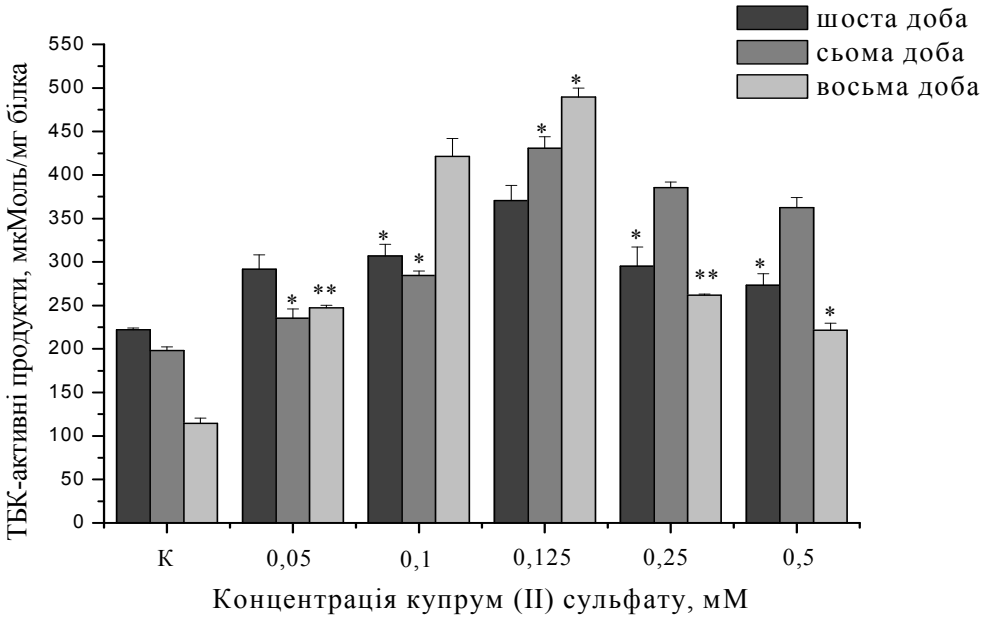


Рис. 4. Вміст ТБКАП у безклітинних екстрактах *C. limicola* ІМВ К-8 за впливу купрум сульфату:
* – P < 0,05, ** – P < 0,01 вірогідні зміни порівняно з контролем; n = 3

Активування процесів перекисного окиснення ліпідів, унаслідок чого накопичуються первинні та вторинні продукти ПОЛ, критичне для цілісності функціонування клітини та її компартментів, оскільки відбувається переважно в мембранах (Maslovs'ka and Hnatush, 2014). Продукти ліпопероксидації мембранотоксичні. Вони деформують мембрани клітин і можуть пошкоджувати транспортні системи (Golovchak et al., 2012), у результаті вони накопичують продукти, здатні інактивувати мембранні ферменти, порушувати білок-ліпідні взаємодії у мембранах, утворювати молекулярні зшивки, змінювати в'язкість ліпідної фракції (Kompanec' and Ostapchenko, 2013).

Висновки

У разі додавання купрум (II) сульфату в концентрації 0,05–0,50 мМ до інкубаційного середовища активується перекисне окиснення ліпідів у клітинах *C. limicola* ІМВ К-8. Підвищення вмісту гідропероксидів ліпідів, дієнових кон'югатів та ТБК-активних продуктів за впливу різних концентрацій купрум (II) сульфату свідчить про підвищення активності процесів ліпопероксидації та вільнорадикальний механізм пошкодження ліпідів.

Бібліографічні посилання

Baraboj, V.A., 1989. Rol' perekysnogo okyslenyja v mehanyzme stressa [The role of peroxide oxidation in stress mehanyzme]. Fyzyologycheskyj Zhurnal 35(5), 83–97 (in Russian).

Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyi, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).

Brygadyrenko, V., Ivanyshyn, V., 2015. Changes in the body mass of *Megaphyllum kievense* (Diplopoda, Julidae) and the granulometric composition of leaf litter subject to different concentrations of copper. Journal of Forest Science 61(9), 369–376.

Dubinina, E.E., 2006. Produkty metabolizma kisloroda v funkcional'noj aktivnosti kletok. Zhizn' i smert', sozidanie i razrushenie [Reactive oxygen species at functional activity of cells. Life and death, creation and destruction]. Medicinskaja Pressa, Sankt-Peterburg (in Russian).

Golovchak, N.P., Tarnavs'ka, A.V., Kocjumbas, G.I., Sanagurs'kyj, D.I., 2012. Procesy perekysnogo okysnennja lipidiv u zhyvyh organizmah [The process of lipid peroxidation in living organisms]. LNU, Lviv (in Ukrainian).

Gudz', S.P., Gorishnyj, M.B., Hnatush, S.O., 2011. Bakterial'nyj fotosyntez [Bacterial photosynthesis]. LNU, Lviv (in Ukrainian).

Gudz', S.P., Hnatush, S.O., Javors'ka, G.V., Bilins'ka, I.S., Borsukevych, B.M., 2014. Praktykum z mikrobiologii' [Practical microbiology]. LNU, Lviv (in Ukrainian).

Gueraud, F., Atalay, M., Bresgen, N., Cipak, A., Eckl, P.M., Huc, L., Jouanin, I., Siems, W., Uchida, K., 2010. Chemistry and biochemistry of lipid peroxidation products. Free Radic. Res. 44(10), 1098–1124.

Halliwell, B., Gutteridge, J.M., 1989. Free radicals in biology and medicine. Clarendon Press, Oxford.

Kolisnyk, M.I., Kolisnyk, G.K., Nidzjulka, J., Vlizlo, V.V., 2009. Aktyvni formy kysnju ta i'h rol' u metabolizmi klityn [Active oxygen fotms and their role in the metabolism of cells.]. Biologija Tvaryn 11, 59–70 (in Ukrainian).

Kompanec', I.V., Ostapchenko, L.I., 2013. Doslidzhennja membrannyh bilkiv ta lipidiv [Investigation of membrane proteins and lipids]. Kyi'v (in Ukrainian).

Kushkevych, I.V., Hnatush, S.O., 2010. Vplyv solej vazhkyh metaliv na rist i shvydkist' poglynannja klitynamy kysnju klitynamy zelenyh sirkobakterij *Chlorobium limicola* YA-2002 [Effect of heavy metal salts on growth and velocity of oxygen uptake by the cells of green sulfur bacteria *Chlorobium limicola* Ya-2002]. Biologichni Studii 4(2), 49–58 (in Ukrainian).

Lowry, O., Rosebrough, N., Farr, L., Randall, R., 1951. Protein measurement, with the Folin phenol reagent. J. Biol. Chem. 193, 265–275.

Lushhak, V.I., Bagnjukova, T.V., Luzhna, L.I., 2006. Pokaznyky oksydatyvnogo stresu. 2. Peroksydy lipidiv [Indicators of oxidative stress. 2. Peroxide lipids]. Ukrainian Biochemical Journal 78(6), 113–120 (in Ukrainian).

Marnett, L.J., 1999. Lipid peroxidation-DNA damage by malondialdehyde. Mutat. Res. 424(2), 83–95.

Maslovs'ka, O.D., Hnatush, S.O., 2014. Intensyvnist' procesiv perekysnogo okysnennja lipidiv i pokaznyky systemy antyoksydantnogo zahystu klityn *Desulfuromonas acetoxidans* IMB B-7384 [The intensity of lipid peroxidation and parameters of antioxidative defence system of *Desulfuromonas acetoxidans* IMV B-7384 under the influence of ferric (III) citrate]. Visn. Lviv Univ. Ser. Biol. 64, 270–278 (in Ukrainian).

Oleksjuk, N.P., Janovych, V.G., 2010. Aktyvnist' pro- i antyoksydantnyh system u pechinci prisnovodnyh ryb u rizni pory roku [The activity of pro- and antioxidant systems of liver of freshwater fish at different seasons]. Ukrainian Biochemical Journal 82(3), 41–48 (in Ukrainian).

Papanikolaou, G., Pantopoulos, K., 2005. Iron metabolism and toxicity. Toxicol. Appl. Pharmacol. 202(2), 199–211.

Ryl's'kyj, O.F., 2010. Utvorennja malonovogo dial'degidu pid dijeju vazhkyh metaliv jak indykatora rujnuvannja pigment-syntezuval'nyh membrannyh centriv bakterij [Formation of malonic dialdehyde under heavy metals influence as an indicator of destruction of pigment-synthesizing membranous centres of bacteria]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Med. 1(1), 103–106 (in Ukrainian).

Segin, T.B., Hnatush, S.O., 2015. Utvorennja pervynnyh produkiv perekysnogo okyslennja lipidiv u klitynah *Chlorobium limicola* IMV K-8 za vplyvu kuprum sul'fatu [The formation of primary products of lipid peroxidation in the cells of *Chlorobium limicola* IMV K-8 under the influence of copper sulfate]. Molod' i Postup Biologii'. Materialy XI Mizhnar. Nauk. Konf., L'viv, 371–373 (in Ukrainian).

Tsvetkova, N.M., Pakhomov, O.Y., Serdyuk, S.M., Yakyba, M.S., 2016. Biologichne riznomanittja Ukrajiny. Dnipropetrovs'ka oblast'. Grunty. Metaly u gruntah [Biological diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Soils. Metalls in the soils]. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 20.12.2015

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 78–86.

doi:10.15421/011609

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 631.4:634.9

Екогеографічні детермінанти екологічної ніші ваточника сирійського (*Asclepias syriaca*) на основі індексів знімків дистанційного зондування Землі

О.М. Кунах[1], О.С. Папка[2]

[1]*Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна*
[2]*Полтавська державна аграрна академія, Полтава, Україна*

Установлено закономірності варіювання значень вегетаційних індексів, одержаних за допомогою даних дистанційного зондування Землі залежно від геоморфологічних предикторів і розмірів сільськогосподарських полів експериментального полігону в межах Полтавської області. Визначено можливості застосування вегетаційних індексів як екогеографічних детермінантів екологічної ніші ваточника сирійського (*Asclepias syriaca* L.) та інших бур'янів. На основі знімків земної поверхні 23 березня та 27 серпня 2015 р. сенсором Operational Land Imager (OLI), установленим на супутнику Landsat 8, розраховано вегетаційні індекси (AC-Index, Hydrothermal Composite, NDTI, NDVI, VI, MNDW, LSWI, NBR, M15). Одержану інформацію піддано аналізу головних компонент, а встановлені головні компоненти інтерпретовано за допомогою регресійного аналізу, в якому як предиктори виступали геоморфологічні змінні. Тренди мінливості рослинного покриву, формалізовані у вигляді головних компонент, вдалося пояснити за допомогою індексів, які кількісно характеризують особливості рельєфу. Різні аспекти варіювання рослинного покриву характеризуються специфікою впливу рельєфних чинників. Важливим аспектом варіювання рослинного покриву агроекосистем є мінливість у межах поля. Ступінь варіювання умов пропорційна розмірам поля. Більші поля займають плакорні позиції. У свою чергу, в межах малих полів джерело варіювання – зміни екологічних умов, що виникають внаслідок нерівностей рельєфу, які набувають більшого значення при наближенні до балок та ярів. Установлено аспекти варіювання рослинного покриву, що за своєю природою можуть виступати як провайдери розвитку бур'янів у межах агроценозів. Безпосередній ідентифікації угруповання бур'янів на космічних знімках Landsat не підлягають, але можуть бути встановлені комплексні зміни у ландшафтному покриві, які виступають як маркери процесів, пов'язаних із розвитком бур'янистої рослинності. Процедура подальшого дешифрування космічних знімків із метою ідентифікації бур'янів потребує залучення даних польових досліджень.

Ключові слова: вегетаційні індекси; NDVI; аналіз головних компонент; цифрова модель рельєфу

Ecogeographical determinants of the ecological niche of the common milkweed (*Asclepias syriaca*) on the basis of indices of remote sensing of land images

O.M. Kunah[1], O.S. Papka[2]

[1]*Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine*
[2]*Poltava State Agrarian Academy, Poltava, Ukraine*

The patterns of variation in vegetative indices received by means of data of remote land sensing are described as being dependant on geomorphological predictors and the sizes of agricultural fields in an experimental polygon within Poltava region. The possibilities of application of vegetative indices have been explored through ecogeographical determinants of the ecological niche of the common milkweed (*Asclepias syriaca* L.) and other weeds. On the basis of images of the land surface taken on 23 March and 27 August 2015 by the sensor

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

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

control Operational Land Imager (OLI), installed on the satellite Landsat 8, vegetative indices have been calculated (AC-Index – aerosol/coastal index, Hydrothermal Composite, NDTI – Normalized Difference Tillage Index, NDVI – Normalized Difference Vegetation Index, VI – Vegetation Index, MNDW – Modified Normalized Difference Water Index, LSWI – Land Surface Water Index, NBR – Normalized Burn Ratio, M15). The data obtained have been subjected to principal component analysis and the revealed principal components have been interpreted with the help of regression analysis, in which geomorphological variables have been applied as predictors. It was possible to explain the trends of variability of the vegetative cover, formalized in the form of the principal component, by means of indices which quantitatively characterise features of relief. The various aspects of variation of vegetative cover have been shown to be characterised by the specificity of the influence of relief factors. A prominent aspect of the variation of the vegetative cover of agroecosystems is variability within a field. The degree of a variation of conditions is proportional to the size of a field. Large fields occupy level plain positions. In turn, within small fields sources of variation are changes in ecological conditions which arise owing to unevenness of relief, which increases in proximity to gullies and ravines. We have identified the aspects of the variation of vegetative cover which by their nature can be considered as contributers to the growth of weeds in agroceonoses. Satellite imaging by Landsat does not allow direct identification of concentrations of weeds, but it can reveal complex changes in the landscape cover, which act as markers of the processes connected with development of weed vegetation. The procedure of further decoding of satellite images for the purpose of identification of weeds requires greater attention in this field of research.

Keywords: vegetative indices; NDVI; principal component analysis; digital model of relief

Вступ

Серед великого різноманіття видів бур'янів найвищий негативний вплив на посіви культурних рослин проявляють багаторічні бур'яни. Крім аборигенних видів потенційне місце серед багаторічників посідає адвентивний вид – ваточник сирійський (*Asclepias syriaca* L.) (Remenyuk, 2013). Ваточник сирійський характеризується здатністю займати порушені місцеперебування, збільшує своє поширення внаслідок перетворення лук і лісів на сільськогосподарські землі у центральній та північно-східній частині США та Південній Канаді (Malcolm, 1989; Brower, 1995). У праці Paukova et al. (2014) проведено картографування просторового розміщення осередків ваточника звичайного. Цей вид переважно зустрічається у закинутих виноградниках і постійних лучних угрупованнях. Установлено проникнення ваточника сирійського у місцеперебування *Triticum aestivum* та *Helianthus annuus*. Часто вид зустрічається у вигляді тонких і подовжених стрічок уздовж доріг. Деякі осередки ваточника сирійського розташовані у зонах значної ерозії та трансформації первинного рослинного покриву. Також вказується на поширення ваточника сирійського уздовж автомобільних доріг і залізниць, а також на звалищах (Valachovič, 1987, 1988). Ваточник трапляється на полях із соєю, кукурудзою, пшеницею, вівсом (Cramer and Burnside, 1982; Hartzler and Buhler, 2000). В Угорщині ваточник – на закинутих сільськогосподарських угіддях (Sarkany et al., 2008; Csontos et al., 2009).

Сучасні сільськогосподарські ландшафти сформовані за впливу системи виробництва, спрямованої на максимізацію врожаю та економічної ефективності (Robertson and Swinton, 2005; Swinton et al., 2006; Moskalets, 2015). Як частина підходу до біологічного контролю шкідників і бур'янів, менеджмент місцеперебувань має на меті збільшити таку екосистемну функцію, як регуляція шкідників завдяки посиленню впливу природних ворогів через маніпулювання рослинними ресурсами в межах ландшафту (Bugg and Pickett, 1998). Звичайно, це виконується за допомогою відбору рослин, які забезпечують лімітуючі ресурси (такі як пилок, нектар, додаткові сховища або притулки) та формування серед сільськогосподарських угідь осередків із цих рослин або рослинних угруповань з їх участю (Landis et al., 2000). На противагу іншим типам менеджменту шкідників, менеджмент місцеперебувань – унікальний для прямого забезпечення або створення умов для інших екосистемних сервісів. Це включає естетичні аспекти, збереження біорізноманіття, очищення стічних вод, стримування бур'янів, стимулювання контролювальної функції угруповань безхребетних (Fiedler et al., 2008; Kulbachko et al., 2011; Brygadyrenko, 2015).

Економічна значимість бур'янів через їх вплив на продуктивність сільськогосподарського виробництва потребує точної оцінки місцезнаходження у просторі та швидкості поширення бур'янів у часі (Campbell, 1991). Проведення робіт із вивчення засміченості, ботанічного обстеження, картування полів дозволяє раціонально використовувати асортимент препаратів відповідно до характеру засміченості полів і тим самим оптимізувати строки внесення гербіцидів, норми їх витрат, мінімізувати забруднення навколишнього середовища (Saskevych, 2008; Remenyuk, 2013).

Моніторингові програми оцінки стану бур'янів потребують значного часу та є дуже витратними (Pitt and Miller, 1988; Auld, 1995). Висока вартість спостережень не сприяє повторюваності для визначення змін інвазії в часі. Труднощі у точній ідентифікації місць спалахів інвазій можливі без використання системи глобального позиціонування (Global Positioning Systems – GPS) (Lass and Callihan, 1993). Стрімкий розвиток технологій обробки просторово-координованих даних із концептуально нових позицій дозволив підійти до вирішення актуальних теоретичних проблем агроекології та виконання практичних завдань сільськогосподарського виробництва (Konovalova et al., 2010; Demydov et al., 2013; Zhukov et al., 2013, 2015; Zhukov, 2015; Dychenko et al., 2015). Дані дистанційного зондування Землі звичайно застосовуються для картографування широких класів рослинності або типів земель, або загалом типів сільськогосподарських земель чи пасовищ. Картографування окремих видів рослин здійснити важко, оскільки рослини рідко мають унікальні та незмінні спектральні характеристики (Fitzpatrick et al., 1990; Price, 1994). Навіть якщо бур'ян має спектральні характеристики, які сильно відрізняються від інших рослин, зміни можуть відбуватися залежно від родючості ґрунту, кількості поживних речовин або вологи, впливу захворювань або тварин та застосування гербіцидів. Все це значно ускладнює застосування даних дистанційного зондування, особливо для картографування інвазій на значних територіях. Але відмінності у розмірах рослин, швидкості росту, швидкості настання

зрілості, структури та забарвлення у певні періоди часу можуть сприяти дискримінації. Наприклад, багато спектральних особливостей виникають, коли рослини, які викликають інтерес, квітнуть (Lass et al., 1996). Найважливіший аспект у вивченні за допомогою дистанційного зондування бур'янів – це ідентифікація ключових стадій росту бур'янів для визначення того моменту, коли вони найкращим чином можуть бути диференційовані від інших рослин (Everitt et al., 1992; Gardiner et al., 1998). Тенденція серед багатьох бур'янів зростати в окремих осередках із декількома рослинами може спричинити дискримінацію (Cardina et al., 1997; Rew et al., 1997).

Дистанційне зондування дає приклади успішного картографування деяких бур'янів. Аерофотографію застосовано у багатьох дослідженнях переважно для ідентифікації бур'янів із квітами, які можна чітко розрізнити (наприклад, арктотека *Arctotheca calendula*) (Arnold et al., 1985). Багатоспектральна аерофотографія застосована для картографування значного діапазону бур'янів на сільгоспугіддях (Brown et al., 1994) і на пасовищах. Такі знімки швидко можуть бути опрацьовані та стати основою для локального застосування хімічних засобів контролю відповідно, що дає їх економію (Everitt et al., 1995, 1996; Lass et al., 1996).

Значно менше прикладів картографування бур'янів на регіональному рівні за допомогою супутникових даних. Видатний зразок – картографування помірних і значних інвазій орляка звичайного у межах Шотландії за допомогою знімків мультиспектрального сканера Landsat (Landsat Multispectral Scanner – MSS) у поєднанні з аналізом топографічних даних та даних про властивості ґрунтів. Багато успішних результатів одержано на регіональному рівні під час картографування лісових бур'янів (Everitt et al., 1996; Gardiner et al., 1998).

Головне обмеження сучасних систем дистанційного зондування полягає у розрізненні світла та розсіюванні інвазії бур'янів. Найбільший пріоритет – установлення нових територій, на які поширюється інвазія бур'янів (Moody and Mack, 1988). У багатьох дослідженнях лімітом виявлення бур'янів було проективне покриття 20–30%, навіть коли застосовано аеросенсори з метровою та субметровою роздільною здатністю. Але цей ліміт варіює залежно від виду бур'яну та типу сенсора. Така проблема виникає найчастіше, коли розмір осередків бур'янів співрозмірний із розміром пікселя (Lass et al., 1996; Lass and Callihan, 1997). Це обмеження може бути частково вирішене завдяки картографуванню найвірогідніших місць інвазії або тих типів рослинного покриву або асоціацій, у які найвірогідніше можуть проникнути бур'яни (Dewey et al., 1991; Peters et al., 1992).

Дані дистанційного зондування Землі окремо ніколи не зможуть дати необхідної точності у картографуванні просторового розміщення бур'янів. Додаткові відомості від традиційного збирання інформації, кліматичні, топографічні, гідрографічні та ґрунтові особливості повинні бути поєднані з даними дистанційного зондування для одержання найкращих результатів (Pitt and Miller, 1988; Fitzpatrick et al., 1990).

Мета наших досліджень – встановити закономірності варіювання значень вегетаційних індексів, одержаних за допомогою дистанційного зондування Землі, залежно від геоморфологічних предикторів і розмірів сільськогосподарських полів, визначити можливості застосування вегетаційних індексів як екогеографічних детермінантів екологічної ніші ваточника сирійського (*Asclepias syriaca* L.) та інших бур'янів.

Матеріал і методи досліджень

Розвиток багатоканальної космічної зйомки та технологій побудови тривимірних моделей рельєфу створює нові можливості для дослідження зв'язків видів з умовами середовища та оцінювання якості місцеперебувань (Puzachenko et al., 2006; Zhukov et al., 2011; Demydov et al., 2013). У нашій роботі використано матеріали з набору інструментів Operational Land Imager (OLI), установленого на супутнику Landsat 8 (Geological Survey (U.S.), and EROS Data Center 1900 EarthExplorer [Reston, Va.]: U.S. Dept. of the Interior, U.S. Geological Survey, www.purl.access.gpo.gov/GPO/LPS82497). Знімки земної поверхні проведені в рік обліку ваточника сирійського – 23 березня та 27 серпня 2015 року.

Мультиспектральні сканери супутників Landsat 8 дозволяють оцінити величину відбитої радіації у смузі довжин хвиль 0,433–1,390 мкм із просторовою роздільною здатністю 30 × 30 м на місцевості (знімальні канали 1–7, 9) і панхроматичним каналом із роздільною здатністю 15 × 15 м (знімальний канал 8), охоплюючи в такий спосіб більшу частину спектра сонячної радіації. Зйомка здійснюється в дев'яти спектральних діапазонах (каналах) (умовні позначки – B1–B9), що відповідають основним вікнам прозорості атмосфери. Це забезпечує оптимальне відображення енергетичних характеристик для хвиль, довжина яких відповідає максимальному сприйняттю діяльною поверхнею. Поряд із прямим призначенням каналів Landsat властивості середовища селективно відбиваються через їх співвідношення (індекси) (Demydov et al., 2013). Множина індексів систематизована у вигляді такої типології (табл.).

Карту дослідженої території, місця розташування осередків ваточника сирійського та межі полів наведено на рисунку 1. За векторним шаром, який містить інформацію про розташування сільськогосподарських полів, установлено їх площу, яку для аналізу логарифмовано (Log_Area). Як геоморфологічні предиктори обрано перелік показників (Kunakh and Papka, 2016): DEM (висота рельєфу над рівнем моря), TWI (топографічний індекс вологості), ФАР (фотосинтетично активна радіація), LS (фактор ерозії), TPI (індекс топографічного положення).

Для створення цифрової моделі рельєфу інформацію одержано з ресурсу EarthExplorer (www.earthexplorer.usgs.gov). За основу взято інформаційний продукт SRTM 1 Arc-Second Global. Продукт SRTM (Топографічна радарна місія шатлів – Shuttle Radar Topography Mission) надає інформацію про висоту поверхні Землі із заповненими пустотами з роздільною здатністю 1 арксекунда (близько 30 м). Просторові дані оброблено за допомогою програми ArcGis 10.0. Похідні від цифрової моделі рельєфу одержано за допомогою програми SAGA 2.2.2 (www.saga-gis.org). Статистичні розрахунки проведено у програмі Statistica 7.0.

Таблиця

Типологія індексів Landsat 8 OLI* (Operational Land Imager) and TIRS (Thermal Infrared Sensor)

Канал	Канал 2 (B2)	Канал 3 (B3)	Канал 4 (B4)	Канал 5 (B5)	Канал 6 (B6)	Канал 7 (B7)
Канал 1 (B1)	AC-Index	–	–	–	–	–
Канал 2 (B2)	–	–	Hydr	–	M15	–
Канал 3 (B3)	–	–	Xanto-phil	Green NDVI	MNDW	–
Канал 4 (B4)	–	–	–	NDVI	–	–
Канал 5 (B5)	–	Chlorophill a		–	LSWI	NBR
Канал 6 (B6)	–	–	–	–	–	STI, VI, NDTI

Примітки: умовні скорочення індексів – див. у тексті.

1. Індекс аерозолів-узбережжя (aerosol/coastal) (AC-Index): (B1 – B2)/(B1 + B2). Індекс названий по імені каналу B1 – канал узбережжя та аерозолів. Цей канал чутливий до концентрації аерозолів в атмосфері. Інша важлива властивість цього каналу – можливість інспекції мілководних прибережних і внутрішніх вод для оцінювання опадів, органічної речовини, коралових рифів, планктону, що містить хлорофіл. Поряд із зазначеними можливостями, цей індекс може застосовуватися для оцінювання щільності деяких типів рослинності, тому що багато рослин мають епікутикулярні воскові покриви, які відбивають шкідливі ультрафіолетові промені (www.surfaceheat.sites.yale.edu/sites/default/files/Coastal%20Aerosol%20Band_1.pdf). У зв'язку з тим, що серед супутників Landsat такий канал з'явився вперше, фактичних даних щодо застосування цього індексу дуже мало.
2. Гідротермальний композит (Hydrothermal Composite), індекс окислів заліза (Iron Oxide) (Hydr): B4/B2.
3. Глинисті мінерали (Clay Minerals) (Clay), а також простий індекс ріллі (Simple tillage index – STI): B6/B7. Через наступне перетворення може бути отриманий нормалізований диференціальний індекс ріллі (Normalized Difference Tillage Index – NDTI) (Van Deventer et al., 1997).
4. Нормалізований різницевий індекс рослинності (Normalized Difference Vegetation Index – NDVI): (B5 – B4)/(B5 + B4). Індекс рослинності ураховує варіювання біомаси та особливості типів рослинності (Vegetation Index – VI): (B6 – B7)/(B7 + B6).
5. Модифікований нормалізований різницевий водний індекс – чутливий до вмісту води у зеленій біомасі (Modified Normalized Difference Water index – MNDW): (B3 – B6)/(B3 + B6).
6. Індекс вологості поверхні Землі (Land Surface Water Index, Normalized Difference Infrared Index – LSWI): (B5 – B6)/(B5 + B6).
7. Нормалізоване відношення пожеж (Normalized Burn Ratio – NBR): (B5 – B7)/(B5 + B7).
8. Індекс M15 чутливий до технології обробки ґрунту, він може розглядатися як один із варіантів індексів ріллі (Van Deventer et al., 1997): (B2 – B6)/(B2 + B6).

Результати та їх обговорення

Вегетаційні індекси, одержані на основі знімків поверхні Землі із супутника Landsat, віддзеркалюють різні особливості рослинного покриву. Оскільки вони всі або чутливі безпосередньо до вмісту хлорофілу у рослинах, або до інших особливостей рослинного покриву, їх значення певної мірою скорельовані між собою.

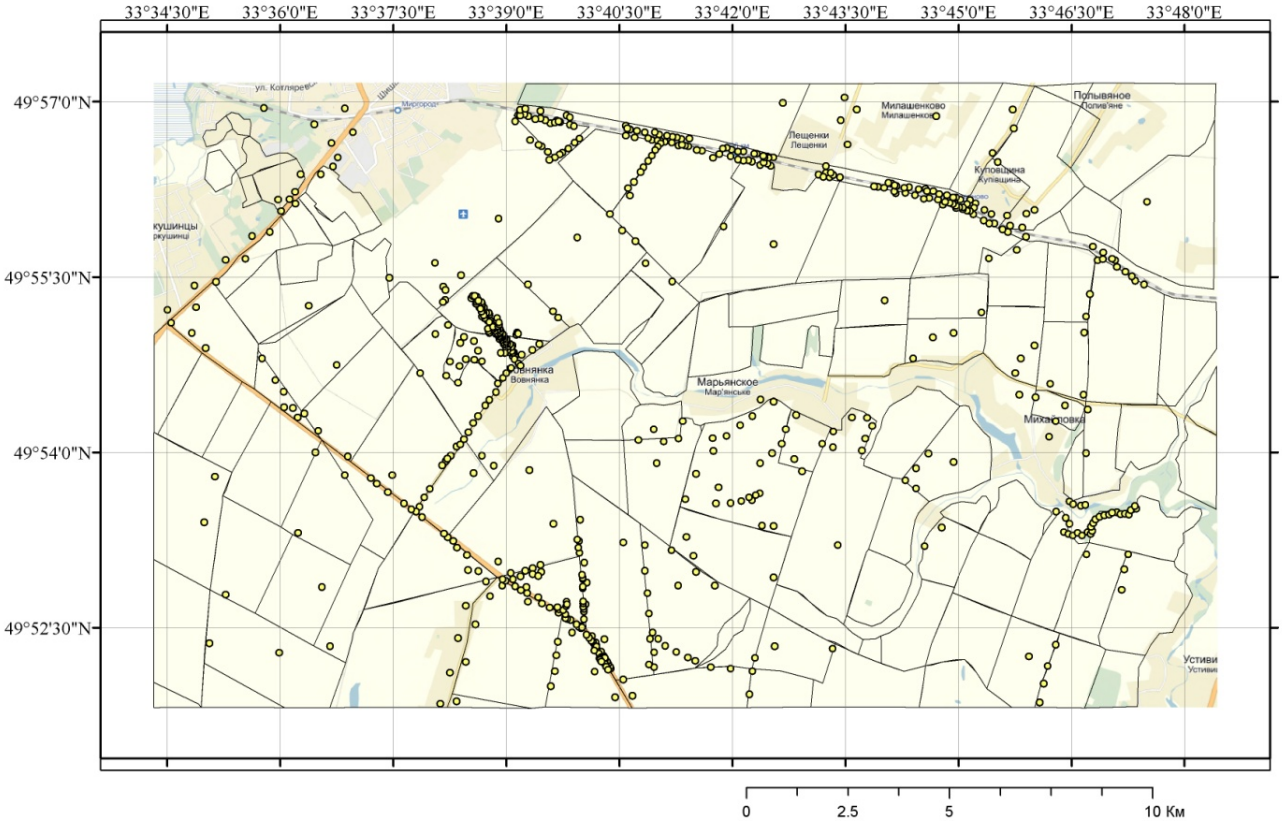


Рис. 1. Карта дослідженої території: точками позначено місця трапляння осередків ваточника сирійського, полігонами відмічено межі сільськогосподарських полів

Для виокремлення незалежних інформаційно адитивних трендів мінливості індексів проведено аналіз головних компонент мінливості індексів Landsat у межах сільськогосподарських полів. Поряд з індексами проаналізовано піддані дані про діапазон мінливості індексів у межах окремого поля. Для аналізу сформовано матрицю, що містила 115 рядків, які відповідали сільськогосподарським полям, та 44 стовпчики: 11 індексів за дві дати (23 березня та 27 серпня 2015 р.) та відповідні дані про діапазон варіювання індексів у межах поля.

У результаті аналізу виділено 44 ортогональні головні компоненти. Ортогональність – умова інформаційної незалежності. Кожна головна компонента несе додаткову інформацію, яку не містять інші головні компоненти.

Інформаційну цінність кожної головної компоненти характеризує відповідне власне число, за значенням якого головні компоненти можуть бути ранжовані від найважливішого до останнього за ступенем важливості описання варіювання хмари даних (Kim and Myuler, 1989). Власне число – добуток варіації, яка віддзеркалюється даною головною компонентою до загальної варіації, поділеної на кількість змінних. Тобто власне число вказує на інформаційну перевагу головної компоненти над середньою інформаційною цінністю похідних змінних. Відповідно до такої властивості, для подальшого розгляду слід залишити тільки ті головні компоненти, власні числа яких перевищують одиницю. Проведені розрахунки свідчать, що сім головних компонент характеризуються власними числами, що перевищують одиницю (рис. 2). Ці головні компоненти разом описують 89,3% варіабельності простору ознак.

Головна компонента 1 описує 30,1% загальної варіації ознак. Цю компоненту можна інтерпретувати за значенням коефіцієнтів кореляції з маніфестними змінними (табл. 2). Найвищими за модулем коефіцієнтами кореляції характеризуються показники ступеня мінливості індексів у межах поля. Таким чином, головну компоненту 1 можна визначити як міру варіабельності індексів у межах окремого поля. Загальна лінійна модель дозволила встановити, що геоморфологічні предиктори та площа поля описують 16,0% варіабельності головної компоненти 1 (табл. 3). Статистично вірогідними предикторами є площа поля (стандартизований регресійний коефіцієнт –0,31 ± 0,10) та висота рельєфу (стандартизований регресійний коефіцієнт 0,38 ± 0,10). Найбільшою варіабельністю індексів Landsat у межах сільськогосподарських полів, що відображається значеннями головної компоненти 1, характеризуються більші за розміром поля, а також розташовані ближче до депресій рельєфу (балок або ярів).

Головна компонента 2 описує 21,1% загальної дисперсії та характеризується найвищими модулями кореляції таких індексів як greenNDVI, LSWI, MI, NBR та багато інших (табл. 2). Слід зазначити, що особливість цієї головної компоненти – протилежна динаміка значень індексів навесні та влітку. Головна компонента 2 найчутливіша до сезонної компоненти мінливості рослинного покриву. Геоморфологічні змінні та площа полів визначають 30,0% мінливості головної компоненти 2 (табл. 3). Статистично вірогідними предикторами у рамках загальної лінійної моделі є площа поля, висота рельєфу та індекс топографічних передумов ерозії (LS-фактор). Найвірогідніше, що головну компоненту 2 змістовно можна інтерпретувати як якісні розбіжності у рослинному покриві, зумовлені вирощуванням ярих або озимих культур. Тоді зрозумілим стає протиставлення рівнів індексів навесні та влітку в межах одного поля. Навесні поля, на яких висіяні озимі культури, характеризуються підвищеними значеннями вегетаційних індексів. До кінця літа вже відбуваються жнива цих культур, тому у серпні вегетаційні індекси на цих полях будуть порівняно меншими. Багато з ярих культур наприкінці літа залишаються ще не зібраними, цим зумовлені зворотні розбіжності: навесні ярі культури ще не посходили, тому вегетаційні індекси малі за значенням, а наприкінці літа ці поля характеризуються досить високими значеннями вегетаційних індексів.

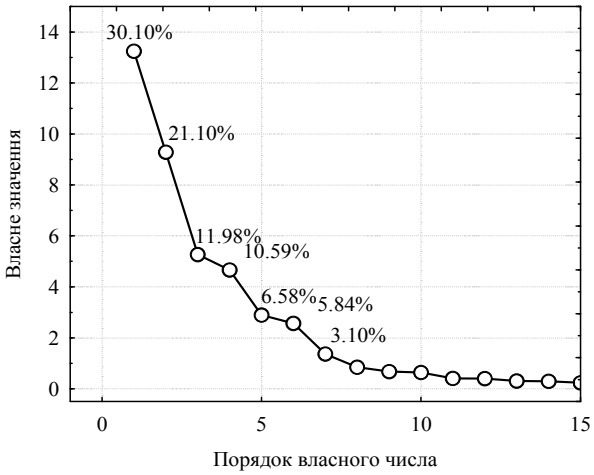


Рис. 2. Ранжування головних компонент за власними значеннями: наведено перші 15 власних чисел; вказано частку варіабельності, яка описується відповідною головною компонентою

Головна компонента 3 описує 11,9% загальної дисперсії (табл. 2). Вона характеризується високими рівнями кореляції з такими показниками як гідротермальний композит, індекс AC, MNDW, NDB3B2 (залежить від активності ксантофілу). Переважна більшість індексів, чутливих до цієї компоненти, змінюється у весняний період. Для розуміння природи цієї компоненти важливі геоморфологічні предиктори. Вони та площа полів у рамках загальної лінійної моделі пояснюють 20,0% мінливості головної компоненти 3. Статистично вірогідними предикторами є площа поля, топографічний індекс вологості, кількість фотосинтетично активної радіації, індекс топографічної позиції (табл. 3). Сукупність цих показників дозволяє інтерпретувати головну компоненту 3 як раньовесняні розбіжності у динаміці зростання рослин, зумовлені особливостями рельєфу.

Очевидно, що особливістю весняного етапу вегетації є збіг достатнього рівня зволоженості ґрунту, який виникає як наслідок танення снігу та умов теплозабезпечення. Саме остання обставина, яка регулюється рельєфними особливостями, виступає як чинник, що впливає на швидкість зростання рослин на локальному рівні. Також як особливості слід відзначити помірні за модулем коефіцієнти кореляції головної компоненти 3 із показниками діапазону мінливості індексів у межах поля. Причому ці коефіцієнти вірогідні для даних, отриманих

улітку. Таким чином, варіабельність рослинного покриву, зумовлена чутливістю до рельєфних особливостей тільки навесні, має своїм наслідком підвищення варіабельності рослинного покриву наприкінці літа, хоч у цей період чутливості до особливостей рельєфу в такому контексті вже не спостерігається.

Головна компонента 4 описує 10,6% загальної дисперсії простору ознак. Статистично вірогідними коефіцієнтами із цією компонентою характеризуються показники варіабельності значень індексів у межах поля. При цьому весняні та літні показники характеризуються протилежними значеннями. З індексів найчутливішим як навесні, так і влітку є NDB3B2, який відображає активність ксантофілу (табл. 2). Геоморфологічні предиктори здатні пояснити 14,0% мінливості головної компоненти 4 (табл. 3). Статистично вірогідним предиктором є LS-фактор, який відображає потенційні можливості розвитку ерозійних процесів. Сукупність ознак, які описують головну компоненту 4, дозволяє не виключати можливість розглядати цю компоненту як пов'язану з розвитком бур'янистої рослинності. Наявність бур'янів пояснює мінливість вегетаційних індексів у межах поля. Високий рівень індексу NDB3B2 може віддзеркалювати особливості фенології бур'янів, які відрізняються від динаміки розвитку культурних рослин, що може відбиватися на спектральних особливостях полів залежно від рівня розвитку бур'янів. Також активність ерозійних процесів слід розглядати як фактор дестабілізації рівномірності перебігу екологічних процесів, що є приводом для проникнення у межі сільськогосподарського поля екологічно активніших в умовах нестабільного середовища шкідливих видів рослин. Але наявних даних недостатньо для перевірки гіпотези про зв'язок головної компоненти 4 з бур'янистою рослинністю. Ця гіпотеза може бути перевірена співставленням результатів польових досліджень просторового розподілу бур'янів, переважно ваточника сирійського, з результатами дистанційного зондування поверхні Землі. Очевидно, що неможливо безпосередньо ідентифікувати рослини бур'янів, аналізуючи дані дистанційного зондування Землі з відповідними рівнями роздільної здатності. Індикаторне значення для ідентифікації можуть мати ландшафтно-екологічні передумови розвитку бур'янів, які власне можуть бути встановлені за допомогою дистанційного зондування. Поряд із передумовами індикаторне значення мають ті трансформаційні процеси у структурі рослинного покриву культурних біогеоценозів, які індуковані бур'янами. Крім відображення на космічних знімках, результати цієї трансформації впливають на загальний рівень функціонування агроекосистеми, що має своє вираження у рівні врожайності сільськогосподарських культур.

Таблиця 2

Кореляція головних компонент та індексів Landsat (наведено статистично вірогідні коефіцієнти за P < 0,05)

Індекси	Головні компоненти													
	PC 1		PC 2		PC 3		PC 4		PC 5		PC 6		PC 7	
	середнє	діапазон	середнє	діапазон	середнє	діапазон	середнє	діапазон	середнє	діапазон	середнє	діапазон	середнє	діапазон
23 березня 2015 р.														
ac_index	–	–0,36	–	0,30	0,81	–0,43	0,47	–	–	–0,44	–	–0,23	–	0,33
chlor_a	–0,61	–0,87	–0,48	–	–0,44	–	–	0,29	0,41	–	–	–	–	–0,27
gr_ndvi	–0,55	–0,83	–0,47	0,28	–0,55	–	–	0,33	0,36	–	–	–	–	–0,23
hydro	–	–0,55	–	0,44	–0,80	–0,24	–0,56	–	–	–0,50	–	–0,22	–	0,24
lswi	–0,78	–0,75	–0,21	0,29	–	–	0,38	0,28	0,21	–	–	–	0,35	–0,31
mi	–0,58	–0,85	–0,42	0,23	–0,58	–	–	0,32	0,35	–	–	–	–	–0,23
mndw	–0,37	–0,53	0,22	0,40	0,44	–	0,52	0,28	–	–0,42	–	–0,21	0,47	–
nbr	–0,79	–0,75	–0,22	0,35	–0,20	–	0,30	0,24	0,22	–	–	–	0,33	–0,34
ndb4b3	–0,26	–0,73	–0,23	0,38	0,63	–0,21	0,62	–	0,19	–0,36	–	–	–	–
ndti	–0,74	–0,52	–0,22	0,41	–0,44	–	–	–	0,22	–	–	–0,19	0,23	–
NDVI	–0,60	–0,88	–0,52	–	–0,39	–	–	0,28	0,40	–	–	–	–	–0,26
27 серпня 2015 р.														
ac_index	–	–0,31	0,20	0,26	–0,20	–	0,20	–0,36	–0,43	0,39	0,71	–0,50	–	–
chlor_a	0,32	–0,44	0,82	0,58	–0,25	0,30	0,21	–0,37	0,25	–	–	0,35	–	–
gr_ndvi	0,36	–0,61	0,82	0,37	–0,22	0,39	0,19	–0,45	0,30	–	–	0,31	–	–
hydro	–	–	–	0,42	0,21	–	–	–0,31	0,40	0,33	–0,78	–0,52	–	–
lswi	0,40	–0,57	0,82	0,35	–0,22	0,40	0,23	–0,52	0,23	–	–	–	–	–
mi	0,35	–0,42	0,82	0,62	–0,22	0,31	–	–0,39	0,32	–	–	0,24	–	–
mndw	0,43	–0,23	0,71	0,42	–0,20	0,20	0,27	–0,38	–	–	–	–	–	–0,28
nbr	0,43	–0,63	0,82	0,25	–0,20	0,39	0,22	–0,52	0,23	–	–	–	–	–
ndb4b3	–0,26	–0,73	–0,23	0,38	0,63	–0,21	0,62	–	0,19	–0,36	–	–	–	–
ndti	0,47	–0,66	0,77	–	–	0,30	0,20	–0,41	0,20	–	–	–	–	–
NDVI	0,35	–0,61	0,82	0,39	–0,27	0,37	0,23	–0,44	0,20	–	–	0,31	–	–

Головна компонента 5 описує 6,6% варіабельності сукупності ознак. Найважливіша особливість цієї компоненти – те, що майже всі вегетаційні індекси характеризуються статистично вірогідними коефіцієнтами кореляції одного знаку (табл. 2). Але найбільшими кореляційними коефіцієнтами за модулем характеризуються індекси AC та ступінь мінливості цього індексу в межах поля. Тільки спектральні характеристики сенсорів супутника Landsat 8 дозволяють одержувати інформацію, необхідну для розрахунку індексу AC. Назва цього індексу розшиф-

ровується як aerosol/coastal, тобто він чутливий до стану атмосфери, а саме до запиленості атмосфери. У цьому контексті стає зрозумілим протиставлення більшої запиленості атмосфери, з одного боку, та більшої кількості рослин – з іншого. Очевидно, що запиленість атмосфери ініціюється факторами антропогенної природи, а саме наявністю населених пунктів, автодоріг і залізниць. Ці обставини – фактори розповсюдження бур'янів (ваточника сирійського у тому числі). Площа поля та геоморфологічні предиктори у рамках загальної лінійної моделі визначають 19,0% варіабельності головної компоненти 5 (табл. 3). Статистично вірогідні предиктори – площа поля та кількість фотосинтетично активної радіації. Площа поля – маркер масштабного аспекту варіабельності, яку відображає головна компонента 5. Придорожні насипи формують рельєф, який має такий нахил, що у випадку південної експозиції схилу поверхня одержує значно більшу кількість сонячної радіації, ніж навколишні ділянки. Такі антропогенні деформації рельєфу чітко індикуються на космічних знімках. Таким чином, головна компонента 5 також може відбивати тенденції трансформації рослинного покриву та рельєфу, що можуть провокувати підвищену інтенсивність розселення бур'янів.

Таблиця 3

Загальна лінійна модель впливу геоморфологічних показників і площі поля на значення головних компонент (наведено стандартизований регресійний коефіцієнт ± стандартна помилка)

Предиктор	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC7
	R^2 = 0,16, F = 3,45, P = 0,003	R^2 = 0,30, F = 7,56, P = 0,000	R^2 = 0,20, F = 4,61, P = 0,000	R^2 = 0,14, F = 2,82, P = 0,013	R^2 = 0,19, F = 4,32, P = 0,001	R^2 = 0,30, F = 7,72, P = 0,000
Log_Area	–0,31 ± 0,10*	0,54 ± 0,09*	0,21 ± 0,09	–0,19 ± 0,10*	–0,40 ± 0,09*	–0,23 ± 0,09*
DEM	0,38 ± 0,10*	–0,22 ± 0,09*	–0,08 ± 0,10	0,12 ± 0,10	–0,06 ± 0,10	–0,27 ± 0,09*
TWI	0,14 ± 0,12	–0,05 ± 0,11	0,28 ± 0,11*	0,02 ± 0,12	0,00 ± 0,11	0,30 ± 0,11*
ФАР	0,01 ± 0,09	–0,09 ± 0,08	–0,29 ± 0,09*	0,10 ± 0,09	0,18 ± 0,09*	–0,26 ± 0,08*
LS	0,02 ± 0,10	0,27 ± 0,09*	–0,11 ± 0,10	0,21 ± 0,10*	–0,06 ± 0,10	0,06 ± 0,09
TPI	0,04 ± 0,11	0,01 ± 0,10	0,25 ± 0,10*	0,15 ± 0,11	0,05 ± 0,10	0,20 ± 0,10*

Примітка: * – статистично вірогідні коефіцієнти для $P < 0,05$.

Головна компонента 6 пояснює 5,8% загальної дисперсії. Вона характеризується високим рівнем кореляції з такими індексами як AC та гідротермальний композит у кінці літа (табл. 2). Як вже зазначалось, індекс AC чутливий до запиленості атмосфери, а гідротермальний індекс – до властивостей ділянок, не покритих рослинним покривом. Ця компонента не має статистично вірогідного зв'язку з розміром площі полів і геоморфологічними показниками ($R^2 = 0,02$, $F = 0,41$, $P = 0,87$). Очевидно, що головна компонента 6 може відображати хід жнив наприкінці літа, які супроводжуються звільненням поверхні від рослинного покриву та підвищенням запиленості атмосфери.

Головна компонента 7 описує 3,1% варіабельності простору ознак. Вона корелює переважно з тими індексами, які відображають стан вологості рослинного покриву. Цю компоненту можна інтерпретувати як показник функціонального стану вегетуючої рослинності. За результатами загальної лінійної моделі 30% варіабельності головної компоненти 7 можна пояснити за допомогою розмірів поля та геоморфологічних предикторів (табл. 3).

Статистично вірогідними предикторами головної компоненти 7 є площа поля (нормований регресійний коефіцієнт –0,23 ± 0,09), висота рельєфу (–0,23 ± 0,09), топографічний індекс вологості (0,30 ± 0,11), кількість фотосинтетично активної радіації (–0,26 ± 0,08) та індекс топографічної позиції (0,19 ± 0,10). Результати регресійного аналізу дозволяють уточнити інтерпретацію головної компоненти 7. Її можна визначити як показник вологості рослин, яка головною мірою визначається рельєфними чинниками.

Висновки

У ході проведеного дослідження на основі даних дистанційного зондування Землі виділено головні тренди мінливості рослинного покриву. Більшість цих трендів, які формалізовані у вигляді головних компонент, вдалося пояснити за допомогою індексів, які кількісно характеризують особливості рельєфу. Показано, що різні аспекти варіювання рослинного покриву характеризуються специфікою впливу рельєфних чинників.

Важливий аспект варіювання рослинного покриву агроекосистем – мінливість у межах поля. Ступінь варіювання умов пропорційна розмірам поля. Великі поля займають плакорні позиції. У свою чергу, в межах малих полів джерело варіювання – зміни екологічних умов, які виникають через нерівності рельєфу та набувають більшого значення при наближенні до балок і ярів.

Установлено аспекти варіювання рослинного покриву, які за своєю природою можуть виступати як провайдери розвитку бур'янів у межах агроценозів. Безпосередній ідентифікації угруповання бур'янів на космічних знімках Landsat не підлягають, але можуть бути встановлені комплексні зміни у ландшафтному покриві, які виступають як маркери процесів, пов'язаних із розвитком бур'янистої рослинності. Процедура подальшого дешифрування космічних знімків із метою ідентифікації бур'янів потребує залучення даних польових досліджень.

Бібліографічні посилання

Arnold, G.W., Dandridge, F., 1985. The capeweed content of pastures in south-west Western Australia. Aust. J. Exp. Agr. 25(1), 117–123.

Auld, B.A., 1995. A brief overview of weed survey methods. In: Lemmerle, D., Corey, S. (eds.). Survey Workshop, Proceedings of a workshop, Wagga Wagga, NSW. Cooperative Research Centre for Weed Management Systems, Adelaide, Australia. 3–4.

Brower, L.P., 1995. Understanding and misunderstanding the migration of the monarch butterfly (Nymphalidae) in North America: 1857–1995. J. Lepid. Soc. 49, 304–385.

Brown, R.B., Steckler, J.-P.G.A., Anderson, G.W., 1994. Remote sensing for identification of weeds in no-till corn. Transactions of the American Society of Agricultural Engineers 37(1), 297–302.

Brygadyrenko, V.V., 2015. Community structure of litter invertebrates of forest belt ecosystems in the Ukrainian steppe zone. International Journal of Environmental Research 9(4), 1183–1192.

Bugg, R.L., Pickett, C.H., 1998. Introduction: Enhancing biological control-habitat management to promote natural enemies of agricultural pests. In: Pickett, C.H., Bugg, R.L. (Eds.). Enhancing biological control. University of California Press, Berkeley. 1–23.

Campbell, M.H., 1991. Weed control in pastures – are we winning? Plant Protection Quarterly 6(2), 55–63.

Cardina, J., Johnson, G.A., Sparrow, D.H., 1997. The nature and consequence of weed spatial distribution. Weed Sci. 45(3), 364–373.

Cramer, G.L., Burnside, O.C., 1982. Distribution and interference of common milkweed (*Asclepias syriaca*) in Nebraska. Weed Sci. 30(4), 385–388.

Csontos, P., Bózsing, E., Cseresnyés, I., Penksza, K. 2009. Reproductive potential of the alien species *Asclepias syriaca* (Asclepiadaceae) in the rural landscape. Pol. J. Ecol. 57(2), 383–388.

Demidov, A.A., Kobets, A.S., Gritsan, Y.I., Zhukov, A.V., 2013. Prostranstvennaya agroekologiya i rekultivatsiya zemel [Spatial agroecology and land recultivation]. «Svidler A.L.», Dnepropetrovsk (in Russian).

Dewey, S.A., Price, K.P., Ramsey, D., 1991. Satellite remote sensing to predict potential distribution of dyers woad (*Isatis tinctoria*). Weed Technol. 5(3), 479–484.

Dychenko, O.Y., Pysarenko, P.V., Kunakh, O.M., Zhukov, O.V., 2015. Prostorova ahroekolohiya yak osnova prohnozu chysel'nosti shkidnykiv [Spatial agroecology as basis of the prognosis of the pest abundance]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukranian).

Everitt, J.H., Anderson, G.L., Escobar, D.E., Davis, M.R., Spenser, N.R., Andrascik, R.J., 1995. Use of remote sensing for detecting and mapping Leafy Spurge (*Euphorbia esula*). Weed Technol. 9(3), P. 599–609.

Everitt, J.H., Escobar, D.E., Alaniz, M.A., Davis, M.R., Richerson, J.V., 1996. Using spatial information technologies to map Chinese Tamarisk (*Tamarix chinensis*) infestations. Weed Sci. 44(1), 194–201.

Everitt, J.H., Escobar, D.E., Alaniz, M.A., Villarreal, R., Davis, M.R., 1992. Distinguishing brush and weeds on rangelands using video remote sensing. Weed Technol. 6(4), 913–921.

Fitzpatrick, B.T., Hill, G.J.E., Kelly, G.D., 1990. Mapping and monitoring of weed infestations using satellite remote sensing data. Proceedings 5th Australasian Remote Sensing Conference, Perth, Western Australia. 598–601.

Gardiner, D.B., Tupper, G.J., Dudgeon, G.S., 1998. A quantitative appraisal of woody shrub encroachment in Western New South Wales. Rangeland J. 20(1), 26–40.

Hartzler, R.G., Buhler, D.D., 2000. Occurence of common milkweed (*Asclepias syriaca*) in cropland and adjacent areas. Crop Protection 19(5), 363–366.

Kim, D.O., Myuler, U., 1989. Faktornyiy, diskriminantnyiy i klasternyiy analiz [Factor, cluster and discriminant analusis]. Finansyi i Statistika, Moscow (in Russian).

Kunakh, O.M., Papka, O.S., 2016. Heomorfolohichni ekoheohrafichni zminni, yaki vyznachayut' osoblyvosti ekolohichnoyi nishy vatochnyka syriys'koho (*Asclepias syriaca* L.) [Geomorphological ecogeographical variables definig features of an ecological niche of common milkweed (*Asclepias syriaca* L.)]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 6(1), 63–91 (in Ukranian).

Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. Annu. Rev. Entomol. 45, 175–201.

Lass, L.W., Callihan, R.H., 1993. GPS and GIS for weed surveys and management. Weed Technol. 7(1), 249–254.

Lass, L.W., Carson, H.W., Callihan, R.H., 1996. Detection of yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*) and common St. Johnswort (*Hypericum perforatum*) with multispectral digital imagery. Weed Technol. 10(3), 466–474.

Konovalova, T.M., Zhukov, O.V., Pakhomov, O.Y., 2010. GIS-podkhod dlya otsenki izmenchivosti elektroprovodnsti pochvy pod vliyaniyem pedoturbatsionnoy aktivnosti slepysha (Spalax microphthalmus) [Gis-approach for variability assessment of soil electric conductivity under pedoturbation activity of mole rat (Spalax microphthalmus)]. Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 18(1), 58–66.

Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), Sustainable agricultural development. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.

Malcolm, S.B., Cockrell, B.J., Brower, L.P., 1989. The cardenolide fingerprint of monarch butterflies reared on the common milkweed, *Asclepias syriaca*. J. Chem. Ecol. 15, 819–853.

Moody, M.E., Mack, R.N., 1988. Controlling the spread of plant invasions: The importance of nascent foci. J. Appl. Ecol. 25, 1009–1021.

Mosalets, T.Z., 2015. Vplyv mozajichnoho rozmishennja sortiv ozymoji pshenyci na ahroriznomanittja [Effect of plantitng pattern of winter wheat on agrodiversity]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(2), 31–43 (in Ukrainian).

Paukova, Ž., Knepekova, M., Hauptvolg, M., 2014. Mapping of alien species of *Asclepias syriaca* and *Fallopia japonica* populations in the agricultural landscape. J. Cent. Eur. Agr. 15(2), 12–22.

Peters, A.J., Reed, B.C., Eve, M.D., McDaniel, K.C., 1992. Remote sensing of brome snakeweed (*Gutierrezia sarothrae*) with NOAA-10 spectral image processing. Weed Technol. 6(4), 1015–1020.

Pitt, J.L., Miller, I.L., 1988. A review of survey techniques for the detection of weeds with particular reference to *Mimosa pigra* L. Australia and Thailand. Plant Protection Quarterly 3(4), 149–155.

Price, J.C., 1994. How unique are spectral signatures? Remote Sens. Environ. 49(3), 181–186.

Puzachenko, Y.G., Fedyaeva, M.V., Kozlov, D.N., Puzachenko, M.Y., 2006. Metodologicheskie osnovaniya otobrazheniya elementarnyih geosistemnyih protsessov [Methodological basis of the elementar geosystem processes reflaction]. Sovremennyie estestvennyie i antropogennyie protsessyi v pochvah geosistem. Pochv. Inst. im. V.V. Dokuchaeva, Moscow. 13–52 (in Russian).

Remenyuk, S.O., 2013. Biolohichni osoblyvosti i rozrobka zakhodiv kontrolyuvannya vatochnyka syriys'koho v umovakh

livoberezhnoho Lisostepu Ukrayiny [Biological properties and development of the control approaches of the *Asclepias syriaca* in the left bank forest steppe of the Ukraine]. Kyiv (in Ukranian).

Rew, L.J., Miller, P.C.H., Paice, M.E.R., 1997. The importance of patch spraying resolution for sprayer control. Aspects of Applied Biology 48, 49–55.

Robertson, G.P., Swinton, S.M., 2005. Reconciling agricultural productivity and environmental integrity: A grand challenge for agriculture. Front. Ecol. Environ. 3, 38–46.

Sarkany, E.S., Lehotczky, E., Tamas, J., Nagy, P., 2008. Spreading, ecology and damages by the Common milkweed (*Asclepias syriaca* L.) in Hungary. Cereal Res. Commun. 36(3), 1571–1574.

Saskevich, P.A., Mirenkov, Y.A., Soroka, S.V., 2008. Agrobiologicheskoe obosnovanie mer borbyi s mnogoletney sornoy rastitelnostyu v usloviyah Respubliki Belarus [Agrobiological basis of the control approaches of the perennial weeds in Republic Belarus]. Nesvizh. Ukrupn. Tipograf., Nesvizh (in Russian).

Swinton, S.M., Robertson, G.P., Landis, D.A., Lupi, G.P., 2006. Ecosystem services from agriculture: Looking beyond the usual suspects. Am. J. Agr. Econ. 88, 1160–1166.

Valachovič, M., 1987. On coenology of *Asclepias syriaca* in Záhorská nížina lowland (West Slovakia). Zpr. Čs. Bot. Společ 22, 59–60.

Valachovič, M., 1998. Poznámky k biológii druhu *Asclepias syriaca* na Záhorskej nížine [Notes on the biology of the species *Asclepias syriaca* in the Záhorská nížina Lowland]. Zborník z konferencie mladých vedeckých pracovníkov. Bratislava, CBEV SAV. 58–63 (in Slovakian).

van Deventer, A.P., Ward, A.D., Gowda, P.H., Lyon, J.G., 1997. Using thematic mapper data to identify contrasting soil plains and tillage practices. Photogramm. Eng. Rem. S. 63, 87–93.

Zhukov, A.V., 2015. Analiz prostorovykh danykh v ekolohiyi ta sil's'komu hospodarstvi [Analysis of spatial data in ecology and agriculture]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukranian).

Zhukov, A.V., Kunah, O.N., Konovalova, T.M., 2011. Landshaftnyj aspekt jekologicheskoj nishi slepyshej [Landscape aspect of the mole rats (*Spalax microphthalmus* Guldenstaedt, 1770) ecological niche]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 3, 13–27 (in Russian).

Zhukov, A.V., Kunah, O.N., Zadorozhnaja, G.A., Andrusevich, E.V., 2013. Landshaftnaja jekologija kak osnova prostranstvennogo analiza produktivnosti agrocenozov [Landscape ecology as a basis of the spatial analysis of the agrocoenosis productivity]. Ecology and Noospherology 24(1), 68–80 (in Russian).

Надійшла до редколегії 07.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 87–95.

doi:10.15421/011610

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 579.68+579.266+546.3

Використання бактеріями *Desulfuromonas sp.* іонів феруму (III) та мангану (IV) як акцепторів електронів

О.М. Мороз, С.О. Гнатуш, Х.І. Богославець, Г.В. Яворська, Н.В. Трухим

Львівський національний університет імені Івана Франка, Львів, Україна

Сірковідновні бактерії роду *Desulfuromonas*, виділені з озера Яворівське, з різною інтенсивністю використовують Fe^{3+} і Mn^{4+} як кінцеві акцептори електронів у процесі анаеробного дихання за концентрацій 1,74–10,41 мМ $C_6H_5O_7Fe$ і MnO_2 у середовищі. Це демонструє важливу роль цих мікроорганізмів у відновній детоксикації природних і техногенно трансформованих середовищ від окиснених форм перехідних важких металів. Найвищу біомасу бактерії нагромаджують за росту у середовищі з найнижчою концентрацією ферум (III) цитрату і манган (IV) оксиду – 1,74 мМ (до 2,77 і 1,35 г/л відповідно), і найнижчу – з найвищою – 10,41 мМ (до 2,41 і 1,15 г/л відповідно), що можна пояснити токсичним впливом сполук металів на клітини бактерій. Виявлено майже вдвічі нижчий вихід біомаси за використання бактеріями манган (IV) оксиду, порівняно з використанням ними ферум (III) цитрату та фумарату за всіх досліджених концентрацій акцепторів електронів у середовищі. Найбільшу біомасу під час росту в середовищі з різним умістом $C_6H_5O_7Fe$ і MnO_2 нагромаджував штам *Desulfuromonas sp.* Yavor-7, порівняно з іншими виділеними нами штамами. За 10 діб культивування бактерії всіх штамів повністю відновили наявні у середовищі іони феруму (III), але не відновили наявних у середовищі іонів мангану (IV). Оскільки штами сірковідновних бактерій виявилися стійкими до високих концентрацій Fe^{3+} і Mn^{4+} (до 10,41 мМ), вони можуть бути успішно використані у технологіях ремедіації довкілля від сполук сульфуру та важких металів.

Ключові слова: сірковідновні бактерії; анаеробне дихання; важкі метали

Usage of ferrum (III) and manganese (IV) ions as electron acceptors by *Desulfuromonas sp.* bacteria

O.M. Moroz, S.O. Hnatush, C.I. Bohoslavets, G.V. Yavorska, N.V. Truchym

Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine

The toxicity of metal ions to microorganisms, in particular at high concentrations, is one of the main impediments to their usage in remediation technologies. The purpose of this work is to analyze the possibility of usage by bacteria of the *Desulfuromonas* genus, isolated by us from Yavorivske Lake, of ferrum (III) and manganese (IV) ions at concentrations in the medium of 1,74–10,41 mM as electron acceptors of anaerobic respiration to assesss resistance of sulphur reducing bacteria strains to heavy metal compounds. Cells of *Desulfuromonas acetoxidans* IMV V-7384, *Desulfuromonas sp.* Yavor-5 and *Desulfuromonas sp.* Yavor-7 were cultivated for 10 days at 30 °C under anaerobic conditions in Kravtsov-Sorokin's medium without sulphate ions, sulphur, with cysteine as the sulphur source (0.2 g/l) and sodium lactate or citrate as the electron donor (17.86 g/l), in which were added sterile 1 M solutions of $C_6H_5O_7Fe$ and $C_4H_4O_4$ (control) and also weights of MnO_2 to their terminal concentrations 1.74, 3.47, 5.21, 6.94, 10.41 mM. Biomass was determined by the turbidimetric method. In the culture liquid the presence of Fe^{3+} and Mn^{4+} were qualitatively determined, and the content of Fe^{2+} in reaction with o-phenanthroline was determined quantitatively. It was established that sulphur reducing bacteria used with different intensity ferrum (III) and manganese (IV) ions as electron acceptors during the process of anaerobic respiration at concentrations of 1.74–10.41 mM $C_6H_5O_7Fe$ and MnO_2 in the medium, which demonstrated the important role of the investigated microorganisms in reductive detoxication of natural and technogenic media from oxidized forms of transitional heavy metals. An insignificant difference in biomass accumulation during usage of 5.21–10.41 mM ferrum (III) ions and fumarate is caused by toxicity of the metal ions to cells since the high redox potential of the Fe(III)/Fe(II) pair with increase in concentrations of electron acceptors in the medium did not lead to increase in the biomass accumulation level. The greatest biomass of the bacteria accumulated on the 8–10th days in the medium with the lowest concentration of $C_6H_5O_7Fe$ – 1.74 mM (up to 2.77 g/l), and the lowest biomass – with highest concentration – 10.41 mM (up to 2.41 g/l). After 10 days of cultivation the

Львівський національний університет імені Івана Франка, вул. Грушевського, 4, Львів, 79005, Україна
Ivan Franko National University of Lviv, Hrushevsky Str., 4, Lviv, 79005, Ukraine
Tel.: +38-067-811-86-44. E–mail: moroz_oksana@yahoo.com

bacteria of all strains had fully used the ferrum (III) ions present in the medium. A biomass yield almost twice as low was revealed after manganese (IV) oxide was used by bacteria compared with its use of ferrum (III) citrate and fumarate at all studied concentrations of electron acceptors in the medium. The highest biomass of bacteria accumulated in the medium with the lowest MnO_2 content – 1.74 mM (up to 1.35 g/l), and the lowest biomass in the medium with the highest content – 10.41 mM (up to 1.15 g/l). After 10 days of cultivation bacteria of all strains had not fully restored the manganese (IV) ions present in the medium. The greatest biomass compared with other strains after growth in medium with different $C_6H_5O_7Fe$ and MnO_2 contents was accumulated by the strain *Desulfuromonas sp.* Yavor-7. Since sulphur reducing bacteria strains proved to be resistant to Fe^{3+} and Mn^{4+} high concentrations (up to 10.41 mM) they can be successfully used in technologies of environmenal remediation from sulphur and heavy metal compounds.

Keywords: sulphur reducing bacteria; anaerobic respiration; heavy metals

Вступ

У процесі анаеробного дихання мікроорганізми можуть окиснювати органічні сполуки з використанням замість кисню акцепторів електронів з високим (NO^{3-}, NO^{2-}, Fe^{3+}, Mn^{4+}, фумарат, диметилсульфоксид, оксиди нітрогену) або низьким (елементна сірка, SO_4^{2-}, HCO_3^-) окисно-відновним потенціалом (Lengeler et al., 2005; Richter et al., 2012; Gralnick, 2012; Gescher and Kappler, 2013; Tsvetkova et al., 2016). Пара Fe^{3+}/Fe^{2+} має дуже високий окисно-відновний потенціал (E_0' = +770 мВ), близький до потенціалу O_2/H_2O (E_0' = +820 мВ), але використання мікроорганізмами сполук феруму (III) сповільнене через їх слабку розчинність за нейтральної рекції середовища (pH 7).

Розчинність $Fe(OH)_3$ у воді дуже низька, вона залежить від кислотності середовища. За pH 7 концентрація Fe^{3+} сягає 10^{-18} М. У ґрунті іони окисненого феруму перебувають у ще менш розчинних формах – у складі гематиту (α-Fe_2O_3), феригідриту ($5Fe_2O_3{\times}9H_2O$), гетиту (α-FeOOH), лепідокроките (γ-FeOOH), гематиту (Fe_2O_3), лимоніту ($2Fe_2O_3{\times}H_2O$), магнетиту (Fe_3O_4) (Lovley, 2006; Gescher and Kappler, 2013). У *Geobacter metallireducens*, *G. sulfurreducens*, *Shewanella alga*, *Sh. putrefaciens*, *Citrobacter sp.*, *Geoglobus acetivorans* ріст залежить безпосередньо від відновлення іонів феруму (III) (Lovley, 1993; Lengeler et al., 2005; Lovley, 2006; Aklujkar et al., 2013; Mardanov et al., 2015; Liu et al., 2016). Структура та властивості компонентів ланцюга транспортування електронів і ферментів, які беруть участь у процесі дисиміляційного відновлення Fe^{3+}, упродовж останніх років інтенсивно вивчаються у зв'язку зі здатністю металовідновних бактерій у процесі анаеробного дихання вивільняти у середовище значну кількість електронів (Qian et al., 2011; Schicklberger et al., 2011; Tremblay et al., 2011; Richter et al., 2012; Aklujkar et al., 2013; Fonseca et al., 2013).

Завдяки екзоелектрогенним властивостям ці бактерії розглядають як можливі анодні біокаталізатори у мікробних паливних елементах для отримання електричної енергії (Fitzgeralda et al., 2013; Bilyy et al., 2014; Liu et al., 2016). Вважають, що мембранозв'язана редуктаза феруму зокрема у грамнегативних бактерій, повинна виступати назовні із зовнішнього боку мембрани, щоб відбувався її контакт із нерозчинною сполукою феруму (III). Тому іони відновленого феруму (II) утворюються поза клітиною (Lengeler et al., 2005; Richter et al., 2012). Клітини *Shevanella frigidimarina* містять велику кількість тетра- та декагемових цитохромів типу c, локалізованих між внутрішньою та зовнішньою мембранами та у периплазмі, через які електрони з цитоплазми від реакцій метаболізму сполук карбону передаються назовні клітини, де власне і відновлюються нерозчинні сполуки феруму (III) (Lovley, 2006; Fitzgeralda et al., 2013). У сульфатвідновних бактерій *Desulfovibrio vulgaris* цитохром c_3 функціонує як Fe(III)-редуктаза. У *Desulfuromonas acetoxidans* виявлено тригемовий цитохром c_7, близький за структурою до тетрагемового цитохрому c_3 *D. vulgaris*, який є, можливо, металоредуктазою у цих бактерій (Roden and Lovley, 1993; Lovley, 2006).

Є дані про те, що і інші метали зі змінною валентністю (Cr (VI), Mn (IV), U (VI) Tc (VII), Pd (II), V (V), Mo (VI), Cu (II) тощо) можуть бути використані бактеріями як акцептори електронів у процесі анаеробного дихання (Tebo and Obraztsova, 1998; Lovley, 2006; Cologgi et al., 2011; Wilkins et al., 2011; Smirnova and Podgorsky, 2013; Viti et al., 2014; Wang et al., 2015). Наприклад, багато бактерій можуть відновлювати манган (IV) у формі нерозчинного MnO_2, перетворюючи його на водорозчинний манган (II). За біохімічним механізмом і геохімічним значенням бактерійне відновлення MnO_2 подібне до відновлення нерозчинних сполук феруму (III) (Lovley, 1995; Aklujkar et al., 2013). Відновлені форми елементів підлягають хімічному або біологічному окисненню. За впливу переважно мікроорганізмів окиснені форми металів можуть знову переходити у відновлені, що забезпечує їх міграцію в земній корі з наступним осадженням за окисних умов (Gescher and Kappler, 2013).

Сірко-, сульфат- та металовідновні бактерії займають схожі екологічні ніші, забезпечуючи різні ланки колообігу сульфуру та металів у природі. Штами сірко- та сульфатвідновних бактерій, виділені з техногенно змінених територій як активні продуценти гідроген сульфіду, привертають увагу біотехнологів як потенційні агенти очищення забруднених токсичними сполуками сульфуру та важких металів середовищ, оскільки за взаємодії гідроген сульфіду з іонами двовалентних металів утворюються їх нерозчинні сульфіди, і вони таким чином вилучаються із природного кругообігу елементів (Tebo, 1995; Wang et al., 2008; Gudz et al., 2011; Moroz, 2013; Kiran et al., 2016). Раніше ми встановили, що сірко- та сульфатвідновні бактерії, виділені з водойми Яворівського сіркового родовища, у процесі анаеробної деструкції органічних сполук використовують іони важких металів як акцептори електронів, перетворюючи їх на нетоксичні або менш токсичні для живих організмів форми (Moroz et al., 2012; Moroz et al., 2014). Токсичність іонів металів для мікроорганізмів (зокрема, за високих концентрацій) – одна з головних перешкод для їх застосування у ремедіаційних технологіях. Тому відбір виділених із техногенно змінених екотопів адаптованих до забруднень штамів, здатних метаболізувати широкий спектр полютантів, – особливо актуальне завдання для створення нових способів очищення довкілля (Wang et al., 2008; Zhuang et al., 2012; Iwahori et al., 2014; Limcharoensuk et al., 2015; Mustapha and Halimoon, 2015; Rabus et al., 2015; Si et al., 2015; Dey et

al., 2016; Kiran et al., 2016). Мета цієї статті – оцінити можливість використання бактеріями роду *Desulfuromonas*, виділеними з озера Яворівське, іонів феруму (III) та мангану (IV) за їх концентрацій у середовищі 1,74–10,41 мМ як акцепторів електронів анаеробного дихання для оцінки стійкості штамів сірковідновних бактерій до сполук важких металів.

Матеріал і методи досліджень

Досліджували вплив ферум (III) цитрату та манган (IV) оксиду на нагромадження біомаси штамами сірковідновних бактерій *Desulfuromonas acetoxidans* IMB B-7384, *Desulfuromonas sp.* Yavor-5 та *Desulfuromonas sp.* Yavor-7, виділеними з озера Яворівське. Штами ідентифіковані на основі вивчення морфологічних, культуральних і фізіологічних властивостей і зберігаються в колекції кафедри мікробіології Львівського національного університету імені Івана Франка (Gudz et al., 2013; Moroz et al., 2013).

Бактерії вирощували у середовищі Кравцова – Сорокіна (Karavajko et al., 1972; Gudz et al., 2014) без $FeCl_2 \times 4H_2O$ та без сульфат-іонів такого складу (г/л): $NaH_2PO_4 \times 12H_2O$ – 0,84, K_2HPO_4 – 0,5, NH_4Cl – 0,16, $MgCl_2 \times 6H_2O$ – 0,1, натрій лактат ($C_3H_5O_3Na$) – 2,0 або натрій цитрат ($C_6H_5O_7Na_3$) – 1,9, упродовж 10 діб за 30 °С та анаеробних умов у пробірках об'ємом 25 мл, доверху заповнених середовищем. Перед висівом у середовище вносили 0,05 мл стерильного розчину $Na_2S \times 9H_2O$ (1%), для доведення pH середовища до 7,2 використовували стерильний 10 н розчин NaOH. Стерильні розчини фумарату ($C_4H_4O_4$) – контроль, і $C_6H_5O_7Fe$ вносили у середовище за концентрації 3,47 мМ (3,47 мМ – концентрація іонів сульфату у стандартному середовищі Кравцова – Сорокіна). Нерозчинний у воді MnO_2 вносили у пробірки, які стерилізували та використовували для експериментів у кількості, необхідній для отримання його концентрації в середовищі 3,47 мМ. Для дослідження впливу використання $C_4H_4O_4$, $C_6H_5O_7Fe$, MnO_2 як акцепторів електронів на нагромадження бактеріями біомаси клітини висівали в середовище, до якого для задоволення асиміляційних потреб бактерій у сульфурі додавали цистеїн ($C_3H_7NO_2S$) за концентрації 0,2 г/л (Lengeler et al., 2005). Клітини вносили в середовище в кількості 10 об'ємних % до початкової концентрації 10^8 КУО/мл (0,05 г/л).

Біомасу визначали турбідиметричним методом за мутністю суспензії клітин шляхом її фотометрування на фотоелектроколориметрі КФК-3 за довжини хвилі 340 нм у кюветі з оптичним шляхом 3 мм (Gudz et al., 2014).

Для дослідження впливу сполук важких металів на нагромадження бактеріями біомаси їх вирощували у середовищі без сульфат-іонів, сірки, із цистеїном як джерелом сульфуру (0,2 г/л) та натрій лактатом або цитратом як донором електронів (17,86 г/л), у яке додавали стерильні 1 М розчини $C_6H_5O_7Fe$ та фумарату (контроль), а також наважки MnO_2 до їх кінцевих концентрацій 1,74, 3,47, 5,21, 6,94 та 10,41 мМ. Попередньо клітини вирощували у середовищі без іонів сульфату, без сірки, із цистеїном (0,2 г/л), фумаратом (3,47 мМ) та натрій лактатом (17,86 мМ) до середини експотенційної фази росту. На 2, 4, 6, 8 та 10-ту добу росту визначали біомасу. У культуральній рідині якісно визначали наявність Fe^{3+} та Mn^{4+} (Kreshkov, 1961), кількісно – вміст Fe^{2+} за реакцією з о-фенантроліном (Harris, 2003).

Досліди повторювали тричі з трьома паралельними постановками для кожного варіанта експериментальних і контрольних умов. Отримані дані опрацьовували загальноприйнятими методами варіаційної статистики. Для оцінки достовірності різниці між статистичними характеристиками двох альтернативних сукупностей даних обраховували t критерій Стьюдента. Достовірною вважали різницю за $P < 0,05$.

Результати та їх обговорення

Сірковідновні бактерії *D. acetoxidans* IMB B-7384, *Desulfuromonas sp.* Yavor-5 та *Desulfuromonas sp.* Yavor-7 вирощували 10 діб у середовищі Кравцова – Сорокіна без сульфат-іонів із натрій лактатом чи натрій цитратом (17,86 мМ), яке замість 3,47 мМ елементної сірки містило фумарат, Fe (III) цитрат або Mn (IV) оксид за цієї ж концентрації (рис. 1). Контрольним було середовище із фумаратом, який бактерії відновлюють до сукцинату у процесі фумаратного дихання за участі ланцюга транспортування електронів, до складу якого входять відповідні дегідрогенази та фумаратредуктаза, пов'язані між собою пулом цитохромів типу b і менахінонів (Lengeler et al., 2005). У середовищі з фумаратом не утворюється токсичний для клітин гідроген сульфід, а вихід біомаси майже такий, як і у середовищі з елементною сіркою. Найбільшу біомасу бактерії нагромаджували у середовищі із $C_6H_5O_7Fe$: до 2,72 г/л, тоді як у середовищі із фумаратом і натрій цитратом – до 2,48 г/л. Можливо, незначна різниця у нагромадженні біомаси бактеріями за використання фумарату та тривалентного феруму зумовлена негативним впливом на клітини іона металу за концентрації 3,47 мМ, незважаючи на те, що окисно-відновний потенціал пари Fe (III)/Fe (II) (E_0' = +0,77 В) значно вищий, ніж пари фумарат/сукцинат (E_0' = +0,03 В). У середовищі з MnO_2 біомаса була у 2,1–2,2 раза нижчою, ніж у середовищі із $C_6H_5O_7Fe$, і не перевищувала 1,31 г/л, тоді як у середовищі із фумаратом і натрій лактатом біомаса досягала 2,41 г/л. Майже удвічі нижчий вихід біомаси у середовищі з Mn (IV) оксидом, ніж у середовищі із фумаратом, також можна пояснити високою токсичністю для клітин MnO_2 за концентрації 3,47 мМ. За умов росту бактерій у середовищах із фумаратом, які містили натрій лактат або натрій цитрат як донори електронів, вихід біомаси, нагромадженої бактеріями всіх штамів, практично не відрізнявся. Найбільшу біомасу під час росту у середовищі зі всіма акцепторами електронів нагромаджував штам *Desulfuromonas sp.* Yavor-7. Таким чином, установлено, що *D. acetoxidans* IMB B-7384, *Desulfuromonas sp.* Yavor-5 та *Desulfuromonas sp.* Yavor-7 із різною інтенсивністю використовують іони феруму (III) та мангану (IV) як кінцеві акцептори електронів у процесі анаеробного дихання при окисненні органічних субстратів, що демонструє важливу роль цих мікроорганізмів у відновній детоксикації природних і техногенних середовищ від окиснених форм перехідних важких металів. Вихід біомаси після 10 діб росту бактерій усіх штамів у

середовищі із ферум (III) цитратом виявився незначно вищим, а у середовищі з манган (IV) оксидом – майже удвічі нижчим порівняно з виходом біомаси у середовищі із фумаратом у зв'язку з токсичністю для клітин $C_6H_5O_7Fe$ і MnO_2 за концентрації 3,47 мМ.

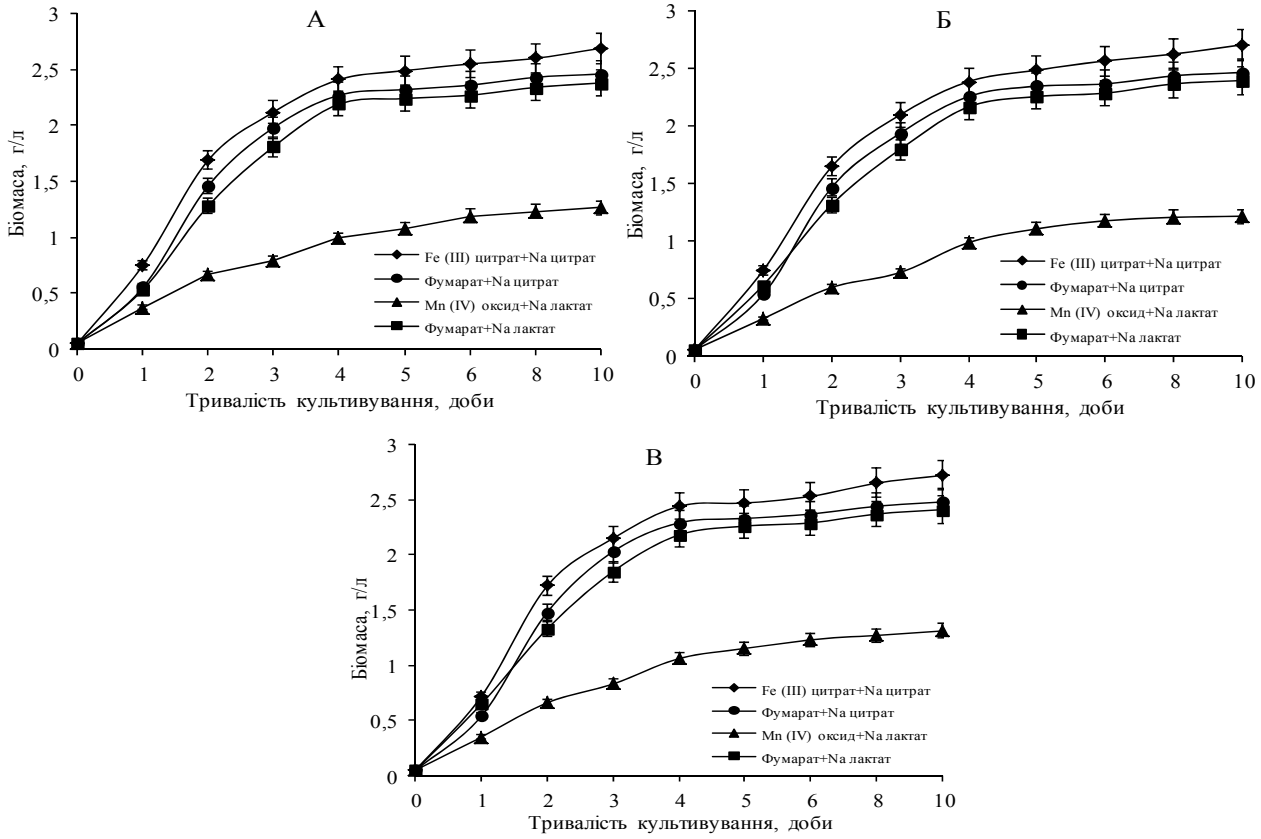


Рис. 1. Нагромадження біомаси *D. acetoxidans* IMB B-7384 (А), *Desulfuromonas sp.* Yavor-5 (Б), *Desulfuromonas sp.* Yavor-7 (В) під час росту у середовищі із $C_6H_5O_7Fe$, MnO_2 (3,47 мМ), цистеїном (0,2 г/л) і натрій лактатом або цитратом (17,86 мМ): контроль – середовище із фумаратом (3,47 мМ) як акцептором і натрій лактатом або цитратом (17,86 мМ) як донором електронів

Ефективність біологічних методів очищення довкілля від забруднювачів залежить не лише від метаболічної активності відібраних штамів бактерій, а й, у першу чергу, від їх стійкості до іонів металів. Тому досліджували вплив сполук феруму (III) та мангану (IV) за концентрацій, які у 0,5, 1 (контроль), 1,5, 2 та 3 рази відрізнялися від вмісту сульфат-іонів у стандартному середовищі Кравцова – Сорокіна, на нагромадження біомаси бактеріями *D. acetoxidans* IMB B-7384, *Desulfuromonas sp.* Yavor-5 та *Desulfuromonas sp.* Yavor-7. Клітини вирощували у середовищах із натрій цитратом або лактатом як донорами електронів та джерелами карбону, до яких додавали різні об'єми стерильного розчину ферум (III) цитрату, а також наважки манган (IV) оксиду до їх кінцевих концентрацій 1,74, 3,47, 5,21, 6,94 та 10,41 мМ. Контрольними були середовища з натрій цитратом або лактатом, які містили фумарат як акцептор електронів за аналогічних концентрацій.

Зі зростанням концентрацій $C_6H_5O_7Fe$ у середовищі культивування виявлено зниження рівня нагромадження біомаси клітинами усіх штамів (рис. 2). Найбільшу біомасу бактерії нагромаджували на 8–10-ту добу у середовищі з найнижчою концентрацією іонів феруму (III) – 1,74 мМ (до 2,77 г/л), найменшу – з найвищою – 10,41 мМ (до 2,41 г/л). Це можна пояснити токсичним впливом іона металу на клітини бактерій. За наявності у середовищі ферум (III) цитрату за концентрацій 1,74 та 3,47 мМ ріст бактерій виявився дещо інтенсивнішим, ніж у середовищі із фумаратом за ідентичних концентрацій (рис. 3). За наявності у середовищі 5,21–10,41 мМ ферум (III) цитрату біомаса, нагромаджена бактеріями, практично не відрізнялася від біомаси, нагромадженої бактеріями у середовищі із фумаратом за цих самих концентрацій. На відміну від росту бактерій у середовищі із $C_6H_5O_7Fe$, зі зростанням концентрацій фумарату у середовищі культивування з 1,74 до 3,47 мМ спостерігали зростання нагромадження біомаси бактерій усіх штамів (до 2,29 і 2,48 г/л відповідно), але найбільшу біомасу (до 2,60 г/л) бактерії нагромаджували у середовищі із фумаратом за концентрації 5,21 мМ. Із подальшим зростанням концентрацій фумарату у середовищі від 6,94 до 10,41 мМ біомаса знижувалася та не перевищувала 2,39 г/л, можливо, у зв'язку з лімітуванням росту бактерій іншими факторами середовища.

Упродовж перших 6–8 діб культивування у середовищі якісно виявляли іони тривалентного феруму, які повністю відновлювалися бактеріями на десяту добу й у середовищі їх не виявляли (табл. 1). Це, можливо, зумовлено переходом штамів у стаціонарну фазу росту, у якій сповільнені окисно-відновні процеси. Результати кількісного визначення вмісту іонів феруму (II) в культуральній рідині показали, що в середовищі з іонами феруму (III) як єдиним акцептором електронів тривалентний ферум

відновлюється бактеріями практично повністю, відносна кількість утвореного феруму (II) становить 98,6–100,0% (табл. 2). Нагромадження іонів феруму (II) у середовищі свідчить про те, що детоксикація феруму (III) сірковідновними бактеріями відбувається шляхом його відновлення до менш токсичної форми.

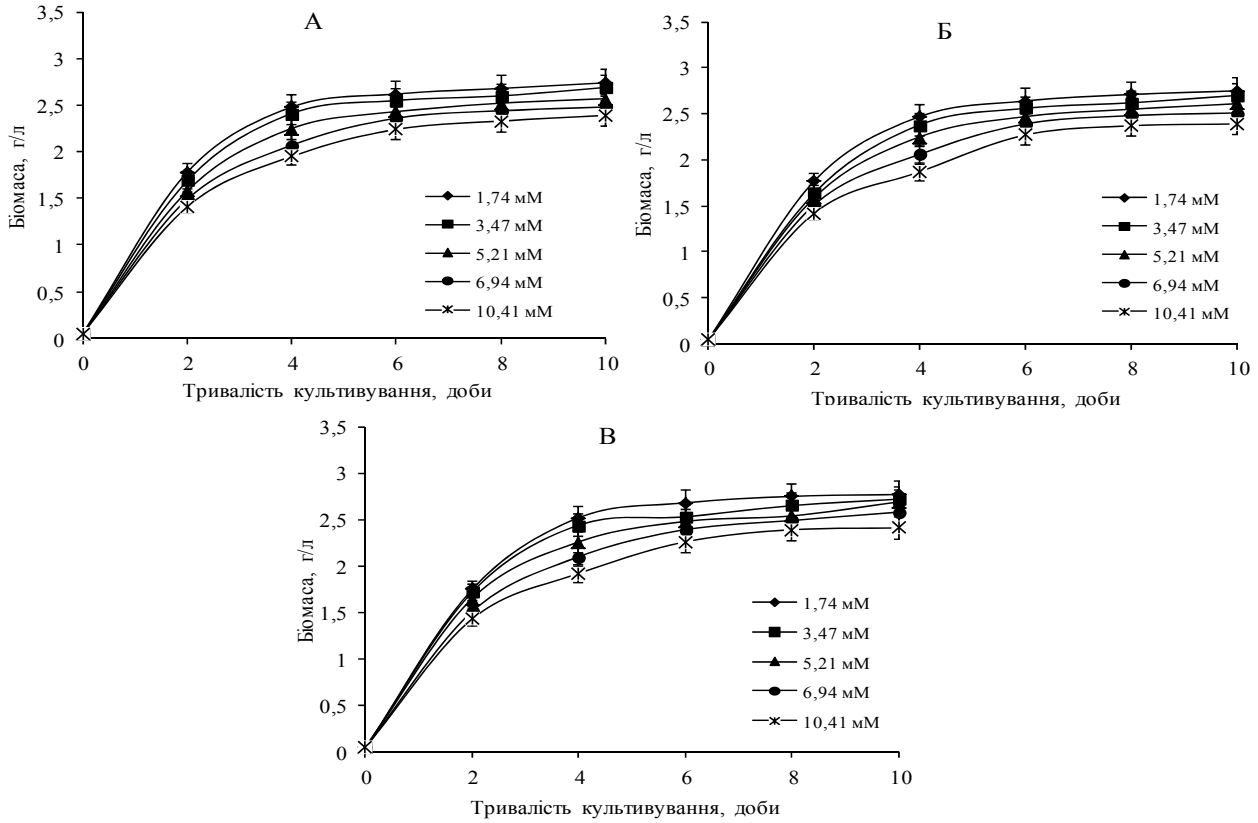


Рис. 2. Нагромадження біомаси *D. acetoxidans* IMB B-7384 (А), *Desulfuromonas sp.* Yavor-5 (Б), *Desulfuromonas sp.* Yavor-7 (В) під час росту у середовищі із $C_6H_5O_7Fe$ за різних концентрацій, цистеїном (0,2 г/л) і натрій цитратом (17,86 мМ)

Таким чином, сірковідновні бактерії використовують іони феруму (III) як акцептор електронів за концентрацій 1,74–10,41 мМ $C_6H_5O_7Fe$ у середовищі. Незначна різниця в нагромадженні біомаси бактеріями за використання 5,21–10,41 мМ феруму (III) цитрату та фумарату зумовлена, очевидно, токсичністю для клітин іонів металу, оскільки високий окисно-відновний потенціал пари Fe (III)/Fe (II) зі зростанням концентрацій акцептора електронів у середовищі не забезпечував зростання рівня нагромадження біомаси. Навпаки, спостерігали його зниження. Найбільшу біомасу (до 2,77 г/л) бактерії штаму *Desulfuromonas sp.* Yavor-7 нагромаджували у середовищі з 1,74 мМ $C_6H_5O_7Fe$. За 10 діб культивування бактерії всіх штамів повністю використали наявні у середовищі іони феруму (III).

Більшість мікроорганізмів, здатних відновлювати іони феруму (III), можуть також використовувати іони мангану (IV) та інших металів із змінною валентністю як акцептори електронів у процесі анаеробного дихання (Lovley, 2006; Aklujkar et al., 2013; Gescher and Kappler, 2013). Токсичний вплив MnO_2 на сірковідновні бактерії виявлявся у зниженні інтенсивності їх росту за збільшення концентрації акцептора електронів у середовищі культивування від 1,74 до 10,41 мМ (рис. 4). Найбільшу біомасу бактерії нагромаджували у середовищі з найнижчим вмістом манган (IV) оксиду – 1,74 мМ (до 1,35 г/л), і найменшу – із найвищим – 10,41 мМ (до 1,15 г/л). Закономірності росту бактерій у середовищі із фумаратом і натрій лактатом чи натрій цитратом не відрізнялися, найвищу біомасу (до 2,54 г/л) бактерії також нагромаджували за концентрації фумарату у середовищі 5,21 мМ (рис. 5). Хоча окисно-відновний потенціал у пари Mn (IV)/Mn (II) (E_0' = +1,23 В) вищий, ніж у пари Fe (III)/Fe (II) (E_0' = +0,77 В), і значно вищий, ніж у пари фумарат/сукцинат (E_0' = +0,03 В) (Lengeler et al., 2005), використання манган (IV) оксиду мікроорганізмами виявилося дуже сповільненим. За наявності у середовищі MnO_2 за концентрації 1,74 мМ біомаса бактерій була у 2,05 і 1,62 раза нижчою, ніж у середовищі із $C_6H_5O_7Fe$ і фумаратом відповідно за цієї ж концентрації. Іони мангану (IV) виявляли у середовищі протягом усього часу культивування бактерій (табл. 3), що свідчить про неповне їх використання бактеріями у процесі росту, очевидно, у зв'язку з їх високою токсичністю для клітин за концентрацій 1,74–10,41 мМ, а також майже абсолютною нерозчинністю MnO_2 за pH близьким до 7.

Сірковідновні бактерії використовують іони мангану (IV) як акцептор електронів у процесі анаеробного дихання за концентрацій 1,74–10,41 мМ MnO_2 у середовищі. Виявлено майже вдвічі нижчий вихід біомаси за використання бактеріями манган (IV) оксиду, порівняно з використанням ними ферум (III) цитрату та фумарату за всіх досліджених концентрацій акцепторів електронів у середовищі.

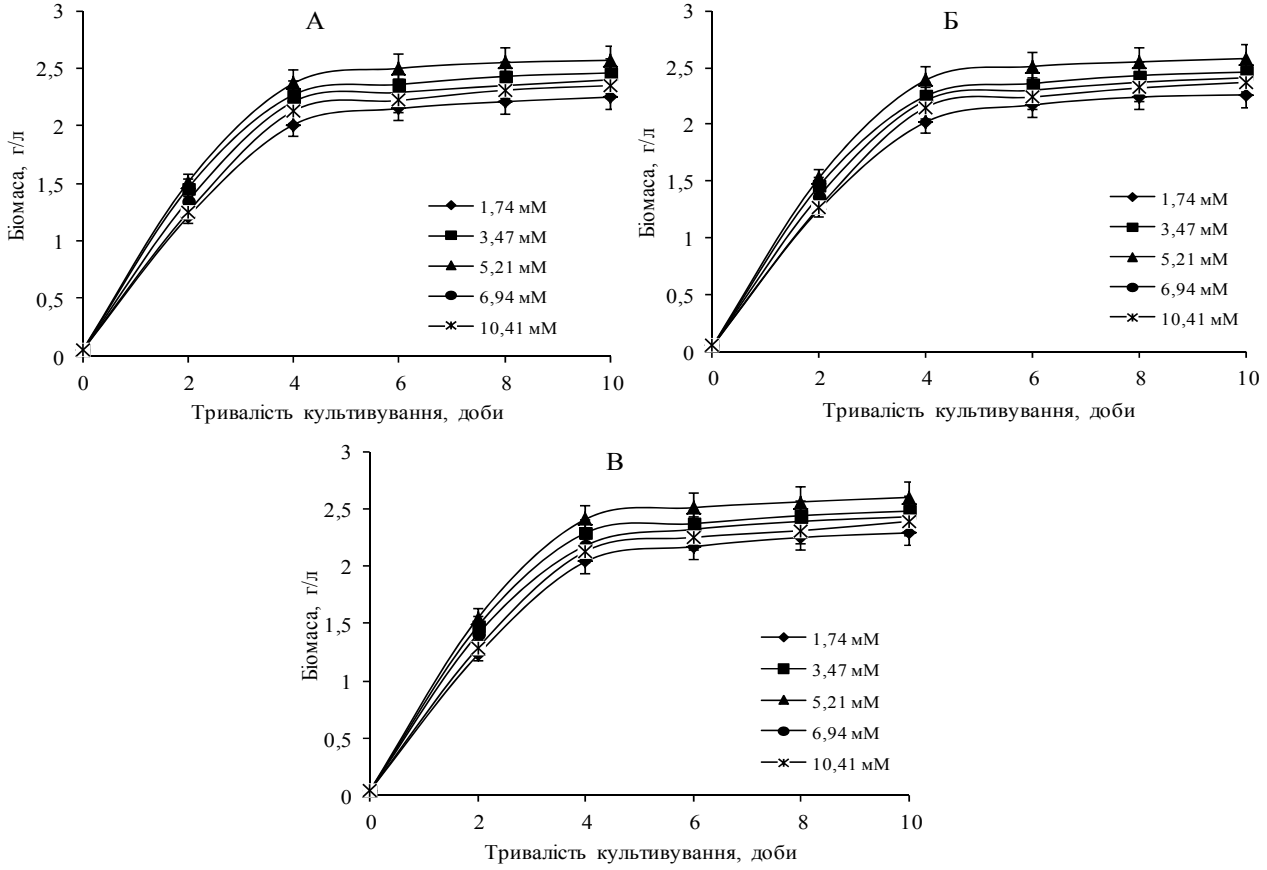


Рис. 3. Нагромадження біомаси *D. acetoxidans* IMB B-7384 (А), *Desulfuromonas sp.* Yavor-5 (Б), *Desulfuromonas sp.* Yavor-7 (В) під час росту у середовищі із фумаратом за різних концентрацій, цистеїном (0,2 г/л) та натрій цитратом (17,86 мМ)

Таблиця 1

Відновлення Fe^{3+} бактеріями під час росту в середовищі із $C_6H_5O_7Fe$, цистеїном (0,2 г/л) та натрій цитратом (17,86 мМ)

Тривалість культивування, доба	Початкова концентрація Fe^{3+} у середовищі, мМ				
	1,74	3,47	5,21	6,94	10,41
D. acetoxidans IMB B-7384					
0	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+
6	+	+	+	+	+
8	–	+	+	+	+
10	–	–	–	–	–
Desulfuromonas sp. Yavor-5					
0	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+
6	+	+	+	+	+
8	–	–	+	+	+
10	–	–	–	–	–
Desulfuromonas sp. Yavor-7					
0	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+
6	+	+	+	+	+
8	–	–	–	+	+
10	–	–	–	–	–

Примітки: "+" – наявність Fe^{3+} у середовищі; "–" – відсутність Fe^{3+} у середовищі.

Таблиця 2

Утворення Fe^{2+} бактеріями після 10 діб росту у середовищі із $C_6H_5O_7Fe$ (3,47 мМ), цистеїном (0,2 г/л) і натрій цитратом (17,86 мМ)

Початкова концентрація Fe^{3+} у середовищі, мМ	Концентрація Fe^{2+}, мМ	Fe^{2+}, %
D. acetoxidans IMB B-7384		
1,74	1,73 ± 0,03	99,4 ± 0,1
3,47	3,42 ± 0,02	98,6 ± 0,3
5,21	5,17 ± 0,04	99,3 ± 0,2
6,94	6,88 ± 0,05	99,1 ± 0,4
10,41	10,34 ± 0,03	99,3 ± 0,2
Desulfuromonas sp. Yavor-5		
1,74	1,73 ± 0,01	99,8 ± 0,1
3,47	3,45 ± 0,03	99,4 ± 0,2
5,21	5,19 ± 0,05	99,6 ± 0,1
6,94	6,91 ± 0,04	99,6 ± 0,3
10,41	10,35 ± 0,02	99,4 ± 0,2
Desulfuromonas sp. Yavor-7		
1,74	1,74 ± 0,01	100,0 ± 0,4
3,47	3,46 ± 0,02	99,7 ± 0,2
5,21	5,20 ± 0,04	99,8 ± 0,2
6,94	6,93 ± 0,03	99,9 ± 0,1
10,41	10,38 ± 0,02	99,7 ± 0,3

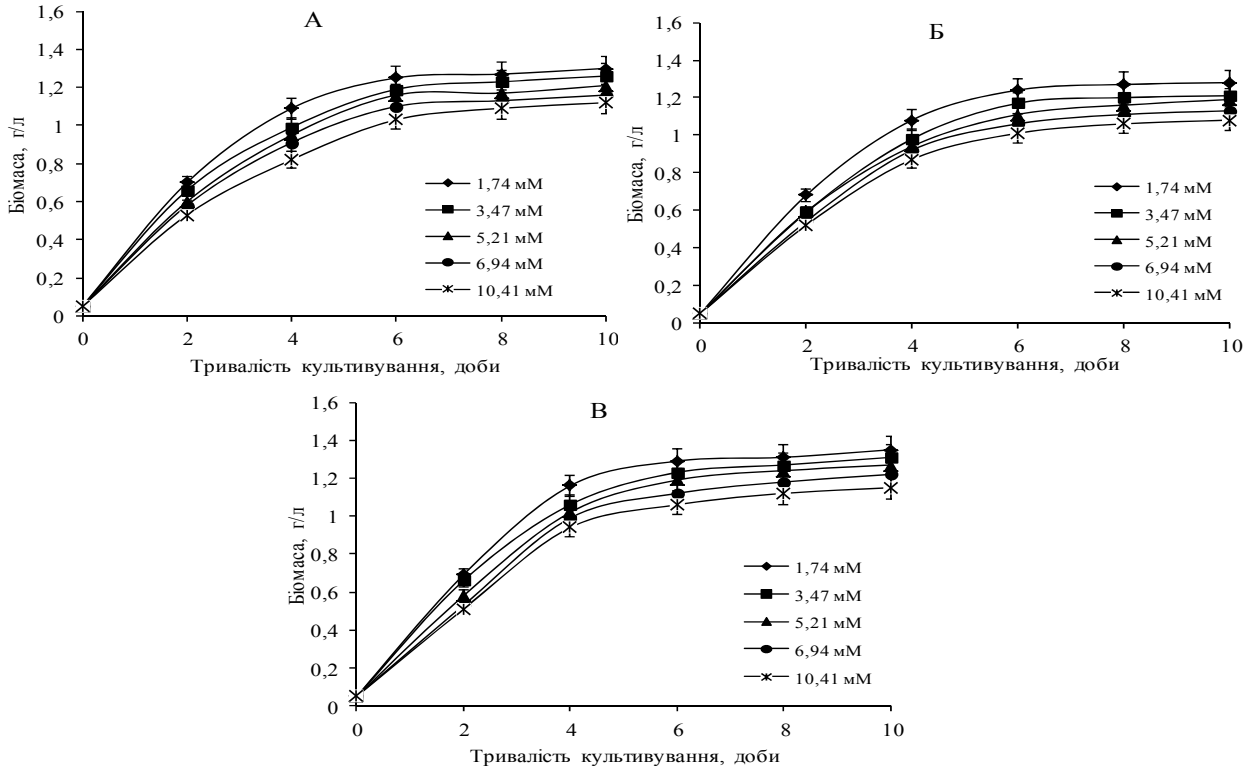


Рис. 4. Нагромадження біомаси *D. acetoxidans* IMB B-7384 (А), *Desulfuromonas sp.* Yavor-5 (Б), *Desulfuromonas sp.* Yavor-7 (В) під час росту у середовищі з MnO_2 за різних концентрацій, цистеїном (0,2 г/л) і натрій лактатом (17,86 мМ)

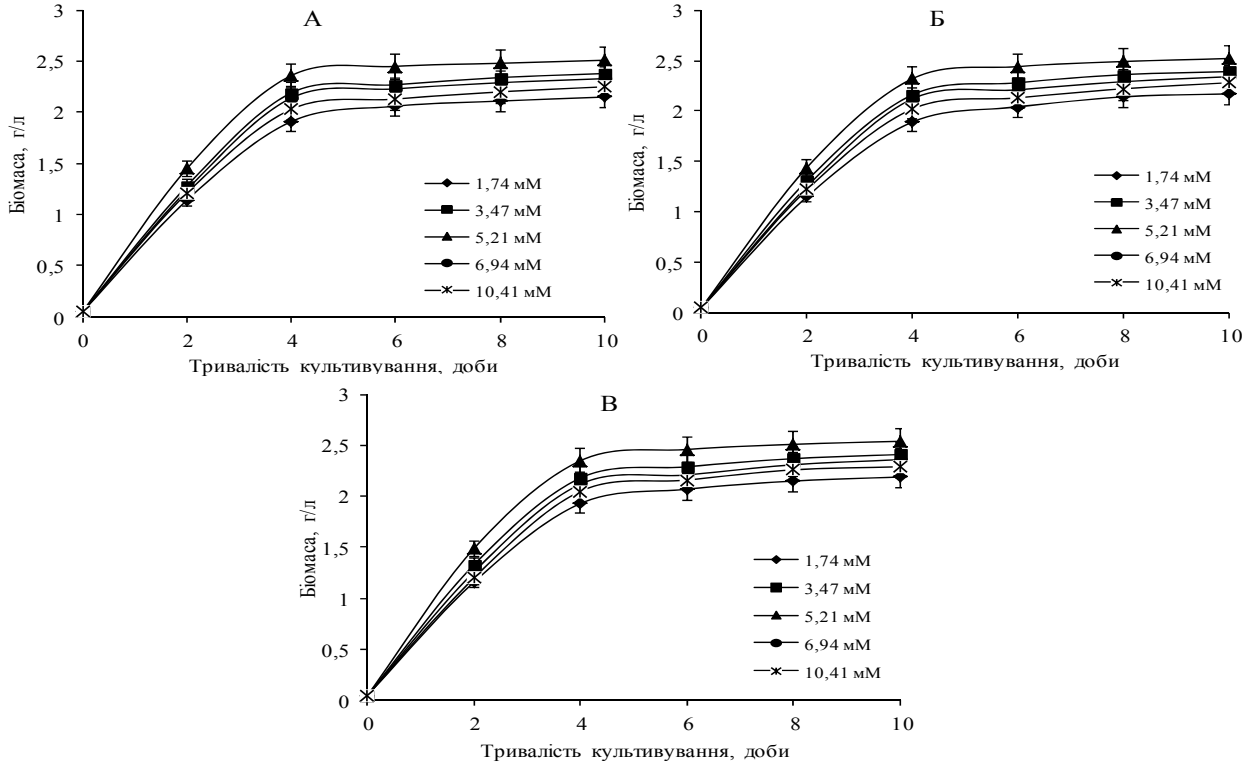


Рис. 5. Нагромадження біомаси *D. acetoxidans* IMB B-7384 (А), *Desulfuromonas sp.* Yavor-5 (Б), *Desulfuromonas sp.* Yavor-7 (В) під час росту у середовищі з фумаратом за різних концентрацій, цистеїном (0,2 г/л) і натрій лактатом (17,86 мМ)

Найбільшу біомасу (до 1,35 г/л) бактерії штаму *Desulfuromonas sp.* Yavor-7 нагромаджували у середовищі з 1,74 мМ MnO_2. За 10 діб культивування бактерії всіх штамів повністю не відновили наявні у середовищі іони мангану (IV). Незважаючи на те, що відновлення у процесі анаеробного дихання розчинного у

воді ферум (III) цитрату та нерозчинного піролюзиту (манган (IV) оксиду) бактеріями роду *Desulfuromonas* відбувається з різною інтенсивністю, у донних відкладах відновлення сполук перехідних важких металів мікроорганізмами відіграє важливу роль у процесі окиснення органічних субстратів (Lovley, 2006; Richter et al., 2012; Gescher and Kappler, 2013).

Таблиця 3

Відновлення Mn^{4+} бактеріями під час росту у середовищі з MnO_2, цистеїном (0,2 г/л) і натрій лактатом (17,86 мМ)

Тривалість культивування, доби	Початкова концентрація Mn^{4+} у середовищі, мМ				
	1,74	3,47	5,21	6,94	10,41
D. acetoxidans IMB B-7384					
0	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+
6	+	+	+	+	+
8	+	+	+	+	+
10	+	+	+	+	+
Desulfuromonas sp. Yavor-5					
0	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+
6	+	+	+	+	+
8	+	+	+	+	+
10	+	+	+	+	+
Desulfuromonas sp. Yavor-7					
0	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+
6	+	+	+	+	+
8	+	+	+	+	+
10	+	+	+	+	+

Примітки: "+" – наявність Mn^{4+} у середовищі; "–" – відсутність Mn^{4+} у середовищі.

Вивчення фізіолого-біохімічних властивостей штаму *Desulfuromonas sp.* Yavor-7, який нагромаджував найбільшу біомасу під час росту в середовищі з іонами феруму (III) та мангану (IV) за усіх концентрацій, порівняно з іншими штамами, уявляється найдоцільнішим для подальших досліджень із метою більш повного розкриття його біотехнологічного потенціалу.

Висновки

Виділені з озера Яворівське штами сірковідновних бактерій використовують іони феруму (III) та мангану (IV) як акцептори електронів у процесі анаеробного дихання за концентрацій 1,74–10,41 мМ $C_6H_5O_7Fe$ і MnO_2 у середовищі. Стійкість до високих концентрацій досліджених сполук важких металів (до 10,41 мМ) забезпечує бактеріям здатність виживати в забруднених середовищах. Виділені штами можуть бути використані для розроблення технологій ремедіації довкілля від сполук сульфуру та важких металів.

Бібліографічні посилання

Aklujkar, M., Coppi, M.V., Leang, C., Kim, B.C., Chavan, M.A., Perpetua, L.A., Giloteaux, L., Liu, A., Holmes, D.E., 2013. Proteins involved in electron transfer to Fe (III) and Mn (IV) oxides by *Geobacter sulfurreducens* and *Geobacter uraniireducens*. Microbiology 159(3), 515–535.

Bilyy, O.I. Vasyliv, O.M., Hnatush, S.O., 2014. The anode biocatalyst with simultaneous transition metals pollution control. Technology and application of microbial fuel cells. InTech, Rijeka, Croatia.

Cologgi, D.L., Lampa-Pastirk, S., Speers, A.M., Kelly, S.D., Reguera, G., 2011. Extracellular reduction of uranium via *Geobacter* conductive pili as a protective cellular mechanism. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 108, 15248–15252.

Dey, U., Chatterjee, S., Mondal, N.K., 2016. Isolation and characterization of arsenic-resistant bacteria and possible application in bioremediation. Biotechnology Reports 10, 1–7.

Fitzgeralda, L.A., Petersenb, E.R., Learyc, D.H., Nadeaud, L.J., Sotoe, C.M., Rayf, R.I., Littlef, B.J., Ringeisena, B.R., Johnsond, G.R., Vorae, G.J., Biffingera, J.C., 2013. *Shewanella frigidimarina* microbial fuel cells and the influence of divalent cations on current output. Biosens. Bioelectron. 40(1), 102–109.

Fonseca, B.M., Paquete, C.M., Neto, S.E., Pacheco, I., Soares, C.M., Louro, R.O., 2013. Mind the gap: Cytochrome interactions reveal electron pathways across the periplasm of *Shewanella oneidensis* MR-1. Biochem. J. 449(1), 101–108.

Gescher, J., Kappler, A., 2013. Microbial metal respiration: From geochemistry to potential applications. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

Gralnick, J.A., 2012. On conducting electron traffic across the periplasm. Biochm. Soc. Trans. 40(6), 1178–1180.

Gudz, S.P., Peretiatko, T.B., Moroz, O.M., Hnatush, S.O., Klym, I.R., 2011. Rehulyuvannya rivnya sul'fativ, sirkovodnyu ta vazhkykh metaliv u tekhnohennykh vodoymakh sulfatvidnovljuval'nymy bakterijamy [Regulation of sulfates, hydrogen sulfide and hard metals level in technogenic reservoirs by sulfate reducing bacteria]. Microbiologichny Zhurnal 73(2), 33–38 (in Ukrainian).

Gudz, S.P., Hnatush, S.O., Moroz, O.M., Peretiatko, T.B., Vasyliv, O.M., 2013. Svidotstvo pro deponuvannya shtamu bakteriy *Desulfuromonas acetoxidans* Ya-2006 u Depozytariyi Instytutu mikrobiolohiyi i virusolohiyi im. D. K. Zabolotnoho NAN Ukrayiny z nadannyam reyestratsiynoho nomeru IMV V-7384 [Certificate of deposition of bacteria *Desulfuromonas acetoxidans* Ya-2006 strain in the Depository of D.K. Zabolotny Institute of Microbiology and Virology of the NAS of Ukraine with appropriation of registration number IMV V-7384] (in Ukrainian).

Gudz, S.P., Hnatush, S.O., Yavorska, G.V., Bilinska, I.S., Borsukevych, B.M., 2014. Praktykum z mikrobiologii [Workshop on microbiology]. Lviv. Nac. Univ. imeni Ivana Franka. Ser. Biol. Stud., Lviv (in Ukrainian).

Harris, D.S., 2003. Quantitative chemical analysis. W.H. Freeman, New York.

Iwahori, K., Watanabe, J., Tani, Y., Seyama, H., Miyata, N., 2014. Removal of heavy metal cations by biogenic magnetite nanoparticles produced in Fe(III)-reducing microbial enrichment cultures. J. Biosci. Bioeng. 117(3), 333–335.

Karavajko, G.I., Kuznetsov, S.I., Golomzyk, A.I., 1972. Rol' mikroorganyzmov v vyshhelachyvanyy metallov iz rud [The role of microorganisms in release of metals from minerals]. Nauka, Moscow (in Russian).

Kiran, M.G., Pakshirajan, K., Das, G., 2016. Heavy metal removal from multicomponent system by sulfate reducing bacteria: Mechanism and cell surface characterization. J. Hazard. Mater. In press.

Kreshkov, A.P., 1961. Osnovy analytycheskoj himyy [Basis of analytical chemistry]. Goshimizdat, Moscow (in Russian).

Lengeler, J., Drevs, G., Schlegel, G., 2005. Sovremennaja mikrobyologyja: Prokaryoty [Modern Microbiology: Prokaryotes]. Mir, Moscow (in Russian).

Limcharoensuk, T., Sooksawat, N., Sumarnrote, A., Awutpet, T., Kruatrachue, M., Pokethitiyook, P., Auesukaree, C., 2015. Bioaccumulation and biosorption of Cd^{2+} and Zn^{2+} by bacteria iso-

lated from a zinc mine in Thailand. Ecotox. Environ. Safe. 122, 322–330.

Liu, L., Lee, D.-J., Wang, A., Ren, N., Su, A., Lai, J.-Y., 2016. Isolation of Fe (III)-reducing bacterium, *Citrobacter sp.* LAR-1, for startup of microbial fuel cell. Int. J. Hydrogen Energ. 41(7), 4498–4503.

Lovley, D., 2006. Dissimilatory Fe (III)- and Mn (IV)-reducing prokaryotes. The Procaryotes. Springer-Verlag, LLC, New York.

Lovley, D.R., 1995. Microbial reduction of iron, manganese and other metals. Adv. Agron. 54, 175–231.

Lovley, D.R., Giovannoni, S.J., White, D.C., Champine, J.E., Phillips, E.J. P., Gorby, Y.A., Goodwin, S., 1993. *Geobacter metallireducens* gen. nov. sp. nov., a microorganism capable of coupling the complete oxidation of organic compounds to the reduction of iron and other metals. Arch. Microbiol. 159, 336–344.

Mardanov, A.V., Slododkina, G.B., Slobodkin, A.I., Beletsky, A.V., Gavrilov, S.N., Kublanov, I.V., Bonch-Osmolovskaya, E.A., Skryabin, K.G., Ravin, N.V., 2015. The *Geoglobus acetivorans* genome: Fe (III) reduction, acetate utilization, autotrophic growth, and degradation of aromatic compounds in a hyperthermophilic archaeon. Appl. Environ. Microbiol. 81(3), 1003–1012.

Moroz, O., Gul', N., Galushka, A., Zvir, G., Borsukevych, B., 2014. Vykorystannja riznyh akceptoriv elektroniv bakterijamy *Desulfuromonas sp.*, vydilenymy z ozera Javorivs'ke [Different electron acceptors usage by bacteria of *Desulfuromonas sp.* isolated from Yavorivske Lake]. Visn. Lviv. Univ. Ser. Biol. 65, 322–334 (in Ukrainian).

Moroz, O.M., 2013. Utvorennja gidrogen sul'fidu sirkovidnovljuval'nymy bakterijamy za vplyvu solej vazhkyh metaliv [Hydrogen sulfide production by sulfur reducing bacteria under the influence of hard metals]. Visn. Lviv. Univ. Ser. Biol. 61, 154–165 (in Ukrainian).

Moroz, O.M., Peretiatko, T.B., Klym, I.R., Borsukevych, B.M., Yavorska, G.V., Kulachkovsky, A.R., 2013. Sirkovidnovljuval'ni bakterii' ozera Javorivs'ke: Dejaki morfologichni, kul'tural'ni i fiziologichni osoblyvosti [Sulfur reducing bacteria from Yavorivske Lake: Some morphological, cultural and physiological peculiarities]. Nauk. Visn. Uzhgorod. Univ. Ser. Biol. 35, 34–41 (in Ukrainian).

Moroz, O.M., Yavorska, G.V., Muravel', N.O., Klym, I.R., 2012. Vidnovlennja ferumu (III) sulfatvidnovljuval'nymy i sirkovidnovljuval'nymy bakterijamy [Reduction of ferrum (III) by sulfate reducing and sulfur reducing bacteria]. Studia Biologica 6(2), 161–172 (in Ukrainian).

Mustapha, M.U., Halimoon, N., 2015. Screening and isolation of heavy metal tolerant bacteria in industrial effluent. Procedia Environ. Sci. 30, 33–37.

Qian, X., Mester, T., Morgado, L., Arakawa, T., Sharma, M.L., Inoue, K., Joseph, C., Salgueiro, C.A., Maroney, M.J., Lovley, D.R., 2011. Biochemical characterization of purified OmcS, a c-type cytochrome required for insoluble Fe (III) reduction in *Geobacter sulfurreducens*. Biochim. Biophys. Acta 1807(4), 404–412.

Rabus, R., Venceslau, S.S., Wöhlbrand, L., Voordouw, G., Wall, J.D., Pereira, I.A.C., 2015. A post-genomic view of the ecophysiology, catabolism and biotechnological relevance of sulphate-reducing prokaryotes. Chapter 2. Adv. Microb. Physiol. 66, 55–321.

Richter, K., Schicklberger, M., Gescher, J., 2012. Dissimilatory reduction of extracellular electron acceptors in anaerobic respiration. Appl. Environ. Microbiol. 78(4), 913–921.

Roden, E.E., Lovley, D.R., 1993. Dissimilatory Fe (III) reduction by the marine microorganism Desulfuromonas acetoxidans. Appl. Environ. Microbiol. 59, 734–742.

Schicklberger, M., Bucking, C., Schuetz, B., Heide, H., Gescher, J., 2011. Involvement of the *Shewanella oneidensis* decaheme cytochrome MtrA in the periplasmic stability of the beta-barrel protein MtrB. Appl. Environ. Microbiol. 77, 1520–1523.

Si, Y., Zou, Y., Liu, X., Si, X., Mao, J., 2015. Mercury methylation coupled to iron reduction by dissimilatory iron-reducing bacteria. Chemosphere 122, 206–212.

Smirnova, G.F., Podgorsky, V.S., 2013. Vosstanovlenie hromatov *Pseudomonas sp.* sht. 10 v prisutstvii nekotoryh tjazhjolyh metallov i al'ternativnyh akceptorov jelektronov [Chromates reducing by *Pseudomonas sp.* str. 10 in presence of some heavy metals and alternative electron acceptors]. Microbiologichny Zhurnal 75(4), 8–12 (in Russian).

Tebo, B.M., 1995. Metal precipitation by marine bacteria: Potential for biotechnological applications. Genetic engineering – principles and methods. Plenum Press, New York.

Tebo, B.M., Obraztsova, A.Y., 1998. Sulfate-reducing bacterium grows with Cr (VI), U (VI), Mn (IV), and Fe (III) as electron acceptors. FEMS Microbiol. Lett. 162, 193–198.

Tremblay, P.-L., Summers, Z.M., Glaven, R.H., Nevin, K.P., Zengler, K., Barrett, C.L., Qiu, Y., Palsson, B.O., Lovley, D.R., 2011. A c-type cytochrome and a transcriptional regulator responsible for enhanced extracellular electron transfer in *Geobacter sulfurreducens* revealed by adaptive evolution. Environ. Microbiol. 13(1), 13–23.

Tsvetkova, N.M., Pakhomov, O.Y., Serdyuk, S.M., Yakyba, M.S., 2016. Biologichne riznomanittja Ukrajiny. Dnipropetrovs'ka oblast'. Grunty. Metaly u gruntah [Biological diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Soils. Metalls in the soils]. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Viti, C., Marchi, E., Decorosi, F., Giovannetti, L., 2014. Molecular mechanisms of Cr (VI) resistance in bacteria and fungi. FEMS Microbiol. Rev. 38(4), 633–659.

Wang, Q., Ding, D., Hu, E., Yu, R., Qiu, G., 2008. Removal of SO_4^{2-}, uranium and other heavy metal ions from simulated solution by sulfate reducing bacteria. T. Nonferr. Metal. Soc. 18(6), 1529–1532.

Wang, W., Feng, Y., Tang, X., Li, H., Du, Z., Yi, A., Zhang, X., 2015. Enhanced U(VI) bioreduction by alginate-immobilized uranium-reducing bacteria in the presence of carbon nanotubes and anthraquinone-2,6-disulfonate. J. Environ. Sci. 31, 68–73.

Wilkins, M.J., Callister, S.J., Miletto, M., Williams, K.H., Nicora, C.D., Lovley, D.R., Long, P.E., Lipton, M.S., 2011. Development of a biomarker for *Geobacter* activity and strain composition; proteogenomic analysis of the citrate synthase protein during bioremediation of U (VI). Microb. Biotechnol. 4(1), 55–63.

Zhuang, K., Ma, E., Lovley, D.R., Mahadevan, R., 2012. The design of long-term effective uranium bioremediation strategy using a community metabolic model. Biotechnol. Bioeng. 109(10), 2475–2483.

Надійшла до редколегії 07.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 96–102.

doi:10.15421/011611

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 577.1:612.015

Вплив кадмієвого навантаження на систему антиоксидантного захисту організму бугайців

Б.В. Гутий, С.Д. Мурська, Д.Ф. Гуфрій, І.І. Харів, Н.Д. Левківська,
Н.В. Назарук, М.Б. Гайдюк, О.Б. Прийма, О.Я. Білик, З.А. Гута

Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Ґжицького, Львів, Україна

Наведено результати досліджень впливу кадмієвого навантаження на стан ензимної та неензимної ланки системи антиоксидантного захисту організму молодняка великої рогатої худоби: на активність каталази, супероксиддисмутази, глутатіонпероксидази, рівень відновленого глутатіону, селену, вітамінів А та Е. Згодовування бугайцям кадмію хлориду у дозах 0,03 і 0,05 мг/кг маси тіла сприяло зниженню ензимної та неензимної ланок системи антиоксидантного захисту: супероксиддисмутази – на 31%, каталази – на 13%, глутатіонпероксидази – на 23%, відновленого глутатіону – на 10%, вітаміну А – на 28%, вітаміну Е – на 31%, селену – на 20%. Токсична дія кадмію сприяє зміні стаціонарних концентрацій радикальних метаболітів O_2^-, $^{\cdot}OH$, $HO_2^{\cdot}$, які, у свою чергу, ініціюють процеси перекисного окиснення ліпідів. Найнижчий рівень показників системи антиоксидантного захисту у крові молодняка великої рогатої худоби встановлено на 16- та 24-ту добу досліду, що пов'язано із посиленою активацією процесів ліпопероксидації та порушенням рівноваги між активністю антиоксидантної системи та інтенсивністю перекисного окиснення ліпідів. Згодовування бугайцям кадмію хлориду у дозах 0,03 і 0,05 мг/кг маси тварини неоднаково вплинуло на активність системи антиоксидантного захисту у їх крові. Чим більша кількість кадмію хлориду у кормі, тим нижча активність системи антиоксидантного захисту організму бугайців. Саме таким чином хлорид кадмію пригнічує систему антиоксидантного захисту, зокрема, знижуючи активність ензимної (каталазу, супероксиддисмутазу, глутатіонпероксидазу) та неензимної ланок (відновленого глутатіону, селену, вітамінів А та Е).

Ключові слова: кадмій; супероксиддисмутаза; каталаза; глутатіонпероксидаза; відновлений глутатіон; вітаміни; селен

Influence of cadmium loading on the state of the antioxidant system in the organism of bulls

B.V. Gutyj, S.D. Mursjka, D.F. Hufrij, I.I. Hariv, N.D. Levkivska,
N.V. Nazaruk, M.B. Haydyuk, O.B. Priyma, O.Y. Bilyk, Z.A. Guta

National University of Lviv Veterinary Medicine and Biotechnologies named after S.Z. Gzhytskyj, Lviv, Ukraine

This article presents the results of research on the influence of cadmium loading on the state level of enzymatic and non-enzymatic antioxidant links of the antioxidant defense system of the organisms of young cattle, such as the activity of catalase, superoxide dismutase, glutathione peroxidase, glutathione levels, selenium, vitamins A and E. It was found that feeding bull calves with cadmium chloride at doses of 0.03 and 0.05 mg/kg of body weight helped to reduce both the enzymatic and non-enzymatic link of antioxidant protection (superoxide dismutase 31%, catalase 13%, glutathione peroxidase 23%, reduced glutathione 10%, vitamin A 28%, vitamin E 31%, selenium 20%). Toxic effects of cadmium promotes change in steady-state concentrations of radical metabolites O_2^-,$OH^{\cdot}$, $HO_2^{\cdot}$, which, in turn, trigger the process of lipid peroxidation. The lowest level of indicators of antioxidant defense system in the blood of young cattle was registered on the sixteenth and twenty-fourth days of the experiment, which is associated with increased activation of lipid peroxidation and the disturbaance of the balance between the antioxidant system and lipid peroxidation intensity. The activity of the antioxidant defense system in the blood was different for calves fed with cadmium chloride at doses of 0.03 and 0.05 mg/kg of animal mass. The more cadmium chloride in the feed, the lower the activity of the antioxidant defense system of the calves' organisms was registered. Thus cadmium chloride depresses the

Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Ґжицького, вул. Пекарська, 50, Львів, 79010, Україна
Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies named after S.Z. Gzhytskyj, 50, Pekarska Str., Lviv, 79010, Ukraine
Tel.: +38-068-136-20-54. E-mail: bvh@ukr.net

antioxidant defense system, which specifically involves lowering the activity of enzymatic links (catalase, superoxide dismutase, glutathione peroxidase) and non-enzymatic links (reduced glutathione, selenium, vitamins A and E).

Keywords: cadmium; superoxide dismutase; catalase; glutathione peroxidase; reduced glutathione; vitamins; selenium

Вступ

Забруднення сільськогосподарських угідь важкими металами в основному відбувається за рахунок атмосферних викидів підприємств (Kabata-Pendias, 2004; Massadeh and Al-Safi, 2005), відходів тваринницьких ферм, унаслідок застосування мінеральних добрив та отрутохімікатів (Hansen et al., 2001; Song et al., 2004). Органічні добрива (гній і компост) також містять значну кількість важких металів. У результаті внесення у ґрунт органіки в ньому зростає концентрація таких хімічних елементів як кадмій, свинець, мідь, цинк, залізо, марганець (Chaney et al., 2001; Kulbachko et al., 2011; Brygadyrenko and Ivanyshyn, 2015; Tsvetkova et al., 2016). Враховуючи повільне виведення важких металів із ґрунту, за тривалого надходження навіть відносно невеликих кількостей кадмію та свинцю, їх концентрація із часом може досягти дуже високих показників. Забрудненість навколишнього середовища кадмієм і його негативний вплив на організм тварин, особливо молодняка великої рогатої худоби, становить гостру проблему. Тому вивчення патогенезу кадмієвого токсикозу у сільськогосподарських тварин особливо актуальне (Gutij, 2013).

Надходження Cd^{2+} пов'язане з екологічним ризиком для організму через кумулятивну його токсичність щодо органів і систем. Воно спричинює зниження інтенсивності росту та продуктивності тварин. Накопичення згаданого вище важкого металу в компонентах природного середовища збільшує небезпеку його надходження в організм і становить загрозу для здоров'я людини та тварини. Це негативно впливає на ефективність тваринницької галузі. Власне тому необхідне поглиблене дослідження фармакотоксикологічних і біохімічних процесів, що лежать в основі зумовлених кадмієм метаболічних розладів і порушень життєвих функцій організму тварин.

Результати багатьох експериментів вказують на те, що в організмі ссавців кадмій проявляє токсичний вплив на низку органів і систем, зокрема на серцево-судинну, статеву, видільну, дихальну, опорно-рухову систему, гемопоез (Fregoneze et al., 1997; Rodríguez et al., 2001; Pavan Kumar et al., 2004; Uetani et al., 2005). До найнебезпечніших впливів належать канцерогенні та мутагенні ефекти цього елемента (Lin Peng et al., 2015). Однак багато аспектів цієї проблеми ще й досі не з'ясовано.

У літературі наявний великий обсяг інформації щодо впливу гострої та хронічної форм кадмієвого токсикозу організму людини й експериментальних тварин (Ali et al., 1986; Salvatori et al., 2004; Liu et al., 2008). Результати багатьох досліджень вказують на те, що існують істотні відмінності в ефектах метаболізму одноразових високих доз і тривалого впливу малих доз кадмію. За умов інтоксикації організму тварин сполуками кадмію виникає анемія, пригнічення функціонального стану імунної системи та інші розлади процесів кровотворення (Honskyy et al., 2001).

Гостра форма кадмієвого токсикозу іноді зі смертельним наслідком не часто має нині місце, проте синдром хронічної форми токсикозу спостерігається значно частіше (Honskyy et al., 2001; Al-Attar, 2011). Клінічні ознаки хронічного отруєння тварин супроводжуються різким зниженням поїдання кормів, зменшенням маси тіла, сповільненням росту тварин, порушенням функції нирок, протеїнурії, дисфункцією печінки, анемією, некрозом сім'яників, збільшенням неонатальної смертності.

Механізми впливу кадмію на систему антиоксидантного захисту останнім часом інтенсивно вивчаються на лабораторних тваринах (Hutiy, 2012), однак процеси, що лежать в основі розвитку кадмієвого токсикозу у молодняка великої рогатої худоби, досі остаточно не з'ясовані. Дані літератури про взаємозв'язок між індукованим кадмієм пошкодженням клітин печінки та активністю процесів ПОЛ часто суперечливі. Не вивчено видові відмінності реакції системи антиоксидантного захисту на дію металу, особливості метаболічної відповіді ензимної та неензимної її ланок на тривале надходження Cd^{2+} в низьких та високих концентраціях, що зумовлює актуальність таких досліджень. Вивчення цих процесів дозволить глибоко розкрити досі невідомі особливості процесів метаболізму у великої рогатої худоби за умов кадмієвого навантаження.

Мета досліджень – з'ясувати вплив кадмієвого навантаження на стан системи антиоксидантного захисту організму молодняка великої рогатої худоби.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проводили на базі фермерського господарства с. Іванівці Жидачівського району Львівської області на 15 бугайцях шестимісячного віку, української чорно-рябої молочної породи, із яких сформували три групи по п'ять тварин у кожній:

– контрольна група (К), бугайці перебували на стандартному раціоні;

– І дослідна група (Д1), бугайцям згодовували з кормом кадмію хлорид у дозі 0,03 мг/кг маси тіла;

– ІІ дослідна група (Д2), бугайцям згодовували з кормом кадмію хлорид у дозі 0,05 мг/кг маси тіла.

Під час проведення досліджень дотримувалися правил, обов'язкових для виконання зоотехнічних дослідів щодо підбору та утримання тварин-аналогів у групах, технології заготівлі, використання та обліку спожитих кормів. Раціон тварин збалансований за поживними та мінеральними речовинами, що забезпечували їх потребу в основних елементах живлення.

Дослід тривав упродовж 30 діб. Кров для аналізу брали з яремної вени на 1, 8, 16, 24 та 30-ту добу досліду. Глутатіонпероксидазну активність (ГП) визначали за швидкістю окиснення глутатіону за наявності гідропероксиду третинного бутилу та вмістом відновленого глутатіону у крові (Vlizlo et al., 2012). Визначення каталазної активності проводили методом Koroljuk et al. (1988). Принцип методу базується на здатності пероксиду водню утворювати із солями молібдату стійкий кольоровий комплекс. Визначення активності супероксиддисмутази (СОД) проводили методом Dubinina et al. (1983). Метод

визначення полягає у відновленні нітросинього тетразолію супероксидними радикалами, які утворюються в реакції між феназинметасульфатом і відновленою формою нікотинамідаденіндинуклеотиду. Метод визначення вмісту селену (Se) полягає у кислотній мінералізації проб сумішшю азотної та хлорної кислот, відновленні шестивалентного селену до Se^{4+} та утворенні комплексу селенистої кислоти із 2,3-діамінофталіном-піазоселенолу, величина флюоресценції якого пропорційна вмісту селену у пробі (Vlizlo et al., 2012). Концентрацію вітамінів А та Е визначали методом високоефективної рідинної хроматографії (Vlizlo et al., 2012).

Усі маніпуляції із тваринами проводили відповідно до Європейської конвенції про захист хребетних тварин, яких використовують з експериментальною та науковою метою (Страсбург, 1986 р.).

Математичну обробку результатів досліджень опрацьовували статистично за допомогою пакета програм Statistica 6.0. Розбіжності між середніми значеннями вважали статистично вірогідними за $P < 0,05$ (ANOVA).

Результати та їх обговорення

Початкові стадії процесу вільнорадикального окиснення контролюються ензимом супероксиддисмутазою, яка нейтралізує супероксидний радикал і, відповідно, зменшує загальний токсичний вплив активних форм кисню (Bielenichev et al., 2002; Vucic et al., 2006). У таблиці 1 наведено активність супероксиддисмутази у крові бугайців, яким згодовували хлорид кадмію у дозах 0,03 і 0,05 мг/кг маси тіла тварини.

Таблиця 1

Активність супероксиддисмутази (ум. од./мг білка) у крові бугайців за кадмієвого навантаження (x ± SE)

Час дослідження крові, доба після початку досліду	Групи тварин		
	контрольна	дослідна 1	дослідна 2
Початок досліду	0,59 ± 0,010	0,60 ± 0,014	0,62 ± 0,012
1	0,60 ± 0,011	0,65 ± 0,015*	0,69 ± 0,014***
8	0,63 ± 0,010	0,55 ± 0,010***	0,53 ± 0,011***
16	0,62 ± 0,010	0,49 ± 0,010***	0,45 ± 0,011***
24	0,61 ± 0,012	0,48 ± 0,011***	0,42 ± 0,010***
30	0,62 ± 0,011	0,50 ± 0,011***	0,47 ± 0,012***

Примітки: ступінь вірогідності порівняно з даними контрольної групи: * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$; n = 5.

Середня активність даного ензиму на початку експерименту у крові всіх дослідних тварин перебуває у межах величин 0,59–0,62 ум. од./мг білка. Після згодовування токсичної сполуки активність супероксиддисмутази у крові обох дослідних груп на першу добу досліду зросла відносно контрольної групи на 8% і 15%. У подальшому встановили поступове зниження активності цього ензиму: на восьму добу досліду у середньому 0,55 і 0,53 ум. од./мг білка. На 24-ту добу досліду активність супероксиддисмутази була найнижчою, відносно контрольної групи вона знизилася на 21% і 31% відповідно. На 30-ту добу досліду активність ензиму почала дещо зростати, однак залишилася на низькому рівні.

Активність супероксиддисмутази тісно пов'язана з активністю каталази, яка захищає організм від високотоксичних кисневих радикалів. Занадто різке підвищення активності СОД без відповідної активації каталази само по собі цитотоксичне. Каталаза каталізує розщеплення перекису водню з утворенням води та кисню (Pereira et al., 1998; Bielenichev et al., 2002). Зміна активності каталази у бугайців кадмієвого навантаження наведена у таблиці 2.

За дії хлориду кадмію у дозі 0,03 мг/кг маси тіла тварини відбувається зниження активності ензиму порівняно з початковими даними: на першу добу – на 1,3%, на восьму – на 4%, на 16-ту добу – на 10%. Найнижчою активність ензиму була на 24-ту добу досліду. У подальшому активність каталази почала зростати до початкових величин і на 30-ту добу досліду становила 6,03 ± 0,11 одиниць.

Після згодовування хлориду кадмію у дозі 0,05 мг/кг маси тіла у тварин виявлено такі самі зміни, як і у першій дослідній групі тварин, але активність каталази була значно нижчою (на 24-ту добу – 5,65 ± 0,11 одиниць). Порівняно з початком досліду, на 1, 8, 16 і 30-ту добу після уведення токсиканта активність каталази була, відповідно, на 2%, 5%, 12% та 8% нижчою.

Таблиця 2

Активність каталази (од.) у сироватці крові бугайців за кадмієвого навантаження (x ± SE)

Час дослідження крові, доба після початку досліду	Групи тварин		
	контрольна	дослідна 1	дослідна 2
Початок досліду	6,49 ± 0,14	6,51 ± 0,15	6,53 ± 0,12
1	6,57 ± 0,13	6,48 ± 0,14	6,45 ± 0,13
8	6,54 ± 0,15	6,28 ± 0,10	6,21 ± 0,12
16	6,58 ± 0,14	5,95 ± 0,11**	5,76 ± 0,14**
24	6,49 ± 0,12	5,86 ± 0,13**	5,65 ± 0,11***
30	6,51 ± 0,15	6,03 ± 0,11**	5,99 ± 0,12**

Примітки: див. табл. 1.

До згодовування хлориду кадмію активність глутатіонредуктази та глутатіонпероксидази була у межах фізіологічних величин. Після згодовування хлориду кадмію активність глутатіонпероксидази на першу добу досліду зросла на 5,0–5,5% (табл. 3). У подальшому активність ензиму поступово знижувалась.

Таблиця 3

Активність глутатіонпероксидази (нмоль NADPH/хв на 1 мг білка) у сироватці крові бугайців за кадмієвого навантаження (x ± SE)

Час дослідження крові, доба після початку досліду	Групи тварин		
	контрольна	дослідна 1	дослідна 2
Початок досліду	36,2 ± 1,20	36,4 ± 1,21	36,2 ± 1,23
1	36,1 ± 1,18	37,9 ± 1,25	38,1 ± 1,21
8	36,3 ± 1,19	32,4 ± 1,12**	31,1 ± 1,13**
16	36,4 ± 1,21	30,5 ± 1,14**	29,2 ± 1,15*
24	36,2 ± 1,22	28,7 ± 1,20**	27,9 ± 1,24**
30	36,5 ± 1,25	32,1 ± 1,15**	31,6 ± 1,20**

Примітки: див. табл. 1.

Найнижчою активність глутатіонпероксидази у сироватці крові дослідних тварин була на 16- та 24-ту добу досліду. У дослідної групи тварин, яким згодовували хлорид кадмію у дозі 0,03 мг/кг, активність ензиму знизилася

в указані періоди відповідно на 11% і 16%, у дослідної групи тварин, тваринам якої згодовували хлорид кадмію у дозі 0,05 мг/кг, активність ензиму знизилася на 14% і 20% відповідно. На 30-ту добу досліду відмічаємо дещо підвищену активність глутатіонпероксидази, однак порівняно з контрольною групою вона залишалася на низькому рівні.

Найважливіший антиоксидант глутатіонової системи антиоксидантного захисту – глутатіон, який в організмі тварин виконує багато функцій: захист від вільних радикалів, підтримка функції мембран, участь у метаболізмі ксенобіотиків, вплив на активність ензимів (Ferreira et al., 1999; Bielenichev et al., 2002). Глутатіон володіє прямою антиоксидантною дією. Відновлений глутатіон виступає донором електронів для нейтралізації активних форм кисню. Рівень відновленого глутатіону у крові бугайців за кадмієвого навантаження наведено у таблиці 4. На першу добу досліду рівень відновленого глутатіону у крові тварин, яким згодовували хлорид кадмію у дозі 0,03 мг/кг, був на 5% більшим за величини контрольної групи. На восьму добу досліду показник почав знижуватися на 9% відносно попередньої доби досліду, на 16-ту добу становив 30,3 мг%, а на 24-ту добу був нижчим на 10% відносно контрольної групи. На 30-ту добу відмічено зростання рівня відновленого глутатіону у першої дослідної групи тварин.

Після згодовування хлориду кадмію у дозі 0,05 мг/кг маси тіла рівень відновленого глутатіону на початку досліду збільшувався, однак починаючи з восьмої доби досліду помічали зниження показника до 29,9 мг% на 16-ту добу. На 24-ту добу досліду рівень відновленого глутатіону коливався у тих самих межах, як і у попередньому випадку. На 30-ту добу досліду рівень глутатіону почав зростати, однак порівняно з контрольною групою тварин він був нижчим на 6%.

Таблиця 4

Рівень відновленого глутатіону (мг%) у сироватці крові бугайців за кадмієвого навантаження (x ± SE)

Час дослідження крові, доба після початку досліду	Групи тварин		
	контрольна	дослідна 1	дослідна 2
Початок досліду	31,70 ± 0,53	32,40 ± 0,53	31,95 ± 0,58
1	32,40 ± 0,53	34,17 ± 0,55**	34,21 ± 0,62**
8	31,95 ± 0,50	31,14 ± 0,65	30,99 ± 0,60
16	32,19 ± 0,45	30,28 ± 0,54**	29,95 ± 0,65**
24	32,84 ± 0,65	29,65 ± 0,65**	29,49 ± 0,55**
30	32,16 ± 0,60	30,71 ± 0,66	30,25 ± 0,65**

Примітки: див. табл. 1.

Збільшення рівня відновленого глутатіону на першу добу досліду правдоподібно пов'язане з надходженням токсичних елементів, які запускають реакції утворення вільних радикалів і посилення процесів перекисного окиснення ліпідів. У подальшому зниження рівня відновленого глутатіону пояснюється виснаженням глутатіонової системи за утворення великої кількості вільних радикалів і продуктів перекисного окиснення ліпідів.

Інтенсивність утворення вільних радикалів в організмі тварин залежить від концентрації оксигену у тканинах, а також від активності ензимних і неензимних систем. Важливі антиоксиданти, які належить до неензимних систем антиоксидантного захисту, – вітаміни груп А та Е. Механізм антиоксидантної дії вказаних сполук базується на зменшенні кількості вільного кисню у клітині та підвищенні активності процесів окиснення та фосфорилювання (Bielenichev et al., 2002).

На початку досліду середній вміст вітаміну А у крові бугайців за кадмієвого навантаження (табл. 5) перебував у межах величин 0,81–0,83 мкмоль/л.

Таблиця 5

Вміст вітаміну А (мкмоль/л) у крові бугайців за кадмієвого навантаження (x ± SE)

Час дослідження крові, доба після початку досліду	Групи тварин		
	контрольна	дослідна 1	дослідна 2
Початок досліду	0,82 ± 0,024	0,83 ± 0,029	0,81 ± 0,030
1	0,81 ± 0,027	0,79 ± 0,017	0,78 ± 0,018
8	0,84 ± 0,025	0,74 ± 0,020**	0,71 ± 0,018**
16	0,80 ± 0,020	0,69 ± 0,015**	0,67 ± 0,014***
24	0,82 ± 0,026	0,64 ± 0,020***	0,59 ± 0,014***
30	0,83 ± 0,022	0,69 ± 0,020**	0,65 ± 0,018***

Примітки: див. табл. 1.

Після згодовування токсиканта вміст вітаміну А у крові бугайців почав знижуватися на 12% і 15% відповідно у першої та другої дослідної груп. На 16-ту добу досліду вміст вітаміну А у крові першої дослідної групи знизився на 14%, у другої – на 16%. На 24-ту добу середній вміст вітаміну А перебував у межах 0,59–0,64 мкмоль/л.

У таблиці 6 наведено зміни вмісту вітаміну Е за кадмієвого навантаження. Даний вітамін належить до ендогенних антиоксидантів, які захищають мембрану клітин від атаки вільних радикалів. За кадмієвого навантаження бугайців вміст вітаміну Е в їх крові протягом усього досліду знижується. Вірогідне зменшення вмісту вітаміну виявлено з восьмої доби досліду. У бугайців, яким згодовували хлорид кадмію у дозі 0,03 мг/кг маси тіла, середній вміст вітаміну у крові складав 3,6 мкмоль/л, у бугайців, яким згодовували хлорид кадмію у дозі 0,05 мг/кг – 3,3 мкмоль/л. На 16-ту добу досліду вміст вітаміну Е у крові дослідних груп знизився відносно контрольної групи тварин на 15% і 23%. На 24-ту добу досліду вміст вітаміну Е у крові тварин першої та другої груп був найнижчим (відповідно 3,1 та 2,9 мкмоль/л).

Таблиця 6

Вміст вітаміну Е (мкмоль/л) у крові бугайців за кадмієвого навантаження (x ± SE)

Час дослідження крові, доба після початку досліду	Групи тварин		
	контрольна	дослідна 1	дослідна 2
Початок досліду	4,1 ± 0,14	4,2 ± 0,13	4,1 ± 0,11
1	4,0 ± 0,13	3,9 ± 0,15	3,8 ± 0,14
8	4,1 ± 0,11	3,6 ± 0,12**	3,3 ± 0,11***
16	4,0 ± 0,10	3,4 ± 0,13**	3,1 ± 0,11***
24	4,2 ± 0,10	3,1 ± 0,14***	2,9 ± 0,12***
30	3,8 ± 0,11	3,4 ± 0,14**	3,1 ± 0,13**

Примітки: див. табл. 1.

Істотне зниження вмісту вітамінів А та Е вказує не лише на патологічний стан печінки, а і на посилення оксидаційних процесів, пов'язаних зі зниженням активності ензимів антиоксидантної системи (Bielenichev et al., 2002).

Сполуки кадмію володіють високою біологічною активністю, вони легко утворюють комплексні сполуки із білками, нуклеїновими кислотами, чим легко інактивують низку ензимів. Пригнічення активності ензимів антиоксидантної системи зумовлює накопичення великої кількості продуктів перекисного окиснення ліпідів, які у свою чергу руйнують мембрани клітин, тканин і органів.

Селен – один із важливих елементів антиоксидантного захисту організму тварин. Антиоксидантна дія його зумовлена нейтралізацією найнебезпечніших агресивних вільних радикалів (Bielenichev et al., 2002). Середній вміст селену у крові бугайців за кадмієвого навантаження (табл. 7) на початку досліду перебував у межах 46,3–51,0 мкг/л. Починаючи з першої доби досліду вміст селену у крові бугайців двох дослідних груп поступово знижувався. На восьму добу досліду вміст селену у дослідних групах тварин відповідно знизився на 6% і 9% відносно контрольної групи. На 16-ту добу у тварин, яким давали хлорид кадмію у дозі 0,03 мг/кг маси тіла, досяг 43,2 мкг/л, а у тварин, яким давали хлорид кадмію у дозі 0,05 мг/кг маси тіла, – 42,3 мкг/л.

Таблиця 7

Вміст селену (мкг/л) у крові бугайців за кадмієвого навантаження (x ± SE)

Час дослідження крові, доба після початку досліду	Групи тварин		
	контрольна	дослідна 1	дослідна 2
Початок досліду	46,3 ± 0,95	47,1 ± 0,90	51,0 ± 0,85
1	49,2 ± 0,85	45,2 ± 0,85**	45,1 ± 0,95**
8	47,1 ± 0,86	44,3 ± 0,92**	43,0 ± 0,95**
16	46,6 ± 0,78	43,2 ± 0,94**	42,3 ± 0,83**
24	50,0 ± 0,85	41,3 ± 0,81***	40,1 ± 0,95***
30	48,3 ± 0,65	44,5 ± 0,96**	42,1 ± 0,85***

Примітки: див. табл. 1.

На 24-ту добу досліду середній вміст селену у крові бугайців дослідних груп був найнижчим: 41,3 і 40,1 мкг/л. На 30-ту добу вміст селену почав поступово підвищуватися. Однак порівняно з показниками контрольної групи вміст селену був нижчим у бугайців першої групи на 8%, другої – на 12,5%. Зниження вмісту селену в організмі тварин за кадмієвого навантаження вказує на пригнічення антиоксидантної системи в організмі тварин у цілому. Очевидно, зниження активності ензимної та неензимної ланки системи антиоксидантного захисту за умов кадмієвого навантаження зумовлене тим, що кадмій сприяє посиленому утворенню вільних радикалів та активних форм кисню, у результаті чого порушується баланс між продуктами пероксидації та антиоксидантами. Зниження ензимної ланки антиоксидантного захисту у крові бугайців за умов кадмієвого навантаження зумовлене тим, що кадмій сприяв активації вільнорадикального окисного процесу (Hutiy, 2012).

Результати експерименту вказують на те, що кадмій істотно впливає на процеси метаболізму клітин печінки, таким чином стимулюючи процеси ПОЛ та пригнічуючи активність ензимів антиоксидантної системи. Кадмій сприяє збільшенню вмісту активних форм оксигену у клітинах прямим і опосередкованим шляхом. Реакційно активні форми оксигену індукують перекисне окиснення ліпідів та інші процеси, що спричинюють до деструктивні зміни клітин печінки. За таких умов зменшення рівня антиоксидантного захисту клітин печінки у тварин, інтоксикованих кадмієм, може посилювати шкідливий вплив цього елемента на організм у цілому (Honskyy et al., 2001). Сполуки кадмію володіють високою біологічною активністю, вони легко утворюють комплексні сполуки із білками, нуклеїновими кислотами, чим легко інактивують низку ензимів. Найкраще вивчений прояв гострої форми кадмієвого токсикозу в організмі тварин – шкідливий вплив на функціональний стан печінки внаслідок морфологічних і біохімічних змін гепатоцитів після одноразових ін'єкцій сполук даного елемента у дозах, що перевищують 0,5–1,0 мг/кг маси тіла.

Особливість шкідливої дії кадмію – швидке його засвоєння організмом і повільне виведення, що зумовлює кумуляцію металу у тканинах (Lu et al., 2005). Кадмій накопичується в основному у печінці та нирках, має тривалий період напіввиведення (до 30 років), тобто у прикладному аспекті можна вважати, що для тварин депонування кадмію в організмі пожиттєве. Уведений внутрішньовенно або інтраперитонеально кадмій пошкоджує перш за все печінку, а вже далі – інші органи (Hwang and Wang, 2001; Gupta et al., 2004). Токсичність кадмію пов'язана зі здатністю елемента спричиняти пероксидазну реакцію ліпідів мембран гепатоцитів (Watjen and Beyersman, 2004). До того ж знижується активність окремих ензимів, зокрема глутатіонпероксидази, глутатіонредуктази, глюкозо-6-фосфатази, що може бути тестом ранньої діагностики на ушкодження тканини печінки (El-Shahat et al., 2009). Дані літератури про взаємозв'язок між індукованим кадмієм пошкодженням клітин печінки та активністю процесів ПОЛ теж часто суперечливі. Одні дослідники вважають, що ці явища незалежні, основний руйнівний вплив металу пов'язують лише з порушенням енергетичного метаболізму гепатоцитів (Antonio et al., 1998; El-Shahat et al., 2009; Al-Azemi et al., 2010). Переважна більшість дослідників вважає, що кадмій спричинює посилення процесів перекисного окиснення ліпідів, знижує активність антиоксидантних ензимів: глутатіонпероксидази, супероксиддисмутази, каталази (El-Shahat et al., 2009; Al-Attar, 2011). Кадмій активує ПОЛ не тільки в паренхіматозних органах, а й у тканинах нирок і головного мозку (El-Refaiy and Eissa, 2012). Уведення 3,3 мг/кг (0,05 DL_{50}) хлориду кадмію протягом 30 діб змінювало прооксидно-антиоксидний статус печінки щурів. До того ж спостерігалося різке підвищення вмісту дієнових кон'югатів, за цих умов активність глутатіонпероксидази суттєво знижувалася. Пригнічення активності каталази, супероксиддисмутази та глутатіонпероксидази, а також вмісту вітаміну Е та аскорбінової кислоти у печінці за впливу кадмію виявлено в інших наукових працях (Gupta et al., 2004).

Висновки

Згодовування бугайцям хлориду кадмію у дозах 0,03 і 0,05 мг/кг маси тіла протягом 30 діб спричинило розвиток хронічного кадмієвого токсикозу. Згодовування бугайцям хлориду кадмію у дозі 0,05 мг/кг зумовило вірогідне зниження рівня неензимної та ензимної системи антиоксидантного захисту організму бугайців, на що вказує зни-

ження активності супероксиддисмутази, каталази, глутатіонпероксидази, вмісту відновленого глутатіону, селену та вітамінів А та Е у їх крові. На 16- і 24-ту добу досліду рівень ензимної та неензимної системи антиоксидантного захисту організму бугайців був найнижчим.

Проведені дослідження дали можливість глибше розкрити патогенез токсичної дії кадмію на організм бугайців та використати ці дані для розроблення антидоту при кадмієвій інтоксикації. Отримані дані будуть застосовані у подальшому вивчені системи антиоксидантного захисту та процесів перекисного окиснення ліпідів крові бугайців для розробки антидотного препарату для лікування тварин при кадмієвому токсикозі.

Бібліографічні посилання

Al-Attar, A.M., 2011. Antioxidant effect of vitamin E treatment on some heavy metalsinduced renal and testicular injuries in male mice. Saudi J. Biol. Sci. 18, 63–72.

Al-Azemi, M., Omu, F.E., Kehinde, E.O., Anim, J.T., Oriowo, M.A., Omu, A.E., 2010. Lithium protects against toxic effects of cadmium in the rat testes. J. Assist. Reprod. Genet. 27, 469–476.

Ali, M.M., Murthy, R.C., Chandra, S.V., 1986. Developmental and longterm neurobehavioral toxicity of low-level in utero Cd exposure in rats. Neurobeh. Toxicol. Ter. 8, 463–468.

Antonio, M.T., Benito, M.J., Leret, M.L., Corpas, I., 1998. Gestation administration of cadmium alters the neurotransmitter levels in newborn rat brains. J. Appl. Toxicol. 18, 83–88.

Bielenichev, I.F., Kovalenko, S.I., Dunaiev, V.V., 2002. Antyoksydanty: Suchasne uiavlennia, perspektyvy stvorennia [Antioxidants: Modern idea, the prospects of creating]. Liky 1, 25–29 (in Ukrainian).

Brygadyrenko, V., Ivanyshyn, V., 2015. Changes in the body mass of *Megaphyllum kievense* (Diplopoda, Julidae) and the granulometric composition of leaf litter subject to different concentrations of copper. Journal of Forest Science 61(9), 369–376.

Chaney, R.L., Ryan, J.A., Kukier, U., Brown, S.L., 2001. Heavy metal aspects of compost use. In: Stoffella, P.J., Khan, B.A. (ed.) Compost utilization in horticultural cropping systems. CRC Press LLC, Boca Raton. 324–359.

Dubinina, E.E., Sal'nikova, L.J., Efimova, L.F., 1983. Aktivnost' i izofermentnyj spektr superoksiddismutazy jeritrocytov [Activity and isoenzyme spectrum of erythrocyte superoxide dismutase]. Lab. Delo 10, 30–33 (in Russian).

El-Refaiy, A.I., Eissa, F.I., 2012. Protective effects of ascorbic acid and zinc against cadmium-induced histopathological, histochemical and cytogenetic changes in rats. Comunicata Scientiae 3(3), 162–180.

El-Shahat, A.E., Gabr, A., Meki, A.R., Mehana, E.S., 2009. Altered testicular morphology and oxidative stress induced by cadmium in experimental rats and protective effect of simultaneous green tea extract. Int. J. Morphol. 27(3), 757–764.

Ferreira, A.L.A., Machado, P.E.A., Matsubara, L.S., 1999. Lipid peroxidation, antioxidant enzymes and glutathione levels in human erythrocytes exposed to colloidal iron hydroxide *in vitro*. Braz. J. Med. Biol. Res. 32(6), 689–694.

Fregoneze, J.B., Marinho, C.A., Soares, T., Castro, L., Sarmento, C., Cunha, M., Gonzalez, V., Oliveira, P., Nascimento, T., Luz, C.P., Santana, J.P., De-Oliveira, I.R., e-Castro-e-Silva, E., 1997. Lead (Pb^{2+}) and cadmium (Cd^{2+}) inhibit the dipsogenic action of central beta-adrenergic stimulation by isoproterenol. Braz. J. Med. Biol. Res. 30(3), 419–423.

Gupta, R.S., Gupta, E.S., Dhakal, B.K., Thakur, A.R., Ahnn, J., 2004. Vitamin C and vitamin E protect the rat testes from cadmium – induced reactive oxygen species. Mol. Cells 17(1), 132–139.

Gutij, B., 2013. Wpływ dodatków paszowych Meweselu i Metifenu na poziom produktów peroksydacji lipidów w warunkach przewlekłego zatrucia kadmem. Pasze Przemysłowe Słowe NR4, 24–26.

Hansen, K.H., Pedersen, A.J., Ottosen, L.M., Villumsen, A., 2001. Speciation and mobility in straw and wood combustion fly ash. Chemosphere 45, 123–128.

Honskyy, Y.I., Yastremskaya, S.O., Boychuk, B.R., 2001. Vikovi osoblyvostsi porushennya peroksydnoho okyslennya lipidiv i aktyvnosti enerhozabezpechuvalnyh fermentiv pry kadmiyeviy intoksykatsiyi [Age features breach of lipid peroxidation and activity of enzymes in utility cadmium intoxication]. Medichna chimiya – Medical Chemistry 3(1), 16–19 (in Ukrainian).

Hutiy, B.V., 2012. Vplyv chlorydu kadmiyu na intensyvnist procesiv perekysnogo okisnenya lipidiv ta stan systemy antyoksydantnoho zahystu organizmu schuriv [Effect of cadmium chloride on the intensity of lipid peroxidation and antioxidant status of the body of rats]. Bulletin of Sumy National Agrarian University 7, 31–34 (in Ukrainian).

Hwang, D.F., Wang, L.C., 2001. Effect of taurine on toxicity of cadmium in rats. Toxicology 167(3), 173–180.

Kabata-Pendias, A., 2004. Soil–plant transfer of trace elements – an environmental issue. Geoderma 122, 143–149.

Koroljuk, M.A., Ivanova, L.I., Majorova, I.G., Tokarev, V.E., 1988. Metod opredelenija aktivnosti katalazy [The method for determining the activity of catalase]. Lab. Delo 1, 16–18 (in Russian).

Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), Sustainable agricultural development. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.

Liu, J., Qian, S.Y., Guo, Q., Jiang, J., Waalkes, M.P., Mason, R.P., Kadiiska, M.B., 2008. Cadmium generates reactive oxygen- and carbon-centered radicalspecies in rats: Insights from *in vivo* spin-trappingstudies. Free Radic. Biol. Med. 45, 475–481.

Lu, J., Jin, T., Nordberg, G., Nordberg, M., 2005. Metallothionein gene expression in peripheral lymphocytes and renal dysfunction in a population environmentally exposed to cadmium. Toxicol. Appl. Pharmacol. 206, 150–156.

Massadeh, A.M., Al-Safi, S., 2005. Analysis of cadmium and lead: Their immunosuppressive effects and distribution in various organs of mice. Biol. Trace Elem. Res. 108, 279–286.

Pavan Kumar, G., Prasad, M.N.V., 2004. Cadmium-inducible proteins in *Ceratophyllum demersum* L. (a fresh water macrophyte): Toxicity bioassays and relevance to cadmium detoxification. B. Environ. Contam. Tox. 73(1), 174–181.

Peng, L., Huang, Y., Zhang, J., Peng, Y., Lin, X., Wu, K., Huo, X., 2015. Cadmium exposure and the risk of breast cancer in Chaoshan population of southeast China. Environ. Sci. Pollut. R. 22(24), 19870–19878.

Peng, L., Wang, X., Huo, X., Xu, X., Lin, K., Zhang, J., Huang, Y., Wu, K., 2015. Blood cadmium burden and the risk of nasopharyngeal carcinoma: A case–control study in Chinese Chaoshan population. Environ. Sci. Pollut. R. 22(16), 12323–12331.

Pereira, B., Costa-Rosa, L.F.B.P., Bechara, E.J.H., Newsholme, P., Curi, R., 1998. Changes in the TBARs content and superoxide dismutase, catalase and glutathione peroxidase activities in the lymphoid organs and skeletal muscles of adrenodemedullated rats. Braz. J. Med. Biol. Res. 31(6), 827–833.

Rodríguez, E.M., Bigi, R., Medesani, D.A., Stella, V.S., Greco, L.S.L., Moreno, P.A.R., Monserrat, J.M., Pellerano, G.N.,

Ansaldo, M., 2001. Acute and chronic effects of cadmium on blood homeostasis of an estuarine crab, *Chasmagnathus granulata*, and the modifying effect of salinity. Braz. J. Med. Biol. Res. 34(4), 509–518.

Salvatori, F., Talassi, C.B., Salzgeber, S.A., Sipinosa, H.S., Bernardi, M.M., 2004. Embryotoxic and long-term effects of cadmium exposure during embryogenesis in rats. Neurotoxicol. Teratol. 26, 673–680.

Song, J., Zhao, F.J., Luo, Y.M., McGrath, S.P., Zhang H., 2004. Copper uptake by *Elsholtzia splendens* and *Silene vulgaris* and assessment of copper phytoavailability in contaminated soils. Environ. Pollut. 128, 307–315.

Tsvetkova, N.M., Pakhomov, O.Y., Serdyuk, S.M., Yakyba, M.S., 2016. Biologichne riznomanittja Ukrajiny. Dnipropetrovs'ka oblast'. Grunty. Metaly u gruntah [Biological diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Soils. Metalls in the soils]. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Uetani, M., Kobayashi, E., Suwazono, Y., Okubo, Y., Honda, R., Kido, T., Nogawa, K., 2005. Selenium, cadmium, zinc, copper, and iron concentrations in heart and aorta of patients exposed to environmental cadmium. B. Environ. Contam. Tox. 75(2), 246–250.

Vlizlo, V.V., Fedoruk, R.S., Ratych, I.B., 2012. Laboratorni metody doslidzhen u biolohiyi, tvarynnytstvi ta veterynarniy medytsyni [Laboratory methods of investigation in biology, stock-breeding and veterinary]. Spolom, Lviv (in Ukrainian).

Vucic, V., Isenovic, E.R., Adzic, M., Ruzdijic, S., Radojcic, M.B., 2006. Effects of gamma-radiation on cell growth, cycle arrest, death, and superoxide dismutase expression by DU 145 human prostate cancer cells. Braz. J. Med. Biol. Res. 39(2), 227–236.

Watjen, W., Beyersman, D., 2004. Cadmium-induced apoptosis in C6 glioma cells: Influence of oxidative stress. Biometal 17, 65–78.

Надійшла до редколегії 11.02.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 103–108.

doi:10.15421/011612

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 547.979.7+582.263

Пігментний склад *Chlorella vulgaris* за дії селеніту натрію та іонів металів

О.І. Боднар, Г.Б. Вінярська, О.В. Василенко, В.В. Грубінко

Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка, Тернопіль, Україна

Досліджували вміст пігментів у *Chlorella vulgaris* Beij. (Chlorophyta) за дії селеніту натрію у концентраціях із розрахунку на Se^{4+} 0,5, 5,0, 10,0 і 20,0 мг/дм^3 протягом іднієї, трьох та семи діб дії та за одночасної дії селеніту в концентрації 10,0 мг Se^{4+}/дм^3 і іонів Zn^{2+}, Mn^{2+}, Co^{2+},Cu^{2+}, Fe^{3+} у концентраціях 5,00, 0,25, 0,05, 0,008 та 0,002, мг/дм^3 відповідно протягом семи діб культивування водоростей із метою встановлення умов для отримання в аквакультурі ліпідної субстанції, збагаченої селеном і біоактивними металами. Вміст пігментів визначали спектрофотометрично. Клітинну стінку виділяли центрифугуванням у градієнті перколу та досліджували мікроскопіюванням. За дії 10,0 мг Se^{4+}/дм^3 окремо та одночасно з іонами досліджених металів вміст пігментів у хлорели збільшується в 1,5–2,5 раза в усіх варіантах експериментального впливу унаслідок зв'язування SeO_3^{2-} білками та ліпідами. Селен включається до всіх фракцій ліпідів (триацилгліцероли, діацилгліцероли, фосфоліпіди, неетерифіковані жирні кислоти), а максимальна кількість селенумісних ліпідів відмічена у хлоропластах. Збільшення вмісту каротиноїдів за дії експериментальних чинників відіграє виняткову роль у механізмі антиоксидативного захисту, що оберігає від руйнування хлорофіл та, відповідно, збільшує його кількість у клітинах. Зміни у функціонуванні фотосинтетичного апарату *Ch. vulgaris* відбиваються на всьому комплексі метаболічних перетворень. За концентрації селеніту 10,0 мг Se^{4+}/дм^3 і зазначених концентрацій іонів відповідних металів протягом 7 діб можливе успішне культивування хлорели, збагаченої селеном і біогенними металами.

Ключові слова: хлорела; селен (IV); мікроелементи; хлорофіли; каротиноїди; клітинна оболонка

Pigments content in *Chlorella vulgaris* under the influence of the sodium selenite and the ions of metals

O.I. Bodnar, H.B. Viniarska, O.V. Vasilenko, V.V. Grubinko

Ternopil National Pedagogical University named after Volodymyr Gnatiuk, Ternopil, Ukraine

We investigated the content of pigments in *Chlorella vulgaris* Beij. (Chlorophyta) under the influence of sodium selenite in concentrations based on Se^{4+} 0.5, 5.0, 10.0 and 20.0 mg/dm^3 during one, three and seven days and under the influence of the simultaneous action of selenite in concentrations 10 mg Se^{4+}/dm^3 and ions of Zn^{2+}, Mn^{2+}, Co^{2+},Cu^{2+}, Fe^{3+} in concentrations 5.00, 0.25, 0.05, 0.008 and 0.002 mg/dm^3 over seven days. This research was carried out to establish the conditions for obtaining algal lipidis substance enriched with selenium and biogenic metals in the aquaculture. The content of pigments was determined spectrophotometrically, the cellular walls were separated by centrifuge in the percoll gradient and investigated microscopically. The pigments content in the *Ch. vulgaris* increased by 1.5–2.5 times in comparison with the control sample under the influence of 10 mg Se^{4+}/dm^3 with and without metal ions, in all variants of experimental influence due to binding of SeO_3^{2-} with proteins and lipids. We found that selenium was included in all lipid fractions (triacylglycerols, dyacylglycerols, phospholipids, nonetherified fatty acids); the maximum amount of selenium-containing lipids was recorded in chloroplasts. The increase in the contents of carotenoids caused by the actions of experimental factors played an exceptional role in the mechanism of antioxidant protection that prevents destruction of chlorophyll and, accordingly, increases its amount in cells. Changes in the functioning of the photosynthetic apparatus of *Ch. vulgaris* affect the whole complex of metabolic transformation. Thus, the successful cultivation of chlorella, enriched with selenium and biogenic metals, is possible within seven days under the influence of 10 mg Se^{4+}/dm^3 and the above-mentioned concentration of metal ions.

Keywords: chlorella; selenium (IV); microelements; chlorophyll; carotenoids; cellular wall

Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка, вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027, Україна
Ternopil National Pedagogical University named after Volodymyr Gnatiuk, M. Krivonis Str., 2, Ternopil, 46027, Ukraine
Tel. +38-035-43-59-01. E-mail: bodnar_oi@yahoo.com, viniarska19@gmail.com, vasylenko_ol@ukr.net, v.grubinko@gmail.com

Вступ

Селен як есенціальний мікроелемент у водоростей бере участь у багатьох метаболічних процесах, зокрема, в регулюванні фотосинтезу (Zhou et al., 1997). Проте сполуки селену у високих концентраціях виявляють токсичну дію, пригнічують ріст, викликають порушення метаболізму та можуть спричиняти загибель водоростей (Minjuk et al., 2000). Вплив селену на водорості залежить від морфофункціональних особливостей їх окремих видів, концентрації сполук і ступеня окиснення селену у них, а також фізико-хімічних параметрів водного середовища (Bodnar et al., 2015). Доступність сполук селену для мікроводоростей також суттєво залежить від вмісту у культуральному середовищі іонів металів (Prevot and Soyer-Gobillard, 1986; Tsvetkova et al., 2016). Раніше нами показано, що іони деяких металів, насамперед біогенних, можуть як викликати порушення фізіолого-біохімічних процесів у водоростей, так і регулювати їх метаболізм у межах адаптивної реакції (Kostiuk and Grubinko, 2014; Grubinko et al., 2011). Результати цих робіт свідчать, що певні кількості сполук селену володіють здатністю знижувати токсичну дію окремих металів. Також селеніти розглядаються як джерело цього мікроелемента та здатні, взаємодіючи з іонами металів, сприяти їх накопиченню клітинами (Prevot and Soyer-Gobillard, 1986; Uminska, 1990). Високу біоакумуляцію неорганічних солей та утворення їх біокомплексів із макромолекулами клітин водоростей *in vitro* можна використати для одержання біологічно активних добавок, що містять необхідні мікроелементи, включно селен та іони біогенних металів (Zolotareva et al., 2008; Grubinko et al., 2014; Goltvjans'kyj, 2002).

Стійкість водоростей до екстремальних відхилень показників чинників навколишнього середовища забезпечується адаптаціями, насамперед фотосинтетичного апарату, який формує адаптаційний статус клітин водоростей шляхом біосинтезу ліпідів. Останні є джерелом енергії, а також забезпечують адаптивні структурно-фунціональні перебудови мембран (Vance et al., 2002).

За дії на водорості стресових чинників змінам насамперед піддається фотосинтетичний апарат клітин (Buchanam et al., 2015). Особливий інтерес для вивчення викликає адаптивна роль фотосинтетичних пігментів – хлорофілів a, b, каротиноїдів, феофітинів (Sun et al., 2014). Зміни, що викликають екстремальні стани у клітинах, індукують утворення вторинної клітинної стінки, що є структурою, виявленою у багатьох рослинних клітинах, розташованою між першою стінкою клітин і плазматичною мембраною (Buchanam et al., 2015). Раніше ми встановили формування такої стінки, яку назвали феноменом утворення «подвійних концентричних мембран» (Grubinko and Kostiuk, 2012), за дії іонів цинку при досягненні критичних рівнів його накопичення. При цьому з пулу метаболітів вилучаються необхідні сполуки для зв'язування токсикантів, що також вимагає посилення біосинтетичних процесів (Gorda and Grubinko, 2011). Дослідження змін, що відбуваються у фотосинтетичному апараті *Chorella vulgaris* Beij. – один із важливих етапів комплексного оцінювання впливу селеніту натрію та іонів металів на водорості.

Мета дослідження – встановити зміни пігментного складу та особливості морфології клітинної стінки у *Ch. vulgaris* за дії селеніту натрію окремо та за його спільної дії з іонами металів, установити оптимальні концентрації цих речовин для отримання альгосубстанції, збагаченої селеном та іонами біоактивних металів.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проводили на мікропопуляціях альгологічно чистої культури *Chorella vulgaris* Beij. CCAP-211/11в (Chlorophyta), яку вирощували в умовах накопичувальної культури на середовищі Фітцджеральда в модифікації Цендера та Горхема № 11 за температури +22…+25 ºС та освітлення 2500 лк, 16/8 год (Topachevskij, 1975). В експерименті до культури водоростей, відібраних у логарифмічній фазі росту, додавали водний розчин селеніту натрію у розрахунку на Se^{4+} – 0,5, 5,0, 10,0 і 20,0 мг/дм^3. Біомасу живих клітин відбирали на першу, третю та сьому добу експерименту.

Для вивчення спільної дії селеніту натрію та іонів металів селеніт вносили із розрахунку на Se^{4+} – 10,0 мг/дм^3, а солі металів у розрахунку на іон металу: Zn^{2+} ($ZnSO_4 \cdot 7H_2O$) – 5 мг/дм^3, Mn^{2+} ($MnSO_4$) – 0,25 мг/дм^3, Cu^{2+} ($CuSO_4 \cdot 5H_2O$) – 0,002 мг/дм^3, Fe^{3+} ($Fe_2(SO_4)_3$) – 0,008 мг/дм^3, Co^{2+} ($CoSO_4$) – 0,05 мг/дм^3. Контролем була культура, яку вирощували у середовищі без селеніту та солей металів. Відбір проб для аналізу здійснювали на сьому добу культивування.

Вміст хлорофілів a та b і каротиноїдів визначали спектрофотометрично за довжин хвиль, що відповідають їх максимумам поглинання: 430, 480, 630, 645, 663 та 750 нм після їх екстракції 90% розчином ацетону (Topachevskij, 1975). Визначення феопігментів здійснювали вимірюванням різниці оптичних щільностей екстракту пігментів за 665 нм до підкислення проби 0,1 N хлоридною кислотою і 5 хв після цього (Romanenko, 2006).

Клітинну стінку виділяли із гомогенатів водоростей в 40мМ трис-HCI (pH 7,6) за методикою Фіндлея та Еванса (Findley and Evans, 1987) як описано нами раніше (Grubinko and Kostiuk, 2012). Морфологічні зміни клітин фіксували за допомогою мікроскопа МБИ-15 із наступним інтегрованим цифровим аналізом на комплексі «SSTU-camera Manual Vision SSD-color-WOYV00020» після їх фарбування «хлор – цинк – йод» реактивом (Broda, 1971). Статистичне опрацювання здійснювали з використанням t-критерію Стьюдента за допомогою програми Statistica 6.0 після попереднього аналізу нормальності розподілу.

Результати та їх обговорення

Максимальне збільшення вмісту хлорофілу a щодо контролю (більше ніж утричі) виявлено за дії селеніту натрію у концентраціях 0,5 та 20,0 мг/дм^3 на сьому добу дії (табл. 1). За дії селеніту у концентрації 0,5 мг/дм^3 на першу та третю добу експозиції вміст хлорофілу a зріс на 36,2% та 68,5% щодо контролю відповідно, а за концентрації 20 мг/дм^3 – більше ніж у 2,6 раза, починаючи з першої доби досліду. За дії селеніту у концентрації

10,0 мг/дм^3 вміст хлорофілу a на третю та сьому добу збільшився відповідно на 48,7% та 81,7% щодо контролю. За дії селеніту у концентрації 5,0 мг/дм^3 відмічено зменшення вмісту цього пігменту щодо контролю на 16,8% на першу добу експозиції та на 27,4% – на третю добу дії. На сьому добу кількість хлорофілу a була незначно вищою, ніж у контролі.

Таблиця 1

Вміст пігментів у клітинах *Ch. vulgaris* за дії селеніту натрію (M ± m, n = 5)

Концентрація Se^{4+}, мг/дм^3	Тривалість культивування хлорели із селенітом натрію, діб	Вміст пігментів			
		Хлорофіл *a*, мкг/дм^3	Хлорофіл *b*, мкг/дм^3	Співвідношення хлорофілів *a*/ *b*	Пігментний індекс: сума каротиноїдів / хлорофіл *a*
контроль		160,1 ± 9,0	81,7 ± 5,0	1,96	0,22
0,5	1	218,2 ± 12,2*	146,4 ± 8,8*	1,49	0,33
	3	269,8 ± 14,7*	190,8 ± 10,5*	1,41	0,27
	7	494,2 ± 30,2*	231,8 ± 15,7*	2,13	0,20
5,0	1	133,3 ± 5,7*	106,1 ± 6,5*	1,26	0,38
	3	116,3 ± 9,2*	102,9 ± 7,4*	1,13	0,62
	7	168,7 ± 8,3	131,0 ± 9,4*	1,29	0,32
10,0	1	208,3 ± 22,2	105,8 ± 12,8	1,97	0,42
	3	309,7 ± 21,7*	137,1 ± 10,9	2,26	0,34
	7	378,4 ± 26,8*	149,5 ± 9,8*	2,53	0,27
20,0	1	431,1 ± 24,2*	138,6 ± 7,2*	3,11	0,11
	3	435,8 ± 24,6*	199,6 ± 11,1*	2,18	0,14
	7	501,3 ± 30,6*	238,5 ± 13,9*	2,10	0,13

Примітка: * – тут і в наступних таблицях відмінності показників щодо контролю вірогідні за P < 0,05.

Щодо вмісту хлорофілу b, то за дії селеніту натрію в усіх досліджуваних концентраціях виявили його збільшення щодо контролю: як і у випадку із хлорофілом a, максимальне збільшення спостерігали за дії 0,5 та 20,0 мг Se^{4+}/дм^3. На першу добу експерименту за дії селеніту в концентрації 0,5 мг/дм^3 вміст цього пігменту зріс на 79,2% щодо контролю. На третю та сьому добу вміст хлорофілу b перевищував його вміст у контролі більше ніж удвічі. За дії селену у концентрації 20,0 мг/дм^3 вміст цього пігменту збільшився на 69,7% щодо контролю. На третю добу вміст хлорофілу b перевищував контрольний показник удвічі. На сьому добу кількість пігменту зменшилася, проте перевищувала значення в контролі на 69,6%.

Вміст каротиноїдів за дії селеніту натрію в усіх досліджуваних концентраціях збільшувався (табл. 2).

Таблиця 2

Вміст каротиноїдів і феофітинів у клітинах *Ch. vulgaris* за дії селеніту натрію (M ± m, n = 5)

Концентрація Se^{4+}, мг/дм^3	Тривалість культивування хлорели із селенітом натрію, діб	Вміст пігментів	
		Каротиноїди, мкSPU/дм^3	Феофітини, мкг/дм^3
контроль		35,1 ± 1,9	154,9 ± 9,3
0,5	1	71,3 ± 4,0*	217,6 ± 12,0*
	3	73,1 ± 4,1*	273,0 ± 14,8*
	7	97,0 ± 5,7*	478,7 ± 26,9*
5,0	1	50,0 ± 2,3*	112,2 ± 10,5*
	3	72,0 ± 3,7*	107,0 ± 3,0*
	7	54,0 ± 4,2*	97,5 ± 0,8*
10,0	1	87,5 ± 7,3	211,5 ± 26,5
	3	104,2 ± 9,1	215,2 ± 3,9*
	7	103,1 ± 7,2	166,8 ± 17,8*
20,0	1	46,3 ± 2,9*	413,3 ± 23,4*
	3	62,0 ± 3,5*	320,5 ± 18,1*
	7	64,5 ± 3,4*	340,4 ± 18,5*

Максимальне збільшення вмісту цих пігментів відмітили за дії селеніту у концентрації 0,5 мг/дм^3 упродовж усієї експозиції та за концентрації 5,0 мг/дм^3 на третю добу досліду – більше ніж удвічі щодо контролю. За дії селеніту в концентрації 10,0 мг/дм^3 на третю та сьому добу експерименту вміст каротиноїдів перевищував контрольні показники на 19,1% та 17,8% відповідно. За дії селеніту в концентрації 20,0 мг Se^{4+}/дм^3 уміст каротиноїдів збільшився на 32,1% та 76,3% на першу та третю добу відповідно. На сьому добу вміст цих пігментів перевищував контрольні показники на 83,9%.

Щодо феофітинів, то динаміка їх вмісту була подібною до змін вмісту хлорофілу a: на сьому добу за дії селеніту в концентрації 0,5 мг/дм^3 і впродовж усієї тривалості досліду в концентрації 20,0 мг Se^{4+}/дм^3 відмічене збільшення їх кількості більше ніж удвічі щодо контролю (табл. 2). За концентрації 5,0 та 10,0 мг/дм^3 спостерігали зменшення вмісту феофітинів щодо контролю на сьому добу на 37,1% та 21,1% відповідно.

Незважаючи на збільшення загального вмісту фотосинтетичних пігментів за дії селеніту в концентрації 0,5 мг/дм^3, співвідношення хлорофілів a/b зменшилося щодо контролю на першу добу на 23,9%, на третю – на 27,9%. Щодо пігментного індексу, то за дії цієї концентрації селеніту внаслідок збільшення біосинтезу каротиноїдів порівняно із хлорофілом a його показник зростав: на першу добу на 49,3%, на третю – на 23,7% щодо контролю. На сьому добу експозиції співвідношення між пігментами було близьким до значень у контролі.

За дії 5,0 мг Se^{4+}/дм^3 співвідношення між обома формами хлорофілу змінилося: на першу добу показник зменшився на 35,9%, на третю – на 42,3%, на сьому – на 34,3% відносно контролю. Пігментний індекс при цьому збільшився: на першу добу на 71,4%, на третю – у 2,8 раза, на сьому – на 46,2% щодо контролю. Можливо, це пов'язано з перетворенням «молодих» молекул хлорофілу a на хлорофіл b, що відбувається у темновій фазі фотосинтезу (Shlyk, 1975).

Внесення селеніту в концентрації 10,0 мг Se^{4+}/дм^3 так само, як і за концентрації 0,5 мг/дм^3, сприяло збіль-

шенню загальної кількості фотосинтетичних пігментів. Проте співвідношення хлорофілів a/b перевищувало контрольні показники упродовж усього періоду досліду: на третю добу – на 14,8%, на сьому – на 28,5% (зумовлено переважанням утворення хлорофілу a). Пігментний індекс за рахунок меншої інтенсивності утворення каротиноїдів порівняно із зеленими пігментами зменшився: на третю добу – на 19,3%, на сьому – на 35,2%. Таку саму тенденцію відмітили за дії 20,0 мг Se^{4+}/дм^3: відбулося значне зростання вмісту всіх пігментів та збільшення співвідношення хлорофілів a/b (на першу добу – на 58,7%, на третю – на 11,1%, на сьому – на 7,2% щодо контролю). Як і за дії 0,5 мг Se^{4+}/дм^3 показник цього співвідношення наприкінці експозиції наближався до значень у контролі. Пігментний індекс зменшився удвічі на першу добу, на третю перевищував контрольні показники на 34,9%, на сьому – на 41,3%. Співвідношення хлорофілів a/b може характеризувати потенційну фотохімічну та біосинтетичну активність водорості. За стресових впливів відбувається зменшення вмісту хлорофілу a як менш стійкого порівняно із хлорофілом b, та, відповідно, співвідношення між цими формами пігменту зменшується. При цьому пігментний індекс зростає за рахунок посиленого утворення каротиноїдів, які виконують як допоміжну, так і захисну функцію у процесі фотосинтезу. Такі зміни відмічені за дії 5,0 мг Se^{4+}/дм^3. Збільшення вмісту хлорофілу a, а отже, і збільшення показника співвідношення хлорофілів a/b порівняно з контролем – ознака успішного формування фізіологічної адаптації хлорели (Grubinko et al., 2014; Gorda and Grubinko, 2011), що найяскравіше виявилося за 10,0 мг Se^{4+}/дм^3 протягом семи діб дії. Саме ці умови змодельовані в наступних дослідженнях.

За спільної дії селеніту натрію та іонів металів у всіх варіантах експерименту вміст зелених пігментів у хлорели зростав (табл. 3).

Таблиця 3

Вміст пігментів у клітинах *Ch. vulgaris* за одночасної дії селеніту натрію та іонів металів протягом 7 діб культивування (M ± m, n = 5)

Варіант досліду	Хлорофіл *a*, мкг/дм^3	Хлорофіл *b*, мкг/дм^3	Співвідношення хлорофілів *a*/ *b*	Пігментний індекс: сума каротиноїдів / хлорофіл *a*
контроль	142,2 ± 19,0	60,6 ± 5,2	2,35	0,33
10 мг Se^{4+}/дм^3	193,1 ± 12,2	90,1 ± 9,7	2,14	0,33
Se^{4+}+Co^{2+}	189,6 ± 10,0	118,0 ± 3,4*	1,61	0,37
Se^{4+}+Mn^{2+}	252,2 ± 8,1*	185,5 ± 16,2*	1,36	0,32
Se^{4+}+Cu^{2+}	295,6 ± 9,9*	239,5 ± 9,1*	1,23	0,25
Se^{4+}+Zn^{2+}	280,0 ± 10,6*	229,8 ± 2,5*	1,22	0,27
Se^{4+}+Fe^{3+}	257,2 ± 20,3*	243,7 ± 5,7*	1,06	0,28

За дії Se^{4+}+Co^{2+} кількість хлорофілу a збільшилася на 33,4% порівняно з контролем та була близькою до показників, зафіксованих за дії селеніту. За дії Se^{4+}+Mn^{2+} ці показники збільшилися на 77,3% та 30,6% відповідно, за дії Se^{4+}+Zn^{2+} – на 96,9% та 45,0%, за дії Se^{4+}+Fe^{3+} – на 80,8% та 33,7%, за дії Se^{4+}+Cu^{2+} – у 2,1 та 1,5 раза відповідно.

Вміст хлорофілу b зріс на 94,8% порівняно з контролем за дії Se^{4+}+Co^{2+} та на 30,9% порівняно з дією селеніту окремо, за дії Se^{4+}+Mn^{2+} ці показники збільшилися у 3,1 та у 2,1 раза відповідно, за дії Se^{4+}+Zn^{2+} – у 3,8 та у 2,6 раза, за дії Se^{4+}+Fe^{3+} – у 4,0 та у 2,7 раза, за дії Se^{4+}+Cu^{2+} – у 4,0 та 2,6 раза відповідно (табл. 3). Вміст каротиноїдів у клітинах хлорели за дії Se^{4+} та іонів металів також збільшився порівняно з контролем (табл. 4).

Таблиця 4

Вміст каротиноїдів та феофітинів у клітинах *Ch. vulgaris* за одночасної дії селеніту натрію та іонів металів протягом 7 діб культивування (M ± m, n = 5)

Варіант досліду	Каротиноїди, мкSPU/дм^3	Феофітини, мкг/дм^3
контроль	46,4 ± 6,5	211,5 ± 26,5
10 мг Se^{4+}/дм^3	64,0 ± 4,0	166,8 ± 6,6*
Se^{4+}+Co^{2+}	70,2 ± 4,0*	88,7 ± 8,2
Se^{4+}+Mn^{2+}	81,1 ± 5,3*	240,4 ± 5,3*
Se^{4+}+Cu^{2+}	74,6 ± 6,9	211,6 ± 20,0
Se^{4+}+Zn^{2+}	74,6 ± 9,2	137,1 ± 6,1
Se^{4+}+Fe^{3+}	71,0 ± 6,9	159,1 ± 2,3

При цьому кількість каротиноїдів за одночасної дії селеніту та металів незначно відрізнялася від показників за дії селеніту окремо. За дії Se^{4+}+Co^{2+} вміст цих пігментів збільшився на 51,4% порівняно з контролем і на 9,7% порівняно з дією селеніту окремо. За дії Se^{4+}+Mn^{2+} кількість каротиноїдів зросла на 74,7% щодо контролю, та на 26,6% щодо дії селеніту, за дії Se^{4+}+Cu^{2+} – на 60,8% та 16,6% відповідно, за дії Se^{4+}+Zn^{2+} – на 60,7% та 16,5%, за дії Se^{4+}+Fe^{3+} на 52,9% та 10,9% відповідно.

Щодо феофітинів, то за дії селеніту їх кількість зменшилась на 21,1% порівняно з контролем. Така сама тенденція зберігається за дії Se^{4+}+Zn^{2+} (на 48,1% щодо контролю) та за дії Se^{4+}+Fe^{3+} (на 54,9% щодо контролю). За дії Se^{4+}+Cu^{2+} вміст феофітинів близький до контрольних значень, а за дії Se^{4+}+Mn^{2+} – на 13,7% переважав показники в контролі (див. табл. 4).

Отже, за спільної дії селеніту натрію та іонів металів порівняно із дією селеніту окремо значно збільшується вміст хлорофілів a та b. Вміст каротиноїдів теж збільшується відносно контролю, проте порівняно з дією селеніту зміни їх кількості у клітинах водорості несуттєві. Цікаво те, що на тлі збільшення кількості пігментів за дії селеніту натрію пігментний індекс і показник співвідношення хлорофілів a/b суттєво не змінюється порівняно з контролем, що свідчить про відсутність негативного впливу селеніту на фотосинтетичну систему хлорели. Внесення в середовище культивування хлорели із селенітом натрію солей металів викликало зменшення співвідношення хлорофілів удвічі. Пігментний індекс переважно був ниж-

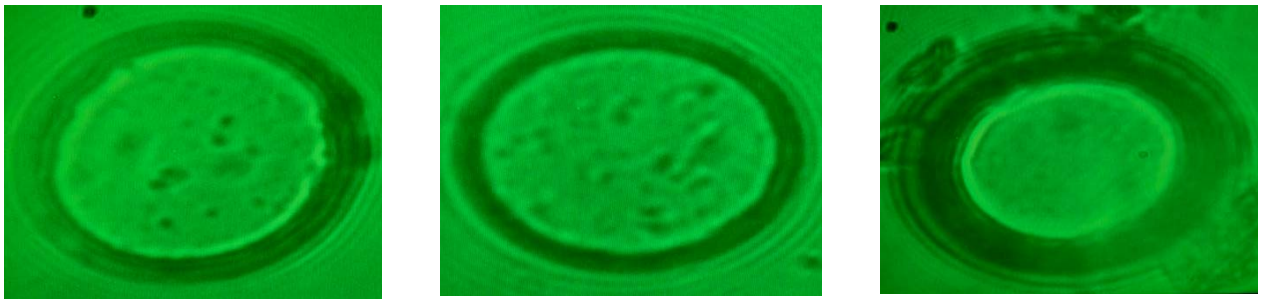
чим порівняно з контролем, лише за дії Se^{4+}+Co^{2+} його показник збільшився на 12,3%. Проте це може бути зумовлено збільшенням кількості хлорофілу а внаслідок запобігання руйнуванню хлорофілу за дії селеніту, а також окисненню ліпідів мембран хлоропластів, що забезпечується антиоксидантним механізмом захисту, що посилюється за наявності іонів металів, які входять до активних центрів цих ферментів (Demmig, 1990).

Хлорофіл а входить до складу реакційних центрів і периферичних комплексів фотосистем I і II, а хлорофіл b – компонент світлозбірного комплексу фотосистеми II. Тому зміна співвідношення хлорофілів a/b може свідчити про зміщення стехіометричної рівноваги між комплексами реакційних центрів обох фотосистем і світлозбірного комплексу фотосистеми II. Основними причинами зниження активності ФС II за надмірної кількості іонів металів у клітинах є зміна структури білків реакційного центру та заміщення іонами деяких металів атомів тих металів, що входять до складу реакційного центру (Mn^{2+}, Ca^{2+}). Мішень дії іонів металів, як правило, – первинний донор електронів реакційного центру фотосистеми II П-680, відновник феофітину. Можливо, іони металів, пошкоджуючи П-680, зумовлюють зменшення вмісту феофітину в клітинах водорості (табл. 4). Феофітини – перші переносники електронів у фотосистемі II. Оскільки відомо, що кількість цих пігментів прямо пропорційна кількості реакційних центрів фотосистеми II, такі зміни їх вмісту свідчать про зменшення функціональної активності реакційних центрів фотосинтезу (Prasad and Strzalka, 1999). Можлива причина інгібування іонами металів фотосинтетичного електронного транспорту – зміни ультраструктури хлоропластів, зокрема, пошкодження тилакоїдів (Maksymiec et al., 1992).

Зміни вмісту хлорофілів можуть напряму залежати від змін кількості каротиноїдів. Останні, завдяки своїм антиоксидантним властивостям, беруть участь у захисті фотосинтетичних мембран від фотоокиснення та знешкодження пероксидних радикалів, що запобігає окисненню ліпідів мембран хлоропластів, руйнуванню хлорофілу (Demmig, 1990) і, відповідно, збільшує вміст зелених пігментів у клітинах. Внесення селеніту натрію у середовище культивування хлорели супруводжується збільшенням вмісту фотосинтетичних пігментів у клітинах водорості майже в усіх досліджених випадках. Можливо, це зумовлено потребою оновлення хлоропластів, що частково втратили фотосинтетичну ефективність. Останнє могло відбутися унаслідок зв'язування іонів SeO_3^{2-} ліпідами та хлорофіл-білковими комплексами (Zhou et al., 1997). Селен присутній у всіх фракціях ліпідів, а максимальна кількість селенумісних ліпідів відмічена в каротиноїдах (Gennity et al., 1984; Vinyarska et al., 2014). Збільшення вмісту каротиноїдів, у свою чергу, відіграє важливу роль у механізмі антиоксидантного захисту фотосинтетичних мембран, що оберігає від руйнування хлорофіл (Mager and Kruijff, 1995) і, відповідно, збільшує його кількість у клітинах. Ці зміни у функціонуванні фотосинтетичного апарату *Ch. vulgaris* відбиваються на всьому комплексі метаболічних перетворень.

Збільшення пігментного індексу пояснюється тим, що за несприятливих умов у першу чергу руйнується хлорофіл а, а каротиноїди більш стійкі. Останні – важливі протектори зелених пігментів, а також неферментні антиоксиданти компонентів клітин. У процесі біотрансформації цих пігментів утворюються фізіологічно значимі метаболіти, які беруть участь у регуляції адаптації до умов середовища, зокрема, до впливу селеніту натрію та іонів металів. Особливо чітко успішне формування адаптивних пристосувань водорості на стресові чинники простежується за дії селеніту у концентрації 10,0 мг Se^{4+}/дм^3, та його одночасної дії з Zn^{2+}.

За дії селеніту натрію у концентрації 10,0 мг Se^{4+}/дм^3 на сьому добу у клітинах хлорели виявлено потовщення мембран (рис.). Розміри ядерно-цитоплазматичного простору клітин змінилися на 3,5%, а товщина зовнішньої частини оболонки – на 12,2% щодо контролю (табл. 5). Раніше було показано, що іони цинку у концентрації 5,0 мг/дм^3 спричиняють зменшення лінійних розмірів клітин хлорели вдвічі та утворення другого кола клітинної стінки (Grubinko and Kostiuk, 2012).



а *б* *в*

Рис. Мікрофотографії клітин *Ch. vulgaris*: *а* – контроль, *б* – за дії 10 мг Se^{4+}/дм^3, *в* – за одночасної дії Se^{4+}+Zn^{2+}; × 9000

Таблиця 5

Основні морфометричні параметри клітин *Ch. vulgaris* за дії селеніту натрію в концентрації 10 мг Se^{4+}/дм^3 та спільно з іонами цинку в концентрації 5,0 мг/дм^3

Умови культивування водорості	Діаметр клітин, мкм	Відстань від центру клітини до внутішнього кола клітинної стінки, мкм	Відстань від центру клітини до зовнішнього кола клітинної стінки, мкм	Товщина клітинної стінки, мкм
Контроль	3,95 ± 0,35	1,52 ± 0,16	1,98 ± 0,18	0,46 ± 0,12
10 мг Se^{4+}/дм^3	3,81 ± 0,49	1,39 ± 0,20	1,90 ± 0,24	0,51 ± 0,09
Se^{4+}+Zn^{2+}	3,56 ± 0,48*	1,17 ± 0,16*	1,78 ± 0,24	0,61 ± 0,10

За одночасної дії селеніту та іонів цинку на сьому добу також відмітили зменшення ядерно-плазматичного простору на 4,4% та потовщення концентричної системи клітинної стінки на 29,1%. При цьому зміни у фотосинтетичному апараті вказували на успішне формування адаптації клітин хлорели до зазначених чинників.

Висновки

Динаміка вмісту фотосинтетичних пігментів, зміни у їх співвідношенні, а також морфологічні зміни свідчать про успішне формування адаптацій у хлорели у відповідь на вплив іонів металів за умов унесення в культуральне середовище селеніту натрію. У зв'язку із цим за концентрації селеніту 10,0 мг Se^{4+}/дм^3 і зазначених концентрацій іонів відповідних металів протягом 7 діб можливе успішне культивування хлорели, збагаченої селеном і біогенними металами.

Бібліографічні посилання

Bodnar, O.I., Vinyarskaya, G.B., Stanislavchuk, G.V., Grubinko, V.V., 2015. Peculiarities of selenium accumulation and its biological role in algae (A review). Hydrobiological Journal 51(1), 63–78.

Broda, B., 1971. Methods histochemistry of plants. State Agency Medical Publishing House, Warsaw (in Polish).

Buchanan, B.B., Gruissem, W., Jones, R.L., 2015. Biochemistry and molecular biology of plants. Wiley, Oxford.

Demmig-Adams, B., 1990. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. Biochim. Biophys. Acta 1020, 1–24.

Findley, J.B.C., Evans, W.H., 1987. Biological membranes: a practical approach. IRL Press, Oxford.

Gennity, J.M., Bottino, N.R., Zingaro, R.A., 1984. The binding of selenium to the lipids of two unicellular marin algae. Biochem. Biophys. Res. Commun. 118(1), 176–182.

Goltvjans'kyj, A.V., 2002. Bioakumuljacija ioniv metaliv klitynamy zelenyh vodorostej ta oderzhannja biomasy bagatoi' na mikroelementy [Bioaccumulation of metal ions by green algae cells and production of biomass enriched with microelements]. Kyiv (in Ukrainian).

Gorda, A.I., Grubinko, V.V., 2011. Biosyntez lipidiv u *Chlorella vulgaris* Beijer. za dii' Mn^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+} ta Pb^{2+} [Biosynthesis of lipids in *Chlorella vulgaris* Beijer. under the action of Mn^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+} and Pb^{2+}]. Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine 11, 137–142 (in Ukrainian).

Gorda, A.I., Grubinko, V.V., 2011. Vplyv dyzel'nogo palyva na biosyntez protei'niv, vuglevodiv i lipidiv u *Chorella vulgaris* Beijer [Effect of diesel fuel on biosynthesis of proteins, carbohydrates and lipids in *Chlorella vulgaris* Beijer]. Biotechnology Journal 4(6), 74–81 (in Ukrainian).

Grubinko, V.V., Gorda, A.I., Bodnar, O.I., Klochenko, P.D., 2011. Metabolism of algae under the impact of metal ions of the aquatic medium (A review). Hydrobiological Journal 47(6), 75–88.

Grubinko, V.V., Kostiuk, K.V., 2012. Structural changes in the cellular membranes of the aquatic plants under the impact of toxic substances. Hydrobiological Journal 48(2), 40–54.

Grubinko, V.V., Kostiuk, K.V., Lutsiv, A.I., 2014. Structural adaptations of cell walls of *Chlorella vulgaris* Beijer. under the action of ions zinc and lead. Algologija 24(3), 282–287.

Kostiuk, K.V., Grubinko, V.V., 2014. Ion processes in the cell membranes of the aquatic plants under the toxic substances impact. Hydrobiological Journal 50(3), 80–89.

Mager, W.H., Kruijff, A.J.J., 1995. Stress-induced transcriptional activation. Microbiol. Rev. 59(3), 506–531.

Maksymiec, W., Russa, R., Urbanik-Sypniewska, T., Baszyński, T., 1992. Changes in acyl lipid and fatty acid composition in thylakoids of copper non-tolerant spinach exposed to excess copper. J. Plant Physiol. 140, 52–55.

Minjuk, G.S, Trenkenshu, R.P., Alisievich, A.V., Drobeckaja, I.V., 2000. Vlijanie selena na rost vodorosli *Spirulina platensis* (Nords.) v nakopitel'noj i kvazinepreryvnoj kul'turah [Effect of selenium on the growth of algae *Spirulina platensis* (Nords.) in the storage and quasi-continuous cultures]. Ekologija Morja 54, 42–49 (in Russian).

Prasad, M.N.V., Strzalka, K., 1999. Impact of heavy metals on photosynthesis. Heavy Metal Stress in Plants. Springer Verlag. Berlin.

Prevot, P., Soyer-Gobillard, M.O., 1986. Combined action of cadmium and selenium on two marine dinoflagellates in culture, *Prorocentrum micans* and *Crypthecodinium cohnii*. J. Protozool. 33(1), 42–47.

Romanenko, V.D. (ed.), 2006. Metody gidrobiologichnyh doslidzhen' poverhnevyh vod [Methods of hydroecological investigation of surface waters]. Logos, Kyiv (in Ukrainian).

Shlyk, A.A. (ed.), 1975. Biosintez i sostojanie hlorofillov v rastenii [Biosynthesis and condition of chlorophylls in plants]. Nauka i Tehnika, Minsk (in Russian).

Sun, X., Zhong, Y., Huang, Z., Yang, Y., 2014. Selenium accumulation in unicellular green alga *Chlorella vulgaris* and its effects on antioxidant enzymes and content of photosynthetic pigments. PLoS ONE 9(11), e112270.

Topachevskij, A.V. (ed.), 1975. Metody fiziologo-biohimicheskogo issledovanija vodoroslej v gidrobiologicheskoj praktike [Methods of physiological and biochemical research of algae in hydrobiological practice]. Naukova Dumka, Kyiv (in Russian).

Tsvetkova, N.M., Pakhomov, O.Y., Serdyuk, S.M., Yakyba, M.S., 2016. Biologichne riznomanittja Ukrajiny. Dnipropetrovs'ka oblast'. Grunty. Metaly u gruntah [Biological diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Soils. Metalls in the soils]. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Uminska, R., 1990. Selenium in human environment. Rocz. Panstw. Zakl. Hig. 41, 25–34.

Vance, J.E., Vance, D.E., Schmid, K.M., Ohlrogge, J.B., 2002. Lipid metabolism in plants. Biochemistry of lipids, lipoproteins and membranes. Elsevier, Amsterdam.

Vinyarska, H.B., Bodnar, O.I., Stanislavchuk, A.V., Grubinko, V.V., 2014. Zv'jazuvannja selenu *Chlorella vulgaris* u kul'turi [The binding of selenium by *Chlorella vulgaris* in the culture]. Ukrainian Biochemical Journal 86(5), 50–51 (in Ukrainian).

Zhou, Z., Li, P., Liu, Z., Liu, X., 1997. Study on the accumulation of selenium and its binding to the proteins, polysaccharides and lipids from *Spirulina maxima*, *Spirulina platensis* and *Spirulina subsalsa*. Oceanol. Limnol. Sin. 28(4), 363–370.

Zolotareva, O.K., Shnyukova, E.I., Sivash, O.O., Mikhaylenko, N.F., 2008. Perspektyvy vykorystannja mikrovodorostej u biotehnologii' [Prospects of the use of microalgae in biotechnology]. Alterpres, Kyiv (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 19.01.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 109–118.

doi:10.15421/011613

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 712.253(477.63)

Індикація стану деревних рослин парків м. Дніпропетровськ за морфофізіологічними показниками

О.Є. Іванченко, В.П. Бессонова

Дніпропетровський державний аграрно-економічний університет, Дніпропетровськ, Україна

Досліджено стан деревної рослинності парків м. Дніпропетровськ за морфофізіологічними показниками модельних дерев. За В.А. Алєксєєвим, найкращий індекс життєвості мають рослини парку ім. Ю. Гагаріна та Севастопольського, найгірший – ім. М. Калініна та Молодіжного. Найсуттєвіше порівняно з контролем (парк смт. Петриківка) знижується довжина та товщина річних пагонів у парках ім. М. Калініна, Л. Глоби та Молодіжному в усіх досліджуваних видів дерев, найменші відмінності від рослин контрольного варіанта виявлено у робінії звичайної. Менша кількість листків спостерігається на річному пагоні у рослин парків ім. Л. Глоби, М. Калініна та Молодіжного. В інших парках різниця між дослідом і контролем статистично недостовірна. У міських парках площа листкової пластинки дерев менша, порівняно з рослинами заміського парку, окрім парку ім. Ю. Гагаріна. Найсуттєвіше, порівняно з вищевказаними показниками, відрізняється асиміляційна площа однорічного пагона, за винятком парку ім. Ю. Гагаріна. Сума хлорофілів a + b у листках деревних рослин різних парків міста зменшується порівняно з контролем. Найбільші відмінності від контрольних значень виявлені в листках клена гостролистого та липи широколистої парку ім. М. Калініна. У листках робінії звичайної не встановлено суттєвої відмінності між вмістом суми хлорофілів a + b у рослин, які зростали у міських парках ім. Ю. Гагаріна, Б. Хмельницького та Севастопольському та фоновими значеннями цього показника. Кількість хлорофілів a + b у листках липи широколистої та робінії звичайної у перерахунку на масу листків річного пагона знижується у міських парках порівняно з рослинами заміської зони, за винятком парку ім. Ю. Гагаріна. У клена гостролистого ця різниця істотна на всіх дослідних ділянках. Із метою фітоіндикації стану навколишнього середовища доцільно використовувати такі показники як довжина річного пагона, площа листка, вміст суми хлорофілів a + b у перерахунку на масу листків річного пагона та його асиміляційна поверхня. Як тест-об'єкти слід використовувати чутливі до антропогенного забруднення види: липу широколисту та клен гостролистий. У найкращому життєвому стані за комплексом показників перебувають дерева у парках ім. Ю. Гагаріна, Т.Г. Шевченка та Севастопольському, у найгіршому – у парках ім. М.І. Калініна, Л. Глоби та Молодіжному.

Ключові слова: промислове місто; парки; фітомоніторинг; дендрофлора; морфофізіологічні показники

Indication of the condition of woody plants of parks in Dnipropetrovsk on morpho-physiological indexes

O.E. Ivanchenko, V.P. Bessonova

Dnipropetrovsk State Agrarian-Economic University, Dnipropterovsk, Ukraine

The condition of woody plants of parks in the city of Dnipropetrovsk on morpho-physiological index of model trees was investigated. The highest values on the V.A. Alekseev vitality index were recorded for plants in Gagarin Park and Sevastopolskiy Park, the lowest values for Kalinin Park and Molodezhnyj Park. The lowest values for length and thickness of annual sprouting relative to the control (Petrikovka Park) were found in Kalinin, Globa and Molodezhnyj parks for all studied species of trees, the smallest difference from the control group of plants being found for *Robinia pseudoacacia* L. There was a lower quantity of leaves on the annual sprouting in plants in Globa, Kalinin and Molodezhnyj parks. In other parks, the difference between the experiment and the control was not statistically significant. The area of leaves in the trees was lower in the city parks compared with those of the park in the village, with the exception of Gagarin Park. More important, relative to the above-mentioned parameters, were differences in the assimilation area of the annual sprouting, with the exception of Gagarin Park. The amount of chlorophyll a + b in leaves of woody plants of different parks of the city less than in control. The greatest differences of pigment concentration in the leaves of *Acer platanoides* L. and *Tilia plathyphyllos* Scop. were found in Kalinin Park. For the leaves of the

Дніпропетровський державний аграрно-економічний університет, вул. Ворошилова, 25, Дніпропетровськ, 49600, Україна
Dnipropetrovsk State Agrarian-economic University, Voroshilov Str., 25, Dnipropterovsk, 49600, Ukraine
Tel.: +38-067-708-52-33. E-mail: ivanchneko_78@mail.ru

R. pseudoacacia no significant differences were found between the content of the amount of chlorophyll a + b in the trees which grow in Gagarin, Khmelnitsky and Sevastopolskiy parks and the background values for this parameter. It was found that the amount of chlorophyll a + b in the leaves of *T. plathyphyllos* and *R. pseudoacacia* by weight of the leaves on the annual sprouting was lower in the city parks compared with the trees in the village park, with the exception of Gagarin Park. For *A. platanoides* this difference was found to be significant in all experimental sites. It is appropriate to use such parameters as the length of the annual sprouting as a bioindicator of the environment annual sprouting, the leaf area, the content of chlorophyll a + b based on the weight of the leaves annual sprouting and assimilation area. As test-objects species sensitive to anthropogenic pollution, such as *T. plathyphyllos* and *A. platanoides* should be used. The trees in the best condition of vitality (according to the whole complex of indicators) are those in Gagarin, Shevchenko and Sevastopolskiy parks, the worst are in Kalinin, Globa and Molodezhnyj parks.

Keywords: industrial city; parks; phytomonitoring; dendroflora; morpho-physiological indices

Вступ

У зв'язку зі зростанням обсягів викидів автотранспорту та промисловості, інтенсивним рекреаційним навантаженням, старінням рослин, стан зелених насаджень у міських парках, скверах і садах значно погіршується (Bobyliov et al., 2014). Це спричиняє послаблення їх санітарно-гігієнічних функцій, здатності трансформувати та знешкоджувати шкідливі речовини техногенного походження, знижує їх естетичну функцію (Buharina et al., 2012; Kulagin et al., 2014; Ivanciv and Ivanciv, 2014; Tsvetkova et al., 2016). Оскільки зеленим насадженням – цим невід'ємним елементам населених пунктів, які поряд з архітектурою беруть участь у формуванні зовнішнього їх вигляду, відводиться суттєва роль у створенні комфортних умов існування людини, необхідно здійснювати моніторинг їх життєвості з метою подальшої оптимізації умов зростання, підвищення стійкості, підтримання біологічного різноманіття в умовах урбоекосистем (Kulbachko et al., 2011; Brygadyrenko, 2014; Faly and Brygadyrenko, 2014).

Для оцінки функціонального стану рослин застосовуються фізіолого-біохімічні показники, які відображують ростові та метаболічні процеси, що дають змогу чітко визначити рівень їх відхилення від оптимуму та провести порівняння за різних екологічних умов зростання (Beljaeva, 1986; Shubert, 1988; Sergejchik, 1994; Bessonova, 2001). Такий методичний підхід застосований для оцінки життєвого стану деревних рослин санітарних зон промислових підприємств і лісових масивів в умовах техногенного навантаження (Smit, 1985; Bessonova, 1991; Bessonova and Jusypiva, 2001). Значну увагу функціональній діагностиці рослин в урботехногенних умовах приділяє П.С. Гнатів (Gnativ, 2014), який вважає перспективним ширше використання низки критеріїв, які дозволять поліпшити стан рослин в умовах міст.

Вивченню життєвого стану деревних рослин парків і вуличних насаджень приділяється велика увага. Проведено аналіз стану зелених насаджень парків Вінниччини (Klimenko, 2003), Краснодара (Kolesnikova, 2004), Іжевська (Buharina et al., 2007), Сиктивкара (Mingaleva, 2012) тощо. За даними І.П. Колесникової (Kolesnikova, 2004), внаслідок збільшення антропогенного навантаження на зелені насадження міських територій спостерігається широка варіація видів деревних порід за категоріями фітосанітраного стану. Gontar et al. (2013) вказують, що частка рослин, які не мають ознак ослаблення, на об'єктах озеленення центральної частини Мурманська складає лише 8%. Аналогічні дослідження проводили також у парках Великобританії (Britt and Johnston, 2008), США (Kristen and Dexster, 2013), Вірменії (Sadeghian and Vardanyan, 2013), Білорусі (Fedoruk, 1980; Kravchuk, 2011).

Мета цієї статті – оцінити життєвий стан деревних рослин парків за морфофізіологічними показниками в умовах м. Дніпропетровськ.

Матеріал і методи досліджень

Для порівняння життєвого стану рослин у різних парках як модельні об'єкти дослідження обрані клен гостролистий (*Acer platanoides* L.) і липа широколиста (*Tilia plathyphyllos* Scop.), чутливі до антропогенного навантаження в умовах південного сходу України, та толерантний вид – робінія звичайна (*Robinia pseudoacacia* L.). Експерименти проводили у парках ім. Ю. Гагаріна, ім. Б. Хмельницького, ім. Л. Глоби, ім. Т.Г. Шевченка, ім. М. Калініна, Молодіжному (колишній парк ім. В.І. Леніна) та Севастопольському. Ці парки відрізняються рекреаційним навантаженням, а також рівнем забруднення атмосферного повітря та ґрунту, яке залежить від ступеня їх віддаленості від промислових об'єктів і автошляхів. Контрольні рослини зростали у парку смт. Петриківка Дніпропетровської області.

Парки ім. М.І. Калініна та Молодіжний розташовані на відстані 2,3 і 2,8 км, відповідно, від Західного промислового комплексу. Парк ім. Л. Глоби межує з автошляхом з інтенсивним рухом автотранспорту. Відстань його від Західного промвузла – 4,5 км. Навскіс від парку ім. Т.Г. Шевченка через р. Дніпро розташована Східна промислова група підприємств. Менший вплив підприємства цієї промзони спричиняють на насадження Севастопольського парку, оскільки парк частково відокремлений приватним сектором і житловим масивом Перемога 1–6 (Brygadyrenko et al., 2012). Парки ім. Ю. Гагаріна та Б. Хмельницького розкинулися поблизу вулиць із дуже інтенсивним рухом автотранспорту та віддалені від промислових зон на відстань близько 10 і 6 км відповідно.

Дослідження проводили на п'яти модельних деревах 30–35-річного віку. Приріст пагонів і площу листкової пластинки визначали за Molchanov and Smirnov (1967). Розрахунок показнмків життєвого стану рослин у парках проводили за шкалою категорій стану листяних порід Jakubov (2005). Ступінь пошкодження деревостанів характеризували середнім індексом пошкодження, розрахованим як середньозважене з класів (балів) пошкодження дерев у парках (Shavnin et al., 2010). Індекс життєвого стану деревостану розраховували як суму добутків показника категорії стану на кількість дерев у наявній категорії, поділену на загальну кількість обстежених дерев (Alekseev, 1989; Babij, 2000). Здоровими (I) вважали дере-

востани з індексом 1,00–1,50, ослабленими (II) – 1,51–2,50, дуже ослабленими (III) – 2,50–3,50, такими, що всихають (IV) – 3,51–4,50, свіжим сухостоєм (V) – 5,50, старим сухостоєм (VI) – 5,51–6,50. Оцінювання та ступінь пошкодження листків здійснювали за Nikolaevskij (1979).

Вміст пігментів визначали у витяжці 96% етанолу на СФ-2000. Розрахунки здійснювали за формулами Вінтерманса, Мотса (Bessonova, 2006).

Розраховували середнє арифметичне значення ознак та стандартну помилку (SE). Перевірку на нормальність розподілу проведено методом розрахунку асиметрії та ексцесу. Для оцінки достовірності відмінності між вибірками застосовано t-критерій Стьюдента.

Результати досліджень та їх обговорення

Оцінка стану рослин показала, що дерева у парках міста мали подібні ознаки зовнішніх симптомів порушень – часткове всихання пагонів, укорочення приросту, наявність ушкоджених і хлоротичних листків, трапляються фаутні рослини. Проте ступінь прояву та кількість ушкоджених рослин відрізняються залежно від функціональної зони розташування парків. Найкращий вигляд мають дерева парку ім. Ю. Гагаріна та Севастопольського, за винятком старих перестійних рослин. Листки цих дерев мало ушкоджені, всихають гілки, що майже відсутні, стовбури мають дефекти у поодиноких дерев (оцінка – 1,5 бала).

Життєвий стан рослин у парках ім. Т. Шевченка та ім. Б. Хмельницького оцінено у 2 бали, ім. Л. Глоби – 2,5 бала. Найгіршим цей показник виявився у рослин парках ім. М. Калініна та Молодіжному. Листки як клена гостролистого, так і липи широколистої значною мірою уражені хворобами та шкідниками, вкриті шаром пилу, дрібніші, до 5% від загальної кількості на модельних гілках деформовані та викривлені порівняно з рослинами контролю. Виявлено багато молодих пагонів та бічних гілок, що всихають, трапляються рослини з частково сухими гілками першого порядку. Крони дерев зріджені та малогіллясті, є фаутні рослини. Із середини липня з'являються крайові, точкові, міжжилкові некрози листків, хлороз. Стан насаджень цих видів у даних парках оцінено трьома балами (середнє пошкодження).

Розрахунок індексу стану деревостану парків свідчить, що оцінку «здоровий» отримали тільки рослини парків ім. Ю. Гагаріна, Т.Г. Шевченка та Севастопольського (85, 86 та 84, відповідно). Деревостани всіх інших парків отримали оцінку «ослаблений», при цьому найнижчий індекс мають парк ім. М.І. Калініна та Молодіжний – 58 і 62, у парках ім. Л. Глоби та Б. Хмельницького цей показник становив 68 та 75–76.

Для вивчення морфофункціональних показників деревних рослин парків використовували клен гостролистий, липу широколисту та робінію звичайну. Облік морфометричних змін, що виникають у рослинних організмів за дії чинників різної етіології, покладено в основу методу морфометричної індикації життєвості рослин і екологічного стану території (Mjening, 1985; Shubert, 1988). Даний метод – один із найпоширеніших, що зумовлено його простотою (Grame et al., 1996). Чутливим показником є ріст як маркер не тільки життєвості рослин, а й екологічної напруженості середовища (Bessonova, 1999; Lukina, 2011; Zijatdinova et al., 2012). Визначення довжини річного приросту у досліджуваних рослинних об'єктів різних парків міста показало, що найбільша вона у парку ім. Ю. Гагаріна (майже не відрізняється від контролю). Найменші величини показника спостерігаються у дерев парків ім. М.І. Калініна, Молодіжному та Л. Глоби. Порівняння довжини річних пагонів клена гостролистого та липи широколистої свідчить, що різниця з показниками контролю більша у першого виду (табл. 1). У парках ім. М.І. Калініна, Молодіжному та Л. Глоби у клена гостролистого їх довжина становить 51,2, 64,5 та 59,5% від контрольних значень, у липи широколистої – 62,5, 73,4 та 70,4%, відповідно. За величиною річного приросту клена гостролистого парки можна розташувати у такий ряд: парк с. Орлівщина = ім. Ю. Гагаріна > ім. Б. Хмельницького > Севастопольський > ім. Т. Шевченка > Молодіжний > ім. Л. Глоби > ім. М. Калініна, а липи широколистої – с. Орлівщина = ім. Ю. Гагаріна > ім. Б. Хмельницького > Севастопольський > Молодіжний > ім. Л. Глоби > ім. Т.Г. Шевченка > ім. М.І. Калініна.

Найменші відмінності за величиною річного приросту пагонів у рослин різних парків виявлені у робінії звичайної (табл. 1). У цього виду показник статистично не відрізняється від контрольних значень у парках ім. Ю. Гагаріна, Б. Хмельницького та Севастопольському. Найсуттєвіше пригнічення росту пагонів спостерігається у робінії звичайної у парках ім. Л. Глоби, М.І. Калініна та Молодіжному. Їх довжина становить 80,3, 72,9 і 82,2% відносно контролю, що більше, ніж для двох інших досліджуваних видів.

Товщина однорічних пагонів у рослин різних парків різниться меншою мірою, порівняно з їх довжиною (табл. 1). Найінформативнішими серед морфологічних показників можна вважати ті, що тісно корелюють із величиною первинної продукції та характеризують відношення у системі «рослина – середовище». До таких, зокрема, належать характеристики асиміляційної поверхні. Слід зазначити, що найбільша кількість листків на річному пагоні у клена гостролистого у таких парках міста, як ім. Ю. Гагаріна, Т.Г. Шевченка та Севастопольському. У цих парках різниця між контрольними та дослідними показниками статистичного недостовірна за 5% рівня імовірності. На 16,9% менша кількість листків порівняно з контролем у рослин парку ім. Б. Хмельницького. В інших досліджуваних парках цей показник близький за значеннями: варіює від 61,9 до 67,6% щодо кількості листків на річному пагоні у рослин заміського парку (табл. 2).

У липи широколистої кількість листків у модельних рослин найменша в парках ім. М.І. Калініна та Молодіжному. Близькі значення цього показника у дерев парків ім. Б. Хмельницького, Севастопольському та Ю. Гагаріна. Вони мало відрізняються від контрольних значень. Облистяність річних пагонів дерев цього виду у парках, розташованих поблизу промислових зон, відрізняється від контрольних значень меншою мірою, ніж у клена гостролистого. Така сама закономірність за співвідношенням кількості листків у різних парках спостерігається у робінії звичайної. У рослин цього виду, що зростають у парках ім. Ю. Гагаріна, Б. Хмельницького, Т.Г. Шевченка та Севастопольському, кількість листків на пагонах статистич-

но не відрізняється від контрольного варіанта. У рослин інших парків виявлено меншу кількість листків порівняно з контролем. У парках ім. Л. Глоби, М. Калініна та Молодіжному ці показники дорівнюють 85,1, 77,9 і 80,8% відносно рослин, які зростали у парку смт. Петриківка.

Площа листкової пластинки клена гостролистого у міських парках менша порівняно з контролем, окрім парків ім. Ю. Гагаріна та Б. Хмельницького (табл. 2), для рослин яких різниця між показниками міського та заміського парків статистично недостовірна. У липи широколистої площа листків також найбільша у заміському парку та парку ім. Ю. Гагаріна, а найменша у парках ім. М.І. Калініна та Молодіжному. Вона мало відрізняється у дерев парків Севастопольського, ім. Б. Хмельницького та Т.Г. Шевченка, проте менша, ніж у контролі.

Таблиця 1

Довжина та товщина річних пагонів деревних порід окремих парків м. Дніпропетровськ

Вид	Назва парку	Довжина пагона, см	t_d	% до контролю	Товщина пагона, см	t_d	% до контролю
Acer platanoides L.	смт. Петриківка	15,93 ± 0,14	–	100,0	3,71 ± 0,08	–	100,0
	ім. Ю. Гагаріна	15,88 ± 0,12	0,27	99,7	3,66 ± 0,09	0,41	98,7
	ім. Т.Г. Шевченка	10,53 ± 0,20*	22,13	66,1	2,75 ± 0,06*	9,60	74,1
	ім. Л. Глоби	9,48 ± 0,42*	14,65	59,5	2,97 ± 0,06*	7,40	80,0
	ім. М. Калініна	8,15 ± 0,33*	21,73	51,2	2,49 ± 0,05*	12,97	67,1
	ім. Б. Хмельницького	11,73 ± 0,44*	9,13	73,6	2,96 ± 0,06*	7,50	79,8
	Севастопольський	11,37 ± 0,36*	11,81	71,4	2,97 ± 0,11*	5,44	80,0
	Молодіжний	10,27 ± 0,33*	15,81	64,5	2,44 ± 0,05*	13,51	65,8
Tilia plathyphyllos Scop.	смт. Петриківка	19,20 ± 0,48	–	100,0	4,24 ± 0,16	–	100,0
	ім. Ю. Гагаріна	17,14 ± 0,85	2,12	89,3	3,87 ± 0,13	1,85	91,3
	ім. Т.Г. Шевченка	15,25 ± 0,41*	6,26	79,4	3,39 ± 0,12*	4,25	79,9
	ім. Л. Глоби	13,52 ± 0,51*	8,11	70,4	3,08 ± 0,11*	5,97	72,6
	ім. М. Калініна	12,00 ± 0,32*	12,63	62,5	3,24 ± 0,12*	5,00	76,4
	ім. Б. Хмельницького	16,35 ± 0,40*	4,56	85,2	3,66 ± 0,15*	2,64	86,3
	Севастопольський	15,15 ± 0,63*	5,11	78,9	3,54 ± 0,13*	3,39	83,5
	Молодіжний	14,10 ± 0,65*	6,37	73,4	3,41 ± 0,12*	4,15	80,4
Robinia pseudoacacia L.	смт. Петриківка	17,91 ± 0,82	–	100,0	3,25 ± 0,12	–	100,0
	ім. Ю. Гагаріна	19,69 ± 0,83	1,53	115,5	3,64 ± 0,14	2,11	112,0
	ім. Т.Г. Шевченка	15,54 ± 0,44*	2,54	86,8	2,93 ± 0,12	1,89	90,2
	ім. Л. Глоби	14,39 ± 0,64*	3,38	80,3	2,77 ± 0,11*	2,96	85,2
	ім. М. Калініна	13,06 ± 0,50*	5,05	72,9	2,62 ± 0,12*	3,72	80,6
	ім. Б. Хмельницького	16,94 ± 0,67	0,91	94,6	3,03 ± 0,13	1,25	93,2
	Севастопольський	16,55 ± 0,51	1,40	92,4	3,11 ± 0,11	0,86	95,7
	Молодіжний	14,73 ± 0,36*	3,57	82,2	2,67 ± 0,11*	3,58	82,2

Примітка: * – різниця між контрольним і дослідним варіантами статистично достовірна за $P < 0,05$.

У робінії звичайної площа листка визначається як кількістю листочків на рахісі, так і їх площею. Згідно з даними таблиці 2, у рослин цього виду спостерігається зменшення площі листка в усіх парках за винятком парку ім. Ю. Гагаріна. Найсуттєвіша різниця між контрольним і дослідним варіантами спостерігається у парках ім. М. Калініна та Молодіжному (40,9% і 35,5% щодо контролю). У парках ім. Л. Глоби, Б. Хмельницького, Т.Г. Шевченка та Севастопольському ці показники майже не різняться між собою (81,8, 83,6, 88,2 і 87,6% відносно контролю, відповідно).

Асиміляційна площа однорічного пагона у рослин клена гостролистого парку ім. Ю. Гагаріна майже не відрізняється від показників контролю, у той час як в інших парках асиміляційна поверхня менша, особливо у дерев парків ім. М. Калініна, Молодіжному, ім. Л. Глоби та ім. Т.Г. Шевченка (40,2, 42,7, 43,6 та 51,5% щодо контролю, відповідно). Аналогічна закономірність характерна і для липи широколистої. Площа асиміляційної поверхні пагона рослин цього виду у вищевказаних парках становить 49,5, 54,8, 63,3 та 68,7% стосовно рослин заміського парку (табл. 2). У робінії звичайної цей показник у дерев міських парків менший, ніж у заміського, за винятком рослин, які зростають у парку ім. Ю. Гагаріна. Найменший він у парках ім. Калініна та Молодіжному (46,0% і 63,9% щодо контролю, відповідно).

Вміст фотосинтетичних пігментів великою мірою визначається сукупним впливом екологічних факторів, у тому числі антропогенних. Тому показники зміни кількості хлорофілу можна розглядати як неспецифічні маркери як життєвого стану рослин, так і довкілля (Bessonova, 1992; Kulagin and Jusupov, 2008; Vasilevskaja and Lukina, 2010; Buharina et al., 2013).

Сума хлорофілів a+b у листках клена гостролистого різних парків міста менша, ніж у контролі (табл. 3). Найменший вміст пігментів у листках рослин парку ім. М. Калініна, найбільший – у парку ім. Ю. Гагаріна (56,7% і 88,0% до контролю, відповідно). У листках рослин парків Севастопольського, ім. Т. Шевченка, ім. Б. Хмельницького цей показник відповідно дорівнює 81,6, 77,0 та 71,0% щодо контролю. Близькі значення вмісту хлорофілу в листках дерев парків ім. Л. Глоби та Молодіжному (65,2 і 64,4%).

У липи широколистої спостерігається аналогічна тенденція щодо кількості хлорофілу в листках дерев різних парків порівняно з контролем. Лише у дерев парку ім. Ю. Гагаріна різниця між контрольним і дослідним варіантами статистично недостовірна. За вмістом

хлорофілу у листках дерев цього виду парки можна ранжувати у такий ряд: Орлівщина = ім. Ю. Гагаріна > Севастопольський ≥ ім. Т. Шевченка > ім. Б. Хмельницького > ім. Л. Глоби = ім. М. Калініна > Молодіжний. У листках робінії звичайної не встановлено відмінностей за вмістом суми хлорофілів a+b для міських парків ім. Ю. Гагаріна, Б. Хмельницького та Севастопольського та фоновими значеннями цього показника (парк у смт. Петриківка). У парках ім. М. Калініна, Молодіжному, Т.Г. Шевченка і Л. Глоби вміст суми хлорофілів складає 82,0, 83,7, 88,2 і 79,0% щодо норми відповідно (табл. 3).

Таблиця 2

Характеристика асиміляційного апарату деревних рослин у парках м. Дніпропетровськ

Вид	Парк	Кількість листків на пагоні, шт.	t_d	% до контролю	Площа листка, см^2	t_d	% до контролю	Площа асиміляційної поверхні пагона, см^2	t_d	% до контролю
Acer platanoides L.	смт. Петриківка	6,51 ± 0,30	–	100,0	80,0 ± 3,8	–	100,0	520,0 ± 20,0	–	100,0
	ім. Ю. Гагаріна	6,02 ± 0,23	1,35	92,5	77,9 ± 3,8	0,40	97,4	461,8 ± 20,1	2,04	88,8
	ім. Т.Г. Шевченка	5,92 ± 0,28	1,46	90,9	62,3 ± 3,0*	3,63	77,9	268,0 ± 10,4*	11,15	51,5
	ім. Л. Глоби	4,40 ± 0,19*	6,00	67,6	55,3 ± 2,6*	5,34	69,1	226,8 ± 9,3*	13,27	43,6
	ім. М. Калініна	4,03 ± 0,17*	7,35	61,9	52,3 ± 2,3*	6,21	65,4	209,0 ± 9,1*	14,12	40,2
	ім. Б. Хмельницького	5,42 ± 0,28*	2,92	83,3	72,5 ± 2,0	1,75	90,6	391,2 ± 12,3*	5,47	75,2
	Севастопольський	6,03 ± 0,30	1,19	92,6	69,0 ± 3,4*	2,15	86,3	414,4 ± 13,1*	4,40	79,7
	Молодіжний	4,20 ± 0,20*	6,38	64,5	52,8 ± 2,2*	6,20	66,0	221,9 ± 11,0*	13,04	42,7
Tilia plathyphyllos Scop.	смт. Петриківка	7,80 ± 0,29	–	100,0	75,2 ± 3,4	–	100,0	586,8 ± 20,3	–	100,0
	ім. Ю. Гагаріна	7,52 ± 0,33	0,68	96,4	80,5 ± 4,0	1,00	107,0	605,4 ± 29,5	0,52	103,2
	ім. Т.Г. Шевченка	6,66 ± 0,29*	2,78	85,4	60,6 ± 2,0*	3,69	80,6	403,3 ± 10,3*	8,05	68,7
	ім. Л. Глоби	6,65 ± 0,31*	2,73	85,3	55,9 ± 2,6*	4,50	74,3	371,7 ± 15,2*	10,61	63,3
	ім. М. Калініна	5,58 ± 0,28*	5,50	71,5	48,1 ± 2,3*	6,60	63,9	290,7 ± 10,1*	13,04	49,5
	ім. Б. Хмельницького	7,17 ± 0,33	1,46	91,9	64,3 ± 2,7*	2,27	85,5	460,8 ± 16,1*	4,85	78,5
	Севастопольський	7,20 ± 0,34	1,36	92,3	63,7 ± 2,5*	2,70	84,7	458,8 ± 18,0*	4,71	78,2
	Молодіжний	6,05 ± 0,29*	4,26	77,6	51,3 ± 2,4*	5,69	68,2	321,7 ± 14,5*	10,61	54,8
Robinia pseudoacacia L.	смт. Петриківка	8,11 ± 0,40	–	100,0	135,1 ± 5,4	–	100,0	1094,3 ± 49,3	–	100,0
	ім. Ю. Гагаріна	7,70 ± 0,36	0,77	94,9	136,5 ± 5,9	0,04	101,0	1051,1 ± 30,1	0,74	96,1
	ім. Т.Г. Шевченка	7,43 ± 0,27	1,41	91,6	119,2 ± 5,0*	2,16	88,2	882,1 ± 27,2*	3,77	80,6
	ім. Л. Глоби	6,90 ± 0,30*	2,42	85,1	110,5 ± 5,0*	3,34	81,8	762,5 ± 26,5*	5,93	69,7
	ім. М. Калініна	6,32 ± 0,29*	3,65	77,9	79,9 ± 3,2*	8,83	59,1	503,4 ± 19,1*	11,18	46,0
	ім. Б. Хмельницького	7,20 ± 0,33	1,78	88,8	113,0 ± 4,8*	3,06	83,6	813,6 ± 26,2*	5,03	74,3
	Севастопольський	7,50 ± 0,37	1,12	92,5	118,3 ± 5,0*	2,28	87,6	887,3 ± 29,1*	3,61	81,1
	Молодіжний	6,55 ± 0,30*	3,12	80,8	87,1 ± 3,3*	7,59	64,5	698,9 ± 27,2*	7,03	63,9

Примітка: див. табл. 1.

У листках клена гостролистого та липи широколистої у більшості міських парків уміст як хлорофілу a, так і хлорофілу b менший, ніж у заміському. У робінії звичайної кількість хлорофілу b майже така сама, як і в контрольному варіанті, а хлорофілу a менша тільки у рослин трьох парків (ім. М.І. Калініна, Л. Глоби та Молодіжного). Це свідчить про більшу стійкість пігментного апарату цього виду, ніж у клена гостролистого та липи широколистої. Висновок про те, кількість якої форми хлорофілу відрізняється від контролю більше, за нашими даними зробити неможливо.

Деякі дослідники вказують на те, що інформативнішим біоіндикаційним показником стану довкілля є співвідношення хлорофілів a/b (Bessonova, 1992; Kocjubyns'ka, 2000; Glivljas and Nikolajchuk, 2001; Mylen'ka, 2008; Parpan and Mylen'ka, 2009). Вміст як хлорофілу a, так і b у листках клена гостролистого та липи широколистої у міських парках менший, ніж у заміському. Проте співвідношення хлорофілів a/b у листках рослин майже не відрізняється від контрольних значень переважно в усіх парках (за винятком рослин липи широколистої та робінії звичайної у парках ім. М. Калініна та Молодіжному). Зниження сумарного вмісту хлорофілу за дії несприятливих чинників, яке не супроводжується значними змінами співвідношення хлорофілів a/b, може мати фізіологічне значення. Деякі вчені розглядають такий ефект як захисний механізм для подолання стресу. У листках обох видів рослин в інших парках відношення a/b нижче, ніж у контролі.

Низка авторів (Zabuga and Zabuga, 1983a, 1983b; Shherbatjuk et al., 1991, 1994a, 1994b) у працях щодо вуглекислотного газообміну звернули увагу на те, що фотосинтетична продуктивність із розрахунку на пагін більшою мірою, ніж питома інтенсивність фотосинтезу, придатна для оцінки фізіологічного стану дерев. За результатами розрахунків фотосинтетичних пігментів у хвої сосни різного ступеня пригнічення, Mihajlova and Berezhnaja (2000) встановили, що найбільш прийнятний для адекватного відображення фізіологічного стану хвойних дерев розрахунок пластидних пігментів на масу хвої пагона. Результати свідчать, що регуляція процесів на рівні пагона та крони в цілому тотожна. Виходячи із цих передумов, проаналізували кількість фотосинтетичних пігментів у перерахунку на масу листків пагона (табл. 4, рис.). Кількість хлорофілу a+b у масі листків липи широколистої та робінії звичайної на річному пагоні

знижується у міських парках порівняно з рослинами заміської зони, за винятком парку ім. Ю. Гагаріна (табл. 4). У клена гостролистого, на відміну від інших видів, різниця між значеннями істотна, для парку ім. Ю. Гагаріна вона дорівнює 20,9%. Значно нижчі ці показники у рослин парків ім. Л. Глоби, М. Калініна та Молодіжному, більшою мірою – у клена гостролистого. У цього виду у вищевказаних парках вміст зеленого пігменту в масі листків на річному пагоні відносно контролю становить 30,5, 22,8 і 27,5% відповідно, у липи широколистої та робінії звичайної – 44,7, 33,3 і 48,8% та 52,9, 32,3 і 43,6% відповідно. У парках ім. Т.Г. Шевченка, Б. Хмельницького та Севастопольському кількість хлорофілу в перерахунку на масу листків річного пагона також менша, ніж у контрольних рослин.

Таблиця 3

Вміст хлорофілів (мг/г сирої маси) у листках модельних видів у парках м. Дніпропетровськ

Вміст хлорофілу	Назва парку	*Acer platanoides* L.	t_d	% до контролю	*Tilia plathyphyllos* Scop.	t_d	% до контролю	*Robinia pseudoacacia* L.	t_d	% до контролю
Хлорофіл *a*	смт. Петриківка	3,41 ± 0,102	–	100,0	3,68 ± 0,110	–	100,0	2,65 ± 0,080	–	100,0
	ім. Ю. Гагаріна	3,03 ± 0,081	2,96	88,9	3,32 ± 0,083	2,64	90,2	2,59 ± 0,102	0,46	97,7
	ім. Т.Г. Шевченка	2,70 ± 0,103*	5,03	79,2	2,98 ± 0,062*	5,60	81,0	2,34 ± 0,074	2,92	88,3
	ім. Л. Глоби	2,22 ± 0,114*	8,04	65,1	2,43 ± 0,052*	10,41	66,0	2,02 ± 0,113*	4,63	76,2
	ім. М. Калініна	1,87 ± 0,054*	13,87	54,8	2,22 ± 0,155*	6,66	66,3	2,07 ± 0,073*	5,47	78,1
	ім. Б. Хмельницького	2,53 ± 0,130*	5,36	74,2	2,96 ± 0,084*	5,29	80,4	2,44 ± 0,060	2,10	92,1
	Севастопольський	2,82 ± 0,080*	4,60	82,7	3,02 ± 0,082*	4,85	82,1	2,56 ± 0,144	0,55	96,6
	Молодіжний	2,05 ± 0,060*	11,72	60,1	2,15 ± 0,063*	12,24	58,4	2,13±0,085*	4,60	80,4
Хлорофіл *b*	смт. Петриківка	1,42 ± 0,031	–	100,0	1,45 ± 0,040	–	100,0	0,87 ± 0,050	–	100,0
	ім. Ю. Гагаріна	1,22 ± 0,042*	4,00	85,9	1,40 ± 0,032	1,00	96,6	0,85 ± 0,062	0,25	97,7
	ім. Т.Г. Шевченка	1,12 ± 0,074*	3,94	78,9	1,23 ± 0,045*	3,92	84,8	0,79 ± 0,024	1,50	90,8
	ім. Л. Глоби	0,93 ± 0,032*	11,66	65,5	1,02 ± 0,044*	7,67	70,3	0,68 ± 0,054	2,71	78,2
	ім. М. Калініна	0,87 ± 0,042*	11,00	61,3	1,13 ± 0,053*	5,00	77,9	0,84 ± 0,013	0,60	96,6
	ім. Б. Хмельницького	1,10 ± 0,065*	4,77	77,5	1,15 ± 0,083*	3,37	79,3	0,81 ± 0,070	0,69	93,1
	Севастопольський	1,12 ± 0,044*	6,00	78,9	1,25 ± 0,066	2,77	86,2	0,89 ± 0,045	0,31	102,3
	Молодіжний	1,06 ± 0,040*	7,20	74,6	1,08 ± 0,050*	5,78	74,5	0,84 ± 0,060	0,38	96,6
Хлорофіл *a+b*	смт. Петриківка	4,83 ± 0,112	–	100	5,13 ± 0,120	–	100	3,55 ± 0,090	–	100
	ім. Ю. Гагаріна	4,25 ± 0,101*	3,91	88,0	4,72 ± 0,103	2,62	92,0	3,41 ± 0,110	0,98	96,0
	ім. Т.Г. Шевченка	3,72 ± 0,143*	6,23	77,0	4,21 ± 0,105*	5,89	82,0	3,13 ± 0,082*	3,50	88,2
	ім. Л. Глоби	3,15 ± 0,121*	10,37	65,2	3,45 ± 0,116*	10,37	67,3	2,70 ± 0,106*	6,34	79,0
	ім. М. Калініна	2,74 ± 0,152*	11,23	56,7	3,57 ± 0,092*	10,40	69,6	2,91 ± 0,093*	5,03	82,0
	ім. Б. Хмельницького	3,43 ± 0,076*	10,76	71,0	4,11 ± 0,132*	5,79	80,1	3,25 ± 0,152	1,72	91,5
	Севастопольський	3,94 ± 0,093*	6,26	81,6	4,27 ± 0,121*	5,08	83,2	3,45 ± 0,123	0,66	97,2
	Молодіжний	3,11 ± 0,162*	8,86	64,4	3,23 ± 0,070*	10,79	63,0	2,97 ± 0,080*	4,83	83,7
Хлорофіл *a/b*	смт. Петриківка	2,40 ± 0,150	–	100,0	2,53 ± 0,052	–	100,0	3,04 ± 0,093	–	100,0
	ім. Ю. Гагаріна	2,48 ± 0,142	0,39	103,3	2,37 ± 0,080	1,70	93,7	3,05 ± 0,042	0,10	100,3
	ім. Т.Г. Шевченка	2,41 ± 0,112	0,05	100,4	2,42 ± 0,062	1,41	96,7	2,96 ± 0,185	0,40	97,4
	ім. Л. Глоби	2,38 ± 0,124	0,10	99,2	2,38 ± 0,066	1,92	94,0	2,97 ± 0,102	0,53	97,7
	ім. М. Калініна	2,15 ± 0,145	1,21	89,6	1,96 ± 0,074*	6,62	77,5	2,46 ± 0,123*	3,86	80,9
	ім. Б. Хмельницького	2,30 ± 0,113	0,16	98,8	2,57 ± 0,043	0,24	101,6	3,01 ± 0,120	0,20	99,0
	Севастопольський	2,51 ± 0,125	0,57	104,6	2,41 ± 0,090	1,17	95,3	2,87 ± 0,065	1,57	94,4
	Молодіжний	1,93 ± 0,086	2,76	80,4	1,99 ± 0,062*	5,74	78,7	2,53 ± 0,093*	4,01	83,2

Примітка: див. табл. 1.

Найвищим індексом життєвого стану (за комплексом показників) характеризуються рослини парку ім. Ю. Гагаріна, а найнижчим – парку ім. М. Калініна. За більшістю показників після парку ім. Ю. Гагаріна можна розташувати Севастопольський, потім парк ім. Б. Хмельницького та Л. Глоби. Для парку ім. Т. Шевченка спостерігається зміна положення у ранжованому ряді за різними показниками. Це може бути пов'язане не лише з дією на рослини забруднення довкілля, а і з низкою інших чинників (режимом зволоження, рекреаційним навантаженням тощо).

Морфофізіологічні показники клена гостролистого у різних парках відрізняються суттєвіше, у робінії звичайної – найменше. Показники приросту пагонів, площі листків та вмісту хлорофілу, які слугують індикаторами функціонального стану деревних рослин, указують на різний рівень життєвого стану насаджень парків. У парках, розташованих у зоні більшого техногенного забруднення, відмічається нижчий рівень життєвості (парки ім. М. Калініна та Молодіжний). Виявлені закономірності можуть бути використані як основа для проведення регулярного моніторингу насаджень парків м. Дніпропетровськ для своєчасного виявлення негативних змін, а також для розроблення заходів із відновлення стійкості екосистем. Отримані дані свідчать про необхідність проведення запобіжних заходів для поліпшення функціонального стану деревних рослин більшості парків.

У світовій літературі наведено дослідження щодо впливу чинників урбанізованого середовища на деревну рослинність великих міст (Bertrang et al., 1985; Stravinskienė et al., 2015). Праці присвячені головним чином вив-

ченню впливу антропогенного навантаження на зміни в асиміляційному апараті (Hyungsuk and Ryu, 2015), ріст пагонів (Voroshilova, 2006), деякі фізіологічні показники (Rahmana et al., 2014) окремих деревних порід. А. Станкевичене (Stankevičienė, 2015) провела дослідження з моніторингу стану деревної рослинності лісопарків м. Каунас. Автор спостерігала дефоліацію, хлороз, велику кількість сухих гілок у кроні, грибкові враження. О. Суслова зі співавт. (Suslova et al., 2013) провела моніторинг віталітету деревних насаджень у парках промислових міст на південному сході України, виявивши найтолерантніші види дерев в умовах техногенного навантаження.

Таблиця 4

Маса асиміляційного апарату та кількість хлорофілу a+b (мг/масу листків річного пагона) у деревних рослин парків м. Дніпропетровськ

Вид	Парк	Маса листка, г	t_d	% до контролю	Маса листків на річному пагоні, г	t_d	% до контролю	Кількість хлорофілу *a+b* у масі листків на річному пагоні, мг	t_d
Acer platanoides L.	смт. Петриківка	172,3 ± 5,3	–	100,0	1119,9 ± 45,9	–	100,0	5409 ± 251	–
	ім. Ю. Гагаріна	167,6 ± 4,2	0,68	97,3	1005,8 ± 40,3	1,86	89,8	4275 ± 211*	3,45
	ім. Т.Г. Шевченка	134,0 ± 3,2*	6,14	77,8	790,9 ± 29,5*	6,02	70,6	2942 ± 120*	8,85
	ім. Л. Глоби	119,1 ± 3,1*	8,63	69,1	524,0 ± 23,2*	11,57	46,8	1651 ± 65*	14,47
	ім. М. Калініна	112,5 ± 4,1*	8,88	65,3	450,0 ± 20,5*	13,31	40,2	1233 ± 45*	16,35
	ім. Б. Хмельницького	156,6 ± 4,6	2,23	90,9	842,4 ± 30,2*	5,04	75,2	2889 ± 130*	8,90
	Севастопольський	148,7 ± 3,6*	3,63	86,3	892,3 ± 34,60*	3,95	79,7	3516 ± 151*	6,46
	Молодіжний	113,8 ± 4,3*	8,55	66,0	477,8 ± 20,9*	12,72	42,7	1485 ± 64*	15,13
Tilia plathyphyllos Scop.	смт. Петриківка	128,0 ± 4,5	–	100,0	998,4 ± 40,9	–	100,0	5122 ± 240	–
	ім. Ю. Гагаріна	137,0 ± 3,9	1,52	107,0	1030,7 ± 41,5*	0,55	103,2	4865 ± 204	0,81
	ім. Т.Г. Шевченка	103,0 ± 4,1*	4,09	80,5	852,5 ± 32,2*	2,80	85,4	3589 ± 179*	5,11
	ім. Л. Глоби	95,1 ± 3,9*	5,46	74,3	632,4 ± 25,1*	7,62	63,3	2289 ± 95*	10,96
	ім. М. Калініна	81,8 ± 3,1*	8,43	63,9	456,2 ± 20,1*	11,89	45,7	1705 ± 74*	13,59
	ім. Б. Хмельницького	109,3 ± 3,0*	3,44	85,4	917,8 ± 30,5*	1,58	91,9	3276 ± 121*	6,86
	Севастопольський	108,4 ± 3,4*	3,46	84,7	921,6 ± 36,2*	1,40	92,3	3935 ± 141*	4,25
	Молодіжний	87,3 ± 3,3*	7,32	68,2	528,0 ± 19,6*	10,37	52,9	2501 ± 103*	13,08
Robinia pseudoacacia L.	смт. Петриківка	149,6 ± 5,60	–	100,0	1213,3 ± 50,3	–	100,0	4306 ± 198	–
	ім. Ю. Гагаріна	151,5 ± 6,2	0,23	101,3	1151,9 ± 42,1	0,93	94,9	3928 ± 174	1,43
	ім. Т.Г. Шевченка	132,0± 4,6*	2,41	88,2	980,7 ± 32,6*	3,88	80,8	3069 ± 131*	5,20
	ім. Л. Глоби	122,4 ± 3,6*	4,11	81,8	844,2 ± 32,5*	6,17	69,6	2279 ± 109*	8,96
	ім. М. Калініна	88,5 ± 3,0*	9,62	59,2	478,4 ± 20,5*	13,54	39,4	1392 ± 52*	14,21
	ім. Б. Хмельницького	125,1 ± 5,3*	3,19	83,6	900,9 ± 30,8*	5,29	74,3	2928 ± 120*	5,93
	Севастопольський	130,9 ± 4,8*	2,53	87,5	982,4 ± 39,1*	3,62	81,0	3389 ± 156*	3,63
	Молодіжний	96,5 ± 3,8*	7,86	64,5	631,8 ± 20,8*	10,69	52,1	1876 ± 72*	11,51

Примітка: див. табл. 1

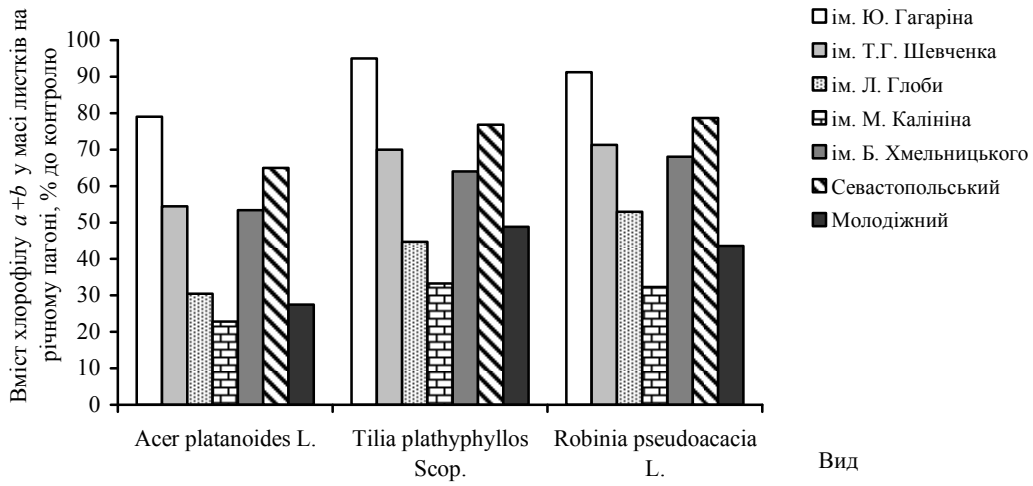


Рис. Вміст хлорофілів a+b у загальній масі листків річного пагона деревних рослин міських парків Дніпропетровська

Оцінку життєвості паркових насаджень проводять також і за допомогою геоінформаційних систем. Д.Л. Калхеві зі співавт. (Kalhavy et al., 2014) проаналізували стан паркових насаджень із застосуванням просторово-географічної інформаційної системи з порівнянням як із контрольними зеленими насадженнями з екосистемами

державного університету м. Накогдочес (Техас, США). Проте провести співставлення життєвості різних видів у насадженнях м. Дніпропетровськ і в містах інших країн не зовсім коректно, оскільки стан видів деревних рослин за шкалою стійкості залежить не тільки від рівня антропогенного навантаження, а і значною мірою від екологічних умов зростання (особливо від температурного режиму, вологості ґрунту та повітря тощо), які можуть дуже різнитися у різних регіонах.

Висновки

Меншим індексом життєвості характеризуються рослини парків ім. М. Калініна та Молодіжного, що пояснюється близьким розташуванням цих об'єктів до Західного промислового комплексу, вищим – парків ім. Ю. Гагаріна та Севастопольського. В усіх парках міста, залежно від місця розташування, спостерігається часткове всихання пагонів, зменшення їх приросту, пошкодження листкових пластинок, хлороз, зустрічаються фаутні рослини.

Установлено зниження довжини та товщини річних пагонів деревних рослин міських парків порівняно із рослинами заміської зони. Найменші величини цього показника спостерігаються у дерев парків ім. М. Калініна, Молодіжного та ім. Л. Глоби, найбільші – у парку ім. Ю. Гагаріна. Товщина однорічних пагонів у рослин різних парків різниться меншою мірою, порівняно з їх довжиною. У клена гостролистого відмінності між контрольним і дослідним варіантами виражені сильніше, у робінії звичайної – найменше.

На пагонах дерев міських парків ім. Л. Глоби, ім. М. Калініна та Молодіжному кількість листків менша, ніж у заміському. В інших парках різниця між контрольним і дослідним варіантами статистично недостовірна. Більшою мірою знижується площа листка та асиміляційної поверхні пагона. Цей показник не відрізняється від контролю тільки у парку ім. Ю. Гагаріна. Найменший він у рослин парків ім. М. Калініна, Молодіжному та Л. Глоби.

Кількість зелених пігментів менша у листках рослинних об'єктів парків міста порівняно з рослинами, які використовували як контроль (смт. Петриківка), за винятком парку ім. Ю. Гагаріна. Ще більша різниця між варіантами за кількістю хлорофілу a+b виявлена у процесі перерахунку на масу листків на річному пагоні, особливо у дерев парків ім. Л. Глоби, ім. М. Калініна та Молодіжному. У клена гостролистого та липи широколистої спостерігається суттєвіша різниця за величиною показників рослин міської та заміської зон, порівняно з робінією звичайною.

Найгіршим життєвим станом за морфофізіологічними показниками характеризуються деревні рослини парків ім. М.І. Калініна, ім. Л. Глоби та Молодіжного, найкращим – ім. Ю. Гагаріна, ім. Л. Глоби та Севастопольського. Інформативні тест-показники для оцінки стану антропогенно зміненого середовища – довжина річного пагона, площа листка та асиміляційної поверхні, а також вміст хлорофілів a+b у перерахунку на масу листків річного пагона. Як чутливі тест-об'єкти рекомендуємо використовувати липу широколисту та клен гостролистий.

Бібліографічні посилання

Alekseev, V.A., 1989. Diagnostika zhiznennogo sostojanija derev'ev i drevostoev [Diagnostics of the vital condition of trees and arborescence planting]. Lesovedenie 4, 51–57 (in Russian).

Babij, S.M., 2000. Differenciacija derev'ev v lesu, ih klassifikacija i opredelenie zhiznennogo sostojanija drevostoev [Differentiation of the trees in the forest, their classification and identification of the vital condition of arborescence planting]. Lesovedenie 4, 35–43 (in Russian).

Beljaeva, L.V., Nikolaevskij, B.C., Marenova, G.A., 1986. Biohimicheskie pokazateli dlja harakteristiki zagrjaznenija atmosfery i sostojanija rastenij [Biochemical parameters for the characterization of air pollution and plant health]. Jekologicheskie i fiziologo-biohimicheskie aspekty antropotolerantnosti rastenij. Tallinn, 52–54 (in Russian).

Berrang, P., Karnosky, D.F., Stanton, B.J., 1985. Environmental factors affecting tree health in New York City. J. Arboricult. 11, 185–189.

Bessonova, V.P., 1991. Morfo-funkcional'nye issledovanija rastenij v uslovijah zagrjaznenija sredy tjazhelymi metallami [Morphological and functional studies of plants in the environment polluted by heavy metals]. Dnipropetrovsk University Press, Dnipropetrovsk (in Russian).

Bessonova, V.P., 1992. Vpliv vazhkih metaliv na pigmentnu sistemu listka [Influence of heavy metals on the leaf pigment systems]. Ukrainian Botanical Journal 49(2), 63–66 (in Ukrainian).

Bessonova, V.P., 1999. Citofiziologicheskie jeffekty vozdejstvija tjazhelyh metallov na rost i razvitie rastenij [Cytophysiological effects of heavy metals on the growth and development of plants]. Zaporizhzhya State University, Zaporizhzhya (in Russian).

Bessonova, V.P., 2001. Metody fitoindykacii' v ocinci ekologichnogo stanu dovkillja [Phytoindication methods in the evaluation of the ecological state of the environment]. Zaporizhzhya State University, Zaporizhzhya (in Ukrainian).

Bessonova, V.P., 2006. Praktikum z fiziologiï roslin [Practical work on plant physiology]. PP Svidlera, Dnepropetrovsk (in Ukrainian).

Bessonova, V.P., Jusypiva, T.I., 2001. Semennoe vozobnovlenie drevesnyh rastenij i promyshlennye polljutanty (SO_2 i NO_2) [Seed regeneration of arborescence plants and industrial pollutants (SO_2 and NO_2)]. Zaporizhzhya State University, Zaporizhzhya (in Russian).

Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyi, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).

Britt, C., Johnston, M., 2008. Trees in Towns II: A new survey of urban trees in England and their condition and management. Department for Communities and Local Government (CLG), London.

Brygadyrenko, V.V., 2014. Influence of moisture conditions on the structure of litter invertebrate communities in shelterbelt and plantation forests in Southern Ukraine. Journal of BioScience 22, 77–88.

Brygadyrenko, V.V., Faly, L.I., Jakimets, K.G., 2012. Riznomanittja ugrupovan' gerpetobiju balky Tunel'na m. Dnipropetrovsk [Diversity of litter invertebrates communities from the Tunel'na Gully in Dnipropetrovsk city]. Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 20(1), 3–12 (in Ukrainian).

Buharina, I., Zhuravleva, A.N., Bolyshova, O.G., 2012. Gorodskie nasazhdenija: Jekologicheskij aspekt [Urban plantation: Ecological aspects]. Udmurt State University, Izhevsk (in Russian).

Buharina, I.L., Kuz'min, P.A., Gibadulina, I.I., 2013. Analiz soderzhanija fotosinteticheskih pigmentov v list'jah drevesnyh rastenij v uslovijah gorodskoj sredy (na primere g. Naberzhnye Chelny) [Analysis the content of photosynthetic pigments in leaves of arborescence plants in an urban environment (for example Naberezhnye Chelny)]. Bulletin of Udmurt University 1, 20–25 (in Russian).

Buharina, I.L., Pavarnicyna, T.M., Vedernikov, K.E., 2007. Jekologo-biologicheskie osobennosti drevesnyh rastenij v urbanizirovannoj srede [Ecological and biological characteristics of woody plants in urban environment]. FGOU Izhevskaja GSHA, Izhevsk (in Russian).

Faly, L.I., Brygadyrenko, V.V., 2014. Patterns in the horizontal structure of litter invertebrate communities in windbreak plantations in the steppe zone of the Ukraine. J. Plant Prot. Res. 54(4), 414–420.

Fedoruk, A.T., 1980. Drevesnye rastenija sadov i parkov Belorussii [Woody plants gardens and parks of Belarus]. Nauka i Tekhnika, Minsk (in Russian).

Glivljas, N.V., Nikolajchuk, V.I., 2001. Vpliv vazhkih metaliv na rist roslin ta vmist hlorofilu v listkah *Lotus corniculatus* L. [Effect of heavy metals on plant growth and content of chlorophyll in the leaves of *Lotus corniculatus* L.]. Scientific Bulletin of Uzhhorod University 9, 311–313 (in Ukrainian).

Gnativ, P.S., 2014. Funkcional'na diagnostyka v dendroekologii' [Functional diagnostics in dendroecology]. Kamula, L'viv (in Ukrainian).

Gontar', O.B., Svjatkovskaja, E.A., Trostenjuk, N.N., Korobejnikova, N.M., Shlapak, E.P., Nosatenko, O.J., 2013. Monitoring sostojanija drevesnyh nasazhdenij na nekotoryh obektah ozelenenija v central'noj chasti goroda Murmanska [Monitoring of tree plantations on some objects planting of greenery in the central part of Murmansk city]. Izvestija Samarskogo Nauchnogo Centra Rossijskoj Akademii Nauk 3(2), 621–625 (in Russian).

Hyungsuk, K., Ryu, Y., 2015. Seasonal variations in photosynthetic parameters and leaf area index in an urban park. Urban For. Urban Gree. 14(4), 1059–1067.

Ivanciv, V.V., Ivanciv, O.J., 2014. Ekologichni chynnyky pogirshennja stanu derevnyh nasadzhen' mista Luc'ka [Ecological factors of deterioration condition arborescence plantations in Lutsk]. Pryroda Zahidnogo Polissja ta Pryleglyh Terytorij, Rozdil II. Biologija 11, 231–235 (in Ukrainian).

Jakubov, H.G., 2005. Jekologicheskij monitoring zelenyh nasazhdenij v Moskve [Ecological monitoring of green plantation in Moscow]. Statrit-N, Moscow (in Russian).

Klymenko, J.O., 2003. Derevna roslynnist' starovynnyh parkiv Vinnychchyny [Woody plants in old parks of Vinnitsa region]. Scientific Bulletin Ukrainian National Forestry University 13(5), 299–302 (in Ukrainian).

Kocjubyns'ka, N.P., 2000. Ekologo-fiziologichni doslidzhennja roslyn v umovah promyslovyh pidpryjemstv [Ecological and physiological studies of plants in industrial environments]. Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 7, 31–35 (in Ukrainian).

Kolesnikova, I.P., 2004. Sostojanie drevesnyh nasazhdenij goroda Krasnodara i razrabotka predlozhenij po iz uluchsheniju [Status of Krasnodar wood plantations and the development of proposals for improvement]. Kuban State Agrarian University, Krasnodar (in Russian).

Kravchuk, L.A., 2011. Strukturno-funkcional'naja organizacija landshaftno-rekreacionnogo kompleksa v gorodah Belarusi [Structural and functional organization of landscape and recreational complex in the cities of Belarus]. Nauka i Tekhnika, Minsk (in Russian).

Kristen, L., Dexster, H.L., 2013. A comparison of tree methods for measuring local urban tree canapy cover. Arboriculture and Urban Forestry 39(2), 62–67.

Kulagin, A.A., Jusupov, A.A., 2008. O soderzhanii fotosinteticheskih pigmentov v hvoe listvennicy Sukacheva (*Larix sukaczewii* Dyl.) pri razvitii v uslovijah ajerotehnogennogo polimetallicheskogo zagrjaznenija okruzhajushhej sredy [About content of photosynthetic pigments in the needles *Larix sukaczewii* Dyl. in the development of airborne polymetallic pollution]. Izvestija Samarskogo Nauchnogo Centra Rossijskoj Akademii Nauk 10(2), 617–620 (in Russian).

Kulagin, A.J., Tagirova, O.V., Ibragimova, A.H., 2014. Sostojanie parkovyh nasazhdenij g. Sterlitamak (Respublika Bashkortostan) [State of parkland plantation Sterlitamak city (Bashkortostan)]. Mezhdunarodnyj Nauchno-Issledovatel'skij Zhurnal 3(22), 60–66 (in Russian).

Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), Sustainable agricultural development. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.

Kulhavy, D.L., Di, W., Unger, R., Daniel, I-K.H., Sun, J., 2014. Comparison of tree condition and value for city parks and Stephen F. Austin State University in Nacogdoches, Texas, U.S. Arboriculture and Urban Forestry 40(3), 165–177.

Lukina, J.M., 2011. Vlijanie tehnogennogo zagrjaznenija kombinata "Severonikel" na rost i razvitie drevesnyh rastenij: Na primere *Betula szerepanovii* Orlova [Influence of technogenic pollution combine "Severonikel" in the growth and development of arborescence plants: For example *Betula czerepanovii* Orlova]. Petrozavodsk State University, Petrozavodsk (in Russian).

Mingaleva, N.A., 2012. Zhiznennoe sostojanie zelenyh nasazhdenij v urbanizirovannoj srede (na primere g. Syktyvkar) [The living condition of green spaces in the urban environment (for example, Syktyvkar)]. Syktyvkar State University, Syktyvkar (in Russian).

Mjening, U.D., 1985. Biomonitoring zagrjaznenija atmosfery s pomoshh'ju rastenij [Biomonitoring of air pollution with using plants]. Gidrometeoizdat, Leningrad (in Russian).

Molchanov, A.A., Smirnov, V.V., 1967. Metodika izuchenija prirosta drevesnyh rastenij [Method of studying growth of arborescence plants]. Nauka, Moscow (in Russian).

Mylen'ka, M.M., 2008. Vmist fotosyntetychnyh pigmentiv u lystkah *Tilia cordata* Mill. ta *Acer negundo* L. za umovy urbotehnogennogo zabrudnennja dovkillja [Content of photosynthetic pigments in leaves *Tilia cordata* Mill. and *Acer negundo* L. under urbotechnogenic pollution of environment]. Bulletin of Ukrainian National Forestry University 8(11), 201–206 (in Ukrainian).

Nikolaevskij, V.S., 1979. Biologicheskie osnovy gazoustojchivosti rastenij [Biological bases of gas resistance of plants]. Nauka, Novosibirsk (in Russian).

Parpan, V.I., Mylen'ka, M.M., 2009. Morfofiziologichni osoblyvosti *Populus pyramidalis* Roz. v umovah ur'otehnogennogo zabrudnennja seredovyshha [Morphophisiological especially *Populus pyramidalis* Roz. under aerotechnogenic pollution]. Ecology and Noospherology 20(3–4), 84–90 (in Ukrainian).

Rahmana, M.A., Armsonb, D., Ennosb, A.R., 2014. Effect of urbanization and climate change in the rooting zone on the growth and physiology of *Pyrus calleryana*. Urban For. Urban Gree. 13(2), 325–335.

Sadeghian, M.M., Vardanyan, Z., 2013. The benefits of urban parks, a review of urban research. Journal of Novel Applied Sciences 2(8), 231–237.

Sergejchik, S.A., 1994. Ustojchivost' drevesnyh rastenij v tehnogennoj srede [Stability of arborescence plants in the technogenic environment]. Navuka i Tekhnika, Minsk (in Russian).

Shavnin, S.A., Gal'ko, V.A., Menshhikov, S.A., 2010. Zhizneustojchivost' lesnyh jekosistem urbanizirovannoj territorii [Vital stability forest ecosystems of the urbanized area]. Izvestija of Orenburg State Agrarian University 27(3) 42–43 (in Russian).

Shherbatjuk, A.S., Rusakova, L.V., Jan'kova, L.S., 1994a. Sostojanie pigmentnogo kompleksa rastenij pri tehnogennom zagrjaznenii sredy [Status pigment complex plant at technogenic pollution of the environment]. Ocenka sostojanija vodnyh i nazemnyh jekologicheskih sistem: Jekologicheskie problemy Pribajkal'ja. Nauka, Novosibirsk, 113–120 (in Russian).

Shherbatjuk, A.S., Rusakova, L.V., Jan'kova, L.S., 1994b. Ocenka sostojanija vodnyh i nazemnyh jekologicheskih sistem: Jekologicheskie problemy Pribajkal'ja [Assessment of aquatic and terrestrial ecosystems: Ecological problems of the Baikal region]. Nauka, Novosibirsk, 131–135 (in Russian).

Shherbatjuk, A.S., Rusakova, L.V., Suvorova, G.G., Jan'kova, L.S., 1991. Uglekislotnyj obmen hvojnyh Pribajkal'ja [Carbon dioxide exchange of conifers Pribaikalye]. Nauka, Novosibirsk (in Russian).

Shubert, R., 1988. Bioindikacija zagrjaznennyh nazemnyh jekosistem [Bioindication pollution of terrestrial ecosystems]. Mir, Moscow (in Russian).

Smit, U.H., 1985. Les i atmosfera [Forest and atmosphere]. Progress, Moscow (in Russian).

Stankevičienė, A., 2015. Phytosanitary condition of woody plants in forest parks in the city Lithuania. In: Problems of forest phytopathology and mycology: Materials of the IX International conference, October 19–24, 2015. Minsk – Moscow – Petrozavodsk. BSTU, Minsk, 201–204.

Stravinskienė, V., Snieškienė, V., Stankevičienė, A., 2015. Health condition of *Tilia cordata* Mill. trees growing in the urban environment. Urban For. Urban Gree. 14(1), 115–122.

Suslova, E., Polyakov, A., Kharkhota, L., 2013. Monitoring of woody plants in the park stands of the industrial cities in the South-East of Ukraine. Lietuvos Mokslų Akademija. Biologija 59(3), 271–278.

Tsvetkova, N.M., Pakhomov, O.Y., Serdyuk, S.M., Yakyba, M.S., 2016. Biologichne riznomanittja Ukrajiny. Dnipropetrovs'ka oblast'. Grunty. Metaly u gruntah [Biological diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Soils. Metalls in the soils]. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Vasilevskaja, N.V., Lukina, J.M., 2011. Vlijanie tehnogennogo zagrjaznenija na dinamiku rosta i mezostrukturu list'ev *Betula czerepanovii* Orlova (Murmanskaja oblast') [Influence of technogenic pollution on growth and mesostructure leaves of *Betula czerepanovii* Orlova (Murmansk region)]. Uchenye Zapiski Petrozavodskogo Gosudarstvennogo Universiteta, Seria Estestvennie i Tehnicheskie Nauki 8, 14–18 (in Russian).

Voroshilova, L.C., 2006. Issledovanie sostojanija sosny obyknovennoj v uslovijah promyshlennogo goroda [Research status of *Pinus sylvestris* L. in industrial city]. Trudy Bratskogo Gosudarctvennogo Tehnicheskogo Universiteta 1(1), 99–101 (in Russian).

Zabuga, V.F., Zabuga, G.A., 1983a. Fotosinteticheskaja aktivnost' krony sosny obyknovennoj [Photosynthetic activity of crown of *Pinus sylvestris* L.]. In: Jekologo-fiziologicheskie issledovanija fotosinteza i vodnogo rezhima v polevyh uslovijah. Trudy Vsesojuznogo soveshhanija, Irkutsk, 44–51 (in Russian).

Zabuga, V.F., Zabuga, G.A., 1983b. Jekologo-fiziologicheskie issledovanija fotosinteza i vodnogo rezhima rastenij v polevyh uslovijah [Ecological and physiological studies of photosynthesis and water regime of plants in the field conditions]. SIFIBR SO AN SSSR, Irkutsk, 44–51 (in Russian).

Zijatdinova, K.Z., Urazgil'din, R.V., Denisova, A.V., 2012. Morfologija list'ev i pobegov duba chereshchatogo (*Quercus robur* L.) v uslovijah zagrjaznenija okruzhajushhej sredy (na primere Ufimskogo promyshlennogo centra) [The morphology of the leaves and shoots of *Quercus robur* L. in conditions of environmental pollution (for example, the industrial center of Ufa)]. Izvestija Samarskogo Nauchnogo Centra Rossijskoj Akademii Nauk 14(6), 1466–1469 (in Russian).

Надійшла до редколегії 11.02.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 119–123.

doi:10.15421/011614

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 582.284.3:577.1

Вплив сульфату та цитрату міді на склад біомаси лікарського гриба *Trametes versicolor* (Polyporales, Polyporaceae)

Г.А. Аль-Маалі[1], Н.А. Бісько[1], А.М. Остапчук[2]

[1]Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Київ, Україна
[2]Інститут мікробіології та вірусології імені Д.К. Заболотного НАН України, Київ, Україна

Наведено дані щодо впливу цитрату та сульфату міді на біохімічний склад біомаси цінного лікарського гриба *Trametes versicolor* (L.) Lloyd, (1920), що зростав на рідкому живильному середовищі в умовах глибинної культури. Результати експерименту свідчать про те, що цитрат та сульфат міді посилюють синтез білків за рахунок зменшення вмісту загальних вуглеводів у біомасі *T. versicolor* 353 порівняно із середовищем без міді. Обидві форми міді стимулювали накопичення зольних елементів у міцелії *T. versicolor* 353 порівняно з контрольним середовищем. Сульфат міді негативно впливає на накопичення загальних ліпідів відносно середовища без міді та із цитратом міді. Суттєве зростання біомаси *T. versicolor* 353 у разі додавання в середовище для культивування цитрату або сульфату міді впливало на продуктивність синтезу окремих компонентів. Цитрат міді та сульфат міді (порівняно з контрольним середовищем без міді) збільшували продуктивність синтезу сирого протеїну в міцелії *T. versicolor* 353 на 94% та 63% відповідно. Продуктивність синтезу вуглеводів зростала на 72% (на середовищі із цитратом міді) та на 43% (на середовищі із сульфатом міді) відносно контрольного досліду. Амінокислотний аналіз міцелію *T. versicolor* 353 показав, що додавання цитрату або сульфату міді не впливало на його якісний склад. Продуктивність синтезу ліпідів збільшувалась тільки на середовищі із цитратом цинку (на 57%) відносно контрольного середовища без міді. Цитрат міді суттєво не впливав на жирнокислотний склад міцелію *T. versicolor* 353 порівняно з контролем. Сульфат міді зменшував уміст лінолевої та стимулював накопичення олеїнової кислоти.

Ключові слова: ліпіди; сирий протеїн; амінокислоти; жирні кислоти

The effect of citrate and sulfate of copper on the biomass composition of the medicinal mushroom *Trametes versicolor* (Polyporales, Polyporaceae)

G.A. Al-Maali[1], N.A. Bisko[1], A.M. Ostapchuk[2]

[1]Kholodny Institute of botany NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine
[2]Zabolotny Institute of Microbiology and Virology NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine

The aim of our research was to study the influence of citrate and sulfate of copper on the biomass composition of the mycelium of the medicinal mushroom *Trametes versicolor* (L.) Lloyd, (1920) cultivated in a liquid medium. The studied strain of *Trametes versicolor* 353 was obtained from the Culture Collection of Mushrooms (IBK) from M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine. Copper citrate was obtained from the Institute of Nanobiotechnologies and Resource Conservation of Ukraine, Kyiv. In this study we used glucose-peptone-yeast extract medium. Cu^{2+} (sulfate or citrate form) was added to the medium in concentration 4 mg/L. Mycelium was grown in a submerged culture on a rotary shaker (120 rpm) at 26 °C in 250 ml Erlenmeyer flasks, containing 50 ml of liquid media. The biomass was harvested after 9 days of cultivation in the liquid medium, filtered, washed, dried to a constant weight at 105 °C and weighed. Total nitrogen content (N_{total}) in the mycelium determined by the Kjeldahl method, crude protein content was determined as N_{total} x 6.25. The ash was obtained by the standard method. Total lipids were extracted from undried mycelium by a modified method of Bligh and

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна
Kholodny Institute of botany NAS of Ukraine, Tereshchenkivska Str., 2, Kyiv, 01601, Ukraine

Інститут мікробіології та вірусології імені Д.К. Заболотного НАН України, вул. Академіка Заболотного, 154, Київ, 03680, Україна
Zabolotny Institute of Microbiology and Virology NAS of Ukraine, Acad. Zabolotny str., 154, Kyiv, 03680, Ukraine
Tel +38-067-497-49-20 E-mail: galeb.almaali@gmail.com

Dyer. Amino acid composition was analyzed by high-performance liquid chromatography Agilent 1200 (Agilent technologies, USA). The methyl ethers of fatty acids were determined by gas chromatography-mass spectrometry (GC/MS) Agilent 6890N/5973 inert. The results of our research demonstrated that sulfates and citrates of copper increased the amount of crude protein on the mycelium of *T. versicolor* 353. Also both form of copper increased the amount of ash by a third relative to the control medium. At the same time, both forms of copper reduced the amount of total carbohydrates on mycelial biomass. But copper sulfate reduced the amount of total lipids relative to the control medium and medium with copper citrate. It should be noted, that given the significant growth of biomass in both cases, the yield of the same biomass compounds (gram per liter of medium) was raised relative to the control medium. So the yield of total carbohydrates was increased by 72% (on the medium with copper citrate) and 43% (on the medium with copper sulfate) relative to the control medium. The yield of crude protein was raised by 94% (on the medium with copper citrate) and 63% (on the medium with copper sulfate) relative to the control medium. Assay of amino acid composition showed that the quality of crude protein didn't change. Thus the yield of essential amino acids was increased in conjunction with the yield of crude protein. The yield of total lipids increased only on the medium with copper citrate (by 57%) and in this case the content of fatty acids was unchanged significantly relative to the control medium. But sulfate of copper decreased the amount of cis-linoleic acids by 7%, in return the amount of oleic acid was increased relative to the control medium without copper.

Keywords: lipids; crude protein; amino acids; fatty acids

Вступ

Гриби роду *Trametes* Fr. (Basidiomycota) мають довгу історію використання у традиційній східній медицині для лікування та профілактики захворювань верхніх дихальних шляхів, сечовивідної та травної систем. Сучасні дослідження демонструють, що гриби даного роду мають широке лікарське застосування, протипухлинні, гепатопротекторні, антибактеріальні та противірусні властивості (Cai et al., 2010; Maehara et al., 2012; Patel, 2012). Ці характеристики пов'язують насамперед із різними фракціями полісахаридів і протеїнів (Standish et al., 2008; Zong et al., 2012; Kuan et al., 2013). Біомасу цих грибів використовують як цінну харчову добавку, що містить багато мікроелементів, незамінних амінокислот і ненасичених жирних кислот, використовують для очищення субстратів від ксенобіотиків (Ivanova et al., 2010; Fedotov and Chayka, 2015). До того ж, культуральна рідина *Trametes versicolor* (L.) Lloyd, (1920) – джерело біотехнологічно важливих ферментів: лаккази та пероксидази.

Сучасне промислове культивування лікарських ксилотрофних базидіоміцетів направлене на збільшення виходу біомаси та її окремих компонентів, у тому числі біологічно активних речовин. Вирощування міцелію базидієвих грибів на синтетичних рідких живильних середовищах різного складу дає можливість впливати на синтез біомаси та її біосинтетичні властивості. Окремі автори зазначають, що під час культивування деяких видів лікарських грибів додавання до живильного середовища мікроелементів, у тому числі міді, позитивно впливає на біосинтез екзо- та ендополісахаридів (Zou et al., 2005; Xiao et al., 2006; Zhi-ling, 2009), синтез лаккази та експресію відповідних генів (Soden and Dobsen 2001; Vasina et al., 2015), а також змінює амінокислотний склад міцелію (Zou, 2005). Відмітимо особливу роль міді у фізіології живлення *T. versicolor*, пов'язану з тим, що іони міді входять в активний центр лаккази. Крім того, мідь входить до складу низки ферментів електронотранспортного ланцюга та супероксиддисмутази (Banci, 2013; Kroneck and Sosa Torres, 2015).

Зазвичай у культивуванні грибів використовують неорганічні солі металів, які мають низьку хімічну чистоту та невисоку біологічну активність порівняно з органічними сполуками металів. Перспективні з цього погляду солі карбонових кислот, у тому числі цитрати металів, дозволені до використання у харчовій промисловості. Проте традиційні методи отримання карбоксилатів трудомісткі та енергозатратні. Інтенсивний розвиток нанотехнологій дав змогу створити низку методів для промислового виробництва цитратів металів із високим ступенем чистоти та біологічною доступністю (Patent of Ukraine for utility model number 39392). Borysevych and Kaplunenko (2010) відмічають високу біологічну активність цитратів металів щодо рослинних об'єктів, мікроорганізмів і тварин. У дослідженнях І.І. Бандури (Bandura, 2014) зазначається, що комплексне добриво «Аватар-1», яке складається із суміші цитратів різних металів, позитивно впливає на плодоношення грибів із роду *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm.

У попередньому дослідженні вивчали вплив різних концентрацій цитратів і сульфатів металів (залізо, марганець, мідь та цинк) на ріст міцелію *T. versicolor* 353 на рідкому живильному середовищі (Al-Maali, 2015). Отримані результати свідчать, що серед досліджених металів найбільший вплив на приріст біомаси *T. versicolor* 353 мала мідь.

Мета нашої роботи – оцінити вплив цитрату та сульфату міді на біохімічний склад біомаси лікарського гриба *T. versicolor*.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкт дослідження – штам *T. versicolor* 353 із Колекції культур шапинкових грибів Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (Buchalo et al., 2011). Штам обрано за результатами скринінгу біотехнологічно цінних штамів *T. versicolor*, проведеного Л.О. Антоненко (Antonenko, 2013).

Міцелій вирощували 9 діб у глибинній культурі (120 об./хв) за температури 26 ± 1 °С у колбах Ерленмейєра об'ємом 250 мл, що містили 50 мл живильного середовища такого складу (контрольне середовище, г/дм^3): глюкоза – 25, пептон – 3, дріжджовий екстракт – 3, K_2HPO_4 – 1, KH_2PO_4 – 1, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,25, дистильована вода – 1 дм^3; pH 6,5 (ГПД). Інокулюм отримували упродовж п'яти діб за тих самих умов. Інокулюм додавали з розрахунку 10% від об'єму живильного середовища. У досліджуваних варіантах до середовища додавали цитрат або сульфат міді у концентрації 4 мг/л Cu^{2+}, оптимальній для накопичення біомаси цього штаму (Al-Maali, 2015). Цитрат міді отримано методом аквананотехнології в Українському державному науково-дослідному інституті нанобіотехнологій та ресурсозбереження при Державному агентстві резерву України (Patent of Ukraine for utility

model number 39392). Біомасу, зібрану на 9-ту добу культивування, фільтрували, промивали, висушували до постійної ваги при 105 °С та зважували. Загальний азот (N_{total}) визначали в абсолютно сухій біомасі методом К'єльдаля, вміст сирого протеїну в міцелії визначали за формулою: N_{total} x 6,25 (Cunniff, 1995). Вміст золи визначали за стандартною методикою (Cunniff, 1995). Загальні ліпіди екстрагували із сирої біомаси модифікованим методом Блайа-Даяра (Manirakiza et al., 2001). Кількість загальних вуглеводів визначали за формулою: $M_c = M_b - (M_{cp} + M_l + M_a)$, де M_c – маса загальних вуглеводів (г), M_b – біомаса (г), M_{cp} – маса сирого протеїну (г), M_l – маса загальних ліпідів (г), M_a – маса золи (г).

Продуктивність визначали як загальну кількість органічної речовини, утворену популяцією клітин штаму *T. versicolor* 353 на одиницю об'єму живильного середовища (Barna, 1997). Амінокислотний склад визначали за допомогою високоефективної рідинної хроматографії на хроматографі Agilent 1200 (Agilent technologies, USA) (Henderson et al., 2000; Jambor and Molnar-Perl, 2009a, 2009b). Жирнокислотний склад визначали за допомогою газової хроматографії з мас-спектрометрією (GC/MS) Agilent 6890N/5973 inert. Метилові ефіри жирних кислот отримували стандартним методом (Christie, 1989).

Дослідження проводили у трьох повторностях. Дані виражені як середні значення ± похибка. Статистичний аналіз проводили за допомогою програм OriginPro 8.5.1 (Origin-Lab Corportion, USA), вибірки порівнювали з використанням однофакторного дисперсійного аналізу. Статистично достовірною порівняно з контролем вважали різницю $P < 0,05$.

Результати та їх обговорення

Аналіз основних компонентів біомаси міцелію *T. versicolor* 353, культивованого на середовищі із солями міді в органічній і неорганічній формі, свідчить про те, що цитрат і сульфат міді рівною мірою впливають на кількість сирого протеїну, загальних вуглеводів і зольність міцелію (табл. 1).

Таблиця 1

Вплив цитрату та сульфату міді на ріст та біохімічний склад міцелію *T. versicolor* 353 у глибинній культурі на ГПД середовищі

Параметри	Контроль	Цитрат міді, 4 мг/л Cu^{2+}	Сульфат міді, 4 мг/л Cu^{2+}
Біомаса, г/л	4,8 ± 0,21	8,6 ± 0,19*	7,1 ± 0,06*
Приріст біомаси, % до контролю	–	79,9*	48,9*
Сирий протеїн, % біомаси	17,6 ± 0,31	19,0 ± 0,22*	19,3 ± 0,32*
Загальні вуглеводи, % біомаси	75,0	71,7*	72, 0*
Загальні ліпіди, % біомаси	1,3 ± 0,11	1,1 ± 0,03	0,9 ± 0,06*
Зола, % біомаси	6,1 ± 0,20	8,1 ± 0,28*	7,9 ± 0,21*

Примітка: * – достовірна різниця з контрольним дослідом за $P < 0,05$.

В обох випадках зафіксовано збільшення вмісту сирого протеїну та золи у біомасі *T. versicolor* 353 відносно контролю. За дії цитрату та сульфату міді зменшувалась кількість загальних вуглеводів. Зростання вмісту сирого протеїну та золи та зменшення кількості загальних вуглеводів зумовлені наявністю у середовищі іонів міді та не залежать від їх форми (сульфатної чи цитратної). Внесення у середовище сульфату міді інгібувало синтез загальних ліпідів у біомасі *T. versicolor* 353 на 32,6% відносно контролю. Цитрат міді не впливав на цей процес (табл. 1).

Раніше (Al-Maali, 2015) показано, що на середовищі із цитратом міді загальний вихід міцелію на одиницю об'єму живильного середовища (продуктивність) був на 80% більшим, ніж у контрольному досліді. У випадку із сульфатом міді продуктивність за біомасою збільшувалась на 49% відносно контролю. Продуктивність за окремими компонентами (сирий протеїн, загальні ліпіди тощо) теж значно зростала (табл. 1).

За рахунок суттєвого приросту біомаси вихід загальних вуглеводів на одиницю об'єму середовища за умов додавання цитрату міді збільшувався на 71,8% (табл. 1), а за присутності сульфату міді – на 42,7% відносно контролю. Продуктивність щодо білка збільшувалась на 94,0% (цитрат міді) та на 63,1% (сульфат міді) порівняно з контролем. Незважаючи на суттєве збільшення біомаси міцелію *T. versicolor* 353 на середовищі із сульфатом міді, вихід загальних ліпідів на одиницю об'єму середовища був на тому самому рівні, що і в контрольному досліді (табл. 1). На середовищі із цитратом міді продуктивність щодо ліпідів зростала (за рахунок збільшення біомаси) на 57,4% відносно контролю.

Подальші дослідження продемонстрували, що суттєве збільшення виходу сирого протеїну не впливає на його якісні показники. Амінокислотний склад міцелію *T. versicolor* 353, культивованого на середовищах із цитратом або сульфатом міді, був ідентичним до його складу на контрольному середовищі (табл. 2).

Таблиця 2

Амінокислотний склад міцелію *T. versicolor* 353, культивованого на контрольному живильному середовищі ГПД без міді

Амінокислота	Частка від загальної суми амінокислот, %
Замінні амінокислоти	
L-аланін	8,48 ± 0,15
L-аргінін	7,09 ± 0,27
L-аспарагінова кислота	10,21 ± 0,12
L-гістидин	2,38 ± 0,05
L-гліцин	6,99 ± 0,11
L-глутамінова кислота	7,45 ± 0,17
L-пролін	7,18 ± 0,25
L-серин	10,61 ± 0,19
L-тирозин	3,02 ± 0,09
Незамінні амінокислоти	
L-валін	4,77 ± 0,09
L-ізолейцин	4,65 ± 0,20
L-лейцин	4,24 ± 0,23
L-лізин	10,9 ± 0,24
L-метіонін	0,21 ± 0,07
L-треонін	6,75 ± 0,07
L-фенілаланін	5,05 ± 0,11

Ці дані свідчать, що вихід незамінних амінокислот на одиницю використаного середовища збільшується зі збільшенням продуктивності щодо сирого протеїну (на 94,0% на середовищі із цитратом міді, на 63,1% на середовищі із сульфатом міді). Під час досліджень жирнокислотного складу міцелію *T. versicolor* 353 на контрольному середовищі ГПД без міді ідентифіковано 8 жирних кислот: пентодеканову (15:0), пальмітинову (C16:0), пальмітолеїнову (C16:1), маргаринову (C17:0), стеаринову (C18:0), олеїнову (C18:1), cis- і trans- форми лінолевої (C18:2). Частка пальмітинової, олеїнової та cis-форми лінолевої кислоти складає понад 90% загальної суми жирних кислот. У міцелії, культивованому на середовищі із сульфатом міді, не виявлено тільки trans-форму лінолевої кислоти, а на середовищі із цитратом міді не виявлено пальмітоолеїнової, маргаринової та trans-форми лінолевої кислоти (табл. 3).

Таблиця 3

Вплив цитрату та сульфату міді на жирнокислотний склад міцелію *T. versicolor* 353 у глибинній культурі на ГПД середовищі

Жирна кислота	Контроль	Цитрат міді, 4 мг/л Cu^{2+}	Сульфат міді, 4 мг/л Cu^{2+}
Пентодеканова	0,97 ± 0,24	1,01 ± 0,20	0,84 ± 0,13
Пальмітоолеїнова	1,32 ± 0,23	0,00*	0,40 ± 0,08*
Пальмітинова	22,01 ± 1,45	24,41 ± 1,53	25,82 ± 1,99
Маргаринова	0,54 ± 0,17	0,00*	0,41 ± 0,10
cis-Лінолева	67,27 ± 2,56	67,78 ± 2,21	60,32 ± 2,02*
Олеїнова	3,36 ± 0,87	2,91 ± 0,48	7,46 ± 0,99*
trans-Лінолева	0,66 ± 0,41	0,00*	0,00*
Стеаринова	1,74 ± 0,10	1,35 ± 0,29	1,69 ± 0,19
Сума невизначених компонентів	2,13	2,54	3,06

Примітка: * – достовірна різниця з контрольним варіантом за $P < 0,05$.

Певні зміни співвідношення основних жирних кислот відносно контрольного варіанта досліду спостерігали тільки на середовищі із сульфатом міді. Порівняно з контролем, кількість cis-форми лінолевої кислоти зменшилась на 7%, натомість зростала кількість олеїнової кислоти (табл. 3). Тобто співвідношення між поліненасиченими та мононенасиченими жирними кислотами зсувалося у бік останніх. На середовищі із цитратом міді жодних змін у кількості превалюючих жирних кислот порівняно з контролем не спостерігали.

Різний вплив цитрату та сульфату міді на накопичення загальних ліпідів та їх жирнокислотний склад можна пояснити роллю супероксиддисмутази у захисті поліненасичених кислот від окиснення супероксид-радикалом (Sejfula et al., 2006). Gralla et al. (1991) вказують на те, що іони міді активують експресію генів супероксиддисмутази у грибних клітинах.

Таким чином, цитрат міді значно збільшує продуктивність за загальними ліпідами та суттєво не впливає на їх жирнокислотний склад. Додавання до живильного середовища сульфату міді зменшує відсоткову частку загальних ліпідів у міцелії *T. versicolor* 353 та змінює жирнокислотний склад.

Висновки

Оцінено вплив цитрату та сульфату міді на синтез окремих компонентів біомаси *T. versicolor* 353. Продуктивність синтезу сирого протеїну, загальних вуглеводів і загальних ліпідів інтенсивніше збільшується за дії цитрату, ніж за дії сульфату міді. Цитрат міді сприяє збільшенню продуктивності за сирим протеїном і загальними ліпідами та не впливає на їх якісний (амінокислотний та жирнокислотний) склад. Додавання до середовища сульфату міді інгібує синтез загальних ліпідів і зменшує вміст лінолевої кислоти у біомасі *T. versicolor* 353.

Подяка

Автори вдячні д-ру біол. наук професору В.Г. Каплуненку з Українського державного науково-дослідного інституту нанобіотехнологій та ресурсозбереження при Державному агентстві резерву України за надання цитратів міді, використаних у цьому дослідженні.

Бібліографічні посилання

Al-Maali, G.A., 2015. The influence of metal citrates obtained by aquananotechnology on growth of the strains of medical macromycetes *Ganoderma lucidum* 1900 and *Trametes versicolor* 353. Ukrainian Botanical Journal 72(4), 393–397.

Antonenko, L.A., 2013. Biotekhnolohiia otrymmannia biomasy vyshchykh bazydialnykh hrybiv rodu *Coriolus* [Biotechnology of biomass higher basidiomycetes of the genus *Coriolus*]. NUHT, Kyiv (in Ukrainian).

Banci, L., 2013. Metallomics and the Cell. Springer, Dordrecht.

Bandura, I.I., 2014. Udoskonalennja elementiv tehnologii' promyslovogo vyrobnyctva i'stivnyh grybiv rodu *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm. [Improvement of technological elements for industrial production of edible mushroom *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm.]. Edelveis, Kyiv (in Ukrainian).

Barna, M.M., 1997. Botanika. Terminy. Poniattia. Personalii [Botany. Terms. Concepts. Personality]. Akademia, Kyiv (in Ukrainian).

Borysevych, V.B., Kaplunenko, V.H., 2010. Nanomaterialy v biolohii. Osnovy nanoveterynarii [Nanomaterials in biology. Fundamentals of nanoveterinary medicine]. Avicena, Kyiv (in Ukrainian).

Buchalo, A.S., Mytropolska, N.Y., Mykchaylova, O.B., 2011. Catalogue of the culture collection of mushrooms IBK. Alterpress, Kiev.

Cai, X., Pi, Y., Zhou, X., Tian, L., Qiao, S., Lin, J., 2010. Hepatoma cell growth inhibition by inducing apoptosis with polysaccharide isolated from Turkey tail medicinal mushroom, *Trametes versicolor* (L.: Fr.) Lloyd (Aphyllophoromycetideae). Int. J. Med. Mushrooms 12(3), 257–263.

Christie, W.W., 1989. Gas chromatography and lipids: A practical guide. Oily Press Ltd, Ayr, Scotland.

Cunniff, P., 1995. AOAC Official methods of analysis (16th ed.). Association of Official Analytical Chemists, Arlighto.

Fedotov, O.V., Chayka, A.V., 2015. Destrukcija ksenobiotykiv z vykorystannjam kul'tural'nogo fil'tratu ksylotrofiv [Destruction of xenobiotics by culture filtrate from xylotrophic Basidiomycetes]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(3), 55–72 (in Ukrainian).

Gralla, E.B., Thiele, D.J., Silar, P., Valentine, J.S., 1991. ACE1, a copper-dependent transcription factor, activates expression of the yeast copper, zinc superoxide dismutase gene. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 88(19), 8558–8562.

Henderson, J.W., Ricker, R.D., Bidlingmeyer, B.A., Woodward, C., 2000. Rapid, accurate, sensitive, and reproducible HPLC analysis of amino. Agilent Technologies, Technical Note 5980–1193E.

Ivanova, T.S., Bisko, N.A., Barshteyn, V.J., Krupodorova, T.A., 2010. Biologichno-aktyvni rechovyny grybiv viddilu Basidiomycota [Biologically active substances of fungi Basidiomycota]. Problemy Harchuvannja 1(2), 42–47.

Jámbor, A., Molnár-Perl, I., 2009a. Amino acid analysis by high-performance liquid chromatography after derivatization with 9-fluorenylmethyloxycarbonyl chloride. Literature overview and further study. J. Chromatogr. A 1216, 3064–3077.

Jámbor, A., Molnár-Perl, I., 2009b. Quantitation of amino acids in plasma by high performance liquid chromatography: Simultaneous deproteinization and derivatization with 9-fluorenylmethyloxycarbonyl chloride. J. Chromatogr. A 1216, 6218–6223.

Kroneck, P.M.H., Sosa Torres M.E. (eds.), 2015. Sustaining life on planet earth: Metalloenzymes mastering dioxygen and other chewy gases. Springer International Publishing, Switzerland.

Kuan, Y.C., Wu, Y.J., Hung, C.L., Sheu, F., 2013. Trametes versicolor protein YZP activates regulatory B lymphocytes–gene identification through *de novo* assembly and function analysis in a murine acute colitis model. PLoS ONE 8(9), e72422.

Maehara, Y., Tsujitani, S., Saeki, H., Oki, E., Yoshinaga, K., Emi, Y., Baba, H., 2012. Biological mechanism and clinical effect of protein-bound polysaccharide K (Krestin®): Review of development and future perspectives. Surg. Today 42(1), 8–28.

Manirakiza, P., Covaci, A., Schepens, P., 2001. Comparative study on total lipid determination using soxhlet, roese-gottlieb, bligh and dyer, and modified bligh and dyer extraction methods. J. Food Compos. Anal. 14, 93–100.

Patel, S., Goyal, A., 2012. Recent developments in mushrooms as anti-cancer therapeutics: A review. 3 Biotech. 2(1), 1–15.

Sejfulla, R.D., Rozhkova, E.A., Kim, E.K., 2009. Antioksidanty [Antioxidants]. Jeksperimental'naja i Klinicheskaja Farmakologija 72(3), 60–64.

Soden, D.M., Dobson, A.D., 2001. Differential regulation of laccase gene expression in *Pleurotus sajor-caju*. Microbiology 147(7), 1755–1763.

Standish, L.J., Wenner, C.A., Sweet, E.S., Bridge, C., Nelson, A., Martzen, M., Torkelson, C., 2008. *Trametes versicolor* mushroom immune therapy in breast cancer. J. Soc. Integr. Oncol. 6(3), 122–128.

Vasina, D.V., Mustafaev, O.N., Moiseenko, K.V., Sadovskaya, N.S., Glazunova, O.A., Tyurin, A.A., Koroleva, O.V., 2015. The *Trametes hirsuta* 072 laccase multigene family: Genes identification and transcriptional analysis under copper ions induction. Biochimie 116, 154–164.

Xiao, J.H., Chen, D.X., Wan, W.H., Hu, X.J., Qi, Y., Liang, Z.Q., 2006. Enhanced simultaneous production of mycelia and intracellular polysaccharide in submerged cultivation of *Cordyceps jiangxiensis* using desirability functions. Process Biochem. 41(8), 1887–1893.

Zhi-Ling, C., 2009. Effect of some trace elements and vitamins on contents of polysaccharide and acid of *Ganoderma lucidum*. Journal of Anhui Agricultural Sciences 5, 078.

Zong, A., Cao, H., Wang, F., 2012. Anticancer polysaccharides from natural resources: A review of recent research. Carbohydr. Polym. 90(4), 1395–1410.

Zou, X., 2005. Effects of Zn supplementation on the growth, amino acid composition, polysaccharide yields and anti-tumour activity of *Agaricus brasiliensis*. World J. Microbiol. Biotechnol. 21(3), 261–264.

Надійшла до редколегії 10.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 124–133.

doi:10.15421/011615

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 598. 574.472

Орнитофауна национального природного парка «Гомольшанские леса»

А.Б. Чаплыгина[1], Т.В. Шупова[2], А.С. Надточий[1]

[1]Харьковский национальный педагогический университет имени Г.С. Сковороды, Харьков, Украина
[2]Институт эволюционной экологии НАН Украины, Киев, Украина

В рекреационной зоне национального природного парка «Гомольшанские леса» выявлено 137 видов птиц, из которых 127 гнездится, 8 прилетают зимовать, а 2 вида встречены в период весенних миграций. Гнездящиеся виды распределены по четырем экологическим группам (дендрофилы (67), лимнофилы (29), кампофилы (16), склерофилы (11 видов)) и 11 ландшафтно-генетическим фаунистическим комплексам (преобладают типичные неморальные (19%), тропические (14%) и лесостепные (13%) виды). Средняя плотность гнездования птиц в парке составляет 1,2 ± 0,2, общая – 148,3 пар/км маршрутной линии. По биотопам население птиц распределено относительно равномерно. Наиболее заселена нагорная дубрава, наименее – бор и суборь. Изменения сообществ гнездящихся птиц древесных насаждений связано с процессом старения лесов, которое привело к увеличению числа соколообразных (Falconiiformes), дятлообразных (Piciformes), вторичных дуплогнездников. Сообщества птиц пойменных и степных лугов и селитебных биотопов зоны постоянной рекреации преобразовывались под давлением антропогенной нагрузки. Природно-географическое расположение парка и разнообразие его биотопов способствовало появлению в списке фауны видов, расширяющих ареал. Разнообразие и сбалансированность сообществ гнездящихся птиц в большинстве биотопов благополучно, но в сообществах луговых экосистем существенно нарушена равномерность распределения видов по численности. Наилучшими показателями видового богатства характеризуется орнитофауна лесных биотопов (дубравы, бора): показатели индексов Жаккара и Серенсена для пойменного и степного лугов составляют 0,4 и 0,5, а для дубравы и бора, соответственно, 0,7 и 0,8.

Ключевые слова: трансформация орнитофауны; видовое разнообразие; биотопическое распределение; экологическая структура сообщества; ландшафтно-генетическая структура сообщества

The avifauna of the National Nature Park "Homilshanski Lisy"

A.B. Chaplygina[1], T.V. Shupova[2], A.S. Nadtochiy[1]

[1]G.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University, Kharkiv, Ukraine
[2]Institute for Evolutionary Ecology of NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine

In the recreational zone of "Homilshanski Lisy" National Park 137 species of birds were identified during the period 1980–2015, of which 127 species nest, 8 winter, and 2 observed during the spring migration. The nesting species are distributed in 4 ecological groups dominated by dendrophylls (67 species), with fewer limnophylls-fresh water species (29), campophylls-open country species (16) and sclerophylls (11). Among the nesting birds 11 landscape-genetic faunal assemblages were distinguished, dominated by typical nemoral-woodland (19%), tropical (14%) and forest-steppe (13%) species. The average density of the birds nesting in the park amounts to 1.2 ± 0.2 with n overall density of 148.3 pairs/km route line. The habitat distribution of the bird population was relatively even. The most intensively populated habitat was upland oak forest, the least were pine and mixed forests. It was found that the communities of breeding birds in tree plantations changed due to the natural aging process of forests, which has led to an increase in the number of birds of prey (Falconiiformes), woodpeckers (Piciformes), secondary hollow-nesting birds. The bird communities of floodplain and steppe meadows, as well as habitats in residential areas subject to constant recreational pressure, changed under the pressure of anthropogenic loading. The favorable natural and geographical location of the park and the diversity of its habitats contributed to the emergence in the list of fauna of which are expanding their range. Analysis of the dominant species in the community points to a significant negative impact of recreational pressure on all habitats

Институт эволюционной экологии НАН Украины, ул. Лебедева, 37, Киев, 03143, Украина
Institute for Evolutionary Ecology of NAS of Ukraine, Lebedeva Str., 37, Kyiv, 03143, Ukraine

Харьковский национальный педагогический университет имени Г.С. Сковороды, ул. Артема, 29, Харьков, 61002, Украина
G.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University, Artema Str., 29, Kharkiv, 61002, Ukraine
Tel.: +38-050-618-18-96. E-mail: iturdus@ukr.net

of the park. The dominant birds in the pinewood community list included only one campophyll, tree pipit (*Anthus trivialis* L.). For the steppe meadows, in addition to the dominant colonial birds that nest in holes , the yellow wagtail (*Motacilla flava* L.) was marked as subdominant. In general, in the recreational area of NPP "Homilshanski Lisy" 30 common species (24.2%, total abundance 0.198) nest on the ground. The variety and balance of breeding bird communities in most habitats is stable, but in the meadow ecosystem communities the uniformity of the distribution of species abundance is being significantly disrupted. The Jacquard and Sorenson performance indices for floodplain and steppe meadows are 0.4 and 0.5, and for grove and pine woods, respectively, 0.7 and 0.8. Taking into account the data of the cluster analysis, the distribution curves of shared abundance and participation indicatee sinanthropic breeding bird communities. It follows that anthropogenic pressure exerts the most significant effect on the birds' occupation of breeding habitats in the recreational zone NPP "Homilshanski Lisy". The highest performance is characterized by the condition of the avifauna of forest habitats, such as oak forest and pine woods, the most threatened breeding bird communities being those of floodplain meadows.

Keywords: transformation of avifauna; habitat distribution; species diversity; community ecological structure; landscape-genetic structure of the community

Введение

Расположение национального природного парка «Гомольшанские леса» на стыке лесостепной и степной природно-географических зон предполагает смешение фаун, характерных для этих зон, а также высокое разнообразие видового состава и экологических групп птиц (Belik, 1993; Krivitsky et al., 2006; Banik and Korshunov, 2014). Своеобразие местообитаний долины Северского Донца влияет на расселения таких таежных видов как белобровик (*Turdus iliacus* L.), деряба (*T. viscivorus* L.), обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus* L.), длиннохвостая синица (*Aegithalos caudatus* L.), московка (*Parus ater* L.), хохлатая синица (*Parus cristatus* L.) на юго-восток (Belik, 1993; Krivitsky and Vetrov, 1996; Vetrov, 1998) и таких южных видов как индийская камышевка (*Acrocephalus agricola* Jerdon.), усатая синица (*Panurus biarmicus* L.) – на север (Nadtochiy and Chernikov, 1999; Nadtochiy, 2002, 2007; Krivitsky et al., 2006; Banik and Korshunov, 2014). Таким образом, долина Северского Донца служит для многих видов экологическим коридором и плацдармом для дальнейшего расселения по региону.

Учитывая перечисленные природные предпосылки формирования богатого биологического разнообразия, для большинства птиц, распространенных в регионе, ключевым фактором, определяющим уровень численности, ее флуктуации и тренды, является состояние местообитаний, используемых для размножения, кормодобывания или в качестве территории переживания (Taranenko, 1993). Биотопы парка трансформированы довольно существенно, в основном сельскохозяйственным и рекреационным использованием, усиливающимся последствиями изменения климата. Птицы являюся индикаторами изменений окружающей среды (Furness et al., 1993; Lehikoinen, 2013; Catarino et al., 2016). Поскольку большинство из них чутко реагируют на все преобразования в биоценозе, что выражается в изменении их численности, видового состава и структуры сообществ, уменьшении количества консортивных связей в сообществах, нарушении сбалансированного функционирования экосистем (Askins, 1993; Bulakhov et al., 2003; Brygadyrenko and Korolev, 2006; Kunah et al., 2014; Kachinskaya, 2014; Brygadyrenko, 2004, 2015; Matsyura, 2015).

Препятствовать процессам трансформации ландшафтов возможно путем организации природных резерватов на основе всесторонних знаний закономерностей строения и функционирования биологических систем, что свидетельствует об актуальности мониторинга орнитофауны с целью проведения мероприятий, направленных на сохранение местообитаний (Keddy, 1991; Pakhomov and Brygadyrenko, 2005; Bulakhov et al., 2015). В некоторых странах созданы долгосрочные программы экологического мониторинга, в основе которых действует одинаковый алгоритм для целого ряда экологических систем (Roberts et al., 2005; Fancy et al., 2009).

Цель работы – выявить распределение птиц, разнообразие сообществ гнездящихся птиц в различных биотопах рекреационной зоны НПП «Гомольшанские леса» для уточнения изменений в орнитофауне парка и дальнейшей охраны.

Материал и методы исследований

Материал собран в 1980–2015 гг. на территории Национального природного парка «Гомольшанские леса». Парк находится в Змиевском и Первомайском районах Харьковской области в среднем течении р. Северский Донец на обоих ее берегах. Его территория расположена на границе степной и лесостепной природно-географических зон (National Atlas of Ukraine, 2007). Площадь НПП «Гомольшанские леса» составляет 14 314,8 га, где 1 022,4 га – площадь заповедной зоны, 1 380,3 га – зоны регулируемой рекреации, 1 100,5 га – зоны стационарной рекреации, 10 811,6 га – хозяйственной зоны. Территория парка охватывает разнообразные водные и наземные ландшафты: долину реки Северский Донец, пойменные луга, сосновые боры, дубравы, степные участки. В байрачных дубравах, изрезанных глубокими балками, сохранились дубы, имеющие возраст 150–300 лет. Степные участки – сухие луга, поросшие степным разнотравьем. Водоемы представлены рекой Северский Донец (ширина – 20–50 м; течение – 0,3–0,45 м/с, протяженность русла в пределах парка – 9 км), а также его старицами, местами, превратившимися в озера. Часть стариц заболочена и трансформирована в заросли тростника. Ширина поймы – 1–2 км.

Обследованы нагорные дубравы (3,5 км^2), пойменно-луговой комплекс (пойма реки с лугами, старицами, заросшими растительностью, пойменными и прирусловыми лесами – 4,5 км^2), биоценозы степного разнотравья (3,5 км^2), бор и суборь (5,5 км^2), территория стационарной рекреации (3,5 км^2). Всего исследованиями охвачено около 20 км^2. Видовой состав, территориальное распределение и плотность гнездования орнитофауны определяли методом учетов птиц на маршрутах (Novikov, 1953). Ландшафтно-генетические фаунистические комплексы и экологические группы определены по методике В.П. Белика (Belik, 2000). Для анализа α-разнообразия сообществ гнездящихся птиц сравнивали индексы раз-

нообразия различных биотопов парка. Поскольку нет общепринятой точки зрения по поводу того, какой из индексов характеризует разнообразие лучше, обычно используют несколько индексов (Megarran, 1992). Мы применяли следующие:

– Менхиника – $D_{Mn} = S / \sqrt{N}$;

– Маргалефа – $D_{Mg} = (S – 1) / \ln N$;

– Симпсона – $Us = 1 / \Sigma(P_i \cdot (N_i – 1) / (N – 1))$;

– Макинтоша – $U = \sqrt{\Sigma N_i^2}$,

где S – число встреченных на участке видов, N – общее количество отмеченных на участке пар птиц всех видов, N_i – число пар каждого вида, $P_i = N_i / N$ – относительное обилие вида.

Коэффициенты сходства между сообществами гнездящихся птиц рассчитывали по формулам:

– Жаккара – $C_j = j / (a + b – j)$ и

– Серенсена – $C_s = 2j / (a + b)$,

где j – число видов, общих для обоих сообществ гнездящихся птиц, a – число видов первого сообщества, b – число видов второго сообщества.

В дополнение выполнено сравнение орнитофауны исследуемых участков с помощью кластерного анализа в программе Origin Pro 9.0.

Результаты и их обсуждение

В последние 50 лет разносторонние процессы трансформации биоценозов охватили большую часть территории парка. Под воздействием антропогенных факторов произошли преобразования как открытых (распахано более 80% первоначальной площади луговых степей, наблюдается обмеление водно-болотных территорий с изменением растительных сообществ в пойме Северского Донца), так и лесных территорий (фрагментация нагорных дубрав, образование маленьких островных массивов леса, замена многоярусных сложных смешанных лесов аренной террасы Донца на монокультуры сосны).

Наиболее уязвимыми в любом природоохранном объекте являются территории рекреационной зоны. В связи с этим проведен анализ состояния орнитофауны, экологических характеристик сообществ гнездящихся птиц в различных биоценозах рекреационной зоны НПП «Гомольшанские леса». В известной нам литературе в орнитофауне парка описано от 131 (Atemasov and Atemasova, 2006) до 137 видов птиц (Vergeles et al., 1994), которые имеют различный статус пребывания. Нами на территории НПП «Гомольшанские леса» зарегистрировано 137 видов птиц, 8 из них прилетают зимовать, 2 – встречены в период весенних миграций. В гнездовой период отмечено 127 видов, из которых у 4 гнездование не подтверждено.

Все гнездящиеся виды представлены 11 ландшафтно-генетическими фаунистическими комплексами. Наибольшая доля видов относится к группам типичных неморальных (19,0%), тропических (14,0%) и лесостепных (13,0%) видов. Субдоминируют древненеморальные (12,3%), пустынно-горные (10,7%) и бореальные (9,0%) виды. Менее представлены аллювиафильные (7,4%), лиманные (5,7%), древнелесные (4,1%), пустынно-степные (2,5%), субсредиземноморские (2,5%) виды (рис. 1). Гнездовая орнитофауна парка представлена четырьмя экологическими группировками, преобладают дендрофилы (67 видов), значительно уступают им лимнофилы (29), кампофилы (16) и склерофилы (11). Представители последней группы предпочитают гнездиться в норах эрозионных обнажений геологических пород. Гнездовые аналоги антропогенного характера используют в основном горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochruros* Gm.), деревенская (*Hirundo rustica* L.) и городская (*Delichon urbica* L.) ласточки, белая трясогузка (*Motacilla alba* L.), иногда воробьи (*Passer domesticus* L., *P. montanus* L.) и черные стрижи (*Apus apus* L.). Все остальные вторичные норники используют брошенные жилища золотистых щурок (*Merops apiaster* L.) или береговых ласточек (*Riparia riparia* L.).

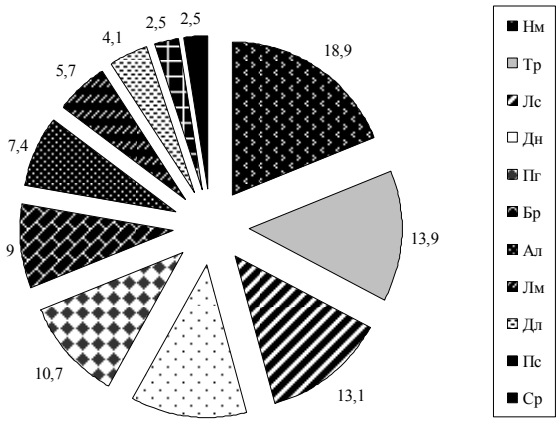


Рис. 1. Ландшафтно-генетические фаунистические комплексы сообществ гнездящихся птиц НПП «Гомольшанские леса»

Средняя плотность гнездования птиц в парке составляет 1,2 ± 0,2 при общей плотности 148,3 пар/км маршрутной линии. По биотопам население птиц распределено относительно равномерно (табл. 1). Наиболее заселена нагорная дубрава, наименее – бор и суборь. Средняя плотность гнездования птиц пойменно-лугового комплекса, степных лугов и зоны стационарной рекреации одинаковы, а общая плотность птиц отличается существенно. Значения средней плотности гнездования птиц практически вдвое превышают значения ее медианы. Показатели моды для плотности гнездования видов укладываются в границы 0,2–0,4 пар/км. Это указывает на то, что в пределах каждого из биотопов плотность населения между видами сообщества также распределена равномерно.

Видовое разнообразие биотопов распределено следующим образом. Согласно индексам разнообразия, рекомендуемым к использованию Megarran (1992), разнообразие сообществ гнездящихся птиц в лесных биотопах рекреационной зоны НПП «Гомольшанские леса» увеличивается по сравнению с зоной стационарной рекреации, но наиболее высоко оно на пойменных лугах р. Северский Донец (рис. 2).

Помимо индексов разнообразия, важной характеристикой α-разнообразия является равномерность распределения видов по численности в сообществе и проявление степени доминирования одного или нескольких видов. В сообществах гнездящихся птиц луговых экосистем нарушен баланс равномерности распределения видов по численности, что особо проявляется в сообществе пойменного луга. Здесь один доминирующий вид – береговая

ласточка (*Riparia riparia* L.) – существенно преобладает по численности над всеми остальными, а ее относительное обилие составляет 0,314. В сообществах гнездящихся птиц степного луга, помимо береговой ласточки в список доминантов входит и золотистая щурка (*Merops apiaster* L.). Суммарное относительное обилие этих птиц в сообществе – 0,245. Оба вида, доминирующие на лугах, являются колониальными. На территории пойменного луга в качестве субдоминанта выступает также и городская ласточка, образующая агрегированные поселения (колонии под полотном железобетонного моста через р. Северский Донец на автотрассе Харьков – Балаклея в районе с. Задонецкое (350 гнезд) и понтонного моста возле с. Коробов Хутор. Следовательно, в данном регионе наличие на гнездовании колониальных видов приводит к нарушению равномерности распределения птиц по обилию в сообществах. Наиболее сбалансированы сообщества гнездящихся птиц лесных экосистем (рис. 3).

Таблица 1

Характеристика сообществ гнездящихся птиц рекреационной зоны НПП «Гомольшанские леса»

Показатель	Нагорная дубрава	Бор и суборь	Пойменно-луговой комплекс	Степной луг	Зона стационарной рекреации
Число гнездящихся видов	60	57	83	55	48
Средняя плотность гнездования, пар/км	3,9 ± 0,6	1,7 ± 0,3	2,4 ± 0,7	2,4 ± 0,5	2,4 ± 0,5
Медиана плотности гнездования, пар/км	1,7	0,9	1,1	1,3	1,1
Мода плотности гнездования, пар/км	0,2	0,4	0,2	0,3	0,2
Общая плотность гнездования, пар/км	236,6	95,8	198,2	134,7	113,4

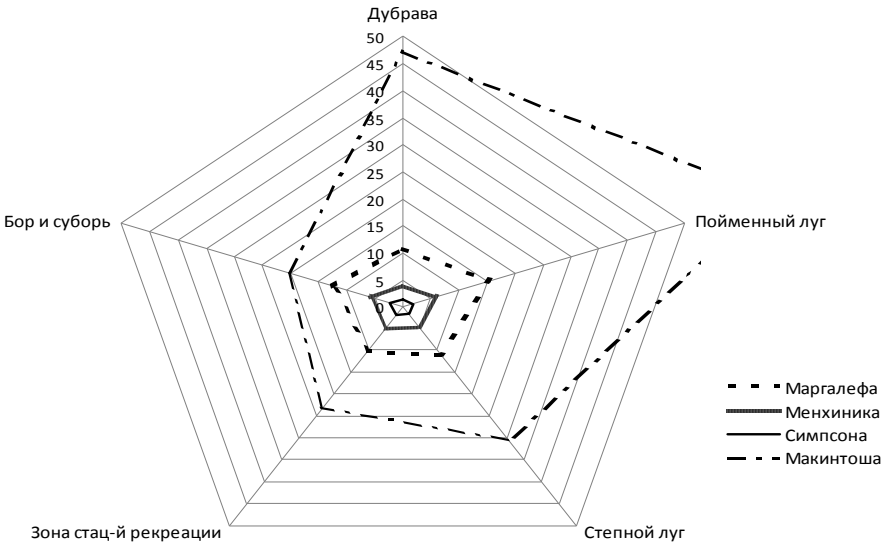


Рис. 2. Индексы разнообразия сообществ гнездящихся птиц рекреационной зоны НПП «Гомольшанские леса»

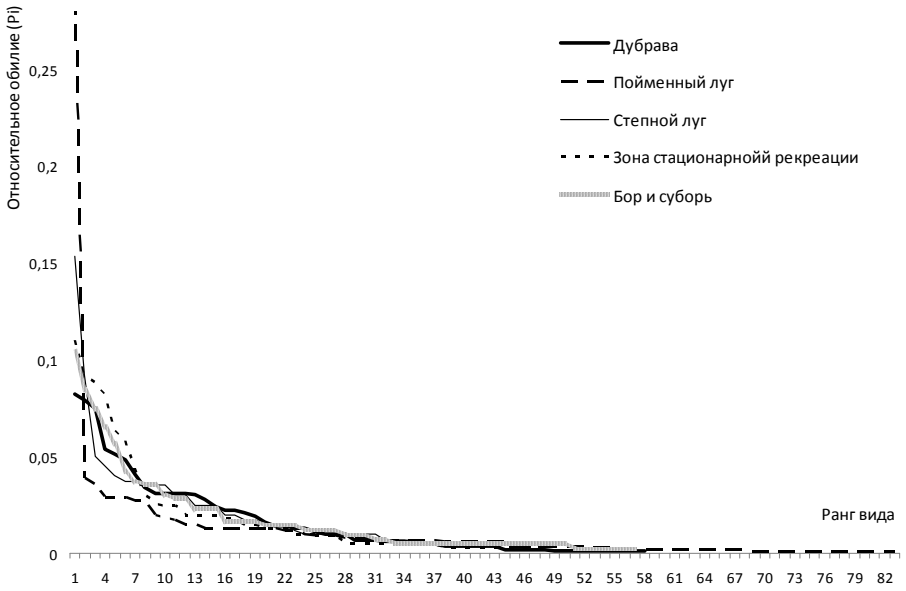


Рис. 3. Доминирование-разнообразие сообществ гнездящихся птиц рекреационной зоны НПП «Гомольшанские леса»

С учетом всех показателей видового богатства (табл. 1, рис. 2, 3), сообщество гнездящихся птиц дубравы характеризуется наилучшим α-разнообразием; β-разнообразие выше в сообществах лугов. В лесных биотопах гнездятся 68 видов птиц, из которых 48 являются общими для дубравы и бора. Для биотопов степного и пойменного лугов 37 общих видов из 98 гнездящихся. Показатели индексов Жаккара и Серенсена подтверждают, что сообщества гнездящихся птиц лесных биотопов демонстрируют большее сходство, чем сообщества луговых (табл. 2).

Таблица 2

Сходство сообществ гнездящихся птиц природных биотопов рекреационной зоны НПП «Гомольшанские леса»

Биотопы	Индексы	
	Жаккара (Cj)	Серенсена (Cs)
Лесные (дубрава – бор)	0,7	0,8
Луговые (пойменный – степной)	0,4	0,5

Сходство сообществ гнездящихся птиц для лесных и луговых биотопов проявляется и в отношении доминирующих видов (табл. 3). Виды, доминирующие в сообществах птиц, гнездящихся в каждой из анализируемых экосистем, оказали влияние на распределение доминантов орнитофауны рекреационной зоны НПП в целом. Доминирует по численности береговая ласточка, преобладающая в луговых биотопах. Субдоминантами рекреационной зоны в целом являются виды, доминирующие в лесах.

Анализ видов, доминирующих по численности в сообществах птиц, гнездящихся в различных биотопах рекреационной зоны НПП «Гомольшанские леса», указывает на существенное воздействие рекреационной нагрузки на них. Мы выявили лишь одного наземногнездящегося доминанта в сообществе птиц бора – лесного конька (*Anthus trivialis* L.). Это – свидетельство негативной рекреационной нагрузки на лесные биотопы (Zakharov,1986) и угрозы деградации их экосистем. Для степного луга помимо доминирующих колониальных птиц, гнездящихся в норах, в качестве субдоминанта отмечена также желтая трясогузка (*Motacilla flava* L.). Низкая плотность гнездования кампофилов в степных биотопах – следствие существенного рекреационного пресса на эти биотопы (Sokolov and Schekalo, 2013).

В сообществе гнездящихся птиц рекреационной зоны НПП «Гомольшанские леса» в целом 30 фоновых видов (24,2%) гнездится на земле или в обрывах оврагов и берегов реки, а их суммарное относительное обилие составляет 0,198.

О существенном антропогенном воздействии на все биотопы свидетельствует также наличие во всех сообществах гнездящихся птиц облигатных синантропов. Число видов облигатных синантропов и их доля в сообществах гнездящихся птиц увеличиваются в ряду биотопов: бор → дубрава → степной луг → пойменный луг → зона стационарной рекреации (рис. 4). Увеличение относительного обилия гнездящихся пар облигатных синантропов в сообществах птиц образует иной ряд: степной луг → дубрава → бор → пойменный луг → зона стационарной рекреации. При обоих способах анализа доли облигатных синантропов пойменный луг и зона стационарной рекреации демонстрируют наиболее сильные трансформации сообществ гнездящихся птиц.

Для определения наиболее близких сообществ проведен кластерный анализ орнитофауны исследуемых биотопов. При анализе мы использовали показатели плотности гнездования, индексов разнообразия, доминирования, равномерности распределения видов, количество гнездящихся видов, общее количество видов, отмеченных в биотопе на пролете и кормлении, количество видов облигатных синантропов и их относительное обилие в сообществе. Анализ показал наибольшую близость орнитофауны зоны стационарной рекреации и пойменного луга (рис. 5), и в меньшей степени – с фауной степного луга.

Таблица 3

Виды, доминирующие в сообществах гнездящихся птиц модельных биотопов

Биотопы	Вид	Плотность гнездования, пар/км	Относительное обилие, $P_i = N_i / N$
Дубрава	Доминанты	–	–
	Fringilla coelebs L.	19,4	0,081
	Parus major L.	18,6	0,079
	Ficedula albicollis Temm.	17,7	0,075
	Субдоминанты	–	–
	Turdus philomelos C.L. Brehm	12,9	0,054
	Erithacus rubecula L.	12,0	0,051
	Turdus merula L.	11,4	0,048
	Coccothraustes coccothraustes L.	9,7	0,041
Бор и суборь	Доминанты	–	–
	Fringilla coelebs L.	10,0	0,104
	Ficedula albicollis Temm.	8,0	0,084
	Anthus trivialis L.	7,1	0,074
	Субдоминанты	–	–
	Turdus philomelos C.L. Brehm	6,2	0,065
	Erithacus rubecula L.	5,3	0,056
Пойменный луг	Доминант	–	–
	Riparia riparia L.	62,2	0,314
	Субдоминанты	–	–
	Carduelis carduelis L.	7,8	0,039
	Delichon urbica L.	7,6	0,038
	Chloris chloris L.	7,1	0,036
Степной луг	Доминанты	–	–
	Riparia riparia L.	20,7	0,153
	Merops apiaster L.	12,3	0,092
	Субдоминанты	–	–
	Motacilla flava L.	6,7	0,050
	Lanius collurio L.	6,0	0,045
	Acanthis cannabina L.	5,3	0,040
Зона стационарной рекреации	Доминанты	–	–
	Hirundo rustica L.	12,0	0,121
	Delichon urbica L.	13,7	0,106
	Субдоминанты	–	–
	Muscicapa striata Pall.	10,0	0,088
	Passer domesticus L.	9,1	0,081
Рекреационная зона в среднем	Доминант	–	–
	Riparia riparia L.	17,1	0,115
	Субдоминанты	–	–
	Fringilla coelebs L.	6,6	0,044
	Parus major L.	6,1	0,041
	Ficedula albicollis Temm.	5,4	0,036
	Turdus philomelos C.L. Brehm	5,0	0,031

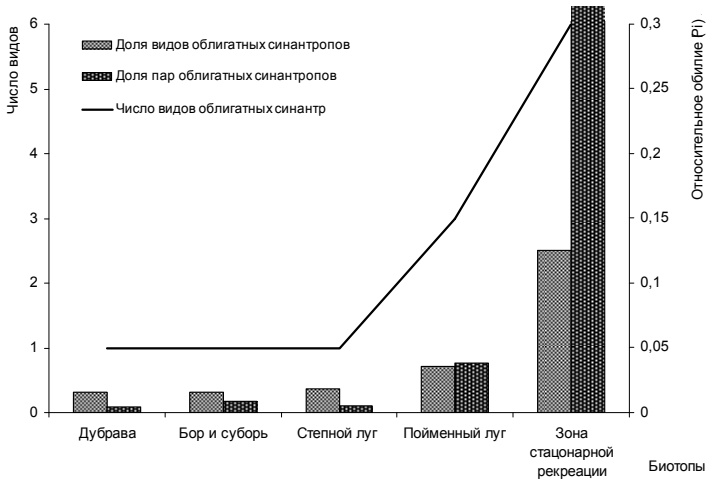


Рис. 4. Доля облигатных синантропов в сообществах гнездящихся птиц биотопов рекреационной зоны НПП «Гомольшанские леса»

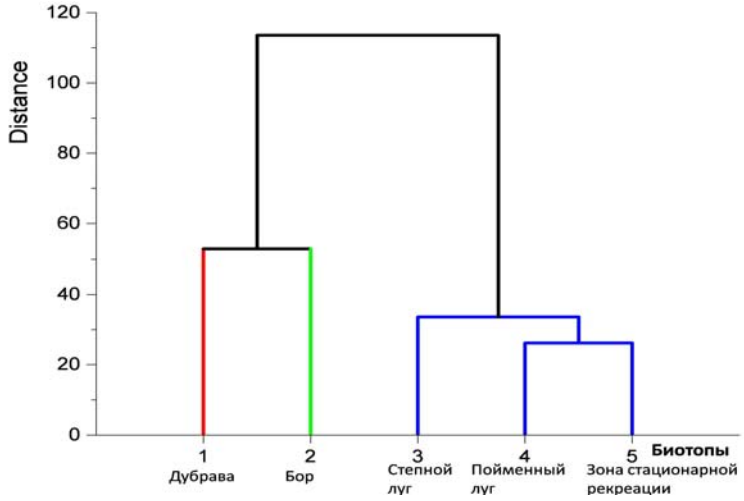


Рис. 5. Сходство орнитофауны биотопов рекреационной зоны НПП «Гомольшанские леса»

Определение предпосылок преобразований в орнитофауне парка предполагает анализ изменений в пределах отдельных сообществ, семейств и отдельных видов птиц. На численность коренной орнитофауны повлияло развитие рекреации при строительстве баз отдыха, лагерей, приусадебных участков (Krivitsky et al., 2006). Наиболее значимые положительные реакции к антропогенному ландшафту сформировались у птиц в период запустения детских лагерей, баз отдыха. Именно в это время у многих воробьиных птиц возникли гнездостроительные преадаптации, которые впоследствии привели к изменению стереотипов размножения и увеличению гнездовой плотности в рекреационной зоне (Dranga et al., 2015).

На сегодняшний день наиболее выражены экологические и этологические адаптации к антропогенному ландшафту в семействе Muscicapidae. Мухоловка-белошейка (*Ficedula albicollis* Temm.) возобновила массовое размножение в искусственных гнездовьях, увеличивая гнездовую плотность, продолжает осваивать разнообразные ниши в антропогенных сооружениях (Savynska, 2013). Формирования синантропных субпопуляций отмечены для серой мухоловки (*Muscicapa striata* Pall.), зарянки (*Erithacus rubecula* L.) (Chaplygina, 2013), певчего (*Turdus philomelos* C.L. Brehm) и черного (*T. merula* L.) дроздов, обыкновенной каменки (*Oenanthe oenanthe* L.) (Chaplygina and Savynska, 2016). В зоне стационарной рекреации продолжает увеличиваться гнездовая плотность горихвостки-чернушки (*Phoenicurus ochruros* Gm.), расширение ареала которой происходило путем освоения городов и крупных населенных пунктов. Первые гнезда здесь обнаружены в 1993 году в полуподвальных помещениях зданий учебно-спортивного лагеря педуниверситета. Сейчас чернушка продолжает расширять гнездовой ареал и увеличивает численность в урболандшафте (Knysh, 2013; Shupova, 2014). Гнездование ее в природных биотопах, как правило, приурочено к наличию каких-либо строений. Иногда птицы размножаются в цементно-опилочных искусственных гнездовьях. Участились случаи гнездования в парке обыкновенных горихвосток, которые размножаются в трубах ограждений баз отдыха.

Известная склонность к урбофилии у дрозда-рябинника (*Turdus pilaris* L.), благодаря которой осуществлялось распространения птиц в регионе (Chaplygina and Krivitsky, 1996), в парке не выражена. Здесь птицы гнездятся отдельными парами в пойменных дубравах, в основном вблизи мест стационарной и регулируемой рекреации с низкой численностью. Другие виды дроздов (белобровик и деряба) остаются редкими гнездовыми видами Задонецкого бора. Белобровик гнездится также в

пойменной дубраве вблизи урочища «Хомутки». Преадаптации к антропогенному ландшафту формируются и у других птиц (Matsyura et al., 2015a; 2015b). Успешно гнездятся вблизи поселений человека зеленушка (*Chloris chloris* L.), коноплянка (*Acanthis cannabina* L.), дубонос (*Coccothraustes coccothraustes* L.), зяблик (*Fringilla coelebs* L.), пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita* Vieill.), черноголовая славка (*Sylvia atricapilla* L.). Эти виды при типичном расположении гнезд используют антропогенные наполнители и увеличивают их высоту над землей. Так, черноголовая славка гнездилась на высоте 3–4 м, пеночка-теньковка – 4 м. Увеличиваются синантропные субпопуляции белой трясогузки (*Motacilla alba* L.) (Chaplygina, 2014) и вяхиря (*Columba palumbus* L.).

В последнее десятилетие происходит разносторонняя трансформация лесных биоценозов (Listopadsky, 2015). Старение дубрав и нарушение их водного режима вследствие климатических изменений приводит к формированию запредельного уровня фаутного древостоя и повсеместных лесных завалов. Увеличение поголовья кабанов (*Sus scrofa* L.) необратимо изменяет на многих участках подстилочный ярус и подлесок. Нарушение структуры опушек и лесных полян вследствие зарастания привело к изменениям численности и гнездовых стереотипов у многих птиц.

Из положительных изменений наблюдается восстановление разнообразия хищных птиц, которые максимально сократили численность в конце XX века (Krivitsky et al., 2006). Увеличилась численность обыкновенного канюка (*Buteo buteo* L.), тетеревятника (*Accipiter gentilis* L.), перепелятника (*A. nisus* L.), черного коршуна (*Milvus migrans* Bodd.). Однако плотность гнездования последнего значительно ниже описанной в XX столетии. Чаще стали встречаться осоед (*Pernis apivorus* L.), курганник (*Buteo rufinus* Cretzschm.), орел-карлик (*Hieraaetus pennatus* Gm.), чеглок (*Falco subbuteo* L.). В последние годы начали отмечать змееяда (*Circaetus gallicus* Gm.), большого и малого подорликов (*Aquila clanga* Pall., *A. pomarina* Brehm.). Орел-могильник (*Aquilla heliaca* Sav.) гнездится в Задонецком бору. Орлан-белохвост (*Haliaetus albicilla* L.) наблюдался в гнездовой период над поймой в окр. с. Задонецкое. Наибольший видовой состав соколообразных отмечен в нагорных дубравах: 13 гнездовых и территориальных видов из 14 населяющих лесные массивы региона. Значительно число видов хищных птиц в байрачно-балочных и пойменных дубравах (по 11 видов), а меньше всего – в прирусловых тополево-ивовых лесах (6). Умеренная заселенность хищными птицами отмечена для притеррасных боров и ольшаников (Viter, 2012). Такие виды как обыкновенный канюк, орел-карлик сохраняют гнездовые территории и гнезда в течение пяти лет (Viter, 2013a). Стабилизировалась численность серой неясыти (*Strix aluco* L.) как следствие развешивания искусственных гнездовий (Yatsyuk and Byatov, 2003).

За счет появления потенциальных мест размножения увеличилась плотность гнездования дятлообразных. Здесь обнаружены четыре вида пестрых дятлов: *Dendrocopos major* L., *D. medius* L., *D. minor* L., *D. syriacus* Hempr. et Ehr. Наибольшая плотность гнездования у большого (15,0 пар/км) и среднего (10,0 пар/км) дятлов, малый (4,0 пар/км) является малочисленным, достаточно редко случается сирийский (1,0 пар/км). Седой дятел (*Picus canus* Gm.) более или менее регулярно (4,0 пар/км) встречается в кленово-липовых дубравах различных типов, которые граничат с поймой, в сосняках и субори. В 2013 году С.Г. Витером (Viter, 2013b) описаны находки гнездования желны (*Dryocopus martius* L.) на участках спелой и средневековой кленово-липово-ясеневой нагорной дубравы с вкраплением осины, которые свидетельствуют о расширении гнездового ареала вида за счет освоения птицами лесостепи Восточной Украины. Стабилизировалась численность вертишейки (*Jynx torquilla* L.), которая гнездилась в старых дуплах дятлов. В Задонецком бору птицы иногда используют для размножения искусственные гнездовья. Спелые и перестоянные дубравы привлекают на гнездование пищуху (*Certhia familiaris* L.), численность которой возрастает.

Численность голубеобразных на территории парка остается низкой. Продолжается дальнейшее сокращение численности обыкновенной горлицы (*Streptopelia turtur* L.), которая до недавнего времени считалась фоновым видом (Krivitsky et al., 2006). Стабильно низкой остается численность кольчатой горлицы (*Streptopelia decaocto* Friv.), которая, осваивая новые территории в урболандшафте, в орнитофауне парка появилась в 1990-е годы благодаря значительной зоне стационарной рекреации. В последние годы в пойме отмечается клинтух (*Columba oenas* L.), считавшийся почти исчезнувшим в конце XX – начале XXI века в результате ограничения мест гнездования в связи с проведением лесотехнических мероприятий, в том числе и санитарных рубок фаутного древостоя (Krivitsky et al., 2006). Восстановлению численности вида способствует размножение в полых столбах линии электропередач (Vetrov and Oleinik, 2011). Гнездование в парке таким способом пока не отмечено. Увеличивается численность вяхиря (*Columba palumdus* L.), который встречается в дубравах, степных и пойменных древостоях вблизи приусадебных участков, баз отдыха. Во время расселения на новые территории вяхирь проявляет гнездовой консерватизм. На территории учебно-спортивного лагеря «Гайдары» (база ХНПУ имени Г.С. Сковороды) пара птиц впервые гнездилась в 2000 г. на липе сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) возле учебного корпуса, в следующем году еще одна пара устроила гнездо на обыкновенном можжевельнике (*Juniperus communis* L.) рядом со зданием студенческой столовой. До сих пор каждый год птицы успешно размножаются на территории лагеря дважды за сезон на разных древостоях.

Заслуживает внимания семейство Sylviidae. Еще в 1990-е годы в парке появились новые виды, статус которых до сих пор требует дополнительного изучения. Садовая камышевка (*Acrocephalus dumetorum* Blyth), отмечавшаяся как очень редкий спорадически гнездящийся вид в 1990–1991 гг. (Nadtochiy, 1999a), в последние десятилетия не наблюдалась. Вероятно, это связано с климатическими изменениями (засушливый период). Годы регистрации вида были более влажными и прохладными. Зеленая пеночка (*Phylloscopus trochiloides* Sund.), впервые зарегистрированная в конце столетия (Vergeles et al., 1994; Nadtochiy, 1999b), сейчас отмечается спорадично, а гнездование ее так и не подтверждено фактически. Пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus* L.) регулярно отмечается на весеннем пролете. Отдельные особи могут задерживаться до середины мая, но гнездо-

вание птиц не выявлено. В последнее десятилетие сократилась численность четырех видов славок: ястребиной (*Sylvia nisoria* Bechst), садовой (*S. borin* Bodd.), серой (*S. communis* Lath.), славки-завирушки (*S. curruca* L.), что является ответной реакцией на изменение типичных биотопов в результате антропогенных преобразований. Плотность гнездования черноголовой славки (*S. atricapilla* L.) остается стабильной и даже в некоторых местах увеличивается в связи с проявлением этологической лабильности вида.

Наблюдается снижение численности обыкновенной овсянки (*Emberiza citrinella* L.), изменение ее гнездового стереотипа (нередко стала располагать гнезда на кустарниках на высоте 1,0–1,5 м). Садовая овсянка (*Emberiza hortulana* L.) встречается редко, в основном в кустарниковом ярусе пойменных биотопов. В предшествующее десятилетие появилась на гнездовании и увеличивает плотность просянка (*Emberiza calandra* L.), которая стремительно распространяется по степным балкам, где преобладает разнотравная растительность (Knysh et al., 2014).

Наибольшую трансформацию претерпевают биотопы долины Северского Донца. В 1970–1990 гг. она подвергалась интенсивной пастбищной нагрузке, что способствовало превращению луговых ассоциаций пойменных лугов в плантации сорняков, с преобладанием дурнишника обыкновенного (*Xanthium strumarium* L). В конце прошлого века после распада коллективного животноводства на большей части пойменных участков прекратился выпас скота. Следствием этого стала трансформация разнотравных лугов у высокотравные злаковые, что в итоге привело к изменению гнездовых стаций птиц. С начала века на большей части поймы произошло восстановление разнотравных лугов, где стали использовать механизированное сенокошение, которое уничтожило значительную часть наземногнездящихся птиц. В связи с этим сократилась численность коростеля (*Crex crex* L.), лугового чекана (*Saxicola rubetra* L.), желтой (*Motacilla flava* L.) и желтоголовой (*Motacilla citreola* Pall.) трясогузок, тростниковой овсянки (*Emberiza schoeniclus* L.), серой и ястребиной славок.

В последнее десятилетие вследствие понижения уровня грунтовых вод обмелели озера и старицы, что стало причиной изменений растительности, частичной замены гигрофильной флоры мезофильной. Происходит зарастание озер и берегов реки обыкновенным тростником (*Phragmites australis* Cav.), что положительно сказалось на увеличении численности дроздовидной камышевки (*Acrocephalus arundinaceus* L.), гнездовых поселений соловьиного сверчка (*Locustella luscinioides* Savi), усатой синицы. При этом уменьшилась плотность гнездования других камышевок: барсучка (*Acrocephalus schoenobaenus* L.), болотной (*A. palustris* Bechst.), тростниковой (*A. scirpaceus* Herm.). На пойменных озерах снизилась численность кряквы (*Anas platyrhynchos* L.), чирка-трескунка (*Anas querquedula* L.), пастушка (*Rallus aquaticus* L.), камышницы (*Gallinula chloropus* L.), болотного луня (*Circus aeruginosus* L.), черной крачки (*Chlidonias niger* L.).

В результате старения и частичного усыхания опушечных кустарников придолинных и пойменных лесов, формирования нетипичной растительности снизилась численность речного сверчка (*Locustella fluviatilis* Wolf.), ястребиной славки, обыкновенной чечевицы (*Carpodacus erythrinus* Pall.), уменьшилась плотность гнездования сорокопута-жулана (*Lanius collurio* L.). С распространением омелы (*Viscum album* L.) на ивововом древостое увеличилась численность типично лесных птиц: серой мухоловки, певчего и черного дроздов, зяблика, зеленушки, пищухи (*Certhia familiaris* L), пестрых дятлов (*Dendrocopos spp.*).

Выводы

В рекреационной зоне национального природного парка «Гомольшанские леса» отмечено 137 видов птиц. Гнездящиеся виды распределены по четырем экологическим группам, где преобладают дендрофилы (67 видов), меньше лимнофилов (29), кампофилов (16) и склерофилов (11). Среди гнездящихся птиц выделено 11 ландшафтно-генетических фаунистических комплексов с преобладанием типичных неморальных (19%), тропических (14%) и лесостепных (13%) видов.

Изменения сообществ гнездящихся птиц древесных насаждений связаны с естественным процессом старения лесов, которое привело к увеличению числа соколообразных, дятлообразных, вторичных дуплогнездников. Сообщества птиц открытых пространств – пойменных и степных лугов, а также селитебных биотопов зоны постоянной рекреации, преобразовывались под давлением антропогенной нагрузки. Благоприятное природно-географическое расположение парка и разнообразие его биотопов способствовало появлению в фауне видов, расширяющих ареал и увеличивающих численность.

Анализ доминирующих в сообществах видов указывает на существенное негативное воздействие рекреационной нагрузки на все биотопы парка. Среди доминантов сообщества птиц бора выявлен лишь один кампофил – лесной конек (*Anthus trivialis* L.). Для степного луга помимо доминирующих колониальных птиц, гнездящихся в норах, в качестве субдоминанта отмечена желтая трясогузка (*Motacilla flava* L.). В целом в рекреационной зоне НПП «Гомольшанские леса» 30 фоновых видов (24,2%, суммарное обилие – 0,198) гнездится на земле.

В большинстве биотопов сообществ гнездящихся птиц разнообразно и сбалансировано, но в сообществах луговых экосистем нарушена равномерность распределения видов по численности. Показатели индексов Жаккара и Серенсена для пойменного и степного лугов составляют 0,4 и 0,5, а для дубравы и бора – соответственно 0,7 и 0,8.

С учетом данных кластерного анализа, кривых распределения долевого обилия и участия облигатных синантропов в сообществах гнездящихся птиц следует сделать вывод о том, что на заселение птицами биотопов рекреационной зоны НПП «Гомольшанские леса» наиболее существенное воздействие оказывает влияние антропогенного пресса. Наилучшими показателями видового богатства характеризуется орнитофауна лесных биотопов (как дубравы, так и бора), под наибольшей угрозой состояние сообществ гнездящихся птиц пойменных лугов.

Библиографические ссылки

Askins, R.A., 1993. Population trends in grassland, shrubland, and forest birds in Eastern North America. Current Ornithology 11, 1–34.

Atemasova, T.A., Atemasov, A.A., 2006. Annotirovannyj spisok ptic nacional'nogo prirodnogo parka "Gomol'shanskie Lesa" [An annotated list of birds National Natural Park "Gomolshanskie Forests"]. Nauchnye issledovanija na territorijah prirodo-zapovednogo fonda Har'kovskoj oblasti 2, 67–93 (in Russian).

Banik, M.V., Korshunov, A.V., 2014. Nazemnye pozvonochnye ukrainscoj chasti bassejna Severskogo Donca: Sovremennoe sostojanie, tendencii izmenenija chislenosti i problemy [Terrestrial vertebrates of Ukrainian part of the basin of the Seversky Donets: The current status, trends in abundance and problems]. Visnyk Harkivs'kogo Nacional'nogo Universytetu Imeni V.N. Karazina 20, 91–103 (in Russian).

Belik, V.P., 1993. Biogeograficheskaja rol' Severskogo Donca [Biogeographical role of Seversky Donets]. Pticy bassejna Severskogo Donca. Materialy konferncii "Izuchenie i ohrana ptic bassejna Severskogo Donca", 10–11 (in Russian).

Belik, V.P., 2000. Pticy stepnogo Pridon'ja. Formirovanie fauny, ee antropogennaja transformacija i voprosy ohrany [The birds of steppe Pridonya. The formation of the fauna, it's anthropogenic transformation and protection questions]. Rostov-na-Donu (in Russian).

Brygadyrenko, V.V., 2004. Vozdejstvie uslovij sredy na sostav zhivotnogo naselenija podstilki i fitocenoz lesnyh ekosistem stepnoj zony Ukrainy [The influence of environmental conditions on the litter animals and phytocoenosis in the forest ecosystems of the Steppe zone of Ukraine]. Forestry and Agroforestry 106, 77–83 (in Ukrainian).

Brygadyrenko, V.V., 2015. Community structure of litter invertebrates of forest belt ecosystems in the Ukrainian steppe zone. Int. J. Environ. Res. 9(4), 1183–1192.

Brygadyrenko, V.V., Korolev, O.V., 2006. Osoblyvosti spektra zhyvlennja *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) u laboratornyh umovah [Range feeding's characteristics of *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) in laboratory conditions]. Bull. Bilocerkivskiy State Agr. Univ. 43, 67–71.

Bulakhov, V.L., Emel'janov, I.G., Pakhomov, O.Y., 2003. Bioraznoobrazie kak funkcional'naja osnova jekosistem [Biodiversity as functional basis of ecosystems]. Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 11(1), 3–8 (in Russian).

Bulakhov, V.L., Gubkin, A.A., Ponomarenko, O.L., Pakhomov, O.Y., 2015. Biologichne riznomanittya Ukrainy. Dnipropetrovska oblast'. Ptahy: Gorobcepodibni (Aves: Passeriformes) [Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Aves: Passeriformes]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Catarino, L., Godinho, C., Pereira, P., Luís, A., Rabaça, J. E., 2016. Can birds play a role as High Nature Value indicators of montado system? Agroforestry Systems 90(1), 45–56.

Chaplygina, A.B., 2013. Ekologo-etologichni adaptaciyi fonovyx nazemnognizdnyh gorobcepodibnyh lisovyh ptaxiv do transformovanogo seredovyshha Livoberezhnoyi Ukrayiny [Ecological and ethological adaptation background ground-nesting Passerine birds to forest environment transformed Left-Bank Ukraine]. Branta 16, 73–80 (in Ukrainian).

Chaplygina, A.B., 2014. Materialy do ekologiyi biloyi plysky (*Motacilla alba*) v antropogennyh landshaftah pivnichnogo shodu Ukrainy [Materials about ecology of the White Wagtail (*Motacilla alba*) in anthropogenic landscapes in the North-East of Ukraine]. Berkut 23(2), 71–78 (in Ukrainian).

Chaplygina, A.B., 2016. Konsortyvni zv'yazky kropyv'yanky chornogolovoyi (*Sylvia atricapilla* L.) u lisovyx cenozah Livoberezhnoyi Ukrayiny [The consortial relations of eurasian blackcap (*Sylvia atricapilla* L.) in the forest cenoses of Left bank Ukraine]. Studia Biologica 10(1), 5–17 (in Ukrainian).

Chaplygina, A.B., Krivitsky, I.A., 1996. Ryabinnik v usloviyah transformirovannyih landshaftov Harkovskoy oblasti [Fieldfare in conditions of transformed landscapes of Kharkiv region]. Berkut 2, 158–162 (in Ukrainian).

Chaplygina, A.B., Savinskay, N.A., 2016. Sovremennoe sostojanie ornitofauny transformirovannyh landshaftov Severo-Vostochnoj Ukrainy na primere Muscicapidae i Turdidae [Current status of the avifauna of transformed landscapes in North-East part of Ukraine for example Muscicapidae and Turdidae]. Russkij Ornitologicheskij Zhurnal 25, 615–647.

Dranga, A.O., Gorlov, P.I., Matsyura, A., Budgey, R., 2016. Gnezdovaya biologiya gracha (*Corvus frugilegus*) v antropogenno izmenennykh stepnykh ekosistemakh (na primere Botievskoy VES) [Breeding biology of Rook (*Corvus frugilegus*) in the human transformed steppe ecosystems (the case of Botievo wind farm)]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 6(1), 41–62 (in Russian).

Fancy, S.G., Gross, J.E., Carter, S.L., 2009. Monitoring the condition of natural resources in US national parks. Environ. Monit. Assess. 151, 161–174.

Furness, R.W., Greenwood, J.D., Jarvis, P.J. 1993. Can birds be used to monitor the environment? In: Furness, R.W., Greenwood, J.J.D. (eds) Birds as monitors of environmental change. Chapman and Hall, London, pp. 1–41.

Jacjuk, E.A., Biatov, A.P., 2003. Privlechenie seroj nejasyti v iskusstvennye gnezdov'ja v Har'kovskoj oblasti: Predvaritel'nye rezul'taty proekta «ARK FOR OWLS» [Attraction Tawny Owl in artificial nests in the Kharkiv region: Preliminary results of the project]. Pticy bassejna Severskogo Donca. Materialy konf. «Izuchenie i ohrana ptic bassejna Severskogo Donca», pp. 110–113.

Kachinskaya, V.V., 2014. Strukturna orhanizacija destrukcijnoho bloku konsorcij v umovach promyslovych diljanok Kryvbasu [Structure of consortium destructive components in the industrial area of Krivyi Rig Basin]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 4(2), 42–58 (in Ukrainian).

Keddy, P.A., 1991. Biological monitoring and ecological prediction: From nature reserve management to national state of the environment indicators. In: Goldsmith, F.B. (ed.). Monitoring for conservation and ecology. Chapman and Hall, London. 3, 249–267.

Knysh, N.P., 2013. Gorihvostka-chernushka (*Phoenicurus ochruros*) na severo-vostoke Ukrainy [Black redstart (*Phoenicurus ochruros*) in the North-East of Ukraine]. Berkut 22(2), 122–132 (in Russian).

Knysh, N.P., Stativa, A.I., Malyshok, V.M., 2014. Materialy po rasprostraneniju i biologii prosjanki na severo-vostoke Ukrainy [Materials about distribution and biology of *Emberiza calandra* L. in the North-East part of Ukraine]. Russkij Ornitologicheskij Zhurnal 23, 737–751 (in Russian).

Krivickij, I.A., Vetrov, V.V., 1996. Drozd-derjaba v borah doliny Severskogo Donca [Missel thrush in the forest of the valley of the Seversky Donets]. Pticy basejna Severskogo Donca. Materialy konf. "Izuchenie i ohrana ptic bassejna Severskogo Donca", pp. 73–77 (in Russian).

Krivitsky, I.A., Nadtochiy, A.S., Chaplygina, A.B., 2006. Pticy Gomol'shanskogo nacional'nogo parka, utraty i popolnenija fauny [Birds of Gomolshanskie National Park: The loss and replenishment of the fauna]. Nauchnye issledovanija na territorijah prirodno-zapovednogo fonda Har'kovskoj oblasti. 2, 67–73 (in Russian).

Kunah, O.N., Tryfanova, M.V., Ganzha, D.S., 2014. Zoo- i fitoindikatsiya roli avtotrofnoj i geterotrofnoj konsortsij v organizatsii biogeotsenoza [Zooindication and phytoindication of autotrophic and heterotrophic consortia of biogeocoenoses organization]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 4(2), 115–141 (in Russian).

Lehikoinen, A., 2013. Climate change, phenology and species detectability in a monitoring scheme. Population Ecology 55(2), 315-323.

Listopadsky, M.A., 2015. Istorija ta suchasnyj stan lisosmuh biosfernoho zapovidnyka "Askanija-Nova" [History and

present state of forest bells in the biosphere reserve Askania Nova]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(1), 156–210 (in Ukrainian).

Magarran, E., 1992. Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie [Ecological diversity and its measurement]. Mir, Moscow (in Russian).

Matsyura, A.V., 2015. Rezul'taty radiotelemetricheskogo issledovaniya vliyaniya pogodnyh parametrov na skorost' migracii belyh aistov [Satellite telemetry research of influence of weather parameters on migratory speed of White storks]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(2), 64–74 (in Russian).

Matsyura, A., Jankowski, K., Zimaroeva, A., 2015a. Corvidae tolerance to human disturbance in settlement landscapes of Zhytomir (Ukraine). Romanian Journal of Biology – Zoology 60(1), 39–47.

Matsyura, A., Jankowski, K., Zimaroeva, A., 2015b. Escape behaviours of Corvidae in an urban ecosystem of Zhytomyr (Ukraine). Romanian Journal of Biology – Zoology 60(2), in press.

Nadtochiy, A.S., 1999a. Sadovaya kamyishevka na severovostoke Ukrainyi [Greenish Warbler in the Kharkov region]. Branta 2, 193–195 (in Russian).

Nadtochiy, A.S., 1999b. Zelenaya penochka v Harkovskoy oblasti [Greenish Warbler in the Kharkov region]. Branta 2, 192–193 (in Russian).

Nadtochiy, A.S., 2002. Novyie svedeniya o gnezdovanii indiyskoy kamyishevki v Harkovskoy oblasti [New data on breeding of Paddyfield Warbler in Kharkov region]. Branta 5, 149–151 (in Russian).

Nadtochiy, A.S., 2007. Materialy po rasprostraneniju i biologii razmnozhenija usatoj sinicy v Har'kovskoj oblasti [Materials on the distribution and biology of Bearded Tit in the Kharkiv region]. Pticy bassejna Severskogo Donca. Materialy konf. "Izuchenie i ohrana ptic bassejna Severskogo Donca" 10, 125–128 (in Russian).

Nadtochiy, A.S., Chemikov, V.F., 1999. Indiyskaya kamyishevka – novyiy gnezdyaschiysya vid ornitofaunyi Harkovskoy oblasti [Paddyfleld Warbler is a new breeding species in ornithofauna of Kharkov region]. Branta 2, 195–198 (in Russian).

Novikov, G.A., 1953. Polevye issledovanija po jekologii nazemnyh pozvonochnyh [Field studies on the ecology of terrestrial vertebrates]. Sovetskaja Nauka, Moscow (in Russian).

Pakhomov, O.Y., Brygadyrenko, V.V., 2005. Koncepcija systemy zahodiv z ohorony navkolyshn'ogo pryrodnogo seredovyshha Dnipropetrovskoi' oblasti na 2005–2015 roky [Concept of system for actions on environment protection in Dnipropetrovsk region for 2005–2015]. Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 13(1), 213–225 (in Ukrainian).

Roberts, R.L., Donald, P.F., Fisher, I.J., 2005. Wordbirds: Developing a web-based data collection system for the global monitoring of bird distribution and abundance. Biodivers. Conserv. 14(11), 2807–2820.

Savynska, N.O., 2013. Autekologichni osoblyvosti ta konsortyvni zv'jazky model'nyh vydiv muholovok transformovanyh terytorij Pivnichno-Shidnoi' Ukrai'ny [Ecological features and consortium relations of flycatchers' model species on the transformed territories of North Eastern Ukraine]. L'viv (in Ukrainian).

Shupova, T.V., 2014. Gorihvostka-chernushka (*Phoenicurus ochruros*) v uslovijah central'noj Ukrainy [Black redstart (*Phoenicurus ochruros*) in Central Ukraine]. In: Distribution, migration and other movements of wildlife. Proceedings of the International conference, 381–391 (In Russian).

Sokolov, A.J., Schecalo, M.V., 2013. Izmeneniya stepnoy avifaunyi pod deystviem antropogennyih faktorov vo vtoroy polovine XX – nachale XXI veka v usloviyah yuzhnoy chasti Tsentralnogo Chernozemya [Change of steppe avifauna as a result of anthropogenic factors in latter half of XX century – turn of XXI century in conditions of southern part of Central Black Earth Belt]. Mater. International. Conf. «Conservation of stepp and semidesert ecosystems in Eurasia, 44 (in Russian).

Taranenko, L.I., 1993. Osobennosti prirodnyh uslovij i ornitofauny bassejna Severskogo Donca [Features of the natural environment and the avifauna of the Seversky Donets Basin]. Pticy bassejna Severskogo Donca. Materialy konf. "Izuchenie i ohrana ptic bassejna Severskogo Donca", 3–7 (in Russian).

Vergeles, J.I., Gorelova, L.N., Druleva, I.V., 1994. Ocherk rastitel'nosti i naselenija ptic okrestnostej biologicheskoj stancii HGU (Letnij aspect) [Sketch of vegetation and bird populations of the resort biological station KhSU (summer aspect)]. Pticy bassejna Severskogo Donca. Materialy konf. "Izuchenie i ohrana ptic bassejna Severskogo Donca", 29–33 (in Russian).

Vetrov, V.V., 1998. Moskovka – novyj gnezdjashhijsja vid Luganskoj oblasti [The black tit is a new nesting species of Luhansk region]. Branta 1, 112–113 (in Russian).

Vetrov, V.V., Olejnik, D.S., 2011. Novye dannye ob osobennostjah gnezdovanija klintuha (*Columba oenas*) na vostoke Ukrainy [New data about the peculiarities of nesting stockdove (*Columba oenas*)]. Somovskaja Biblioteka 1(2), 234–235 (in Russian).

Viter, S.G., 2012. Struktura gnezdovoj fauny hishhnyh ptic lesnyh biotopov bassejna Severskogo Donca. Jekologicheskie i istoricheskie factory, vlijajushie na vidovoe raznoobrazie [The structure of the nesting fauna of prey birds of the forest biotopes of the basin of the Seversky Donets. Ecological and historical factors affecting on species diversity]. Russkij Ornitologicheskij Zhurnal 21, 1423–1446 (in Russian).

Viter, S.G., 2013a. Nest site fidelity and occupancy in birds of prey (Falconiformes) in specially protected and unprotected areas of eastern Ukraine. Russian Journal of Ecology 44(1), 36–42.

Viter, S.G., 2013b. Gnezdovanie zhelny *Dryocopus martius* v Har'kovskoj oblasti: Novye granicy oblasti gnezdovanija vida [Nesting black woodpecker *Dryocopus martius* in the Kharkiv region: New frontiers species nesting area]. Russkij Ornitologicheskij Zhurnal 22, 1384–1388 (in Russian).

Zaharov, V.D., 1986. Izmenenie plotnosti naselenija ptic kak pokazatel' sostojanija lesnyh biocenozov [Changes in the density of bird population as an indicator of the state of forest ecosystems]. Izuchenie ptic, ih ohrana i racional'noe ispol'zovanie. Tezisy dokl. IX Vsesojuznoj ornitologicheskoj konf. 1, 235–236 (In Russian).

Надійшла до редколегії 04.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 134–142.

doi:10.15421/011616

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 595.381(282.243.761)

Биолого-экологическая характеристика *Pterocuma pectinata* (Malacostraca, Cumacea) водохранилища Сасык

А.А. Халаим, М.М. Джуртубаев

Одесский национальный университет имени И.И. Мечникова, Одесса, Украина

Исследовано постэмбриональное развитие, плодовитость и размерно-массовая характеристика кумовых раков *Pterocuma pectinata* (Sowinsky, 1893) водохранилища Сасык. Для обоих полов выделены и описаны четыре возрастные стадии. Между циклами размножения самки проходят еще одну – подготовительную (промежуточную) стадию; самцы погибают. Летом половое созревание наступает раньше, чем в менее теплые сезоны. Между длиной тела и абсолютной плодовитостью *P. pectinata* обнаружена прямая зависимость. Со снижением температуры воды плодовитость повышается (получены соответствующие регрессионные уравнения). Максимальное количество яиц отмечено весной 2014 г. – 160 экз., у самки длиной 8,0 мм (с учетом длины уропод – 10,2 мм). Средние показатели плодовитости составили 22 ± 1 и 21 ± 1 экз. летом 2013 и 2014 гг., 40 ± 2 и 32 ± 2 экз. осенью 2013 и 2014 гг., 72 ± 4 экз. весной 2014 г.; за вегетационный период 2014 г. – 42 ± 2 экз. Наименьшие яйценосные самки раков (4–6 мм) отмечены летом в оба года исследований, при доминировании размерной группы 4–5 мм. Наиболее крупные яйценосные самки (6,1–9,0 мм) обнаружены в весенних сборах, при доминировании размерной группы 6,1–7,0 мм. В водохранилище Сасык *P. pectinata* продуцирует как минимум две генерации в год. Размножение *P. pectinata* происходит с марта до, как минимум, начала ноября. Пик репродукции приходится на раннюю весну (март – апрель), что способствует восстановлению численности популяции раков после зимовки. Второй этап размножения (происходит в октябре – ноябре) менее интенсивный. Продолжительность жизни раков *P. pectinata* в водохранилище Сасык – около одного года. Зависимость индивидуальной массы *P. pectinata* от длины тела прямо пропорциональна, изменяясь по сезонам. В статье приведена таблица средних показателей «размер – масса» кумовых раков. Максимальная длина тела *P. pectinata* в Сасыке составила 8,5 мм (с учетом длины уропод – 10,7 мм), масса тела – 5 мг, что существенно больше значений, указанных для популяций верхних плесов Куйбышевского водохранилища и Каспийского моря.

Ключевые слова: кумовые раки; постэмбриональное развитие; плодовитость; размерно-массовая характеристика; уравнение регрессии

Biological and ecological characteristics of *Pterocuma pectinata* (Malacostraca, Cumacea) in Sasyk Reservoir

A.A. Khalaim, M.M. Djurtubaev

Odessa I.I. Mechnikov National University, Odessa, Ukraine

Sasyk (Kunduk) – estuary in the North-Western Black Sea region, is located 120 km south-west of Odessa. In 1979–1980 Sasyk was separated from the sea by a dam, connected by a canal with the Danube and transformed into a reservoir. The fauna of Sasyk underwent significant changes and continues to adapt to the new conditions. This process is of great theoretical and practical interest. Cumacea – a small order, numbering about 600 species; is represented in the Black Sea-Azov basin by 23 species, 11 of them belong to the Caspian complex. Due to their high quantity indicators, they play a significant role in the diet of many species of fish. *Pterocuma pectinata* (Sowinski, 1893) is the most abundant species of cumacean not only in the Sasyk Reservoir, but also in many bodies of water in the region. However, the biology and ecology of this group of animals has been very inadequately studied. The material for these studies was provided by 120 benthic samples collected from 41 stations in the Sasyk Reservoir in the vegetation period 2013–2014. In this study we also used the material collected by means of H. Hungerford underwater light traps. In total 4,000 specimens of cumaceans were processed. This article shows the results of the studyof the post-embryonic development, fertility and size-mass characteristic of *P. pectinata* in Sasyk Reservoir. For both sexes for age stages have been distinguished and described for cumaceans: «manca», youth, prebreeding and breeding. Between breeding

Одесский национальный университет имени И.И. Мечникова, пер. Шампанский, 2, Одесса, 65058, Украина
Odessa I.I. Mechnikov National University, Shampansky Lane, 2, Odessa, 65058, Ukraine
Tel.: +38-093-60-70-558. E-mail: naska.halaim@gmail.com

cycles, females live through one more preparatory (intermediate) stage; the males die. This article provides a detailed morphological and morphometric description of all the stages of the ontogeny of cumaceans. The ratio of number of cumaceans at different stages of ontogeny varies considerably with the seasons. In the summer sexual development of cumacean occurs earlier than in the less warm seasons. A directly proportional relationship was found between body length and fertility of *P. pectinata*. With decrease in water temperature fertility increases. The corresponding regression equations were obtained. The maximum number of eggs observed in the spring of 2014 – 160 ind. in a female 8.0 mm in length (including the uropod length – 10.2 mm). Mean fecundity was 22 ± 1 and 21 ± 1 ind. in the summer of 2013 and 2014, 40 ± 2 and 32 ± 2 ind. in the autumn of 2013 and 2014, 72 ± 4 ind. in the spring of 2014; during the vegetation season 2014 – 42 ± 2 ind. The smallest oviparous female cumaceans (4–6 mm) were observed in the summer in both years of research with domination of the size group of 4–5 mm. The largest oviparous females (6.1–9.0 mm) were observed in the spring with domination of 6.1–7.0 mm size group. *P. pectinata* produces at least two generations per year in Sasyk Reservoir. *P. pectinata* reproduction occurs from March to the beginning of November. The peak of breeding is in early spring (March – April), which contributes to the restoration of population numbers after hibernation. The second stage of reproduction (October – November) is less intense. The lifespan of *P. pectinata* in the Sasyk Reservoir is about one year. Dependence of individual weight of the body is directly proportional to the length of *P. pectinata* and varies with the seasons. This article provides a table of the average "size – weight" of cumaceans. The data in this table can be used in ichthyological studies, namely the calculation of the reconstructed weight of the food item – *P. pectinata*, by size of its undigested chitin skeleton. The maximal length of *P. pectinata* in Sasyk is 8.5 mm (including uropod length – 10.7 mm), weight – 5 mg, significantly greater than the values specified for the populations of the upper reaches of the Kuibyshev Reservoir and the Caspian Sea. The results of the study significantly complement the existing knowledge of biology and ecology of *P. pectinata*, and expands our idea of the state of the ecosystem of the Sasyk Reservoir.

Keywords: cumaceans; postembryonic development; fertility; size-weight characteristics; according to the equation

Введение

Сасык (Кундук) – лиман Северо-Западного Причерноморья, расположенный в 120 км юго-западнее Одессы. В 1979–1980 гг. Сасык был отделен от моря дамбой, соединен каналом с Соломоновым рукавом Килийского гирла Дуная и трансформирован в олигогалинное водохранилище площадью около 210 км^2, объемом 530 млн м^3 и средней глубиной 1,9 м, при максимальной – 3,5 м (Ivanova, 2010). Фауна Сасыка подверглась существенным изменениям (Stepanenko, 1986; Harchenko et al., 1990) и продолжает формироваться применительно к новым условиям, что представляет значительный теоретический и практический интерес.

Кумовые ракообразные (Cumacea) – небольшой отряд, насчитывающий около 600 видов; в Черноморско-Азовском бассейне представлен 23 видами, 11 из них относят к каспийскому комплексу (Morduhaj-Boltovskoj, 1969; Harchenko, 2004). Механизмы распространения этой группы связывают с миграцией через искусственные каналы и бассейны (Bij de Vaate et. al., 2002; Karatayev et. al., 2008), а также с преднамеренной интродукцией для улучшения кормовой базы водоемов (Băcescu, 1992). В результате границы распространения отдельных видов кумовых значительно расширились (Ioffe, 1974; Olenin and Leppäkoski, 1999; Leppäkoski et al., 2002; Orlova et. al., 2006; Filinova et al., 2008; Jaume and Boxshall, 2008; Yakovleva and Yakovlev, 2010; Berezina and Petryashev, 2012).

Кумовые раки – донные животные, днем зарывающиеся в поверхностный слой грунта, а ночью ведущие активный образ жизни (Lomakina, 1958; Birshtejn et al., 1968). Они совершают вертикальные суточные миграции и обладают резко выраженным положительным фототаксисом (Khalaim, 2014a; Vereshchaka and Anokhina, 2015). Кумовые играют важную роль в биологических процессах водных экосистем, и, наряду с другими бентическими видами ракообразных, входят в рацион рыб-бентофагов (Opalatenko, 1979; Voloshkevich, 1991; Frolova et al., 2007). Не является исключением и *Pterocuma pectinata* (Sowinsky, 1893). Анализ спектра питания бычка-песочника *Neogobius fluviatilis* в водохранилище Сасык, проведенный нами осенью 2013 г. и весной 2014 г., показал, что на долю *P. pectinata* приходится 7–64% восстановленной массы пищевого комка, встречаемость раков в пище бычков составила 14–43%.

Первые находки *P. pectinata* в водохранилище Сасык приходятся на 1980-е годы – начальный этап опреснения водоема. В июле 1982 г. встречаемость раков составляла уже 31%, однако количественные показатели этого вида длительное время оставались низкими (Stepanenko, 1986; Harchenko et al., 1990). На современном этапе *P. pectinata* занимает доминирующее положение по численности и встречаемости среди всех ракообразных макрозообентоса водохранилища (Khalaim, 2014b). Встречаемость этого вида достигает 87,5%. Максимальные показатели численности и биомассы отмечены весной в прибрежье водохранилища на илистом песке – 12,37 тыс. экз./м^2 и 6,63 г/м^2. Средние количественные показатели вида колеблются от 0,39 ± 0,02 тыс. экз./м^2 и 0,24 ± 0,009 г/м^2 летом до 2,36 ± 0,12 тыс. экз./м^2 и 0,84 ± 0,042 г/м^2 весной. В водохранилище Сасык *P. pectinata* обитает на различных песчаных грунтах в литоральной зоне, однако наибольшее предпочтение отдает заиленному песку (Khalaim and Dzhurtubaev, 2015). Этот факт согласуется с тем, что и в историческом ареале (Каспийском море) он принадлежит к обитателям песчано-илистых грунтов (Birshtejn et al., 1968; Gusejnov and Kurgenjan, 1985). В Каховском водохранилище он также обитает на илистом песке (Pligin and Emel'janova, 1989). Однако *P. pectinata* – распространенный и многочисленный вид и во многих других водоемах региона (Morduhaj-Boltovskoj, 1969; Gusejnov and Kurgenjan, 1985).

Не принимая во внимание сообщения о находках кумовых *P. pectinata* в тех или иных водоемах, сведения об их популяционной структуре все же скудны, а в описании биологии этого вида остается определенный информационный пробел. В связи с высоким количественным развитием и масштабным распространением *P. pectinata*, возникает необходимость дополнить знания биологии и экологии этого вида и одновременно расширить представление о состоянии экосистемы водохранилища Сасык.

Цель работы – описать постэмбриональное развитие, плодовитость и дать размерно-массовую характеристику популяции кумовых раков *P. pectinata* в водохранилище Сасык.

Материал и методы исследований

Материалом для исследований послужили 270 качественных и количественных проб зообентоса, собранных нами на 27 станциях в вегетационный период 2013–2014 годов. Сетка станций охватывала всю акваторию водохранилища (рис. 1). Наиболее значимые в отношении количественного сбора раков оказались прибрежные станции с координатами: 45°35’45" N, 29°36’13" E; 45°38’07" N, 29°36’31" E; 45°40’26" N, 29°36’02" E; 45°43’21" N, 29°37’41" E; 45°47’16" N, 29°38’40" E; 45°46’58" N, 29°41’28" E; 45°44’24" N, 29°40’56" E; 45°41’50" N, 29°41’19" E; 45°37’50" N, 29°43’52" E; 45°37’24" N, 29°43’59" E; 45°35’57" N, 29°44’28" E; 45°32’37" N, 29°39’31" E.

Пробы отбирали штанговым дночерпателем (площадь раскрытия 0,02 м^2), скребком (ширина захвата 0,3 м, мешок из мельничного газа № 22) и сачком треугольной формы. Сбор, фиксацию и обработку проб проводили по общепринятой методике (Frost et al., 1972; Abakumov, 1992; Romanenko, 2006). В работе также использован материал, собранный с помощью подводных светоловушек модели Х. Хангерфорда (Khalaim, 2014a). В прибрежье материал отбирали на глубине 0,3–0,5 м, в открытой части – на 1,5–3,5 м. В прибрежной зоне доминирует песок с примесью ракуши, ила и глины, вне ее – различные илы. Температура воды у дна во всем диапазоне глубин колебалась от 5,5 ºС осенью до 32,0 ºС летом. Минерализация воды составляла 900–2 560 мг/дм^3. Прозрачность воды по диску Секки варьировала в пределах 0,5–0,7 м.

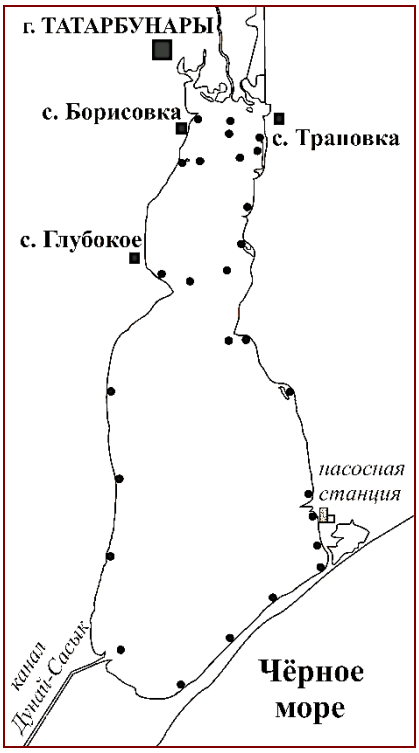


Рис. 1. Водохранилище Сасык. Карта-схема расположения станций отбора проб

Название и систематику исследуемого вида устанавливали по определителям (Lomakina, 1958; Morduhaj-Boltovskoj, 1969; Martin and Davis, 2001). С помощью окулярмикрометра с точностью 0,1 мм измеряли длину тела раков (от начала псевдорострума до конца тельсона). Данная методика измерения кумовых наименее трудоемкая, в связи с чем ее используют многие исследователи (Ivanova and Vassilenko, 1987; Berestovskij et al., 1989; Yakovlev and Yakovleva, 2012). Взвешивание проводили по методу С.Н. Уломского (Winberg, 1968), на торсионных весах с точностью 0,5 мг. Приводится сырая масса раков, фиксированных 4% раствором формальдегида. Отдельно препарировали самок кумовых и определяли количество яиц, зародышей и молоди в их выводковых камерах (марсупиальных сумках). Всего обработано 4 тыс. экз. кумовых раков. Результаты морфометрических измерений и подсчетов подвергали статистической обработке, используя стандартные методы вариационной статистики. Построение графиков и расчет уравнений множественной регрессии проводили с помощью программы Statistica 9.0.

Результаты и их обсуждение

В онтогенезе кумовых выделяют от четырех до шести стадий; в частности, для *Diastylis glabra* (Zimmer, 1926) и *D. rathkei* (Kroyer, 1841) указаны шесть основных стадий: «manca», три юношеские, предбрачная, брачная, и приведено подробное их описание (Lomakina, 1958). Аналогичные исследования проведены с *Almyracuma proximoculi* Jones and Burbanck, 1959 из северо-восточной части США. Для самцов *A. proximoculi* выделены пять стадий онтогенеза: «manca I», «manca II», юношеская, «молодой самец», «зрелый самец»; для самок шесть стадий: те же «manca I» и «manca II», «молодая самка», подготовительная, «сумчатая самка», промежуточная (Duncan, 1981). В доступной нам литературе отсутствует описание постэмбрионального развития *P. pectinata*. Для обоих полов кумовых раков *P. pectinata* нами выделены четыре возрастные стадии, сопровождающиеся определенными морфологическими изменениями (табл. 1).

На стадии «manca» у *P. pectinata*, как и у других видов кумовых, отсутствует последняя, V пара переоподов. Половой диморфизм развит слабо. Юношеская стадия характеризуется полным числом переоподов. У самок к концу юношеского периода намечается закладка инкубаторных пластинок (оостегитов) – слабо различимых парных утолщений на нижней стороне III грудного сегмента. С последующей линькой наступает так называемая подготовительная или предбрачная стадия. У самок развиваются оостегиты. У самцов появляются удлиненные, направленные кзади антенны II, причем конец жгута изогнут по направлению к голове; они спрятаны под головогрудным щитом. Боковые линии и рельеф покровов тела явно выражены. В конце предбрачной стадии грудной отдел тела самок расширяется и приобретает ярко-желтую окраску за счет созревания яичников. В четвертой (брачной) стадии половой диморфизм выражен в полной мере. Базальные членики переоподов III и IV пар самцов сильно расширяются, утолщаются за счет развития двигательной мускулатуры и приобретают «мощный» вид. Длинные антенны II самцов располагаются под расширенными боковыми лопастями грудных сегментов, а далее – в бороздке ме-

жду парными, продольными гребневидными утолщениями вентральной части брюшка. У самок, что характерно для всех кумовых раков, оостегиты соединяются и образуют выводковую камеру (марсупиальную сумку).

Таблица 1

Морфологическая характеристика *P. pectinata* на различных стадиях постэмбрионального развития

Стадии	Признаки						
	Выраженность гребней на дорсальной стороне грудных сегментов	Развитие наружной ветви переоподов (PP) III, IV пар самцов			Развитие плеоподов I пары самцов		Развитие антенн II пары самцов
		размер	ЧЛ*	развитие щетинок	ЧЛ*	развитие щетинок	
«manca»	начало стадии: гребни выражены только на II и V грудном сегменте; конец стадии: все гребни хорошо выражены	начало стадии: в зачаточном состоянии, едва заметна; конец стадии: доходит до середины I членика PP (рис. 2*а*)	2	II членик несет две короткие перистые щетинки на вершине (рис. 2*а*)	–	–	–
юношеская	все гребни хорошо выражены; удлиненные парные гребни на II грудном сегменте четко разделены	доходит до конца II членика PP (рис. 2*б*)	3	III членик несет две короткие перистые щетинки на вершине (рис. 2*б*)	1	–	антенны в виде зачатков (рис. 2*ж*); их вершины располагаются на уровне основания I пары PP
предбрачная		доходит до середины IV членика PP (рис. 2*в*)	3	базальный (I) членик несет две короткие перистые щетинки: одну – ближе к основанию, вторую – ближе к вершине; II членик несет на наружной стороне в верхнеугловой части короткую голую щетинку; III членик несет 6–8 голых щетинок средней длины на вершине и наружной стороне (рис. 2*в*)	1	каждая несет три короткие щетинки на вершине, одна из которых перистая (рис. 2*д*)	антенны хорошо развиты (рис. 2*з*), достигают основания II пары PP
брачная	все гребни хорошо выражены; парные гребни на II грудном сегменте в виде бугорков и неясно разделены	едва достигает конца III членика PP (рис. 2*г*)	7	базальный (I) членик несет четыре короткие перистые щетинки по наружному краю; II членик несет на наружной стороне в верхнеугловой части длинную перистую щетинку; III–VII членики несут по наружному краю 1–2 длинные перистые щетинки (рис. 2*г*)	2	I членик на наружной стороне несет две густо оперенные щетинки средней длины: одну – ближе к основанию, вторую – ближе к вершине; на внутренней стороне – шесть длинных перистых щетинок; II членик несет пять длинных перистых щетинок на вершине (рис. 2*е*)	антенны достигают конца V членика брюшка; покрыты многочисленным короткими густо оперенными щетинками (рис. 2*и*)

Самки кумовых после вылупления молоди линяют, теряя при этом инкубаторные пластинки, и переходят на так называемую промежуточную стадию, которая длится до следующего цикла размножения. Затем они снова проходят предбрачную и брачную стадии (Lomakina, 1958), что подтверждается и результатами наших исследований. Летом половое созревание *P. pectinata* наступает раньше, чем в менее теплые сезоны (табл. 2).

В собранном материале среди кумовых на стадиях «manca», юношеская и предбрачная количество самцов и самок было почти одинаковым. На брачной стадии развития это соотношение составило 1 : 4, что обуславливается гибелью самцов после окончания брачного периода и большей продолжительностью жизни самок (Lomakina, 1958). Вне зависимости от сезона года, в пробах присутствовали особи всех возрастов. Однако соотношение численности раков на различных стадиях онтогенеза существенно изменялось по сезонам (табл. 3). Для кумовых *P. pectinata* характерно неравномерное созревание потомства – в выводковой камере имеются одновременно яйца, зародыши и полностью сформировавшаяся молодь. Одним из важнейших факторов, определяющих динамику численности популяций, является плодовитость. Статистический анализ с высокой степенью достоверности ($P < 0,01$) подтвердил тесную взаимосвязь абсолютной плодовитости раков *P. pectinata* с их размерами. Зависимость количества потомков в выводковой камере самок прямо пропорциональна их длине тела (рис. 3), и может быть описана уравнением:

$$N = c + bL + aL^2,$$

где N – количество яиц, зародышей и молоди (экз.), L – длина тела (мм).

Максимальное количество яиц отмечено весной 2014 г. – 160 экз., у самки длиной 8,0 мм (с учетом длины уропод – 10,2 мм). Средние показатели плодовитости составили 22 ± 1 и 21 ± 1 экз. летом 2013 и 2014 гг., 40 ± 2 и 32 ± 2 экз. осенью 2013 и 2014 гг., 72 ± 4 экз. весной 2014 г.; за вегетационный период 2014 г. – 42 ± 2 экз.

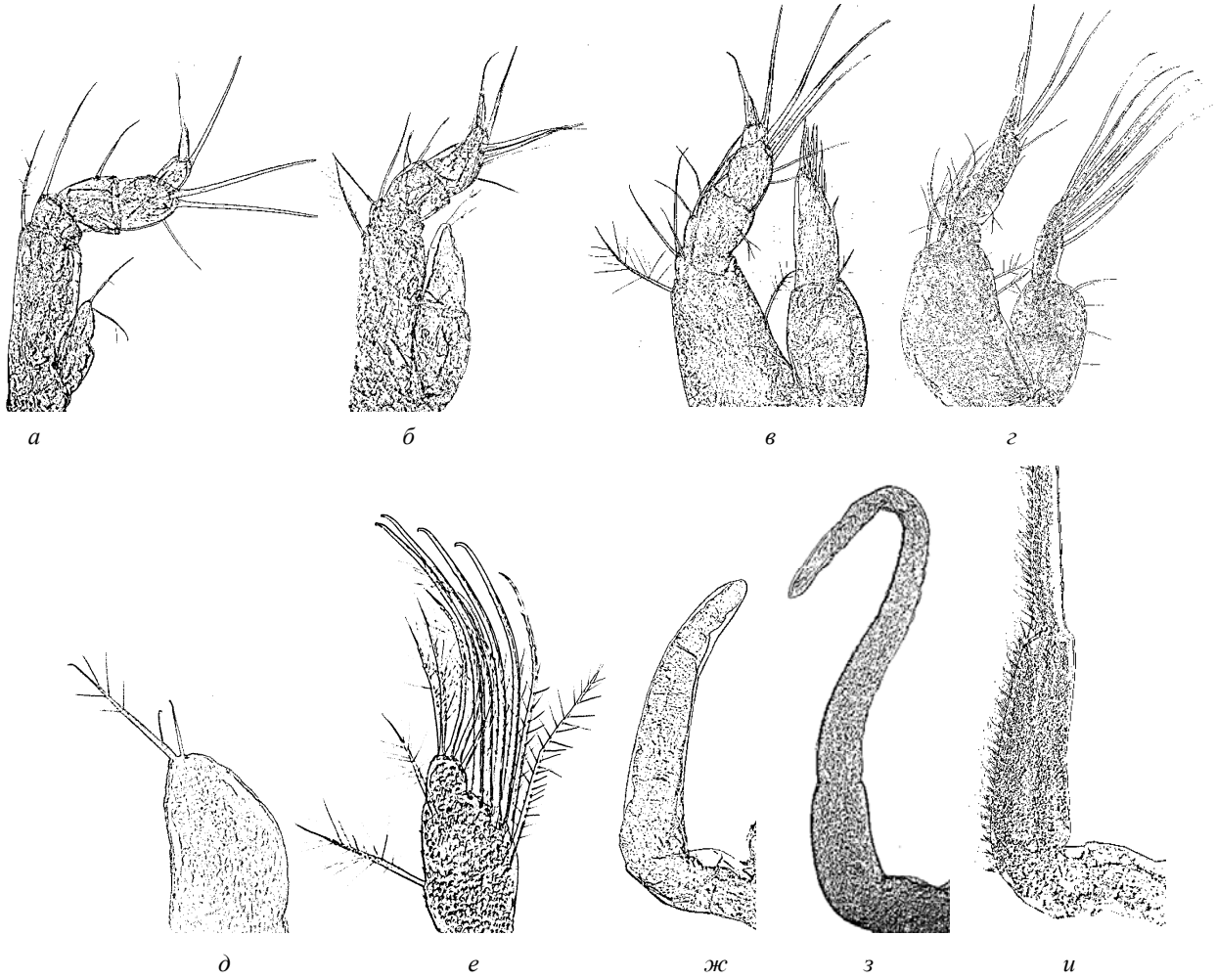


Рис. 2. Постэмбриональное развитие различных органов самцов кумовых раков *P. pectinata*:
переоподы IV пары: *а* – «manca», ×400; *б* – юношеская, ×350; *в* – предбрачная, ×300; *г* – брачная, ×200;
плеоподы I пары: *д* – предбрачная, ×460; *е* – брачная, ×200; антенны II: *ж* – юношеская, ×400;
з – предбрачная, ×360; *и* – брачная (фрагмент), ×200

Таблица 2

Длина тела (мм) *P. pectinata* на различных стадиях постэмбрионального развития

Месяцы	Стадии							
	«manca»	юношеская		предбрачная		брачная		промежуточная
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♀
Апрель	0,3–2,0	2,4–3,5	2,4–3,9	4,0–4,4	4,2–8,2	5,4–5,5	5,0–8,5	5,0–8,5
Июль – август		2,0–3,4	2,0–3,9	3,5–3,9	3,8–7,0	4,4–5,0	4,0–7,0	4,0–7,0
Октябрь – ноябрь		2,0–4,9	2,3–4,4	4,4–4,9	4,3–7,0	4,5–5,5	4,5–7,0	4,5–7,0

Примечание: показатели приведены за вегетационный период 2014 г., размер выборки для каждого из показателей – 150 экз.

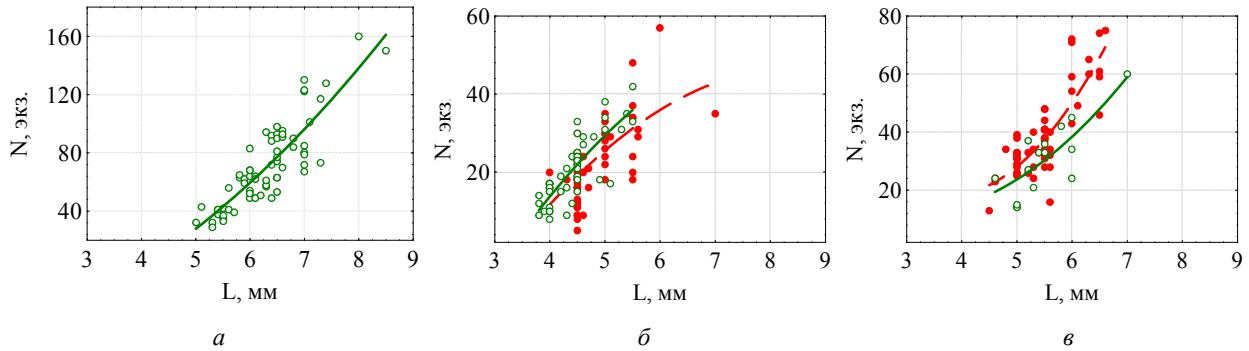


Рис. 3. Зависимость количества зародышей (N, экз.) от длины тела (L, мм) *P. pectinata* в различные сезоны года:
а – весна, *б* – лето, *в* – осень; –●– – 2013 г., –○– – 2014 г.

Получены соответствующие регрессионные уравнения:

N (весна 2014 г.) = $–52{,}9063 + 3{,}2697 \times L + 2{,}5775 \times L^2$
($n = 66$; $R^2 = 0{,}74$; $r = 0{,}86$);

N (лето 2013 г.) = $–77{,}9959 + 29{,}2823 \times L – 1{,}7160 \times L^2$
($n = 67$; $R^2 = 0{,}43$; $r = 0{,}65$);

N (лето 2014 г.) = $–83{,}4716 + 31{,}2492 \times L – 1{,}7358 \times L^2$
($n = 46$; $R^2 = 0{,}66$; $r = 0{,}81$);

N (осень 2013 г.) = $104{,}1462 – 46{,}232 \times L + 6{,}2030 \times L^2$
($n = 63$; $R^2 = 0{,}67$; $r = 0{,}82$);

N (осень 2014 г.) = $36{,}9460 – 17{,}1511 \times L + 2{,}8987 \times L^2$
($n = 14$; $R^2 = 0{,}62$; $r = 0{,}79$);

где n – объем выборки (экз.); R^2 – коэффициент детерминации, r – коэффициент корреляции Спирмена.

Полученные данные свидетельствуют о том, что *P. pectinata* является одним из наиболее плодовитых видов кумовых раков. Для сравнения: максимальной плодовитостью среди кумовых обладают крупные виды *Diastylis* – 200 экз. (Lomakina, 1958), максимальное количество яиц у раков *Schizorhynchus scabriusculus* (Sars, 1894) в водохранилище Сасык – 28 экз. (Khalaim and Dzhurtubaev, 2015), средняя плодовитость мелководного средиземноморского вида *Cumopsis goodsir* (Van Beneden, 1861) – 19 экз. (Corbera et. al., 2000). По достижении самками кумовых определенного размера или возраста число потомков у них начинает уменьшаться несмотря на продолжающееся увеличение размеров или массы. Это связано с ослаблением репродуктивной способности у особей старших возрастов (Alimov, 1989). Подобного мы не наблюдали в ходе наших исследований. Вероятно, *P. pectinata* как интенсивно выедаемые хищниками животные в Сасыке просто не доживают до возраста, при котором происходит возрастное уменьшение плодовитости. Возможно также, что такие самки не обнаружены из-за своей малочисленности в водоеме.

Таблица 3

Соотношение численности раков *P. pectinata* (%) на различных стадиях онтогенеза за вегетационный период 2014 г.

Месяцы	Стадии			
	«manca»	юношеская	предбрачная	брачная
Апрель	52,0	40,5	5,0	2,5
Июль – август	1,8	65,9	23,5	8,8
Октябрь – ноябрь	12,9	45,0	32,0	10,1

Наименьшие яйценосные самки раков (4–6 мм) отмечены летом в оба года исследований, при доминировании размерной группы 4–5 мм. Наиболее крупные яйценосные самки (6,1–9,0 мм) обнаружены в весенних сборах, при доминировании размерной группы 6,1–7,0 мм (рис. 4).

В связи с этим мы наблюдаем соответствующее снижение плодовитости раков летом, а максимальную плодовитость отмечаем весной (рис. 5).

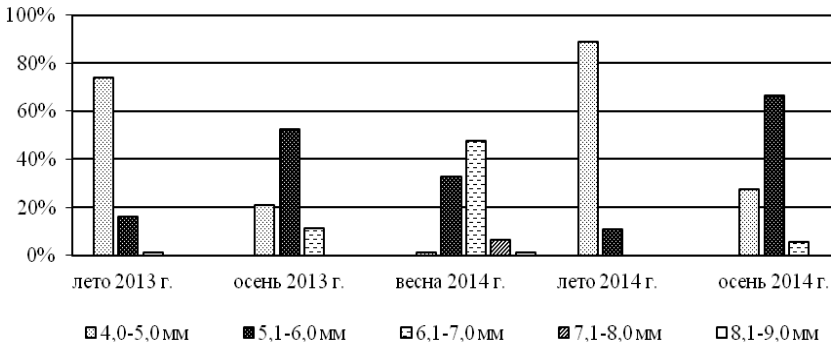


Рис. 4. Соотношение размерных групп яйценосных самок *P. pectinata* (%) в зависимости от сезона года

Кроме физиологических факторов, плодовитость кумовых раков зависит и от внешних условий. При понижении температуры воды от лета к осени индивидуальная плодовитость раков *P. pectinata* каждой размерной группы увеличивается на 3–33%. При повышении температуры от весны к лету отмечали уменьшение данного показателя на 39–50%.

Таким образом, *P. pectinata* в водохранилище Сасык имеет как минимум две генерации в год. Размножение *P. pectinata* происходит с марта до, как минимум, начала ноября. Пик репродукции приходится на раннюю биологическую весну (март – апрель), и, судя по размерам раков, в ней участвуют перезимовавшие особи (рис. 3). Самки в это время обладают максимальной репродуктивной способностью (рис. 5), позволяющей восстановить численность популяции после зимовки. Этому способствуют соответствующие размеры тела и температура еще не прогретой воды. В результате мы наблюдаем высокую численность кумовых в апреле (Khalaim and Dzhurtubaev, 2015), образованную особями на ранних стадиях онтогенеза (табл. 3). Крупные самки (5,1–7,0 мм) не отмечены в летних пробах, что говорит об их высокой смертности после весеннего этапа размножения и/или выедании рыбами-бентофагами, истощенными после зимовки. Второй этап размножения раков, который приходится на октябрь – ноябрь, менее интенсивный (рис. 5). В этом случае размеры раков и снижение температуры воды также играют значительную роль. Нельзя исключить наличие третьего, летнего этапа репродукции, поскольку в пробах в это время особи на стадии «manca», хоть и в небольшом количестве, но все же присутствуют (табл. 3). Однако в данном случае размножение происходит наименее интенсивно и имеет широкие временные рамки.

Продолжительность жизни раков *P. pectinata* в водохранилище Сасык – около одного года. Похожая картина жизненного цикла описана у эстуарного вида *A. proximoculi* из северо-восточной части США: раки продуцируют зимнюю и летнюю генерации. Причем особи последней отличаются относительно ускоренным развитием, что автор объясняет влиянием температуры воды (Duncan, 1981).

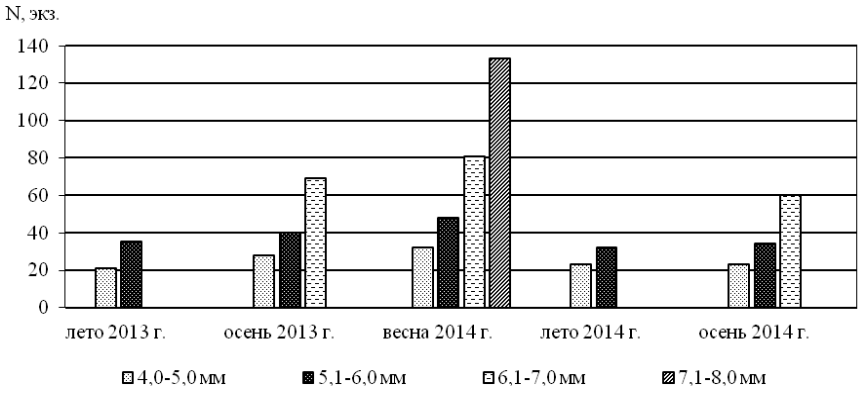


Рис. 5. Сезонная динамика средних показателей плодовитости *P. pectinata* (N, экз.)

В историческом ареале (Каспийском море) кумовые раки имеют также не менее двух генераций в год (Derzhavin, 1912). Однако глубоководный вид *Leucon longirostris* Sars, 1871 в западной части Средиземноморья имеет всего одну генерацию: размножающиеся особи наиболее многочисленны в летнее время, численность раков на «подготовительной» стадии увеличивается с конца зимы к лету, затем снижается в течение осени (Cartes and Sorbe, 1996). Исследования размерно-массовой характеристики кумовых подробно изучены у популяций из Северо-Восточной Атлантики (Ivanova and Vassilenko, 1987; Berestovskij et al., 1989). Для половозрелых (крупных) особей этих популяций авторы приводят уравнение зависимости индивидуальной массы раков от длины тела:

$$M\,(г) = 0{,}00974 \times L(см)^{2{,}503}.$$

У популяции *P. pectinata* водохранилища Сасык подобную зависимость мы не можем описать регрессионным уравнением, в связи с выбранной методикой взвешивания раков. Поэтому в настоящей работе приводим таблицу средних показателей «размер – масса». Зависимость индивидуальной массы *P. pectinata* от длины тела прямо пропорциональна и изменяется по сезонам (табл. 4).

Таблица 4

Средние показатели индивидуальной массы *P. pectinata* (мг) в зависимости от длины тела

Сезоны	Длина тела (L), мм						
	0,8–1,2	1,8–2,2	2,8–3,2	3,8–4,2	4,8–5,2	5,8–6,2	6,8–7,2
Лето	0,036	0,155	0,335	0,737	1,274	1,873	2,800
Осень	0,051	0,194	0,411	0,826	1,566	2,485	3,571
Весна	0,035	0,085	0,353	0,684	1,714	2,750	4,364

Примечание: показатели приведены за вегетационный период 2014 г., размер выборки для каждого из показателей – 150 экз.

Данные таблицы 4 могут быть использованы в ихтиологических исследованиях, а именно при расчете восстановленной массы кормового объекта – *P. pectinata*, по размерам его неперевареного хитинового скелета.

Максимальная длина тела *P. pectinata* в Сасыке составила 8,5 мм (с учетом длины уропод – 10,7 мм), масса тела – 5 мг, что существенно больше значений, указанных для популяций верхних плесов Куйбышевского водохранилища (Yakovlev and Yakovleva, 2012) и Каспийского моря (Birshtejn et al., 1968; Morduhaj-Boltovskoj, 1969). Кроме того, в Сасыке и количественные показатели этого вида значительно выше (Khalaim and Dzhurtubaev, 2015). По всей видимости, причиной этого является оптимальная для *P. pectinata* солоноватоводная среда в водохранилище Сасык.

Выводы

Для постэмбрионального развития обоих полов кумовых раков *P. pectinata* характерны четыре стадии: «manca», юношеская, предбрачная и брачная, сопровождающиеся определенными морфологическими и морфометрическими изменениями. Между циклами размножения самки проходят еще одну, подготовительную (промежуточную) стадию; самцы погибают. Летом половое созревание наступает раньше, чем в другие, менее теплые сезоны.

Между длиной тела и абсолютной плодовитостью *P. pectinata* обнаружена прямая пропорциональная зависимость. Со снижением температуры воды плодовитость повышается. Максимальное количество яиц отмечено весной 2014 г. – 160 экз., у самки длиной 8,0 мм (с учетом длины уропод – 10,2 мм). Средние показатели плодовитости составили 22 ± 1 и 21 ± 1 экз. летом 2013 и 2014 гг., 40 ± 2 и 32 ± 2 экз. осенью 2013 и 2014 гг., 72 ± 4 экз. весной 2014 г.; за вегетационный период 2014 г. – 42 ± 2 экз. Наименьшие яйценосные самки раков (4–6 мм) отмечены летом в оба года исследований, при доминировании размерной группы 4–5 мм. Наиболее крупные яйценосные самки (6,1–9,0 мм) обнаружены в весенних сборах, при доминировании размерной группы 6,1–7,0 мм.

В водохранилище Сасык *P. pectinata* продуцирует как минимум две генерации в год. Пик размножения раков приходится на раннюю весну (март – апрель), что способствует восстановлению численности популяции после зимовки. Второй этап размножения (происходит в октябре – ноябре) менее интенсивный. Продолжительность жизни раков *P. pectinata* в водохранилище Сасык – около одного года.

Зависимость индивидуальной массы *P. pectinata* от длины тела прямо пропорциональна и изменяется по

сезонам. Максимальная длина тела *P. pectinata* в Сасыке составила 8,5 мм (с учетом длины уропод – 10,7 мм), масса тела – 5 мг, что существенно больше значений, указанных для популяций верхних плесов Куйбышевского водохранилища и Каспийского моря.

Библиографические ссылки

Abakumov, V.A. (ed.), 1992. Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnyh jekosistem [Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems]. Gidrometeoizdat, SPb (in Russian).

Alimov, A.F., 1989. Vvedenie v produkcionnuju gidrobiologiju [Introduction to production hydrobiology]. Gidrometeoizdat, Lvov (in Russian).

Băcescu, M., 1992. Cumacea II (Fam. Nannastacidae, Diastylidae, Pseudocumatidae, Gynodiastylidae and Ceratocumatidae) [Cumacea II (Fam. Nannastacidae, Diastylidae, Pseudocumatidae, Gynodiastylidae and Ceratocumatidae)]. Crustaceorum Catalogus 8, 175–468 (in Romanian).

Berestovskij, E.G., Anisimova, N.A., Denisenko, S.G., Luppova, E.N., Savinov, V.M., Timofeev, S.F., 1989. Zavisimost' mezhdu razmerami tela i massoj tela nekotoryh bespozvonochnyh i ryb Severo-Vostochnoj Atlantiki [The relationship between body size and weight of some invertebrates and fish of the North-East Atlantic]. Izdatel'stvo Kol'skogo Nauchnogo Centra Akademii Nauk SSSR, Apatity (in Russian).

Berezina, N.A., Petryashev, V.V., 2012. Invasions of higher crustaceans (Crustacea: Malacostraca) in waters of the gulf of Finland (Baltic Sea). Russ. J. Biol. Invasions 3(2), 81–91.

Bij de Vaate, A., Jażdżewski, K., Ketelaars, H.A.M., Gollasch, S., van der Velde, G., 2002. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59, 1159–1174.

Birshtejn, A.J., Vinogradov, L.G., Kondakov, N.N., Kun, M.S., Astahova, T.V., Romanova, N.N. (eds.), 1968. Atlas bespozvonochnyh Kaspijskogo morja [Atlas of invertebrates of the Caspian Sea]. Pishhevaja Promyshlennost', Moscow (in Russian).

Cartes, J.E., Sorbe, J.C., 1996. Temporal population structure of deep-water cumaceans from the western Mediterranean slope. Deep-Sea Res. Pt I 43(9), 1423–1438.

Corbera, J., San Vicente, C., Sorbe, J., 2000. Small-scale distribution, life cycle and secondary production of *Cumopsis goodsir* in Creixell Beach (western Mediterranean). J. Mar. Biol. Assoc UK 80(2), 271–282.

Derzhavin, A.N., 1912. Kaspijskie jelementy v faune bassejna r. Volgi [Caspian elements in the fauna of the Volga River Basin]. Trudy ihtiologicheskoj laboratorii. Astrahan': Upravlenie Kasp.-Volzhskih rybnyh i tjulen'ih promyslov 2(5), 19–44 (in Russian).

Duncan, T.K., 1984. Life history of *Almyracuma proximoculi* Jones and Burbank, 1959 (Crustacea: Cumacea) from intertidal freshwater springs on Cape Cod, Massachusetts. J. Crustacean Biol. 4(3), 356–374.

Filinova, E.I., Malinina, Y.A., Shlyakhtin, G.V., 2008. Bionvasions in macrozoobenthos of the Volgograd Reservoir. Russ. J. Ecol. 39(3), 193–197.

Frolova, L.A., Galanin, I.F., Nazarova, L.B., 2007. Invader species from the family Gobiidae (Pisces: Teleostei) in trophic chains of Kuibyshev water reservoir. In W. Rabitsch, F. Essl, F. Klingenstein (eds.), Biological Invasions – from Ecology to Conservation. Neobiota 7, pp. 233–238.

Frost, S., Huni, A., Kershaw, W.E., 1972. Evaluation of a kicking technique for sampling stream bottom fauna. Can. J. Zool. 49, 167–173.

Gusejnov, M.K., Kurgenjan, V.R., 1985. Donnaja fauna Dagestanskogo pribrezh'ja Srednego Kaspija [The bottom fauna of Dagestan coasts of the Middle Caspian]. Gidrobiologicheskij Zhurnal 21(2), 42–46 (in Russian).

Harchenko, T.A., Timchenko, V.M., Ivanov, A.I., 1990. Bioproduktivnost' i kachestvo vody Sasykskogo vodohranilishha v uslovijah ego opresnenija [Bioproductivity and water quality of the Sasyk reservoir in conditions of its desalination]. Naukova Dumka, Kyiv (in Russian).

Ioffe, C.I., 1974. Obogashhenie kormovoj bazy dlja ryb v vodohranilishhah SSSR putem akklimatizacii bespozvonochnyh [Enrichment of forage fish in the reservoirs of the USSR through acclimatization of invertebrates]. Izvestija Gosudarstvennogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta Ozernogo i Rechnogo Rybnogo Hozjajstva 100, 3–226 (in Russian).

Ivanova, M.B., Vasilenko, S.V., 1987. Relationship between number of eggs, brood weight and female body weight in Crustacea. Int. Rev. Hydrobiol. 72(2), 144–169.

Ivanova, N.O., 2010. Gidrologichnyj rezhym Sasyks'kogo vodoshovyshha [Hydrological regime of the Sasik reservoir]. Nauk. Zap. Ternop. Nac. Ped. Univ. Ser. Biol. 43 (2), 213–215 (in Ukrainian).

Jaume, D., Boxshall, G.A., 2008. Global diversity of cumaceans and tanaidaceans (Crustacea: Cumacea and Tanaidacea) in freshwater. Hydrobiologia 595(1), 225–230.

Karatayev, A.Y., Mastitsky, S.E., Burlakova, L.E., Olenin, S., 2008. Past, current, and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus. Biol. Invasions 10(2), 215–232.

Khalaim, A.A., 2014a. Praktika primenenija podvodnoj svetolovushki modeli H. Hangerforda dlja sbora donnyh bespozvonochnyh v Sasykskom vodohranilishhe (Odesskaja oblast') [The practice of using H. Hungerford underwater light traps for collection of benthic invertebrates of the Sasyk reservoir (Odessa region)]. In: O.V. Fedonenko (ed.), Suchasni problemy vykladannja ta naukovyh doslidzhen' biologii' u VNZ Ukrai'ny: Materialy I Vseukrai'ns'koi' naukovo-praktychnoi' konferencii' [Modern problems of teaching and research biology at the University of Ukraine]. Izdatel'stvo DNU, Dnipropetrovsk, pp. 181–184 (in Russian).

Khalaim, A.A., 2014b. Ponto-kaspijskaja reliktovaja fauna v Sasykskom vodohranilishhe [Ponto-Caspian relict fauna in the Sasyk reservoir]. In: V. Fil' (ed.), Suchasnyj stan ta perspektyvy rozvytku bio- i agrocenoziv v umovah postijnogo tehnogennogo zabrudnennja [Bio- and agrocenosises modern state and perspectives in the constant technogenic pollution circumstences]. Vydavnychyj Viddil Drogobyc'kogo Derzhavnogo Pedagogichnogo Universytetu imeni Ivana Franka, Drogobych, pp. 193–197 (in Russian).

Khalaim, A.A., Dzhurtubaev, V.V., 2015. Kumovye raki (Crustacea, Cumacea) vodohranilishha Sasyk [Cumaceans (Cumacea) of Sasyk reservoir]. Visn. Odes'k. Nac. Univ. Ser. Biol. 20(1), 161–167 (in Russian).

Kharchenko, T.A., 2004. Biodiversity of the Ponto-Caspian Relict Fauna in the Danube Basin (Review). Hydrobiological Journal. 41(2), 57–79.

Leppäkoski, E., Gollasch, S., Olenin, S. (eds.), 2002. Invasive aquatic species of Europe: Distribution, impacts and management. Kluwer Publishers, Dordrecht.

Lomakina, N.B., 1958. Kumovye raki (Cumacea) morej SSSR [Cumaceans (Cumacea) of the seas of USSR]. Izdatel'stvo AN SSSR, Moscow – Leningrad (in Russian).

Martin, J.W., Davis, G.E., 2001. An updated classification of the recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles.

Morduhaj-Boltovskoj, F.D. (ed.), 1969. Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morej [Identification guide of the fauna of the Black and Azov Seas]. Naukova Dumka, Kyiv (in Russian).

Olenin, S., Leppäkoski, E., 1999. Non-native animals in the Baltic Sea: Alteration of benthic habitats in coastal inlets and lagoons. Hydrobiologia 393, 233–243.

Opalatenko, L.K., 1979. Pitanie i pishhevye otnoshenija bychka-pesochnika i bychka-krugljaka v Severnom Kaspii [Feeding and food relationships of monkey goby and southern harvest fish in the northern Caspian Sea]. Gidrobiologicheskij Zhurnal 15(2), 84–85 (in Russian).

Orlova, M.I., Telesh, I.V., Berezina, N.A., Antsulevich, A.E., Maximov, A.A., Litvinchuk, L.F., 2006. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea). Helgoland Mar. Res. 2, 98–105.

Pligin, J.V., Emel'janova, L.V., 1989. Itogi akklimatizacii bespozvonochnyh Kaspijskoj fauny v Dnepre i ego vodohranilishhah [Results of the acclimation of invertebrate fauna of the Caspian in Dnepr River and its reservoirs]. Gidrobiologicheskij Zhurnal 25(1), 3–11 (in Russian).

Romanenko, V.D. (ed.), 2006. Metody gidroekologichnyh doslidzhen' poverhnevyh vod [Hydroecological research methods of surface water]. Logos, Kyiv (in Ukrainian).

Stepanenko, N.M., 1986. Formirovanie zoobentosa limana Sasyk v processe ego gidrotehnicheskih preobrazovanij [Formation of zoobenthos Sasyk estuary in the process of hydrotechnical transformations]. Gidrobiologicheskij Zhurnal 22 (1), 66–70 (in Russian).

Vereshchaka, A.L., Anokhina, L.L., 2015. Biodiversity and diel variation of the benthohyponeuston: A case study of the Northeast Black Sea. Estuar. Coast. Shelf S. 167(20), 487–498.

Voloshkevich, A.N., 1991. Osobennosti formirovanija i racional'nogo ispol'zovanija rybnyh zapasov opresnennogo vodojoma – Sasykskogo vodohranilishha [Features of formation and rational use of fish resources desalinated reservoir – Sasyk reservoir]. Moscow (in Russian).

Winberg, G.G. (ed.), 1968. Metody opredelenija produkcii vodnyh zhivotnyh [Methods for determining the production of aquatic animals]. Vysshaja Shkola, Minsk (in Russian).

Yakovlev, V.A., Yakovleva, A.V., 2012. Kumovye rakoobraznye (Crustacea: Cumacea) v verhnih plesah Kujbyshevskogo vodohranilishha [Cumaceans crustaceans (Crustacea: Cumacea) in the upper reaches of the Kuibyshev Reservoir]. Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta 154(2), 216–227 (in Russian).

Yakovleva, A.V., Yakovlev, V.A., 2010. Modern fauna and quantitative parameters of invasive invertebrates in zoobentos of upper reaches of the Kuybyshev Reservoir, Russia. Russian Journal of Biological Invasions 1(3), 232–241.

Надійшла до редколегії 20.02.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 143–150.

doi:10.15421/011617

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 577.152+577.345

Вплив гемічної гіпоксії на динаміку концентрацій ГФКБ у структурах мозку та сироватці крові щурів

Т.І. Дука[1], В.І. Чорна[2]

[1]Університет Джорджа Вашингтона, Вашингтон, США
[2]Дніпропетровський державний аграрно-економічний університет, Дніпропетровськ, Україна

Досліджено ефекти дії гемічної гіпоксії на розподіл філаментної та розчинної форм ГФКБ у різних відділах та структурах головного мозку щурів (кора головного мозку, мозочок, гіпокамп, смугасте тіло, середній мозок, варолієв міст) і сироватці крові щурів. На основі кількісного аналізу вмісту ГФКБ у структурах головного мозку гіпоксичних щурів установлено, що гемічна гіпоксія викликає зміни внутрішньоклітинного вмісту двох форм білка, а також модифікацію їх співвідношення. Це дозволяє припустити не тільки виникнення змін кількості астрогліальних клітин, а й перебудову системи проміжних філаментів астроцитів. Рівень ГФКБ істотно змінювався в усіх мозкових утворах, що досліджуються вже в ранні терміни постгіпоксичного періоду. Спостереження показали, що гемічна гіпоксія неоднаково впливає на експресію нейроспецифічного білка в різних структурах головного мозку щурів. Відмінності в експресії ГФКБ можуть бути викликані регіональними відмінностями астроцитарної клітинної популяції, а також їх внутрішніми особливостями, які визначають вірогідні відповіді на гіпоксичне пошкодження в різних функціонально та морфологічно структурах мозку. Підвищення експресії досліджуваних форм білка можна пояснити посиленням астрогліальної реактивності – особливістю мозку, що виявляється за різноманітних видів патологій ЦНС. Реактивні астроцити в таких випадках зазнають гіпертрофії та характеризуються підвищеним рівнем ГФКБ, що є раннім та вірогідним індикатором астрогліозу. Вміст ГФКБ у сироватці крові статевозрілих щурів, які зазнали гіпоксичного впливу, може свідчити про вихід із пошкоджених астроцитів у кров'яне русло.

Ключові слова: астроцитарні проміжні філаменти; імуноферментний аналіз; сироватка крові

Effect of hemic hypoxia on dynamics of GFAP concentrations in the structures of the brain and blood serum of rats

T.I. Duka[1], V.I. Chorna[2]

[1]The George Washington University, Washington, USA
[2]Dnipropetrovsk State Agrarian-Economy University, Dnipropetrovsk, Ukraine

This article clarifies the questions on study of hypoxic influence on distribution of filament and soluble forms of GFAP in various structures of the brain (neocortex, cerebellum, hippocampus, striatum, middle brain, pons) and blood of the rats. Quantitative analysis of the contents of GFAP in the brain structures of hypoxic rats has established that hemic hypoxia results in changes in intracellular levels of GFAP forms and also in updating their ratio, which allows one to assume not only a change in astroglial cells, but also testifies to reorganization in the system of intermediate filaments of astrocytes. The level of GFAP substantially changed in all cerebral formations, which was already investigated in the early terms of hypoxic period. Observations showed that hemic hypoxia exerted a varied influence on expression of neurospecific protein in the different structures of cerebrum of rats. Differences in expression of GFAP can be caused by the regional differences in astroglial cellular population, and also their internal features that define the possible answers to hypoxic damage in different functional and morphological structures of the brain. An increase in expression of the investigated form of protein can explain strengthening

Університет Джорджа Вашингтона, 21106 St. NW, Вашингтон, DC 20052, США
The George Washington University, 21106 St. NW, Washington, DC 20052, USA
E-mail: tatyanaduka@gmail.com

Дніпропетровський державний аграрно-економічний університет, вул. Ворошилова, 25, Дніпропетровськ, 49600, Україна
Dnipropetrovsk State Agrarian-Economy University, Voroshilov Str., 25, Dnipropetrovsk, 49600, Ukraine
Tel.: +38-056-374-24-41. E-mail: v-ch-49a@mail.ru

of astroglial reactivity, a feature of the brain that appears in various types of pathologies of the CNS. Reactive asters in such exhibit hypertrophy and are characterized by an increased level of GFAP, which is an early and reliable indicator of astroglial pathology. An increase in expression of the investigated form of protein may be explained by strengthening of astroglial reactivity, a feature of the brain that appears in various types of pathologies of the CNS. The contents of GFAP in the blood of adult rats, as a result of the hypoxic influence received from it, can indicate a release of GFAP from damaged astrocytes in the blood flow.

Keywords: astroglial intermediate filaments; ELISA; blood

Вступ

Гіпоксія як неспецифічний процес супроводжує патологічні стани головного мозку та може вносити значний вклад у їх розвиток. Радіаційна поразка головного мозку також викликає гіпоксичні ефекти, порушує кровопостачання мозку (Moskalev, 1991). Результати експериментів із вивчення впливу іонізуючого випромінювання (дія рентгенівських квантів на гемопротеїни та модельні порфірини) свідчать про те, що активні радикали, які утворюються за дії іонізації, впливають на високоспряжене порфіринове кільце, електронну структуру атома заліза гему, білкову глобулу (Erastov et al., 1991).

Гемічна гіпоксія розвивається, як відомо, в результаті порушення процесу перенесення O_2 кров'ю внаслідок зменшення в ній вмісту гемоглобіну або зниження його спроможності служити переносником O_2. Характерна особливість гемічної гіпоксії – зменшення кисневої ємності крові. Найменше вивчений тип гемічної гіпоксії, за якого частина гемоглобіну (Hb) перетворюється на метгемоглобін (MetHb). Основна причина розвитку гіпоксії за метгемоглобінемії – зменшення кількості активного Hb, що бере участь у процесі перенесення O_2 від легень до тканин. Дану форму гіпоксії не можна вважати «чистою», оскільки метгемоглобінутворювач не тільки впливає на зниження кисневої ємності крові (що є основною ознакою гемічної гіпоксії), а також може виявляти дію, що пригнічує біологічне окиснення, гальмує синтез дихальних ферментів, викликає зміни дихального ланцюга, у процесах окиснення та фосфорилування (Gerginova et al., 1979).

Дія гемічної гіпоксії, передусім, проявляється на стані ЦНС, серцево-судинної та дихальної систем, а також на багатьох біохімічних процесах в організмі, що уражають ферментні системи, які захищають гемоглобін від окиснення або каталізують відновлення метгемоглобіну. Реакція організму на гіпоксію, що при цьому розвивається, забезпечується також адренергічною та гіпофізарно-адреналовою системами, які реалізують, неспецифічну відповідь на цей вплив. За гіпоксії в організмі розвивається досить типова картина стадії «тривоги» – загального адаптаційного синдрому, в результаті чого мобілізуються різноманітні механізми захисту, мета яких – посилення неспецифічної резистентності клітин, тканин, організму в цілому до несприятливого впливу на них.

З усіх тканин організму найчутливіші до кисневої недостатності – тканини головного мозку. Пошкодження енергетичного метаболізму, надлишкове виільнення амінокислот, послідовна активація NMDA і K/Q рецепторів на клітинній мембрані, колапс мембранного іонного насоса, збільшення обміну мембран фосфоліпідів – це неповний перелік реакцій, що входять до складу метаболічного каскаду, який індукується гіпоксією мозку (Shimada, 1994). За дії гемічної гіпоксії відзначають високий рівень пероксидації ліпідів, причому з усіх видів гіпоксій за гемічної форми ці процеси відбуваються найінтенсивніше, їх пов'язують із помітною акумуляцією катехоламінів, дефіцитом антиоксидантної системи, зниженням цитохром С активності. Гемічна гіпоксія викликає нейрологічний дефіцит і розлади мнестичних функцій. Астроцити відіграють ключову роль у нормальному функціонуванні мозку, необхідні для активних нейрон-гліальних взаємодій у підтриманні гомеостазу (Miller et al., 2012). Ці функції стають помітними за умов відповіді ЦНС на пошкодження, у тому числі на гіпоксичне (Bakhot et al., 1991). Високий рівень глутамін синтетази виявлений в астроцитах, її ферментативна активність пов'язана зі специфічним глутаматним транспортером, працюючи у комплексі як частина глутамат/глутамін циклу, вони вилучають і проводять детоксикацію надлишкового глутамату, забезпечують нейрональні клітини глутаміном (Sonnewald et al., 1997). Астроцити зберігають глікоген і потенційно можуть забезпечувати лактатом у результаті альтернативного енергетичного субстрату для нейронів у період відновлення для підтримання осмотичного оточення (Schurr et al., 1997). Астроглія продукує різноманітні цитокіни та фактори росту, що функціонують як медіатори імунної та запальної відповідей, можуть супроводжувати як нейротоксичний, так і нейропротекторний ефект. Високий рівень глутатіону, важливого антиоксиданта в ЦНС, виявлений в астроцитах, але не в нейронах. Таким чином, ці астроцитарні можливості та властивості можуть сприяти функціонуванню нейронів або, навпаки, загострювати нейрональну дисфункцію.

Активація астроцитів характеризується гіперплазією та гіпертрофією клітин із посиленою ГФКБ імунореактивністю, що показано для церебральной ішемії мозку щурів (Kindy et al., 1996). Однак інші дані показують раннє падіння ГФКБ реактивності в областях важкого ішемічного інсульту. Хоча відмінності серед ішемічних моделей, що використовували у багатьох дослідженнях, сприяють розбіжностям і надто суперечливі у виявлених астроцитарних відповідях.

Посилення експресії ГФКБ в областях, які прилягають до області інфаркту, первісно розглядалося винятково як частина формування гліального рубця, що стримує та ізолює інфарктні тканини від непошкоджених тканин мозку та природно інгібує нейритний ріст. Ця точка зору була модифікована у зв'язку зі сприятливими нейропротекторними та детоксикувальними властивостями реактивних астроцитів (Houle, 1992). Проте деякі дослідники вивчали астроцитарні модифікації у період ранньої відповіді (години) ішемічного інфаркту та взаємозв'язок із нейрональною смертю. Yamashita et al. (1996) продемонстрували, що швидка втрата ГФКБ мРНК у центральних ішемічних ділянках прямо відповідає втраті АТР. Таким чином автори досліджень припускають, що зниження експресії ГФКБ може бути результатом астроцитарної дисфункції. Результати застосування моделі реперфузії гіпоксії у мозку щурів і дослідження Martin et al. (1997), проведені з використан-

ням гіпоксі-ішемічної моделі на неонатальних поросятах, показують, що первісно відбувається зниження ГФКБ імунозабарвлення всередині області інфаркту після 10–12 годин відновлення.

Проте точний тимчасовий інтервал зниження ГФКБ імунореактивності не вказаний. Пониження ГФКБ імунореактивності зумовлене реорганізацією ПФ, що відбувається паралельно зниженню мРНК ГФКБ (Duka et al., 2002). Точні механізми між деполімеризацією ГФКБ і наступною втратою імунореактивності, астроцитарною дисфункцією та остаточною смертю астроцитарних клітин ще не відомі. Одна із швидких постішемічних подій – набряк клітин, названий цитотоксичною едемою (Hagigi, 1994), що відбувається у перші декілька годин після інсульту та залежить від тяжкості інсульту. Астроцитарний набряк – осмотичний наслідок споживання глутамату, лактату, гідрогену та іонів калію, вивільнених із некротичних клітин – це причина деполімеризації ПФ і втрати ГФКБ імунореактивності. Це доведено із використанням антитіл до епітопів зібраних філаментів. Petito and Halaby (1993) пропонували подібне пояснення для зниження знов синтезованого ГФКБ в активованих астроцитах.

Роль астроцитів, що сприяють нейрональному виживанню та відновленню після мозкового інсульту, позитивна, оскільки вони захищають нейрони від апоптичної / некротичної загибелі в інфарктних ділянках мозку (Duka et al., 2009). Роль нейроглії у процесі набряку цікавить багатьох дослідників. Йдеться, в першу чергу, про відростки астроцитів, що беруть участь у формуванні ГЕБ. За гіпоксичного набряку мозку збільшується обсяг ядер гліальних клітин, збільшується кількість перивaскулярних гліоцитів, кількість перинейрональних гліоцитів, навпаки, зменшується. Прийнято вважати, що, порівняно з нейронами, астроцити менш чутливі до гіпоксії. Проте існують також інші дані. За циркуляторної гіпоксії модифікації нейрональних клітин мають вогнищевий характер, а найлабільніші астроцити набрякають уже на третій хвилині (Dong et al., 1999). Розглядаючи патолого-анатомічну картину інфаркту головного мозку, зважають на те, що гліальні клітини в осередку гинуть раніше, ніж нейрони.

Увагу дослідників привертають особливості та реакції елементів астроглії на різноманітні види кисневого голодування. З'ясувалося, що зупинка серця спричинює гіперплазію астроглії у мозку загиблих (Sharma et al., 1992). Даючи морфогістохімічну характеристику ішемічних інфарктів мозку в гострій стадії інсульту у хворих атеросклерозом, відмічали гіпертрофію астроцитів навколо осередку, появу дренажних форм. У підданих гіпобаричній гіпоксії щурів в астроцитах помічали збільшення кількості та розмірів мітохондрій, підвищення вмісту гранул глікогену.

Сигнали, що ведуть до стимуляції синтезу мРНК ГФКБ у пошкодженому мозку – характерна ознака нейронального пошкодження або збудження NMDA рецепторів. Дослідженнями (Steward et al., 1991; Sherwood et al., 2010) доведений зв'язок між гліальною генною експресією та анормальною нейрональною активністю. Гіпоксія-ішемія може також прямо пошкоджувати астроцити та сприяти астроцитарній дисфункції або посилювати активацію ішемічного мозкового пошкодження. Нині це питання залишається невирішеним. Розуміння молекулярних сигналів, що регулюють експресію ГФКБ, удосконалює наші можливості модифікувати астроцитарну відповідь зрілого мозку та мозку, що розвивається, на гіпоксичне пошкодження.

Мета цієї статті – з'ясувати вплив експериментальної гемічної гіпоксії на вміст і перерозподіл філаментної та розчинної форм гліального фібрилярного кислого білка в морфофункціональних структурах головного мозку та сироватці крові щурів.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкт досліджень – головний мозок і сироватка крові білих лабораторних щурів і щурів лінії Вістар різного віку. Після декапітації з головного мозку контрольних і дослідних щурів виділяли такі структури: кору великих напівкуль, гіпокамп, смугасте тіло, мозочок, середній мозок і варолііїв міст. Із них отримували білкові фракції для визначення концентрації ГФКБ. Усі операції в роботі з мозком виконували за 0 ºС.

Для отримання очищеного препарату ГФКБ використовували білу речовину мозку (аутопсійний матеріал жертв нещасних випадків). Кров відстоювали одну годину за кімнатної температури та центрифугували 20 хв за 3 000 об./хв. Сироватку крові використовували для визначення вмісту ГФКБ.

Експериментальне моделювання гемічної гіпоксії. Гемічну гіпоксію моделювали, використовуючи нітрит натрію – класичний метгемоглобінутворювач. Нітрит натрію вводили інтраперитонально у вигляді 2% $NaNO_2$, приготовленого на фізіологічному розчині (Duka et al., 2000). Загальна кількість $NaNO_2$ складала 900 мкг/кг ваги тварини. Контрольним щурам уводили фізіологічний розчин в еквівалентному об'ємі. Ступінь гіпоксії тестували за концентрацією метгемоглобіну в крові щурів методом Евелліна та Меллоя.

Методи виділення та очищення ГФКБ. Для виділення та очищення ГФКБ використовували аутопсійний матеріал жертв нещасних випадків через 8–12 годин після загибелі. Перший етап очищення полягав у отриманні фракції збагаченої розчинною формою ГФКБ мозку шляхом диференційного центрифугування (Drozdov et al., 2009). Отриману фракцію, збагачену розчинною формою ГФКБ, використали для подальшого очищення ГФКБ. Наступний етап очищення ГФКБ включав адсорбційну хроматографію, яку проводили з використанням гідроксилапатиту (Sigma, USA) та осадження 30% сульфатом амонію. Хроматографію проводили на колонці об'ємом 10 мл. Збагачену фракцію наносили зі швидкістю V = 8 мл/год. на колонку, урівноважену 0,05 М натрій-фосфатним буфером (pH = 8,0). Після цього колонку промивали 8–10 об'ємами 0,05 М натрій-фосфатного буфера (pH = 8,0). Елюцію ГФКБ проводили 0,1 М калій-фосфатним буфером (pH = 8,0). Вихід білків контролювали спектрофотометрично за довжини хвилі 280 нм. Результати очищення розчинної форми ГФКБ наведено в таблиці.

Методи ідентифікації молекулярних форм ГФКБ. Отриману антисироватку до ГФКБ перевіряли на специфічність за допомогою перехресного імуноелектрофорезу та імуноблотингу після електрофорезу в поліакриламідному гелі (ПААГ) за присутності додецилсульфату натрію (ДСН).

Таблиця

Результати очищення розчинної форми ГФКБ

Фракція	Об'єм фракції, мл	Вміст загального білка, мг/мл	Вміст ГФКБ у фракціях, мг/мл
Гомогенат білої речовини мозку людини	45	15,50	0,65
S1 після першого центрифугування	40	5,17	0,64
S2 після центрифугування підкисленого S1	55	1,39	0,00
S3	20	1,89	0,39
Фракція ГФКБ після хроматографії на гідроксилапатиті та осадження 30% сульфатом амонію	2	0,48	0,41

Електрофорез у ПААГ за присутності ДСН. Електрофорез у поліакриламідному гелі (ПААГ) за присутності додецилсульфату натрію ДСН проводили за Леммлі на пластині 180 х 160 х 1 мм. Склад диференціювального гелю: 5% Т і 2% С, або 20% Т і 2% С; 0,375 М трис-HCl буфер (pH = 8,8), 0,1% SDS; 0,025% персульфату амонію, 0,025% ТЕМЕД. У гель із високою концентрацією акріламіду вводили гліцерин в остаточній концентрації 5% для запобігання нерівномірного розбухання гелю під час забарвлення та знебарвлення. Використали диференціювальний гель із лінійним градієнтом акриламіду 5–17, 5% і зшивкою 2%. Градієнт створювали за допомогою змішувача. Після заливання обережно нашаровували воду. Полімеризували гель не менше 60 хвилин. По завершенні полімеризації шар води обережно видаляли, промивали поверхню гелю буфером для концентрувального гелю та заливали його. Відстань між нижньою межею концентрувального гелю та дном «кишені» для нанесення зразка склала не більше 15 мм. Склад концентрувального гелю: 3% Т, 2,6% С, 125 mM трис-HCl (pH = 6,8), 0,1% ДСН, 0,025% ТЕМЕД, 0,025% персульфат амонію. Після закінчення полімеризації проби вносили в лунки (загальна концентрація білка на одну лунку не перевищувала 100 мкг). Зразки розчиняли у буфері такого складу: 62,5 mM трис-HCl буфер (pH = 6,8), 2,3% ДСН, 10% гліцерин, 0,05% бромфенолового синього, 100 mM дитіотрейтолу. Як електродний буфер використано розчин, що містить 0,025 М трис-HCl (pH = 8,3), 0,192 М гліцин, 0,1% ДСН. Електрофорез поводили за 15 мА до проходження барвником гелю з метою зниження можливої конвекції під час входження білка в гель; після цього – за 25–30 мА до підходу зони барвника до нижнього краю гелю. Після закінчення електрофорезу гель фіксували 12,5% ТХУ. Забарвлення проводили розчином Кумассі R-250 за загальноприйнятою методикою.

Імуноблотинг. Імуноблотинг (різновид імуноферментного аналізу) вперше запропонований Towbin, як метод, що дозволяє проводити реєстрацію антигенів, поділених ДСН-електрофорезом у поліакриламідному гелі (ПААГ), за допомогою мічених антитіл. Після розподілу білків електрофорезом у ПААГ за присутності ДСН гелі обережно поміщали у прилад для блотингу з графітовими електродами на заздалегідь змочені буфером для перенесння на листи хроматографічного паперу. Для електроперенесення використали буферний розчин такого складу: 0,025 М трис, 0,192 М гліцин, 20% метанол та 4М сечовина. Для поліпшення перенесення високомолекулярних поліпептидів до буфера вносили ДСН (до 0,1%). Перенесення здійснювали на нітроцелюлозний папір за умов струму 250 мА, напруги – 60 V, протягом 1,5 години.

Для визначення молекулярної маси ділянку з маркерними білками після розподілу в ПААГ і перенесення на нітроцелюлозну мембрану (НЦМ) забарвлювали 0,1% спиртовим розчином амідо-чорного. Після закінчення електрофорезу нітроцелюлозну мембрану промивали чотири рази по 10 хв забуферним фізіологічним розчином (ЗФР) (pH = 7,2) для вилучення надлишку ДСН і метанолу. Вільні місця зв'язування блокували 5% БСА (Sigma, USA) або 10% розчином сухого молока.

Виявлення антигенів на нітроцелюлозній репліці проводили непрямим методом. Нітроцелюлозу упродовж 12 годин за 4 ºС інкубували з антисироваткою проти ГФКБ у розведенні 1 : 500. В інкубаційне середовище уводили твін-20 до 0,1% і 1% альбумін для ослаблення неспецифічного зв'язування. Після ретельного промивання (6 разів по 10 хв) НЦМ інкубували з антитілами проти імуноглобулінів кролика, мічених пероксидазою хрону (у розведенні 1 : 3000) за 37 ºС упродовж 1,5 години. Після промивання репліку блота поміщали у розчин субстрату: 5 мг 3,3-діамінобензидину (ДАБ) (Sigma, USA) в 0,1 М трис-HCL (pH = 7,4, 20 мл) із 70 мкл 3% перекису водню на 5–10 хвилин. Після проявлення смуг реакцію зупиняли, ретельно промиваючи НЦМ водою. Для посилення пероксидазної активності в субстрат уводили іони кобальту. Це сприяло також зміні кольорів пофарбованих смуг із коричневого на чорний або синій.

Антисироватку до ГФКБ тестували методом імуноблотингу.

Отримання фракції цитоскелетних білків методом диференціального центрифугування. Мозок після декапітації щурів ділили на кору великих півкуль, гіпокамп, смугасте тіло, мозочок, середній мозок, вароліів міст. Фракції цитоскелетних білків отримували методом диференціального центрифугування.

Методика непрямого неконкурентного імуноферментного аналізу (ІФА) для визначення ГФКБ у фракціях мозку. Імуноферментне визначення форм ГФКБ у фракціях мозкових структур проводили у два етапи. Перший етап – інгібування антигеном антитіл у рідкому середовищі. Другий – взаємодія суміші, що прореагувала на першому етапі, із сорбованим на твердій фазі антигеном. Анти-ГФКБ імуноглобуліни, які зв'язалися, виявляються після цього за допомогою вторинних противидових антитіл, кон'югованих пероксидазою хрону.

Планшети для імуноаналізу (Медполимер, Санкт-Петербург) сенсибілізували 18 годин за 4 ºС фракцією, збагаченою розчинною формою ГФКБ після хроматографії на гідроксилапатиті в 0,05 М Na-карбонатному буфері (pH = 9,6). Після триразового промивання 0,01 М Na-фосфатним буфером з 0,15 М NaCl і 0,05% твін-20 (pH = 7,4, ЗФР + Тв), вільні центри зв'язування, що залишалися, блокували 1% розчином бичачого сироваткового альбуміну (БСА) в ЗФР упродовж однієї години за 37 ºС, а після цього планшети тричі промивали ЗФР + ТВ. Усі реагенти у цих і наступних операціях вносили в об'ємі 100 мкл у кожну лунку. Екстракти відділів мозку, що досліджено, у кінцевому розведенні інкубували про-

тягом години за 37 ºС у пробірках із моноспецифічною антисироваткою до ГФКБ. Після цього суміш із пробірок переносили в лунки сенсибілізованого планшета та інкубували 18 годин за +4 ºС. Після триразового промивання планшета ЗФР + ТВ у лунки вносили вторинні антитіла, мічені пероксидазою хрону (Sigma, США) у розведенні 1 : 4 000 та інкубували 1,5 години за 37 ºС.

Досліджено екстракти антисироватки до ГФКБ і пероксидазні кон'югати розводили забуференим фізіологічним розчином, що містить 0,05% твін-20. Після інкубації планшети промивали ЗФР + ТВ і додавали в кожну лунку по 100 мкл 0,05% розчину ортофенілендіаміну (Sigma, США) з 0,015% H_2O_2 в 0,1 М цитратно-фосфатному буфері (pH = 5,0).

Реакцію зупиняли через 15 хв додаванням 50 мкл 40% сірчаної кислоти. Оптичну щільність продуктів реакції вимірювали на мікроридері «Діагност» за довжини хвилі 492 нм. Калібрувальну криву будували, використовуючи як стандарт збагачену розчинну форму ГФКБ (Беринґер Манхейм, Німеччина). Вміст ГФКБ виражали в мкг/г тканини та мкг/мг загального білка.

Умови проведення ІФА для визначення ГФКБ у сироватці крові. Планшети для ІФА (Costar, USA) сенсибілізували очищеним ГФКБ у 0,05 М натрій-карбонатному буфері (pH = 9,6) у розведенні 1/80 об'ємом 100 мкл у кожну лунку упродовж 18 годин за +4 ºС. Від білка, який не зв'язався, звільнювались триразовим промиванням сольовим 0,1 М натрій-фосфатним буфером (pH = 7,2), що містив 0,05% Твін-20 (промивний буфер). Незайняті активні центри зв'язування на планшеті блокували бичачим сироватковим альбуміном у 0,1 М натрій-фосфатному буфері (pH = 7,2) і знову тричі промивали.

Проби сироватки крові в кінцевому розведенні 1/16 інкубували упродовж години за 37 ºС у пробірках із моноспецифічною антисироваткою до ГФКБ у кінцевому розведенні 1/2 000.

Суміш проби, що досліджували, з антисироваткою до ГФКБ після попередньої інкубації вносили в лунки сенсибілізованого антигеном планшета та інкубували упродовж 2 годин за 37 ºС. Після триразового промивання планшетів у лунки вносили по 100 мкл антитіл до імуноглобулінів кролика, кон'югованих із пероксидазою хрону у розведенні 1 : 500 та інкубували протягом години за 37 ºС. Після триразового промивання у лунки вносили по 100 мкл субстратної суміші для пероксидази: 0,05% ортофенілендіамін з 0,015% H_2O_2 у цитратно-фосфатному буфері (pH = 5,0). Через 15 хвилин реакцію зупиняли додаванням 50 мкл 40% сірчаної кислоти. Оптичну щільність вимірювали на мікроридері КАИ-Ц-01 за довжини хвилі 492 нм. Для побудови калібрувального графіка використовували очищений нами ГФКБ, а також ГФКБ із мозку бика (Беринґер Манхейм, Німеччина). Чутливість методу – 1 нг/мл.

Метод визначення вмісту метгемоглобіну в крові щурів. Концентрацію метгемоглобіну (MetHb) визначали методом Евелліна та Меллой. До 10 мл фізіологічного розчину додавали 0,2–0,3 мл крові, взятої на цитраті натрію, центрифугували за 3 000 об./хв упродовж 20 хв. До отриманого відстою додавали 6 мл дистильованої води та залишали на 30–60 хв для гемолізу еритроцитів. Після цього до отриманого гемолізату додавали 4 мл 0,1 М фосфатного буфера (pH = 6,8) та центрифугували за 6 000–7 000 об./хв упродовж 20 хв.

Прозорий гемолізат зливали та ділили на дві рівні порції, в одну з яких відразу ж додавали 5 мг сухого $K_3[Fe(CN)_6]$ і залишали на 10 хв. Кожну з порцій фотометрували за довжини хвилі 630 нм до і після додавання до них розчину ціаніду. Як контрольний розчин використано дистильовану воду та дистильовану воду, яка містила 5 мг сухого $K_3[Fe(CN)_6]$. У результаті одержували величини E_1 (оптична щільність проби, що містить MetHb у тій концентрації, в якій він був у крові), E_2 (оптична щільність проби, в якій весь наявний MetHb перейшов у форму MetHbCN), E_3 (оптична щільність проби, в який вмістMetHb складає 100%) і E_4 (оптична щільність проби, в якій весь MetHb перейшов у форму MetHbCN). Розрахунок відносної кількості MetHb проводили за формулою:

$$\frac{E_1 - E_2}{E_3 - E_4}\ 100{:}\text{MetHb}\%.$$

Визначення загального білка у фракціях мозку проводили методом Лоурі (Lowry et al., 1951) і Бредфорд (Gotham et al., 1988). Як стандарт використали сироватковий альбумін бика на відповідному буфері.

Статистичну обробку результатів проводили із застосуванням програми Statistica 8.0. Відмінності між вибірками вважали вірогідними за $P < 0,05$.

Результати та їх обговорення

Вплив гемічної гіпоксії на розподіл філаментної та розчинної форм ГФКБ у структурах головного мозку щурів. Із метою визначення впливу експериментальної гемічної гіпоксії на систему проміжних філаментів астроцитів проведено імуноферментне дослідження форм ГФКБ у структурах головного мозку гіпоксичних щурів. Викликана в результаті уведення нітриту натрію гемічна гіпоксія спричинювала підвищення вмісту у крові метгемоглобіну. Його рівень склав 25–28%, що свідчить про розвиток у щурів гемічної гіпоксії середньої тяжкості.

Аналізуючи дані про вміст філаментної форми ГФКБ у результаті дії гемічної гіпоксії в головному мозку дорослих щурів, слід зазначити, що рівень досліджуваного білка істотно змінювався в усіх досліджуваних мозкових утвореннях. Особливо чітко це виявилося на 12-ту добу (рис. 1). Привертає увагу те, що встановлені зрушення в цілому мають подібний характер у різних структурах головного мозку. Закономірність змін експресії даного нейроспецифічного білка у динаміці постгіпоксичного періоду виявляється у вірогідному та планомірному збільшенні концентрації ГФКБ, починаючи з перших етапів спостережень (через 24 години) при зіставленні з контролем. Привертає увагу той факт, що найвиразніші зрушення виявлені у тканині кори головного мозку, в мозочку та середньому мозку. У цитоскелетній фракції фронтальної кори вміст ГФКБ збільшувався через 24 години з 10,6 ± 1,38 мкг/г тканини до 17,9 ± 0,71 (Δ +69,3%), згодом на 12-ту добу – до 24,0 ± 1,18 (Δ +128,8%). Зміни концентрації досліджуваного білка в середньому мозку, мозочку та смугастому тілі згодом на 6-ту добу були дещо більшими, ніж у корі головного мозку. Приріст вмісту ГФКБ у цей період спостережень складав 31,9, 131,3 та 96,3% відповідно.

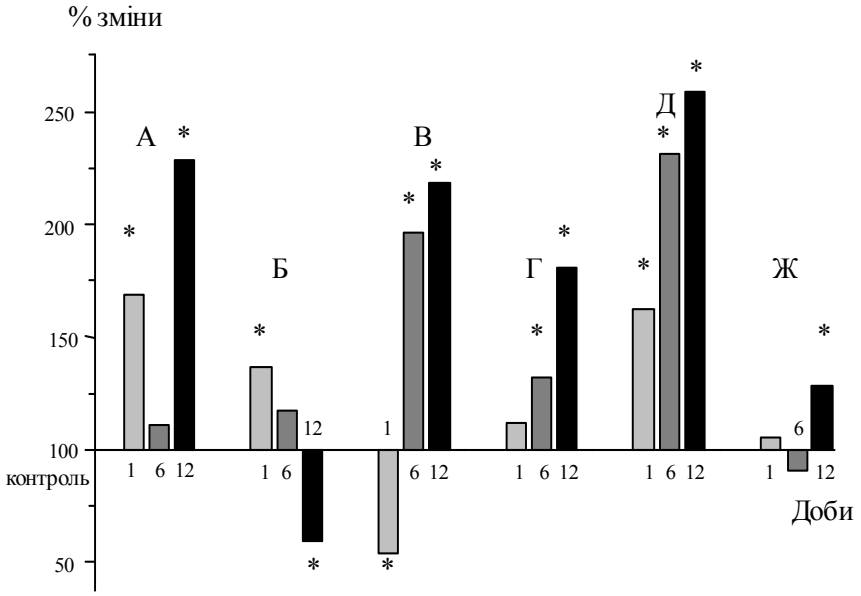


Рис. 1. Вплив гемічної гіпоксії на зміни філаментної форми ГФКБ (% від контролю) в головному мозку щурів:
А – кора головного мозку, Б – гіпокамп, В – смугасте тіло, Г – середній мозок, Д – мозочок, Ж – варолієв міст;
* – вірогідна відмінність від контрольних значень ($P < 0,05$)

Зміни рівня гліального фібрилярного кислого білка у смугастому тілі та гіпокампі мали інший характер. Особливість для смугастого тіла полягала у зниженні концентрації ГФКБ через 24 години на 46,1% із наступним його істотним підвищенням через 6 діб з 37,9 ± 1,24 до 74,4 ± 2,74 (Δ +96,3%), через 12 діб з 43,1 ± 3,66 до 94,6 ± 6,60 (Δ +119,1%). Особливість зрушень концентрації білка, що досліджується, для гіпокампа полягала у тому, що за умов підвищення його вмісту через одну добу постгіпоксичного періоду на 36,6%, у подальшому відбувалося вірогідне зниження концентрації ГФКБ і через 12 діб цей показник знизився на 40,2%.

Закономірність змін концентрації розчинної форми ГФКБ мала дещо інший характер (рис. 2). Оцінюючи її, необхідно підкреслити, що в різних структурах головного мозку вона була неоднаковою. Подібний характер із філаментною формою ГФКБ мали зміни розчинної форми білка в гіпокампі та мозочку гіпоксичних щурів. У мозочку (рис. 2) через 24 години вміст розчинного ГФКБ достовірно підвищувався з 6,3 ± 0,46 до 12,4 ± 1,50 мкг/г тканини (Δ +96,5%). На 6-ту добу постгіпоксичного періоду параметр істотно зростав порівняно з контрольними значеннями (приріст склав 391,1%). У пізні терміни (через 12 діб) рівень ГФКБ зростав із 10,0 ± 1,63 до 50,3 ± 2,76 (Δ +400,2%). Аналогічні зміни виявлені в гіпокампі гіпоксичних щурів, де приріст вмісту ГФКБ на 12-ту добу постгіпоксичного періоду склав 240,6%. Зміни вмісту розчинного ГФКБ у смугастому тілі через 24 години були дещо чіткішими, ніж у всіх інших досліджених структурах мозку. Приріст вмісту ГФКБ склав 350,0% у цей період спостережень. Через 12 діб зміни були менш вираженими порівняно з гіпокампом і мозочком.

Особливість зміни рівня ГФКБ у розчинній фракції тканини кори головного мозку гіпоксичних щурів – його істотне збільшення тільки на 12-ту добу спостережень з 4,5 ± 0,39 мкг/г тканини до 28,5 ± 1,30 (Δ +529,5%) ($P < 0,001$). У варолієвому мості рівень розчинного ГФКБ мав тенденцію до зниження, на 12-ту добу постгіпоксичного періоду концентрація ГФКБ склала 7,7 ± 0,64 (Δ –74,3%). Аналогічні зміни спостерігали в розчинній фракції, отриманій із тканини середнього мозку. Однак вони, порівняно з варолієвим мостом, були не настільки виражені. Зниження вмісту ГФКБ до 12-ї доби постгіпоксичного періоду досягало 15,8 ± 1,49 мкг/г тканини, що було вірогідно нижче за контрольні показники (на 34,3%).

Вплив гемічної гіпоксії на вміст ГФКБ у сироватці крові щурів. Визначення антигенів мозку має практичне значення для оцінки деяких ланцюгів патогенезу пошкоджень нервової системи. В організмі в нормі відсутня імунологічна толерантність до мозкової тканини, яку гематоенцефалічний (ГЕБ) бар'єр захищає від імунологічного конфлікту. У патогенезі низки критичних станів за впливу різних факторів може порушуватись захисна функція ГЕБ, внаслідок чого виникає фізіологічна неадекватність проникливості бар'єрних утворень, що сприяє проникненню НСБ у кров. Цікавий і той факт, що гіпоксичні ефекти порушують кровопостачання мозку та можуть сприяти порушенню проникності ГЕБ. У зв'язку із цим ми встановили вміст ГФКБ у сироватці крові щурів у динаміці постгіпоксичного періоду.

Аналізуючи дані кількісного визначення нейроспецифічного білка ГФКБ у сироватці крові контрольної групи щурів і щурів, які зазнали дії гемічної гіпоксії (рис. 3), слід відзначити вірогідну різницю в концентрації цього білка. В нормі нейроспецифічні білки практично не виявляються або виявляються у слідовій кількості у сироватці крові. У контрольній групі щурів вміст ГФКБ у сироватці крові складав 4,25 нг/мл. Це узгоджується з літературними даними, які зазначають, що у сироватці крові інтактної групи щурів концентрація ГФКБ складає близько 4 нг/мл. Вміст досліджуваного астрогліального білка через одну добу після експерименту підвищувався до 18,5 ± 0,97 нг/мл, через 6 діб цей показник складав 17,3 ± 0,85, через 12 діб рівень ГФКБ продовжував залишатися підвищеним, але не відрізнявся від попередніх досліджуваних строків (18,5 ± 0,93 нг/мл).

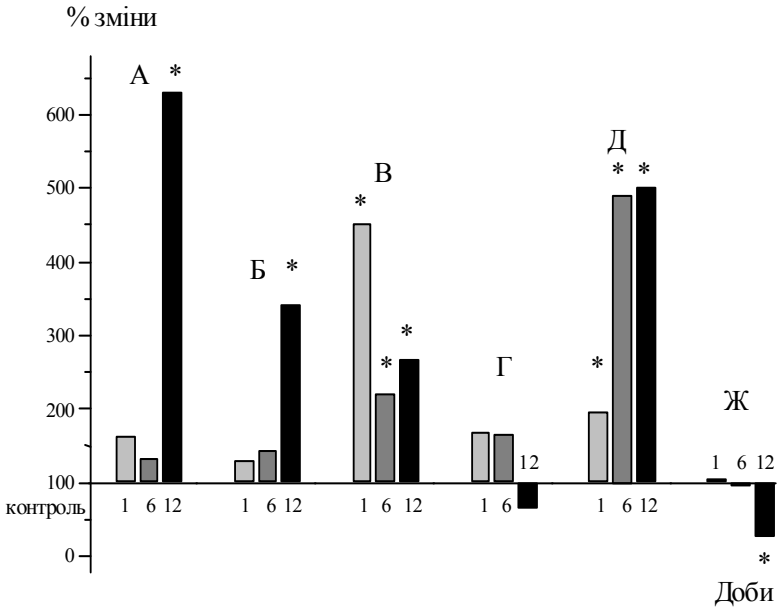
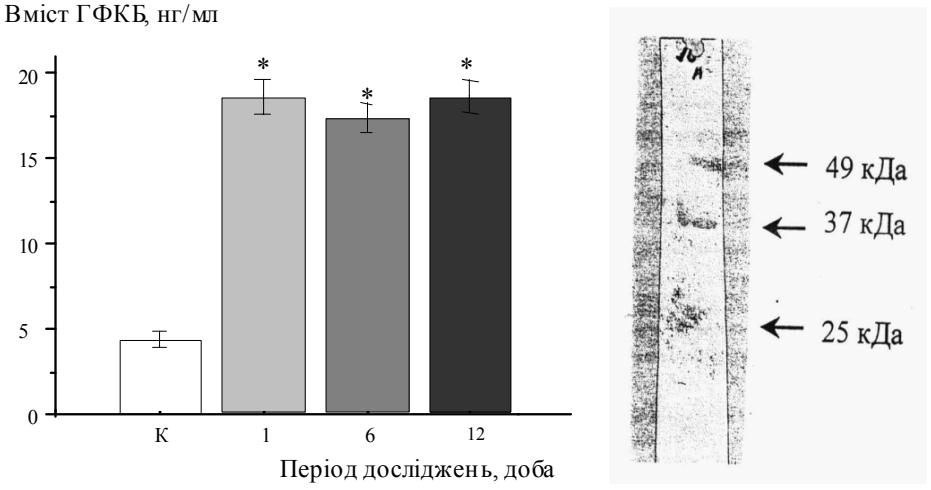


Рис. 2. Вплив гемічної гіпоксії на зміни розчинної форми ГФКБ (% від контролю) в головному мозку щурів:
А – кора головного мозку, Б – гіпокамп, В – смугасте тіло, Г – середній мозок, Д – мозочок, Ж – варолієві міст;
* – вірогідна відмінність від контрольних значень ($P < 0,05$)

Іншими словами, аналізуючи дані імуноферментного визначення ГФКБ у сироватці крові щурів, які зазнали впливу гемічної гіпоксії, встановили, що концентрація ГФКБ була підвищеною, а динаміка змін вмісту цього білка не відрізнялася залежно від тривалості постгіпоксичного періоду.

Визначений нами підвищений рівень ГФКБ у сироватці крові гіпоксичних щурів може вказувати на те, що дія гемічної гіпоксії може бути основним порівняно з іншими фактором у формуванні порушення проникності гематоенцефалічного бар'єру (ГЕБ). Різний ступінь підвищення концентрації ГФКБ у сироватці крові може бути результатом деструктивних процесів у тканинах мозку; порушення стану центральних нейротрансмітерних систем та зміна функціонування гематоенцефалічного бар'єру може також сприяти елімінації НСБ до кров'яного русла.



а *б*

Рис. 3. Вміст ГФКБ у сироватці крові щурів (*а*) та імуноблотинг сироватки крові щурів-самок (*б*), які зазнали дії гемічної гіпоксії: * – вірогідна відмінність від контрольних значень ($P < 0,05$)

Розглянемо дві причини, в результаті яких астроцитарний маркер може елімінувати в кров. По-перше, посилення астрогліальної реактивності – особливість мозку, що виявляється також за різноманітних видів патологій ЦНС. У головному мозку неонатальних і дорослих тварин ГФКБ-імунореактивність – надійний маркер астрогліозу, який корелює з ультраструктурними проявами реактивних астроцитів. По-друге, деградація цього білка внаслідок посилення неспецифічного Ca^{2+}-залежного протеолізу, в результаті якого утворюються низькомолекулярні деривати, імовірність проходження яких через ГЕБ значно вища, ніж у інтактної форми ГФКБ. Визначено вищу проникність ГЕБ у ембріонів і новонароджених порівняно з дорослим організмом.

Проте підвищений вміст ГФКБ у крові вказує не тільки на модифікацію функціонування ГЕБ і збільшення його проникності, а і на можливі порушення розвитку ЦНС, оскільки астрогліальні клітини модулюють нейро-

нальну диференціацію. Отримані результати підвищеного вмісту ГФКБ у сироватці крові нащадків від опромінених та гіпоксичних щурів свідчать про модифікацію функцій ГЕБ і можливі порушення нервової системи в результаті дії гемічної гіпоксії.

Висновки

Нітритна метгемоглобінемія середньої тяжкості спричиняє зміни концентрації філаментної та розчинної форм ГФКБ, а також їх співвідношення у структурах головного мозку дослідних щурів. Установлено збільшення філаментної форми ГФКБ у корі головного мозку, в мозочку та середньому мозку в 2,3, 2,6, 1,8 раза відповідно. Зміни концентрації розчинної форми ГФКБ спостерігали в усіх відділах і структурах мозку гіпоксичних щурів.

Установлено наявність ГФКБ у сироватці крові статевозрілих щурів, які зазнали гіпоксичного впливу, що може свідчити про зміни проникності ГЕБ в експериментальних тварин. Отримані результати дозволяють розглядати даний нейроспецифічний білок як маркер оцінки ступеня тяжкості та спрямованості перебігу патологічних станів у головному мозку.

Динаміка змін концентрації ГФКБ у сироватці крові у постгіпоксичний період можливо відбувається або за рахунок посилення експресії цього білка в мозку за дії гемічної гіпоксії, або за рахунок протеолітичної деградації, у результаті якої утворюються низькомолекулярні деривати. Імовірність проходження останніх через ГЕБ значно вища, ніж імовірність проходження через ГЕБ інтактною недеградованою формою ГФКБ. Відмічене зростання вмісту розчинної форми ГФКБ за дії гемічної гіпоксії може бути підтвердженням даної гіпотези.

Аналізуючи дані імуноферментного визначення ГФКБ у сироватці крові щурів, які зазнали впливу гемічної гіпоксії, слід підкреслити, що концентрація ГФКБ була підвищеною, а динаміка змін вмісту цього білка не відрізнялася залежно від тривалості постгіпоксичного періоду. Як показано в низці експериментальних та клінічних досліджень, визначення ГФКБ у сироватці крові та в СМЖ може мати діагностичний характер у випадках пошкодження мозку, в тому числі в разі пошкодження ЦНС плоду та новонародженого.

Бібліографічні посилання

Bakhot, C., Armanini, M., Benett, G.L., Wong, W.L., Hansen, S.E., Tavlor, R., 1991. Increase in glia-derived nerve growth following destruction of hippocampal neurons. Brain Res. 560, 76–83.

Dong, L., Carolyn, L., Frank, C., Ellison, J.A., Lysko, P.G., Li, K., Simpson, A., 1999. Astrocytic demise precedes delayed neuronal death in focal ischemic rat brain. Brain Res. Mol. Brain Res. 68, 29–41.

Duka T.I., Leshchins'ka, I.A., Chornaya, V.I., 2002. The characteristics of glial fibrillary acidic protein – component of astroglial intermediate filaments. Biopolym. Cell 18(3), 179–185.

Duka, T., Duka, V., Joyce, J.N., Sidhu, A., 2009. Alpha-Synuclein contributes to GSK-3 beta-catalized Tau phosphorylation in Parkinson's disease models. FASEB J. 23(9), 2820–2830.

Duka, T.I., Leschinskaya, I.A., Chernaya, V.I., 2000. Vliyanie gemichekoy gipoksii sredney tyazhesti na soderzhanie NCAM i GFKB v razvivayuschemsya mozge i mozge vzroslyih zhivotnyih. Reports of the National Academy of Siences Ukraine 4, 164–170 (in Russian).

Erastov, A.A., Vasin, A.L., Ostrovskyi, A.V., Vainer, E.A., Kadomtseva, M.B., Ponomarev, V.N., 1991. Yzmenenye elektronnykh spektrov porfyrynovykh system pry obluchenyy ympulsnym elektronnym puchkom. Radyobyolohyia 31(6), 900–904 (in Russian).

Gerginova, M., Huckev, D., Ovanesian, M., 1979. Blood gas. Erythropoietic and pathohistological changes in rat chronic methemoglobinemia models. Folia Med. 21(2), 39–43.

Gotham, S.M., Fryer, P.J., Patterson, W.R., 1988. The measurement of insoluble proteins using a modified Bradford assay. Anal. Biochem. 173(2), 353–358.

Hariri, R.J., 1994. Cerebral edema. Neurosurg. Clin. N. Am. 5(4), 687–706.

Houle, J., 1992. The structural integrity of glial scar tissue associated with a chronic spinal cord lesion can be altered by transplanted fetal spinal cord tissue. J. Neurosci. Res. 31(1), 120–130.

Kindy, M.S., Bhat, A.N., Bhat, N.R., 1990. Transient ischemia stimulates glial fibrillary acid protein and vimentin gene expression in the gerbil neocortex, striatum and hippocampus. Brain Res. Mol. Brain Res. 13(3), 199–206.

Lowry, O.H., Rosebrough, H.I., Farr, Z.A., Randall, RJ., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. J. Biol. Chem. 193(1), 265–275.

Martin, L.J., Brambrink, A.M., Lehmann, C., Portera-Caillau, C., Koehler, R., Rothstein, J., Traystman, P.J., 1997. Hypoxia-ischemia couse abnormalities in glutamate transporters and death of astroglia and neurons in newborn striatum. Ann. Neurol. 42(3), 335–348.

Miller, D.J., Duka, T., Stimpson, C.D., Schapiro, S.J., Baze, W.B., McArthur, M.J., Fobbs, A.J., Sousa, A.M., Sestan, N., Wildman, D.E., Lipovich, L., Kuzawa, C.W., Hof, P.R., Sherwood, C.C., 2012. Prolonged myelination in human neocortical evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 109(41), 16480–16485.

Moskalev, J.I., 1991. Otdalennye posledstvija vozdeistvija yoniziruiushcheho izluchenija [Long-term effects of ionizing radiation]. Meditsyna, Moscow (in Russian).

Petito, C.K., Halaby, I.A., 1993. Relationship between ischemia and ischemic neuronal necrosis to astrocytes expression of glial fibrillary acid protein. Int. J. Dev. Neurosci. 11, 237–239.

Schurr, A., Payne, R.S., Miller, J.J., Rigor, B.M., 1997. Brain lactate is an obligatory aerobic energy substrate for functional recovery after hypoxia: Further *in vitro* validation. J. Neurochem. 69(1), 423–426.

Sharma, H.S., Kretzschmar, R., Cervos-Navarro, J., Ermisch, A., Ruhle-H.J., Dey, P.K., 1992. Age-related pathophysiology of the blood-brain barrier in heat stress. Prog. Brain. Res. 91, 189–196.

Sherwood, C.C., Duka, T., Stimpson, C.D., Schenker, N.M., Garrison, A.R., Schapior, S.J., Baze, W.B., McArthur, M.J., Erwin, J.M., P.R., Hof, P.R., Hopkins, W.D., 2007. Neocortical synaptophysin asymmetry and behavioral lateralization in chimpanzees (*Pan troglodytes*). Eur. J. Neurosci. 31(8), 1456–1464.

Shimada, M., 1994. Pathogenesis of hypoxic encephalopathy during pre- and perinatal periods. No To Hattatsu 26(2), 111–112.

Sonnewald, U., Westergaard, N., Schousboe, A., 1997. Glutamate transport and metabolism in astrocytes. Glia 21(1), 56–63.

Steward, O., Torre, E.R., Tomasuo, R., Lothman, E., 1991. Neuronal activity up-regulates astroglial gene expression. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 88(15), 6819–6823.

Yamashita, K., Vogel, P., Fritze, K., Back, T., Hossmann, K.A., Wiessner, C., 1996. Monitoring the temporal and spatial activation pattern of astrocytes in focal cerebral ischemia using in situ hybridization to GFAP mRNA: Comparison with sgp-2 and hsp70 mRNA and the effect of glutamatye receptor antagonists. Brain Res. 735(2), 285–297.

Надійшла до редколегії 02.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 151–156.

doi:10.15421/011618

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 504.05+579.26

Реакція мікробіоти ґрунту на дію важких металів у зоні впливу залізничного транспорту

Н.Ю. Бобрик[1], М.В. Кривцова[1], В.І. Ніколайчук[1], І. Волощук[2]

[1]ДВНЗ «Ужгородський національний університет», Ужгород, Україна
[2]Університет Матея Бела, Банська Бистриця, Словацька Республіка

Виявлено закономірності перебудови мікробних ценозів ґрунтів територій, що перебувають у зоні впливу залізничної лінії Чоп – Ужгород – Самбір (у межах Закарпатської області). У ґрунтах, наближених до залізничних колій, відбувається зміна співвідношення мікробних угруповань ґрунту, яка характеризується зниженням кількості азотфіксаторів, мікроміцетів, олігонітрофілів, амілолітичної та педотрофної мікрофлори порівняно з контролем. Відбувається підвищення кількості амоніфікаторів за рахунок спорової мікробіоти та ентеробактерій. У лучних і буроземних ґрунтах кількість олігонітрофілів, міксобактерій та амілолітичних бактерій закономірно знижується з віддаленням від залізничної колії у зв'язку з підвищеною кислотністю ґрунтів і поліметалічним забрудненням рухомими формами важких металів. За результатами кореляційного аналізу встановлено середні та сильні кореляційні зв'язки між кількістю еколого-трофічних груп мікроорганізмів та вмістом кислоторозчинних форм свинцю. У ґрунтах усіх моніторингових ділянок найчутливішу реакцію на вміст важких металів проявили азотфіксатори та мікроскопічні гриби.

Ключові слова: залізничні колії; кислоторозчинні форми важких металів; ґрунтова мікробіота; еколого-трофічні групи мікроорганізмів

Response of soil microflora to impact of heavy metals in zones of influence of railway transport

N. Bobryk[1], M. Kryvtsova[1], V. Nikolajchuk[1], I. Voloshchuk[2]

[1]Uzhgorod National University, Uzhgorod, Ukraine
[2]University of Matej Bel, Banská Bystrica, Slovak Republik

Monitoring research on the areas intensively and continuously affected by technogenic loading has remained topical until nowadays. The soil as a basic component of many ecosystems, including the structure of its microbial cenoses, remains an informative index of a system's overall stability. The areas affected by railway transport have been scarcely studied. Due to the above, the aim of this work has been to establish the transformation regularities of soil microbial cenoses of territories close to railways and to establish the groups of microorganisms that are a sensitive criterion of technogenic vehicular influence. For the purpose of microbiological research, soil samples were taken at different distances from the railway track (0, 25, 50, 100 and 250 m) within five monitoring sections of the Tchop – Uzhhorod – Sambor railway (in the territory of Zakarpatska oblast). The number of ecological trophic groups was identified by means of inoculation on nutrient media using the method of serial dilution of soil suspensions. The research showed that in all types of soils that were adjacent to railway tracks, the number of ammonifiers and spore microbiota was high due to the high content of heavy metals (beyond the background levels). Besides, the bacterial microflora on beef-extract agar was characterized by homogeneity with domination of enteric bacteria and spore bacteria. Simultaneously, the numbers of nitrogen-fixing microorganisms, micromycetes, oligonitrophils, amylolytic and pedotrophic microflorae were shown to be low compared to the control. Farther from the railway track, pigmental species of bacteria appeared in the soil samples, attesting to the activity of self-purification processes. Correlation analysis of the data showed that the soil microbiota of the railway-side areas was undergoing changes as affected by heightened contents of heavy metals. Existence of medium and close connections was

ДВНЗ «Ужгородський національний університет», вул. Волошина, 32, Ужгород, 88000, Україна
Uzhgorod National University, Voloshyn Str., 32, Uzhgorod, 88000, Ukraine
Tel.: +38-031-335-12. E-mail: NadjaBobrik@mail.ru

Університет Матея Бела, вул. На Амфітеатр, 1, Банська Бистриця, 974000, Словацька Республіка
University of Matej Bel, Cesta na Amfiteater Str., 1, Banská Bystrica, 974000, Slovak Republik
Tel.: +421-48-446-62-12. E-mail: voloscuk@sopsr.sk

established between the number of microorganisms of ecological trophic groups and the content of acid-soluble lead forms at the levels of 0.72–1.72 maximum permissible concentrations. It was the nitrogen-fixing microorganisms and microscopic fungi that showed a fast response to heavy metals, which was an indication of their possible use as indicators of the ecological state of technogenically transformed soils.

Keywords: railway tracks; acid-soluble forms of heavy metals; soil microbiota; ecological trophic groups of microorganisms

Вступ

В умовах інтенсифікації техногенного навантаження на довкілля біологічна індикація набуває дедалі більшої актуальності (Kulbachko et al., 2011; Tsvetkova et al., 2016). Здійснення об'єктивної екологічної оцінки біогеоценозів можливе за умови поєднання фізико-хімічних методів із біоіндикаційними (Andrejuk et al., 2001; Nikolajchuk, 2004; Brygadyrenko, 2006; Zemlianyi, 2014; Belokon, 2015; Brygadyrenko and Ivanyshyn, 2015). Одним з основних критеріїв біотестування у системі екологічного моніторингу довкілля виступає інтенсивність перебігу біологічних процесів у ґрунтах, зокрема, структура мікробних угруповань (Brookes, 1993; Andrejuk et al., 2001). Вивчення поширення угруповань мікроорганізмів антропогенно порушених ґрунтів дає інформацію не тільки про ступінь їх деградації, а і про екологічний стан досліджуваних екосистем у цілому. На біоценотичному рівні організації живого реакція ґрунтової мікробіоти на антропогенні забруднювачі виражається у зміні її кількісного та якісного складу (Andrejuk et al., 2001). Виняткова висока інформативність мікробіологічних показників дає змогу всебічно оцінювати спрямованість трансформації речовини у ґрунтових умовах (Margesin et al., 2000; Nikolajchuk, 2004; Hinojosa et al., 2009). Суттєва перебудова структури мікробоценозів ґрунту супроводжується зменшенням їх таксономічного різноманіття та появою нових домінантів. Мікробіологічні показники застосовують у моніторингу ґрунтів за умов тривалого антропогенного навантаження. Вони дозволяють визначити глибину впливу вже на ранніх стадіях сукцесій мікробоценозів з інтегральною оцінкою стану ґрунту (Andrejuk et al., 2001).

На теренах України питання впливу залізничного транспорту на довкілля залишається маловивченим. Тривале функціонування залізничного транспорту в умовах Закарпаття може виступати джерелом забруднення ґрунтів кислоторозчинними формами важких металів (ВМ) (Zn, Ni, Pb, Cu) (Bobryk, 2015). Виявлено суттєву перебудову мікробних ценозів ґрунту на прикладі призалізничних територій м. Чоп (Nikolajchuk et al., 2009) та смт. Великий Березний (Bobryk et al., 2012). Численні публікації свідчать про чутливість мікробного ценозу до забруднення важкими металами (Kozdrój, 1995; Andrejuk et al., 2001; Rajapaksha et al., 2004; Frey et al., 2006; Gülser and Erdoğan, 2007; Chien, et al., 2008; Halász, et al., 2008; Epelde et al., 2010; Płaza et al., 2010; Zhang, et al., 2010; Lenart and Wolny-Koładka, 2012). Однак більшість досліджень спрямована на визначення реакції ґрунтової мікробіоти на штучно створені високі дози ВМ в умовах лабораторного експерименту, не враховуючи природні ґрунтово-кліматичні умови екотопу ґрунтових мікробіоценозів. Мета цієї статті – виявити перебудову мікробних угруповань ґрунту, який перебуває у зоні тривалого впливу залізничного транспорту Закарпатської області, та виокремити групи мікроорганізмів, які найчутливіше реагують на вплив техногенного транспортного навантаження.

Матеріал і методи досліджень

Ґрунти для досліджень відбирали протягом 2013–2015 рр. у межах п'яти моніторингових ділянок (околиці м. Чоп, м. Ужгород, м. Перечин, смт. Великий Березний та с. Волосянка) на різних відстанях від залізничних колій магістралі Чоп – Ужгород – Самбір (0, 25, 50 і 100 м). Ґрунти, відібрані на відстані 250 м від залізничної колії, приймали за контроль. Аналіз мікробного ценозу ґрунту проводили з використанням диференційно-діагностичних живильних середовищ методом серійних розведень ґрунтової суспензії. Для визначення кількості амоніфікаторів використовували м'ясопептонний агар (МПА), актиноміцетів та мікроорганізмів, що мінералізують мінеральні форми азоту (амілолітичних) – крохмаль-аміачний агар (КАА), міксобактерій – картопляний агар, мікроскопічних грибів – середовище Сабуро, оліготрофів – голодний агар (ГА), олігонітрофілів – середовище Ешбі, педотрофів – ґрунтовий агар (ҐрА), бактерій групи кишкової палички (БКГП) – середовище Ендо. Підрахунок колоній та вивчення морфологічних, культуральних властивостей виділених ізолятів проводили загальноприйнятими мікробіологічними методами (Zvjagincev, 1991). Кількість мікроорганізмів виражали в колонієтвірних одиницях (КУО) на один грам абсолютно сухого ґрунту з урахуванням коефіцієнта вологості та розведення ґрунтової суспензії. Відносну кількість азотобактера визначали методом аплікації ґрунтових грудочок на середовищі Ешбі. Результат виражали у відсотках обросших грудочок ґрунту до загальної їх кількості.

Оцінку достовірних відмінностей у кількості мікроорганізмів проводили методом ANOVA. Результати порівняння багатьох вибірок оцінювали за допомогою тесту Тьюкі. Відмінності були визнані статистично значущими за $P < 0,05$.

Результати та їх обговорення

Структура мікробіоти ґрунту призалізничних територій. Кількісний аналіз мікробного угруповання проводили шляхом виявлення та підрахунку морфокультуральних типів окремих еколого-трофічних груп мікроорганізмів. Мікробіологічний аналіз лучних ґрунтів призалізничних територій м. Чоп показав, що за умов тривалого впливу залізничного транспорту відбувається перебудова мікробного ценозу. Еколого-геохімічне обстеження ґрунтів показало, що зона 0–100 м від залізничної колії характеризується підвищеним вмістом кислоторозчинних форм ВМ, який перевищує фонові показники в 1,01–2,89 раза. Кислотність ґрунту коливається у широких межах ($pH_{сол}$ = 4,78–7,07). При цьому ґрунти, відібрані на відстані 25, 100 та 250 м від

залізничної колії, характеризуються слабко- та середньокислою реакцією (pH = 4,68, 5,40 та 4,78 відповідно).

Виявлено достовірне підвищення кількості амоніфікаторів, олігонітрофілів та амілолітичних мікроорганізмів на відстані 0–100 м від залізничної колії порівняно з контролем ($P < 0,05$). Найбільшу кількість амоніфікаторів виявлено на відстані 25 та 50 м від залізничної колії (12,09 ± 1,07 і 12,75 ± 0,95 млн КУО/г абсолютно сухого ґрунту відповідно), що удвічі більше, ніж у ґрунті контрольної ділянки (6,75 ± 0,35 млн КУО/г). У випадку посіву зразків забруднених ґрунтів на середовище МПА переважали ентеробактерії та спорова мікробіота. Аналогічно найбільшу кількість олігонітрофілів виявлено на відстані 25 та 50 м від залізничної колії (6,07–6,24 млн КУО/г), а на відстані 100 та 250 м від залізничної колії їх кількість зменшується у 3–5 разів (рис. 1). Кількість міксобактерій суттєво перевищувала контрольні показники на відстані 0–50 м від колії. Ґрунти контрольної ділянки володіли слабокислою реакцією ($pH_{сол}$ = 4,78), що ймовірно лімітує кількість міксобактерій та амілолітичної мікробіоти. Кількість мікроміцетів і педотрофів поступово збільшувалась на віддаленні від залізничної колії ($P < 0,05$). Зниження кількісних показників педотрофної мікрофлори збігається з високим вмістом виявлених кислоторозчинних форм Pb на рівні 1 ГДК (0 м).

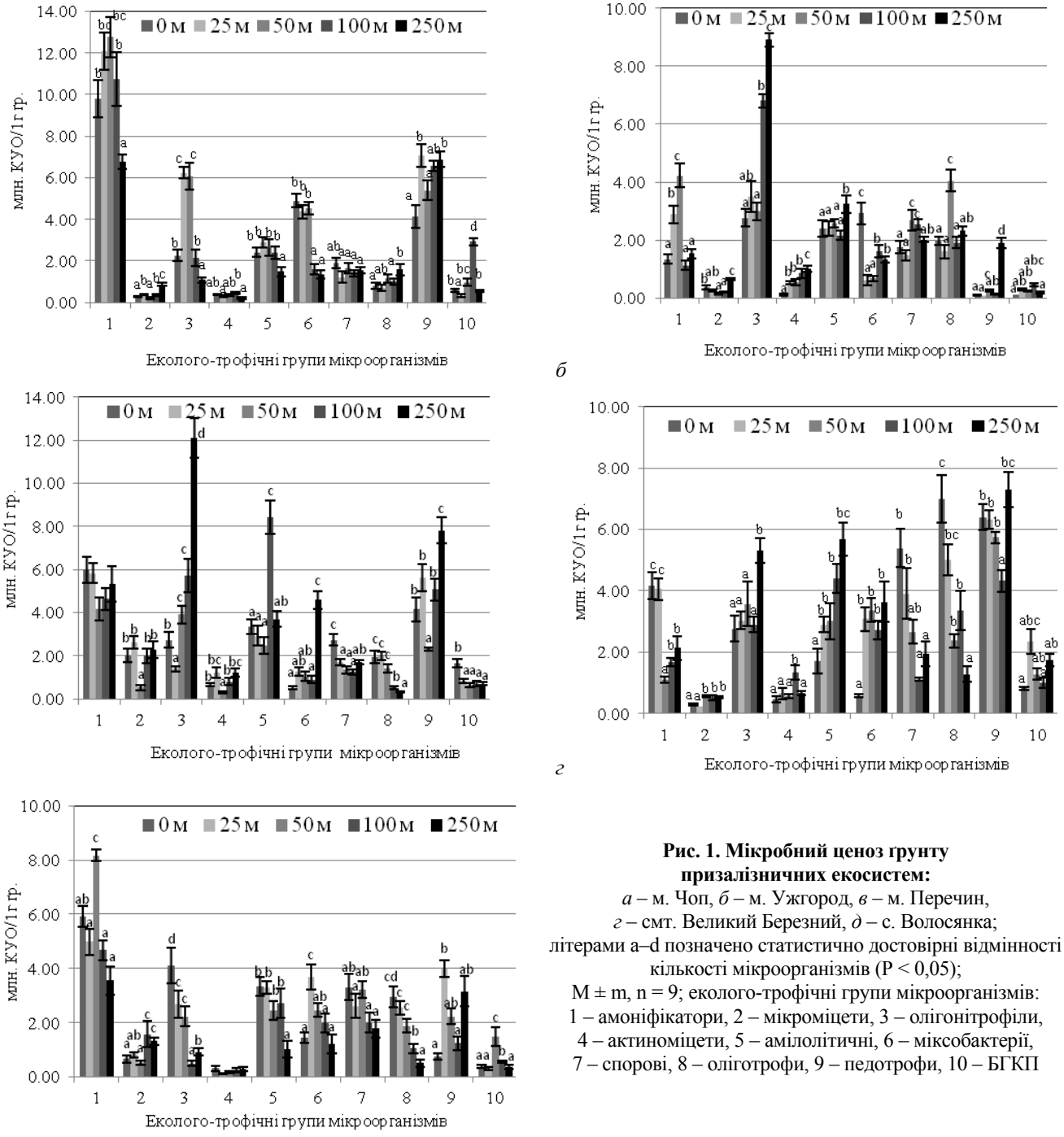


Рис. 1. Мікробний ценоз ґрунту призалізничних екосистем:
а – м. Чоп, *б* – м. Ужгород, *в* – м. Перечин, *г* – смт. Великий Березний, *д* – с. Волосянка; літерами a–d позначено статистично достовірні відмінності кількості мікроорганізмів ($P < 0,05$); M ± m, n = 9; еколого-трофічні групи мікроорганізмів: 1 – амоніфікатори, 2 – мікроміцети, 3 – олігонітрофіли, 4 – актиноміцети, 5 – амілолітичні, 6 – міксобактерії, 7 – спорові, 8 – оліготрофи, 9 – педотрофи, 10 – БГКП

Під час дослідження ґрунтів м. Ужгород виявлено акумуляцію кислотозчинних форм Cu, Pb, Zn, Ni на відстані 25–50 м і підвищену кислотність ($pH_{сол}$ = 5,26 та 4,83 відповідно). На відстані 0–100 м від колії встановлено вміст Pb, що перевищує ГДК у 1,27–1,72 раза. У ґрунті на відстані 25–50 м від колії відбувається достовірне

підвищення кількості амоніфікаторів порівняно з іншими точками. Чисельність амоніфікаторів сягала максимального значення на відстані 50 м від залізничної колії (4,23 ± 0,41 млн. КУО/г), а на ділянці 100–250 м від залізничної колії їх кількість зменшувалась учетверо. Подібні тенденції виявлено також для розподілу оліготрофів у призалізничних ґрунтах. Підвищена чисельність амоніфікаторів та оліготрофної мікрофлори ґрунту на відстані 50 м від колії збігається з високим вмістом кислоторозчинних форм Pb на рівні 1,72 ГДК (r = +0,53). У працях інших авторів на прикладі сірого лісового ґрунту також установлено, що за умов забруднення ґрунту солями цинку та свинцю на рівні 1–5 ГДК (розрахунок за кислоторозчинними фракціями) кількість амоніфікувальних бактерій зростає на 26–31% порівняно з контролем (Malynovs'ka and Litvin, 2012). Ґрунти заплавних едафотопів Закарпаття, забруднені важкими металами (Zn, Pb, Cu та Mn) внаслідок аварій на гірничорудних підприємствах Румунії, характеризувались високими значеннями амоніфікаторів порівняно з фоновими незабрудненими ґрунтами (Bojko et al., 2008). У ґрунті, відібраному на відстані 25–50 м від залізничної колії, у зв'язку з поліметалічним забрудненням ґрунту відбувається зниження міксобактерій удвічі порівняно з контролем. На віддаленні від залізничної колії 250 м відбувається суттєве поступове підвищення кількості мікроміцетів, актиноміцетів, олігонітрофілів, педотрофів порівняно з контролем ($P < 0,05$), що вказує на поліпшення трофічного режиму та активізацію мінералізаційних процесів. Такі зміни у структурі мікробних угруповань зумовлені дією кислоторозчинних форм важких металів, про що свідчать середні та високі негативні кореляційні зв'язки між даними показниками (r = –0,51…–0,90). Отже, на віддаленні від залізничної колії відбувається стабілізація мікробіологічних показників, що проявляється у поступовому підвищенні кількості вказаних еколого-трофічних груп мікроорганізмів (Nikolajchuk et al., 2009; Bobryk et al., 2012).

Перебудова мікробного угруповання ґрунтів призалізничних територій м. Перечин також значною мірою пов'язана з умістом кислоторозчинних форм ВМ, що перевищують фонові показники. На відстані 0 м від колії встановлено найвищий вміст Pb, що в 1,2 раза перевищує ГДК, 25 м – Zn, Ni (Кс = 10,54 та 3,59 відповідно), 50 м – Cu (Кс = 2,72). За кислотністю ґрунти оцінювали як близькі до нейтральних ($pH_{сол}$ = 5,79). При цьому зразки ґрунту на відстані 25 та 50 м, забруднені важкими металами, характеризувались слабко- та середньокислою реакцією (pH = 5,26 та 4,83 відповідно). У ґрунтах, прилеглих до залізничних колій (0–50 м), кількість актиноміцетів і педотрофів зменшувалась удвічі порівняно з контролем. Тісні негативні кореляційні зв'язки виявлено між умістом кислоторозчинних форм Pb та кількістю олігонітрофілів, міксобактерій, яка достовірно знижувалась у 6–9 разів порівняно з контрольними ґрунтами (r = –0,79 та –0,74 відповідно). Кількість амоніфікаторів коливалась у межах 4,17–6,00 млн КУО/г і суттєво не відрізнялась на різних відстанях від залізничної колії. Проте мікрофлора ґрунту, відібраного на відстані 100 та 250 м, характеризувалась більшим різноманіттям і переважанням пігментних форм бактерій порівняно з бактеріальною мікробіотою наближених до залізничних колій ґрунтів. Достовірне зниження кількості актиноміцетів, мікроміцетів та педотрофів відбувалось у ґрунтах, відібраних на відстані 50 м від колії у разі поліметалічного забруднення кислоторозчинними формами ВМ (Cu – 0,71 ГДК; Zn – 0,37 ГДК; Pb – 0,86 ГДК). На відстані 0 м від залізничної колії реєстрували найбільшу кількість БГКП, оліготрофів та спорової мікробіоти, що достовірно відрізняється від решти точок відбору проб ($P < 0,05$). Кількість БГКП поблизу залізничних колій (0 м) становила 1,66 ± 0,19 млн КУО/г, а в ґрунті контрольної ділянки їх кількість зменшується вдвічі. Це свідчить, що здатність ґрунту до самоочищення від бактерій значно знижується поблизу залізничних шляхів.

Під час аналізу ґрунтів смт. Великий Березний поліметалічне забруднення кислоторозчинними формами ВМ виявлено на відстані 0 м (Cu – Кс = 1,2; Ni – Кс = 3,4) та 25 м від залізничної колії (Pb – Кс = 1,1; Zn – Кс = 1,4). Реакція ґрунтів відповідає близькій до нейтральної ($pH_{сол}$ = 5,9), а на відстані 25 та 100 м від залізничної колії виявлено підвищену кислотність ґрунтів ($pH_{сол}$ = 5,05 та 5,50 відповідно). Мікробіологічний аналіз ґрунтів даної моніторингової ділянки показав, що на віддаленні від залізничної колії кількість мікроорганізмів поступово збільшується. У ґрунті поблизу залізничних колій кількість мікроміцетів становила 0,29 ± 0,03 млн КУО/г, олігонітрофілів – 2,77 ± 0,42, амілолітичних – 1,71 ± 0,40, педотрофів – 6,40 ± 0,41 млн КУО/г абсолютно сухого ґрунту. У ґрунті контрольної ділянки зі зниженнм умісту кислоторозчинних форм важких металів їх кількість зростала в 2–5 разів. Підвищення кількості амілолітичних бактерій та міксоміцетів відбувається на відстані 25–250 м, мікроскопічних грибів – 50–250 м від залізничної колії. У ґрунті, відібраному на відстані 0–100 м від колії, кількість олігонітрофів суттєво не відрізнялась, проте у контролі їх кількість достовірно зростала ($P < 0,05$). Із поступовим підвищенням кількості бактерій на відстані 100 м від залізничної колії відбувається зниження кількості педотрофів, що узгоджується з підвищеною кислотністю ґрунту ($pH_{сол}$ = 5,5). Одночасно за низьких показників кількості основних еколого-трофічних груп мікроорганізмів у наближених до колій ґрунтах у випадку поліметалічного забруднення важкими металами відбувається підвищення вмісту спорової мікробіоти (r = +0,50 – +0,69) та оліготрофів (r = +0,52 – +0,68) (Bobryk et al., 2012). Така перебудова мікробоценозу на відстані 0–25 м від залізничної колії збігається з високим умістом кислоторозчинних форм Cu, Pb, Zn на рівні 0,5–0,7 ГДК. При цьому за рахунок ентеробактерій і спорових бактерій підвищується чисельність амоніфікаторів на середовищі МПА. У зразках, відібраних на відстані 50 і 250 м від залізничної колії, з'являються пігментні види бактерій, що свідчить про активність процесів самоочищення ґрунту.

Мікробний ценоз ґрунтів с. Волосянка відрізняється від попередніх моніторингових ділянок, що пояснюється гірським рельєфом і підвищенням гіпсометричного рівня контрольної ділянки (525 м н. р. м.). На даній території переважають бурі гірсько-лісові ґрунти, які володіють високою кислотністю ґрунтового розчину ($pH_{сол}$ = 3,93–5,18). Висока або низька кислотність ґрунтів лімітує нормальний розвиток ґрунтових організмів. Еколого-геохімічне обстеження буроземних ґрунтів призалізничних територій с. Волосянка показало, на відстані 0–100 м відбувається забруднення рухомими формами Pb (Кс =

1,10–1,29) та Ni (Кс = 2,22–3,11). На відстані 0 м колії виявлено слабокислі ґрунти ($pH_{сол}$ = 5,18) 25 м – сильнокислі ($pH_{сол}$ = 4,42), 50–100–250 м – дуже сильнокислі ($pH_{сол}$ = 4,07, 3,89 та 3,93 відповідно). У зв'язку з високою кислотністю ґрунту кількість олігонітрофілів, міксобактерій та амілолітичних бактерій поступово знижується у контрольних ґрунтах. У ґрунті поблизу залізничних колій чисельність олігонітрофілів становить 4,10 ± 0,65 млн КУО/г, амілолітичних – 3,33 ± 0,33 млн КУО/г, а на відстані 250 м від залізничної колії їх кількість зменшується у 3–4 рази. З наближенням до залізничної колії зростає кількість оліготрофів і спорової мікробіоти порівняно з контролем. Достовірне підвищення кількості амоніфікаторів та БГКП відбувається на відстані 50 м від залізничної колії ($P < 0,05$), де реєстрували високий вміст кислоторозчинних форм Pb та Zn на рівні 0,78 та 0,25 ГДК ($r = +0,55$ та $r = +0,53$ відповідно). На середовищі МПА бактеріальна мікробіота одноманітна з переважанням ентеробактерій. Найвищий вміст амоніфікаторів виявлено на відстані 50 м від залізничної колії (8,17 ± 0,97 млн КУО/г), а в контролі їх кількість зменшується майже утричі. Щодо педотрофів, то їх кількість поступово зростає з 0,74 ± 0,11 (поблизу залізничної колії) до 3,16 ± 0,57 млн КУО/г (у контрольних ґрунтах). Аналогічна тенденція встановлена і для кількості мікроміцетів. Кількість актиноміцетів суттєво не змінюється у ґрунтах призалізничних територій.

Отже, у ґрунтах призалізничних територій у межах Закарпатської області відбувається суттєва перебудова структури мікробних ценозів. У зв'язку з поліметалічним забрудненням кислоторозчинними формами ВМ відбувається однотипна перебудова мікробних угруповань, що проявлялась у достовірному підвищенні кількості амоніфікаторів, спорової мікробіоти та зниженні кількості мікроміцетів. Зміна співвідношення еколого-трофічних груп мікроорганізмів – чутливий критерій стану ґрунтів, забруднених важкими металами. Середні та тісні кореляційні зв'язки встановлено між кількістю різних груп мікроорганізмів та вмістом кислоторозчинних форм свинцю на рівні 0,72–1,72 ГДК. Установлені залежності відповідають ланцюгу токсичності важких металів на бактерії (Bojko et al., 2008).

Розподіл бактерій роду *Azotobacter* у ґрунтах призалізничних територій. Техногенний вплив порушує рівновагу мікробних угруповань ґрунту. Особливу увагу слід звернути на вміст вільноживучого азотфіксатора роду *Azotobacter* техногенно трансформованих ґрунтів, який значною мірою визначає біологічний потенціал ґрунтів, забезпеченість їх поживними елементами та фітотоксичність. Крім того, чутливість азотобактера як універсального тесту проявляється не тільки в сильно забруднених ґрунтах, а і в ґрунтах із середнім та низьким ступенями токсичності (Andrejuk et al., 2001). Відносна чисельність азотфіксаторів роду *Azotobacter* у ґрунтах моніторингових ділянок суттєво зростає на відстані 25–250 м від залізничної колії ($P < 0,05$). На відстані 0 м від залізничної колії реєстрували низький відсоток азотфіксаторів (28,5–44,4%), а вже у ґрунті контрольних ділянок даний показник збільшується в 2,2–3,5 раза (рис. 2).

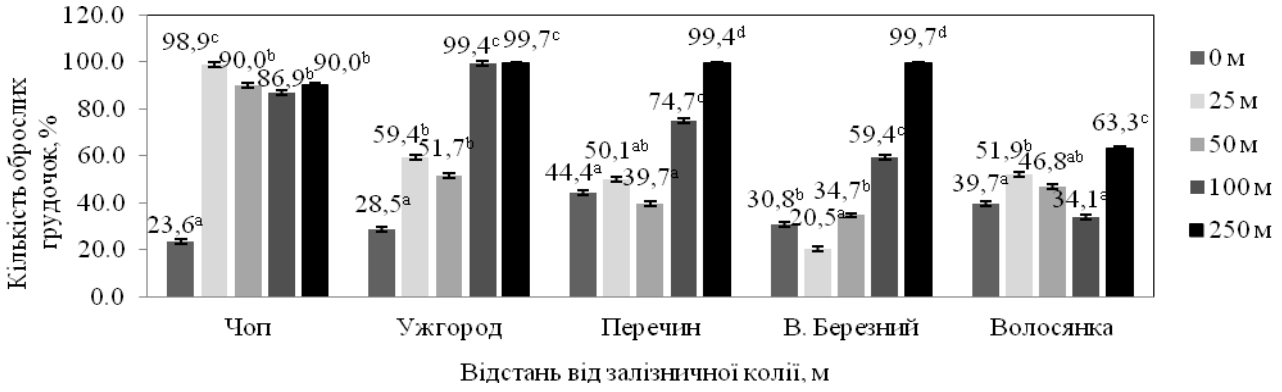


Рис. 2. Вміст вільноживучих азотфіксаторів роду *Azotobacter* у ґрунтах призалізничних територій: буквами a–d позначено достовірну різницю вмісту азотфіксаторів за $P < 0,05$ (тест Тьюкі); M ± m, n = 9

Між відсотком азотфіксаторів та вмістом рухомих форм Cu, Pb, Zn, Ni у ґрунтах виявлено негативні середні та високі кореляційні зв'язки. Найвиразніше дана тенденція проявляється у ґрунтах м. Ужгород, де встановлено обернену кореляційну залежність між досліджуваними показниками ($r = –0,69…–0,86$). У ґрунтах м. Чоп, м. Перечин та с. Волосянка низький відсоток азотфіксаторів відповідає високому вмісту кислоторозчинних форм свинцю ($r = –0,56…–0,78$) та нікелю ($r = –0,52…–0,56$). Тенденцію зниження чисельності азотобактера пропорційно кількості полютантів підтверджено працями інших дослідників (Thavamani et al., 2012; Malynovs'ka and Litvin, 2012; Khudhur, 2013). Проведені дослідження свідчать про високу чутливість бактерій роду *Azotobacter* до вмісту у ґрунтах важких металів, що дозволяє рекомендувати використання азотфіксаторів як показника забруднення ґрунтів.

Висновки

Виявлено закономірності перебудови мікробних ценозів ґрунтів на п'яти моніторингових ділянках, розташованих у зоні впливу залізничної магістралі Чоп – Ужгород – Самбір (у межах Закарпатської області). В усіх типах ґрунтів поблизу залізничних колій у зв'язку з високим умістом важких металів відбувається підвищення кількості амоніфікаторів і спорової мікробіоти. При цьому бактеріальна мікрофлора на середовищі МПА характеризується домінуванням ентеробактерій і спорових бактерій. Відбувається зменшення кількості азотфіксаторів, мікроміцетів, олігонітрофілів, амілолітичної та педотрофної мікрофлори порівняно з контролем. На віддаленні від залізничної колії

у зразках ґрунту з'являються пігментні види бактерій, що свідчить про активність процесів самоочищення. У лучних і буроземних ґрунтах виявлено тенденцію закономірного зниження кількості олігонітрофілів, міксобактерій та амілолітичних бактерій на віддаленні від залізничної колії у зв'язку з підвищеною кислотністю. Перебудова складу мікробіоти ґрунту призалізничних територій відбувається за впливу підвищеного вмісту важких металів, про що свідчать дані кореляційного аналізу. Найбільшу кількість середніх та сильних кореляційних зв'язків установлено між кількістю мікроорганізмів еколого-трофічних груп і вмістом кислоторозчинних форм свинцю на рівні 0,72–1,72 ГДК.

Бібліографічні посилання

Andrejuk, K.I., Iutyns'ka, G.O., Antypchuk, A.F., Valagurova, O.V., Kozyryc'ka, V.J., Ponomarenko, S.P., 2001. Funkcionuvannja mikrobnyh ugrupovan' v umovah antropogennogo navantazhennja [Functioning of microbial cenoses under anthropogenic load]. Oberegy, Kyiv (in Ukrainian).

Bobryk, N.J., 2015. Poshyrennja ta akumuljacija vazhkyh metaliv u g'runtah pryzaliznychnyh terytorij [Spreading and accumulation of heavy metals in soils of railway-side areas]. Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 23(2), 183–189 (in Ukrainian).

Bobryk, N.J., Kryvcova, M.V., Nikolajchuk, V.I., 2012. Mikrobocenoz g'runtu luchnoi' ekosystemy v umovah vplyvu zaliznychnogo transport [Soil microbocoenosis under influence of railway transport]. Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Biol. Ekol. 20(2), 3–9 (in Ukrainian).

Bojko, N., Balazhi, S., Galas, J.L., Koval', G., Koval'chuk, N., Kozlovs'kyj, V., Kolesnyk, A., Legan', O., Romanjuk, N., Suharjev, S., Tot, M.D., Chonka, I., Chundak, S., Shymon, A., 2008. Zabrudnjuvachi ta i'h vplyvy na ekologichno vrazlyvi ekosystemy Verhn'ogo Potyssja [Pollutants and their impact on the ecologically vulnerable ecosystems of the Upper Tysa River basin]. Nired'gaza, Uzhgorod (in Ukrainian).

Brookes, P.C., 1993. The potential of microbiological properties as indicators in soil pollution monitoring. Soil Monitoring 15, 229–254.

Belokon, S.V., 2015. *Drosophila melanogaster* Mg. jak test-ob'jekt skryninhu ksenobiotykiv na akarycydnu aktyvnist' [*Drosophila melanogaster* Mg. as the test-object for screening xenobiotics on acaricidal activity]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(1), 145–155 (in Ukrainian).

Brygadyrenko, V.V., 2006. Vozmozhnosti ispol'zovaniya napochvennyh bespozvonochnyh dlya indikacii gradaciy uvlazhneniya edafotopa v lesnyh ekosistemah [The possibility to use soil invertebrates to indicate soil moisture gradations in the forest ecosystems]. Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 14(1), 21–26 (in Russian).

Brygadyrenko, V., Ivanyshyn, V., 2015. Changes in the body mass of *Megaphyllum kievense* (Diplopoda, Julidae) and the granulometric composition of leaf litter subject to different concentrations of copper. J. Forest Sci. 61(9), 369–376.

Chien, C., Kuo, Y., Chen, C., Hung, C., Yeh, C., Yeh, W., 2008. Microbial diversity of soil bacteria in agricultural field contaminated with heavy metals. J. Environ. Sci. 20(3), 359–363.

Epelde, L., Becerril, J.M., Kowalchuk, G.A., Deng, Y., Zhou, J., Carbisu, C., 2010. Impact of metal pollution and *Thlaspi caerulescens* growth on soil microbial communities. Appl. Environ. Microb. 76(23), 7843–7853.

Frey, B., Stemmer, M., Widmer, F., Luster, J., Sperisen, C., 2006. Microbial activity and community structure of a soil after heavy metal contamination in a model forest ecosystem. Soil Biol. Biochem. 38(7), 1745–1756.

Gülser, F., Erdoğan, E., 2007. The effects of heavy metal pollution on enzyme activities and basal soil respiration of roadside soils. Environ. Monit. Assess. 145(1), 127–133.

Halász, J.L., Chonka, I., Tóth, M.D., Boyko, N., Balázsy, S., 2008. Microorganism and enzyme activities in the soil of landfill sites of Bereg county. Arch. Agron. Soil Sci. 54(5), 465–479.

Hinojosa, M.B., García-Ruiz, R., Carreira, J.A., Dick, R.P., 2009. Utilizing microbial community structure and function to evaluate the health of heavy metal polluted soils. In: Sherameti, I., Varma, A. (eds). Soil heavy metals. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 185–224.

Khudhur, M., 2013. Effect of some pesticides on growth, nitrogen fixation and nifgenes in *Azotobacter chroococcum* and *Azotobacter vinelandii* isolated from soil. J. Toxicol. Environ. Health Sci. 5(9), 166–171.

Kozdrój, J., 1995. Microbial responses to single or successive soil contamination with Cd or Cu. Soil Biol Biochem. 27, 1459–1465.

Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), Sustainable agricultural development. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.

Lenart, A., Wolny-Koładka, K., 2012. The effect of heavy metal concentration and soil pH on the abundance of selected microbial groups within Arcelor Mittal Poland Steelworks in Cracow. Bull. Environ. Contam. Toxicol. 90(1), 85–90.

Malynovs'ka, I.M., Litvin, J.I., 2012. Mikrobni ugrupovannja sirogo lisovogo g'runtu, zabrudnenogo zrostajuchymy dozamy vazhkyh metaliv [Microbial cenoses of grey forest soils contaminated with growing doses of heavy metals]. Gruntoznavstvo 13, 84–91 (in Ukrainian).

Margesin, R., Zimmerbauer, A., Schinner, F., 2000. Monitoring of bioremediation by soil biological activities. Chemosphere 40(3), 339–346.

Nikolajchuk, V.I., 2004. Ekologichnyj stan Zakarpattja. Problemy i perspektyvy [Ecological situation in Transcarpathia. Problems and prospects]. Medium, Uzhgorod (in Ukrainian).

Nikolajchuk, V.I., Kryvcova, M.V., Symochko, L.J., Symochko, V.V., Kolesnyk, A.V., Kolesnyk, O.B., 2009. Kompleksne vyvchennja ekologichnogo stanu zaliznychnyh prymagistral'nyh ekosystem Zakarpattja [A complex study of ecological situation of the railway-side ecosystems of Transcarpathia]. Gruntoznavstvo 10, 13–21 (in Ukrainian).

Płaza, G.A., Nałęcz-Jawecki, G., Pinyakong, O., Illmer, P., Margesin, R., 2010. Ecotoxicological and microbiological characterization of soils from heavy-metal- and hydrocarbon-contaminated sites. Environ. Monit. Assess. 163(1), 477–488.

Rajapaksha, R.M., Tobor-Kapłon, R. M., Bååth, E., 2004. Metal toxicity affects fungal and bacterial activities in soil differently. Appl. Environ. Microb. 70(5), 2966–2973.

Thavamani, P., Malik, S., Beer, M., Megharaj, M., Naidu, R., 2012. Microbial activity and diversity in long-term mixed contaminated soils with respect to polyaromatic hydrocarbons and heavy metals. J. Environ. Manage. 99, 10–17.

Tsvetkova, N.M., Pakhomov, O.Y., Serdyuk, S.M., Yakyba, M.S., 2016. Biologichne riznomanittja Ukrajiny. Dnipropetrovs'ka oblast'. Grunty. Metaly u gruntah [Biological diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Soils. Metalls in the soils]. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Zemlianyi, O.A., 2014. Deyaki osoblyvosti vyvedennya kadmiyu z ekskretsiyamy laboratornykh shchuriv v umovakh eksperymentu [Cadmium excretion in feces of rats at experimental conditions]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 4(3), 55–69 (in Ukrainian).

Zhang, F.-P., Li, C.-F., Tong, L.-G., Yue, L.-X., Li, P., Ciren, Y.-J., Cao, C.-G., 2010. Response of microbial characteristics to heavy metal pollution of mining soils in central Tibet, China. Appl. Soil Ecol. 45(3), 144–151.

Zvjagincev, D.G. (ed.), 1991. Metody pochvennoj mikrobiologii i biohimii [Methods of soil microbiology and biochemistry]. MGU, Moscow (in Russian).

Надійшла до редколегії 14.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 157–163.

doi:10.15421/011619

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 504(292.451)

Можливі екологічно обґрунтовані шляхи збереження та розвитку Українських Карпат

В.І. Ніколайчук[1], М.М. Вакерич[1], М.В. Білкей[1], О.Ф. Чечуй[2], І. Волощук[3]

[1]ДВНЗ «Ужгородський національний університет», Ужгород, Україна
[2]Харківський національний аграрний університет імені В.В. Докучаєва, Харків, Україна
[3]Університет Матея Бела, Банська Бистриця, Словацька Республіка

В Українських Карпатах зосереджена третина лісових запасів України, лісистість цієї території – одна з найвищих у країні (53,5%). Тут росте близько половини генофонду рослин України, багато цінних видів дерев і лікарських рослин. Протягом останніх десятиліть Карпати зазнають дедалі більших втрат, спричинених людською діяльністю. Карпатські ліси опинилися перед загрозою зникнення не тільки через лісорозробки та надмірне випасання худоби на більшості полонин, а й від хімічного забруднення, кислотних дощів (які йдуть і зі сходу, й із заходу), від діяльності великих промислових центрів. Із метою збереження біологічного, фітоценотичного різноманіття та унікальних природних ландшафтів рекреаційного призначення в Карпатах організовано широку мережу заповідних територій різного призначення. Створено 19 національних природних парків, 5 біосферних резерватів і понад 400 менших за площею лісових резерватів і пам'яток природи. Охоронним режимом охоплено 10–14% території Карпат. Збереження біорізноманіття Карпат – нагальна проблема. Структурні зміни економіки регіону мають передбачити посилення рекреаційного значення Українських Карпат для населення не тільки України, а й Центральної та Східної Європи, зменшення техногенного навантаження. Надзвичайно важливе при цьому міжнародне співробітництво всіх країн Карпатського регіону.

Ключові слова: екологія; Українські Карпати; заповідна територія; антропогенне навантаження

Possible ecologically based ways of preserving and developing the Ukrainian Carpathians

V.I. Nikolaichuk[1], M.M. Vakerich[1], M.V. Bilkey[1], O.P. Chechuy[2], I. Voloshchuk[3]

[1]Uzhgorod National University, Uzhgorod, Ukraine
[2]Kharkiv National Agrarian University named after V.V. Dokuchaev, Kharkiv, Ukraine
[3]University of Matej Bel, Banská Bystrica, Slovak Republic

Ukraine has transformed into one of the most environmentally dangerous countries in the world due to the high concentration of industrial production and agriculture and predatory use of natural resources. The current ecological situation in Ukraine is characterized by a deep ecological crisis, which is caused by the laws of operation of the command economy of the former USSR. The majority of the environmental and social indicators of Ukraine are among the worst in Europe. The Carpathian Mountains are among the most significant and interesting landscapes in Europe from the geological and geomorphological, scenic and biological perspectives. The giant arc of the Carpathians begins in southern Romania and passes through Ukraine, Slovakia, Poland, the Czech Republic and Hungary to Austria, crosses

Ужгородський національний університет, вул. Волошина, 32, Ужгород, 88000, Україна
Uzhgorod National University, Voloshyn Str., 32, Uzhgorod, 88000, Ukraine
Tel.: +38-050-955-44-87. E-mail: vakerich@yandex.ru

Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва, вул. Бучми, 24/100, Харків, 61144, Україна
Kharkiv National Agrarian University named after V.V. Dokuchaev, Buchmu Str., 24/100, Kharkiv, Ukraine
Tel.: +38-067-884-84-36. E-mail: chechui@mail.ru

Університет Матея Бела, вул. На Амфітеатр, 1, Банська Бистриця, 974000, Словацька Республіка
University of Matej Bel, Institute of Sciences and Research, Cesta na Amfiteater Str., 1, Banská Bystrica, 974000, Slovak Republik
Tel.: +421-48-446-62-12. E-mail: voloscuk@sopsr.sk

all Eastern and Central Europe. A third of the forest reserves of Ukraine are located in the Ukrainian Carpathians, at 53.5% the percentage of forest cover of the area is among the highest in the country. About 50% of the gene pool of Ukraine's plants, many species of trees and medicinal plants grows there. The geographical location and large area of the rich natural heritage of the Carpathians have multifaceted importance for the conservation of biological, phytocoenotic and landscape diversity and maintaining the ecological balance in the central part of our continent. As with the Alps mountain range, this is an important ecological corridor between Western, Central and Eastern Europe, which promotes the migration of species and their spread into lowland landscapes. In order to preserve biodiversity an inventory of virgin forest ecosystems should be made and strict measures for their protection should be enforced. It is necessary to continue the practice of establishing bilateral areas in cross-border protected areas in order to combine efforts to solve pressing environmental challenges. Conservation of the Carpathians Biodiversity is an urgent problem. Structural changes in the economy of the region are expected to strengthen the recreational value of the Ukrainian Carpathians for the public not only in our country but also in Central and Eastern Europe, reducing the technogenic loading. International cooperation of all countries of the Carpathian region is imperative. The development of tourism in the Carpathians is highly promising, but this should be civilized tourism, taking into account the environmental sustainability of the recreational areas and protected areas.

Keywords: ecology; Ukrainian Carpathians; protected areas; human pressure

Вступ

Історія вчить, що мудрість будь-якого народу проявляється в тому, як зберігаються природні умови його існування та використовуються ресурси, добробут сучасних і майбутніх поколінь. Найважливіша складова частина розвитку суспільства – сприятливий екологічний стан навколишнього середовища. Екологічна ситуація в Україні стає все загрозливішою (Kulbachko et al., 2011). Покоління, що зараз вступає в життя, одержить у спадщину, на жаль, непрості екологічні проблеми, усвідомлення яких необхідне для світосприймання сучасній людині. Україна через високий рівень концентрації промислового виробництва та сільського господарства, а також внаслідок хижацького використання природних ресурсів протягом десятиріч перетворилася на одну з найнебезпечніших в екологічному відношенні країн (Pakhomov et al., 2011). Нинішня екологічна ситуація в нашій державі характеризується як глибока еколого-економічна криза, зумовлена закономірностями функціонування адміністративно-командної економіки колишнього СРСР. Переважна більшість екологічних і соціальних показників України – одні з найгірших серед країн Європи. Зокрема, її територія – найбільше розорана (55% ріллі), що у 2,5 раза перевищує даний показник країн Європи, це саме стосується заповідної території, яка теж у 2,5 раза менша за середньоєвропейську (Bobyliov et al., 2014). За природною рослинністю на одну людину Україна посідає останнє місце (0,35 із них лише 0,20 лісу), площа еродованої ріллі за останні 25 років збільшилася на 33%, вміст гумусу зменшився з 3,5 до 3,2%, двоокису вуглецю на одну людину в Україні викидається утричі більше, ніж у світі, а середня забрудненість її атмосфери у 6,5 раза вища за даний показник у США. Середня тривалість життя українців на 10–12 років менша, ніж у жителів переважної більшості країн Європи.

Гірський рельєф планети Земля займає п'яту частину суходолу. Це умови, де найповніше збереглося природне середовище, що найменшою мірою освоєне людиною. Гори – місце збереження природного біорізноманіття, забезпечення людства чистою прісною водою. Вони дають життєво важливі продукти майже десятій частині людства. Важко переоцінити важливість збереження природної стабільності гірських систем. Одночасно слід наголосити на тому, що гірські річкові басейнові екосистеми надзвичайно вразливі до втручання людини в їх природну стабільність, що сформувалась упродовж тривалого часового проміжку. Особливо в останньому сторіччі людство найактивніше використовує гірські території для отримання деревини, недеревних ресурсів, нафти, газу, різних будівельних матеріалів, а також для рекреації, туризму, бальнеології, полювання на диких тварин і птахів, ловлі риби та інших цілей. Таке всестороннє та багатогранне техногенне навантаження на природні комплекси гір спричинює порушення природних взаємозв'язків, зародження та поширення небезпечних катастрофічних наслідків: ерозії ґрунтів і русел річок, повеней, селів, зсувів, обвалів, осипів, снігових лавин, вітровалів, інвазій шкідників і хвороб лісу тощо.

В Українських Карпатах зосереджена третина лісових запасів України, лісистість цієї території одна з найвищих у країні і становить 53,5%. Тут росте близько 50% генофонду рослин України, багато цінних видів дерев і лікарських рослин. У той же час протягом останніх десятиліть Карпати зазнають дедалі більших втрат унаслідок діяльності людини. Карпатські ліси опинилися перед загрозою зникнення не тільки через лісорозробки та надмірний випас худоби на більшості полонин, а й від хімічного забруднення, кислотних дощів, які йдуть і зі сходу, й із заходу, від діяльності великих промислових центрів у містах Калуш, Стебник, Надвірна, Новий Роздол, Дрогобич, Бурштин, об'єктів Чехії, Словаччини, Польщі, Румунії.

Карпати, поруч з Альпами, належать до найпотужніших і найцікавіших у геолого-геоморфологічному, ландшафтному та біогеографічному відношенні гірських систем на нашому континенті. Гігантська дуга Карпат починається на півдні Румунії і, проходячи через територію України (рис.), Словаччини, Польщі, Чехії та Угорщини до Австрії, перетинає всю Східну та Середню Європу. Загальна площа гірської системи 204 700 км^2, довжина 1 500 км, а ширина коливається в межах 100–350 км. Найвища вершина – г. Герлах (2 665 м н. р. м.), розташована в Словацьких Татрах (Stojko, 2008; Pop, 2002). Залежно від географічного положення та біогеографічних особливостей у межах гірської системи виділені Західні, Східні та Південні Карпати. Західні Карпати розташовані на території Словаччини, Польщі, Чеської Республіки, частково Угорщини (праматранський фітогеографічний округ) та Австрії. Східні Карпати тягнуться від долини Ослави та Лаборця (Словаччина) через територію Західної України до гірського масиву Бучедж і перевалу Предял (1 033 м н. р. м.) у північній частині Румунії. Південні Карпати повністю розташовані на території Румунії. До них відносять також фітогеографічні райони Апушені та Трансильванське

високогір'я. Румунська частина Карпат займає 55% їх площі, словацька – 17%, українська – 11%, польська – 10%, угорська – 4%, чеська – 3%, австрійська – менше 1% (Felbaba-Klushyna, 2009; Felbaba-Klushyna and Nikolajchuk, 2010; Nikolajchuk, 2007; Zastavecka and Zastaveckyi, 1996).

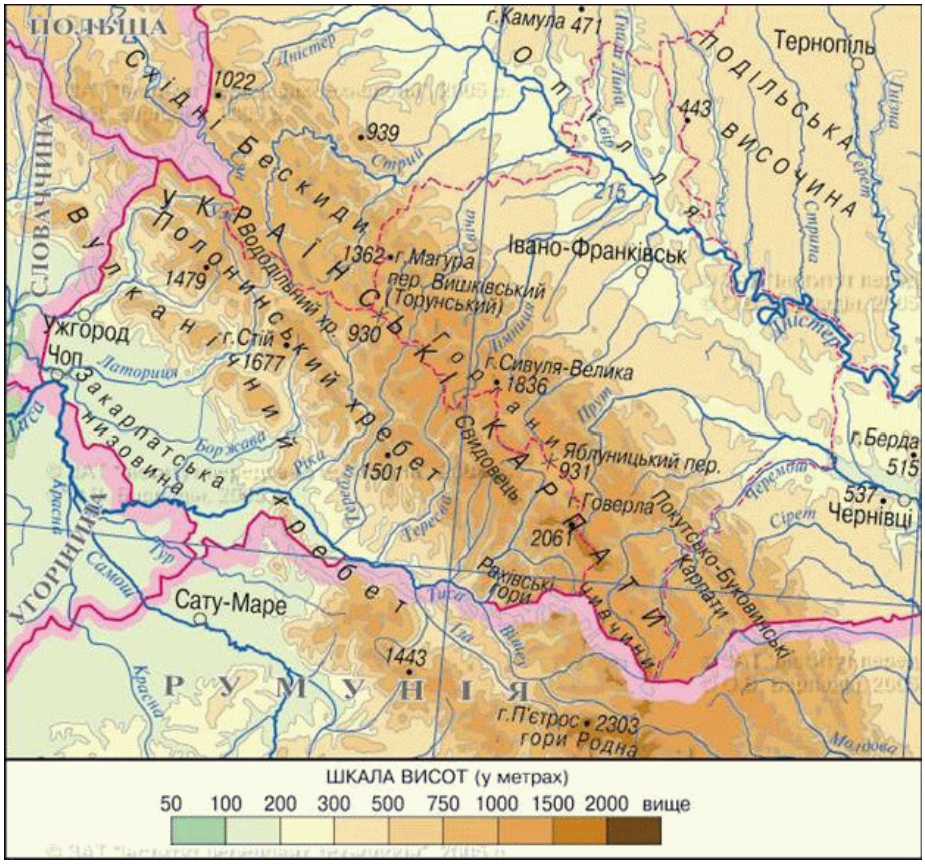


Рис. Карта-схема Українських Карпат

Географічне розташування, значна площа, багата природна спадщина Карпат мають багатогранне значення для збереження біологічного, фітоценотичного та ландшафтного різноманіття та підтримання екологічного балансу в центральній частині нашого континенту. Разом з Альпами ця гірська система – важливий екологічний коридор між Західною, Середньою та Східною Європою, який сприяє міграції біологічних видів та їх поширенню в рівнинні ландшафти. Природні лісові ландшафти Карпат служать рефугіумом для багатьох видів великих ссавців, популяції яких у Західній Європі зникли або стали нечисленними (Golubec', 2003).

Соціально-екологічні аспекти гірської системи

Карпати належать до порівняно молодих гірських систем. Вони виникли в альпійській геосинклінальній зоні у період рухів мезозойської ери. Головна роль у геологічній будові Карпат належить кайнозойським відкладам. Палеогенові верстви цієї ери складають власне Карпати, а неогенові – Прикарпаття та Закарпаття. Археологічні дані свідчать, що в тепліших місцевостях долин і передгір'я Карпат людські поселення були вже 5 тис. років тому. У римських рукописах згадуються народності, які жили тут 2 000 років тому. Сувора природа гір мала неабиякий вплив на спосіб життя горян, які важкою працею були змушені розширювати потрібні для землеробства та скотарства земельні угіддя. У даний період на території Карпат проживає 16–18 млн чоловік, котрі екологічно та економічно залежать від відновних і невідновних природних ресурсів. Це багатоетнічний регіон, в якому живуть румуни, словаки, українці, поляки, угорці, чехи, німці, роми та інші етноси. Мальовничі природні ландшафти Карпат впливають на етнічні особливості горян, які відзначаються своєрідним способом життя, оригінальними традиціями, звичаями, різною духовною та матеріальною культурою.

Починаючи з кінця минулого століття політичні та економічні зміни у країнах Східної Європи зумовили певні зміни у житті гірського населення Карпат. Враховуючи політичні та економічні зміни, які настали в Карпатському регіоні, сучасну ментальність і демократичне мислення гірського населення, слід обґрунтувати нову соціально-економічну стратегію розвитку різних галузей народного господарства. У цьому плані заслуговує на увагу обмін життєвим досвідом горян, які живуть в аналогічних гірських умовах у Швейцарських, Австрійських і Французьких Альпах, щодо ведення гірського землеробства та тваринництва (Nikolajchuk, 2007).

Збереження біорізноманіття Українських Карпат

Збереження різноманіття рослинного та тваринного світу включає, в основному, найважливіші складові еко-

системи – фонові та рідкісні види. Значну роль у підтриманні та збагаченні різноманіття відіграють раритетні види. Оцінка стану будь-якої екосистеми здійснюється за наявністю та чисельністю рідкісних видів, які слугують індикаторами їх стану (Adam et al., 2009; Belal and Springuel, 1996; Cumming, 2007; Mokany et al., 2012). Останнім часом особливо вразливими до антропогенного впливу (в різних його проявах і ступенях впливу) стали раритетні види флори та фауни. Завдяки різноманітній геолого-геоморфологічній будові, сприятливим ґрунтово-кліматичним умовам Карпати відзначаються великим біологічним різноманіттям. Флора регіону нараховує понад 3 980 видів і підвидів судинних рослин, що становить 31,2% флористичного багатства Європи, де відомо близько 12,5 тис. таксонів. У флорі Карпат виявлено 502 види та підвиди ендеміків (12,6% видового складу), які потребують охорони, для збереження біологічного різноманіття континенту (Nikolajchuk, 2007).

Завдяки наявності на значній площі природних ландшафтів Карпати помітні багатим видовим складом хребетних і безхребетних тварин. Тут зберігся найбільший у Європі рефугіум популяцій таких великих ссавців як бурий ведмідь (*Ursus arctos*), вовк (*Canis lupus*), рись (*Lynx lynx*), сарна (*Rupicarpa rupicarpa*), бабак (*Marmota marmota*) та інші, які у Західній Європі стали нечисленними. В останні роки в Польських (Беадський національний парк) та Українських Карпатах (Львівська та Івано-Франківська області) успішно реінтродукована популяція зубрів, яка нараховує понад 200 особин.

Із метою збереження біологічного, фітоценотичного різноманіття та унікальних природних ландшафтів рекреаційного призначення в Карпатах організовано широку мережу заповідних територій різного призначення. Створено 19 національних природних парків, 5 біосферних резерватів і понад 400 територіально менших лісових резерватів і пам'яток природи. Охоронним режимом охоплено 10–14% території Карпат.

У віддалених місцях Карпат збереглися на площі близько 60 тис. га букові (Fagetum sylvaticae), ялицево-букові (Abieto-Fagetum), буково-ялицево-смерекові (Fageto-Abieto-Piceetum) та смерекові (Piceetum abietis) пралісові екосистеми, які мають виняткове науково-природниче значення (Komendar and Stoyjko, 1987; Komendar, 1990). Це «золотий фонд» дикої природи та одночасно природна модель для реконструкції вторинних біологічно нестабільних фітоценозів і ведення лісового господарства на природних засадах (Walentowski, 2013).

Із метою збереження біологічного різноманіття необхідно провести інвентаризацію пралісових екосистем і забезпечити їх охорону. Потрібно продовжувати практику створення у транскордонних областях білатеральних заповідних об'єктів, щоб спільними зусиллями виконувати актуальні природоохоронні завдання. Вивчення динаміки та структури пралісів дуже важливе з позицій «близького до природи» лісівництва та сталого лісокористування, так само як і для захисту природи. Особливо актуальні ці проблеми для гірських лісів, екологічна роль яких надзвичайно важлива не тільки для місцевих ландшафтів, а і для навколишніх територій. Тому обширний за територією, безперервний масив букового пралісу, розташований на території Карпатського біосферного заповідника – унікальне явище для всієї Європи (Korpel, 1995; Commarmot et al., 2005; Farrell et al., 2000).

Із метою відновлення чисельності природних популяцій на кафедрі генетики, фізіології рослин і мікробіології Ужгородського національного університету у 1989 році з ініціативи професора В.І. Ніколайчука створено наукову лабораторію біотехнології еукаріотів, де почали вивчення методів мікроклонального розмноження рідкісних і зникаючих видів лікарських рослин, а також цінних кормових культур, зокрема, особливу увагу приділено таким маловивченим культурам як лядвенець рогатий (*Lotus corniculatus* L.), арніка гірська (*Arnica montana* L.), тирлич жовтий (*Gentiana lutea* L.), росичка круглолиста (*Drosera rotundifolia* L.), шафран Гейфеля (*Crocus heuffelianus* Herb.) та інші.

Проблеми лісокористування в Українських Карпатах

На європейському континенті втрачено 56% лісового покриву та охороняється лише 2% пралісів, а в Карпатах збереглися найбільші в Європі ділянки гірського лісу, найбільші на континенті природні букові, буково-ялицеві лісові екосистеми та найбільші європейські праліси (Vološčuk, 1992; Commarmot et al., 2001; Commarmot and Hamor, 2005). Протягом останніх століть у лісах Карпат відбулися небажані кількісні та якісні зміни, які істотно вплинули на екологічну стабільність природного середовища. Різко зменшилися площі дубових, букових та ялицевих лісів, натомість зросли площі смерекових насаджень (здебільшого монокультур), водорегулювальні властивості яких у 7–17 разів менші, ніж у букових пралісів. Продовжують винищуватися алювіальні ліси, які здатні затримувати та акумулювати понад 50% води на рівнинах. Протягом тривалого періоду у Карпатах істотно знижена верхня межа лісів (на 200–300 м по вертикалі), водозахисна функція яких значно вища, ніж фітоценозів, розташованих нижче. Значне занепокоєння науковців викликають еродовані ґрунти, поява яких у кінцевому результаті спричинює селеві потоки. На нашу думку, першочергове завдання – відновлення трав'яного покриву на еродованих землях і місцях зсувів шляхом закладання на них тривалих і перемінних лук. Саме лядвенець рогатий (*Lotus corniculatus* L.) має перспективу як протиерозійний та водоутримувальний засіб на гірських схилах завдяки розвиненій кореневій системі.

Паводконебезпечність Карпатського регіону

У другій половині XX та на початку XXI століття у горах Центральної Європи помітно активізувалися небезпечні гідрологічні процеси, які в окремих країнах і регіонах спричинили масштабні затоплення прилеглих рівнин, загибель людей і руйнування транспортних магістралей, будівель, господарської інфраструктури (Douben, 2006; Grothmann and Reusswig, 2006). Локальної шкоди також періодично завдають потужні селеві потоки, зсуви гірської породи, просідання акумулятивних форм

рельєфу. Першопричиною виникнення цих процесів безперечно є рясні дощі, особливо тривалі та інтенсивні (Gottesfeld, 1996; Gottesfeld and Gottesfeld, 1990; Benestad and Haugen, 2007; Bruijnzeel, 2004; Nyssen et al., 2009). Спричиняють або посилюють паводки також потужні снігові маси, що швидко тануть у горах під час відлиг (Bates et al., 2008).

Територія Карпат (басейни Тиси, Дністра та Пруту) належить до найбільш паводконебезпечних регіонів Європи (Sosyedko, 2000; Mishhenko, 2009). Формування паводків відбувається тут за впливу фізико-географічних факторів, основні з яких – гідрометеорологічні та орографічні. Не виключаються також антропогенні втручання, направленість яких не завжди відповідає вимогам щодо запобігання паводконебезпечних процесів та стримування їх розвитку (Schad et al., 2012). Значні нахили в гірській частині визначають швидкий розвиток паводків, підйоми рівнів досягають 1,5–2,5 м за 3–4 години. Оскільки річки на рівнині мають малі нахили, паводкові води розливаються тут, затоплюючи великі площі. Паводки завдають значних втрат господарству (Nikolajchuk, 1998, 2004, 2007; Nikolajchuk et al., 1999, 2001, 2015; Nikolajchuk and Grabovskyi, 2000; Kovalchuk et al., 2001; Nikolajchuk and Potish, 2001).

Виникнення повеней і паводків у Карпатах має поліфакторний характер. За висновками наукової комісії з вивчення причин паводка 4–8 березня 2001 року у Закарпатській області та перспективних заходів з уникнення таких катастрофічних явищ у майбутньому, паводки 1998 та 2001 рр. спричинили як мінімум 5 природних і 13 антропогенних чинників. Паводки – результат несприятливого збігу та складної взаємодії низки факторів природного та антропогенного характеру, до яких у першу чергу входять клімат, геологічна будова, рельєф і орографія, стан рослинного покриву, особливості поселення, розселення, заселеності та господарської діяльності людини у річковому басейні.

Особливої гостроти ця проблема набрала під час руйнівного за своєю силою березневого паводка 2001 року, яким знищено десятки кілометрів прируслових насаджень, утворено сотні осередків наносів намулу та гравію, залишків деревини та відходів побутового сміття, змінено русла річок і потоків, знищено сотні гектарів присадибних ділянок і сільгоспугідь.

Слід не тільки констатувати те, що регіональні гідроресурси Закарпаття належать до відповідної частини європейського водного басейну, а відповідним інституціям ЄС, спільно з українськими, слід долучатися до фінансування як вивчення їх стану, так і врегулювання проблеми забруднення. Це – той приклад, коли жоден кордон не зупинить негативного впливу регіонального явища у континентальному аспекті (Semal, 2014, 2015; Shpontak, 2014).

Туризм в Українських Карпатах

Туризм у багатьох країнах – важливий сектор економіки, потужний чинник зростання добробуту населення та регіонального розвитку (Gamper, 1981; Collins, 1999; Price and Kim, 1999; Karadeniz and Somuncu, 2003; Cheng et al., 2004; Cheng et al., 2005; Nepal and Chipeniuk, 2005; Raschke, 2005; Geneletti and Dawa, 2009). Водночас, масовий туризм може бути причиною виникнення серйозних загроз для природного середовища – забруднення довкілля, виснаження окремих ресурсів, руйнація ландшафтів, що склались у регіоні історично (Šomšák et al., 1979; Pickering and Hill, 2007). Джерела загрози – не стільки збільшення кількості відвідувачів, скільки відсутність чітких норм, котрі б дозволили регулювати режими рекреаційного навантаження різних форм на найатракційніші для туристів природні об'єкти.

Туризм у Карпатах – одночасно дуже важлива перспектива розвитку регіону та значна екологічна проблема, особливо для тих територій, які відносять до так званих «гарячих точок» (Nesteruk, 2003). Вплив рекреації відчутний у всіх представлених у Карпатських горах висотних поясах. Однак, з огляду на свою унікальність і вразливість, найбільше зацікавлення та занепокоєння викликає комплекс екосистем високогір'я.

Найпоширеніші форми рекреації у високогір'ї – одноденні виходи-екскурсії в гори та гірський туризм – багатоденні мандрівки з наметами. Головними антропогенними факторами, що негативно впливають на довкілля та біорізноманіття зокрема – витоптування, розкладання вогнищ, влаштування наметових таборів, вирубування дерев і криволісся гірської сосни та вільхи, засмічення, а також збирання лікарських і декоративних рослин.

Безперечно, сталий туризм має потенціал для поєднання збереження природи із сільським розвитком. Запрошення туристів до приїзду та відпочинку у Карпатах веде за собою потребу належного екологічного контролю, обладнання місць відпочинку, привалів.

Висновки

В Українських Карпатах збереглись найбільші за площею в Європі ліси помірного поясу, які ще не зазнали згубного впливу цивілізації, чому сприяла широка та добре організована система державних заповідників і заказників у поєднанні з гармонією співжиття з природою місцевого населення, з його глибокими культурними традиціями. Цей природний заповідник має надзвичайну вагу для збереження природи регіону, проте освоєння прилеглих територій поряд зі зростаючою зневагою місцевого населення до них може зумовати те, що площа природних осередків буде дедалі зменшуватись. Це набуває особливої ваги зараз, коли в Україні суспільство зневажає багаті культурні традиції, дивиться «крізь пальці» на знищення унікальних природних територій. Ці куточки природи, колись передбачливо захищені, можуть нині безповоротно зникнути внаслідок пошматування їх господарськими угіддями. Для зменшення небезпеки та збереження ще на довгий час цілісності цієї екологічної системи потрібно застосувати комплексну програму охорони навколишнього середовища, яка б припинила фрагментацію території заповідника та стримувала господарське освоєння прилеглих земель. Зараз Україна може та повинна реально стати гарантом поліпшення стану всіх регіонів країни, виходу з важкої еколого-економічної кризи. Все це можливо за умов нормування нового екологічно орієнтованого господарського механізму, встановлення пріоритету закону та територіального управління у пи-

таннях природокористування та охорони довкілля. Збереження біорізноманіття Карпат – нагальна проблема. Структурні зміни економіки регіону мають передбачити посилення рекреаційного значення Українських Карпат для населення не тільки нашої країни, а й Центральної та Східної Європи, зменшення техногенного навантаження. Надзвичайно важливе при цьому міжнародне співробітництво всіх країн Карпатського регіону. Вельми перспективний розвиток туризму в Карпатах, але туризму цивілізованого, з урахуванням екологічної стійкості рекреаційних зон і заповідних територій.

Бібліографічні посилання

Adam, C.A., Heather, M.K., Eric, R.Y., Jeremy, T.K., 2009. Predicting the future of species diversity: Macroecological theory, climate change, and direct tests of alternative forecasting methods. Ecography 32(1), 22–33.

Bates, B.C., Kundzewicz, Z.W., Wu, S., Palutikof, J.P., 2008. Climate change and water. Technical paper of the Intergovernmental panel on climate change. IPPCC Secretariat, Geneva.

Belal, A., Springuel, I., 1996. Economic value of plant diversity in arid environments. Nature and Resources 31(1), 33–39.

Benestad, R.E., Haugen, J.E., 2007. On complex extremes: Flood hazards and combined high spring-time precipitation and temperature in Norway. Clim. Change 85, 381–406.

Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyi, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).

Bruijnzeel, L.A., 2004. Hydrological functions of tropical forests: Not seeing the soil for the trees? Agric. Ecosyst. Environ. 104, 185–228.

Cheng, L., Li, S.M., Gan, L., Liu, H.Y., 2004. Research on tourism security management system. Progress in Safety Science and Technology 10, 2565–2570.

Cheng, Z.H., Zhang, J.-T., Wu, B.H., Niu, L.Q., 2005. Relationship between tourism development and vegetated landscapes in Luya Mountain Nature Reserve, Shanxi, China. Environmental Management 36(3), 374–381.

Collins, A., 1999. Tourism development and natural capital. Ann. Tourism Res. 26, 98–109.

Commarmot, B., Bachofen, H., Bundziak, Y., Bürgi, A., Ramp, B., Shparyk, Y., Sukhariuk, D., Viter, R., Zingg, A., 2005. Structures of virgin and managed beech forests in Uholka (Ukraine) and Sihlwald (Switzerland): A comparative study. For. Snow Landsc. Res. 79, 45–56.

Cumming, G.S., 2007. Globla biodiversity scenarios and landscape ecology. Landsc. Ecol. 22, 671–685.

Douben, K.J., 2006. Characteristics of river floods and flooding: A global overview, 1985–2003. Irrig. Drain. 55(1), 9–21.

Farrell, E.P., Führer, E., Ryan, D., Andersson, F., Hüttl, P.P., 2000. European forest ecosystems: Building the future on the legacy of the past. Forest Ecol. Manag. 132, 5–20.

Felbaba-Klushyna, L.M., 2009. Oxorona pryrody ekosystemy verxivya basejnu r. Tysy (Zakarpattya) [Nature protection of ecosystems upper basin Tisa (Transcarpathia)]. Visn. Uzhgorod Univ. Ser. Biol. 26, 248–261 (in Ukrainian).

Gamper, J.A., 1981. Tourism in Austria – A case study of the influence of tourism on ethnic relations. Ann. Tourism Res. 8(3), 432–446.

Geneletti, D., Dawa, D., 2009. Environmental impact assessment of mountain tourism in developing regions: A study in Ladakh, Indian Himalaya. Environ. Impact Asses. 29(4), 229–242.

Golubec', M.A., 2003. Biotichna riznomanitnistj i naukovi pidkhodi do ïi zberezhennya [Biotic diversity and scientific approaches to its preservation]. Liga Pres, Lviv (in Ukrainian).

Gottesfeld, A.S., 1996. British Columbia flood scars: Maximum flood-stage indicators. Geomorphology 14, 319–325.

Gottesfeld, A.S., Gottesfeld, L.D., 1990. Floodplain dynamics of a wandering river, dendrochronology of the Morice River, British Columbia, Canada. Geomorphology 3, 159–179.

Grothmann, T., Reusswig, F., 2006. People at risk of flooding: Why some residents take precautionary action while others do not. Nat. Hazards 38, 101–120.

Karadeniz, N., Somuncu, M., 2003. Approaches for preservation of mountainous areas in Turkey case study: Kaçkar Mountains (Turkey). Montagnes Méditerranénnes 17, 89–90.

Komendar, V.I., 1990. Problemi rezhimu zapovidnikh teritoriyj [Problems regime of protected areas]. Ukrainian Botanical Journal 47(6), 70–71 (in Ukrainian).

Korpel, S., 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. Gustav Fisher, Stuttgart, Jena, New York.

Kovalchuk, A.A., Nikolajchuk, V.I., Krochko, Y.I., Bojko, M.M., 2001. Prychyny katastrofichnyx pavodkiv u Zakarpatti ta perspektyvy yixnogo unyknennya u majbutnomu [The causes of the disastrous floods in Transcarpathia and their prospects of avoiding in future]. Visn. Uzhgorod. Univ. Ser. Biol. 9, 5–20 (in Ukrainian).

Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), Sustainable agricultural development. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.

Mokany, K., Harwood, T.D., Williams, K.J., Ferrier, S., 2012. Dynamic macroecology and the future for biodiversity. Glob. Change Biol. 18, 3149–3159.

Nepal, S.K., Chipeniuk, R., 2005. Mountain tourism: Toward a conceptual framework. Tourism Geographies 7(3), 313–333.

Nesteruk, Y.Y., 2003. Rekreaciyjne vikoristannya Ukraïnsjkikh Karpat u konteksti okhoroni bioriznomanittya [Recreational use of Ukrainian Carpathians in the context of biodiversity conservation]. Ekologichni Problemi Ukraïnsjkikh Karpat 12, 273–280 (in Ukrainian).

Nikolajchuk, V.I., 1998. Oxorona dovkillya – najvazhlyvishe zavdannya sogodennya [Environmental protection is the most important task today]. Visn. Uzhgorod. Univ. Ser. Biol. 5, 104–105 (in Ukrainian).

Nikolajchuk, V.I., 2004. Ekologichnyj stan Zakarpattya. Problemy i perspektyvy [Ecological state of Transcarpathia. Problems and prospects]. Medium, Uzhgorod (in Ukrainian).

Nikolajchuk, V.I., 2007. Ekologichni problemy Karpat ta shlyakhy imovirnogo jikh podolannya [Environmental issues of Carpathians and ways to overcome them]. Visn. Uzhgorod. Univ. Ser. Biol. 21, 6–13 (in Ukrainian).

Nikolajchuk, V.I., Vakerich, M.M., Shpontak, J.M., Karpyuk, M.K., 2015. Suchasniyj stan vodnikh resursiv Zakarpattya [The current state of water resources of Transcarpathia]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 23(2), 91–99 (in Ukrainian).

Nyssen, J., Poesen, J., Deckers, J., 2009. Land degradation and soil and water conservation in tropical highlands. Soil Till. Res. 103(2), 197–202.

Pakhomov, O.Y., Gasso, V.Y., Goloborodko, K.K., Poljakov, M.V., Grycan, Y.I., Bulakhov, V.L., Brygadyrenko, V.V., Kljuchko, Z.F., Mezhzherin, S.V., Novicky, R.O., Pysanec, Y.M., Pljushh, I.G., Ponomarenko, O.L., Puchkov, O.V., Radchenko, V.G., 2011. Chervona knyga Dnipropetrovskoi oblasti. Tvarynnyj svit [The red book of Dnipropetrovsk region. Animals]. New Print, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Pickering, C.M., Hill, W., 2007. Impacts of recreation and tourism on plant biodiversity and vegetation in protected areas

in Australia. Journal of Environmental Management 85, 791–800.
Pop, S.S., 2002. Pryrodni resursy Zakarpattya [Natural resources of Transcarpathia]. Spektral, Uzhgorod (in Ukrainian).
Price, M.F., Kim, E.G., 1999. Priorities for sustainable mountain development in Europe. Int. J. Sust. Dev. World 6(3), 203–219.
Raschke, N., 2005. Environmental impact assessment as a step to sustainable tourism development. WIT Transaction on Ecology and the Environment 84, 303–313.
Schad, I., Schmitter, P., Saint-Macary, C., Neef, A., Lamers, M., Nguyen, L., Hilger, T., Hoffmann, V., 2012. Why do people not learn from flood disasters? Evidence from Vietnam's northwestern mountains. Nat. Hazards 62(2), 221–241.
Semal, V.J. (ed.), 2014. Dopovid pro stan navkolyshnogo pryrodnogo seredovyshha Zakarpatskoyi oblasti za 2013 rik [Report on Environmental Transcarpathian region by 2013]. Departament ekologiyi ta pryrodnyh resursiv Zakarpatskoyi oblderzhadministraciyi, Uzhgorod (in Ukrainian).
Semal, V.J. (ed.), 2015. Ekologichnyj pasport Zakarpatskoyi oblasti [Environmental passport Transcarpathian region]. Departament ekologiyi ta pryrodnyh resursiv Zakarpatskoyi oblderzhadministraciyi, Uzhgorod (in Ukrainian).
Shpontak, J.M., 2014. Monitoryng dovkillya v Zakarpatskij oblasti. Informacijno-analitychnyj zvit za 2013 rik [Environmental Monitoring in Zakarpattia region. Information Analytical Report for 2013]. Departament ekologiyi ta pryrodnyh resursiv Zakarpatskoyi oblderzhadministraciyi, Uzhgorod (in Ukrainian).
Šomšák, L., Kubíček, F., Háberová, I., Majzlanová, E., 1979. The influence of tourism upon the vegetation of the High Tatras. Biológia (Bratislava) 34, 571–582.
Stojko, S.M., 2000. Prychyny katastrofichnyx pavodkiv u Zakarpatti ta systema ekologichnyx profilaktychnyx zaxodiv yix poperedzhennya [The causes of the disastrous floods in Transcarpathia and ecological system of preventive measures to prevent them]. Ukrainian Botanical Journal 57(1), 11–21 (in Ukrainian).
Stojko, S.M., 2008. Zberezhennya biologichnogo riznomanittya ta ekologichnogo balansu i pidtrymannya stalogo rozvytku v Karpatakh [Preservation of biological diversity and maintenance of ecological balance and sustainable development in the Carpathians]. Visn. Uzhgorod. Univ. Ser. Biol. 24, 5–10 (in Ukrainian).
Vološčuk, I., 1992. Biological diversity in the Carpathians. Oecol. Mont. 2, 43–47.
Walentowski, H., Schulze, E., Teodosiu, M., Bouriaud, O., von Heßberg, A., Bußler, H., Baldauf, L., Schulze, I., Wäldchen, J., Böcker, R., Herzog, S., Schulze, W., 2013. Sustainable forest management of Natura 2000 sites: A case study from a private forest in the Romanian Southern Carpathians. Ann. For. Res. 56(1), 217–245.
Zastavecka, O.V., Zastaveckyi, B.I., 1996. Geografiya Zakarpatskoyi oblasti [Geography of Transcarpathian region]. Pidruchnyky and Posibnyky, Ternopil (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 27.02.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 164–172.

doi:10.15421/011620

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 595.7.082.26

Новые подходы к контролю качества культур насекомых при разведении

Т.Ю. Маркина

Харьковский национальный педагогический университет имени Г.С. Сковороды, Харьков, Украина

Предложены новые способы контроля качества культур на основе правила зависимости интенсивности таксисов от уровня жизнеспособности насекомых. На породах тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) и лабораторной культуре непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) проведены испытания предложенных способов контроля и прогнозирования жизнеспособности биоматериала. Гусеницы высокожизнеспособных пород тутового шелкопряда демонстрируют более высокую интенсивность хемотаксиса. Интенсивность проявления таксисов может рассматриваться как критерий состояния популяции. Тестирование гусениц-«мурашей» по интенсивности хемотаксиса обеспечивает контроль жизнеспособности на всех стадиях. Оценка интенсивности хемотаксиса имаго самцов на половой феромон самки позволяет отобрать наиболее физиологически качественный материал для скрещивания, а также прогнозировать жизнеспособность потомства. Усовершенствован способ отбора биоматериала по интенсивности хемотаксиса путем сокращения времени отбора гусениц с 30 до 15 минут и их предварительного голодания. Отмечено достоверное повышение жизнеспособности пород гибридов тутового шелкопряда при данном способе отбора в весенний и летний выкормочные сезоны. Апробирован новый экспресс-метод отбора исходного биоматериала при закладке культур насекомых, базирующийся на положительной корреляции показателей жизнеспособности насекомых и интенсивности их трофотаксиса. Экспериментально установлено, что показатели интенсивности хемотаксиса и жизнеспособности соответствуют определенному уровню гетерозиготности популяции. Установленный факт может быть использован для мониторинга состояния естественных популяций насекомых в зонах с высокой антропогенной нагрузкой.

Ключевые слова: разведение насекомых; контроль качества; таксисы; жизнеспособность

New approaches to quality control for cultures of insects for rearing

T.Y. Markina

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

An analytical review of existing methods of quality control for cultures of insects for rearing is presented. It is shown that there is a need to search for new approaches to solving this problem. The suggested methods for quality control for insect cultures are based on the rule of taxis intensity dependence on insect viability level. Testing of new methods of control and prediction of biological material viability was carried out on several breeds of silkworm (*Bombyx mori* L.) and a laboratory culture of the gypsy moth (*Lymantria dispar* L.). It was established that the caterpillars of silkworm breeds with high viability show higher chemotaxis intensity. It was found that intensity of taxis manifestation can be considered as a criterion of population condition. Selection of the most promising breeds of silkworm can be carried out at the moment of hatching without expensive rearing. It was shown that testing of neonate caterpillars by chemotaxis intensity provides the control of viability in all stages of insect development. Evaluation of chemotaxis intensity of adult males on female sex pheromone gives the possibility to select the specimens with the highest physiological properties for hybridization as well as to predict viability for progeny. The method of biological material selection by chemotaxis intensity was improved due to decrease the time of selection from 30 to 15 minutes and preliminary starvation of these insects. Positive correlation was evaluated between general viability of silkworm culture and intensity of chemotaxis of neonate larvae to the smell of mulberry leaf during 15 minutes after 12 hours of starvation. A significant increase of viability for silkworm breeds and hybrids was registered using such selection method during the spring and summer rearing. This selection method can be used also for assessment of culture viability. A new express-method of biological material selection for insect cultures establishment has been approbated. It is based on the positive correlation between insect viability parameters and their trophotaxis intensity. It is shown that for establishment of a laboratory culture of gypsy moth it is necessary to obtain the material from populations with the highest chemotaxis intensity. It was experimentally proved that parameters of chemotaxis intensity and insect viability reflect a certain level

Харьковский национальный педагогический университет имени Г.С. Сковороды, ул. Алчевских, 29, Харьков, 61002, Украина
H.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University, Alchevskih Str., 29, Kharkov, 61002, Ukraine
Tel.: +38-050-103-22-52. E-mail: t.yu.markina@gmail.com

of population heterozygosity. The higher is the intensity of chemotaxis, the higher is the relative level of population heterozygosity. This fact gives the possibility to determine the level of heterozygosity for artificial insect populations by testing larvae for chemotaxis intensity. This method may be suitable for monitoring of natural populations condition in zones with intensive anthropogenic loading.

Keywords: insect cultivation; quality control; taxis; viability

Введение

В технической энтомологии контроль качества массовых культур насекомых является важнейшим условием эффективности производства. Он включает проверку соответствия выращиваемых насекомых требованиям стандарта, а также специальный контроль (Zlotin and Chepurnaya, 1994). В настоящий момент, несмотря на имеющийся арсенал методов контроля, эти вопросы в технической энтомологии остаются наименее разработанными (Chambers and Ashley, 1984; Leppla and Ashley, 1989; Zlotin and Golovko, 1998).

Программы массового разведения насекомых традиционно делят на несколько категорий (Zlotin, 1981; Raubenheimer and Rothman, 2013; Ghosh et al., 2014), в связи с чем контроль качества должен учитывать их целевое назначение (Zlotin and Chepurnaya, 1994). Составляющей каждой программы разведения являются два технологических процесса: производство насекомых для целевого использования (массовая культура) и для воспроизводства (маточная культура) (Monastyrskij and Gorbatovskij, 1991). В этой связи критерии контроля качества, используемые в настоящий момент, также делят на общие и целевые. Общие критерии оценивают степень приспособленности культуры к искусственным условиям разведения (техноценозу) и возможность ее воспроизводства, а целевые – степень эффективности культуры при ее применении (Golovko et al., 1995).

В обширной литературе отражены попытки создания методов контроля, которые позволили бы непрерывно следить за качеством культур насекомых (Makarenko, 1975; Bush and Nesk, 1976; Hoy, 1976; Huetted, 1976; Greenberg and Podberezskaya, 1980, 1983; Zlotin, 1981; Adashkewitch, 1988; Tamarina, 1987; Leppla and Ashley, 1989; Greenberg, 1991; Belyakova and Kozlova 2010; Mass Productions…, 2013). В настоящее время для контроля более широко используют традиционные методы, при которых главным условием объективности критериев, взятых для оценки качества, является глубокое и всестороннее знание биологических особенностей видов, как в искусственных, так и в естественных условиях.

При этом большое значение имеет контроль качества полученного биоматериала, в частности, его жизнеспособность, во многом определяющая продуктивность культуры. Разнообразие популяций насекомых в естественных экосистемах позволяет им успешнее адаптироваться к изменяющимся услоиям среды (Korolev and Brygadyrenko, 2014). Морфологическое, физиологическое и генетическое разнообразие популяций является их адаптацией к изменчивому составу кормов (Brygadyrenko and Nazimov, 2014, 2015; Svyrydchenko and Brygadyrenko, 2014; Reshtnyak, 2015), воздействию разных поллютантов (Kulbachko et al., 2011; Brygadyrenko and Ivanyshyn, 2015), урбанизации и комплексному промышленному загрязнению экосистем (Brygadyrenko and Reshetniak, 2014). В связи с этим разрабатываются методы оценки жизнеспособности культур насекомых на разных стадиях развития. Так, в культуре тутового шелкопряда на стадии яйца оценивают жизнеспособность по количеству отрожденных личинок (Danshina, 2000) или по глубине диапаузы (Galanova et al., 1998). На стадии личинки используют методы оценки жизнеспособности культуры тутового шелкопряда по состоянию гемолимфы; по устойчивости к инфекционным заболеваниям (Golovko et al., 1992), по интенсивности хемотаксиса (Ostapenko and Zlotin, 2000; Zub et al., 2004). На стадии куколки жизнеспособность оценивают по максимальным и минимальным показателям массы куколки (Samokhvalova, 1980) или по количеству в партии коконов-«глухарей» (Petrova et al., 1999). На стадии имаго жизнеспособность оценивают по продолжительности жизни имаго, по чувствительности к запаху полового феромона самок (Zlotin and Kirichenko, 1987; Zlotin and Boychuk, 1997). В работе Т.В. Сафоновой (Safonova, 2002) убедительно показано, что объективная оценка жизнеспособности пород и гибридов возможна только при параллельном проведении выкормки на оптимальном и пессимальном агрофоне. Это связано с тем, что при благоприятных факторах среды, обеспечивающих оптимальную жизнедеятельность организма, меняется характер стабилизирующего отбора (Zlotin, 1981, Galanova et al., 1998), в связи с чем жизнеспособность культур потенциально падает.

В 1994 году сформулированы биологические основы контроля качества и предложен индекс общей жизнеспособности культуры как важнейший показатель, определяющий качество всех культур при реализации большинства программ разведения (Zlotin and Chepurnaya, 1994). Использование такого подхода позволяет оценить качество культуры по результатам выкормки, а также уменьшить количество контролируемых параметров. Однако недостатком данного способа является его высокая трудоемкость, требующая материальных затрат на проведение полной выкормки. Имеются немногочисленные данные, связанные с особенностями технологического процесса производства зерновой моли (Greenberg and Podberezskaya, 1980, 1983; Vorontzova, 1984; Adashkewitch, 1988). Разработан экспресс-метод оценки технологического процесса производства зерновой моли (Greenberg, 1991). Заслуживают внимания биофизические и биохимические методы контроля качества культур насекомых (Polivtsev and Gulij, 1986), контроль по гемолимфе с использованием ионного анализатора, исследование динамики активности тирозиназы и дофаоксидазной активности в онтогенезе комнатной мухи и медоносной пчелы (Benkovskaya et al., 2006; Saltykova et al., 2007).

Анализ имеющихся публикаций свидетельствует о том, что поиск новых эффективных способов контроля культур насекомых и разработка экспресс-методов определения их состояния являются актуальными. По нашему мнению, необходим новый подход к изучению данной проблемы, базирующийся на механизмах поддержания гомеостатических свойств искусственных популяций и их связи с показателем жизнеспособности

(Markina and Benkovskaya, 2015). Комплексные исследования динамики структурных параметров искусственных популяций насекомых показали их разнокачественность по реакции на кормовой раздражитель (Haiduk et al., 2003). В дальнейшем нами экспериментально обоснованно правило зависимости интенсивности проявления таксисов насекомых от жизнеспособности популяции (Zlotin and Markina, 2009; Markina and Zlotin, 2010). В практическом аспекте интенсивность проявления таксисов может рассматриваться как критерий жизнеспособности популяции и использоваться для прогноза динамики численности и контроля качества биоматериала.

В этой связи целью нашей работы явилось экспериментальное обоснование эффективности нового подхода к контролю качества культур насекомых, базирующегося на зависимости между интенсивностью таксисов насекомых и их жизнеспособностью.

Материал и методы исследований

Исследования проводили на породах тутового шелкопряда (*Bombyx mori* Linnaeus, 1758 (Lepidoptera, Bombycidae) – Б-2 улучшенная (Б-2 ул.), Б-1улучшенная (Б-2 ул.), Мерефа 6, Украинская 11, Украинская 12, Украинская 14, Украинский 2, Скороспелая 2 и гибридах – Украинский 14 х Украинская 20, Украинский 21 х Мерефа 6, Мерефа 6 х Мерефа 7.

Часть исследований проводили с лабораторными культурами и выборками природных популяций непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758)) (Lepidoptera, Lymantriidae). Выбор объектов исследования обусловлен большим практическим значением данных видов насекомых. Тутовый шелкопряд – продуцент сырья и продуктов питания для животных и человека (Golovko et al., 1998; Raubenheimer and Rothman, 2013; Ghosh et al., 2014). Непарный шелкопряд – опасный и широко распространенный фитофаг, наносящий значительный урон лесному и садово-парковому хозяйству многих областей Украины (Meshkova, 2009). Культуру непарного шелкопряда выращивают для решения задач биологического метода защиты растений – наработки энтомопатогенных препаратов, применение которых значительно снижает химическую нагрузку на экосистемы.

Биоматериал (кладки непарного шелкопряда) отбирали из очагов разной фазы градации: Купянский лесхоз Харьковской области – начало роста численности; Цюрупинское лесничество Херсонской области – фаза кризиса. Насекомые культивировались по общепринятым методикам (Golovko et al., 1998; Dubko, 1995).

В экспериментах с тутовым и непарным шелкопрядами каждый вариант опытов насчитывал три повторности: по 50 мг гусениц для тутового шелкопряда (110 штук на одну повторность) и десять повторностей по 25 гусениц для непарного шелкопряда. В ходе эксперимента учитывали следующие показатели: жизнеспособность яиц (%), жизнеспособность гусениц (%), жизнеспособность куколок (%), общую жизнеспособность (%), интенсивность хемотаксиса (шт. за 30 мин), среднюю плодовитость самок (шт.), урожай коконов (кг с 1 г грены), среднюю массу кокона (г). Жизнеспособность яиц определяли как отношение гусениц, вышедших из яиц, к общему количеству яиц, взятых для опыта, жизнеспособность гусениц – как отношение числа окуклившихся гусениц (давших здоровую куколку) к исходному количеству гусениц, взятых в эксперименте, жизнеспособность куколок – как отношение количества бабочек, вышедших из куколок, к общему количеству куколок.

Общую жизнеспособность рассчитывали по оригинальной формуле (Golovko et al., 1995). Интенсивность проявления таксиса определяли по количеству особей, прореагировавших на раздражитель.

Изучение трофотаксиса тутового и непарного шелкопрядов при контроле качества на стадии гусеницы и прогнозировании жизнеспособности биоматериала. Для установления связи между интенсивностью трофотаксиса и уровнем жизнеспособности особей изучаемых видов использован отбор гусениц после выхода из яйца на пергаментную бумагу, натертую кормовым растением (Ostapenko and Zlotin, 2000). Для тутового шелкопряда как привлекающий сигнал использовали листья шелковицы белой (*Morus alba* L.), для непарного шелкопряда – дуба обыкновенного (*Quercus robur* L.). На выкормку отбирали гусениц (как наиболее чувствительных), которые на протяжении 30 минут переползли на не натертую сторону бумаги (ослабление интенсивности привлечения). В контрольном варианте отбирали гусениц, перешедших на натертую сторону бумаги. За 30 минут это составляет 100% особей. Отбор экспериментального материала проводили с 6 до 8 часов утра. Для натирания бумаги использовали зрелый лист шелковицы и дуба, срезанный в естественных условиях произрастания непосредственно перед экспериментом.

Изучение чувствительности самцов к половому феромону самок у тутового шелкопряда при контроле качества на стадии имаго. До начала работ готовили экстракт полового аттрактанта самок тутового шелкопряда согласно методике Elizarov and Barybkina (1974). В качестве растворителя использовали метиленхлорид. Концентрация экстракта составляла в 1 $см^3$ растворителя пяти желез вергильных самок. Методом разведения активность полученного экстракта доведена до $1*10^{-12}$ – $1*10^{-14}$. Самцов переносили в помещение, в котором до этого никогда не было самок, и рассаживали их на листы бумаги (4 повторности по 100 шт.) на расстоянии 5 см друг от друга. Далее к антеннам самца на расстоянии 2 см подносили кончик стеклянной палочки, предварительно погруженный в экстракт полового аттрактанта самок с активностью $1*10^{-12}$. Тестирование проводили через два часа после выхода самцов в утреннее время (с 8 до 10). О наличии ответной реакции самца судили по тестовым признакам – движение антенн, передних лапок, подгибание брюшка, «танец ухаживания». Самцов, реагировавших на аттрактант, спаривали с самками. Потомство самок, спаренных с самцами контрольного (без отбора на аттрактант) варианта и варианта, в котором производили отбор, выращивали отдельно.

Выращивание насекомых проводили по общепринятым методикам. Гигротермические условия содержания соответствовали оптимуму для вида (Golovko et al., 1998; Zlotin et al., 2000).

Статистическую обработку полученных данных проводили, используя однофакторный дисперсионный анализ с помощью программы Statistica 6.0.

Результаты и их обсуждение

Для экспериментального подтверждения возможности контроля жизнеспособности культуры тутового шелкопряда, используя в качестве критерия интенсивность таксисов, провели опыты с четырьмя породами. После выхода гусениц из яиц по указанной выше методике определяли интенсивность их хемотаксиса. В дальнейшем была проведена выкормка данных пород и установлены биологические показатели культуры. В ходе эксперимента отмечена достоверная разница интенсивности хемотаксиса у отдельных пород (табл. 1). Наиболее интенсивно на запах листа шелковицы реагировали породы Б-2 улучшенная и Б-1 улучшенная. Изучение влияния отбора на общую жизнеспособность культуры позволило установить прямую позитивную зависимость между интенсивностью хемотаксиса гусениц-«мурашей» и общей жизнеспособностью культуры. Этот факт дает основания утверждать, что показатель интенсивности хемотаксиса действительно может быть использован для контроля состояния культуры тутового шелкопряда на стадии гусеницы при ее выходе из яйца.

Таблица 1

Зависимость биологических показателей тутового шелкопряда от интенсивности хемотаксиса гусениц-«мурашей»

Порода	Интенсивность хемотаксиса, %	Жизнеспособность, %				Урожай коконов с 1 г гусениц, кг
		грены	гусениц	куколок	общая	
Б-2 улучшенная	61,0 ± 2,40*	98,0 ± 0,58	94,7 ± 1,96	99,0 ± 0,58	91,8 ± 1,68*	3,6 ± 0,38*
Украинская-11	37,0 ± 0,88	95,3 ± 0,33	87,9 ± 1,23	100,0 ± 0,00	83,8 ± 1,08	2,5 ± 0,13
Б-1 улучшенная	47,0 ± 0,58*	98,7 ± 0,33	88,8 ± 1,29	99,6 ± 0,43	87,3 ± 0,96*	2,5 ± 0,17
Мерефа 6	17,3 ± 0,88	97,3 ± 0,67	56,6 ± 1,79	100,0 ± 0,00	55,1 ± 1,43	2,6 ± 0,07

Примечание: * $P < 0,001$.

Таким образом, существует возможность отбора наиболее перспективного для выкормки биоматериала. В наших экспериментах наиболее перспективной оказалась порода Б-2 улучшенная, в которой 61% гусениц-«мурашей» прореагировали на запах листа шелковицы. Общая жизнеспособность этой породы на выкормке была достоверно выше (на 4,6%), чем породы Б-1 улучшенная ($P < 0,001$), на 8,04% выше породы Украинская-11 ($P < 0,001$) и на 36,8% – породы Мерефа 6 ($P < 0,001$). Достоверно выше был и показатель урожая коконов породы Б-2 улучшенная. Установленная ранее связь между сенсорной чувствительностью взрослых самцов и жизнеспособностью гусениц (Zub, 2004), по нашему мнению, также может быть эффективным критерием оценки культуры тутового шелкопряда, но только на стадии имаго. Тестирование имаго-самцов по чувствительности к минимальной концентрации полового феромона самки (1×10^{-12}) показало отличия в интенсивности хемотаксиса у испытанных пород (табл. 2).

Таблица 2

Зависимость биологических показателей тутового шелкопряда от интенсивности реакции имаго самцов на половой феромон самок

Порода	Интенсивность хемотаксиса,%	Жизнеспособность, %				Урожай коконов с 1 г гусениц, кг
		грены	гусениц	куколок	общая	
Б-2 улучшенная	65,0 ± 1,20	94,3 ± 1,67	87,1 ± 0,47	100,0 ± 0,00	82,2 ± 0,44	3,9 ± 0,06
Украинская-11	68,0 ± 0,89	96,7 ± 1,34	90,3 ± 1,63	97,4 ± 0,99	85,0 ± 0,63	3,4 ± 0,22
Б-1 улучшенная	74,0 ± 0,78**	96,7 ± 1,77	96,3 ± 1,38*	94,4 ± 1,87	88,0 ± 2,91*	4,4 ± 0,19**
Мерефа 6	53,0 ± 1,40	93,0 ± 1,21	74,6 ± 2,06	90,7 ± 1,74	61,9 ± 1,16	2,9 ± 0,08

Примечание: * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,001$.

Наибольшую интенсивность хемотаксиса продемонстрировали самцы породы Б-1 улучшенная. После проведения выкормки потомства, полученного от таких самцов, отмечено достоверное ($P < 0,001$) превышение показателя общей жизнеспособности культуры по сравнению с породами, самцы которых обнаруживали меньшую интенсивность хемотаксиса. Это свидетельствует о взаимосвязи между физиологическим состоянием насекомых родительского поколения и жизнеспособностью полученного от них потомства. Показатели урожая коконов у высокожизнеспособной породы были выше в среднем на 1 кг.

Таким образом, показана возможность использования правила зависимости интенсивности таксисов от жизнеспособности насекомых при выборе для промышленного производства наиболее перспективных пород тутового шелкопряда и контроля качества культуры. Тестирование гусениц-«мурашей» по интенсивности хемотаксиса обеспечивает контроль жизнеспособности на стадии гусеницы. Оценка имаго позволяет отобрать наиболее физиологически качественный материал для скрещивания, а также прогнозировать жизнеспособность потомства.

В дальнейшем нами усовершенствована существующая методика отбора гусениц по интенсивности хемотаксиса. Первоначально предложенная Л.Н. Остапенко и А.З. Злотиным методика (Ostapenko and Zlotin, 2000) предусматривает отбор гусениц-«мурашей» по интенсивности хемотаксиса на запах листа шелковицы в течение 30 минут. По нашему мнению, сокращение времени отбора с 30 до 15 минут в сочетании с выдерживанием гусениц в течение 12 часов после выхода из грены без корма позволит выделить из общего количества наиболее подвижных и жизнеспособных особей. Это даст возможность прогнозировать жизнеспособность пород и гибридов тутового шелкопряда по количеству гусениц-

«мурашей», демонстрирующих хемотаксис в течение 15 минут после 12-часового голодания.

Мы провели экспериментальную оценку общей жизнеспособности породы Б-2 улучшенная и гибрида Б-2 улучшенная х Б-1 улучшенная, при отборе гусениц-«мурашей» по интенсивности хемотаксиса в течение 15 минут после 12-часового голодания. Для дифференцирования материала по жизнеспособности в период испытаний необходимы условия, выходящие за рамки оптимальных. При этом реализуются скрытые возможности особей и популяций в целом, что обеспечивает приспособление организма к меняющимся условиям существования (Mamedallieva et al., 1990). В этой связи эксперимент был проведен на оптимальном и пессимальном агрофонах в период весенней и летней выкормки тутового шелкопряда. Результаты весенних выкормок (табл. 3) показали, что интенсивность хемотаксиса у гусениц, и породы, и гибрида, подвергавшихся голоданию, достоверно ниже на 10% по сравнению с вариантом контроля. Жизнеспособность при содержании материала на оптимальном фоне возрастала на 11% у гибрида, и на 6% – у породы.

Таблица 3

Влияние отбора по интенсивности хемотаксиса и голодания на жизнеспособность и продуктивность тутового шелкопряда (среднее за два весенних сезона)

Варианты	Интенсивность хемотаксиса гусениц, %	Общая жизнеспособность, %		Урожай коконов с 1 г гусениц, кг	
		ОПФ	ПФ	ОПФ	ПФ
Б-2 улучшенная × Б-1 улучшенная					
Контроль – отбор 30 мин.	46,0 ± 1,65	78,5 ± 1,31	75,3 ± 2,36	3,5 ± 0,18	3,2 ± 0,03
Отбор 15 мин.	41,3 ± 0,33	80,5 ± 1,67	79,4 ± 1,99	3,8 ± 0,39	3,6 ± 0,09
Отбор 15 мин. после голодания	36,3 ± 0,88**	87,9 ± 0,77**	85,6 ± 1,48**	4,1 ± 0,27*	3,8 ± 0,13
Б-2 улучшенная					
Контроль – отбор 30 мин.	37,7 ± 0,67	77,8 ± 0,16	77,1 ± 1,65	3,7 ± 0,76	3,8 ± 0,31
Отбор 15 мин.	31,3 ± 0,33**	79,4 ± 0,11**	78,6 ± 0,12	3,7 ± 0,09	3,9 ± 0,22
Отбор 15 мин. после голодания	27,0 ± 1,15***	83,4 ± 0,78***	81,7 ± 1,62	4,1 ± 0,21	3,9 ± 0,18

Примечание: * – P < 0,05, ** – P < 0,01, *** – P < 0,001; ОПФ – оптимальный фон, ПФ – пессимальный фон.

Показатель общей жизнеспособности на оптимальном фоне во всех вариантах превышал таковой на пессимальном фоне, что объясняется влиянием провокационного фона выкормки, где угнетающими факторами служат ухудшение качества корма, уменьшение его количества, понижение температуры. При этом показатели урожая коконов не имели достоверных отличий. Эксперимент показал, что голодание гусениц приводит к ослаблению особей, это проявляется в снижении двигательной активности и, в свою очередь, отражается на показателе интенсивности хемотаксиса. В вариантах «Отбор 15 мин. после голодания» и у породы, и у гибрида снижение интенсивности хемотаксиса сопровождается повышением общей жизнеспособности культуры. Это объясняется тем, что при таком отборе на пергамент успевают переползти самые подвижные особи, а, соответственно, и более жизнеспособные. При отборе в течение 30 мин. на пергамент попадают особи с разной двигательной активностью и, соответственно, с разной жизнеспособностью. Подобные результаты получены и в период летних выкормок (табл. 4).

Таблица 4

Влияние отбора по интенсивности хемотаксиса и голодания на жизнеспособность и продуктивность тутового шелкопряда (среднее за два летних сезона)

Варианты	Интенсивность хемотаксиса гусениц, %	Общая жизнеспособность, %		Урожай коконов с 1 г гусениц, кг	
		ОПФ	ПФ	ОПФ	ПФ
Б-2 улучшенная × Б-1 улучшенная					
Контроль – отбор 30 мин.	43,0 ± 1,31	70,0 ± 0,74	67,6 ± 0,95	3,4 ± 0,16	3,3 ± 0,44
Отбор 15 мин.	41,3 ± 0,33	73,1 ± 2,39	69,7 ± 1,48	3,5 ± 0,31	3,4 ± 0,11
Отбор 15 мин. после голодания	37,7 ± 0,28**	74,6 ± 0,43**	70,7 ± 0,57**	3,5 ± 0,13	3,4 ± 0,46
Б-2 улучшенная					
Контроль – отбор 30 мин.	30,0 ± 0,61	68,6 ± 1,14	68,0 ± 0,66	3,2 ± 0,19	3,2 ± 0,18
Отбор 15 мин.	27,3 ± 0,33*	71,0 ± 0,12	69,7 ± 0,45	3,7 ± 0,16	3,7 ± 0,29
Отбор 15 мин. после голодания	26,7 ± 1,03	78,7 ± 1,96**	74,4 ± 1,41*	3,7 ± 0,28	3,9 ± 0,24

Примечание: * – P < 0,05, ** – P < 0,01; ОПФ – оптимальный фон, ПФ – пессимальный фон.

Однако при летних выкормках уровень показателей был немного ниже, чем весной. Это, по нашему мнению, связано со специфической реакцией генотипа на изменения условий среды, в частности, на снижение качества листа летних насаждений шелковицы.

Таким образом, нами установлена положительная зависимость между общей жизнеспособностью культуры тутового шелкопряда и интенсивностью хемотаксиса гусениц-«мурашей» на запах листа шелковицы в течение 15 мин. после 12-часового голодания. Отмечено достоверное повышение жизнеспособности как пород, так и гибридов тутового шелкопряда при данном способе отбора в весенний и летний сезоны. Это дает возможность использовать данный способ отбора для оценки жизнеспособности культуры. Так как способ позволяет отбирать наиболее жизнеспособный биоматериал, его также можно считать способом оптимизации культуры при разведении.

Следующий этап наших исследований посвящен изучению возможности использования показателя интенсив-

ности хемотаксиса при отборе исходного материала для создания искусственных популяций насекомых.

Успех всех программ технической энтомологии по массовому разведению насекомых зависит, в первую очередь, от удачного выбора исходного биоматериала для закладки культуры (Zlotin, 1989; Lyashenko, 1999). В связи с этим разработаны основные принципы и методы отбора исходного биоматериала для создания культур насекомых (Zlotin and Boychuk, 1997). Они включают анализ популяций донора по органолептическим, морфофункциональным и биохимическим признакам. В дальнейшем проводится выкормка биоматериала в лабораторных условиях с целью определения соответствия показателей данной культуры целевой программе разведения.

Несмотря на общую положительную характеристику предложенного подхода, обнаружены и некоторые его недостатки. Главный из них – длительный период оценки, связанный с необходимостью проведения выкормок биоматериала. Последнее делает его малопригодным для отбора исходного биоматериала и закладки культур насекомых в период экспедиций, в связи с их ограниченностью во времени. Отсюда возникает необходимость разработки новых методов. В этой связи мы предложили новый экспресс-метод оценки исходного материала, используя правило зависимости интенсивности таксисов насекомых от их жизнеспособности. Планируя экспериментальные работы, мы исходили из целей программ разведения, которые в большинстве случаев реализуются в двух направлениях:

– разведение насекомых для решения программ биологического метода защиты растений и животных (насекомых для закладки культур отбирают из природы);

– разведение насекомых-продуцентов сырья, медицинских препаратов, продуктов питания (отбор исходного материала проводят из уже существующих культур насекомых).

В этой связи исследования проведены на представителях, отобранных для этих двух направлений. Непарного шелкопряда как исходный материал по первому направлению собирали в его природных популяциях. Представителем программ второго направления выбран тутовый шелкопряд. В опытах использовали новую селекционную породу Украинская 12 и старую коллекционную породу Скороспелая 2. Во всех случаях средний образец кладок яиц отбирали весной методом случайных проб.

Отобранные кладки непарного шелкопряда тестировали, определяя интенсивность трофотаксиса гусениц, после их выхода из яиц (табл. 5). Отмечена достоверная ($P < 0,001$) разница по показателю интенсивности трофотаксиса между образцами из двух популяций.

Таблица 5

Зависимость биологических показателей непарного шелкопряда от интенсивности трофотаксиса гусениц

Вариант	Интенсивность трофотаксиса, % за 30 мин.	Жизнеспособность гусениц, %	Средняя масса куколки, мг	Средняя плодовитость самок, шт.	Гибель от болезней, %
Непарный шелкопряд из очага в фазе нарастания численности	78,1 ± 2,8*	74,3 ± 1,9*	1126 ± 18*	312 ± 21*	1,2 ± 0,9*
Непарный шелкопряд из очага в фазе кризиса численности	5,8 ± 2,0	3,2 ± 2,4	531 ± 23	29 ± 12	66,2 ± 2,3
Тутовый шелкопряд, порода Украинская 12	79,8 ± 3,1*	92,3 ± 1,1*	2,40 ± 0,32*	638 ± 9*	1,8 ± 1,2*
Тутовый шелкопряд, порода Скороспелая 2	41,3 ± 2,2	74,1 ± 1,0	1,49 ± 0,14	481 ± 11	4,6 ± 1,1

Примечание: * – $P < 0,001$.

Дальнейшая выкормка биоматериала показала, что для особей популяции, демонстрирующей более высокую интенсивность трофотаксиса, характерны значительно более высокие показатели жизнеспособности, средней массы куколки и плодовитости самок. Таким образом, для закладки маточных культур необходимо определять интенсивность таксиса гусениц после их выхода из яйца. Эксперимент показал, что кладки яиц из популяции, находящейся в фазе кризиса (резкое снижение численности), непригодны для закладки культуры, так как наблюдается значительная (до 96%) гибель гусениц в процессе культивирования.

Аналогичные данные получены при применении нового метода оценки жизнеспособности насекомых в программе разведения продуцентов сырья и продуктов питания (тутовый шелкопряд). Биоматериал с высокой интенсивностью трофотаксиса (порода Украинская 12) имел высокую жизнеспособность, в то время как гусеницы породы Скороспелая 2 при низкой интенсивности трофотаксиса (на 38,5% меньше) имели достоверно меньший показатель жизнеспособности (на 18,2%; $P < 0,001$). Новая селекционная порода Украинская 12 также имела достоверно более высокие показатели ($P < 0,001$) средней массы коконов (на 0,9 г) и плодовитости самок (на 157 шт.). Отмечено и уменьшение количества особей, погибших от болезней (на 2,8%).

Таким образом, предложенный и апробированный новый экспресс-метод отбора исходного биоматериала может быть успешно использован в реализации программ технической энтомологии. Для закладки культур насекомых из тестируемых популяций необходимо выбирать те, которые характеризуются максимальным значением показателя интенсивности трофотаксиса.

В технологическом процессе разведения насекомых очень важно поддерживать генетическую гетерогенность культуры. Гетерогенные популяции имеют большую адаптивную способность в меняющихся условиях среды за счет более высокой жизнеспособности (Lyashenko, 1999). Высокая гетерогенность популяций наряду с другими факторами обуславливает их гетерозиготность – генетическое явление, возникающее при скрещивании разнокачественных гамет в зиготе. Оно широко распространено в природе и является одной из причин гетерозиса (Gilyarov, 1990). Практическое опре-

деление уровня гетерозиготности – достаточно сложный процесс. Одним из известных способов является проведение анализирующего скрещивания. Суть его состоит в том, что гибридную (гетерозиготную) особь скрещивают с особью, гомозиготной по рецессивным аллелям – «анализаторам». Потомки анализирующих скрещиваний обязательно несут один рецессивный аллель от «анализатора», на фоне которого должны проявиться аллели, полученные от анализируемого организма. Для таких скрещиваний характерно (кроме случаев взаимодействия генов) совпадение расщеплений по фенотипу и генотипу среди потомков. Таким образом, анализирующие скрещивания дают возможность определить генотип и соотношение гамет разного типа у особи (Gilyarov, 1990). Однако этот процесс довольно трудоемок и длителен. Необходимо проведение предварительных экспериментов для подбора «анализатора», владение методикой разведения вида в условиях лаборатории и т. д. В свою очередь, основываясь на показанном нами правиле зависимости интенсивности таксисов насекомых от их жизнеспособности (Zlotin and Markina, 2009) и установленной прямой зависимости между уровнем гетерозиготности популяций насекомых и их жизнеспособностью (Gilyarov, 1990), мы предложили новый простой способ определения гетерозиготности популяций насекомых.

Цель нашего дальнейшего исследования – экспериментальное доказательство на примере культуры тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) возможности установления гетерозиготности популяций насекомых на основе вышеизложенных закономерностей. Для проведения экспериментальной проверки выдвинутых положений использованы три искусственные популяции тутового шелкопряда с разным уровнем гетерозиготности, созданные на базе породы Б-2 улучшенная: партеногенетическая линия, чистая порода, межпородный гибрид. Определяя интенсивность хемотаксиса гусениц-«мурашей», мы отметили самые низкие показатели у партеногенетической линии, а высокие – у межпородного гибрида (табл. 6).

Таблица 6

Зависимость между интенсивностью хемотаксиса, жизнеспособностью гусениц и степенью гетерозиготности популяции тутового шелкопряда

Характеристика популяции по степени гетерозиготности	Интенсивность хемотаксиса, шт./за 30 мин.	Жизнеспособность гусениц, %	Степень гетерозиготности популяции
Б-2 улучшеная – партеногенетическая линия	$24,3 \pm 1,4^{a}$	$53,6 \pm 1,8^{d}$	гомозиготная популяция
Б-2 улучшенная – чистая порода	$58,0 \pm 1,6^{b}$	$70,1 \pm 1,6^{e}$	относительная гетерозиготность
Б-2 улучшенная х Б-1 улучшенная – межпородный гибрид	$72,3 \pm 1,4^{c}$	$89,8 \pm 1,1^{f}$	высокая гетерозиготность

Примечание: разными латинскими буквами помечены значения достоверно ($P < 0,01$), отличающиеся друг от друга.

Зная априори, что первая линия гомозиготна, а гибрид безусловно гетерозиготен, мы можем говорить о существовании положительной корреляции между показателями интенсивности хемотаксиса и степенью гетерозиготности популяции. Для чистой породы характерны средние, но достоверно отличающиеся ($P < 0,01$) от других вариантов показатели интенсивности хемотаксиса. Ее можно считать условно гетерозиготной. При изучении жизнеспособности гусениц в вариантах экспериментально подтверждено, что более высокие показатели жизнеспособности проявились у гетерозиготной популяции с высокой интенсивностью хемотаксиса особей, а низкие – у гомозиготной популяции с низкой интенсивностью хемотаксиса. Это еще раз подтверждает установленные нами ранее закономерности.

Анализ результатов свидетельствует, что показатели интенсивности хемотаксиса и жизнеспособности соответствуют определенному уровню гетерозиготности популяции. Чем выше интенсивность хемотаксиса, тем выше относительный уровень гетерозиготности. Установленный факт дает возможность определять степень гетерозиготности искусственных популяций насекомых, проводя тестирование по интенсивности хемотаксиса личинок. Также этот способ может быть пригоден для мониторинга состояния естественных популяций насекомых, особенно в зонах с высокой антропогенной нагрузкой.

Таким образом, говоря о выборе критериев для оценки искусственных популяций насекомых, можно утверждать, что анализ структурных параметров показывает и степень приспособленности культуры к искусственным условиям разведения и возможности ее воспроизводства. Особое значение для контроля качества имеет оценка пространственно-этологической, а также анализ генетической структуры популяции (Smith and Borstel, 1972; Zlotin, 1989). Для решения этих задач имеют значение биохимические исследования динамики активности жизненно важных ферментов в зависимости от физиологического состояния особей, режимов и сроков хранения биоматериала (Lapu et al., 1985; Benkovskaya et al., 2006). На модельной выборке имаго колорадского жука показана возможность комплексного применения молекулярно-биологического (двунаправленная аллель специфичная полимеразная цепная реакция), фенетического и токсикологического методов для анализа популяционной структуры вида (Benkovskaya et al., 2008; Benkovskaya, 2009).

Методы оценки адаптивного поведения насекомых разработаны слабо. Предлагается использовать половые феромоны и другие привлекающие вещества, антифеданты, репелленты, паразитов или их жертв (Chernij, 2004). Показанная нами структурированность популяции по степени чувствительности к химическим раздражителям (Zlotin and Markina, 2009) легла в основу предложенных и успешно апробированных новых методов контроля качества биоматериала в решении задач технической энтомологии.

Выводы

В результате проведенных исследований экспериментально обоснован новый подход к контролю качества культур насекомых при реализации программ технической энтомологии, базирующийся на установленном

нами правиле зависимости интенсивности проявления таксисов насекомых от уровня их жизнеспособности.

Интенсивность проявления таксисов может рассматриваться как критерий состояния популяции и использоваться при выборе для промышленного производства наиболее перспективных пород тутового шелкопряда и линий непарного шелкопряда. Тестирование гусениц-«мурашей» по интенсивности хемотаксиса обеспечивает контроль жизнеспособности на всех стадиях. Оценка имаго позволяет отобрать наиболее физиологически качественный материал для скрещивания, а также прогнозировать жизнеспособность потомства.

Предложен и обоснован новый экспресс-метод отбора исходного биоматериала при закладке культур насекомых, основанный на положительной корреляции показателей жизнеспособности насекомых и интенсивности их трофотаксиса. Установлена положительная корреляция между интенсивностью хемотаксиса и степенью гетерозиготности популяции (на примере тутового шелкопряда).

Библиографические ссылки

Adashkevitch, B., 1988. Standartyzatziya entomophagow [Standartization of the entomophagous]. Zaschtita Rastenij 10, 16 (in Russian).

Belyakova, N., Kozlov, E., 2010. Nowye standarty i control katchestwa pri massovom razvedenii entomofagov [New standards and quality control in mass breeding of entomophagous]. Izvestiya Sankt-Petersburgskogo Agrarnogo Universiteta 18, 104–107 (in Russian).

Benkowskaya, G., 2009. Stress reaktzii kak mekhanizm realizatzii adaptivnogo potentziala osobej i populyatzij nasekomikh [Stress reaction as a mechanism for the implementation of the adaptive capacity of individuals and populations of insects]. Novosibirsk (in Russian).

Benkowskaya, G., Saltykov, E., Sukhorukova, O., Nikolenko, A., 2006. Metabolicheskaya regulyatziya dvukh tipov fenoloksidaznoj aktivnosti v onthogeneze komnatnoj mukhi [The metabolic regulation of two types of activity in ontogenesis fenoloksidaznoy housefly]. Ontogenesis 37(20), 142–148 (in Russian).

Benkowskaya, G., Udalov, M., Khusnutdinova, E., 2008. Geneticheskaya osnova i fenotipicheskie proyavleniya rezistentnosti koloradskogo zhuka k fosfororganicheskim insekticidam [Genetic basis and phenotypic manifestations of resistance of the Colorado potato beetle to the organophosphorus insektycides]. Genetics 44(5), 638–644 (in Russian).

Braslavskyi, M., Golovko, V., Zlotin, A., Shchukin, A., Ostapenko, L., 2002. Selektziya tutovogo shelkopryada w Ukraine (dostizheniya, problemy i perspektivy) [Silkworm selection in Ukraine (achievements, problems and prospects)]. Original, Kharkov (in Russian).

Brygadyrenko, V., Ivanyshyn, V., 2015. Changes in the body mass of *Megaphyllum kievense* (Diplopoda, Julidae) and the granulometric composition of leaf litter subject to different concentrations of copper. J. Forest Sci. 61(9), 369–376.

Brygadyrenko, V.V., Nazimov, S.S., 2014. Nutrition of *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae) when fed on leaves of trees, shrubs and liana plants in the conditions of a laboratory experiment. Baltic Journal of Coleopterology 14(1), 59–72.

Brygadyrenko, V.V., Nazimov, S.S., 2015. Trophic relations of *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae) with leaves of cultivated and uncultivated species of herbaceous plants under laboratory conditions. ZooKeys 481, 57–68.

Brygadyrenko, V.V., Reshetniak, D.Y., 2014. Morphological variability among populations of Harpalus rufipes (Coleoptera, Carabidae): What is more important – the mean values or statistical peculiarities of distribution in the population? Folia Oecol. 41(2), 109–133.

Bush, G., Nesk, R., 1976. Ecological genetics of the Screwworm fly, *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae) and its bearing on the quality control of mass-reared insects. Environ. Entomol. 5(5), 821–826.

Chambers, D., Ashley, F., 1984. Putting the control in quality control in insect rearing. Advances and challenges in insect rearing USDA–ARS. Government Priting Office, DC, Washington, pp. 256–269.

Chernij, A., 2004. Biologichne obgruntuwannya zastosuwannya regulyatoriw zhyttediyal'nisti komakh dlya obmezhennya ikh chyselnosti [The biological justification of the using of insect vital activity regulators for limiting their abundance]. Kyiv (in Ukrainian).

Danshina, E., 2000. Novyi priem povysheniya zhysnesposobnosti tutovogo shelkopryada *Bombyx mori* L., putem okhlazhdeniya yaitz vo wremya diapausy [New methods of increasing the viability of the silkworm *Bombyx mori* L. by cooling of the eggs during diapauses]. The Kharkov Entomological Society Gazette 8(2), 55–157 (in Russian).

Dubko, L., 1995. Biologicheskie osnowy kultivirovaniya nekotorykh vidow wolnyanok (Lepidoptera: Orgyidae) [Biological bases of cultivation of some species of Tussock moths (Lepidoptera: Orgyidae)]. Moscow (in Russian).

Elizarov, Y., Barybkina, M., 1974. Specifichnost' dvigatelnoj reaktzii samtzov tutovogo shelkopryada pri razdrazhenii zapakhom polovogo attraktanta [Specificity motor response of male silkworm during stimulation of sexual attractant]. Biological Sciences 5, 20–22 (in Russian).

Galanova, O., Zlotin, A., Golovko, V., 1998. Otzenka i prognozirovanie kachestva porod i hybridov tutovogo shelkopryada [Estimation and forecasting of quality of breeds and hybrids of silkworm]. Original, Kharkov (in Russian).

Ghosh, S., Haldar, P., Mandal, D.K., 2014. Suitable food plants for mass rearing of the short-horn grasshopper *Oxya hyla hyla* (Orthoptera: Acrididae). Eur. J. Entomol. 111(3), 448–452.

Gilyarov, A., 1990. Populyatzionnaya ekologia [Population ecology]. MGU, Moscow (in Russian).

Golovko, V., Chepurnaya, N., Zlotin, A., 1995. Selektziya i kontrol' kachestva kul'tur nasekomykh [The selection and quality control of insect's cultures]. Original, Kharkov (in Russian).

Golovko, V., Zlotin, A., Kirichenko, I., 1992. Systema meropriyatij po optimizatzii tekhnologichezkikh protzessov razvedeniya tutovogo shelkopryada, profilaktike i bor'be z boleznyami [System of measures for process optimization of breeding silkworm, prevention and control of diseases]. Original, Kharkov (in Russian).

Golovko, V., Zlotin, O., Braslavskyi, M., Kirichenko, I., Pilipenko, B., Bojchuk, Y., Kazmiruk, V., 1998. Showkiwnytztwo. [Silkculture]. Original, Kharkov (in Ukrainian).

Greenberg, S., 1991. Nauchnye osnowy biotekhnologii proizvodstwa i primeneniya trikhogrammy [Scientific bases of biotechnology, production and using of *Trichogramma*]. All-Russian Research Institute of Plant Protection, St. Petersburg (in Russian).

Greenberg, S., Podberezskaya, L., 1980. Standart na Trichogrammu v bor'be s sowkami [Standard on the *Trichogramma* for control cutworms]. Trichogramma 2, Chisinau, pp. 32–35 (in Russian).

Greenberg, S., Podberezskaya, L., 1983. Poriwnyalna otzinka pokaznykiw yakosti trykhogrammy, rosmnozhuwanoi na yaitzyakh riznykh zhywiteliw [Comparative evaluation of the quality of *Trichogramma*, multiplying on the eggs of various hosts]. Zakhyst Roslyn 30, 39–41 (in Ukrainian).

Haiduk, K., Zlotin, O., Markina, T., 2003. Dyferentziatziya gusenutz' shovkowychnogo showkopryadu pershogo wiku za reakzieyu perewagy na pewnyj kormowyj pidraznyk [Differentiation of caterpillars of the silkworm of the first age benefits by reaction to certain feeding stimulus]. Naukovo-Tehnichny Bulletin 84, 43–46 (in Ukrainian).

Hoy, M.A., 1976. Genetic improvement of insects: Fact of fantasy. Environ. Entomol. 5(5), 833–839.

Huettel, M.D., 1976. Monitoring the quality of laboratory reared insects: A biological and behavioral perspective. Environ. Entomol. 5(5), 807–814.

Korolev, O.V., Brygadyrenko, V.V., 2014. Influence of individual variation in the trophic spectra of *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) on the adaptation possibilities of its population. Folia Oecol. 41(1), 34–43.

Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), Sustainable agricultural development. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.

Lapu, E., Shlyakhtich, V., Yazlovetskij, I., 1985. Primenenie enzimaticheskikh metodov dlya kontrolya sostoyaniya Trichogrammy w protzesse khraneniya [Application of enzymatic methods for control of *Trichogramma* state during storage]. II All-Union meeting by Trichogramma, Abstracts, Chisinau, 22–23 (in Russian).

Leppla, N.C., Ashley, T.R., 1989. Quality control in insect mass production: A review and model. Bull. Entomol. Soc. Am. 70, 33–44.

Lyashenko, Y., 1999. Pro mozhlywosti widbiru wykhidnogo materialu po zhyttezdatnosti showkovychnogo showkopryadu w riznykh napryamkakh ta yogo wplyw na geterogennist' populyatzij [On the possibility of the selection of source material for silkworm viability in different directions and its impact on population heterogeneity]. Showkiwnitstvo 22, 59–63 (in Ukrainian).

Makarenko, G., 1975. Vliyanie kachestva yaitz zernovoi moli na razvedenie zlatoglazki obyknovennoi [The influence of the quality of the grain moth eggs on the breeding of lacewing]. Trudy VIZR 44, 620 (in Russian).

Mamedalieva, M., Polyakova, Y., Korochkin, L., 1990. Issledovanie povedencheskikh priznakov much *Drosophila lummei*, gomozigotnykh po nul'-allelyu gena esterasy [The study of behavior patterns among flies *Drosophila lummie*, homozygous by zero-allele of esterase gene]. Zh. Obshch. Biol. 51(4), 492–498 (in Russian).

Markina, T., Benkovskaya, G., 2015. Mekhanizmy podderzhaniya gomeostaza v laboratornykh populyatziyakh nasekomykh [Mechanisms of homeostasis maintenance in laboratory populations of insects]. Russ. J. Ecol. 46(4), 294–299 (in Russian).

Markina, T., Zlotin, A., 2010. Intensivnost' proyavleniya taksisov i zhysnesposobnost' nasekomykh: Obschebiologicheskie zakonomernosti [Intensity of taxes manifestations and viability of insects: General biological regularities]. The Kharkov Entomological Society Gazette 18(2), 66–71 (in Russian).

Meshkova, V., 2009. Sezonnoe razvitie khvoegryzuschykh nasekomykh [Seasonal development of foliage browsing insects]. Planeta-Print, Kharkov (in Russian).

Monastyrskij, A., Gorbatovskij, V., 1991. Massovoe razvedenie nasekomykh dlya biologicheskoi zaschity rastenji [Mass breeding of insects for biological protection of the plants]. Agropromizdat, Moscow (in Russian).

Morales-Ramos, J.A., Rojas, M.G., Shapiro-Ilan, D.I. (eds.), 2013. Mass production of beneficial organisms: Invertebrates and entomopathogen. Academic Press.

Ostapenko, L., Zlotin, A., 2000. Novyi sposob otbora, vysokozhyznesposobnykh gusenitz tutovogo shelkopryada po reaktzii khemotaksisa [A new method of selection high viability silkworm caterpillars by chemotaxis reaction]. The Kharkov Entomological Society Gazette 8(1), 73–75 (in Russian).

Petrova, N., Zlotin, O., Zaliznyak, N., 1999. Wplyw kilkosti kokoniw-glukhariw u sim'yakh na biologichni pokaznyki dochirniogo pokolinnya [The impact of the number of cocoon-grouse in families on biological indicators of daugher's generation]. Showkiwnitztwo 22, 96–98 (in Ukrainian).

Polivtsev, O.F., Gulij, V.V., 1986. Biophysicheskie metody kontrolya kachestva nasekomykh pri ikh massovom razvedenii na IRS [Biophysical methods for quality control of insects in their mass rearing on IRS]. First All-Union Conference of Mass Rearing of Insects. Moscow State University, Moscow, pp. 17–18 (in Russian).

Raubenheimer, D., Rothman, J.M., 2013. Nutritional ecology of entomophagy in humans and other primates. Annu. Rev. Entomol. 58, 141–160.

Reshtnyak, D.Y., 2015. Morfologicheskaya izmenchivost' gemotsitov *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) pri pitanii kormami rastitel'nogo i zhivotnogo proiskhozhdeniya [Morphological variability of *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) hemocytes with regard to food of vegetable and animal origin]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(1), 133–144 (in Russian).

Safonova, T., 2002. Wdoskonalennya metodiw otzinky khybrydiw showkowychnogo showkopryada w umowakh Ukrainy [Improving the methods of evaluation of the silkworm hybrids in Ukraine]. Kharkiw (in Ukrainian).

Saltykova, E., Bienkowskaya, G., Nikolenko, A., 2007. Vnutrividovye razlichiya v mekhanizmakh formirivaniya zaschytnykh protzessov u medonosnoj pchely *Apis melifera* [Intraspecific differences in the mechanisms of formation of protective processes of the honeybee *Apis melifera*]. Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology 43(2), 162–167 (in Russian).

Samokhvalova, G., 1980. Vliyanie faktorov vneshnei sredy na proyavlenie nasledstvennykh osobennostei organizmov, ikh adaptatzyi i effect selektzii [Influence of environmental factors on the expression of hereditary characteristics of organisms, their adaptation and selection effects]. Uspekhi Sovremennoi Biologii 90(3), 447–461 (in Russian).

Smith, R.H., von Borstel, R.C., 1972. Genetic control of insect population. Science 178, 1164–1174.

Svyrydchenko, A.O., Brygadyrenko, V.V., 2014. Trophic preferences of *Rossiulus kessieri* (Diplopoda, Julidae) for the litter of various tree species. Folia Oecol. 41(2), 202–212.

Tamarina, N., 1987. Tekhnicheskaya entomologiya – novaya otrasl' prikladnoi entomologii [Technical entomology – a new branch of applied entomology]. Results of Science and Technology. Ser. Entomology. VINITI, Moscow (in Russian).

Vorontzova, N., 1984. Biologicheskie osobennosti zernowoi moli v laboratornykh populatziyakh [Biological features of the grain moth populations in laboratory]. In: The mass breeding of insects. Chisinau: Shtiintsa, pp. 52–55 (in Russian).

Zlotin, A., 1981. Teoreticheskoe obosnowanie massovogo razvedeniya nasekomykh [Theoretical substantiation of the mass rearing of insects]. Entomological Review 60(3), 494–510 (in Russian).

Zlotin, A., Boychuk, Y., 1997. Otbor iskhodnogo materiala dlya laboratornogo kultivirovaniya nasekomykh [Selection of the starting material for the laboratory cultivation of the insects]. Vestnik Zoologii 31(4), 89–93 (in Russian).

Zlotin, A., Boychuk, Y., Markina, T., Golovko, V., Kazmiruk, V., Young, Y., Ostapenko, L., 2000. Neparnyi showkopryad u pryrodi i laboratorii [Gypsy moth in nature and laboratory: manual]. Original, Kharkov (in Ukrainian).

Zlotin, A., Chepurnaya, N., 1994. Obschie printzipy kontrolya kachestwa kultur nasekomykh [General principles of quality control insect cultures]. Entomological Review 73(1), 195–199 (in Russian).

Zlotin, O., Markina, T., 2009. Prawilo zalezhnosti intensywnosti proyawu taksysiw vid zhyttezdatnosti populatzij na prykladi komakh [The rule of dependence of taxes demonstration on populations viability on example of insects]. Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine 1, 137–139 (in Ukrainian).

Zub, O., 2004. Optymizatziya fiziologichnogo stanu kultury showkowychnogo showkopryadu [Optimization of the physiological state of culture silkworm]. Harmony, Kharkov (in Ukrainian).

Zub, O., Zlotin, O., Ostapenko, L., 2004. Wuwchennya zalezhnosti mizh intensywnistyu reaktzii khemotaksysu gusenytz' i stupenem chutlywosti imago-samtziw showkowychnogo shovkopryadu do statevogo feromonu samytz [The study the relationship between chemotaxis intensity of caterpillars and sensitivity silkworm males to females ex pheromone]. Bulletin of Kharkiv National Agrarian University 5, 24–27 (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 04.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 173–181.

doi:10.15421/011621

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 504.453.054(477.84)

Важкі метали у малих річках Тернопільщини з різним рівнем антропічного навантаження

О.І. Прокопчук, В.В. Грубінко

Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка, Тернопіль, Україна

Проаналізовано динаміку вмісту та особливості міграції важких металів (Zn, Mn, Fe, Co, Ni, Pb) у воді малих річок Тернопільщини. Концентрація кобальту не перевищує гранично допустимого рівня, тоді як вміст інших металів перевищує норму від 2 до 14 рибогосподарської ГДК. Найбагатші поверхневі води Тернопільщини на сполуки феруму та мангану, у першу чергу це пов'язано з літологічним складом порід басейнів досліджуваних річок. Перевищення концентрацій Mn і Fe у воді річок зумовлене також наявністю цих елементів в абіотичних складових долин, зокрема, у місцях рудопроявів феруму та мангану, алювіальних відкладах, оглеєних ґрунтах із закисними сполуками металів, а також вимиванням елементів із гірських порід, ґрунту та лісової підстилки. Підвищений уміст досліджуваних металів у водоймах спричинений природними факторами (протікання річки в місцях залягання руд і вимивання останніх, реакція ґрунтового розчину, потрапляння металів у водойми з підземним стоком), антропогенними (стічні води промислових підприємств, сільськогосподарські змиви, згоряння палива, скидання ТПВ) та гідрохімічними факторами власне гідроекосистеми (споживання та вивільнення металу гідробіонтами, pH водного середовища, надходження металу із донних відкладів, вивільнення металів зі складу органічних комплексних сполук, метилювання неорганічних сполук металів). Здійснено порівняльний аналіз ступеня забруднення води малих річок Тернопільщини важкими металами. Найзабрудненіша річка за вмістом біогенних та небіогенних важких металів – Золота Липа, а найчистіша – р. Стрипа, що дозволяє рекомендувати використовувати склад її води як референтний показник для регіональної оцінки екологічного стану поверхневих вод.

Ключові слова: гідроекосистема; важкі метали; вода; гранично допустима концентрація

Heavy metals in the small rivers of Ternopil region under different types of anthropogenic pressure

O. Prokopchuk, V. Hrubinko

Ternopil National Pedagogical University named after Volodymyr Gnatyuk, Ternopil, Ukraine

The dynamic of content and peculiarities of migration of heavy metals in small rivers of Ternopil region were analyzed (Zn, Mn, Fe, Co, Ni, Pb). It was determined that cobalt does not exceed maximum permissible levels, whereas the content of other metals exceed these levels at rates from 2 to 42 times the emission limit set by the fishing industry. The waters of Ternopil region are the richest in the compounds of iron and manganese by virtue of the lithological content of the researched water basins. The excess in Mn and Fe concentration in river water is caused by occurrence of these elements in abiotic components of river valleys, particularly in areas with iron and manganese, alluvial deposits, clay soils with ferrous metal compounds and leaching of elements from rock, soil and forest litter. As our research showed, increased metal content in water basins is caused by natural factors (river running through areas with ore and where leaching of ore occurs it, reaction of interstitial water, metals appearing in ground water run-off), anthropogenic (waste waters of industrial plants, agricultural outwash, fuel combustion) and hydrochemical factors of the hydroecosystem itself (consumption and releasing of metals by hydrobionts, aquatic habitat pH, metals coming in from ground sediments, metals released from complexes with organic compounds, methylation of non-organic metal compounds). A comparative analysis of the pollution levels of Ternopil region water basins by heavy metals was completed. It was determined that the river most heavily contaminated by the content of nutrients and non-biogenic HM is the Zolota Lypa and the cleanest is the River Strypa, which allows us to recommend the use of water composition as a reference indicator in assessing the ecological state of the region's surface waters.

Keywords: hydroecosystem; heavy metals; water; emission limit

Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка, вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027, Україна
Volodymyr Hnatyuk Ternopil National Pedagogical University, Kryvonosa Str., 2, Ternopil, 46027, Ukraine
Tel. +38-035-43-59-01. E-mail: olenka13pro@mail.ru, v.grubinko@gmail.com

Вступ

Якість води – обмежний фактор водокористування на тлі різкого зростання попиту на прісну воду загалом (Myslyva and Kot, 2011). Особливо в останні роки якість природного середовища погіршують важкі метали (ВМ), що вважаються найнебезпечнішими для біоти у зв'язку з токсичністю та здатністю накопичуватися в їх організмах (Brygadyrenko and Ivanyshyn, 2014, 2015; Nasrabadi, 2015; Tsvetkova et al., 2016). Вони належать до класу консервативних забруднювальних речовин, що не використовуються та не розкладаються у процесі міграції трофічними ланцюгами, володіють мутагенною та токсичною дією, значно знижують інтенсивність перебігу біохімічних процесів у водних організмів (Malik et al., 2014; Hu et al., 2014; Abubakar et al., 2015). Деякі з них токсичні навіть за дуже низьких концентрацій (Niu et al., 2015), а такі важливі мікроелементи як Fe, Cu і Zn за високих концентрацій також можуть бути біологічно небезпечними (Manoj et al., 2012).

Важкі метали можуть потрапляти у водойми з різних джерел (Fatieiev and Pashchenko, 2003; Kulbachko et al., 2011), однак серед усіх виділяють два основні шляхи їх надходження: природний і антропогенний (Nzeve et al., 2015). Метали – природні складові водного середовища. Деякі з них, наприклад Fe, Mn, Zn, Co, Mo, завжди присутні в низьких концентраціях у водному середовищі. Природні джерела можуть включати ерозію рудопроявів, перенесення металовмісного пилу вітром, лісові пожежі тощо (Naveedullah et al., 2014). До антропогенних джерел, основа яких – процеси індустріалізації та урбанізації, належать згоряння палива, видобування корисних копалин, вихлопні гази транспорту, скидання твердих побутових відходів (ТПВ), застосування ВМ у складі добрив і пестицидів, рекреація тощо (Reza and Singh, 2010; Malassa et al., 2013; Bichi and Bello, 2013; Nazir et al., 2015; Song et al., 2015; Orubite et al., 2015).

Акумулювання ВМ у водоймах залежить від геологічної структури порід, типу водойми, її гідрологічного режиму, сезонних коливань фізико-хімічних показників води та активності біотичних складових гідроекосистеми (Mur and Ramamurti, 1987; Kholopov, 2003). Вони просочуються у підземні води, рухаючись уздовж водних шляхів, і, в кінцевому результаті, проникають у водоносні горизонти або змиваються стоком у поверхневі води, унаслідок чого забруднюється як вода, так і прибережні ґрунти (Duruibe et al., 2007). Доволі часто ВМ можуть надходити у питні води (Wogu and Okaka, 2011). Відомо (Opp et al., 2015), що ВМ сорбуються завислими речовинами та, осідаючи у бенталі, можуть накопичуватися протягом десятків років. При цьому основним шляхом забруднення стає комплексоутворення металів із гумусовими речовинами (Stanko, 2012).

Моніторинг ВМ, вивчення процесів їх накопичення та міграції, виявлення факторів, якими ці процеси визначаються, – одні з важливих питань як для оцінки безпеки навколишнього середовища, так і для здоров'я людей (Kar et al., 2008). Регіональне забруднення малих річок важкими металами спричинює погіршення якості води у середніх і великих річках, що створює серйозну небезпеку для здоров'я населення (Snizhko, 2001).

З огляду на зазначене, мета дослідження – здійснити порівняльний аналіз ступеня забруднення води малих річок Тернопільщини важкими металами залежно від рівня антропогенного навантаження на екосистеми.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкт дослідження – природні води малих річок Тернопільської області. Тернопільщина належить до Волино-Подільського артезіанського басейну. Середня густота річкової сітки – 0,48 км/км^2. В області нараховується понад 2 400 річок і потічків, переважна більшість із яких належить до категорії найменших (довжина до 25 км) (Svynko, 2007). У басейнах лівих приток Дністра переважають іони HCO_3^- – 260 мг/дм^3 та Ca^{2+} – 70 мг/дм^3. Менше $SO4^{2-}$ – 21,0 мг/дм^3, $Na^+ + K^+$ – 12 мг/дм^3, Cl^- – 10 мг/дм^3, Mg^{2+} – 10 мг/дм^3. Води Тернопільщини мають добру якість та різко виражений гідрокарбонатний склад. Правда, за останні роки зафіксовано тенденцію до підвищення концентрації біогенних компонентів за рахунок азоту та фосфору, що є наслідком господарської діяльності людини (Syvyi and Tsaryk, 2011). Значна густота річкової сітки, маловодність, низька захищеність підземних горизонтів унаслідок домінування у підстилкових породах вапняків, крейди, гіпсів – причини недостатньої захищеності водних ресурсів від забруднення (Tsaryk, 1993). Головні забруднювачі водойм області – підприємства харчової промисловості (цукрові заводи, молокозаводи, м'ясокомбінати, спиртзаводи, концентрато-дріжджовий комбінат), комунально-побутові стоки та стоки тваринних ферм, змив із сільськогосподарських угідь (Tsaryk, 1993; Syvyi and Tsaryk, 2011).

Для проведення дослідження на території Тернопільської області умовно виділено чотири типи територій, що відрізняються рівнем антропогенного навантаження: рекреаційна – РТ (49°13′46″ N, 26°11′55″ E), аграрна – АТ (49°01′55″ N, 25°22′56″ E), урбанізована – УТ (49°29′15″ N, 25°34′51″ E) та техногенно трансформована – ТТ (49°24′35″ N, 24°57′09″ E) території. До рекреаційної території віднесено Гусятинський район із річкою Збруч у межах природного заповідника «Медобори». Як аграрну територію обрано один із найрозораніших районів області – Бучацький, який характеризується активним веденням землеробства та тваринництва. На даній території досліджували річку Стрипу. До урбанізованої території включено м. Тернопіль із річкою Серет, а до техногенно трансформованої – Бережанський район, який характеризується значним розвитком промисловості та транспортної мережі, з річкою Золота Липа (рис. 1). Виокремлення вищеназваних територій здійснене згідно з еколого-географічним районуванням Тернопільської області, розробленим на основі впливу господарської діяльності людини на навколишнє середовище (Yankovska, 2003).

Проаналізовано 512 проб води з річок Тернопільщини, відібраних упродовж травня – вересня 2014 року. Зразки води відбирали по різних створах Тернопільської області відповідно до рівня антропогенного навантаження території. Методику вибору місць відбору проб викладено в (Lure, 1973; Leite and Lure, 1975; Antypchuk and Kireeva, 2005). Проби води відбирали із середини річки з поверхневого горизонту водойм із глибини 0,5–0,7 м за

допомогою пластикових пробовідбірників об'ємом 1 дм^3. Воду фільтрували через мембранний фільтр із діаметром пор 0,45 мкм, концентрували до 10 разів і визначали вміст ВМ методом атомно-абсорбційної спектрофотометрії на спектрофотометрі С-115 М1, С-600 за відповідних довжин хвиль, що відповідали максимуму поглинання кожного з досліджуваних металів згідно зі стандартними методиками (Novikov et al., 1990). Вміст металів виражали в мг/дм^3 досліджуваних зразків. Отримані дані зіставляли згідно з гранично допустимими концентраціями досліджуваних металів: ГДК(Zn)$_{рибгосп.}$ = 0,01 мг/дм^3, ГДК(Mn)$_{рибгосп.}$ = 0,01 мг/дм^3, ГДК(Fe)$_{рибгосп.}$ = 0,1 мг/дм^3, ГДК(Pb)$_{рибгосп.}$ = 0,01 мг/дм^3, ГДК(Co)$_{рибгосп.}$ = 0,05 мг/дм^3, ГДК(Ni)$_{рибгосп.}$ = 0,01 мг/дм^3.

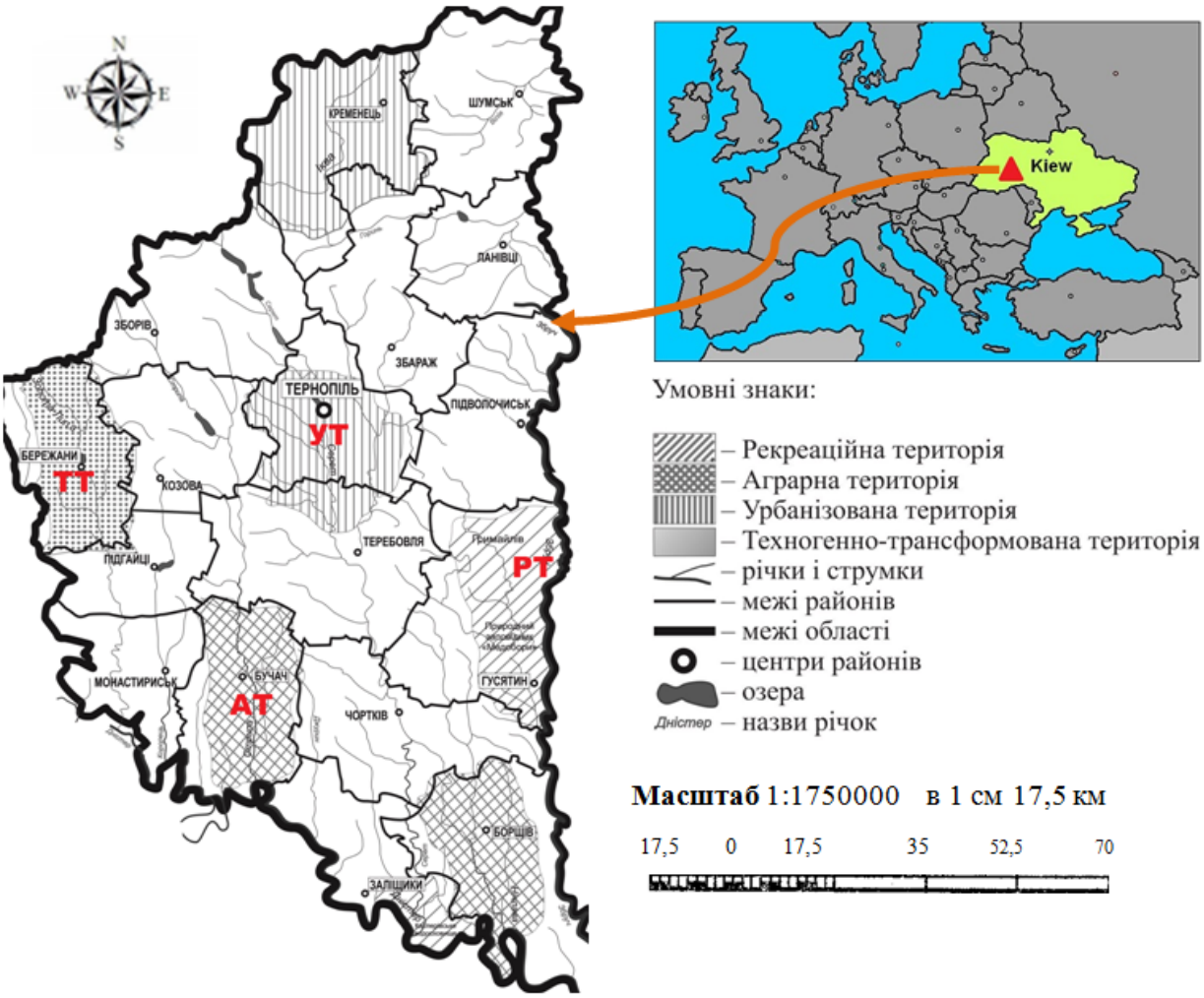


Рис. 1. Картосхема дослідних територій Тернопільської області з різним рівнем антропогенного навантаження:
1 – рекреаційна територія (РТ), 2 – аграрна територія (АТ), 3 – урбанізована територія (УТ),
4 – техногенно навантажена територія (ТТ)

Статистичну обробку одержаних експериментальних даних проведено із застосуванням пакета прикладних програм Statistica 6.0.

Результати дослідження

Порівняння середнього вмісту ВМ та pH води малих річок Тернопільщини з різним рівнем антропогенного навантаження наведено у таблиці. 1.

Цинк. У водоймах із РТ, АТ і ТТ вміст цинку зростав із травня до серпня та падав у вересні. На УТ концентрація елемента знижувалася з травня до червня, зростала у серпні та знов падала у вересні. На РТ у травні та червні вміст елемента був відносно низьким (0,009 мг/дм^3), а в наступні місяці незначно зріс, що, однак, перевищило норму ГДК$_{рибгосп.}$ у 1,4 та 1,3 раза відповідно. На АТ, подібно як на РТ, вміст металу у весняно-літні місяці був низьким, зріс у серпні та вересні – 0,016 та 0,015 мг/дм^3 відповідно, що перевищило показники ГДК$_{рибгосп.}$ у 1,6 та 1,5 раза. У водоймі на ТТ вміст цинку перевищив показники ГДК$_{рибгосп.}$ у червні в 1,2 раза, у серпні – у 2,7 раза та у вересні – в 1,2 раза. На УТ вміст Zn у травні перевищив показник ГДК$_{рибгосп.}$ в 1,2 раза, у серпні – у 2,7 раза та у вересні – в 1,3 раза.

Манган. Для водойм із РТ і УТ характерне поступове зростання вмісту мангану з травня до вересня, а для АТ та ТТ – зниження. На всіх територіях прослідкували значне перевищення норми ГДК$_{рибгосп.}$. На РТ концентрація елемента збільшилася з 0,098 у травні до 0,428 мг/дм^3 у

вересні, що перевищило допустимі концентрації у 3,3 та 14,0 раза відповідно. На УТ у травні вміст мангану не перевищував ГДК$_{рибгосп.}$, а в наступні три місяці – перевищив у 2,6, 4,1 та 6,1 раза. Щодо вмісту Mn у річковій воді аграрної території спостерігали максимальне перевищення у червні (4,2 раза), а мінімальне – у вересні (2,5 раза). У водоймі з ТТ концентрація елемента перевищувала ГДК$_{рибгосп.}$ у травні (7,5 раза), а найменше – у вересні (4,3 раза).

Таблиця 1

Сезонні зміни середніх концентрацій (мг/дм^3) важких металів і pH води у малих річках Тернопільщини з різним рівнем антропогенного навантаження (M ± m; n = 4)

Показник	Місяць	Середнє значення показника та похибка			
		РТ	АТ	ТТ	УТ
pH	травень	8,14 ± 0,02	8,94 ± 0,02	8,27 ± 0,01	8,15 ± 0,06
	червень	7,20 ± 0,03	9,18 ± 0,01	8,45 ± 0,12	7,61 ± 0,01
	серпень	7,60 ± 0,07	6,96 ± 0,13	6,64 ± 0,05	6,94 ± 0,11
	вересень	7,23 ± 0,11	8,12 ± 0,07	6,97 ± 0,13	7,37 ± 0,09
Zn	травень	0,009 ± 0,000	0,006 ± 0,002	0,009 ± 0,000	0,012 ± 0,002
	червень	0,010 ± 0,001	0,008 ± 0,003	0,012 ± 0,002	0,006 ± 0,001
	серпень	0,014 ± 0,004	0,016 ± 0,004	0,027 ± 0,001	0,027 ± 0,005
	вересень	0,013 ± 0,001	0,016 ± 0,001	0,012 ± 0,000	0,013 ± 0,001
Mn	травень	0,033 ± 0,003	0,041 ± 0,007	0,075 ± 0,004	0,003 ± 0,019
	червень	0,085 ± 0,036	0,042 ± 0,052	0,055 ± 0,011	0,026 ± 0,006
	серпень	0,092 ± 0,083	0,027 ± 0,008	0,063 ± 0,014	0,041 ± 0,017
	вересень	0,140 ± 0,019	0,025 ± 0,011	0,043 ± 0,012	0,061 ± 0,016
Fe	травень	0,783 ± 0,022	0,558 ± 0,039	0,922 ± 0,401	0,338 ± 0,056
	червень	0,484 ± 0,093	0,406 ± 0,207	0,507 ± 0,072	0,223 ± 0,021
	серпень	0,599 ± 0,314	0,246 ± 0,052	0,809 ± 0,020	0,332 ± 0,132
	вересень	0,884 ± 0,067	0,294 ± 0,050	0,450 ± 0,047	0,371 ± 0,071
Pb	травень	0,055 ± 0,015	0,069 ± 0,015	0,119 ± 0,004	0,091 ± 0,027
	червень	0,031 ± 0,001	0,063 ± 0,032	0,085 ± 0,068	0,105 ± 0,017
	серпень	0,057 ± 0,006	0,049 ± 0,005	0,012 ± 0,016	0,027 ± 0,006
	вересень	0,092 ± 0,013	0,069 ± 0,018	0,065 ± 0,047	0,053 ± 0,019
Co	травень	0,008 ± 0,000	0,010 ± 0,002	0,012 ± 0,000	0,013 ± 0,003
	червень	0,017 ± 0,002	0,023 ± 0,004	0,016 ± 0,003	0,017 ± 0,001
	серпень	0,016 ± 0,004	0,013 ± 0,002	0,015 ± 0,002	0,019 ± 0,000
	вересень	0,021 ± 0,002	0,027 ± 0,003	0,014 ± 0,003	0,02 ± 0,002
Ni	травень	0,016 ± 0,004	0,019 ± 0,004	0,019 ± 0,002	0,024 ± 0,003
	червень	0,034 ± 0,002	0,036 ± 0,002	0,029 ± 0,004	0,032 ± 0,005
	серпень	0,012 ± 0,002	0,037 ± 0,004	0,026 ± 0,002	0,017 ± 0,000
	вересень	0,022 ± 0,001	0,027 ± 0,002	0,019 ± 0,000	0,022 ± 0,002

Ферум. У річках із РТ та УТ спостерігали поступове збільшення вмісту феруму до вересня (0,884 на РТ та 0,371 мг/дм^3 на УТ), що перевищило ГДКрибгосп. у 8,8 та 3,7 раза відповідно. На АТ зафіксували зниження вмісту металу з травня до серпня та незначне підвищення у вересні, однак найбільшим було перевищення ГДК$_{рибгосп.}$ у травні – у 5,6 раза. У водоймі на ТТ вміст феруму різко знизився з травня до червня, значно зріс у серпні та знову знизився у вересні. Найвищим було перевищення ГДК$_{рибгосп.}$ у травні – у 9,2 раза.

Плюмбум. У водоймі з РТ прослідкували зниження вмісту плюмбуму з травня до червня та зростання до вересня. На АТ відмічаємо зменшення вмісту плюмбуму з травня до серпня та зростання у вересні. У водоймі з ТТ зафіксували максимальний вміст металу у травні (0,119 мг/дм^3), що перевищило ГДК$_{рибгосп.}$ у 1,2 раза, мінімальні показники – у серпні та підвищення – у вересні. На УТ спостерігали зростання концентрації елемента з травня до червня, мінімум – у серпні та зростання – у вересні.

Кобальт. Динаміка вмісту кобальту у воді річок із РТ та АТ характеризувалася підвищенням його вмісту із травня до червня, незначним зменшенням у серпні та підвищенням у вересні. На ТТ зафіксували зростання вмісту металу з травня до червня та зменшення до вересня. Для УТ характерне поступове підвищення вмісту елемента з травня до вересня. На жодній із досліджуваних територій не зафіксували перевищення ГДК$_{рибгосп.}$.

Нікель. У річках з АТ і ТТ спостерігали незначне зростання вмісту нікелю з травня до серпня та зменшення – у вересні. На РТ і УТ зафіксували зростання вмісту металу з травня до червня, зменшення – у серпні та незначне зростання – у вересні. На всіх територіях концентрація нікелю перевищувала ГДК$_{рибгосп.}$ від 1,1 (у серпні на РТ) до 3,7 раза (у серпні на АТ).

Обговорення результатів дослідження

Цинк. За вмістом у поверхневих прісних водах серед мікроелементів він посідає друге місце після мангану. Основні джерела надходження цинку у поверхневі прісні води – процеси руйнування та розчинення гірських порід та мінералів, головним чином сфалериту ZnS, сульфідних комплексів і залізних руд. Значна кількість цинку надходить у результаті господарської діяльності людини. Особливо високим вмістом цього металу характеризуються стічні води рудозбагачувальних фабрик, гальванічних цехів багатьох підприємств, виробництв пергаментного

паперу, мінеральних фарб, штучного волокна тощо (Linnik, 1986). Важливе джерело цинку – спалювання деревини та відходів (Mur and Ramamurti, 1987). У поверхневих водах основне місце у зв'язуванні цинку належить гумусовим речовинам, які містяться у донних відкладах у високих концентраціях. Найдетальніше вивчені гуматні та фульватні комплекси цинку. Міцність комплексів металу з гумусовими речовинами залежить від кислотності середовища та зростає зі збільшенням pH. Наприклад, ступінь закомплексованості цинку за pH = 6,5 становить 2,2–8,3%, а за pH = 8,9 – 31,5–64,5% (Linnik, 1986). Оскільки цинк – біогенний метал, можна передбачити його активне засвоєння фітогідробіонтами з настанням вегетаційного періоду, оскільки іони цинку беруть участь у ключових реакціях фотосинтезу (Romanenko, 2001).

Зміна вмісту цинку у воді річок РТ, АТ і ТТ характеризується подібною динамікою. У травні, у пік активної вегетації гідробіонтів (у нашому випадку фітопланктону, фітобентосу та вищих водних рослин) та їх активному фотосинтезі з поглинанням вуглекислоти, відбувається підлуговування води. У зв'язку із цим, концентрація цинку мінімальна для водойм усіх досліджуваних територій. У червні, у зв'язку з кліматичними умовами територій та гідрохімічними особливостями водойм з АТ і ТТ, рівень pH збільшився, що зумовило хоча і невелике, але підвищення вмісту цинку. На РТ концентрація елемента також незначно зросла. На УТ, порівняно із травнем, у червні вміст цинку значно знизився, що може бути свідченням прискорених процесів вегетації фітогідробіонтів у зв'язку з високими (на 3,5 °С більше, ніж на ТТ) температурами води. Основні забруднювачі води цинком на УТ – промислові стічні води м. Тернопіль. У другій половині літа за максимальної температури води настає новий період бурхливого розвитку фітопланктону та друге «цвітіння» води, що мало б викликати наступне зниження концентрації цинку у воді. Однак ми спостерігали зворотне явище: підвищення вмісту елемента у водоймах області. Це, на нашу думку, пов'язано з гідрохімічними особливостями досліджуваних річок, зокрема, рівнем pH води. У серпні на АТ, ТТ і УТ водневий показник коливався у межах 6,64–6,96 моль/л, що може свідчити про вивільнення цинку з комплексів з органічними речовинами та, відповідно, збільшення його концентрації у воді. На РТ, незважаючи на pH, яке дорівнювало 7,6 моль/л, вміст цинку також зріс. У вересні концентрація елемента впала, що пояснюємо активним споживанням цинку протягом літа водною біотою та, певною мірою, його закомплексованістю з гумусовими речовинами.

Манган. Серед важких металів манган – один із найпоширеніших елементів у земній корі, посідає третє місце після феруму та титану. Він належить до біологічно активних елементів, бере участь у процесах фотосинтезу, в реакціях фотолізу води та виділення кисню, реоксидації заліза у поживному розчині та клітині рослин тощо. Основні джерела надходження мангану у поверхневі води – залізомарганцеві руди та деякі інші мінерали, які містять манган, стічні води марганцевих збагачувальних фабрик, металургійних заводів, підприємств хімічної промисловості, шахтні води тощо. Значна кількість мангану надходить у процесі відмирання та розкладання гідробіонтів, особливо синьо-зелених та діатомових водоростей, а також вищих водних рослин. Комплекси мангану з гумусовими речовинами не достатньо стійкі, порівняно з міцністю гуматних або фульватних комплексів інших катіонів металів. Зв'язування Mn^{2+}, як і інших металів, у комплекси з фульвокислотою зростає за підвищених значень pH середовища. У поверхневих прісних водоймах уміст мангану визначається сукупною дією факторів, таких як окисно-відновна ситуація у водоймі, pH середовища, наявність комплексоутворювальних речовин, інтенсивність процесів адсорбції на зважених частках тощо. Як правило, манган здатний накопичуватися у водному середовищі в основному за рахунок зниження Eh і pH; на відміну від інших мікроелементів, для нього характерні невисокі показники ступеня закомплексованості. Здатність мангану до окиснення та широко розвинуті процеси адсорбції сприяють його накопиченню у донних відкладах. Процеси окиснення та відновлення різних сполук мангану не є суто фізичними, суттєва роль у них належить мікроорганізмам (Linnik, 1986).

Значне перевищення $ГДК_{рибгосп.}$ мангану у поверхневих водах Тернопільщини (у 14 разів), у першу чергу, зумовлене наявністю цього металу в незначній кількості в усіх гірських породах (Syvyi and Tsaryk, 2011). Незначні рудопрояви марганцю відомі серед відкладів неогенового віку на Бережанщині (ТТ), що містяться серед глинисто-мергельних порід баденського ярусу. У Бережанському районі також розвідані запаси мергелю, вапняків, пісковиків. У Бучацькому районі (АТ) залягають значні поклади пісковиків і вапняків. Родовища кварцових пісків зосереджені в Тернопільському районі (УТ) (Tsaryk, 1993). Окрім того, чорноземи опідзолені, які займають значні площі на УТ, у тих місцях, де ґрунтові води залягають неглибоко, піддаються оглеєнню, внаслідок чого виникають токсичні речовини (закисні сполуки заліза, марганцю).

Незначні концентрації мангану у травні на РТ, АТ і УТ пояснюємо залуженням води (pH = 8,14–8,94) у зв'язку з вегетацією гідробіонтів. Високі концентрації елемента спостерігали на ТТ, що, на нашу думку, зумовлено надходженням мангану із донних відкладів. У червні на РТ, АТ і ТТ спостерігали зростання вмісту елемента, що може бути пов'язано з незначним зниженням pH середовища та посиленням міграції металу із донних відкладів унаслідок цього. На ТТ у червні спостерігали зменшення вмісту елемента у воді. У серпні на РТ, ТТ і УТ, подібно, як і в червні, вміст мангану зростав (зниження pH до 6,64 на ТТ). На АТ, незважаючи на низький показник pH (6,96), вміст елемента був низьким. У вересні на РТ і УТ вміст мангану зріс, що зумовлено надходженням елемента у процесі відмирання та розкладання гідробіонтів, особливо синьо-зелених і діатомових водоростей, а також вищої водної рослинності. На АТ і ТТ концентрація елемента впала, тому можна припустити, що елемент акумулювався у донних відкладах і прибережних ґрунтах, а підвищення рівня pH прискорило цей процес.

Ферум відіграє надзвичайно важливу роль у життєдіяльності водних організмів і значною мірою засвоюється ними. Він – важливий елемент для водоростей, вищих водних рослин та інших представників гідробіонтів. Високий кларк заліза у земній корі (4,65%) зумовлює

наявність цього металу як незамінного компонента у природних водах. До природних процесів, які зумовлюють надходження сполук феруму в поверхневі води, відносять, перш за все, процеси хімічного вивітрювання гірських порід. Значна його кількість надходить у водойми з підземним стоком, із виробничими та сільськогосподарськими стічними водами. Як і для інших ВМ, зв'язування феруму в комплекси фульвокислотами сильніше, ніж із гуміновими кислотами. Найбільшою стійкістю фульватні комплекси досліджуваного елемента характеризуються в кислому та слабокислому середовищах. Багато дослідників відмічають високу кореляцію між вмістом феруму та розчиненими органічними речовинами для вод річок. Особливо це проявляється у водах із високим вмістом гумусових речовин (Linnik, 1986). Вміст феруму у воді також залежить від характеру водоносного середовища. Зростанню вмісту металу сприяють погані умови інфільтрації атмосферних опадів через слабко проникні шари, мала швидкість фільтрування води, високий вміст феруму в мінеральному складі порід, наявність органічних речовин (наприклад торфів, органічних мулів), кисла реакція середовища. Інший чинник – хімічний склад води, зокрема, наявність у ній гумінових кислот, діоксиду вуглецю та оксисену.

Походження феруму у воді може бути мінеральним або органічним. Воно може бути наслідком розкладання та окиснення у зоні звітрювання первинних мінералів, що вміщують даний метал. У четвертинних утворах, зокрема, алювіальних, які вміщують багато лімоніту та органічних речовин, саме цей шлях збагачення води ферумом, імовірно, найпоширеніший. У неглибоких водах, що контактують із болотами, мочарами, багнами тощо, ферум може бути у вигляді органічних сполук (головним чином гумусових). Води цих середовищ містять гумінові кислоти, які міцно та тривало зв'язують елемент (Syvyi, 2004). Обмін ферумом між донними відкладами та водою відбувається рахунок вільних (гідратованих) іонів Fe^{2+} і комплексних сполук з органічними речовинами, що зумовлено процесами відновлення та комплексоутворення за участю фульвокислот (Linnik and Zhezheria, 2011).

У нашому дослідженні перевищення концентрації феруму у водоймах Тернопільщини до 9,21 $ГДК_{рибгосп.}$ спричинене, у першу чергу, присутністю досліджуваного металу у невеликих кількостях у всіх породах, що входять до складу земної кори (Syvyi, 2004). Незначні рудопрояви заліза трапляються у північних районах Тернопільської області, що, однак, не виявляє зацікавлення з погляду на об'єкти нашого дослідження (Syvyi and Tsaryk, 2011). До уваги варто взяти поклади пісковиків у Бучацькому районі, кварцових пісків у Тернопільському районі, гравію в долині та на прибережних схилах Серету, Золотої Липи, які, порівняно з іншими покладами осадового походження, містять у своєму складі значні концентрації сполук феруму (Tsaryk, 1993). Серед ґрунтотвірних порід в області значне місце займають алювіальні відклади, на яких у долинах річок утворилися лучні, лучно-болотні та торфоболотні ґрунти, які вміщують багато лімоніту та органічних речовин. Тому з упевненістю можна констатувати той факт, що абіотичні складові долин річок Тернопільської області значно багатші на сполуки феруму. Оскільки на вміст досліджуваного металу у водоймах впливає кисла реакція середовища, до уваги слід узяти типи ґрунтів, які складають басейни та долини русел досліджуваних річок. Так, ясно-сірі ґрунти, які займають значні площі на АТ, мають кислу реакцію ґрунтового розчину (pH сольової витяжки становить 5,1–5,6), а чорноземи опідзолені (УТ) та темно-сірі опідзолені ґрунти – слабокислу реакцію. У місцях, де ґрунтові води залягають неглибоко, ґрунти, особливо з кислою реакцією, піддаються оглеєнню, внаслідок чого можуть виникати закисні сполуки заліза, які можуть вимиватися у водойми.

Загалом, динаміка вмісту феруму у досліджених водоймах значно нагадує таку як для мангану, адже ці два елементи близькі як за фізико-хімічними властивостями, так і за відношенням до біоти. В усіх водоймах у травні спостерігали високі концентрації елемента, незважаючи на залуженість води, що можна пояснити надходженням феруму із донних відкладів і накопиченням його у товщі води. У червні зафіксували зменшення вмісту металу, що, на нашу думку, спричинене комплексоутворенням металу з участю розчинених органічних речовин. До кінця літа ступінь зв'язування металів у комплекси зростає, тому у водоймі з АТ у серпні концентрація елемента зменшується. Натомість, у воді річок із РТ, ТТ і УТ спостерігали зростання вмісту феруму, що пов'язано із незначним вивільненням сполук феруму із донних відкладів та, можливо, вимиванням металу внаслідок значної кількості опадів із порід. У вересні, у процесі відмирання та розкладання гідробіонтів та вищих водних рослин, уміст феруму зростає, зокрема, у воді з РТ, АТ і УТ. Оскільки площа ТТ зайнята під лучними ґрунтами, поведінка елемента тут доволі своєрідна. Зокрема, у вересні відмічено зменшення концентрації металу, незважаючи на зниження pH до 6,97, що може свідчити про подальше зв'язування феруму у комплекси з фульвокислотами та акумулювання його у донних відкладах.

Плюмбум належить до малопоширених елементів, це один із сильних токсикантів для живих організмів. У природі елемент зустрічається у вигляді ендогенних (галеніт PbS) і екзогенних (анаглезит $PbSO_4$, церусит $PbCO_3$) мінералів. Розчинення цих мінералів – одне з природних джерел надходження металу в поверхневі води. Значне підвищення вмісту плюмбуму у природному середовищі, у тому числі у поверхневих водах, пов'язане з його широким використанням у промисловості. Антропогенні джерела забруднення поверхневих вод сполуками даного елемента – згоряння вугілля, використання тетраетилсвинцю як антидетонатора у моторному паливі, а також винесення у водойми зі стічними водами рудозбагачувальних фабрик, металургійних підприємств, хімічних підприємств і шахт. Застосовують плюмбум також у виробництві водопровідних труб, фарб, акумуляторів, різних металічних виробів, хімічних препаратів, як будівельний матеріал, для лиття тощо. Високі концентрації плюмбуму спостерігаються поблизу доріг та міст, що пов'язано зі спалюванням бензину.

Плюмбум відносно легко вступає в реакції з головними макрокомпонентами природних вод, утворюючи важкорозчинні сполуки (карбонати, сульфати, сульфіди, гідроксиди). Однак навіть незначне зниження pH середовища збільшує розчинність сполук свинцю (Linnik,

1986). Неорганічні сполуки свинцю у донних відкладах в анаеробних умовах зазнають метилювання за участі мікроорганізмів, що являє собою небезпеку для водної біоти. Значна частина плюмбуму пов'язана з гуміновими кислотами, які відіграють велику роль у процесах сорбції цього елемента із води. У кислому середовищі гумінові кислоти сорбують плюмбум інтенсивніше, ніж у лужному (Mur and Ramamurti, 1987). Немале значення в комплексотворенні зі свинцем відіграють поверхнево-активні речовини (ПАР), за наявності яких ступінь закомплексування свинцю досягає 3–12%.

У водоймах із РТ, АТ і ТТ концентрація плюмбуму у червні знизилась порівняно із травнем, що може бути свідченням його активного та подальшого акумулювання гідробіонтами та наступного перерозподілу серед складових трофічного ланцюга (зоопланктоном, рибами). Підвищення вмісту елемента у воді з УТ можна пояснити його надходженням зі стічними водами промислових підприємств Тернополя з високим вмістом ПАР. У серпні на АТ зі зменшенням pH середовища до 6,96 вміст елемента знизився, що пов'язуємо з інтенсивною сорбцією плюмбуму гуміновими кислотами. Натомість у водоймах із РТ, ТТ і УТ концентрація досліджуваного металу зросла. На нашу думку, значна концентрація плюмбуму у серпні пов'язана із процесом метилювання неорганічних сполук свинцю у донних відкладах, що сприяє мобілізації елемента з мулу. Як відомо, рослини восени, поглинувши деяку кількість ВМ, за течією води опускаються в нижні ділянки водойми. Там, відмираючи, вони викликають вторинне забруднення води, віддаючи їй ВМ, біогенні елементи та органічні речовини (Humeniuk, 2003). Тому у вересні у водоймах з усіх досліджуваних територій концентрація плюмбуму значно зросла, що можна пояснити вивільненням елемента з відмерлих рослин.

Кобальт у природі зустрічається у сполуках з арсеном у вигляді мінералів. Сполуки кобальту попадають у поверхневі води в результаті вилуговування мідно-колчеданних руд, екзогенних мінералів і порід, із ґрунтів під час розкладання мертвих організмів тощо. Кобальт належить до біологічно активних металів і завжди міститься в організмах тварин і рослин. У невеликих кількостях він впливає на важливі фізіологічні процеси життєдіяльності останніх (інтенсивність фотосинтезу, дихання, водообмін). Фізіолого-біохімічна роль кобальту полягає у підвищенні активності різних ферментів. Входячи до складу вітаміну B_{12}, кобальт активно впливає на надходження азотистих речовин, збільшення вмісту хлорофілу та аскорбінової кислоти, активізує біосинтез і підвищує вміст білкового азоту у рослинах. Разом із тим, підвищені концентрації сполук кобальту токсичні (Linnik, 1986; Yehorova, 2014). Поведінка кобальту у природних водах має багато спільного з поведінкою нікелю. Кобальт може утворювати комплекси з гумусовими речовинами, інтенсивність утворення яких значною мірою залежить від pH середовища. Максимальна комплексотвірна здатність фульвокислот відносно іонів Co^{2+} проявляється за pH = 6,5–8,0 (Linnik, 1986).

Із травня по червень у водоймах усіх досліджуваних територій спостерігали зростання вмісту кобальту, що можна пояснити таким. Влітку має місце надходження ВМ у водне середовище з донних відкладів та їх акумуляція водною рослинністю внаслідок фізичного (хвилі, течії, пониження та підвищення рівня води) чи антропогенного впливів, які викликають збільшення концентрації вільних іонів елемента (Humeniuk, 2003). У серпні у воді річок із РТ, АТ і ТТ зафіксували зниження концентрації кобальту, що можна пояснити зв'язуванням металу в аніонні комплексні сполуки з фульвокислотами (Linnik and Zaporozhets, 2005). У водоймі з УТ спостерігали зростання вмісту елемента, що може бути наслідком як природних, так і антропогенних факторів. Причиною зростання вмісту кобальту у воді з РТ, АТ і УТ восени може бути як його вивільнення з відмираючої біоти, так і невисока стійкість комплексів металу з органічними речовинами природних вод (Linnik, 1986). У вересні у водоймі з ТТ спостерігали зменшення концентрації кобальту. Як відомо, цей метал належить до найважливіших біологічно-активних речовин. Тому можна передбачити, що протягом весни, літа та осені сполуки кобальту були використані водною біотою (Humeniuk, 2003).

Нікель – малопоширений метал, який у природних умовах зустрічається у вигляді сполук з арсеном і сіркою. Основне джерело антропогенного надходження нікелю у природні води – спалення дизельного пального (57% загального антропогенного надходження). Одне з найбільших джерел забруднення нікелем – стічні води цехів нікелювання, заводів синтетичного каучуку, нікелевих збагачувальних фабрик, підприємств хімічної промисловості, спалювання вугілля (Linnik, 1986). Окрім того, метал використовують у гальванопластиці (виробництво бамперів і оздоблювальних деталей автомобілів, побутових приладів і водопровідних арматур), виробництво нікель-кадмієвих батарей для різноманітних джерел живлення та цинково-нікелевих кислотних акумуляторів, для нанесення кераміки на метал, як каталізатор у виробництві харчових жирів, в обладнанні для отримання сонячної енергії (Mur and Ramamurti, 1987). Високі концентрації нікелю характерні для вод річок і озер у місцях залягання нікельумісних гірських порід, сульфідних родовищ. За pH = 6,0–7,0 практично весь нікель міститься у складі фульватних комплексів. За pH > 8,0 деяка частина нікелю представлена у вигляді гідроксокомплексів, які домінують під час переходу у більш лужне середовище. Відносно невисокий ступінь закомплексованості нікелю в умовах природних вод пов'язаний із конкурентним зв'язуванням фульвокислот іншими металами, серед яких найбільший внесок в утворення комплексних сполук вносять ферум і купрум. Концентрація нікелю може знижуватися у результаті випадання в осад таких сполук як ціаніди, сульфіди, карбонати або гідроксиди (при підвищенні значень pH), за рахунок споживання його водними організмами та процесів адсорбції (Sukhodolska and Prokopchuk, 2015).

Підвищення вмісту нікелю у червні, порівняно із травнем, може бути зумовлене невисоким ступенем його закомплексованості. У серпні у водоймах із РТ, ТТ і УТ за pH = 6,64–7,60 зафіксували зниження концентрації елемента, що пов'язано зі зв'язуванням металу в комплекси із фульвокислотами. Натомість, у воді з АТ спостерігали збільшення вмісту металу, що може бути спричинене потраплянням елемента у водойми зі зливовими опадами та змивом дизельного палива внаслідок інтенсивного руху транспорту у зв'язку із завершенням

сезонних сільськогосподарських робіт (Sukhodolska and Prokopchuk, 2015). У вересні у воді річок із РТ і УТ спостерігали підвищення вмісту нікелю, що пояснюємо вивільненням останнього з відмираючої біоти. У річках з АТ і ТТ зафіксували зниження концентрації металу, що, можливо, пов'язано з акумуляцією нікелю в інших компонентах водного середовища.

Кількісне співвідношення ВМ у воді досліджуваних водойм можна подати рядами. Для річки з РТ воно матиме такий вигляд: травень: Cd < Cu < Co < Zn < Ni < Pb < Mn < Fe; червень: Cd < Cu < Zn < Co < Pb < Ni < Mn < Fe; серпень: Cd < Cu < Ni < Zn < Co < Pb < Mn < Fe; вересень: Cd < Cu < Zn < Co < Ni < Pb < Mn < Fe.

Для річки з АТ: травень: Cd < Cu < Zn < Co < Ni < Pb < Mn < Fe; червень: Cd < Cu < Zn < Co < Ni < Pb < Mn < Fe; серпень: Cd < Cu < Co < Zn < Ni < Pb < Mn < Fe; вересень: Cd < Cu < Zn < Co < Ni < Pb < Mn < Fe.

Для річки з ТТ: травень: Cd < Cu < Zn < Ni < Co < Pb < Mn < Fe; червень: Cd < Cu < Zn < Co < Ni < Pb < Mn < Fe; серпень: Cd < Cu < Pb < Co < Ni < Zn < Mn < Fe; вересень: Cd < Cu < Zn < Co < Ni < Pb < Mn < Fe.

Для річки з УТ: травень: Cd < Cu < Mn < Zn < Co < Ni < Pb < Fe; червень: Cd < Cu < Zn < Co < Ni < Mn < Pb < Fe; серпень: Cd < Cu < Ni < Co < Zn < Pb < Mn < Fe; вересень: Cd < Cu < Zn < Co < Ni < Pb < Mn < Fe.

Поелементний склад ВМ малих річок Тернопільщини у розрізі місяців наведено нижче.

Цинк: травень: АТ < ТТ < РТ < УТ; червень: УТ < АТ < РТ < ТТ; серпень: РТ < АТ < ТТ < УТ; вересень: ТТ < РТ < УТ < ТТ.

Манган: травень: УТ < РТ < АТ < ТТ; червень: УТ < АТ < ТТ < РТ; серпень: АТ < УТ < ТТ < РТ; вересень: АТ < ТТ < УТ < РТ.

Ферум: травень: УТ < АТ < РТ < ТТ; червень: УТ < АТ < РТ < ТТ; серпень: АТ < УТ < РТ < ТТ; вересень: АТ < УТ < ТТ < РТ.

Плюмбум: травень: РТ < АТ < УТ < ТТ; червень: РТ < АТ < ТТ < УТ; серпень: ТТ < УТ < АТ < РТ; вересень: УТ < ТТ < АТ < РТ.

Кобальт: травень: РТ < АТ < ТТ < УТ; червень: ТТ < РТ < УТ < АТ; серпень: АТ < ТТ < РТ < УТ; вересень: ТТ < УТ < РТ < АТ.

Нікель: травень: РТ < АТ = ТТ < УТ; червень: ТТ < УТ < РТ < АТ; серпень: РТ < УТ < ТТ < АТ; вересень: ТТ < РТ = УТ < АТ.

Порівнюючи ряди вмісту ВМ у річках із різних територій, зазначимо, що найзабрудненіші річки Тернопільщини за вмістом біогенних ВМ. Цинком найбільше забруднені води з річок ТТ і УТ у серпні, манганом – РТ і ТТ (у вересні і травні відповідно), ферумом – РТ і ТТ (у вересні та травні відповідно). Найзабрудненіші річки за вмістом біогенних ВМ – води річок РТ і ТТ. Перевищення ГДК на цих територіях зумовлене природним розташуванням басейнів рік у районах із заляганням залізомарганцевих конкрецій із поступовим їх вимиванням у водойми, закисленням води у результаті кислотних змивів та скидів техногенного походження (ТТ), особливостями гідрологічного режиму (зарегулювання водотоку) та гідрохімічного складу водойм (РТ).

Щодо небіогенних ВМ у малих річках Тернопільщини, їх стан можна оцінити як задовільний. Це пов'язано з перевищеннями ГДК плюмбуму та нікелю на всіх територіях. Однак найзабрудненішою водоймою як за вмістом біогенних і небіогенних ВМ, є р. Золота Липа з ТТ, що спричинено надходженням металів унаслідок діяльності підприємств (зокрема, харчових) і об'єктів житлово-комунального господарства. Друга за забрудненістю після водойми з ТТ – р. Серет з УТ, що піддається значному антропогенному впливу міста (побутові стоки, засмічення тощо). Незважаючи на те, що річка Стрипа з АТ характеризується пониженою здатністю до самовідновлення у зв'язку з порівняно невисоким біотичним потенціалом стійкості (Syvyi and Tsaryk, 2011), вона практично не забруднена ВМ, що свідчить про активність хімічного та органічного зв'язування ВМ і седиментації зважених частин.

Отже, оцінивши вміст ВМ у малих річках Тернопільщини з різним рівнем антропічного навантаження, рівень забруднення водойм області можемо подати таким рядом: АТ < РТ < УТ < ТТ.

Висновки

Якість води у малих річках Тернопільщини за вмістом важких металів не відповідає допустимим рівням $ГДК_{риб-госп.}$, за винятком кобальту, вміст якого не перевищує гранично допустимих концентрацій для рибогосподарських водойм. Підвищений уміст Mn і Fe у воді річок зумовлений наявністю цих елементів в абіотичних складових долин річок, зокрема, у місцях рудопроявів феруму та мангану, алювіальних відкладах, оглеєних ґрунтах із закисними сполуками металів, а також вимиванням елементів із гірських порід, ґрунту та лісової підстилки. Значно впливає на якість води досліджуваних водойм антропогенний фактор (стічні води промислових підприємств, сільськогосподарські змиви, згоряння палива, скидання ТПВ тощо). Найзабрудненіша річка за вмістом біогенних і небіогенних ВМ – це Золота Липа з ТТ, а найчистіша – р. Стрипа з АТ, що дозволяє рекомендувати використовувати склад її води як референтний показник для регіональної оцінки екологічного стану поверхневих вод.

Бібліографічні посилання

Abubakar, A., Saleh, Y., Shehu, K., 2015. Heavy metals pollution on surface water sources in Kaduna metropolis, Nigeria. Science World Journal 10(2), 1–5.

Bichi, M., Bello, U., 2013. Heavy metal pollution in surface and ground waters used for irrigation along River Tatsawarki in the Kano, Nigeria. IOSR Journal of Engineering 3(8), 1–9.

Brygadyrenko, V.V., Ivanyshyn, V.M., 2014. Vlijanie soli zheleza na massu tela *Megaphyllum kievense* (Diplopoda, Julidae) i granulometricheskij sostav podstilki v laboratornom jeksperimente [Impact of ferric salt on body weight of *Megaphyllum kievense* (Diplopoda, Julidae) and litter granulometric composition in the laboratory experiment]. Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 22(1), 83–87 (in Russian).

Brygadyrenko, V., Ivanyshyn, V., 2015. Changes in the body mass of *Megaphyllum kievense* (Diplopoda, Julidae) and the granulometric composition of leaf litter subject to different concentrations of copper. J. Forest Sci. 61(9), 369–376.

Duruibe, J., Ogwuegbu, M., Egwurugwu, J., 2007. Heavy metal pollution and human biotoxic effects. International Journal of Physical Sciences 2(5), 112–118.

Fatieiev, A., Pashchenko, Y., 2003. Fonovyi vmist mikroelementiv u gruntakh Ukrainy [Background content of microelements in ukrainian soils]. National Science Centre, Kharkiv (in Ukrainian).

Hu, H., Jin, Q., Kavan, P., 2014. A study of heavy metal pollution in China: Current status, pollution-control policies and countermeasures. Sustainability 6, 5820–5838.

Humeniuk, H., 2003. Rozpodil vazhkyh metaliv u hidroekosystemi prisnoi vodoimy (na prykladi Ternopilskoho stavu) [Heavy metals distribution in hydroecosystem of fresh water (on the example of Ternopil lake)]. Chernivtsi (in Ukrainian).

Kar, D., Sur, P., Mandal, S., Saha, T., Kole, R., 2008. Assessment of heavy metal pollution in surface water. Int. J. Environ. Sci. Tech. 5(1), 119–124.

Kholopov, Y., 2003. Tiazholye metaly kak factor ekolohicheskoi opasnosti [Heavy metals as factor of ecological danger]. SamGAPS, Samara (in Russian).

Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), Sustainable agricultural development. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.

Leite, V., Lure, Y., 1975. Opredelenie orhanicheskikh zahriaznenii pitevykh, prirodnykh i stochnykh vod [Definition of organic pollution of fresh, natural and flowing waters]. Khimiia, Moscow (in Russian).

Linnik, P., 1986. Formy mihratsii metalov v presnykh poverkhnostnykh vodakh [Forms of metal migration in fresh surface waters]. Hidrometeoizdat, Leningrad (in Russian).

Linnik, P., Zhezherya, V., 2011. Peculiarities of metals migration in the "bottom sediments − water" system with decreasing pH and increasing the concentration of fulvic acids. Hydrobiological Journal 47(5), 86–101.

Linnyik, P., Zaporozhets, O., 2005. Spivisnuiuchi formy vanadiiu, ferumu, kobaltu ta kuprumu u void vodoshovyshch Dnipra ta deiakykh richok Ukrainy [Co-existing forms of vanadium, ferrum, cobalt and copper in Dnipro water basins and some rivers of Ukraine]. Scientific Notes of Ternopil' Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University. Series biology 3, 246–248 (in Ukrainian).

Lure, Y., 1973. Unifitsyrovanye metody analiza vod [Unify methods of water analysis]. Khimiia, Moscow (in Russian).

Malassa, H., Qutob, M., Khatib, M., Rimawi, F., 2013. Determination of different trace heavy metals in ground water of South West Bank / Palestine by ICP / MS. Journal of Environmental Protection 4, 818–827.

Malik, D., Singh, S., Thakur, J., Singh, R., Kaur, A., Nijhawan, S., 2014. Heavy metal pollution of the Yamuna River: An introspection. Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci. 3(10), 856–863.

Manoj, K., Padhy, P., Chaundhury, S., 2012. Study of heavy metal contamination of the river water through index analysis approach and environmetrics. Bulletin of Environment, Pharmacology and Life Sciences 10, 7–15.

Mur, D., Ramamurti, V., 1987. Tiazholye metaly v prirodnykh vodakh [Heavy metals in natural waters]. Mir, Moscow (in Russian).

Myslyva, T., Kot, I., 2011. Vazhki metaly u vodakh malykh richok Zhytomyrskoho Polisia [Heavy metals is small rivers of Zhutomyr region]. Bulletin of Zhytomyr National Agroecological University 2, 58–68 (in Ukrainian).

Nasrabadi, T., 2015. An index approach to metallic pollution in riverwaters. Int. J. Environ. Res. 9(1), 385–394.

Naveedullah, Hashmi, M., Yu C., Shen, H., Duan, D., Shen, C., Lou, L., Chen, Y., 2014. Concentrations and human health risk assessment of selected heavy metals in surface water of the siling reservoir watershed in zhejiang province, China. Pol. J. Environ. Stud. 23(3), 801-811.

Nazir, R., Khan, M., Masab, M., Renman, H., Rauf, N., Shahab, S., Ameer, N., Sajed, M., Ullah, M., Rafeeq, M., Shaheen, Z., 2015. Accumulation of heavy metals (Ni, Cu, Cd, Cr, Pb, Zn, Fe) in the soil, water and plants and analysis of physico-chemical parameters of soil and water collected from Tanda Dam kohat. Journal of Pharmaceutical Sciences and Research 7(3), 89–97.

Niu, Y., Yu, W., Niu, Y., Xu, Y., Spatial, X., 2015. Evaluation of heavy metals concentrations in the surface sediment of Taihu lake. Int. J. Environ. Res. Public Health 12, 15028–15039.

Novikov, Y., Lastochkina, K., Boldina, Z., 1990. Metody isledovania kachestva vody vodoemov [Research methods of water quality of water basins]. Meditsyna, Moscow (in Russian).

Nzeve, J., Njuguna, S., Kitur, E., 2015. Assessment of heavy metal contamination in surface water of Masinga Reservoir, Kenya. Journal of Natural Sciences Research 5(2), 101–108.

Opp, C., Hahn, J., Zitzer, N., Laufenberg, G., 2015. Heavy metal concentrations in pores and surface waters during the emptying of a small reservoir. Journal of Geoscience and Environment Protection 3, 66–72.

Orubite, K., Ogunka-Nnoka, C., Okpokwu, K., 2015. Heavy metal concentrations in soil, fluted pumpkin leaf and surface water in umuebulu community in rivers state, Nigeria. European Journal of Basic and Applied Sciences 2(1), 46–52.

Reza, R., Singh, G., 2010. Assessment of heavy metal contamination and its indexing approach for river water. Int. J. Environ. Sci. Tech. 7(4), 785–792.

Romanenko, V., 2001. Osnovy hidroekolohii [Basics of hydroecology]. Oberehu, Kyiv (in Ukrainian).

Snizhko, S., 2001. Otsinka ta prohnozuvania yakosti prirodnykh vod [Assessment and analyzing of quality of natural waters]. Nika-Tsentr, Kyiv (in Ukrainian).

Song, J., Yang, X., Zhang, J., Long, Y., Zhang, Y., Zhang, T., 2015. Assessing the variability of heavy metal concentrations in liquid-solid two-phase and related environmental risks in the Weihe river of shaanxi province, China. Int. J. Environ. Res. Public Health 12, 8243–8262.

Stanko, O., 2012. Vazhki metaly u vodi: Zabrudnenia richky Dnister za ostanni 10 rokiv (terytoria Lvivskoi oblasti) [Heavy metals in water: Pollution of Dnister in last ten years (territory of Lviv region)]. Suchasni Problemy Toksykolohii 3–4, 58–63 (in Ukrainian).

Svynko, Y., 2007. Narys pro pryrodu Ternopilskoi oblasti: Heolohichne mynule, suchasnyi stan [Essay on nature of Ternopil region: geological past, current condition]. Navchalna Knyha-Bohdan, Ternopil (in Ukrainian).

Syvyi, M., 2004. Mineralni resursy Podillia: Konstruktyvno-heohrafichnyi analiz i syntez [Mineral resources of Podillia: Constructive-geographical analysis and synthesis]. Pidruchnyky i Posibnyky, Ternopil (in Ukrainian).

Syvyi, M.Y., Tsaryk, L.P., 2011. Pryrodni umovy ta resursy Ternopilshchyny [Natural conditions and resourses of Ternopil region]. Ternohraf, Ternopil (in Ukrainian).

Tsaryk, L., 1993. Problemy ekolohii ridnoho kraiu [Ecological problems of native land]. TDPI, Ternopil (in Ukrainian).

Tsvetkova, N.M., Pakhomov, O.Y., Serdyuk, S.M., Yakyba, M.S., 2016. Biologichne riznomanittja Ukrajiny. Dnipropetrovs'ka oblast'. Grunty. Metaly u gruntah [Biological diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Soils. Metalls in the soils]. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Wogu, M., Okaka, C., 2011. Pollution studies on Nigerian rivers: heavy metals in surface water of warri river, Delta State. Journal of Biodiversity and Environmental Sciences 3, 7–12.

Yankovska, L., 2003. Ekoloho-heohrafichne raionuvania Ternopilskoi oblasti [Ecological-geographical demarcation of Ternopil region]. Scientific Notes of Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University. Series Geography 2, 31–36 (in Ukrainian).

Yehorova, T., 2014. Ekoloho-heohimichni protsesy mihratsii kobaltu v ahrolandshaftah Ukrainy [Ecological-geochemical processes of cobalt migration in agricultural landscapes of Ukraine]. Visnyk Ahrarnoi Nauky 6, 58–63 (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 12.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 182–187.

doi:10.15421/011622

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

UDC 638.1:577.115:574

Fatty acid content of honeycombs depending on the level of technogenic loading on the environment

V.Y. Vishchur[1], I.I. Saranchuk[2], B.V. Gutiy[3]

[1]Institute of Animal Biology of NAAS, Lviv, Ukraine
[2]Bukovyna State Agricultural Experimental Station of NAAS, Chernivtsi, Ukraine
[3]Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies named after S.Z. Gzhytskyj, Lviv, Ukraine

The content of heavy metals, non-etherified and anionic forms of fatty acids, and also fatty acids of common lipids in honeycomb cells, obtained from hives placed in areas with high, medium and low levels of technogenic loading is investigated. The hives were located at the educational apiary of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies named after S.Z. Gzhytskyj (area with very heavy traffic and industrial activity) and in private beekeeping farms in the town Vynnyky and the village Chyzhyky, Pustomyty district, Lviv region (areas with lower intensity of traffic and industrial activity). Our research has shown that the newly-built honeycomb cells obtained from hives placed in the territory with medium and low levels of technogenic loading contain a lower quantity of such heavy metals as iron, zinc, cuprum, chromium, nickel, lead and cadmium. The total amount of non-etherified fatty acids with even and odd number of carbon atoms in the chain, monounsaturated fatty acids of n-7 and n-9 families and polyunsaturated fatty acids of n-3 and n-6 families was higher in these honeycombs. However, the total concentration of anionic forms of fatty acids with even and odd number of carbon atoms in the chain, monounsaturated fatty acids of n-7 and n-9 families and polyunsaturated fatty acids of n-3 and n-6 families was lower in these honeycombs. Due to the above-mentioned monounsaturated and polyunsaturated fatty acids the amount of fatty acids of common lipids rises. It leads to increase in the antibacterial and antifungal properties of honeycomb cells and reduction of fragility of their walls. The greatest changes in concentration of heavy metals, non-etherified and anionic form of fatty acids, and also fatty acids of common lipids occur in the newly built honeycomb cells in the territory with low technogenic loading on the environment.

Keywords: beehives; heavy metals; fatty acids

Жирнокислотний склад бджолиних стільників залежно від рівня техногенного навантаження на довкілля

В.Я. Віщур[1], І.І. Саранчук[2], Б.В. Гутий[3]

[1]Інститут біології тварин НААН, Львів, Україна
[2]Буковинська державна сільськогосподарська дослідна станція НААН, Чернівці, Україна
[3]Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Ґжицького, Львів, Україна

Досліджено вміст важких металів, неетерифікованих і аніонних форм жирних кислот, а також жирних кислот загальних ліпідів у бджолиних стільниках, які отримано з вуликів, розміщених на територіях із високим, середнім та низьким рівнем техногенного навантаження. Проби відібрано на навчальній пасіці (територія з дуже інтенсивним рухом транспорту та роботи промислових підприємств) та у приватних пасічних господарствах (території з меншою інтенсивністю руху транспорту та роботи промислових

Інститут біології тварин НААН, вул. В. Стуса, 38, Львів, 79034, Україна
Institute of Animal Biology of NAAS, V. Stus Str., 38, Lviv, 79034, Ukraine
Tel.: +38-097-747-61-25. E-mail: v.vishchur@gmail.com

Буковинська державна сільськогосподарська дослідна станція НААН, вул. Кузнецова, 21а, Чернівці, 58026, Україна
Bukovyna State Agricultural Experimental Station of NAAS, Kuznetsova Str., 21a, Chernivtsi, 58026, Ukraine

Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Ґжицького, вул. Пекарська, 50, Львів, Україна
Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies named after S.Z. Gzhytskyj, Pekarska Str., 50, Lviv, Ukraine

підприємств). У свіжопобудованих бджолиних стільниках, які отримано з вуликів, розміщених на території із середнім та низьким рівнями техногенного навантаження, міститься менша кількість феруму, цинку, купруму, хрому, нікелю, плюмбуму та кадмію. У цих стільниках вищий загальний вміст неетерифікованих форм насичених жирних кислот із парною та непарною кількістю вуглецевих атомів у ланцюгу, мононенасичених жирних кислот родин n-7 і n-9 і поліненасичених жирних кислот родин n-3 і n-6. Натомість у них менша загальна концентрація аніонних форм насичених жирних кислот із парною та непарною кількістю вуглецевих атомів у ланцюгу, мононенасичених жирних кислот родин n-7 і n-9 і поліненасичених жирних кислот родин n-3 і n-6. За рахунок наведених вище мононенасичених і поліненасичених жирних кислот у них зростає кількість жирних кислот загальних ліпідів. Це зумовлює підвищення антибактеріальної та антигрибкової активності бджолиних стільників і зменшення крихкості їх стінок. Найбільше змінюється концентрація важких металів, неетерифікованих і аніонних форм жирних кислот, а також жирних кислот загальних ліпідів у свіжопобудованих бджолиних стільниках на території з низьким рівнем техногенного навантаження.

Ключові слова: вулики; важкі метали; жирні кислоти

Introduction

Intensive development of the chemical industry and agriculture, environmental degradation and pollution by heavy metals causes growth of toxic lesions in humans and animals. One feature of heavy metals is that in small amounts almost all of them are necessary for plants and organisms (Kulbachko et al., 2011; Brygadyrenko and Ivanyshyn, 2014, 2015; Tsvetkova et al., 2016). However, when the permissible amount of these metals is exceeded this leads to serious diseases. Some heavy metals (mercury, cadmium, lead) are distinguished by a special feature of toxicity (Vymazal and Březinová, 2016). The development of industry, agriculture, energy and transport, intensive mining all lead to an increase of the concentrations of heavy metals in the air, water, soil, plants and plant pollen (Conti and Botrè, 2001; Wang Haiyan and Arne, 2003; Pashayan, 2006; Vikram Reddy et al., 2013). Thus, heavy metals are rapidly accumulated in the tissues of honey bees and honeycombs (Bogdanov, 2006; Perugini et al., 2011).

On the other hand, fatty acids are a vital component of food for honeybees (Saranchuk, 2013). In particular, the fatty acid composition of pollen affects the productive and reproductive characteristics of honeybees (Loidl and Crailsheim, 2001; Tan et al., 2015). In addition, fatty acids are the basic building blocks of honeycombs (Buchwald et al., 2009). There they are mostly linked to long-chain alcohols. Fatty acids in bee combs also occur in free (nonetherified) and bound condition with heavy metals (anionic) (Kononskyy, 2006). Thus, the fatty acid and mineral composition of honeycombs is an indicator of the ecological environment.

Having considered the given above, theoretical and practical interest lies in the study of heavy metals, anionic and nonetherified fatty acids and fatty common lipid content in honeycombs, depending on the level of environmental impact. The aim of the study was to find out the contents of heavy metals, anionic and nonetherified fatty acids and common fatty lipids in honeycombs, depending on the level of the technogenic load on the environment.

Material and methods

The level of environmental impact was determined by the content of heavy metals (iron, zinc, copper, chromium, nickel, lead, arsenic and cadmium) in the pollen of dandelions (*Taraxacum officinale* Wigg.). Samples of pollen from dandelions and freshly built honeycombs for laboratory tests were taken in apiaries located in areas with different intensities of traffic and industry. The hives studied were located at the training apiary of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies named after S.Z. Gzhytsky (an area with very heavy traffic and industrial activity) and private beekeeping farms in Vynnyky town and Chyzhykiv village in Pustomiti district Lviv region (areas with lower intensity of traffic and industry). The private beekeeping farms in Vynnyky town and Chyzhykiv village are located at a distance of 2–3 and 5–6 km from the training apiary of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies named after S.Z. Gzhytsky. Moreover, both the training apiary of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies named after S.Z. Gzhytsky and the private beekeeping farms in Vynnyky and Chyzhykiv of Pustomiti district Lviv region are located along the Lviv – Ternopil highway.

In each of the above-mentioned areas samples of the pollen of dandelions and newly built honeycombs were selected, and in each apiary the samples of dandelion pollen and newly built honeycombs were taken from three hives. To identify the species of the dandelion pollen an identification study was performed using the computer programs Lucia (Laboratory Colour Image Analysis) and Pollen Data Bank.

In the selected samples of the bee pollen heavy metals were found and measured. In the selected samples of newly built honeycombs the concentrations of heavy metals, anionic and nonetherified fatty acids and fatty acids of total lipids was measured. The content of heavy metals in the studied biological material was measured on an atomic absorption spectrophotometer C–115 PC (Khavezov and Tsalev, 1983). The concentrations of anionic and nonetherified fatty acids and fatty acids of total lipids in the studied biological material were measured by the gas-liquid chromatography (Rivis and Fedoruk, 2010).

Mathematical processing of research results was conducted statistically using the software package Statistica 6.0. The results of the average values considered statistically significant at $P < 0.05$, $P < 0.01$ and $P < 0.001$ (ANOVA).

Results and discussion

It is ascertained that in the honeycombs, obtained from beehives located in areas with medium and low technogenic loading, compared with the honeycombs, selected from hives that are kept in a high level of anthropogenic impact the level of iron, zinc, copper, chromium, nickel, lead and cadmium is likely to be reduced (Table 1). Thus the content of the above-mentioned heavy metals in honeycombs characterizes the degree of contamination of the studied areas. At the same time, in the honeycombs obtained from the beehives located in areas with high, medium and low technogenic impact on

the environment, the content of nonetherified and anionic forms of fatty acids and fatty acids of total lipids is different, which affects their physical properties, antibacterial and antifungal activity (Bogdanov, 2003; Bogdanov et al., 2003).

Table 1

Concentration of heavy metals in honeycombs (mg/kg natural mass, M ± m, n = 3)

Heavy metals and their symbol	Level of technogenic loading on the environment		
	high	middle	low
Iron, Fe	85,2 ± 3,42	35,9 ± 1,78***	22,8 ± 1,43***
Zinc, Zn	7,9 ± 0,35	3,8 ± 0,17***	2,6 ± 0,16***
Copper, Cu	0,14 ± 0,009	0,09 ± 0,006**	0,07 ± 0,006***
Chromium, Cr	1,26 ± 0,040	1,06 ± 0,058*	0,93 ± 0,040**
Nickel, Ni	0,67 ± 0,032	0,50 ± 0,023**	0,41 ± 0,023***
Lead, Pb	0,91 ± 0,037	0,68 ± 0,032**	0,45 ± 0,020***
Cadmium, Cd	0,06 ± 0,006	0,04 ± 0,003*	0,03 ± 0,006*

Note: here and after * – P < 0.05, ** – P < 0.01, *** – P < 0.001.

We found out that the level of the technologenic impact on the environment affects the overall content of nonetherified forms of fatty acids in honeybee combs. Thus, the total content of nonetherified forms of fatty acids in honeybee combs which were taken from the beehives located in the areas with medium and low levels of technogenic loading is higher than in the honeycombs which were taken from beehives located in the areas with high anthropogenic loading (Table 2). The highest content of nonetherified forms of fatty acids was found in bee combs received from the beehives located in areas of low technogenic loading.

The higher number of nonetherified forms of unsaturated fatty acids in honeycombs obtained from the beehives located in the areas with medium and low technogenic loading, in comparison with the honeycombs obtained from the beehives located in the areas with high anthropogenic impact can be explained mainly due to a higher content of monounsaturated fatty acids families n-7 and n-9 fatty acids and families of n-3 and n-6 in their composition. The ratio of nonetherified forms of polyunsaturated fatty acids of n-3 family to nonetherified form of polyunsaturated fatty acids of n-6 family is lower (Table 2). It is obvious that the above-mentioned processes take place in the wax glands of honey bees.

Table 2

Concentration of nonetherified forms of fatty acids in honeycombs (mg/kg natural mass, M ± m, n = 3)

Fatty acids and their code number	Level of technogenic loading on the environment		
	high	middle	low
Caprylic, 8:0	0,58 ± 0,026	0,48 ± 0,023*	0,46 ± 0,023*
Capric, 10:0	0,24 ± 0,011	0,17 ± 0,014**	0,15 ± 0,011*
Lauric, 12:0	0,29 ± 0,014	0,23 ± 0,014*	0,20 ± 0,012**
Myristic, 14:0	0,31 ± 0,020	0,23 ± 0,014*	0,20 ± 0,014**
Pentadecanoic, 15:0	0,12 ± 0,011	0,11 ± 0,011	0,10 ± 0,011
Palmic, 16:0	22,4 ± 1,13	21,5 ± 1,28	20,8 ± 1,27
Palmitooleic, 16:1	0,31 ± 0,020	0,39 ± 0,017*	0,42 ± 0,012**
Stearic, 18:0	4,85 ± 0,191	4,71 ± 0,190	3,95 ± 0,190*
Oleic, 18:1	16,4 ± 0,95	21,0 ± 0,97*	21,9 ± 0,70**
Linoleic, 18:2	1,27 ± 0,093	1,85 ± 0,097**	2,00 ± 0,128**
Linolenic, 18:3	26,5 ± 1,40	35,3 ± 1,47**	36,0 ± 1,39**
Total concentration of fatty acids	73,4	85,9	86,1
Including saturated	28,8	26,9	25,9
monounsaturated	16,7	21,4	22,3
polyunsaturated	27,8	37,1	38,0
n-3/n-6	20,9	19,1	18,0

Lower quantity of nonetherified forms of saturated fatty acids in honeycombs obtained from the beehives located in the areas with medium and low technological impact in comparison with honeycombs obtained from the beehives located in the areas with high anthropogenic impact is caused by the lower content of fatty acids with even and odd number of carbon atoms in the chain in their composition.

Nonetherified forms of caprylic, caprin, lauric, oleic, linoleic and linolenic acids demonstrate the most significant antibacterial and antifungal activity (Bogdanov, 2003; Bogdanov et al., 2003). We observed that the level of the technogenic loading on the environment has a significant impact on the total concentration of nonetherified forms of caprylic, capric, lauric, oleic, linoleic and linolenic acids in honeycombs. Thus, the total content of nonetherified forms of the above- mentioned fatty acids in the honeycombs obtained from the beehives located in areas with medium and low technogenic loading compared to the honeycombs obtained from the beehives located in the areas with high anthropogenic impact increases.

Nonetherified forms of monounsaturated (oleic and palmitooleyic) and especially polyunsaturated (linoleic and linolenic) fatty acids show maximum antibacterial and antifungal activity (Pauguel et al., 1993; Manning, 2001; Bogdanov et al., 2003). We found out that the level of the technogenic loading on the environment has a significant

impact on the overall content of nonetherified forms of monounsaturated and polyunsaturated fatty acids in the newly built honeycombs. So, the total content of nonetherified forms of monounsaturated and polyunsaturated fatty acids in the honeycombs obtained from the beehives located in the areas with medium and low technological loading in comparison with the honeycombs obtained from the beehives located in the areas with high anthropogenic impact is higher.

Nonetherified forms of long-chain fatty acids have the ability to bind heavy metals, especially divalent. At the same time, nonetherified forms of long-chain fatty acids (18 or more carbon atoms in the chain) have the highest ability to bind heavy metals (Jenkins and Palmquist, 1982; Bogdanov et al., 2005). Binding nonetherified forms of long-chain fatty acids with heavy metals takes place in the wax glands of honeybees (Saranchuk, 2013). As the result of this process anionic forms of fatty acids are formed. We found out that the level of technogenic loading on the environment affects the total content of anionic forms of fatty acids in newly built honeycombs. Thus, the total content of anionic forms of fatty acids in the newly built honeycombs obtained from the beehives located in areas with medium and low technogenic loading is lower than in the honeycombs obtained from the beehives placed in the areas with a high level of technogenic loading (Table 3).

The lower number of anionic fatty acids in the newly built honeycombs obtained from the beehives located in areas with medium and low technogenic loading in comparison with honeycombs obtained from the beehives located in the areas with high anthropogenic impact is explained by the lower content of saturated fatty acids with even and odd number of carbon atoms in the chain, monounsaturated fatty acids families n-7 and n-9 fatty acids and families of n-3 and n-6 in the composition of those honeycombs. In this case, the ratio of anionic forms of the n-3 family of polyunsaturated fatty acids and anionic forms the n-6 family of polyunsaturated fatty acids is lower (Table 3).

The process of binding nonetherified forms of fatty acids with heavy metals in honeybee wax glands and the formation of anionic forms of fatty acids can be seen reflected in the content of fatty acids of total lipids in honeycombs. The latter are represented mainly by fatty acids that are found in terrestrial connection with long-chain alcohols.

Table 3

Content of anionic forms of fatty acids in honeycombs (mg/kg natural mass, M ± m, n = 3)

Fatty acids and their code number	Level of technogenic loading on the environment		
	high	middle	low
Caprylic, 8:0	0,45 ± 0,017	0,38 ± 0,014*	0,36 ± 0,012**
Capric, 10:0	0,16 ± 0,011	0,12 ± 0,006*	0,11 ± 0,006**
Lauric, 12:0	0,22 ± 0,011	0,17 ± 0,011*	0,16 ± 0,006**
Myristic, 14:0	0,20 ± 0,011	0,16 ± 0,009*	0,15 ± 0,010*
Pentadecanoic, 15:0	0,08 ± 0,006	0,05 ± 0,006*	0,04 ± 0,006**
Palmic, 16:0	16,4 ± 0,96	13,3 ± 0,58*	12,8 ± 0,49*
Palmitooleic, 16:1	0,20 ± 0,011	0,16 ± 0,006*	0,15 ± 0,006**
Stearic, 18:0	3,87 ± 0,130	3,44 ± 0,087*	3,37 ± 0,075*
Oleic, 18:1	11,1 ± 0,73	9,1 ± 0,21*	8,8 ± 0,24*
Linoleic, 18:2	0,87 ± 0,037	0,76 ± 0,026	0,73 ± 0,026*
Linolenic, 18:3	18,5 ± 1,02	15,3 ± 0,41*	14,8 ± 0,46*
Total content of fatty acids	52,1	43,0	41,5
Including saturated	21,4	17,7	17,0
monounsaturated	11,3	9,2	9,0
polyunsaturated	19,4	16,1	15,6
n-3/n-6	21,3	20,2	20,3

We found out that the level of technogenic loading on the environment affects the content of fatty acids of total lipids in the newly built honeycombs. Thus, the content of fatty acids of total lipids in the newly built honeycombs obtained from beehives located in the areas with medium and low technogenic loading is higher than in the honeycombs received from the beehives placed in the area with high level of anthropogenic loading (Table 4). The higher quantity of fatty acids of total lipids in the newly built honeycombs obtained from the beehives located in areas with medium and low technogenic loading, compared with honeycombs obtained from beehives placed in areas with high anthropogenic impact is mainly due to the higher content in their composition of monounsaturated fatty acids families n-7 and n-9 fatty acids and families of n-3 and n-6. The ratio of polyunsaturated fatty acids of n-3 family to the n-6 family of polyunsaturated fatty acids in newly built honeycombs is lower (Table 4). In the newly built honeycombs obtained from the beehives located in the areas with medium and low technogenic loading compared to the honeycombs received from the beehives located in the areas with high anthropogenic impact the concentration of the major saturated fatty acids of total lipids with even number of carbon atoms in the chain decreases.

The lower ratio of saturated fatty acids to unsaturated fatty acids of total lipids in the newly built honeycombs obtained from the beehives located in the areas with medium and low technogenic loading in comparison with the honeycombs obtained from the beehives located in the areas with high anthropogenic impact may indicate a decrease in the fragility of their walls.

Antibacterial and antifungal activity is inherent to many fatty acids – caprylic, capric, lauric, oleic, linoleic and linolenic (Lee et al., 2001; Bogdanov et al., 2003). Thus, the content of the above-mentioned acids of total lipids the newly built honeycombs obtained from the beehives located in the areas with medium and low technogenic loading compared to the honeycombs obtained from the beehives located in the areas with high anthropogenic impact is higher. The above-

mentioned fact may indicate that antibacterial and antifungal activity of the newly built honeycombs is higher in the areas with lower levels of pollution.

The maximum antibacterial and antifungal activity is observed in monounsaturated (oleic and palmitooleic) and, especially, in polyunsaturated (linoleic and linolenic) fatty acids of total lipids (Bogdanov et al., 2003). We found out that environmental conditions have a significant environmental impact on the overall content of monounsaturated and polyunsaturated fatty acids of total lipids in the newly built honeycombs. Thus, the contents of the above-mentioned fatty acids of total lipids in the honeycombs obtained from the beehives located in the areas with medium and low technogenic loading in comparison with the honeycombs obtained from the beehives placed in the areas with high anthropogenic impact is higher.

Table 4

Concentration of fatty acids of total lipids in honeycombs (mg/kg natural mass, M ± m, n = 3)

Fatty acids and their code number	Level of technogenic loading on the environment		
	high	middle	low
Caprylic, 8:0	5,47 ± 0,229	4,33 ± 0,177**	3,67 ± 0,133***
Capric, 10:0	2,06 ± 0,069	1,17 ± 0,079***	0,71 ± 0,040***
Lauric, 12:0	2,70 ± 0,104	1,30 ± 0,049***	0,80 ± 0,052***
Myristic, 14:0	2,87 ± 0,075	2,02 ± 0,102***	1,46 ± 0,066***
Pentadecanoic, 15:0	1,02 ± 0,006	1,24 ± 0,003***	1,30 ± 0,003***
Palmic, 16:0	193,6 ± 5,8	190,6 ± 5,5	188,1 ± 5,5
Palmitooleic, 16:1	2,70 ± 0,052	3,19 ± 0,133*	4,99 ± 0,095***
Stearic, 18:0	43,7 ± 0,94	39, 7 ± 0,68*	38,9 ± 0,73**
Oleic, 18:1	139,7 ± 1,68	146,7 ± 1,93*	164,7 ± 1,96***
Linoleic, 18:2	10,1 ± 0,60	13,3 ± 0,51	17,2 ± 0,51***
Linolenic, 18:3	228,6 ± 3,5	239,4 ± 2,1*	252,0 ± 2,3**
Total content of fatty acids	632,6	642,8	673,8
Including saturated	251,4	240,3	234,9
monounsaturated	142,4	149,8	169,7
polyunsaturated	238,8	252,7	269,2
n-3/n-6	22,5	18,0	14,6

Long-chain fatty acids (18 or more carbon atoms in the chain) in the honeycombs can bind heavy mineral elements, especially divalent (Jenkins and Palmquist, 1982; Suárez et al., 1996; Bogdanov et al., 2005). We observed that the ecological conditions of the environment influence the content of the above-mentioned fatty acids of total lipids in the newly built honeycombs. Therefore, the content of long-chain fatty acids of total lipids in the honeycombs obtained from the beehives located in the areas with medium and low technogenic loading compared to the honeycombs obtained from the beehives placed in the areas with high anthropogenic impact is higher.

As a result, the newly built honeycombs obtained from the beehives located in the areas with middle- and low technogenic loading contain fewer heavy metals. At the same time, in the honeycombs obtained from the beehives located in the areas with medium and low technogenic loading the content of anionic forms of fatty acids is lower, but the content of nonetherified acids is higher. These combs also contain a higher amount of fatty acids of total lipids. The newly built honeycombs in the areas with low technogenic loading undergo the largest changes in concentration of heavy metals, nonetherified and anionic forms of fatty acids and fatty acids of total lipids.

Conclusions

The newly built honeycombs obtained from the beehives located in the areas with middle-and low technogenic loading contain smaller amounts of iron, zinc, copper, chromium, nickel, lead and cadmium.

The newly built honeycombs obtained from the beehives located in the areas with medium and low technogenic loading havea lower content of anionic forms of saturated fatty acids with even and odd number of carbon atoms in the chain, monounsaturated fatty acids of n-7 and n-9 families and polyunsaturated fatty acids of n-3 and n-6 families.

The newly built honeycombs obtained from the beehives located in the areas with medium and low technogenic loading contain more nonetherified forms of monounsaturated fatty acids of n-7 and n-9 families, and polyunsaturated fatty acids of n-3 and n-6 families. Due to the above-mentioned monounsaturated and polyunsaturated fatty acids the number of fatty acids of total lipids in them is higher.

The largest changes in concentration of heavy metals, nonetherified and anionic forms of fatty acids and fatty acids of total lipids take place in the newly built honeycombs in the areas with low technogenic loading.

Prospects for further research. It is necessary to study the content of heavy metals and fatty acids in bee pollen and ambrosia.

References

Bogdanov, G.O., Polishchuk, V.P., Rivis, J.F., Lokutova, O.A., 2003. Fatty acids of plant pollen (bee pollen) and their role in metabolic processes and bee life. The Animal Biology 5, 149–158 (in Ukrainian).

Bogdanov, G.O., Polishchuk, V.P., Rivis, J.F., Lokutova, O.A., 2005. Biological evaluation of bee pollen. Naukovyi Visnyk Lvivskoi Natsionalnoi Akademii Veterynarnoi Medytsyny imeni S.Z. Gzhytskoho 7(2), 227–239 (in Ukrainian).

Bogdanov, S., 2003. Quality and standards of pollen and beeswax. Apiacta 38(4), 334–341.

Bogdanov, S., 2006. Contaminants of bee products. Apidologie 37(1), 1–18.

Brygadyrenko, V., Ivanyshyn, V., 2015. Changes in the body mass of *Megaphyllum kievense* (Diplopoda, Julidae) and the granulometric composition of leaf litter subject to different concentrations of copper. J. Forest Sci. 61(9), 369–376.

Brygadyrenko, V.V., Ivanyshyn, V.M., 2014. Vlijanie soli zheleza na massu tela *Megaphyllum kievense* (Diplopoda, Julidae) i granulometricheskij sostav podstilki v laboratornom jeksperimente [Impact of ferric salt on body weight of *Megaphyllum kievense* (Diplopoda, Julidae) and litter granulometric composition in the laboratory experiment]. Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 22(1), 83–87 (in Russian).

Buchwald, R., Breed, M.D., Bjostad, L., Hibbard, B.E., Greenberg, A.R., 2009. The role of fatty acids in the mechanical properties of beeswax. Apidologie 40(5), 585–594.

Conti, M.E., Botrè, F., 2001. Honeybees and their products as potential bioindicators of heavy metals contamination. Environ. Monit. Assess. 69(3), 267–282.

Haiyan, W., Stuanes, A., 2003. Heavy metal pollution in air-water-soil-plant system of Zhuzhou city, Hunan province, China. Water Air Soil Poll. 147, 79–107.

Jenkins, T.C., Palmquist, D.L., 1982. Effect of added fat and calcium on *in vitro* formation of insoluble fatty acid soaps and cell wall digestibility. J. Anim. Sci. 55, 957–963.

Khavezov, I., Tsalev, D., 1983. Atomno-absorbtsionnyi analiz [Atomic absorption analysis]. Chemistry, Leningrad (in Russian).

Kononskyy, O.I., 2006. Biokhimiia tvaryn [Biochemistry of the animals]. Vyshcha Shkola, Kyiv (in Ukrainian).

Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), Sustainable agricultural development. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.

Lee, J.Y., Sohn, K.H., Rhee, S.H., Hwang, D., 2001. Saturated fatty acids, but not unsaturated fatty acids, induce the expression of cyclooxygenase-2 mediated through Toll-like receptors 4. J. Biol. Chem. 276, 16683–16689.

Loidl, A., Crailsheim, K., 2001. Free fatty acids digested from pollen and triolein in the honeybee (*Apis mellifera carnica* Pollmann) midgut. J. Comp. Physiol. B 171(4), 313–321.

Manning, R., 2001. Fatty acids in pollen: A review of their importance for honey bees. Bee World 82(2), 60–75.

Pashayan, S.A., 2006. Svoystva migratsii tyazhelyih metallov [Properties of heavy metal migration]. Pchelovodstvo – Beekeeping 9, 12–13 (in Russian).

Pauguel, S.C., Bert, M., Dolley, S., 1993. Antimicrobial activity of pollen. Phytochemistry 33(6), 2503–2507.

Perugini, M., Manera, M., Grotta, L., Abete, M.C., Tarasco, R., 2011. Heavy metal (Hg, Cr, Cd, and Pb) contamination in urban areas and wildlife reserves: Honeybees as bioindicators. Biol. Trace Elem. Res. 140(2), 170–176.

Rivis, J.F., Fedoruk, R.S., 2010. Kil′kisni khromatohrafichni metody vyznachennya okremykh lipidiv i zhyrnykh kyslot u biolohichnomu materiali [Quantitative chromatographic methods for determination of individual lipids and fatty acids in biological material]. Spolom, Lviv (in Ukrainian).

Saranchuk, I.I., 2013. Kontsentratsiia riznykh form zhyrnykh kyslot u tkanynakh cherevtsia medonosnykh bdzhil zalezhno vid ekolohichnykh umov dovkillia [Concentration of different forms fatty acids in the tissues of the abdomen of melliferous bees depending on the ecological conditions of the environment]. Scientific Journal Askania-Nova 6, 251–257 (in Ukrainian).

Suárez, A., Faus, M.J., Gil, A., 1996. Dietary long-chain polyunsaturated fatty acids modify heart, kidney, and lung fatty acid composition in weanling rats. Lipids 31(3), 345–348.

Tan, K., Liu, X., Dong, S., Wang, C., Oldroyd, B.P., 2015. Pheromones affecting ovary activation and ovariole loss in the Asian honey bee *Apis cerana*. J. Insect Physiol. 74, 25–29.

Tsvetkova, N.M., Pakhomov, O.Y., Serdyuk, S.M., Yakyba, M.S., 2016. Biologichne riznomanittja Ukrajiny. Dnipropetrovs'ka oblast'. Grunty. Metaly u gruntah [Biological diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Soils. Metalls in the soils]. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Vikram Reddy, M., Satpathy, D., Dhiviya, K.S., 2013. Assessment of heavy metals (Cd and Pb) and micronutrients (Cu, Mn, and Zn) of paddy (Oryza sativa L.) field surface soil and water in a predominantly paddy-cultivated area at Puducherry (Pondicherry, India), and effects of the agricultural runoff on the elemental concentrations of a receiving rivulet. Environ. Monit. Assess. 185(8), 6693–6704.

Vymazal, J., Březinova, T., 2016. Accumulation of heavy metals in aboveground biomass of *Phragmites australis* in horizontal flow constructed wetlands for wastewater treatment: A review. Chemical Engineering Journal 290, 232–242.

Надійшла до редколегії 10.02.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 188–192.

doi:10.15421/011623

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

UDK 581.13:577.15/581.45

The impact of pollutants on the antioxidant protection of species of the genus *Tilia* at different developmental stages

A.A. Alexeyeva[1], Y.V. Lykholat[1], N.O. Khromykh[1], I.M. Kovalenko[2], E.S. Boroday[1]

[1]*Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine*
[2]*Sumy National Agricultural University, Sumy, Ukraine*

The influence of transport fumes and industrial waste on the activity of catalase, benzidine-peroxidase and guaiacol-peroxidase was studied in the dormant buds, leaves and seeds of the following species of the genus *Tilia*: *T. platyphyllos* Scop., *T. europaea* L., *T. amurensis* Rupr. and *T. begoniifolia* Stev. We tested the hypothesis that the action of pollutants changes the state of antioxidant protection at different stages of tree development in contaminated phytocenoses. An increase in catalase activity was observed in leaves of all linden species, and the action of transport fumes caused excess over control level by 118, 118, 196, and 61% respectively for *T. platyphyllos*, *T. europaea*, *T. amurensis* and *T. begoniifolia*. The action of industrial waste was accompanied by a slight decrease in catalase activity in *T. europaea* leaves, and increase in activity in leaves of *T. amurensis* and *T. begoniifolia* (143% and 115%). Benzidine-peroxidase activity increased due to the influence of transport fumes on leaves of *T. amurensis* and *T. begoniifolia* (103% and 44%), but decreased due to the effect of industrial waste on leaves of *T. europaea*, *T. amurensis* and *T. begoniifolia* (46%, 30%, and 44% respectively), and was suppressed in the seeds of *T. europaea*, *T. amurensis* and *T. begoniifolia* both under the influence of transport (42%, 47% and 33% below control) and industrial emissions (19%, 19% and 45%), and was reduced in buds of *T. platyphyllos*, *T. europaea* and *T. amurensis* due to the effect of transport fumes (21%, 9% and 20% respectively). Guaiacol-peroxidase activity decreased due to the influence of transport fumes in buds of *T. platyphyllos*, *T. europaea* and *T. amurensis* (41%, 14% and 47% below control), while it increased in the seeds of *T. platyphyllos* and *T. amurensis* (104% and 83%), as well as in leaves of *T. amurensis* and *T. begoniifolia* both due to the effect of transport (129% and 144%) and of industrial emissions (respectively, 34% and 40% above control). The substantial restructuring of the antioxidant system components in leaves, dormant buds and seeds confirms the hypothesis that metabolic processes in *Tilia* trees adapt throughout all stages of their development in response to the polluted conditions in urban phytocenoses.

Key words: linden tree; bud; leaf; seed; contamination; catalase; benzidine-peroxidase; guaiacol-peroxidase

Вплив полютантів на антиоксидантний захист видів роду *Tilia* на різних стадіях розвитку

А.А. Алексєєва[1], Ю.В. Лихолат[1], Н.О. Хромих[1], І.М. Коваленко[2], Є.С. Бородай[1]

[1]*Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна*
[2]*Сумський національний аграрний університет, Суми, Україна*

Досліджено вплив транспортних вихлопів і промислових викидів на активність каталази, бензидин-пероксидази та гваякол-пероксидази у бруньках, листках і насінні *Tilia platyphyllos* Scop., *T. europaea* L., *T. amurensis* Rupr. і *T. begoniifolia* Stev. Перевірено гіпотезу про те, що вплив полютантів змінює стан антиоксидантного захисту на різних стадіях розвитку дерев у забруднених фітоценозах. Зростання активності каталази спостерігали у листках усіх видів лип. Вплив транспортних вихлопів спричинив збільшення контрольного рівня для *T. platyphyllos* на 118%, для *T. europaea* – на 118%, для *T. amurensis* – на 196% і для *T. begoniifolia* – на 61%. Вплив промислових викидів супроводжувався незначним зниженням активності каталази у листках *T. europaea* та зростанням активності у листках *T. amurensis* і *T. begoniifolia* (на 143% і 115% відповідно). Активність бензидин-пероксидази зростала за

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, пр. Гагаріна, 72, Дніпропетровськ, 49010, Україна
Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Gagarin Ave., 72, Dnipropetrovsk, 49010, Ukraine
Tel.: +38-050-487-87-17. E-mail: khromykh58@rambler.ru

Сумський національний аграрний університет, вул. Герасима Кондратьєва, 160, Суми, 40021, Украина
Sumy National Agricultural University, 160, Gerasym Kondratjev Str., 160, Sumy, 40021, Ukraine

дії транспортних вихлопів у листках *T. amurensis* і *T. begoniifolia* (відповідно, на 103% і 44%), проте знижувалась за дії промислових викидів у листках *T. europaea*, *T. amurensis* і *T. begoniifolia* (на 46%, 30% і 44% відносно контролю відповідно), а також була пригнічена у насінні *T. europaea*, *T. amurensis* і *T. begoniifolia* як за дії транспортних (відповідно, на 42%, 47% і 33% від контролю), так і промислових емісій (на 19%, 19% і 45% від контролю, відповідно), та знижена у бруньках *T. platyphyllos*, *T. europaea* та *T. amurensis* за дії транспортних вихлопів (на 21%, 9% і 20% від контролю, відповідно). Активність гваякол-пероксидази за впливу транспортних вихлопів знижувалась у бруньках *T. platyphyllos*, *T. europaea* і *T. amurensis* (відповідно, на 41%, 14% і 47% відносно контролю), але збільшувалась у насінні *T. platyphyllos* і *T. amurensis* (на 104% і 83%, відповідно), а також зростала у листках *T. amurensis* і *T. begoniifolia* як за дії транспортних (відповідно, на 129% і 144%), так і промислових емісій (відповідно, на 34% і 40% відносно контролю). Суттєві перебудови компонентів антиоксидантної системи у листках, бруньках і насінні підтвердили припущення, що адаптація дерев роду *Tilia* до умов забруднених міських фітоценозів потребує змін метаболічних процесів упродовж усіх стадій розвитку.

Ключові слова: липа; бруньки; листки; насіння; забруднення; каталаза; бензидин-пероксидаза; гваякол-пероксидаза

Introduction

Along with the unfavorable environmental conditions the action of pollutants is an additional factor complicating tree development in the urban phytocenoses of the Steppe zone. Anthropogenic impact on plant communities is an urgent problem for Dnipropetrovsk, where the volume of industrial emissions accounts for 17% of Ukraine's total emissions (Pakhomov and Brygadyrenko, 2005), currently reaching more than 1 million tons per year (Striletz, 2015; Tsvetkova et al., 2016). The adverse effect of pollutants can manifest itself in various functional changes in trees such as a decrease in the photosynthetic pigment content of leaves (Deniz and Duzenli, 2007), or failure of the physiological and biochemical mechanisms regulating vital functions (Ramel et al., 2012). As Gill and Tuteja (2010) have found, the activation of plant protective mechanisms belonging to different levels of plant organization, has a crucial role in the formation of resistance to the action of abiotic stressors. Moreover, Chirkova (2004) emphasizes the necessity of simultaneous realization of detoxification of xenobiotics and the recovery processes of cellular homeostasis in plants. Therefore, understanding the metabolic adaptation of plants to polluted environments involves the study of the cellular defense mechanisms, including activation of antioxidant enzymes.

Many authors note the obvious importance of trees in urban phytocenoses as an indicator of local contamination (Madejon et al., 2004; Kardel et al., 2012), as well as an effective factor that can ameliorate a polluted environment (Matyssek et al., 2012). Trees are able to improve the microclimate and overall ecological conditions of industrial cities by regulating carbon dioxide content in the air, as well as by air oxygen saturation (Roy et al., 2012). In addition, plant organs accumulate trace elements (Madejon et al., 2004) together with heavy metals and the oxides of sulfur and nitrogen (Fisher et al., 2002). The highest ability of trees to retain dust is inherent in species with a large leaf area; for example, one Tilia cordata tree holds about 5.4 g/m^3 of dust transmitted from the air, as Divan et al. (2009) have shown. According to Sheykholeslami et al. (2008), the leaf surface of *Tilia platyphyllos* can absorb more than 9 mg/m^2 per hour of sulfur oxide. In general, all species of the genus *Tilia* are able to accumulate a considerable amount of pollutants, including trace elements (Anicic et al., 2011), as well as compounds of lead, cadmium, nickel, chromium, and cobalt (Tomaševic et al., 2004). It was found that the impact of pollutants on the different species of the genus *Tilia* can affect the anatomical features of leaves (Koshiba, 2008). However, very little attention has been paid to the study of metabolic mechanisms determining adaptation of linden species to contaminated environments. The objectives of our work were to identify the patterns of antioxidant system response of *Tilia* species to the chronic effects of pollutants, and to determine whether the influence of pollutants is evident at different stages of development of the trees in urban phytocenoses.

Material and methods

The test objects were the dormant buds, leaves and seeds of *T. platyphyllos* Scop., *T. europaea* L., *T. amurensis* Rupr. and *T. begoniifolia* Stev. The samples of the plant organs were collected in the Dnipropetrovsk Botanical Garden (plot 1, control; 48°26′09.6″ N, 35°02′31.2″ E) and in the urban phytocenoses: polluted with transport fumes containing sulfur dioxide and carbon oxides as well as volatile organic compounds (plot 2, 48°28′12.4″ N, 35°02′20.3″ E, and plot 3, 48°28′23.6″ N, 35°00′27.6″ E), and industrial waste containing much larger quantities of carbon, nitrogen, and sulfur oxides together with the solid contaminants (plot 4, 48°28′40.4″ N, 34°59′03.5″ E, and plot 5, 48°28′26.7″ N, 34°57′29.1″ E). The dormant buds were taken in March 2015, the leaves in August from 5–7 evenly-aged trees of each *Tilia* species, and the samples were stored in a frozen state; the seeds were collected in October 2015 and air dried to constant weight.

The activity of antioxidant enzymes was determined by the spectrophotometric method in the supernatants obtained by centrifugation (12,000 g for 20 min and 4 °C) of crude extracts (100 mg of tissue homogenized with 2.5 ml of Tris-HCl buffer contained 0.1% polyvinylpyrrolidone, pH 7.0). Enzyme activity measured in the buds and leaves was expressed in the respective units per g fresh weight, while activity in the seeds was expressed in the units per g dry weight.

Activity of catalase (CAT, EC 1.11.1.6) was measured according to Goth (1991) at 410 nm in a reactive mixture containing 1.2 ml of 0.1% H_2O_2, 1 ml of 4% ammonium molibdate, and 0.2 ml of sample. Enzyme activity was calculated by using a calibration graph and expressed in mM H_2O_2 $min^{-1}g^{-1}$. Determination of peroxidase (POD, EC 1.11.1.7) activity was based on the method of Gregory (1966) with benzidine as a protons donor, and on the method of Ranieri et al. (1997) with guaiacol. Activity of benzidine-peroxidase (BPOD) was measured at 490 nm in a reactive mixture (0.8 ml of acetate buffer, 1 ml of benzidine and 0.2 ml sample) after adding 1% H_2O_2, and the result was expressed in optical units $min^{-1}g^{-1}$. Guaiacol-peroxidase (GPOD) activity was determined by the change within 1 min of the reaction mixture (0.75 ml of acetate buffer, 0.25 ml of

guaiacol, 0.25 ml of H_2O_2, and 0.25 ml sample) absorbance at 470 nm, and expressed in mM guaiacol $min^{-1}g^{-1}$.

All determinations were performed in three replicates. Data represent mean values and standard deviations (± SD). Significance of differences was estimated using Fisher's test ($P < 0.05$), and asterisk (*) indicates significant difference from control.

Results and discussion

In our study, changes of catalase activity were revealed in the organs of all *Tilia* species from polluted phytocenoses in comparison with the control level (Table 1). The most notable increase in CAT activity was observed in the leaves of lindens, and influence of transport fumes caused excess over control level by 118%, 118%, 196%, and 61% respectively for *T. platyphyllos*, *T. europaea*, *T. amurensis* and *T. begoniifolia* ($P < 0.05$ for each case). The effect of industrial waste was accompanied by insignificant decrease in catalase activity in *T. europaea* leaves, but activity increased in leaves of *T. amurensis* and *T. begoniifolia* (143% and 115% above control respectively, $P < 0.05$).

Table 1

Effect of pollutants on catalase activity (mM H_2O_2 $min^{-1}g^{-1}$) of linden organs (Mean ± SD, n = 12)

Species	Plots	Buds	Leaves	Seeds
T. platyphyllos	1	230.7 ± 3.46	22.4 ± 3.70	134.4 ± 3.00
	3	211.5 ± 2.37*	48.9 ± 6.36*	231.4 ± 2.83*
T. europaea	1	282.3 ± 3.12	35.7 ± 3.36	236.2 ± 4.56
	3	291.0 ± 2.60	78.0 ± 4.81*	417.7 ± 3.12*
	4	299.7 ± 3.22	34.7 ± 1.99	204.8 ± 3.70*
T. amurensis	1	231.6 ± 1.44	30.3 ± 1.47	318.6 ± 1.16
	2	239.4 ± 2.74	89.9 ± 3.27*	322.4 ± 5.11
	5	214.3 ± 3.07*	73.7 ± 2.24*	334.5 ± 3.22*
T. begoniifolia	1	212.4 ± 1.85	29.3 ± 1.54	331.5 ± 3.74
	2	229.8 ± 3.25	47.3 ± 2.61*	237.3 ± 3.18*
	4	208.9 ± 2.78	33.6 ± 2.15*	189.4 ± 3.12*

Significant differences in catalase activity between samples from control and polluted plots are indicated by * – $P < 0.05$.

Changes of catalase activity in the dormant buds were not substantial: increase in activity was observed in the buds of *T. europaea* under the influence of both transport and industrial emissions, while in the buds of *T. amurensis* and *T. begoniifolia* – only under the influence of transport fumes. Enzyme activity was suppressed by the influence of transport fumes in the buds of *T. platyphyllos* (8% below control, $P < 0.05$), and by the influence of industrial waste in the buds of *T. amurensis* (7% below control, $P < 0.05$). Activity of catalase increased due to the influence of transport emissions in the seeds of *T. platyphyllos* and *T. europaea* (72% and 77% above control, $P < 0.05$), while it decreased (13% below control, $P < 0.05$) in *T. europaea* seeds due to the effect of industrial waste. Enzyme activity increased insignificantly in seeds of *T. amurensis*, but decreased drastically in seeds of *T. begoniifolia* under the influence of transport and industrial emissions (28% and 46% respectively, $P < 0.05$). In our study, notable benzidine-peroxidase activity was observed to increase basically only in the leaves of each linden species, while it was less expressed in the dormant buds (Table 2).

Activity of benzidine-peroxidase increased due to the effect of transport fumes in leaves of *T. platyphyllos* (insignificantly), and leaves of *T. amurensis* and *T. begoniifolia* (respectively, 103% and 44% above control, $P < 0.05$), but decreased in *T. europaea* leaves. The influence of industrial emissions caused a sharp decline in enzyme activity in leaves of *T. europaea*, *T. amurensis* and *T. begoniifolia* (respectively, 46%, 30% and 44% below control, $P < 0.05$).

Benzidine-peroxidase activity was reduced in buds of *T. platyphyllos*, *T. europaea* and *T. amurensis* both due to the effect of transport fumes (respectively, 21%, 9% and 20% below control, $P < 0.05$) and industrial waste (insignificantly). By contrast, benzidine-peroxidase was activated in *T. begoniifolia* buds due to the effect of both transport and industrial emissions (respectively, 11% and 30% above control, $P < 0.05$ for plot 4). Benzidine-peroxidase activity of seeds was suppressed for *T. europaea*, *T. amurensis* and *T. begoniifolia* both under the influence of transport (respectively, 42%, 47% and 33% below control, $P < 0.05$) and industrial emissions (respectively, 19%, 19% and 45%, $P < 0.05$); decrease in enzyme activity in *T. platyphyllos* seeds was insignificant. In our study, activity of guaiacol-peroxidase was reduced in leaves of *T. platyphyllos* (37%, $P < 0.05$) and *T. europaea* (24% and 44%, respectively due to the influence of transport and industrial emissions, $P < 0.05$), while it increased in leaves of other *Tilia* species (Table 3).

Table 2

Effect of pollutants on benzidine-peroxidase activity (optical units $min^{-1}g^{-1}$) of linden organs (Mean ± SD, n = 12)

Species	Plots	Buds	Leaves	Seeds
T. platyphyllos	1	102.4 ± 3.20	3.9 ± 0.95	52.7 ± 3.36
	3	81.2 ± 1.99*	4.1 ± 1.87	48.1 ± 3.14
T. europaea	1	32.0 ± 3.44	16.0 ± 2.58	72.9 ± 5.53
	3	29.2 ± 3.33*	14.0 ± 1.67	42.4 ± 1.87*
	4	30.4 ± 2.89	8.4 ± 1.17*	58.8 ± 2.29*
T. amurensis	1	44.8 ± 3.99	8.1 ± 1.13	57.4 ± 6.07
	2	34.6 ± 1.78*	16.5 ± 2.20*	30.2 ± 3.79*
	5	38.8 ± 3.22	5.7 ± 0.94*	46.4 ± 4.86*
T. begoniifolia	1	14.8 ± 1.56	33.2 ± 1.52	112.5 ± 2.48
	2	16.4 ± 1.85	47.7 ± 1.99*	86.8 ± 2.14*
	4	19.2 ± 2.20*	18.4 ± 1.80*	61.9 ± 1.42*

Significant differences in benzidine-peroxidase activity between samples from control and polluted plots are indicated by * – $P < 0.05$.

Table 3

Effect of pollutants on guaiacol-peroxidase activity (mM guaiacol $min^{-1}g^{-1}$) of linden organs (Mean ± SD, n = 12)

Species	Plots	Buds	Leaves	Seeds
T. platyphyllos	1	9.1 ± 1.01	6.0 ± 1.01	14.3 ± 1.59
	3	5.4 ± 0.86*	3.8 ± 0.87*	29.1 ± 6.22*
T. europaea	1	6.6 ± 0.65	5.8 ± 0.72	7.3 ± 0.92
	3	5.7 ± 0.50	4.4 ± 1.31	4.0 ± 0.14*
	4	4.8 ± 0.57*	3.3 ± 1.12*	6.1 ± 0.87*
T. amurensis	1	15.3 ± 1.82	4.3 ± 0.96	3.5 ± 0.70
	2	8.1 ± 0.88*	9.9 ± 1.69*	6.4 ± 1.33*
	5	7.5 ± 0.89*	5.4 ± 1.00	9.8 ± 1.62*
T. begoniifolia	1	6.9 ± 0.93	3.8 ± 0.72	10.8 ± 2.26
	2	9.6 ± 1.37*	9.3 ± 2.42*	9.0 ± 2.17*
	4	8.4 ± 1.13*	5.4 ± 0.51*	11.1 ± 2.64

Significant differences in guaiacol-peroxidase activity between samples from control and polluted plots are indicated by * – $P < 0.05$.

Higher enzyme activation was observed in leaves of *T. amurensis* and *T. begoniifolia* under the influence of both transport fumes (29% and 44% respectively, $P < 0.05$) and industrial waste (respectively, 24% and 40%, $P < 0.05$). The activity of guaiacol-peroxidase decreased in the buds of *T. platyphyllos*, *T. europaea* and *T. amurensis* under the influence of both transport fumes (respectively, 41%, 14% and 47% below control, $P < 0.05$) and industrial waste (27% and 51%, respectively for the second and third species, $P < 0.05$). In contrast, increase in enzyme activity was observed in *T. begoniifolia* buds due to the influence of transport and industrial emissions as well (respectively, 39% and 22% above control, $P < 0.05$).

Increase in guaiacol-peroxidase activity of seeds was revealed for *T. platyphyllos* due to the influence of transport fumes (104% above control, $P < 0.05$) and for *T. amurensis* due to the influence of both transport and industrial emissions (respectively 83% and 180% above control, $P < 0.05$). At the same time, enzyme activity was reduced under the influence of transport and industrial emissions in seeds of *T. europaea* (44% and 16% respectively, $P < 0.05$), as well as in *T. begoniifolia* seeds due to the influence of transport fumes (17% below control, $P < 0.05$).

Since Halliwell (2006) has shown that catalase and peroxidase functioning provides control of hydrogen peroxide, which can cause oxidative stress in the case of excessive accumulation, it is therefore apparent that changes of enzyme activity in the dormant buds, leaves and seeds from polluted plots suggest substantial shifts in the antioxidant processes. Differences of activation of antioxidant enzymes in the organs of linden species are consistent with the data obtained by Hammond-Kosack and Jones (1996) on the dependence of cells H_2O_2 level on duration and type of stress. Taking into account the opinion of Polovnikova (2008) that the reduction of catalase activity is a diagnostic feature of plant sensitivity to anthropogenic factors, we concluded that catalase plays a decisive role in the resistance of each *Tilia* species to polluted environments. In addition, it should be noted that there is a steady high level of catalase activity in the buds of all *Tilia* species as well as catalase activation in seeds of all species except *T. begoniifolia*. The results obtained correlate with the data of Khromykh et al. (2014) on adaptive direction of a significant increase in catalase activity in leaves of *Acer negundo* influenced by transport and industrial emissions during the growing season.

Referring to the opinion of Ranieri et al. (2001) about the important role of peroxidase in plant metabolism, the divergent changes of peroxidase activity in the buds, leaves, and seeds indicated a transformation of various physiological processes of *Tilia* species from the plots contaminated by transport and industrial emissions. According to our results, the greatest activation of guaiacol-peroxidase was observed in leaves of *T. amurensis* and *T. begoniifolia*, as well as in seeds of *T. platyphyllos* and *T. amurensis*; such trends can be related to the amplification of enzyme role in the metabolism of phenols and sugars, as was found by Allison and Schultz (2004), and Maksimović et al. (2008) for various plant species. At the same time, guaiacol-peroxidase activity was reduced drastically in the buds of *Tilia* species, except *T. begoniifolia*. Activity of benzidine-peroxidase increased in leaves of *T. platyphyllos*, *T. amurensis* and *T. begoniifolia* due to transport fumes only, but decreased in the seeds of all linden species, as well as in the dormant buds (except *T. begoniifolia*). In general, it should be recognized that a substantial restructuring of the components of the antioxidant system in the buds, leaves and seeds was required for adaptation of each *Tilia* species to the chronic influence of pollutants. The results obtained suggest that the pollutant-induced decrease in the activity of antioxidant enzymes in the organs of *Tilia* species can be connected with in the deterioration of physiological features, such as a reduction of pollen fertility (Jusypiva and Korostylova, 2015) and seed production (Yerofeyeva, 2014). On the other hand, significant activation of enzymes in the seeds and buds could indicate an increase in the antioxidant adaptive capacity of the next generation of linden trees exposed to chronic contamination, which is similar to the assumption made earlier in studying the pollutant-induced activation of glutathione-dependent system of *Acer* dormant buds (Khromykh, 2014). The results of both studies results are consistent with the hypothesis of Walter et al. (2013) that severe conditions are able to induce the formation of ecological stress memory in plants, increasing resistance to adverse environments.

Conclusion

In the present paper the influence of transport fumes and industrial waste on catalase, benzidine-peroxidase, and guaiacol-peroxidase activity in leaves, buds and seeds of various species of *Tilia* genus was studied. In the dormant buds, a high reference level of catalase activity changed slightly for any type of contamination, and notable enzyme activation was revealed in the buds of *T. europaea* and *T. begoniifolia*. On the contrary, activities of benzidine-peroxidase and guaiacol-peroxidase declined abruptly in the buds of all linden species, except *T. begoniifolia* where both enzyme activities increased essentially. In leaves, a relatively low reference level of catalase activity was exceeded by 2–3 times due to the action of pollutants for all species, especially for *T. amurensis*. Regarding peroxidase activity of leaves, this was the lowest among the examined linden organs. There was a notably sharp inhibition of benzidine-peroxidase activity in all species influenced by industrial emissions except *T. begoniifolia*, as well as a reduction in guaiacol-peroxidase activity in leaves of *T. platyphyllos* and *T. europaea*, but significant enzyme activation in *T. amurensis* and *T. begoniifolia* leaves.

In the seeds, the high reference level of catalase activity increased by 1.8 times for *T. platyphyllos* and *T. europaea*, and grew slightly for *T. amurensis*, while it was reduced abruptly in the seeds of *T. begoniifolia* due to the action both of transport and industrial emissions. A relatively high benzidine-peroxidase reference activity level was significantly reduced in the seeds of all *Tilia* species from contaminated plots. At the same time, guaiacol-peroxidase activity reduction was observed only in the seeds of *T. europaea* and *T. begoniifolia*, while an increase (2 and 2.8-fold) in the enzyme activity occurred in the seeds of *T. platyphyllos* and *T. amurensis*.

The study results have confirmed the hypothesis that a significant restructuring of the antioxidant system takes place in the dormant buds, leaves and seeds of *Tilia* trees during their developmental stages due to the effect of pollutants in contaminated urban phytocenoses.

References

Allison, S.D., Schultz, J.C., 2004. Differental activity of peroxidase isozymes in response to wounding, gypsy moth, and plant hormones in Nothern red oak (*Quercus rubra* L.), J. Chem. Ecol. 30(7), 1363–1379.

Anicic, M., Spasic, T., Tomasevic, M., Rajsic, S., Tasic, M., 2011. Trace elements accumulation and temporal trends in leaves of urban deciduous trees (*Aesculus hippocastanum* and *Tilia sp.*). Ecol. Indic. 11(3), 824–830.

Chirkova, T.V. (ed.), 2002. Phiziologicheskye osnovy ustoychivosty rasteniy [Physiological basis of plant resistance]. St. Petersburg Univ. Press, St. Petersburg (in Russian).

Deniz, M., Duzenli, S., 2007. The effect of refinery pollution on non-enzymatic foliar defense mechanisms in four evergreen plants species in Turkey. Acta Physiol. Plant. 29, 71–79.

Divan, A.M., Oliveira, P.L., Perry, C.T., Atz, V.L., Azzarini-Rostirola, L.N., Raya-Rodriguez, M.T., 2009. Using wild plant species as indicators for the accumulation of emissions from a thermal power plant, Candiota, South Brazil. Ecol. Indic. 9, 1156–1162.

Dragistic-Maksimović, J., Maksimović, V., Živanović, B., Hadži-Tašković, Š.V., Vuletić, M., 2008. Peroxidase activity and phenolic compounds content in maize root and leaf apoplast and their association with growth. Plant Sci. 175(5), 656–662.

Fisher, S., Nicholas, N.S., Scheuerman, P.R., 2002. Dendrochemical analysis of lead and calcium in Southern Appalachian American Beech. J. Environ. Qual. 31, 1137–1145.

Gill, S.S., Tuteja, N., 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery abiotic stress tolerance in crop plants. Plant Phys. Biochem. 48(12), 909–930.

Goth, L., 1991. A simple method for determination of serum catalase activity and revision of reference range. Clin. Chim. Acta 196, 143–152.

Gregory, R.P.F., 1966. A rapid assay for peroxidase activity. Biochem. J. 101(3), 582–583.

Halliwell, B., 2006. Reactive species and antioxidants. Redox biology is a fundamental theme in aerobic life. Plant Phys. 141, 312–322.

Hammond-Kosack, K.E., Jones, J.D.G., 1996. Resistance gene-dependent plant defense responses. Plant Cell 8(10), 1773–1791.

Jusypiva, T.I., Korostylova, T.S., 2015. Vplyv tekhnohennoho navantazhennia na fiziolohichni ta tsytohenetychni pokaznyky heneratyvnykh orhaniv predstavnykiv rodu *Tilia* [Technogenic impact on physiological and cytogenic indices of reproductive organs of *Tilia* genus representatives]. Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 23(1), 10–14 (in Ukrainian).

Kardel, F., Wuyts, K., Babanezhad, M., Wuytack, T., Adriaenssens, S., Samson, R., 2012. Tree leaf wettability as passive bio-indicator of urban habitat quality. Env. Exp. Bot. 75(1), 277–285.

Khromykh, N., 2014. Reaction of glutathione-dependent system of *Acer* trees vegetative buds to pollutants' action. Vìsnyk of the Lviìv Unìversìty. Serìes Bìology 67, 268–273.

Khromykh, N.O., Bilchuk, V.S., Rossykhina-Galycha, G.S., Vinnychenko, O.M., 2014. Sezonna dynamika antyoxidantnykh protsessiv u lystkah *Acer negundo* za diy polyutantiv [Seasonal dynamics of antioxidative processes in *Acer negundo* leaves under pollutant action]. Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 22(1), 71–76 (in Ukrainian).

Kosiba, P., 2008. Variability of morphometric leaf traits in small-leaved linden (*Tilia cordata* Mill.) under the influence of air pollution. Acta Soc. Bot. Pol. 77(2), 125–137.

Madejon, P., Maranon, T., Murillo, J.M., Robinson, B., 2004. White poplar (*Populus alba*) as a biomonitor of trace elements in contaminated riparian forests. Environ. Pollut. 132, 145–155.

Matyssek, R., Wieser, G., Calfapietra, C., Vries, W., Dizengremel, P., Ernst, D., Jolivet, Y., Mikkelsen, T.N., Mohren, G.M.J., Thies, D., Tuovinen, J.-P., Weatherall, A., Paoletti, E., 2012. Forest under climate change and air pollution: Gaps in understanding and future direction for research. Environ. Pollut. 160, 57–65.

Pakhomov, O.Y., Brygadyrenko, V.V., 2005. Koncepcija systemy zahodiv z ohorony navkolyshn'ogo pryrodnogo seredovyshha Dnipropetrovs'koi' oblasti na 2005–2015 roky [Concept of system for actions on environment protection in Dnipropetrovsk region for 2005–2015]. Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 13(1), 213–225.

Polovnikova, M.G., Voskresenskaya, O.L., 2008. Aktivnost komponentov antioksidantnoy zaschity i polifenoloksidazy u gazonnykh rasteniy v ontogeneze v usloviyakh gorodskoy sredy [Activity of antioxidative Defense components and polyphenoloxidase of lawn plants during ontogenesis under urban conditions]. Russ. J. Plant Physl. 55(5), 777–785 (in Russian).

Ramel, F., Sulmon, C., Serra, A.-A., Gouesbet, G., Couee, I., 2012. Xenobiotic sensing and signaling in higher plants. J. Exp. Bot. 63(11), 3999–4014.

Ranieri, A., Castagna, A., Baldam, B., Soldatini, G.F., 2001. Iron deficiency differently affects peroxidase isoforms in sunflower. J. Exp. Bot. 52, 25–35.

Ranieri, A., Castagna, A., Lorenzini, G., Soldatini, G.F., 1997. Changes in thylakoid protein patterns and antioxidant levels in two wheat cultivars with different sensitivity to sulphur dioxide. Environ. Exp. Bot. 37, 125–135.

Roy, S., Byrne, J., Pickering, C., 2012. Asystematic quantitative review of urban tree benefits, costs,and assessmentmet hods across cities in different climatic zones. Urban For. Urban Gree. 11, 351–363.

Sheykholeslami, A., Namiranian, M., Sagheb-Talebi, K., 2011. A study of large-leaved lime (*Tilia platyphyllos* Scop.) in forests of Western Mazandaran. J. Biodivers Ecol. Sci. 1(1), 65–75.

Striletz, R.O. (ed.), 2015. Ekologichnij pasport Dnipropetrovskoi oblasti [Ecological passport of Dnipropetrovsk region]. Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Tomasevic, M., Rajsic, S., Dordevic, D., Tasic, M., Krstic, J., Novakovic, V., 2004. Heavy metals accumulation in tree leaves from urban areas. Environmental Chemistry Letters 2, 151–154.

Tsvetkova, N.M., Pakhomov, O.Y., Serdyuk, S.M., Yakyba, M.S., 2016. Biologichne riznomanittja Ukrajiny. Dnipropetrovs'ka oblast'. Grunty. Metaly u gruntah [Biological diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Soils. Metalls in the soils]. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Walter, J., Jentsch, A., Beierkuhnlein, K., Kreyling, J., 2013. Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes. Env. Exp. Bot. 94(10), 3–8.

Yerofeyeva, E.A., 2014. Dependence of drooping birch (*Betula pendula*) and lime tree (*Tilia cordata*) relative seed production as a new seed production index on the intensity of motor traffic pollution. Adv. Environ. Biol. 8, 282–286.

Надійшла до редколегії 16.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 193–202.

doi:10.15421/011624

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 597.851(576.354.4)

Устойчивость сперматогенеза и проявления отбора на клеточном и индивидуальном уровнях у незрелых представителей *Pelophylax esculentus* complex

О.В. Бирюк, Е.Е. Усова, Е.В. Мелешко, Д.А. Шабанов

Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина, Харьков, Украина

Исследована случайная выборка неполовозрелых зеленых лягушек из Северско-Донецкого центра разнообразия *Pelophylax esculentus* complex. У каждой особи определяли пол, возраст (методом скелетохронологии), плоидность и принадлежность к *P. esculentus* или *P. ridibundus*, а также измеряли длину тела и длину семенников у самцов. По мазкам крови определяли среднюю длину эритроцитов. Из семенников изготавливали кариологические препараты, по которым описывали кариотипы клеток во время митотических и мейотических делений. Проведен метаанализ результатов данной и предшествовавших работ, в которых определяли состав выборок зеленых лягушек пойме р. Северский Донец в окрестностях Биологической станции Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина. Доля триплоидных *P. esculentus* ниже всего у метаморфов, повышается (вследствие гибели представителей родительского вида, появляющихся от скрещивания гибридов) у незрелых особей и снижается (из-за большей смертности триплоидов) у половозрелых особей. Диплоидные лягушки имеют длину эритроцитов менее 28 мкм, триплоидные – более 27 мкм; в диапазоне 27–28 мкм по длине эритроцитов установить плоидность невозможно. Незрелые *P. esculentus* имеют тенденцию к задержке развития гонад и значимо большее количество аномальных кариотипов в митозе и мейозе, чем *P. ridibundus*. Повышение устойчивости сперматогенеза у половозрелых лягушек по сравнению с незрелыми может быть следствием как отбора клеточных линий внутри семенников, так и преимущественного выживания особей с относительно более устойчивым гаметогенезом.

Ключевые слова: гемиклональные популяционные системы; триплоиды; сперматоциты I; биваленты

Stability of spermatogenesis and displays of natural selection at the cellular and individual level in immature representatives of the *Pelophylax esculentus* complex

O. Biriuk, O. Usova, O. Meleshko, D. Shabanov

V.N. Karazin Kharkiv National University, Kharkiv, Ukraine

Pelophylax esculentus is an interspecific hybrid which reproduces hemiclonally by crossing with the parental species (*P. ridibundus* or *P. lessonae*). The structure of hemiclonal population systems is of great interest. The majority of investigations into populations of water frogs deal with samples of mature animals, while subadults are less studied. We collected a random sample of 73 small water frogs from three localities in the Siverskyi Donets River floodplain. All frogs were measured, injected with colchicines and killed after anesthesia. We determined the species specifity, sex, age and ploidy of every individual. In addition, we measured testis length and studied the germ cells of all males by means of karyological analysis. We calculated the portion of triploids in the largest subsample from the vicinity of the Biological Station of V.N. Karazin Kharkiv National University and carried out a meta-analysis of previous publications dealing with composition of green frog samples from this locality. The proportion of triploids in our sample appeared to be approximately the same as 12 years ago. However, this proportion in our sample differed significantly from that obtained in recent samples of green frogs belonging to other age groups (adults and metamorphs) from the same locality. The share of triploids of *P. esculentus* is the lowest in the sample of metamorphs. This proportion increases in froglets because of early death of representatives of parental species which originated from hybrid-

Харьковский национальный университет имени В. Н. Каразина, пл. Свободы, 4, Харьков, 61022, Украина
V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, 61022, Ukraine
Tel.: +38-057-705-12-48. E-mail: d.a.shabanov@gmail.com, mykhailova.o.v@gmail.com

hybrid crossing. Then the number of triploids among adult *P. esculentus* individuals declines again probably because of their lower viability compared to diploids. We have revealed that subadult diploids have erythrocytes smaller than 28 microns, while triploids' erythrocytes exceed 27 microns. Therefore, in borderline cases true ploidy could be determined only by the karyological technique. The average ratio between testis length and body length appeared to be larger in the parental species than in both diploid and triploid hybrids. Karyological analysis has revealed that *P. esculentus* had significantly lower portions of spermatocytes I with normal karyotype (13 bivalents) in the testis in comparison with *P. ridibundus*, but this value increases in adult hybrids. We suggest that increasing of spermatogenesis stability in adult frogs as opposed to subadults might be the consequence of both selection of germ cell lines in the testis and more frequent survival of individuals with stable gametogenesis.

Keywords: hemiclonal population systems; triploids; spermatocytes I; bivalents

Введение

Два широко распространенных в Украине и Европе в целом вида, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) и *P. lessonae* (Camerano, 1882), а также их межвидовой гибрид *P. esculentus* (Linnaeus, 1758) составляют гибридогенную группу зеленых лягушек, *P. esculentus* complex. Гибридное происхождение и особый полуклональный способ воспроизводства *P. esculentus* открыты во второй половине XX века (Berger, 1964; Tunner, 1974). Полуклональный или гемиклональный тип наследования предполагает полное удаление одного из родительских геномов из клеток зародышевой линии и дальнейшую передачу в гаметы генома другого родительского вида в чистоте (Bulger and Schultz, 1982). У *P. esculentus* удаление неклонального генома происходит во время митотических делений клеток зародышевой линии, после чего оставшийся (клональный) геном удваивается до вступления клеток в мейоз (Tunner and Heppich-Tunner, 1991). У триплоидных особей в случае, который можно считать типичным, гаметогенез протекает аналогично, за исключением стадии удвоения (Vinogradov et al., 1991). Описанные необычные особенности гаметогенеза обеспечивают воспроизводство межвидовых гибридов в условиях совместного обитания и размножения различных представителей *P. esculentus* complex. Системы, в которых происходит воспроизводство *P. esculentus*, названы гемиклональными популяционными системами, ГПС (Shabanov and Litvinchuk, 2010). В ГПС разного состава устойчивое воспроизводство *P. esculentus* оказывается возможным благодаря разному характеру их гаметогенеза (Shabanov et al., in press). Например, в регионе, названном Северско-Донецким центром разнообразия *P. esculentus* complex, и среди самцов, и среди самок зарегистрированы диплоидные *P. esculentus*, передающие в гаметах геномы *P. ridibundus*, *P. lessonae*, те и другие одновременно, а также производящие анеуплоидные гаметы или гаметы, несущие смесь хромосом родительских видов (Dedukh et al., 2013, 2015; Biriuk et al., in press). Таким образом, необычный характер гаметогенеза *P. esculentus* и его разнообразие являются приспособлением к их способу воспроизводства в составе ГПС.

Одним из следствий аномального гаметогенеза гибридных лягушек является то, что их воспроизводство сталкивается с рядом трудностей. К их числу относятся задержка и нарушения развития гонад (Ogielska, 1995; Ogielska and Bartmanska, 1999), аномалии личиночного развития и снижение жизнеспособности гибридов (Tunner, 1979; Berger, 2008; Ogielska, 2009), а также нарушения мейоза, приводящие к полной или частичной стерильности (Günther, 1973; Uzzell et al., 1977; Berger and Günther, 1988).

Значительная доля самцов *P. esculentus* из Северско-Донецкого центра разнообразия зеленых лягушек также демонстрирует пониженную фертильность (Bobrova et al., 2014; Biriuk et al., in press). С помощью кариологического анализа метафазных пластинок сперматоцитов I у половозрелых гибридов установлено, что доля клеток, несущих нормальные хромосомные наборы (13 бивалентов), у гибридов составляет в среднем 51%, в то время как у родительского вида *P. ridibundus* – 86% (Vegerina et al., 2014). Большая часть публикаций, посвященных проблеме гаметогенеза *P. esculentus* в ГПС различного состава, базируется на изучении выборок половозрелых особей и анализе потомства от их скрещиваний (Christiansen, 2009; Christiansen and Reyer, 2009; Pruvost et al., 2013, Ragghianti et al., 2007). Данных о составе выборок неполовозрелых особей, а также об особенностях кариотипов их клеток зародышевой линии, явно недостаточно. Большинство исследований, посвященных изучению кариотипов клеток зародышевой линии зеленых лягушек, носит качественный характер, то есть регистрируют различные кариотипы без их точного подсчета (Günther, 1975; Suryadna, 2005; Manilo et al., 2007; Manilo et al., 2010). Количественная оценка аномалий гаметогенеза дает возможность сравнивать устойчивость гаметогенеза у различных зеленых лягушек.

Задача данной работы – определить состав выборки незрелых лягушек из Северско-Донецкого центра разнообразия *P. esculentus* complex, сравнить с ранее исследованными выборками, а также оценить распространенность различных аномалий в семенниках незрелых зеленых лягушек (межвидовых гибридов и представителей родительского вида).

Материал и методы исследований

Случайная выборка мелких неполовозрелых лягушек составила 73 особи. Все лягушки отловлены в конце сентября 2014 года в Харьковской области. Лягушек собирали в пойме реки Северский Донец в окрестностях с. Гайдары Змиевского района и в п. Эсхар Чугуевского района, а также в пойме реки Лопань в г. Дергачи Дергачевского района (табл. 1). Следует отметить, что мелкие экземпляры в этот период часто собираются на мелководьях, в то время как половозрелые особи в таких участках очень редки. Длина тела изученных особей находилась в пределах от 20,7 до 45,3 мм.

В состав изучаемой выборки вошли незрелые лягушки. Следует подчеркнуть, что у некоторых из них в семенниках были обнаружены сперматиды и зрелые спермии, что дает основание считать их половозрелыми. Однако у зеленых лягушек полноценное участие в нересте может начинаться позже приобретения особью

способности к производству половых продуктов (Usova et al., 2015). Незрелость изученных нами особей означает то, что они не достигли размеров, характерных для особей, принимающих участие в нересте, а также не имеют отчетливо выраженных вторичных половых признаков (как резонаторы и брачные мозоли у самцов).

Таблица 1

Состав изученного в работе материала

Представители *Pelophylax esculentus* complex		с. Гайдары	г. Эсхар	г. Дергачи	Всего
P. ridibundus	самцы	11	–	2	13
	самки	20	1	3	24
	всего	31	1	5	37
P. esculentus, 2n	самцы	20	–	–	20
	самки	5	–	–	5
	всего	25	–	–	25
P. esculentus, 3n	самцы	5	1	–	6
	самки	2	3	–	5
	всего	7	4	–	11
Всего		63	5	5	73

Видовую принадлежность особей определяли по комплексу внешних признаков (Shabanov et al., 2006). Животных колхицинировали, через 24 часа после инъекции усыпляли с помощью этилацетата и вскрывали под бинокулярной лупой. По морфологии гонад определяли пол особи. Семенники вырезали, измеряли и фиксировали в фиксаторе Карнуа после предварительного выдерживания в гипотоническом растворе. Те же манипуляции, кроме измерения, проделывали с фрагментом кишечника. Кроме того, для каждой особи изготавливали мазок крови.

Возраст лягушек определен методом скелетохронологии на основании анализа срезов фаланги четвертого пальца задней ноги каждой особи (Smirina, 1983; Usova, 2010).

Определение плоидности проводили на основании согласованных результатов двух методов: анализа раскапанных кариологических препаратов эндотелия кишечника (Vegerina et al., 2014) и измерения размеров эритроцитов на мазках крови (Bondarieva et al., 2012). Количество хромосом подсчитывали как минимум в пяти полных метафазных пластинках, если же на препарате не было достаточного числа качественных метафаз, плоидность определяли по количеству ЯОР в интерфазных ядрах (Vegerina et al., 2013).

Кариологические препараты семенников изготавливали и окрашивали по методике, аналогичной той, которую использовали для соматических тканей (Vegerina et al., 2014). На препаратах находили и фотографировали все мейотические и митотические пластинки, в которых можно было посчитать количество структур (хромосом, бивалентов или унивалентов). Затем по фотографиям, с помощью графического редактора Adobe Photoshop, производили подсчет структур каждого типа в каждой пластинке. Сперматогониальные деления (митоз) и сперматоциты I порядка (мейоз) учитывались отдельно. При этом для первых нормой считали 26 хромосом в случае диплоидов и 39 или 26 – в случае триплоидов. Сперматоциты I относили к нормальным, если в пластинке присутствовали 26 хромосом, образующие 13 бивалентов. Если же в мейотической пластинке удавалось обнаружить число хромосом, соответствующее диплоидному набору, но хромосомы не объединялись в биваленты, такая пластинка также считалась отклонением от нормы.

Результаты и их обсуждение

Состав выборки и доля триплоидных гибридов. Одна из собранных нами выборок получена из локалитета, имеющего длительную историю изучения: поймы Северского Донца в окрестностях с. Гайдары, рядом с Биологической станцией Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина (табл. 2).

Таблица 2

Сравнение выборок зеленых лягушек, собранных в пойме р. Северский Донец рядом с Биологической станцией ХНУ имени В.Н. Каразина

Год сбора	Состав выборки		Количество триплоидов	Доля триплоидов от *P. esculentus*, %	Доля триплоидов от суммы *P. esculentus* и *P. ridibundus*, %	Источник
	P. esculentus	*P. ridibundus*				
2002–2004	14 juv	11 juv	3 juv	21,0	12,0	Borkin et al., 2004
2008	94 ♂♂, 1 ♀, 1 неопр.	51 ♂♂	12 ♂♂, 1 неопр.	13,5	8,8	Mezhzherin et al., 2010
2012	67 ♂♂ и ♀♀	–	7	10,5	–	Kozak et al., 2012
2013	30 met		–	–	0 (? > 0)	Vegerina et al., 2013
2014	32 juv	31 juv	7	22,0	11,0	наши данные
Всего juv	14 + 32 = 46	11 + 31 = 42	3 + 10 = 10	21,7	11,7	объединенные результаты
Всего ♂♂ и ♀♀	95 + 67 = 162	–	12 + 7 = 19	11,7	–	

Примечание: ♂♂ – половозрелые самцы; ♀♀ – половозрелые самки; juv – незрелые особи обоих полов возрастом более одного года; met – метаморфы (особи сразу после метаморфоза).

В работе, где впервые сообщалось об обнаружении триплоидных гибридов в бассейне Северского Донца (Borkin et al., 2004), выборка из этого локалитета имела условное название «Biostantsiya». Состав изученной нами выборки вполне соответствует выборке, собранной на 10–12 лет раньше, и резко отличается от выборки, собранной на 1–2 года ранее. В работе, где были опубликованы результаты обработки выборки, собранной в 2008 г. (Mezhzherin et al., 2010), высказано предположение о сокращении доли триплоидов в пойме р. Северский Донец в окрестностях с. Гайдары в течение прошедшего десятилетия. Чтобы проверить обоснованность этого предположения, в таблице 2 мы сгруппировали данные отдельно по незрелым и зрелым особям. Как легко убедиться, отличия

в доле триплоидов, зарегистрированные в разных исследованиях, оказываются существенными в случае, если относятся к разным этапам онтогенеза. Результаты двух исследований, относящихся к зрелым особям, хорошо согласуются друг с другом, как и результаты двух исследований, рассматривавших состав незрелых особей. В единственной работе, посвященной метаморфам, триплоидов не оказалось; этот результат не позволяет оценить их долю, но показывает, что она является весьма невысокой.

На этом основании мы предполагаем, что различия в доле триплоидов, зарегистрированной в разных работах, отражают ее динамику в ходе онтогенеза зеленых лягушек. Тем не менее, имеющиеся данные позволяют провести метаанализ имеющихся данных и сформулировать гипотезу, описывающую динамику доли триплоидов в ГПС окрестностей Биостанции.

По критерию χ^2 Пирсона зарегистрировано значимое ($P < 0,001$) повышение доли триплоидов среди всех зеленых лягушек у неполовозрелых особей относительно той же доли у метаморфов. По тому же критерию регистрируется значимое ($P < 0,001$) снижение доли триплоидов среди *P. esculentus* у половозрелых лягушек относительно неполовозрелых особей. Мы предполагаем, что низкая доля триплоидов среди метаморфов, высокая – среди неполовозрелых особей и сниженная – среди половозрелых лягушек отражает различный характер смертности диплоидных и триплоидных лягушек на разных этапах онтогенеза. Причины этого, по нашему мнению, таковы. При скрещивании между особями *P. esculentus* возникает значительное количество представителей родительских видов, получивших от разных родителей два клональных генома одного и того же вида. При скрещивании между особями *P. esculentus* возникает значительное количество представителей родительских видов, получивших от разных родителей два клональных генома одного и того же вида. В результате изменений геномов родительских видов при их клональной передаче такие особи оказываются нежизнеспособными и на ранних этапах развития (Guex et al., 2002). Кроме того при скрещивании *P. esculentus*, передающих в гаметы геном *P. ridibundus*, с представителями этого родительского вида возникают потомки того же вида. Это явление названо гибридолизом, буквально – «растворение гибридов», так как должно приводить к сокращению численности гибридов в популяции (Günther and Plötner, 1988). Особи, полученные в результате гибридолиза, часто также имеют нарушения развития и в большинстве случаев гибнут еще до достижения половозрелости (Berger, 1970, 1971; Tunner, 1979). Этот процесс приводит к сокращению доли диплоидных зеленых лягушек и, соответственно, к повышению доли триплоидных гибридов.

По нашей гипотезе, наблюдаемая динамика доли триплоидных гибридов в ГПС поймы р. Северский Донец в окрестностях Биостанции ХНУ имени В.Н. Каразина является результатом двух процессов: гибели вскоре после метаморфоза представителей родительских видов, являющихся результатом гибридолиза, а также повышенной смертности триплоидных гибридов в первые годы после метаморфоза. Проверка этой гипотезы требует дополнительного сбора и исследования выборок лягушек разных возрастных групп.

Размеры эритроцитов. Как и ожидалось, эритроциты триплоидных особей оказались гораздо крупнее, чем эритроциты диплоидов. Путем сопоставления результатов кариоанализа с измерениями эритроцитов мы определили, что граница между диплоидными и триплоидными эритроцитами лежит на уровне 28 мкм, хотя зарегистрировано даже незначительное перекрывание размеров диплоидных и триплоидных эритроцитов (рис. 1).

Это означает, что в тех случаях, когда длина эритроцитов приближается к 28 мкм, определение плоидности невозможно без кариологического анализа. В ранее проведенных исследованиях размеров эритроцитов половозрелых *P. esculentus* из бассейна р. Северский Донец граница между размерами триплоидных и диплоидных эритроцитов также установлена на отметке 28 мкм (Bondarieva et al., 2012). Однако считалось, что в разных размерных классах лягушек эта граница может смещаться, так как существует зависимость длины эритроцитов от длины тела (Plotner, 2005). Мы также обнаружили значимую положительную корреляцию между длиной эритроцитов и длиной тела лягушек (как у триплоидов, так и у диплоидов). Коэффициент корреляции Спирмана составил 0,72 ($P = 0,013$) для диплоидных гибридов и *P. ridibundus*, а для триплоидных – 0,30 ($P = 0,018$).

Размеры семенников и длина тела. Средняя относительная длина семенников у диплоидных и триплоидных *P. esculentus* оказалась значимо меньше, чем у *P. ridibundus* ($U = 89,0$, $P = 0,016$ при сравнении по Манну-Уитни). Это – свидетельство тенденции задержки развития или редукции гонад у гибридов (рис. 2). Возраст лягушек в изученной выборке составлял 1–5 лет. Большинство лягушек в выборке были двух- (52%) и трехлетками (22%). Мы сравнили среднюю длину тела двухлетних и трехлетних лягушек и выявили, что триплоиды растут быстрее, чем диплоиды. Однако отличия оказались незначимыми. Редкие зрелые спермии обнаружены в семенниках диплоидных *P. esculentus*, которые достигли возраста 4 и 5 лет. Однако среди триплоидов *P. esculentus* и *P. ridibundus* были самцы, которые производили небольшое количество зрелых спермиев уже в возрасте двух лет. Этот факт также указывает на задержку развития гонад у диплоидных гибридов.

Устойчивость сперматогенеза. Кариологический анализ выявил значимое снижение доли нормальных делений в семенниках гибридов по сравнению с представителями родительского вида ($U = 0$, $P = 0,006$, рис. 3).

Из всех изученных самцов только 3 *P. ridibundus* и 9 *P. esculentus* имели в семенниках достаточное для анализа количество мейотических делений (больше 7 качественных пластинок). В семенниках 7 из 9 гибридов вообще не удалось обнаружить сперматоциты I нормальной плоидности. Четыре из таких особей были триплоидами. У остальных диплоидных особей большинство клеток в мейозе имело диплоидный хромосомный набор, который не формировал биваленты нормальной морфологии (рис. 4 В).

При сравнении индивидуальных долей диплоидных митотических пластинок в семенниках диплоидных гибридов и *P. ridibundus* значимых отличий не обнаружено. Анализировали 12 диплоидных гибридов (доля нормальных метафаз варьировала в пределах 9–75%) и 7 *P. ridibundus* (11–86%). Более наглядную картину представленности клеток различной плоидности в семенниках зеленых лягушек дает график распределений усредненных долей клеток различной плоидности у неполовозрелых самцов *P. ridibundus* и двух форм гибридов (рис. 6).

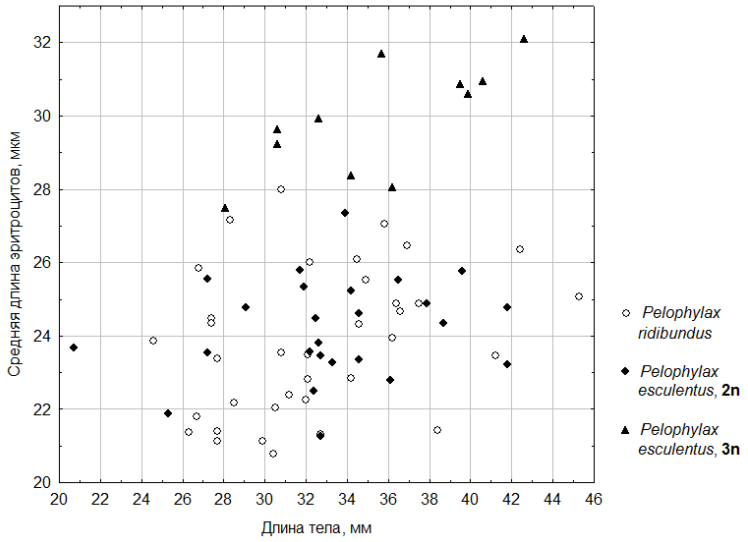


Рис. 1. Отношение средней длины эритроцитов к длине тела у неполовозрелых *P. ridibundus* диплоидных и триплоидных *P. esculentus*

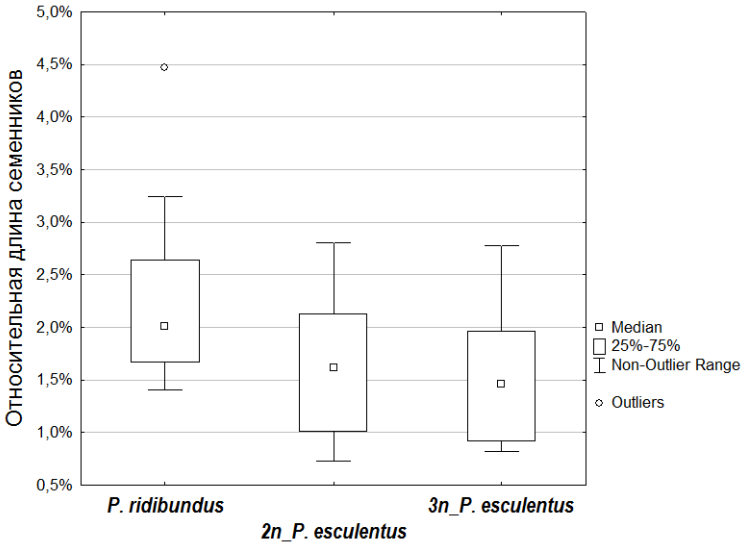


Рис. 2. Средняя относительная длина семенников у неполовозрелых самцов *P. esculentus* complex

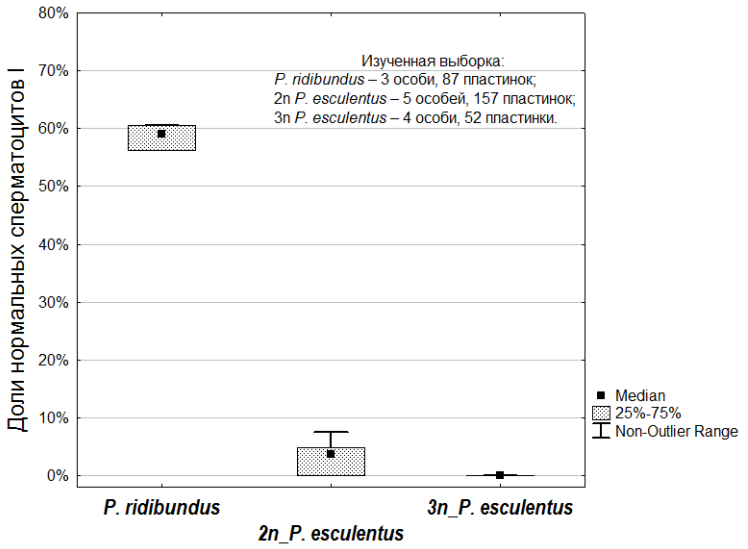


Рис. 3. Доли сперматоцитов I с нормальными кариотипами (2n = 13 бивалентов) в семенниках неполовозрелых самцов *P. ridibundus* и диплоидных и триплоидных *P. esculentus*

Мы проанализировали 157 сперматоцитов I из семенников пяти диплоидных *P. esculentus*. Большинство клеток имели диплоидный набор хромосом, которые не формировали биваленты нормальной морфологии. Доля таких клеток в среднем для диплоидных гибридов составила 26%. Мы можем предположить, что такое нарушение образования бивалентов связано со вступлением в мейоз диплоидных клеток, в которых не произошла элиминация одного из родительских геномов и удвоение оставшегося.

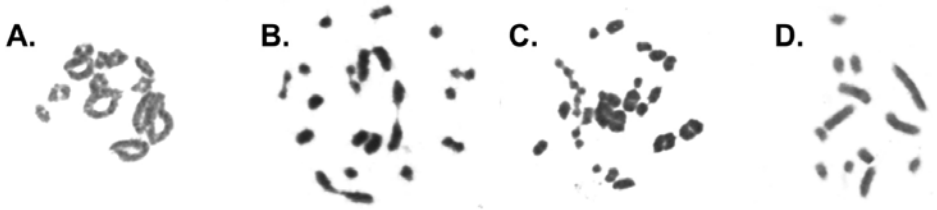


Рис. 4. Сперматоциты I из семенников неполовозрелых зеленых лягушек: A – нормальная 2n пластинка с 13 бивалентами у *P. ridibundus*; B – аномальная 2n пластинка с 8 бивалентами и 10 унивалентами у диплоидного *P. esculentus*; C – аномальная 3n пластинка с 11 бивалентами, 13 унивалентами и 1 тетравалентом у триплоидного *P. esculentus*; D – аномальная гаплоидная пластинка с 13 унивалентами у диплоидного *P. esculentus*

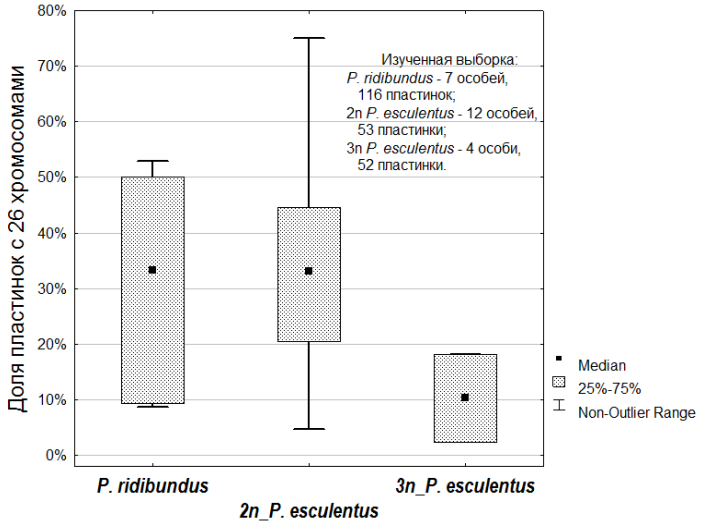


Рис. 5. Доли клеток, находящихся в метафазе митоза, имеющих нормальные диплоидные кариотипы (2n = 26): у триплоидных *P. esculentus* рассматривали только диплоидные клетки

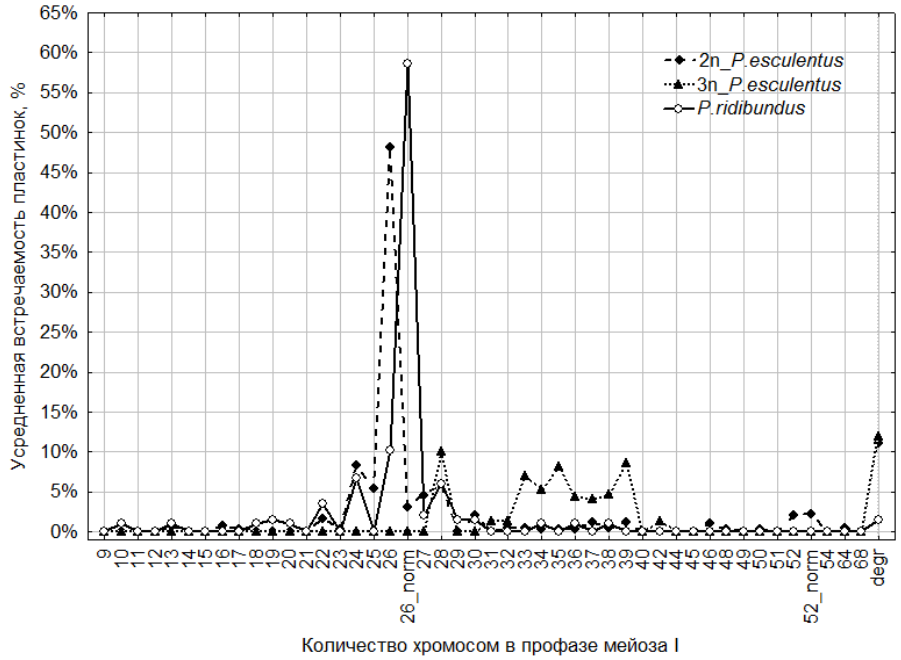


Рис. 6. Распределение усредненных частот встречаемости клеток с различным количеством хромосом среди сперматоцитов I у незрелых лягушек: 26_norm соответствует нормальным диплоидным пластинкам, в которых 26 хромосом формируют 13 бивалентов; 52_norm – тетраплоидные пластинки, в которых 52 хромосомы формируют 26 бивалентов; degr – мейотические пластинки с деградирующими структурами, непригодными для подсчета

В среднем около 4% сперматоцитов I имели тетраплоидный набор хромосом («52» и «52_norm», рис. 6), но 26 бивалентов нормальной морфологии мы наблюдали только в 2% мейотических делений. Однако в данном случае усредненный показатель не информативен, так как тетраплоидные сперматоциты I зарегистрированы только у одной особи с достаточным для анализа количеством делений. У этого диплоидного самца тетраплоидные сперматоциты I с 26 бивалентами нормальной морфологии составляли 11%, в то время как у остальных четырех особей этой группы такие сперматоциты вообще не обнаружены.

Как уже говорилось, удвоенный набор хромосом может быть следствием удвоения без элиминации или повторной дупликации. В пользу последнего предположения свидетельствует также факт наличия тетраплоидных (4n) клеток, а также клеток с еще более высоким уровнем плоидности (5n, 6n) на стадии метафазы митоза у некоторых особей.

Исследованные неполовозрелые триплоидные самцы вообще не имели нормальных сперматоцитов I с 13 бивалентами (проанализировано 53 пластинки от четырех особей). Около 11% мейотических делений содержали 39 (3n) хромосом в составе бивалентов, мультивалентов и унивалентов. Такие клетки, вероятно, происходят от триплоидных сперматогониев, которые вступили в мейоз без предварительной элиминации одного из родительских геномов.

P. ridibundus демонстрировали более стабильный гаметогенез; 57% сперматоцитов I несли диплоидный набор хромосом, объединенных в 13 бивалентов (проанализировано 87 пластинок от трех особей). Следует отметить, что у неполовозрелых *P. ridibundus* процент нормальных сперматоцитов I гораздо ниже, чем у половозрелых (Vegerina et al., 2014), что вероятно свидетельствует об отборе против особей с нестабильным клеточным делением. Аналогичным образом проанализированы и митотические деления (рис. 7).

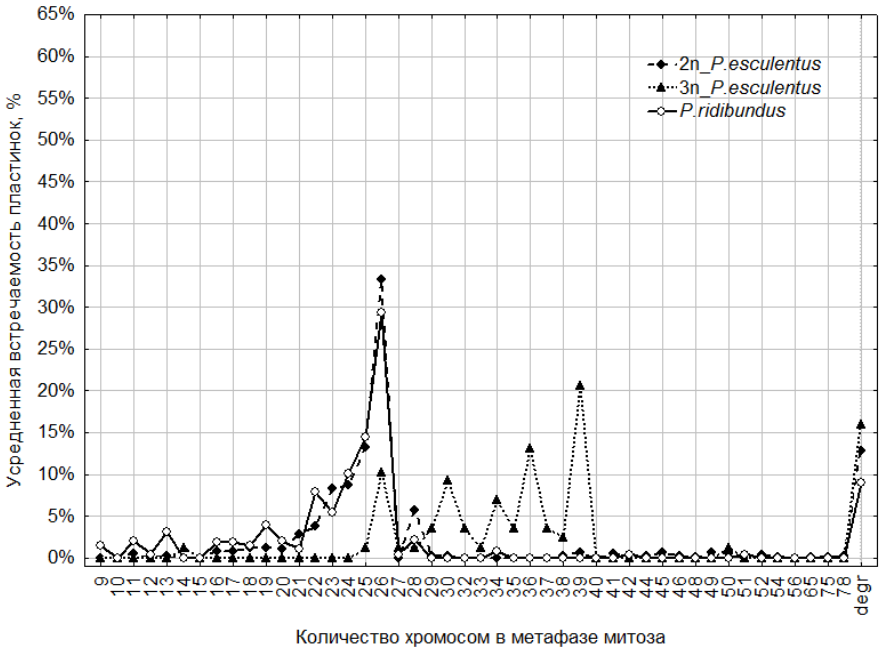


Рис. 7. Распределение частот встречаемости пластинок с различным количеством хромосом среди митотических метафаз у неполовозрелых *P. ridibundus*, диплоидных и триплоидных *P. esculentus*:
degr – митотические метафазные пластинки с деградирующими хромосомами, непригодные для подсчета

В статистический анализ вошли данные по 126 митотическим метафазным пластинкам из семенников 7 особей *P. ridibundus*, 297 – из 12 диплоидных *P. esculentus* и 56 из 4 триплоидных *P. esculentus*. Сравнительно высокая доля митотически делящихся диплоидных клеток (33%) у диплоидных гибридов свидетельствует о том, что в семенниках ювенильных гибридов идет активная пролиферация сперматогониев, а отсутствие гаплоидного пика говорит об отсутствии элиминации. Если такие клетки зародышевой линии вступят в мейоз, не пройдя элиминацию, два набора хромосом, принадлежащие разным видам, не смогут нормально сегрегировать и пройти редукционное деление. Вероятно, таким путем возникают сперматоциты, в которых хромосомы не образуют бивалены (рис. 4 B), составляющие наибольший пик у диплоидных гибридов (рис. 6). Что касается митотических делений в семенниках *P. ridibundus*, то средняя доля диплоидных пластинок у них даже несколько ниже, чем у *P. esculentus*, а само распределение сходно с таковым для диплоидных гибридов. Среди *P. ridibundus* три наименьших по размеру тела особи демонстрировали нестабильное клеточное деление, и у них доля диплоидных пластинок составляла менее 11%. Остальные *P. ridibundus* имели более 30% диплоидных пластинок в семенниках и характеризовались более крупными размерами.

Доля диплоидных клеток у триплоидных особей составляла всего 10%, в то время как доля триплоидных метафазных пластинок – 20%. Наличие диплоидного пика ясно свидетельствует об элиминации одного из родительских геномов (Vinogradov et al., 1991), а большое количество промежуточных анеуплоидных клеток говорит о нестабильности этого процесса. Однако наличие триплоидных сперматоцитов I (рис. 4 C, рис. 6) свидетельствует о том, что предшествующая мейозу элиминация некло-

нального генома в гаметогенезе триплоидных гибридов может затрагивать не все клеточные линии.

Стоит также отметить большое количество пластинок, несущих деградирующие хромосомы или биваленты («degr», рис. 6 и 7). Разрушение ДНК в этих клетках не связано с повреждением во время приготовления препаратов, так как их количество сильно отличается на препаратах, полученных от разных особей в одинаковых условиях. Посчитать такие структуры зачастую невозможно, однако учет таких пластинок позволяет более адекватно отразить долю тех клеток, которые потенциально дают начало жизнеспособным гаметам.

Проявления отбора на уровне клеточных линий и особей. Более низкая устойчивость сперматогенеза диплоидных, а особенно триплоидных гибридов, по сравнению с таковой представителей родительского вида, является ожидаемым результатом. Удивительнее то, что в гаметогенезе *P. ridibundus* также регистрируется значительное количество аномалий (около 70% аномальных клеток в митозе и около 40% – в мейозе). Возможно, это связано с тем, что мы изучали *P. ridibundus* из ГПС, где происходит их активная гибридизация с *P. esculentus*. В таком случае, сперматогенез *P. ridibundus* из чистых популяций должен быть более устойчивым. Авторы планируют проверить это предположение в своих дальнейших исследованиях.

Следующий зарегистрированный нами феномен – повышенная устойчивость мейотических делений по сравнению с митотическими. Логично предположить, что не все линии сперматогониев, возникающие в семенниках, переходят к мейозу. На основании этого результата мы предполагаем существование некоего «фильтра», останавливающего развитие клеток с несбалансированным хромосомным набором.

Сравнивая результаты данной и предшествовавшей работ (Vegerina et al., 2014), мы убедились, что сперматогенез зрелых лягушек устойчивее, чем незрелых. Этот феномен может объясняться двумя различными причинами. Во-первых, он может быть связан с удалением из семенников или торможением роста части клеточных линий с аномальными кариотипами. В том случае, если линии сперматогониев с аномальными кариотипами прекращают деления, а клетки с нормальными кариотипами продолжают увеличиваться в числе, общая доля аномалий снижается. Во-вторых, увеличение устойчивости сперматогенеза зрелых лягушек может быть связано с гибелью особей, имевших менее устойчивый сперматогенез. Повышенная вероятность гибели не обязательно должна являться следствием нарушений сперматогенеза; возможно, и нарушения делений, и возрастание вероятности гибели особи могут быть следствием нарушения взаимодействия ее геномов. Как минимум, в случае триплоидов *P. esculentus* можно предположить, что отбор на уровне особей тоже вносит свой вклад в итоговое возрастание устойчивости гаметогенеза. Как указано ранее, зарегистрировано сокращение доли триплоидов в старших возрастных классах, которое мы связываем с отбором (дифференциальной смертностью) индивидов. Одновременно с этим среди зрелых лягушек встречаются триплоиды, способные нормально завершить сперматогенез, а в младших возрастных классах мы таких лягушек не встретили. Нам кажется маловероятным, что у особи, у которой в незрелом состоянии вообще не было клеточных линий с нормальными кариотипами, они смогут появиться в зрелом возрасте. Вероятнее предположить, что особи с особо неустойчивым сперматогенезом гибнут с большей вероятностью, и в результате этого процесса в ГПС возрастает доля триплоидов, способных к успешному сперматогенезу.

Таким образом, мы зарегистрировали последствия отбора на уровне клеточных линий, проявляющиеся в относительно большей устойчивости мейотических делений в семенниках зеленых лягушек по сравнению с митотическими делениями, а также последствия отбора на уровне особей, проявляющиеся в изменении доли триплоидов в разных возрастных классах. Возрастание устойчивости сперматогенеза у зрелых лягушек по сравнению с незрелыми может быть следствием отбора на обоих уровнях.

Выводы

Метаанализ результатов различных работ, определявших долю триплоидных *P. esculentus* в выборках зеленых лягушек из поймы р. Северский Донец в окрестностях Биологической станции Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина, показал, что эта доля существенно отличается для разных возрастных групп. Ниже всего доля триплоидов среди метаморфов. Среди незрелых лягушек доля триплоидов повышается, видимо, вследствие гибели диплоидных лягушек, появляющихся из-за скрещивания гибридов, передающих клональные геномы одного и того же родительского вида. Среди половозрелых особей доля триплоидов снова несколько снижается, вероятно, в силу более высокой смертности триплоидов в незрелом возрасте.

Незрелые диплоидные лягушки имеют длину эритроцитов менее 28 мкм, триплоидные – более 27 мкм; в диапазоне 27–28 мкм по длине эритроцитов установить плоидность невозможно.

P. esculentus (по сравнению с представителями родительского вида *P. ridibundus* той же возрастной группы) в возрасте 2–5 лет имеют тенденцию к задержке развития гонад и значимо большее количество клеток зародышевой линии с аномальными кариотипами.

Спектр кариологических нарушений в гаметогенезе незрелых и взрослых самцов зеленых лягушек в целом сходен, однако зарегистрировано значимое повышение устойчивости гаметогенеза с возрастом, проявляющееся у всех изученных групп:

– в гаметогенезе незрелых *P. ridibundus* регистрируется значительное количество анеуплоидных клеток на стадии митотического (сперматогониального) деления; на стадии мейоза у этих же самцов средняя доля нормальных клеток возрастает до 60%; у взрослых *P. ridibundus* зарегистрировано более 70% клеток нормальной плоидности, как в митозе, так и в мейозе;

– у диплоидных незрелых *P. esculentus* большую часть наблюдаемых сперматоцитов составляют клетки с нарушенной сегрегацией, в то время как у взрослых гибридов такие клетки составляли в среднем не больше 15%; по индивидуальной доле нормальных клеток зрелые особи варьируют в более узких пределах, чем незрелые;

– у незрелых триплоидных *P. esculentus* не обнаружено нормальных сперматоцитов, в то время как у зрелых триплоидов они зарегистрированы.

Наличие значительного количества аномальных клеточных линий в семенниках зеленых лягушек и повышение устойчивости сперматогенеза с возрастом является свидетельством отбора на уровне клеточных линий и на уровне особей.

Библиографические ссылки

Berger, L., 1964. Is *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species? Ann. Zool. PAN 22(13), 245–261.

Berger, L., 1970. Some characteristics of the crosses within *Rana esculenta* complex in postlarval development. Ann. Zool. 27, 373–416.

Berger, L., 1971. Viability, sex and morphology of F2 generation within forms of *Rana esculenta* complex. Zool. Poloniae 21, 349–393.

Berger, L., 2008. European green frogs and their protection. PRODRUK and Ecological Library Foundation.

Berger, L., Günther, R., 1988. Genetic composition and reproduction of water frog populations (*Rana* kl. *esculenta* Synklepton) near nature reserve Serrahn, GDR. Arch. Nat. Schutz. Landsch. Forsch., Berlin. 28, 265–280.

Biriuk, O., Shabanov, D., Korshunov, O., Borkin, L., Lada, G., Pasynkova, R., Rosanov, Y., Litvinchuk, S., 2016. Gamete production patterns and mating systems in water frogs (hybridogenetic *Pelophylax esculentus* complex) in North-Western Ukraine. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research (in press).

Bobrova, A.A., Makaryan, R.M., Shejko, V.P., Shabanov, D.A., 2014. Porushennya fertyl'nosti u mizhvydovykh hibrydiv zelenykh zhab iz Sivers'ko-Donets'koho tsentru riznomanittya *Pelophylax esculentus* complex [Impaired fertility in interspecific hybrids of green frogs from Seversko-Donetskiy center of *Pelophylax esculentus* complex diversity]. Biologiya ta Valeologiya 16, 7–15 (in Ukrainian).

Bondarieva, A.A., Bibik, J.S., Samilo, S.M., Shabanov, D.A., 2012. Citogeneticheskie osobennosti eritrocitov zelenyh ljagushek iz Severskо-Doneckogo centra raznoobrazija *Pelophylax esculentus* complex [Erythrocytes cytogenetic characteristics of green frogs from Siversky Donets centre of *Pelophylax esculentus* complex diversity]. Visnik Harkivs'kogo Nacional'nogo Universitetu imeni V.N. Karazina. Ser. Biologija. 15, 116–123 (in Russian).

Borkin, L.J., Korshunov, A.V., Lada, G.A., Litvinchuk, S.N., Rosanov, J.M., Shabanov, D.A., Zinenko, A.I., 2004. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine. Russ. J. Herpetol. 11, 194–213.

Bulger, A.J., Schultz, R.J., 1982. Origin of thermal adaptations in northern versus southern populations of a unisexual hybrid fish. Evolution 36(5), 1041–1050.

Christiansen, D.G., 2009. Gamete types, sex determination and stable equilibria of all-hybrid populations of diploid and triploid edible frogs (*Pelophylax esculentus*). BMC Evol. Biol. 9, 135.

Christiansen, D.G., Reyer, H-U., 2009. From clonal to sexual hybrids: Genetic recombination via triploids in all-hybrid populations of water frogs. Evolution 63, 1754–1768.

Dedukh, D., Litvinchuk, S., Rosanov, J., Mazepa, G., Saifitdinova, A., Shabanov, D., Krasikova, A., 2015. Optional endoreplication and selective elimination of parental genomes during oogenesis in diploid and triploid hybrid european water frogs. PLoS One 10(4), e0123304.

Dedukh, D., Mazepa, G., Shabanov, D., Rosanov, J., Litvinchuk, S., Saifitdinova, A., Krasikova, A., 2013. Pecedularities of oogenesis in hybridogenetic European water frog complex (*Pelophylax esculentus* complex). 19th International Chromosome Conference. Dipartimento BiGeA Complesso Belmeloro, Bologna. 128–130.

Guex, G.-D., Hotz, H., Semlitsch, R.D., 2002. Deleterious alleles and differential viability in progeny of natural hemiclonal frogs. Evolution 56(5), 1036–1044.

Günther, R., 1973. Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den europäischen Grünfröschen und den Bastardcharakter von *Rana esculenta* L. (Anura). Zool. Anz. 190, 250–285.

Günther, R., 1975. Untersuchungen der Meiose bei Mänchen von *Rana ridibunda* Pall., *Rana lessonae* Cam. und der Bastardform "*Rana esculenta*" L. (Anura). Biol. Zent. Bl. 94, 277–294.

Kozak, N.A., Gladkova, Y.D., Kulymova, M.D., 2012. Opredelenie doli triploidov sredi *Pelophylax esculentus* v NPP «Gomol'shanskie lesa» i ego okrestnostjah [Determination of the proportion of triploids among *Pelophylax esculentus* in NNP "Gomol'shanskie lesa" and the surrounding area]. Biologija: Vid molekuli do biosferi. Mater. VII Mizhnar. konf. mol. naukovciv. FOP Shapovalova T.M., Kharkiv. 261–262 (in Russian).

Manilo, V.V., Radchenko, V.I., 2010. Kariologicheskoe issledovanie *Pelophylax ridibundus* (Anura, Amphibia) vostochnoj chasti Ukrainy [Karyological study of *Pelophylax ridibundus* (Anura, Amphibia) of the east part of Ukraine]. Zbirnik Prac' Zoologichnogo Muzeju, Kyiv. 41, 111–121 (in Russian).

Manilo, V.V., Radchenko, V.I., Korschunov, A.V., 2007. Issledovaniye kariotipa s'yedobnoy lyaguschki (*Rana* kl. *esculenta*) iz Har'kovskoj oblasti Ukrainy [Comparaive karyological analysis of edible frog (*Rana* kl *esculenta* Linnaeus, 1758) from the Kharkov region of Ukraine]. Naukovy Visnyk Uzhgorods'kogo Universytetu. Ser. Biologia 21, 68–73 (in Russian).

Mezhzherin, S.V., Morozov-Leonov, S.Y., Rostovskaya, O.V., Shabanov, D.A., Sobolenko, L.Y., 2010. The ploidy and genetic structure of hybrid population of water frogs *Pelophylax esculentus* complex (Amphibia, Ranidae) of Ukraine fauna. Cytology and Genetics 44(4), 212–216.

Ogielska, M., 1995. Oogeneza i róznicowanie si jajnika u hybrydogenetycznegomiesza ca, *Rana esculenta* L. [Oogenesis and ovary differentiation in the hybridogenetic hybrid, *Rana esculenta* L.]. Acta Universitatis Wratislaviensis, Prace Zoologiczne 32, 1–42 (in Polish).

Ogielska, M., 2009. Reproduction of amphibians. Science Publishers, Enfield.

Ogielska, M., Bartmaska, J., 1999. Development of testes and differentiation of germ cells in water frogs of the *Rana esculenta* complex (Amphibia, Anura). Amphibia-Reptilia 20, 251–263.

Plötner, J., 2005. Die westpalaarktischen Wasserfrosche. Bielefeld, Laurenti-Verlag.

Pruvost, N.B.M., Hoffmann, A., Reyer, H.-U., 2013. Gamete production patterns, ploidy, and population genetics reveal evolutionary significant units in hybrid water frogs (*Pelophylax esculentus*). Ecol. Evol. 3, 2933–2946.

Ragghianti, M., Bucci, S., Marracci, S., Casola, C., Mancino, G., Hotz, H., Guex, G.-D., Plötner, J., Uzzell, T., 2007. Gametogenesis of intergroup hybrids of hemiclonal frogs. Genet. Res. 89, 39–45.

Shabanov, D., Leonov, A., Biriuk, O., Kravchenko, M., Mair, Q., Meleshko, O., Newman, J., Vladymyrova, M., Usova, O., Zholtkevych, G. 2016. Simulation as a tool to identify dynamical typology of Water frog hemiclonal population systems. Acta Biotheor. (in press).

Shabanov, D.A., Litvinchuk, S.N., 2010. Zelenye ljagushki: Zhizn' bez pravil ili osobyj sposob jevoljucii? [Green frogs: Life without rules or special way of evolution?]. Priroda Moscow 3, 29–36 (in Russian).

Shabanov, D.A., Zinenko, A.I., Korshunov, A.V., Kravchenko, M.A., Mazepa, G.A., 2006. Izuchenie populjacionnyh sistem zelenyh ljagushek (*Rana esculenta* complex) v Har'kovskoj

oblasti: Istorija, sovremennoe sostojanie i perspektivy [The study of population systems of green frogs (*Rana ecsulenta* complex) in Kharkiv region: History, modern condition and prospects]. Visnik Harkivs'kogo Nacional'nogo Universitetu im. V.N. Karazina. Serija Biologija 3, 208–220.

Smirina, J.M., 1983. Prizhiznennoe opredelenie vozrasta i retrospektivnaja ocenka razmerov tela seroj zhaby (*Bufo bufo*) [*In vivo* determination of age and retrospective evaluation of common toad (*Bufo bufo*) body sizes]. Zool. Zhurn. 63(3), 437–444.

Suryadna, N.M., 2005. Zeleni zhaby fauny Ukrayiny: Morfolohichna minlyvist', kariolohiya ta osoblyvosti biolohiyi [Green frogs of Ukrainian fauna: Morphological variability, karyology and peculiarities of their biology]. Kyiv (in Ukrainian).

Tunner, H.G., 1974. Die klonale struktur einer wasserfroschpopulation. Z. Zool. Syst. Evolut. – Forsch. 12, 309–314.

Tunner, H.G., 1979. The inheritance of morphology and electrophoretic markers from homotypic crosses of the hybridogenetic *Rana esculenta*. Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Berlin 55, 89–109.

Tunner, H.G., Heppich-Tunner, S., 1991. Genome exclusion and two strategies of chromosome duplication in oogenesis of a hybrid frog. Naturwissenschaften 78, 32–34.

Usova, E.E., 2010. Skeletohronologicheskoe izuchenie prodolzhitel'nosti zhizni i dinamiki rosta predstavitelej *Pelophylax esculentus* complex: Registracija otlichij mezhdu bystrorastushhimi i dolgozhivushhimi ljagushkami [The skeletochronological study of the life and growth dynamics of representatives of *Pelophylax esculentus* complex: Registration of differences between the fast-growing and long-lived frogs]. Bioraznoobrazie i Ustojchivoe Razvitie. Tezisy Mezhdunar. Nauchno-Prakt. Konf. KNC, Simferopol'. 121–124 (in Russian).

Usova, E.E., Kravchenko, M.A., Shabanov, D.A., 2015. Vnutripopuljacionnye ontogeneticheskie strategii u zelenyh ljagushek (*Pelophylax esculentus* complex) [Intrapopulation developmental strategy of the green frogs (*Pelophylax esculentus* complex)]. Visnik Harkivs'kogo Nacional'nogo Universitetu imeni V.N. Karazina Serija Biologija 25, 213–227 (in Russian).

Uzzell, T., Günther, R., Berger, L., 1977. *Rana ridibunda* and *Rana esculenta*: A leaky hybridogenetic system (Amphibia Salientia). Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 128, 147–171.

Vegerina, A.O., Biriuk, O.V., Shabanov, D.A., 2014. Sravnenie ustojchivosti spermatogeneza u gemiklonal'nogo mezhvidovogo gibrida *Pelophylax esculentus* i roditel'skogo vida *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura) [Comparison of spermatogenesis stability in hemiclonal interspecific hybrid *Pelophylax esculentus* and parental species *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura)]. Praci Ukrains'kogo Gerpetologichnogo Tovaristva 5, 20–28 (in Russian).

Vegerina, A.O., Meleshko, E.V., Pyrina, I.S., Sapozhnikova, V.A., Biriuk, O.V., 2013. Opredelenie sootnoshenija diploidov i triploidov sredi metamorfov zelenyh ljagushek v Seversko-Doneckom centre raznoobrazija *Pelophylax esculentus* complex [The determination of the ratio of diploid and triploid green frogs underyearlings from the *Pelophylax esculentus* complex Seversky Donets diversity center]. Visnik Harkivs'kogo Nacional'nogo Universitetu imeni V.N. Karazina Serija Biologija 18, 107–113 (in Russian).

Vinogradov, A.E., Borkin, L.J., Günther, R., Rosanov, J.M., 1991. Two germ cell lineages with genomes of different species in one and the same animal. Hereditas 114, 245–251.

Надійшла до редколегії 24.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 203–210.

doi:10.15421/011625

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 598.333.2+591.543.43

Внутрішньопопуляційний поліморфізм мартина жовтоногого (*Larus cachinnans*) у Північно-Західному Приазов'ї (оологічний аспект)

Ю.Ю. Дубініна, О.І. Кошелєв, В.О. Кошелєв

Мелітопольський державний педагогічний університет імені Богдана Хмельницького, Мелітополь, Україна

Наведено результати дослідження у 1988–2013 рр. гніздових колоній мартина жовтоногого (*Larus cachinnans* Pallas, 1811) на островах Молочного лиману та Обитічної затоки Азовського моря (Південна Україна). Опис розмірних характеристик і забарвлення яєць жовтоногого мартина проводили за загальноприйнятими методиками. Було виміряно 1004 яйця мартина жовтоногого з п'яти колоній. За фоновим забарвленням шкаралупи яєць виділено 7 фенів, за типом малюнка на поверхні шкаралупи – чотири фени. У гніздових колоніях, які входять до складу різних гніздових поселень, спостерігаються відмінності розподілу типових і нетипових фенів забарвлення яєць і малюнка шкаралупи. За фоновим забарвленням і характером малюнка шкаралупи переважають яйця 3–4 фенотипів: сіро-зелені, з малюнком, який складається із плям середнього розміру (5–60%) та коричневі, з малюнком із великих плям (2–40%). Розміри яєць у різних поселеннях варіюють у межах 54,5–86,3 х 39,2–60,4 мм, об'єм яйця – 61,7–113,7 см^3, індекс округлості – 63,6–85,3%. Лінійні розміри яєць залежать від чисельності гніздових колоній. Ооморфологічні ознаки можуть коливатися у визначених інтервалах. Вони характеризують самостійність окремих колоній, поселень і популяцій. На основі кластерного аналізу показників середніх лінійних розмірів яєць птахів декількох популяцій виділено три групи колоній: Дунайсько-Сиваська, Азово-Чорноморська та Кавказо-Каспійська. У межах Азово-Чорноморського регіону найбільшу схожість установлено між поселеннями Сиваша та Південного Криму, які, у свою чергу, подібні до колоній на Лебединих островах і Канівському заповіднику на Середньому Дніпрі. Азовські та Чорноморські поселення споріднені, відносно відокремлена Кавказо-Каспійська гілка. Встановлено вплив рівня гніздової чисельності на розмірні характеристики яєць: у період зростання чисельності (із 1970-х до початку 1990-х рр.) вони були максимальними, у період зменшення чисельності (2001–2005 рр.) – мінімальними. Ооморфологічні показники – зручний та об'єктивний метод дослідження стану популяцій птахів.

Ключові слова: мартин жовтоногий; поліморфізм; мінливість; фени забарвлення шкаралупи; ооморфологічні показники

Intra population polymorphism of Caspian gull (*Larus cachinnans*) from the North-Western Coast of the Azov Sea (oological aspect)

Y.Y. Dubinina, A.I. Koshelev, V.A. Koshelev

Bogdan Khmelnitsky Melitopol State Pedagogical University, Melitopol, Ukraine

This study presents the results of a long term study of nesting colonies of the Caspian gull (*Larus cachinnans* Pallas, 1811) on the islands of the Molochniy Liman and in Obitochnaya Bay (Azov Sea), in the South of Ukraine (Zaporizhia region), conducted between 1988 and 2013. A description of the size and coloring of eggs of Caspian gull was conducted by generally accepted methods. We measured 1000 eggs from 5 colonies of Caspian gulls. The background coloration of the eggs' shells was classified into 7 types, the pattern of markings on the surface of the shells was classified into 4 types. In the nesting colonies, comprising different nesting settlements, the study tested differences in the distribution of typical and atypical coloring types and patterns on the surface of the shells. The background color and character of the shell marking patterns is dominated by eggs of phenotypes 3 and 4: gray-green, with a pattern of spots, of medium size (5–60%) and brown, with a pattern of large spots (2–40%). In different settlements the Caspian gull egg sizes vary in length and diameter of 54.5–86.3 x 39.2–60.4 mm, volume 61.7–113.7 cm^3 and index of roundness 63.6–85.3%. The study revealed that the linear dimensions of eggs also depend on the number of birds in the nesting colonies. We found that morphological and dimensional characteristics of Caspian gull eggs can vary at certain intervals and characterize individual colonies, settlements and populations. Based on cluster analysis, conducted in terms of the average of the linear sizes of eggs of Caspian gull from several populations within the range of the species, the study identified three groups

Мелітопольський державний педагогічний університет імені Богдана Хмельницького, вул. Леніна, 20, Мелітополь, 72312, Україна
Bohdan Khmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, Lenin Str., 20, Melitopol, 72312, Ukraine
Tel.: +38-061-944-04-64. E-mail: dubinina4884@ya.ru

of colonies – Danube-Sivash, Azov-Black Sea and Caucasus-Caspian. In region of the Azov-Black Sea, the greatest similarity was shown between the settlements of Sivash and the South of Crimea, which in turn is similar to Lebiyazhyi Islands and Kaniv Nature Reserve (river Dnipro). A related link combined the Azov and Black Sea branches, while the Caucasus-Caspian group is relatively separate. As a result this study the influence of the number of nesting birds on the dimensional characteristics of the eggs was established; in the period of increase in the Caspian gull population from the 1970s to the early 1990s they had the highest scores, and in periods of decreasing population in 2001–2005, their values were lowest. Consequently, the use of oomorphological indicators turned out to be a fairly easy and objective method for studying the monitoring data for separate colonial bird species.

Keywords: Caspian gull; polymorphism; variation; egg shell coloring; oomorphological indicators

Вступ

Мартин жовтоногий (*Larus cachinnans* Pallas, 1811) недавно одержав видовий статус. Його виділено з надвидового комплексу сріблястого мартина (*Larus argentatus* Linnaeus, 1758). Нині його надвидовий комплекс представлений шістьма видами та об'єднаний у декілька географічних груп; дослідження тривають (Vengerov, 2001; Neubauer et al., 2006, 2009; Ramirez et al., 2011; Gwiazda et al., 2011, 2015; Zagalska-Neubauer et al., 2012). *L. cachinnans* представлений двома підвидами, з них *L. cachinnans cachinnans* населяє басейни Чорного та Азовського морів, а *L. cachinnans michahellis* – басейн Середземного моря (Pons, 1992; Albanis et al., 2003; Neubauer et al., 2006; Svensson et al., 2009). Для підвидів *L. cachinnans* виявлено великий розмах фенотипічної мінливості та розходження за фенотипічними показниками (Grishchenko et al., 1998; Panov et al., 2000; Gibbins et al., 2011). Відбуваються інтенсивні дослідження *L. c. cachinnans* і *L. c. michahellis*, у тому числі з використанням генетичних, біохімічних та етологічних методів (Neubauer et al., 2009; Ramirez et al., 2011; Walter, 2012). Гніздова біологія даного виду в регіоні досліджена лише в небагатьох точках: на Сиваші, у Північно-Східному Причорномор'ї, Східному Приазов'ї (Dubinina-Pahucha, 2009). Для Північно-Західного Приазов'я такі дослідження не виконувались.

Популяційний ранг, статус і самостійність окремих популяцій регіону, територіальні зв'язки між птахами, як усередині одного поселення, так і між сусідніми гніздовими поселеннями, потребують детального вивчення (De Knijff et al., 2001; Liebers et al., 2001; Klimov, 2003; Fox et al., 2007; Klein et al., 2012). Велика увага приділяється дослідженню екстер'єрних ознак даного виду (Neubauer et al., 2006, 2009), але найчастіше поза увагою залишається оологічний матеріал. Виділення окремих фенів дозволить оцінити фенофонд північноазовських популяцій, що має значення у вирішенні питань таксономії виду в цілому (Yablokov et al., 1985; Pons et al., 1992, 2004; Vengerov, 2001; Roulin, 2004; Ramirez et al., 2011; Zagalska-Neubauer et al., 2012; Mlíkovský et al., 2013; Mityay and Matsyura, 2014).

Мета цієї статті – охарактеризувати внутрішньопопуляційні ооморфологічні особливості мартина жовтоногого у Північно-Західному Приазов'ї, мінливість, динаміку ооморфологічних показників у різних гніздових поселеннях і колоніях Північно-Західного Приазов'я, оцінити можливість їх використання для оцінки стану окремих колоній і встановлення їх родинних зв'язків.

Матеріал і методи досліджень

Польові спостереження проведено у 1988–2013 рр. на півдні Запорізької області: у Якимівському та Приморському районах. Досліджено гніздові колонії та поселення мартина жовтоногого на різних водоймах Північно-Західного Приазов'я: Молочному лимані та на островах Обитічної затоки Азовського моря. Під час вивчення питань, пов'язаних із зовнішньою морфологією яєць мартина жовтоногого, розглянуто розміри, форму та забарвлення, специфіку розташування малюнка у вигляді плям і рисок на шкаралупі яєць.

Опис розмірних характеристик яєць мартина жовтоногого проводили за методиками S.M. Klimov (2003). Вимірювання лінійних розмірів яєць у польових і лабораторних умовах проводили за допомогою штангенциркуля з точністю 0,1 мм. Серед лінійних розмірів розглянуто довжину яйця (L) та максимальний діаметр (B). Розрахунок об'єму (V) та індексу форми яєць (I) проведено із застосуванням формул стандартних орнітологічних методик і статистичних методів (Hoffmann et al., 2011; Walter, 2012). Виміряно 1 004 яйця мартина жовтоногого. Проаналізовано 5 003 кладки.

Опис забарвлення шкаралупи яєць проведено на основі методики Y.Y. Kostin (1977) із нашими доповненнями. Для оцінки градації забарвлення застосовано шкалу A.I. Bondarcev (1954). За фоновим забарвленням шкаралупи мартина жовтоногого виділено сім фенів; із них три фени типового фонового забарвлення і чотири – нетипові фени. За типом малюнка на поверхні шкаралупи виділено чотири фени. Малюнок на шкаралупі яєць розподілили на малюнок, що складається з плям різного розміру: великих плям (понад 5 мм), плям середнього розміру (1,1–5,0 мм) та дрібних плям (0,5–1,0 мм); малюнок лінійного типу складений із рисочок і суміші рисок і плям різного розміру та малюнок, що концентрується на певній ділянці шкаралупи (Vengerov, 2001; Klimov, 2003; Gwiazda et al., 2015).

Проведено розрахунки біостатистичних параметрів яєць (M ± m; Cv; limit) для встановлення меж міжрічної мінливості. Достовірність розбіжностей між вибірками оцінювали із застосуванням t-критерію Стьюдента, попередньо перевіривши нормальність розподілу вибірок (відсутність достовірної асиметрії або ексцесу).

Результати та їх обговорення

В умовах Північно-Західного Приазов'я розмір кладки мартина жовтоногого з урахуванням змішаних і частково розорених кладок становить 1–6 яєць (у середньому 2,7 ± 0,02); більшість складають кладки з 3 яєць (90%), рідше – з 1–2 (7%) або 4–6 (3%) (n = 5003). Загибель кладок становить 30–70%, що залежить від гідрологічного режиму водойми, погодних умов і впливу чинника турбування та відвідування островів рибалками. У районі дослідження середня маса слабонасиджених яєць мартина жовтоногого становить 104 (101,0–112,3) г (n = 499), а сильнона-

сиджених – 94 (91,0–96,8) г (n = 351). Середня маса слабонасиджених яєць на Молочному лимані в 1976 р. складала 105,5 (100,5–113,5) г, а сильнонасиджених становила 93,2 (90,0–96,5) г, за середніх значень 84,7 г.

У колоніях із великою щільністю гніздування прослідковується великий розмах поліморфізму яєць за розмірами та забарвленням. До 1–5% становлять кладки з аномальними яйцями, а також кладки, відкладені однією – двома самками, які теж можуть відрізнятися за даними показниками. У гніздових колоніях, які входять до складу різних гніздових поселень регіону, встановлено відмінності у розподілі типових і нетипових фенів забарвлення шкаралупи та поверхневого малюнка яєць мартина жовтоногого, що також підтверджують попередні дослідження (Dubinina-Pahucha, 2009). За нашими даними, найбільшими оологічними показниками лінійних розмірів по роках характеризуються колонії на Молочному лимані, найменшими – колонії на Обитічній косі. Типове фонове забарвлення шкаралупи яєць мартина у гніздових колоніях Молочного лиману – відтінки зеленого, серед яких основні – шість фенів: це відтінки зеленого, сірого та коричневого (табл. 1).

Таблиця 1

Міжрічна мінливість забарвлення яєць мартина жовтоногого у гніздових колоніях Молочного лиману

Роки	Розмір колонії, пар	Кількість яєць	Кількість фенів	Частка певних фенів забарвлення, %					
				типові фени забарвлення			нетипові фени забарвлення		
				зелений	сірий	коричневий	блакитний	оливковий	захисний
1998	3 919	129	13	29,5	33,3	32,5	3,1	1,5	–
1999	4 735	84	6	59,4	–	36,9	3,7	–	–
2000	2 257	148	6	33,9	51,3	14,8	–	–	–
2001	2 600	101	9	31,9	24,7	38,5	–	–	4,9
2005	120	24	4	62,5	12,5	25,0	–	–	–

У колоніях даного гніздового поселення спостерігається блакитний фен забарвлення шкаралупи (1,0–1,3%). Нетипові комбінації забарвлення шкаралупи яєць для даної колонії – захисний, сіро-бежевий, сіро-коричневий, оливковий відтінки. У міжрічній динаміці простежується періодичне «випадіння» певних фенів забарвлення шкаралупи. Фени, які характеризують малюнок яйця, доволі стабільні, але відсоткове співвідношення по роках коливається. Найбільшу частку становить фен плямистості шкаралупи, як типова ознака, зафіксована в ході еволюції даного ряду птахів. Періодично спостерігається поява у колонії яєць із нетиповими фенами малюнка та аномальної пігментації. За характером забарвлення шкаралупи яєць і основних типів малюнка птахи гніздової колонії на Тащенацькому поді доволі подібні до птахів колонії, розташованої на о. Підкова. Це підтверджує переселення частини мартинів з острову у посушливі сезони 2004–2005 років на прилеглі ділянки.

На островах Обитічної затоки спостерігається інше співвідношення фенів забарвлення яєць. Основні відтінки забарвлення шкаралупи – зелений, захисний і коричневий. У гніздовому поселенні Обитічної затоки на о. Зигзаг, можливо, внаслідок вимушеного переселення птахів з островів Молочного лиману, з'являються нові фени забарвлення шкаралупи, не характерні для даного поселення та виявлені лише на початку 2000-х рр. (табл. 2).

За фенами, що характеризують малюнок яєць, в обох стаціонарах спостерігається майже однакова картина. Домінує в усіх колоніях плямистий малюнок – наслідок пристосування до гніздового біотопу та відкритого способу гніздування на піщаних косах. Зустріч такого фену як «віночок» відмічається в усіх зазначених колоніях, але частка його різна (табл. 3, 4). Таким чином, для гніздових поселень виду у Північно-Західному Приазов'ї встановлено межі мінливості забарвлення та розмірів яєць мартина жовтоногого. За фоновим забарвленням і характером малюнка шкаралупи яєць у різні сезони у гніздових колоніях регіону переважають яйця 3–4 фенотипів: сірозелені з малюнком, який складається з плям середнього розміру (5–60%) та коричневі з малюнком із великих плям (2–40%). Частка інших фенів достовірно відрізняється у різні сезони й у різних колоніях, що опосередковано свідчить про ступінь обособленості окремих колоній і спорідненості сусідніх колоній і поселень, які виділяються в загальну локальну північно-західну популяцію мартина жовтоногого (Dubinina-Pahucha, 2009).

Таблиця 2

Міжрічна мінливість забарвлення яєць мартина жовтоногого у гніздових колоніях Обитічної затоки

Роки	Розмір колонії, пар	Кількість яєць	Кількість фенів	Частка певних фенів забарвлення, %						
				типові фени забарвлення			нетипові фени забарвлення			
				зелений	сірий	коричневий	блакитний	оливковий	захисний	білий
1997	1 371	45	4	53,3	33,5	6,6	6,6	–	–	–
1999	3 320	74	5	52,7	31,1	10,8	2,7	2,7	–	–
2003	3 600	104	3	64,0	32,0	–	–	4,0	–	–
2004	3 477	72	6	80,0	5,3	1,4	1,4	11,6	–	0,3
2005	2 620	66	6	46,3	33,4	5,3	3,4	10,4	1,2	–
2008	4 000	149	7	48,9	12,7	16,3	10,2	0,6	10,7	0,6
2011	3 900	76	7	59,4	12,0	16,3	1,3	9,4	1,4	0,2

Розміри яєць, попри стабільність і незмінність їх функцій, мінливі. За ооморфологічними показниками мартина жовтоногого у регіоні простежуються відмінності між різними поселеннями. У поселеннях Молочного лиману вони варіюють у межах 54,5–86,3 х 39,2–60,4 мм, об'єм яйця – 61,7–113,7 см^3, індекс округлості – 63,6–85,3%.

Міжрічні середні показники для колонії о. Підкова також нестабільні. Починаючи з 2000 р. спостерігається незначне збільшення середніх лінійних розмірів яєць. У 2001 р. зареєстровано зменшення значень окремих показників (табл. 5). Стан оологічних характеристик яєць мартина жовтоногого може залежати від віку, вгодованості, фізіологічних особливостей репродуктивної системи самиць. Простежується зв'язок між довжиною яйця та об'ємом: чим більша довжина – тим більшій об'єм. Подібні дані отримано також іншими авторами (Pons, 1992; Fox et al., 2007; Klein et al., 2012).

Таблиця 3

Міжрічна мінливість типів малюнка шкаралупи яєць мартина жовтоногого у гніздових колоніях Обитічної затоки

Роки	Розмір колонії, пар	Кількість яєць	Кількість фенів	Частка певних фенів малюнка шкаралупи яєць, %						
				типові фени малюнка шкаралупи			нетипові фени малюнка шкаралупи			
				великі плями	середні плями	дрібні плями	змішаний	риски	віночок	без малюнка
1997	1 371	45	7	39,9	13,3	33,2	–	13,3	–	0,3
1999	3 320	74	8	76,7	–	18,9	–	–	4,2	0,2
2003	3 600	104	8	54,0	16,2	29,7	–	–	–	0,1
2004	3 477	72	8	36,3	36,0	21,4	–	1,3	5,0	–
2005	2 620	66	5	26,4	38,1	30,7	2,4	2,4	–	–
2008	4 000	149	9	34,2	21,4	36,2	4,0	4,0	–	0,2
2011	3 900	76	9	45,8	22,2	21,3	6,3	–	4,3	0,1

Таблиця 4

Міжрічна мінливість типів малюнка шкаралупи яєць мартина жовтоногого у гніздових колоніях Молочного лиману

Роки	Гніздова чисельність, пар	Кількість яєць	Кількість фенів	Частка певних фенів малюнка шкаралупи яєць,%						
				типові фени малюнка шкаралупи			нетипові фени малюнка шкаралупи			
				великі плями	середні плями	дрібні плями	змішаний	риски	віночок	без малюнка
1998	3 919	129	6	78,1	4,5	6,8	1,5	7,6	1,5	–
1999	4 735	84	6	40.4	45,3	10,7	2,4	–	1,1	0,1
2000	2 257	148	6	43,9	27,7	21,6	2,5	4,1	–	0,2
2001	2 600	101	6	34,6	32,6	6,9	15,8	3,0	6,9	0,2
2005	120	24	5	62,5	12,5	13,6	11,4	–	–	–

Починаючи з 2002 р. частина птахів з островів Молочного лиману перемістилась на інші ділянки. Невелика гніздова колонія *L. cachinnans* на Тащенацькому поді реєструється у 2005 р., оскільки на даній ділянці внаслідок рясних дощів і утворення озер з'являються маленькі острівці, які мартини використовують як гніздовий біотоп. Середні показники цієї колонії за 2005 рік такі (n = 129): довжина яйця – 69,6 ± 0,53 мм, діаметр – 49,1 ± 0,23 мм, об'єм – 86,7 ± 0,57 см^3, індекс округлості – 69,7 ± 0,11%; межі коливань параметрів і коефіцієнт варіації наведено у таблиці 5.

Таблиця 5

Оологічні показники колонії мартина жовтоногого на Тащенацькому поді в 2005 р. (n = 129)

Розміри яєць	M ± m	Lim	CV, %
L, мм	69,6 ± 0,53	66,0–75,2	1,1
B, мм	49,1 ± 0,23	47,7–50,7	4,6
V, см^3	69,7 ± 0,11	77,9–93,2	3,0
$I_{окр}$, %	86,7 ± 0,57	65,4–75,7	1,2

Лінійні розміри яєць виду залежать не тільки від кормової бази, фізіологічних особливостей птахів, а і від чисельності гніздових колоній (табл. 6).

Період із 1970 по 1989 рік характеризується зростанням гніздової чисельності виду у Північно-Західному Приазов'ї; лінійні розміри яєць в даний період мають найбільші характеристики. Це зумовлено не тільки внутрішніми чинниками птахів, а і низкою зовнішніх умов: багатством кормових ресурсів, великою кількістю гніздових ділянок і слабкою заселеністю площі островів, дифузним гніздуванням виду та великою відстанню між гніздами.

Таблиця 6

Мінливість оологічних показників виду в гніздовому поселенні Молочного лиману у роки з різною гніздовою чисельністю

Розміри яєць	Розмір колонії в парах	Кількість яєць	M ± m	Lim	CV, %
1988 р.*					
L, мм	~2000	60	78,3	68,0–79,3	–
B, мм			50,6	48,2–59,3	–
V, см^3			–	–	–
$I_{окр}$, %			64,6	–	–
1999 р.					
L, мм	4735	84	70,7 ± 1,45	60,7–78,6	4,8
B, мм			50,0 ± 2,03	43,0–58,0	4,0
V, см^3			90,8 ± 0,83	74,9–113,5	3,4
$I_{окр}$, %			70,3 ± 0,39	66,7–79,2	7,3
2005 р.					
L, мм	120	148	69,6 ± 0,53	66,0–75,2	1,1
B, мм			49,1 ± 0,23	47,7–50,7	4,6
V, см^3			86,7 ± 0,56	77,9–93,2	3,0
$I_{окр}$, %			69,7 ± 0,11	65,4–75,7	1,2

Примітка: * – дані за 1970–1988 рр. надав В.Д. Сіохін (особисте повідомлення).

Зі зростанням гніздової чисельності виду в колоніях на Молочному лимані простежується зменшення лінійних розмірів яєць із початку 1990-х років. На кінець 1990-х гніздова чисельність мартина жовтоногого на Молочному

лимані досягала найбільших показників і стабілізувалась на рівні 3 000–3 500 пар. У досліджуваний період на Молочному лимані спостерігалися сприятливі гідрологічні умови, зростали розміри вже існуючих гніздових колоній на островах Підкова та Довгий, відбувалось зменшення дистанцій між сусідніми гніздами. Внаслідок зростання чисельності колоній та переущільнення гніздових ділянок вид почав розселятися на Кирилівські острови. На фоні високого різноманіття гідробіонтів у складі кормової бази у цей період реєстрували широкий спектр рибних кормів, молюсків та інших безхребетних морських тварин. Однак за сприятливих умов, які характеризують гніздову водойму в указаний період, та високої гніздової чисельності спостерігається зменшення лінійних розмірів яєць мартинів.

У наступне десятиліття гідрологічний режим Молочного лиману зазнає катастрофічних змін. Із початку 2000-х років порушується зв'язок лиману з морем, а з 2005 року він майже зовсім припиняється. Спостерігається обміління та пересихання лиману, і мартини жовтоногі відкочовують до інших водойм. Поряд із цим відбувається збіднення кормових ресурсів: у лимані підвищується солоність води, що викликає масову загибель молюсків і водної рослинності. Внаслідок економічної кризи сільськогосподарські поля не обробляли, більшість тваринницьких ферм припинила своє існування, а звалища поблизу узбережних селищ не могли у повному обсязі забезпечити жовтоногих мартинів регіону достатньою кількістю кормів – гніздова чисельність скоротилась. Тому у перше десятиліття 2000-х років оологічні показники яєць виду були мінімальними. Порівнянням оологічного матеріалу в колоніях Молочного лиману встановлено межі міжсезонної мінливості яєць мартинів (табл. 7, 8). Найбільші відмінності ($P < 0,001$) визначено для яєць, відкладених птахами у 2001 році, коли максимальні діаметри були найменшими за весь час спостережень.

Таблиця 7

Мінливість яєць мартина жовтоногого на островах Молочного лиману

Рік і статистичні показники		Параметри яєць		Кількість яєць
		L, мм	B, мм	
1998	M ± m	71,0 ± 3,88	49,7 ± 2,06	129
	CV	5,47	4,13	
	Lim	61,0–85,6	41,8–56,0	
1999	M ± m	70,7 ± 3,45	50,0 ± 2,03	84
	CV	4,88	4,06	
	Lim	60,7–78,6	43,0–58,0	
2000	M ± m	71,4 ± 4,23	50,4 ± 2,19	161
	CV	5,92	4,35	
	Lim	56,0–81,0	46,7–58,0	
2001	M ± m	70,8 ± 3,85	49,1 ± 2,04	107
	CV	5,43	4,15	
	Lim	55,0–85,3	42,1–60,4	
1998–2001	M ± m	71,0 ± 3,92	49,9 ± 2,14	481
	CV	5,52	4,30	
	Lim	55,0–85,6	41,8–60,4	

У поселенні Обитічної коси також простежується зв'язок лінійних розмірів яєць із чисельністю виду. Оологічні показники в даному гніздовому поселенні доволі мінливі, більші, ніж у поселенні Молочного лиману. Для них, подібно до інших поселень регіону, властива міжсезонна зміна оологічних параметрів. У 1999 році значення окремих показників підвищується, зростає середня довжина яєць; діаметр залишається на рівні попереднього року спостережень; об'єм зростає; індекс форми залишається на рівні 1997 року. У 2003 році спостерігається зниження оологічних показників даного поселення.

Таблиця 8

Значення t-критерію Стьюдента для параметрів яєць мартина жовтоногого на островах Молочного лиману

Роки	Параметри яєць					
	L			B		
	$t_{кр}$		$t_{емп}$	$t_{кр}$		$t_{емп}$
	P < 0,05	P < 0,01		P < 0,05	P < 0,01	
1998/1999	1,96	2,58	0,7	1,96	2,58	0,8
1998/2000			0,7			2,7**
1998/2001			0,5			2,7**
1999/2000			1,4			1,5
1999/2001			0,2			2,9**
2000/2001			1,2			4,9***

Примітки: * – різниця середніх достовірна за $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$.

У 2004 році простежується зниження довжини та індексу округлості, діаметр і об'єм яєць залишаються відносно стабільними. У 2005-му у даній колонії простежується незначне підвищення всіх оологічних параметрів, окрім діаметра. Найбільше варіює довжина яйця, у взаємозв'язку з нею перебуває індекс округлості (табл. 9). Менше змінюється діаметр і об'єм яєць. Зміну середніх оологічних показників виду у цьому поселенні зафіксовано у 1997, 1999, 2003–2005 рр., порівняння за окремі роки вказує на достовірні відмінності оологічних параметрів (табл. 10).

Таблиця 9

Міжрічна мінливість яєць мартина жовтоногого на островах Обитічної коси

Рік і статистичні показники		Параметри яєць		Кількість яєць
		L, мм	B, мм	
1997	M ± m	71,1 ± 2,79	50,0 ± 1,44	45
	CV	3,92	2,89	
	Lim	64,5–77,0	46,5–52,5	
1999	M ± m	71,9 ± 2,47	50,1 ± 1,98	74
	CV	3,43	3,95	
	Lim	66,7–78,2	41,3–56,0	
2003	M ± m	70,7 ± 4,05	49,2 ± 2,84	104
	CV	5,73	5,76	
	Lim	53,0–80,3	33,4–56,4	
2004	M ± m	71,4 ± 4,43	49,1 ± 1,67	72
	CV	6,2	3,39	
	Lim	48,8–81,1	40,4–51,8	
2005	M ± m	70,2 ± 4,36	49,2 ± 3,29	66
	CV	6,20	6,67	
	Lim	53,0–75,9	33,4–56,4	
1997–2005	M ± m	71,1 ± 3,81	49,5 ± 2,45	361
	CV	5,36	4,95	
	Lim	48,8–81,1	33,4–56,4	

Міжрічна мінливість параметрів яєць мартина жовтоногого, який гніздиться на островах Обитічної коси, також варіює у широких межах. Відмінність від поселення на Молочному лимані – різниця не тільки таких параметрів як максимальний діаметр, а і їх довжини (табл. 11, 12). У 1999 році довжина яєць була максимальною порівняно

з 2003 та 2005 рр., що дало достовірні відмінності за P < 0,01. Двічі 1999 рік фігурує у порівнянні максимальних діаметрів яєць, коли встановлено достовірні відмінності для яєць, відкладених у 2004 та 2004 рр. (табл. 11). Результати аналізу вказують, що у період гніздування у 1999 р. на косі Обитічній мартини жовтоногі відклали яйця, які достовірно відрізняються довжиною та максимальним діаметром.

Таблиця 10

Значення t-критерію Стьюдента для параметрів яєць мартина жовтоногого на островах Обитічної коси

Роки	Параметри					
	L			B		
	$t_{кр}$		$t_{емп}$	$t_{кр}$		$t_{емп}$
	P < 0,05	P < 0,01		P < 0,05	P < 0,01	
1999/2003	1,97	2,61	2,3*	1,97	2,61	2,3*
1997/2004			0,4			2,7**
1999/2004			0,9			3,2**
1999/2005			2,8**			1,9
2003/2005			0,7			0,1

Примітки: див. табл. 8.

Пошук відмінностей у розмірах яєць мартина жовтоногого із різних поселень Молочного лиману та Обитічної коси у той самий 1999 р. і за весь період спостережень показав різницю середніх розмірів P < 0,05 таких параметрів як довжина (1999 р.) та максимальний діаметр (весь період спостережень). Встановлені відмінності можуть мати значення для оцінки географічної мінливості яєць мартина.

У період зростання чисельності виду в регіоні (з 1970-х до кінця 1980-х років) у гніздовому поселенні Обитічної коси лінійні розміри яєць, за даними В.Д. Сіохіна (особисте повідомлення), також мали найвищі показники для цього поселення (табл. 11).

Наприкінці 1990-х років у поселенні Обитічної коси спостерігається незначне зменшення розмірів яєць, відмічене і для поселення на Молочному лимані. Зменшення розмірів яєць відображає стан популяції у період саморегуляції її чисельності, катастрофічної зміни середовища існування та значного антропогенного впливу на гніздові водойми. Період із 2000 по 2003 рік характеризується зменшенням оологічних показників. Поряд із цим, збільшення частоти зустрічі фенів забарвлення шкаралупи яєць, характерних для колоній Молочного лиману і виявлених у колоніях Обитічної затоки, на наш погляд, підтверджує переселення мартинів жовтоногих у межах регіону. Їх чисельність на островах Обитічної затоки у 2009 р. зростає до 3 700 пар, розміри яєць стабілізуються та залишаються майже незмінними. Таким чином, ооморфологічні ознаки можуть коливатися у визначених інтервалах і характеризувати окремі колонії, поселення та популяції.

За лінійними розмірами проведено кластерний аналіз декількох місцевих популяцій у межах ареалу мартина жовтоногого. Відповідно до географічної неоднорідності ареалу простежується утворення трьох ліній, які характеризують розміри яєць мартина жовтоногого. Серед поселень азовської групи в межах Північно-Західного Приазов'я найподібніші за даною ознакою – колонії Тащенацького поду та о. Підкова Молочного лиману, пов'язані з о. Довгий і поселенням Обитічної затоки (рис. 1). У межах поселення Обитічної коси подібними за оологічними показниками виявились колонії, розташовані на островах, віддалених від узбережжя (о. Н. Бит та о. Большой). У колонії мартина жовтоногого з о. Зигзаг ооморфологічні показники варіюють у широких межах і значно відрізняються від інших колоній цього поселення.

Таблиця 11

Зміна оологічних показників виду у гніздовому поселенні Обитічної коси у роки з різною гніздовою чисельністю

Розміри яєць	Розмір колонії, пар	Кількість яєць	M ± m	Lim	CV
1988 р.					
L, мм	~130	60	72,4	65,2–78,8	–
B, мм			56,3	42,8–57,2	–
V, $см^3$			117,0	–	–
$I_{окр}$, %			77,6	–	–
1999 р.					
L, мм	3320	74	71,9 ± 2,47	66,7–78,2	3,4
B, мм			50,1 ± 1,98	43,0–56,0	4,0
V, $см^3$			91,9 ± 1,01	76,8–116,3	1,1
$I_{окр}$, %			70,1 ± 0,37	56,8–74,9	4,3
2005 р.					
L, мм	2620	86	70,2 ± 4,36	53,0–75,9	6,2
B, мм			40,2 ± 3,29	45,7–51,7	6,6
V, $см^3$			90,0 ± 1,03	67,9–122,3	2,9
$I_{окр}$, %			70,0 ± 0,40	60,3–80,3	4,7
2008 р.					
L, мм	4000	149	71,3 ± 0,43	65,2–79,7	2,7
B, мм			49,7 ± 0,40	43,9–54,0	4,6
V, $см^3$			89,3 ± 0,87	75,8–113,3	1,2
$I_{окр}$, %			70,2 ± 0,33	58,3–73,7	4,1
2011 р.					
L, мм	3900	76	71,9 ± 0,40	67,3–77,9	–
B, мм			50,1 ± 0,23	42,6–53,0	–
V, $см^3$			90,2 ± 0,40	75,8–113,5	–
$I_{окр}$, %			70,2 ± 0,33	58,3–73,7	–

У межах регіону простежуються відмінності розмірних і фенетичних характеристик оологічного матеріалу, який за лінійними розмірами подібний до інших поселень Північно-Східного Приазов'я (Dubinina-Pahucha, 2009). Порівнюючи наші дані з літературними (Grishchenko et al., 1998), склали кладограму для характеристики ооморфологічних показників виду в межах Азово-Чорноморського регіону (рис. 2).

За ооморфологічними характеристиками яєць мартина жовтоногого, серед популяцій чорноморської групи, прослідковується найбільша подібність між поселеннями Сиваша та Південного Криму, які, у свою чергу, схожі яйцями з Лебединих островів (Південно-Західне Причорномор'я) та лісостепової зони України (Канівський заповідник). Спорідненим зв'язком об'єднані Азовська та Чорноморська гілки. Відносно відокремлена Кавказо-Каспійська гілка, яка контактує з першими двома.

Відмінності у розмірах яєць вказують на екологічні особливості гніздових сезонів. Подібні результати отримані також для інших видів птахів (Vengerov, 2001; Klimov, 2003; Hoffmann et al., 2011; Ramirez et al., 2011; Klein et al., 2012; Walter, 2012). Аналіз лінійних розмірів яєць мартина жовтоногого в районі дослідження за весь період спостережень показав різницю середніх розмірних параметрів за

$P < 0,05$, таких як довжина (1999 р.) та максимальний діаметр. Установлено вплив гніздової чисельності на розмірні характеристики яєць: у період зростання гніздової чисельності (з 60 до 2000 пар) з 1970-х до початку 1990-х рр. вони мали найвищі показники, а у періоди зменшення чисельності (2001–2005 рр.) були найменшими.

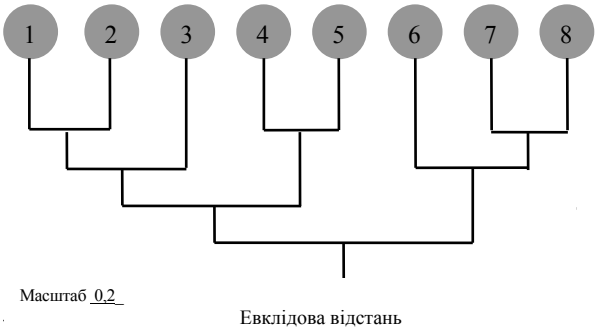


Рис. 1. Кладограма подібності лінійних розмірів яєць мартина жовтоногого в межах різних гніздових поселень Північно-Західного Приазов'я: 1–5 – гніздові колонії з поселення Молочного лиману: 1 – Тащенацький под, 2 – о. Підкова, 3 – о. Довгий, 4 – Олександрівська коса, 5 – Кирилівські острови; 6–8 – гніздові колонії з поселення Обитічної коси: 6 – о. Зигзаг, 7 – о. Новий бит, 8 – о. Большой

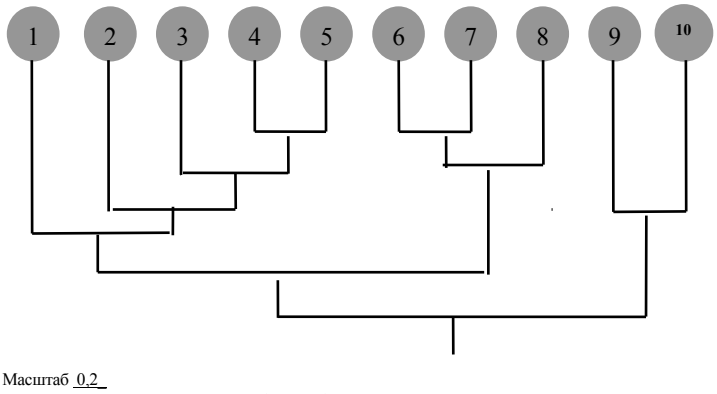


Рис. 2. Кладограма подібності лінійних розмірів яєць мартина жовтоногого в межах різних гніздових поселень в Азово-Чорноморському регіоні України: 1 – Канівський заповідник, 2 – Одеські лимани, 3 – Лебедині острови, 4 – Центральний Сиваш, 5 – Південний берег Криму, 6 – о-ви Молочного лиману, 7 – о-ви Обитічної затоки, 8 – лимани Східного Приазов'я, 9 – Південне Передкавказзя, 10 – Каспійське узбережжя

Поряд зі значною мінливістю оологічного матеріалу для північно-азовської популяції мартина жовтоногого встановлено широкий розмах мінливості забарвлення дорослих особин мартинів. У колоніях мартина жовтоногого, де птахи гніздяться щільно, різко змінюється співвідношення птахів із різним забарвленням ніг: знижується частка сірих і рожевих кольорів, характерних для сріблястого мартина, за умов одночасного збільшення жовтого та коричневого.

Висновки

Перспективними дослідженнями фенетики популяцій мартина жовтоногого стали ооморфометричні показники, такі як довжина, діаметр, форма, об'єм і забарвлення яєць. Для мартина жовтоногого у районі дослідження встановлено високий розмах ооморфологічних показників. Ці показники визначаються фізичними та фізіологічними особливостями птахів (вік, угодованість, склад партнерів у шлюбній парі), а також забезпеченістю кормами, погодними умовами, складом гніздових поселень. Порівняння оологічних параметрів кладок жовтоногого мартина із різних гніздових колоній показало наявність достовірних відмінностей, пов'язаних із біотопічними особливостями місця розташування колоній, чисельністю та структурою колоній. Встановлено достовірні міжрічні відмінності за даними параметрами яєць. Пошук відмінностей розмірів яєць мартина жовтоногого із поселень Молочного лиману та Обитічної коси за весь період спостережень показав різницю середніх розмірних показників для таких параметрів як довжина (1999 р.) і максимальний діаметр (весь період спостережень). Збереження захисних відтінків фонового забарвлення шкаралупи, плямистого малюнка та середніх лінійних розмірів яєць в окремих колоніях упродовж років указує на важливе пристосовче значення даних параметрів. Модельним показником стану окремих колоній може слугувати забарвлення яєць, розподілене за частотою зустрічей окремих фенів. Установлено ступінь спорідненості між окремими колоніями та поселеннями виду, які утворюють локальну популяцію в районі дослідження.

Установлено межі мінливості розмірів яєць мартина жовтоногого у різні роки, відмінності між цими показниками для різних колоній. Розміри яєць мартина жовтоногого були максимальними у роки зростання його

гніздової чисельності (1970–1990 рр.), мінімальними – у період депресії (2001–2005 рр.), що виникла внаслідок погіршення гідрологічного режиму гніздових водойм.

Виділено три групи гніздових поселень: Дунайсько-Сиваська, Азово-Чорноморська та Кавказо-Каспійська. Кластерний аналіз Установив спорідненість окремих колоній і поселень у межах регіону.

Бібліографічні посилання

Albanis, T.A., Goutner, V., Konstantinou, I.K., Frigis, K., 2003. Organochlorine contaminants in eggs of the yellow-legged gull (*Larus cachinnans machahellis*) in the north eastern Mediterranean: Is this gull a suitable biomonitor for the region? Environ. Pollut. 126(2), 245–255.

Bondarcev, A.I., 1954. Shkala cvetov: Posobie dliya biologov pri nauchnih i nauhno-issledovatelskih uchrezhdeniyah [Color scale: A handbook for biologists in scientific and scientific-researcher chemist's establishments]. Akademy of Science of USSR, Moscow–Leningrad (in Russian).

De Knijff, P., Denkers, F., van Swelm, N.D., Kuiper, M., 2001. Genetic affinities within the Herring gull *Larus argentatus* assemblage by aflp genotyping. J. Mol. Evol. 52(1), 85–93.

Dubinina-Pahucha, Y.Y., 2009. Oologìchni aspecty polymorphismu martyna zhovtonogogo (*Larus cachinnans* Pallas, 1811) Pivnichno-Zahidnogo Priazovya i perspektyvy yich vykoryatannya dlya monitoringu seredy [Oological aspects polymorphism of yellow legged gull (*Larus cachinnans* Pallas, 1811) of the Northern Azov Sea region and prospects of their use for monitoring environment]. Pryrodnichiy Almanah, Biologihni Nauki. Kherson 12, 62–72 (in Ukrainian).

Fox, G.A., Williams, K.S., Kennedy, S.W., Jeffrey, D.A., Grasman, K.A., 2007. Health of Herring gulls (*Larus argentatus*) in relation breeding location in the early 1990s. I. Biochemical mesures. J. Toxicol. Environ. Health A 70(17), 1443–1470.

Gibbins, C., Neubauer, G., Small, B.J., 2011. Identification of Caspian Gull: Part 2: Phenotypic variability and characteristics of hybrids. British Birds 104(12), 702–742.

Golden, N.H., Rattner, B.A., 2003. Ranking terrestrial vertebrate species for utility biomonitoring and vulnerability to enviromental contaminants. Rev. Environ. Contam. T. 176, 67–136.

Grishchenko, V.N, Buchko, V.V., Gavryliuk, M.N., Skilski, I.V., 1998. Characteristica oologicheskih pokazatelej krupnyh vidov chaek lesostepi Ukrainy [Characteristics of oological indicators of major species of gulls forest-steppe of Ukraine]. Aactualnye Problemy Oologii. Lipetskij Gos. Ped. Institut, Lipetsk, 51–52 (in Russian).

Gwiazda, R., Bukaciński, D., Neubauer, G., Faber, M., Betleja, J., Zagalska-Neubauer, M., Bukacińska, M., Chylarecki, P., 2011. Diet composition of the Caspian Gull (*Larus cachinnans*) in inland Poland: Effect of breeding areas, breeding stages and sympatric breeding with the Herring Gull (*Larus argentatus*). Ornis Fenn. 88, 80–89.

Gwiazda, R., Neubauer, G., Betleja, J., Bednarz, L., Zagalska-Neubauer, M., 2015. Reproductive parameters of Caspian Gull *Larus cachinnans* Pallas, 1811 in different habitats nearby and away fish ponds. Pol. J. Ecol. 63(1), 159–165.

Hoffmann, D., Gahrau, C., Schmuser, H., 2011. Bestandsentwickling, Brutbiologie und Schutz der Wiesenweihe (*Circus pygargus*) in Schleswig-Holstein. Populationsökologie von Greifvogel- und Eulenarten 6, 313–325.

Klein, R., Bartel-Steinbach, M., Paulus, M., Tarricone, K., Teubner, D., Wagner, G., Weimann, T., Veith, M., Koschorreck, J., 2012. Standartization of egg collection from aquatic birds for biomonitoring – A critical review. Environ. Sci. Technol. 46(10), 5273–5284.

Klimov, S.M., 2003. Ekologo-evolucionnye aspekty izmenchiivosti oomorfologicheskih pokazatelej ptic [Ecological and evolutionary aspects of variability of oomorphological indicators birds]. Lipetskij Gos. Ped. Univ., Lipetsk (in Russian).

Kostin, Y.Y., 1977. O metodike oomorfologicheskih issledovanij i unifikacii opisanij oologicheskih materialov [Oomorphologycal methods of research and standardization of descriptions of oology organic materials]. In: Technika issledovaniya produktivnosti i struktury vidov ptic v predelah ih arealov [Technique of research productivity and structure of bird species within their natural habitats]. Vilnus, 14–22 (in Russian).

Liebers, D., Helbig, A.J., De Knij, P., 2001. Genetic differentiation and phylogeography of gulls in the *Larus cachinnans-fuscus* group (Aves: Charadriiformes). Mol. Ecol. 10(10), 2447–2462.

Mallory, M.L., Robinson, S.A., Forbes, M.R., Hebert, C.E., 2010. Seabirds as indicators of aquatic ecosystem conditions: A case for gathering multiple proxies of seabird health. Mar. Pollut. Bull. 60(1), 7–12.

Mityay, I.S., Matsyura, A.V., 2014. Geometricheskie parametry yaits v sistematike ptits [Geometrical parameters of eggs in bird systematics]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 4(3), 98–108 (in Russian).

Mlíkovský, J., Loskot, V.M., 2013. Neotypification of *Larus cachinnans* Pallas, 1811 (Aves: Laridae). Zootaxa 3637(4), 478–483.

Neubauer, G., Zagalska-Neubauer, M., Gwiazda, R., Faber, M., Bukaciński, D., Betleja, J., Chylarecki, P., 2006. Breeding large gulls in Poland: Distribution, numbers, trends and hybridization. Vogelwelt 127, 11–22.

Neubauer, G., Zagalska-Neubauer, M., Pons, J.M., Crochet, P.A., Chylarecki, P., Przystalski, A., Gay, L., 2009. Assortative mating without complete reproductive isolation in a zone of recent secondary contact between Herring Gulls (*Larus argentatus*) and Caspian Gulls (*L. cachinnans*). Auk 126, 409–419.

Panov, E.N., Monzikov, D.G., 2000. Status of the Barabensis within the "*Larus argentatus-cachinnans-fuscus* complex". British Birds 93(5), 227–241.

Pons, J.M., 1992. Effects of changes in the availability of human refuse on breeding parameters of Herring Gull *Larus argentataus* population in Brittany, France. Ardea 80, 143–150.

Pons, J.-M., Crochet, P.-A., Thery, M., Bermejo, A., 2004. Geografical variation in the yellow-legged gull: Introgression or convergence from the herring gull? J. Zool. Sys. Evol. Res. 42(3), 245–256.

Ramirez, F., Ramos, R., Carrasco, J.L., Sanpera, C., Jover, L., Ruiz, X., 2011. Intra-clutch pattern of albumen delta C-13 and delta N-15 in yellow-legged gulls *Larus michahellis*: Female dietary shift or resource allocation strategy. J. Avian Biol. 42, 239–246.

Roulin, A., 2004. The evolution, maintenance and adaptive function of genetic colour polymorphism in birds. Biol. Rev. 79(4), 815–848.

Svensson, L.C., Grant, P.J., Mullarney, K., Zetterstrom, D., 2009. Birds Europe. Second edition. Princetone.

Vengerov, P.D., 2001. Èkologicheskie zakonomernosti izmenchivosti i korreliyacii morfologicheskih structur ptic [Environmental variability patterns and correlations of morphological structures of birds]. Voronezhskii Gos. Univ, Voronezh (in Russian).

Walter, D., 2012. Brutbiologie, Phenologie und Bestandsentwicklung einer voralpen Population des Sumpfrohrsangers *Acroctphalus palustris* in Allgau (Dayern/Deutschland). Ornithologischer Anzeiger 49(2/3), 103–147.

Yablokov, A.V., Larina, N.I., 1985. Vvedenie v fenetiku populiyacij [Introduction to fenetik populations]. Vysshaya Shkola, Moscow (in Russian).

Zagalska-Neubauer, M., Neubauer, G., 2012. Reproductive performance and changes in relative species abundance in a mixed colony of Herring and Caspian Gulls, *Larus argentatus* and *L. cachinnans*. Acta Ornithol. 47, 185–194.

Надійшла до редколегії 14.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 211–221.

doi:10.15421/011626

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 577.2:631.526.3+351.777.6

Концептуальна модель керування життєвим станом рослинних екоморф за критеріями механізмів адаптивності

Т.З. Москалець[1], В.К. Рибальченко[2]

[1]*Білоцерківський національний аграрний університет, Біла Церква, Україна*
[2]*Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна*

Розроблено концептуальну модель керування життєвим станом антропогенно трансформованих екосистем за критеріями механізмів адаптивності, важливих в удосконаленні елементів керування життєвістю культурних видів рослин у межах тих чи інших екосистем, на прикладі представників триби Triticeae (*Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L., *Triticum trispecies* Shulind). Морфофізіологічні та онтогенетичні особливості рослин розглянуто як екзогенні прояви пристосування до певної амплітуди екологічних чинників. За преференціями представників триби Triticeae до умов навколишнього середовища рослини ранжовано за гігро-, геліо-, трофоморфністю як екоморфи та субекоморфи. Екзогенним проявом високого рівня адаптивності рослинних організмів до різноманітних стресових умов зимового періоду є висока фотоперіодична чутливість, що проявляється у морфофізіологічних механізмах, зокрема, слабкій диференціації точки росту восени та пізньому відновленні весняної вегетації. Критерії морозо-, зимостійкості рослин – нагромадження високого вмісту цукрів у вузлі кущення (26–38 мг/г), як кріопротекторів і джерела енергії та економна витрата їх упродовж осінньо-зимового періоду. У посухостійкіших біотипів за різних екотопів вирощування виявлено меншу довжину, ширину та, відповідно, площу прапорцевого листя, проте відмічено високі значення індексу листкової пластинки порівняно з менш посухостійкими. Виражені адаптаційні морфофізіологічні зміни (високий індекс листкової пластинки, глянцеве покриття, тривале зелене забарвлення прапорцевого листка, наявність остюків, значний приріст сухої маси за посушливих умов зумовлені наявністю алелів генів посухостійкості Dreb 1, глютенінів Glu-D1, гліадинів Gli та високим умістом білка в зерні (14,2–16,0%). Більш посухостійким рослинам властива краща здатність мобілізувати власні адаптаційні механізми за несприятливих абіотичних умов навколишнього середовища, що проявляється в нижчій ензиматичній активності прапорцевих листків у фазі колосіння – цвітіння та свідчить про меншу інтенсивність окисних процесів, індукованих перебудовами захисної антиоксидантної системи.

Ключові слова: морфофізіологічні та біохімічні маркери пристосувань; *Triticum aestivum*; *Secale cereale*; *Triticum trispecies*

Conceptual model of management the vital state plant ecomorphs by the criteria of adaptation mechanisms

T.Z. Moskalets[1], V.K. Rybalchenko[2]

[1]*Bila Tserkva National Agrarian University, Bila Tserkva, Ukraine*
[2]*Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine*

On the basis of representatives of the tribe Triticeae (*Triticum aestivum* L., *T. trispecies* Shulind, *Secale cereale* L.) we have developed a conceptual model of management of the vital state of anthropogenically transformed ecosystems by the criteria of adaptation mechanisms, that are important for improving the controls of the vitality of culturivated plant species within certain ecosystems. Morpho-physiological and ontogenetic features of plants are considered as exogenous manifestation of adaptation to certain amplitude of ecological factors. According to preferences of the representatives of the tribe Triticeae for environmental conditions the plants were ranked by hygo-, helio-, trophomorphous affiliation as ecomorphs and subecomorphs. We established that an exogenous manifestation of high levels of adaptability of plant organisms to a variety of stress winter conditions was high photoperiodic sensitivity, which is manifested in morphological and

Білоцерківський національний аграрний університет, Соборна площа, 8/1, Біла Церква, Україна
Bila Tserkva National Agrarian University, Soborna Ploshcha, 8/1, Bila Tserkva, 09100, Ukraine
E-mail: shunyascience@ukr.net

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Проспект Глушкова, 2, Київ, Україна
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Hlushkova Ave., 2, Kyiv, 01601, Ukraine

physiological mechanisms, including weak growth in autumn and late spring vegetation restoration. The criteria of frost and winter resistance of plants are the accumulation of high overall sugar content in the node tillering (26–38 mg/g) as cryoprotectants and energy sources and their economical expenditure during the autumn-winter period. In drought resistant ecotypes growing in various habitats we detected smaller length, width and therefore area of flag leaf, however, the high index of leaf lamina, compared to leaves from less drought-prone areas. Expression was manifested of adaptive morphological and physiological changes (high index of leaf, glossy sheen, long duration of green colorin the flag leaf, the presence of awns, significant increase in dry mass for arid conditions caused by presence of alleles of genes of drought-resistant Dreb 1 glutenin Glu-D1, gliadin Gli and high protein in the grain (14.2–18.0%). The more drought-resistant plants have an inherent ability to mobilize their best adaptation mechanisms under adverse abiotic environmental conditions, which manifests itself in lower enzyme activity in flag leaf in the phase of earing-flowering and indicates a lower intensity of oxidative processes , induced rearrangements of the antioxidant protective system.

Keywords: morphology-physiological and biochemical markers of conformation; *Triticum aestivum*; *Secale cereale*; *Triticum trispecies*

Вступ

У зв'язку із загостренням екологічної ситуації та зменшенням біорізноманіття все більшої уваги набуває раціональне використання його компонентів, у тому числі культурних видів рослин як ключової автотрофної складової та енергетично найактивнішої ланки всіх екосистемних процесів біосфери (Bita and Gerats, 2013). Для вирішення зазначених проблем уже зроблена та продовжується розроблятись низка способів та підходів до поліпшення стану навколишнього середовища.

Значну частку планети займають антропогенно трансформовані екосистеми, стале використання яких включає часто антропоцентричні підходи (Hof et al., 2011; Kulbachko et al., 2011; Bobyliov et al., 2014; Field et al., 2014; Kachinskaya, 2014; Zambriborshet al., 2014; Mosalets, 2015b). Сучасний кризовий стан довкілля останніми десятиріччями викликає все більшу увагу до біоцентричних підходів, за яких екологічним імперативом є не підпорядкування природи інтересам людини, а узгодження, гармонійне поєднання людської діяльності та законів природи. Такому розвитку відносин передує модель, яка б за рахунок прогнозів вирішувала концептуальні проблеми, скеровуючи подальші дії у напрямку динамічної рівноваги процесів у екосистемах і оптимізації життєвого стану біорізноманіття. Значимість такого підходу передбачали М.П. Акімов (Akimov, 1948), О.Л. Бельгард і А.П. Травлєєв (Belgard et al., 1982), І.Г. Серебряков (Serebryakov, 1964), В.В. Тарасов (Tarasov, 1981) та інші, хоча їхні розробки більшою мірою стосувались рослинного покриву природних біогеоценозів. У працях М.Т. Масюка (Masyuk, 1974), А.Ф. Зубкова (Zubkov, 1996), В.М. Зверковського (Zverkovskiy and Yevtushenko, 2014), В.П. Кучерявого (Kucheriavyy and Bashutska, 2003) доведено екологічну значимість окремих видів рослин із метою відновлення девастованих ландшафтів. Не втрачає своєї актуальності керування життєвістю культурних форм рослин у межах тих або інших екосистем, для яких усе більшого удосконалення потребують методи та концепції, що базуються на комплексі структурно-функціональних особливостей адаптаційних змін як пристосувальних механізмів до умов довкілля. Важливий етап у розширенні функціональних можливостей і гармонізації рослинності з умовами існування – розгляд «відповідей» рослин за їх пристосуваннями до певної амплітуди коливань екологічних умов за спектрами життєвості (Zhylyaev, 2005; Faly and Brygadyrenko, 2014; Zhukov et al., 2014; Tavares et al., 2015). Оскільки морфологічні та життєві параметри рослин контролюються генетико-фізіологічними механізмами (Musienko and Zhuk, 2009; Parent et al., 2016), дослідження структурно-функціональних особливостей адаптації культурних видів рослин, на прикладі представників культурних видів триби Triticeae, має велике значення з погляду удосконалення елементів керування їх життєвим станом у межах тих або інших екосистем.

Мета цієї статті – для ефективної адресної інтродукції генетичної плазми культурних видів в антропогенно-трансформовані екосистеми з урахуванням нативних властивостей екотопів розробити концептуальну модель керування життєвим станом рослин як екоморф за критеріями механізмів структурно-функціональних адаптацій представників триби Triticeae.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкти досліджень – нові сорти та лінії триби Triticeae: *Triticum aestivum* L. (пшениці м'якої), *Secale cereale* L. (жита посівного) та *Triticum trispecies* Shulind. (тритикале озиме) Носівської селекційно-дослідної станції Миронівського Інституту пшениці ім. В.М. Ремесла НААН України (табл. 1). Виходячи з того, що вихідні батьківські та материнські генетичні форми мають широкий ареал географічного походження, важливо для розкриття механізмів адаптивності у різних екотопах їх інтродукції виділити маркерні ознаки рослин як окремих екоморф для успішної реалізації їх життєвого потенціалу. Це дасть змогу ранжувати генетичний матеріал як вихідні форми певних екотипів із різною мірою відповідності умовам екотопів. Дослідження проводили упродовж 2008–2015 рр. у центральній частині Північного Правобережного Лісостепу зони періодично нестійкого зволоження – дослідного поля ННДЦ Білоцерківського НАУ, ґрунт якого – чорнозем типовий глибокий вилугований суглинковий); північному екотоні лісостепової недостатньо зволоженої зони (Носівська СДС Інституту сільськогосподарської мікробіології та АПВ НААН України, Чернігівська обл., Носівський р-н, с. Дослідне, ґрунт – чорнозем вилугований малогумусний легкосуглинковий) та Житомирському Поліссі вологої зони (Інститут сільського господарства Полісся УААН (Житомирська обл., Коростенський р-н, с. Грозине), ґрунт – дерново-середньопідзолистий супіщаний.

Кліматичні та погодні умови екотопів характеризуються помірною континентальністю, середньорічна температура повітря їх складає 6,9 ºС зі значними коливаннями по місяцях із середньорічною кількістю опадів 426 і 502 мм (Лісостеп та північний його екотон), 538 мм (Полісся), які упродовж вегетаційного періоду розподіляються нерівномірно: улітку їх буває значно більше, ніж навесні та восени.

Вивчення представників культурних видів триби Triticeae як окремих екологічних груп – екоморф із ранжуванням їх за гігро-, трофо- та геліорежимами на екоморфи проведено за М.П. Акімовим (Akimov, 1948), О.Л. Бельгардом (Belgard et al., 1982), В.В. Тарасовим (Tarasov, 1981). Площу листків, параметри кореневої системи та наземної частини на ранніх етапах онтогенезу, загальний вміст цукрів у вузлах кущіння та показники посухо, зимо-, морозостійкості – за даними обліків стану рослин у кожному повторенні (Drozdov, 1988; Polyevoi et al., 2001). Ензиматичну активність прапорцевих листків визначали в найбільш критичний період розвитку рослин (фаза цвітіння – колосіння) (Yermakov, 1987). Каталазну активність (КФ 1.11.1.6) визначали газометрично з використанням субстрату – 5 мл 3% H_2O_2, час інкубації – 1 хв, температура інкубації – 25 ºС; поліфенолоксидазну (КФ 1.14.18.1) та пероксидазну (КФ 1.11.1.7) – фотоколориметрично з використанням 1% розчину пірогалолу, що базується на здатності ферменту окиснювати останній до пурпургаліну у певній модифікації (Nakano and Asada, 1981). Ідентифікацію низькомолекулярних протеїнів-гліадинів проводили методом електрофорезу у поліакриламідному гелі у співпраці з Інститутом рослинництва В.Я. Юр'єва НААН України із застосуванням каталогу та номенклатури Пейна (Payne and Lawrence, 1983). Молекулярно-генетичні дослідження посухостійкості – за клітинної біології та генетичної інженерії НАН України.

Таблиця 1

Біолого-морфологічна характеристика досліджуваних генотипів триби Triticeae (поліcько-лісостеповий екотоп)

№	Назва генотипу (сорт, лінія)	Родовід генотипу	Фізико-географічне походження	Орієнтовна зона районування
Пшениця м'яка озима				
1	Носшпа 100	ін. в. із Л 41-95	–	Л
2	Зоряна Носівська	♀ (♀Обрій х ♂Maris Yuntsman) х ♂Maris Yuntsman	Україна, Великобританія	ЛП
3	Ювівата 60	ін. в. із Л 4639/96	Україна, Швейцарія, Росія	П
4	КС 1	♀Донська н/к х ♂К-6477/91	Росія, Китай	Л
5	КС 5	♀Донська н/к х ♂Зоряна Носівська	Росія, Україна	Л
6	КС 7	♀00239 х ♂Донська н/к	Росія	Л
7	КС 14	♀Maris huntsman х ♂ (♀Киянка х ♂Pony)	Китай, Україна, США	Л
8	КС 16	♀Кишинівська інтенсивна х ♂ (♀Поліська 87 х ♂Киянка)	Молдова, Україна	Л
9	КС 17	♀ (♀Norman х ♂Florida) х ♂Миронівська 61	Великобританія, Німеччина,Україна	Л
10	КС 21	♀Зоряна Носівська х ♂Поліська 29	Україна	Л
11	КС 22	♀Зоряна Носівська х ♂Миронівська 61	Україна	Л
12	Л 41-95	(♀Мирлебен х ♂Поліська 92)	Україна	ЛП
13	Л 59-95	♀Донська н/к х ♂[♀(♀Maris Madler х ♂Pony) х ♂Донська нк]	Росія, США, Великобританія	ЛП
14	Л 3-85	– // –	– // –	Л
15	Л 4639/96	♀ (♀Поліська 90 х ♂Мирлебен) х ♂ (♀Holger х ♂ППГ 296)	Україна, Швейцарія, Росія	П
16	Даушка	♀(♀Донська н/к х ♂Maris Hunstman) х ♂Донська н/к	Росія	ЛП
17	Зірка Носівська	♀Поліська 90 х ♂К 6407	Україна, Китай	ЛП
18	Придеснянська н/к	ін. в. із Л 59-95	Росія, США, Великобританія	ЛП
Жито озиме				
19	Боротьба	♀Сангасте х ♂ Саратовська 4	Прибалтика, Росія, Німеччина	ЛПС
20	Олімпіада 80	♀Кустро х ♂Панцерне	Німеччина, Польща	ЛП
Тритикале озиме				
21	ДАУ 5	ін. в. із Чаян	Україна	ЛП
22	Чаян	♀(♀Августо х ♂Ягуар) х ♂К-9844/93	Україна	ЛП
23	Славетне	♀(♀Августо х ♂Ягуар) х ♂№ 1364/93)	Україна	ЛПС
24	Пшеничне	♀ (♀Августо х ♂NE 312) х ♂К 9844	Україна, Канада	Л
25	Вівате Носівське	ін. в. із Пшеничне	Україна	Л
26	ПС_1_12	♀Славетне х ♂Пшеничне	Україна	Л
27	ПС_2_12	♀Славетне х ♂Пшеничне	Україна	Л
28	УП_1-12	♀Ураган х ♂Пшеничне	Україна	Л

Примітки: П – Полісся, Л – Лісостеп, С – Степ.

Статистичні розрахунки проведено із застосуванням комп'ютерної програми Statistica 8.0. Розраховано середні значення та помилку (1,96*SD). Для порівняння вибірок затосовань t-критерій Стьюдента; попередньо оцінювали нормальність розподілу вибірок за асиметрією та ексцесом.

Результати та їх обговорення

Для ефективної адресної інтродукції генетичної плазми культурних видів в антропогенно трансформовані екосистеми ми на прикладі представників триби Triticeae розробили модель керування життєвим станом рослин як екоморф за критеріями механізмів структурно-функціональних адаптацій (рис. 1). Передумовою розробки критеріїв було дослідження екологічних, морфологічних, фізіолого-біохімічних, молекулярно-генетичних маркерів ознак і властивостей як екзогенних та ендогенних механізмів прояву адаптивності у різних екотопах: лісостеповому, поліському та поліcько-лісостеповому. Роки проведення досліджень різнилися за гідротермічним режимом (2011–2013, 2015 рр. відмічалися дефіцитами опадів

та підвищенням температур вище середньобагаторічної норми впродовж кущення – виходу в трубку, колосіння – цвітіння, молочної та воскової стиглості, порівняно зі сприятливими достатньо вологими весняними періодами 2008–2010, 2014 рр.), що дозволило всебічно оцінити адаптивний потенціал досліджуваних генотипів триби до кліматичних умов досліджуваних екотопів, реалізовувати свою життєздатність.

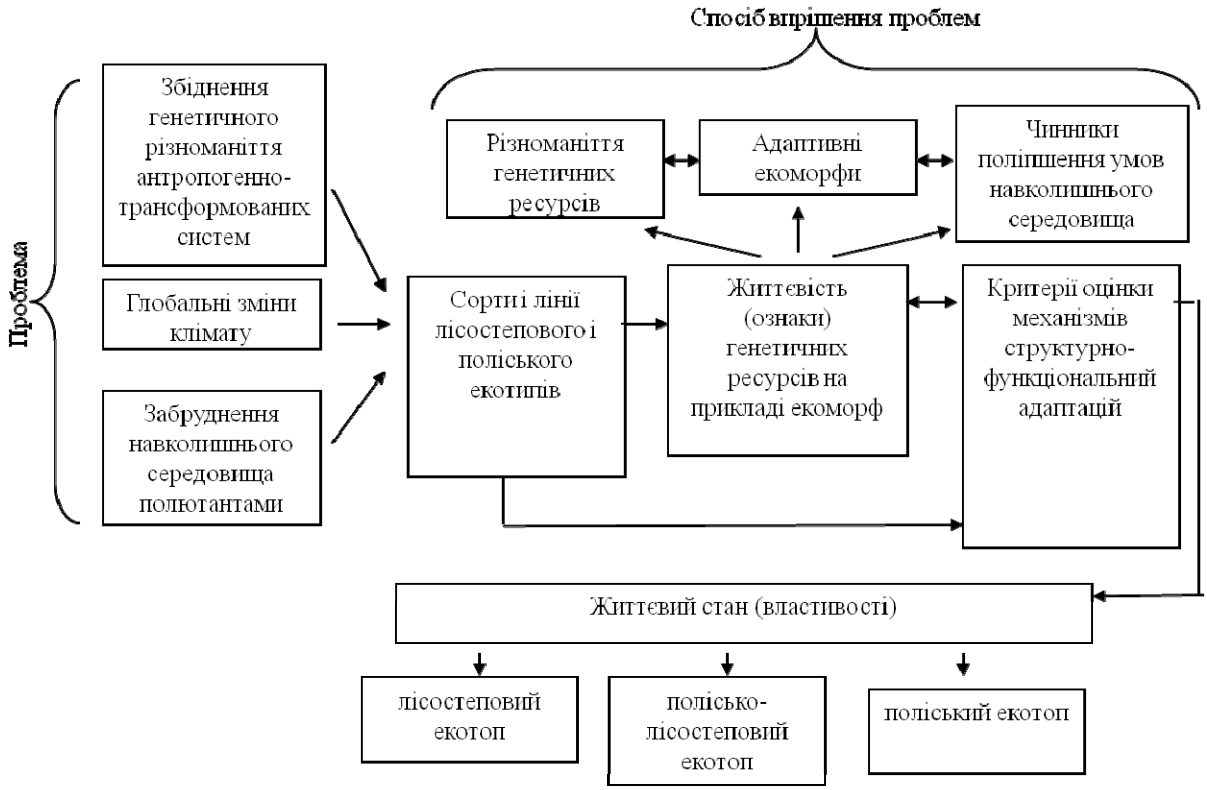


Рис. 1. Концептуальна модель керування життєвим станом рослинних екоморф за критеріями механізмів адаптивності

Інтродукція представників триби Triticeae в нові умови вирощування дозволила виявити певні відмінності параметрів їх життєвості. Тривалість вегетаційного та міжфазних періодів росту та розвитку рослин – однин із найважливіших проявів, які визначають рівень їх адаптивності до конкретних умов вирощування. Темпи розвитку культурних злаків багато в чому залежать від чутливості до фотоперіоду. Не всі досліджувані види, сорти та лінії злакових культур проявляють однакову чутливість до тривалості світлового дня, за якою їх розглянуто та диференційовано як геліоморфи. Ті з них, в яких в умовах центральної частини Лісостепу восени відбувається слабка диференціація точки росту, а навесні – пізній час відновлення весняної вегетації (ЧВВВ), характеризуються високою фотоперіодичною чутливістю та тривалим періодом яровизації (це пшениця Ювівата 60, Л 3946/96, УП_1-12). Така онтоморфологічна пристосованість до тривалості світлового дня проявляється у формуванні меншої вегетативної маси восени задля уникнення впливу різноманітних стресових умов зимового періоду.

До фотоперіодично малочутливих віднесено рослини, для яких тривалість світлового дня восени та навесні не сильно відображається у формуванні насіннєвої продуктивності (ПС_1-12, Носшпа 100, Зоряна Носівська, КС 5, КС 14). До фотоперіодично середньочутливих субекоморф віднесено пшеницю КС 1, КС 7, Даушку, жито Боротьба, Олімпіада 80). Морфофізіологічною пристосувальною здатністю середньо- та малочутливих за ФПЧ субекоморф є швидке формування надземної та підземної вегетативної маси за короткий сприятливий за вологозабезпеченістю осінній період, швидке відновлення вегетації навесні та швидке формування фітомаси.

Вивчення морфологічних і екологічних особливостей представників триби Triticeae в умовах поліського та лісостепового екотопів дозволило встановити їх можливі пристосування до гідротермічного режиму, критерієм якого є значення гідротермічного коефіцієнта (ГТК) у критичні фази росту та розвитку рослин (кущення, цвітіння – колосіння, наливу зерна). Щодо умов зволоження – гігроморфності – сорти та лінії ранжовано на ксеромезогігрофіти – субгігроморфи для умов недостатнього та нестійкого зволоження (КС 14, КС 5; Носшпа 100, Зоряна Носівська), у яких особливість розвитку за несприятливого вологозабезпечення супроводжується чітко вираженими ксероморфними механізмами уникнення водного стресу за значення ГТК < 1; мезогігрофіти – субгігроморфи умов достатнього та надмірного зволоження (ГТК ≥ 1,5; КС 17, КС 1, Даушка (*T. aestivum*); Боротьба, Олімпіада 80 (*S. cerale*)); мезоксерогігрофіти – субгігроморфи з високо вираженою адаптацією до умов недостатнього та помірного зволоження, достатнього та надмірного зволоження (ГТК ≥ 1,2; Л 3949/96, Ювівата 60, Носшпа 100 (*T. aestivum*); Д-5_2010, ПС_2_2010 (*T. trispecies*)).

Якщо гігроморфи, як аут- і синекологічна категорія, характеризують преференції організмів до градацій режиму зволоження ґрунту та відносної участі в угрупуванні певного гігротопу, то трофоморфи – відповідно до градацій трофності едафотопу (Akimov, 1948; Belgard et

al., 1982; Zhukov et al., 2014). На фоні змін умов навколишнього середовища екоморфи та субекоморфи здатні до флуктуаційних змін морфотипу залежно від трофо- та гігроморфічних характеристик, що визначає їх життєвість як відповідність сорту (*T. aestivum*, *T. trispecies*) та сорту-популяції (*S. cerale*) певному екотопу на індивідуальному рівні (Zhylyaev, 2005) та залежить від стану морфологічного розвитку, генеративної потужності, насіннєвої продуктивності (Braun-Blanquet, 1964), рівень якої детермінується умовами поживного режиму – трофоморфністю, за якою рослини поділяються на такі спектри субтрофоморф: мегатрофи (евтрофи) Носшпа 100, Придеснянська напівкарликова, КС 14, КС 5, КС 1; Носшпа 100, КС 22, КС 16, КС 21; Д-5_2010 – субтрофоморфи, біопотенціал яких найповнішою мірою реалізується за високого забезпечення едафотопу органічною речовиною й елементами мінерального живлення; мезотрофи Зоряна Носівська, Ювівата 60, Л 4696/96; ПС_1-12, ПС_1-12, УП_1-12 – помірно вимогливі до родючості ґрунту субтрофоморфи, що займають проміжне місце між олігомезотрофами та евтрофами; олігомезотрофи Боротьба, Олімпіада 80 – невибагливі до родючості едафотопу та культури землеробства (рис. 2). Субтрофоморфи однієї і тієї самої екологічної групи різняться щодо забезпечення ґрунту окремими мінеральним елементами живлення та органічною речовиною.

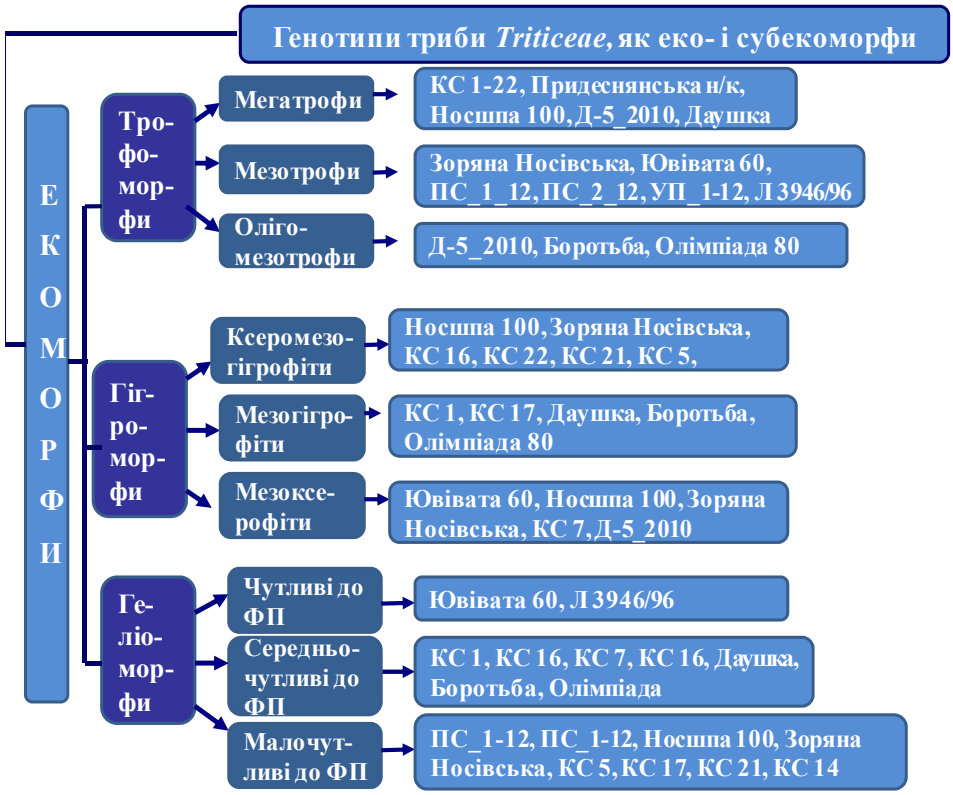


Рис. 2. Екоморфічна характеристика представників триби Triticeae

Інтродукція представників триби Triticeae в умови центральної частини Північного Правобережного Лісостепу та Житомирського Полісся дозволила виявити певні особливості асимілювальної поверхні. У рослин за весняно-літнього дефіциту атмосферної вологи упродовж 2008, 2012 та 2013 рр. у критичні періоди росту та розвитку (фенофази виходу в трубку, цвітіння) у посухостійких біотипів відмічалось достовірне зменшення довжини, ширини та, відповідно, площі прапорцевого листка (табл. 2). При цьому довжина листя верхнього ярусу у рослин *T. aestivum* у лісостеповому екотопі варіювала за роки досліджень у межах 19,7–25,9, *S. cereale* – 19,6–19,2, *T. trispecies* – 19,2–23,9 см, для поліського екотопу – 22,6–27,8, 21,8–22,6, 23,0–25,2 см, відповідно. Менша площа прапорцевих листків зумовлена механізмом уникнення водного стресу, зменшенням площі транспіраційної поверхні, порівняно з поліським (і є адаптивним проявом рослин в умовах лісостепового екотопу). За різних екотопів вирощування менш посухостійкі біотипи формують істотно більшу площу листків, проте значення індексу листкової пластинки у них залишаються низькими. В умовах Житомирського Полісся за більшої тривалості світлового дня та меншої кількості аномально високих температур спостерігаються кращі умови для формування фоліарного апарату.

Базові функції життєздатності популяцій представників триби Triticeae підтримують важливі онто-морфогенетичні параметри (Braun-Blanquet, 1964; Lobell, 2014): маса зерна з рослини, маса зерна з головного колоса, крупність і характер поверхні зернівки. Модифікації вегетативних і генеративних органів рослин – рушійна сила в процесі еволюції (Huseynova and Rustamova, 2011; Keeley, 2012), оскільки забезпечують виникнення нових морфоекотипів із низкою цінних властивостей. Адаптивні до атмосферної та ґрунтової посухи сорти та лінії здатні за меншої асимілювальної поверхні синтезувати та нагромаджувати пластичні речовини з акумуляцією їх у репродуктивних структурах – насінні, підтвердженням чого є відносно

вища та стабільніша насіннєва продуктивність. У посухостійкіших популяціях відмічені тривала асиміляційна здатність прапорцевого листка у період молочно-воскової та воскової стиглостей, висока щільність колоса. Зазначений екотип рослин характеризувався в усіх досліджуваних екотопах низкою філогенетично зумовлених морфологічних ознак ксероморфності (остистість, глянцева поверхня листя та стебла, сизе забарвлення листя).

Таблиця 2

Особливості морфологічної будови листкової пластинки представників триби Triticeae (лісостеповий екотоп, початок фази виходу в трубку, M ± m, n = 4)

Назва генотипу (сорт, лінія)	Параметри прапорцевого листка			
	*L (*довжина, см)	*H* (ширина, см)	*S* (площа, см^2)	*L/H* (індекс листкової пластинки)
Ювівата 60	25,9 ± 0,9	1,6 ± 0,5	20,7	16,2
Л 4639/96	21,9 ± 0,6	1,2 ± 0,4	13,1	18,3
Даушка	24,4 ± 0,6	1,8 ± 0,3	22,0	13,5*
КС1	25,7 ± 0,5	1,8 ± 0,8	23,1	14,2*
Боротьба	19,6 ± 0,7	1,5 ± 0,5	14,7	13,1
Олімпіада 80	19,2 ± 0,6	1,4 ± 0,4	13,4	13,7
ПС_2_12	23,3 ± 0,4	1,6 ± 0,6	18,6	14,6
Д-5_2010	21,8 ± 0,5	1,5 ± 0,8	16,4	13,8

Примітка:* – імовірна відмінність, порівняно з контролем (P < 0,05).

Процес утворення та нагромадження органічної речовини – інтегральний показник усіх фізіологічних та біохімічних процесів, що відбуваються в рослині (Parent et al., 2016). Нагромадження сухої речовини – динамічний процес, який відображається, з одного боку, надходженням мінеральних речовин із ґрунту та утворенням унаслідок фотосинтезу органічних сполук, а з іншого, витратами синтезованих речовин у процесі метаболізму (Li et al., 2015). У міру росту та розвитку представників триби Triticeae спостерігається збільшення вмісту сухої речовини, нагромадження якої рослинами упродовж вегетації відбувається нерівномірно. До фази кущіння рослини ростуть уповільнено, особливо ті, що характеризуються сильною фотоперіодичною чутливістю (Ювівата 60, Л 3946/96). За дефіциту вологи (ГТК < 1) у менш посухостійких досліджуваних представників Triticeae індукуються надмірні витрати енергії та зменшуються ростові процеси, порівняно з високостійкими, для яких характерне більше нагромадження сухої біомаси за цих умов. За оптимального водозабезпечення (ГТК > 1,5) у критичні фенофази розвитку менш посухостійкі рослини нагромаджують «суху» біомасу на рівні з менш посухостійкими (рис. 3, 4).

Проте в усіх досліджених сортах і лініях «спрацьовує» механізм стійкості до дефіциту вологи, що достовірно відображено у прояві морфологічної мінливості (виповненість зерна, маса 1000 зерен, характер поверхні зернівки). Певній групі біотипів (Боротьба, Олімпіада 80, Ювівата 60, Зоряна Носівська, ПС_2_12) властивий як механізм морфологічної стійкості, так і механізм функціональної толерантності до стресових умов, що істотно відображається у їх екологічній пластичності індивідуальної репродуктивної здатності. Подібні результати досліджень одержали Tavares et al. (2015), Tardieu et al. (2014).

Спроможність насіння проростати за низької вологості ґрунту важлива для умов Центрального Лісостепу України за періодично нестійкого зволоження, який характеризується частими посушливими осінніми та весняно-літніми періодами. У модельних дослідах із пророщування зерна на осмотичних розчинах сахарози (16–24 атм.), які імітують посуху, зернівки досліджуваних генотипів рослин проклювувались уже на другу–третю добу та досягали 76–55% рівня контрольного варіанта (вода дистильована) і є елементом стратегії життєздатності культурних видів (Moskalets and Rybalchenko, 2015). В умовах аномально високої ґрунтової посухи велике значення мають зародкові корені, розвиток яких визначає закладання та ріст вузлових корінців, а також рослини в цілому. За дефіциту вологи продуктивність генотипів має сильну позитивну кореляцію (r = 0,82 ± 0,06) з кількістю зародкових коренів, у вологі роки цей зв'язок дещо слабший (r = 0,64 ± 0,11). Тому як ксероморфну ознаку рослин можна використовувати кількість зародкових корінців, оскільки здатність рослин формувати потужну кореневу систему – вирішальна у забезпеченні рослин вологою та поживними речовинами. Мінімальну кількість зародкових коренів формують Даушка, КС 1, КС 16, довжина яких 2,9 –3,2 см.

Важливі структурно-функціональні показники зернових культур озимого типу розвитку – наявність та інтенсивність антоціанового забарвлення колеоптиля та зародкового листочка, інтенсивність кущення рослин, глибина залягання вузла кущення, кількість зародкових корінців тощо (Dumalasova and Bartos, 2010; Kumar et al., 2012). Температура повітря за досліджуваний період (зокрема, у грудні 2009, 2011, 2014 рр.) становила до –25…–30 ºС упродовж 8–10 діб, а ґрунту на глибині залягання вузла кущення –20 ºС, що дозволило виявити морозостійкість досліджуваних сортів та ліній озимих культур. У результаті досліджень установлено, що у зимостійкіших біотипів (стійкість 8–9 балів), незалежно від екотопу вирощування, відмічається формування сильнішої кущистості рослин (3–4 продуктивні стебла), глибшого залягання вузла кущення (0,9–1,4 см, залежно від фізичних властивостей ґрунту), як захисна ознака щодо випирання, вимерзання сходів, суховіїв у безсніжні зими, довшого колеоптиля (2,8–6,1 см), індексу фітомаси у фенофазі кущення ≤ 1, антоціанове забарвлення листя, потужна кущиста коренева система, восковий наліт, вузька листкова пластинка, вміст цукрів у вузлі кущення, що підтверджується сильним позитивним кореляційним зв'язком із показником загальної морозостійкості (r > 0,74

± 0,10). Зокрема, це Ювівата 60, Л 3496/96, Вівате Носівське, ДАУ 5, Чаян, Боротьба, Олімпіада 80 та інші, порівняно із середньозимостійкими Даушкою, КС 1, загальний бал стійкості у яких 6–7.

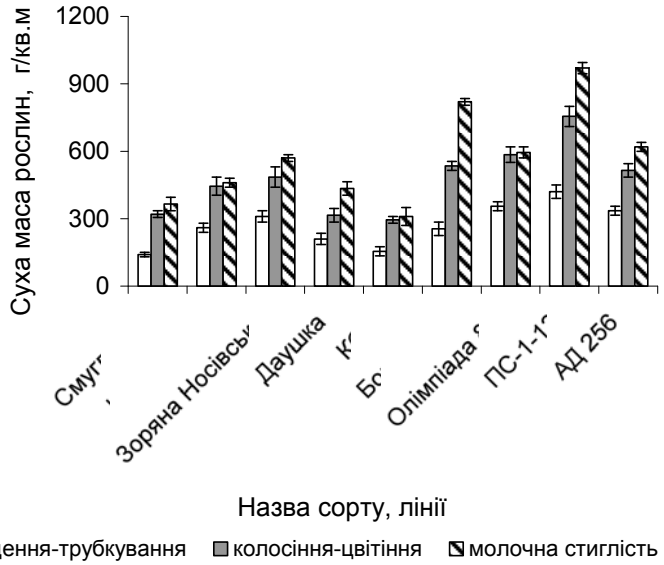


Рис. 3. Динаміка приросту сухої біомаси генотипів триби Triticeae за посушливих умов (2008 р., лісостеповий екотоп)

Одна з перших адаптаційних реакцій на дію екстремальних стресових чинників – активація систем захисту організму через посилення окисно-відновних процесів, у результаті чого можуть нагромаджуватись небажані продукти вільнорадикального окиснення ліпідів біомембран, на розклад яких у клітині посилюється синтез антиоксидантних ферментів (Mamenko and Yaroshenko, 2010). Групи ферментів, які беруть участь у реакції рослин на стрес, – це супероксиддисмутази, каталази, поліфенолоксидази, пероксидази тощо (Rossihina et al., 2011). У результаті наших досліджень установлено, що нові генотипи триби Triticeae різняться між собою рівнем прооксидантно-антиоксидантної рівноваги, зокрема, оксидоредуктазної активності. Захисний механізм менш посухостійких рослин – вищий статус каталазної та пероксидазної активності, порівняно з високопосухостійкими формами. Деякі автори (Mamenko and Yaroshenko, 2010; Parent and Tardieu, 2012) встановили, що інгібування каталази підвищує рівень у клітинах пероксиду водню, що, на їхню думку, індукує активацію протеїнкіназ і фосфорилювання білків, експресію «захисних» генів і синтез білків. Ми встановили високий коефіцієнт кореляції ($r = 0,78$, $P < 0,05$) між вищезазначеною ензиматичною активністю листків посухо- та середньопосухостійких біотипів триби Triticeae. Підвищений рівень пероксидазної та каталазної активності свідчить про інтенсивнішу потребу у захисних реакціях тканин листя менш посухостійких представників триби Triticeae через недостатню адаптованість їх метаболічних процесів. Щодо поліфенолоксидазної активності, істотної різниці між досліджуваними сортами ми не виявили. Відмічені закономірності щодо оксидоредуктазної ензиматичної активності ми спостерігали для зазначених біотипів триби Triticeae як у вологий, сприятливий для росту та розвитку рослин 2014 рік, так і за дефіциту опадів (за ГТК < 1 у 2013 рік).

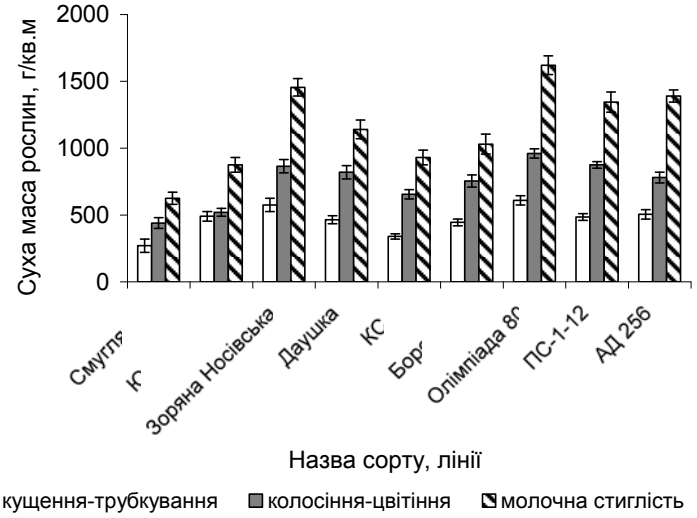


Рис. 4. Динаміка приросту сухої біомаси генотипів триби Triticeae за сприятливого вологозабезпечення (2009 р., лісостеповий екотоп)

Отже, внутрішньоклітинні зміни метаболізму, зумовлені підвищенням каталазної, пероксидазної активності прапорцевого листя сортів та ліній триби Triticeae, можна вважати критерієм адаптації слабоксероморфних рослин (Даушка, КС 1) до умов тривалої посухи. Одержані дані узгоджуються з літературними (Mamenko and Yaroshenko, 2010) щодо внутрішньоклітинних змін антиоксидантної системи у рослин за дефіциту вологи, що має велике значення для адаптації рослин до дії стресорів абіотичної та біотичної природи. Враховуючи, що структурно-функціональні параметри життєвості рослин контролюються генетико-фізіологічними механізмами функціонування (Musienko and Zhuk, 2009; Parent et al., 2016), ми провели визначення біохімічних маркерів адаптивності, щоб виявити найінформативніші з них. Ендогенними механізмами, що визначають ксероморфність представників триби Triticeae, є експресія генів посухостійкості Dreb 1, глютенінів Glu-D1, гліадинів Gli; зимостійкість – алельні варіанти Gli-1 D5, Gli-1 B 5, Gli-1 A 4, Gli-6 A 3, Gli-6 A 4; морозостійкість – Gli-1 D 4, 1 D 5, 1 D7, 1 D10, 6 A 4. Виражені адаптаційні морфофізіологічні особливості (високий індекс листкової пластинки, глянцеве покриття, довготривале зелене забарвлення прапорцевого листка, наявність остюків, значний приріст сухої маси за посушливих умов зумовлені наявністю алелів вищезазначених генів.

Метаболічно важливими речовинами, які відіграють роль кріопротекторів біополімерів клітин, у тому числі білків та цитоплазми є загальні цукри, які також виступають джерелом енергії. Біохімічний аналіз, проведений за визначенням їх вмісту у вузлі кущення восени та рано навесні, дозволив виявити певні закономірності: у зимостійкіших сортів та ліній за час зимівлі вміст цукрів знижується незначно (лише на 6–8%), а у середньозимостійких (КС 1, КС 5, Даушка) – набагато більше (на 16–18%). Здатність нагромаджувати кріопротектори та економно витрачати цукри відіграє вирішальну роль для успішної зимівлі. Біотипи, які під час зимівлі виснажуються через неекономне витрачання енергетичних речовин та відновлення росту за першого ж потепління, можуть вимерзати навіть за повернення незначних морозів. За чергування низьких від'ємних температур із відлигами та потеплінням вони швидше «пробуджуються» та починають рости. У той же час зимостійкі сорти зберігають високий запас загальних цукрів.

Вирощування сортів та ліній триби Triticeae у критичних екосистемах Житомирського Полісся зони добровільного відселення дозволило виявити їх радіочутливість та радіорезистентність, які залежать від видової та сортової належності, морфологічних особливостей. На радіочутливість впливають щільність колоса, плюсклість зерна, особливості поверхні зернівки, листя та стебла, опушення, остюки, інтенсивність кущення та потужність кореневої системи, скловидність, маса 1 000 зернин. Напівкарликові генотипи пшениці лісостепового екотипу, яким притаманний інтенсивний тип розвитку (КС 1, КС 5, КС 7, КС 16, КС 21 тощо), характеризуються вищою акумулювальною здатністю відносно радіонуклідів порівняно із середньорослими та короткостебловими екстенсивного типу (тритикале, жито, Ювівата 60, Л 4639/96), останні проявляють кращу адитивну здатність з асоціативними штамами мікроорганізмів. Чим більша комплементарна взаємодія генотипів із мікроорганізмами, тим менше нагромаджується радіонуклідів як природного, так і штучного походження (у тому числі радіоцезію) в зерні. Щодо зменшення питомої радіоактивності у побічній продукції такої закономірності не виявлено.

Таким чином, вирощування генотипів триби Triticeae в умовах поліського, полісько-лісостепового та лісостепового екотопів дозволило виявити низку екзогенних механізмів прояву еколого-адаптивних ознак і властивостей. Екзогенними механізмами адаптації до умов навколишнього середовища (посухо-, морозо-, зимостійкості) є філо- та онтогенетично зумовлені структурно-функціональні особливості рослин: остистість, глянцева поверхня прапорцевого листка, сизе забарвлення колоса, листків і стебла, вкорочене верхнє міжвузля, еректоїдність прапорцевого листка, щільність колоса. Фенотипічні пристосування (на відміну від генетичних) – результат багаторівневих епігенетичних перебудов, що відбуваються а впливу зовнішніх і внутрішніх чинників навколишнього середовища.

Нові сорти та лінії з низькою адаптивністю до несприятливих умов навколишнього середовища займають вузьку екологічну нішу в умовах недостатнього зволоження. Лімітуючий чинник для них – не лише волога у весняно-осінній період, а і несприятливі явища під час зимівлі (випрівання, вимокання, вимерзання, льодяна кірка, ентомо- та епіфітопаразити). Екологічна валентність дозволяє віднести їх до генотипів лісостепового екотипу.

Інтегральний показник, який визначає перспективи рослинних популяцій в їх конкуренції за екологічні ніші та механізми ординації відносно інших компонентів екосистем – це насіннєва продуктивність і критерії її стійкості та пластичності: варіанса стабільності, показник гомеостатичності, коефіцієнт пластичності, стресостійкості, варіації (Zhylyaev, 2005; Minden et al., 2012; Moskalets, 2015a). За цими параметрами сорти в умовах нестійкого зволоження ранжовано на стабільні (ПС_1-12, ПС_2-12, КС 21, КС 17, КС 22, КС 5, КС 14 та Носшпа 100), у яких низькі значення коефіцієнта варіації (V = 3,80–6,49%) та висока гомеостатичність (Hom = 67,6–225,5), широкоадаптивні (Чаян, ДАУ 5, Зоряна Носівська, Л 3496/96, Придеснянська напівкарликова, Л 59-95) – екологічно-пластичні сорти та лінії, які мають високу варіабельність і середню гомеостатичність. КС 1, Ювівата 60, Л 41/95, Аріївка та Олімпіада 80, коефіцієнт варіації яких (V = 10,6–21,6%) і гомостатичності (Hom = 8,4–27,5), через нестабільність їх продуктивності та низьку адаптивність до екологічних чинників цього екотопу віднесено до групи вузькоадаптивних. Протилежну закономірність для трав'янистих багаторічних видів Карпат виявив Г.Г. Жиляєв (Zhylyaev, 2005), у яких здатність до розмноження – стала ознака, яка детермінується переважно життєвістю особин, частково віковим станом і мало залежить від екологічних умов.

Для поліського та полісько-лісостепового екотопів генотипи формували такі самі групи, але з дещо іншим їх розподілом. Стабільні (Придеснянська напівкарликова, Олімпіада 80, Л 59-95, Чорноостисте ДАУ 5, Чаян, Вівате Носівське, Боротьба), вузькоадаптивні (КС 5, КС 7, КС 21, КС 22, КС 14, Пшеничне, Вівате Носівське, Боротьба). Усі інші, в яких значення варіанси стабільності (S_{2di}) й коефіцієнта пластичності (b_i) близькі до одиниці, а – показник гомеостатичності (Hom) наближаються до макси-

мальних значень, формують групу екологічно пластичних. За найкращою відповідністю генотипів умовам навколишнього середовища їх ранжовано на поліський, поліссько-лісостеповий, лісостеповий екотипи. Так, Ювіваті 60, Придеснянській напівкарликовій, Л 4696/96, Д-5_2010, Боротьбі, Олімпіаді 80 притаманний високий рівень спеціалізації щодо екологічних режимів зон Полісся, а Носшпі 100, КС 1, КС 5, КС 16, КС 22, Чаяну, ДАУ 5, Зоряні Носівській, Л 3496/96, Придеснянській напівкарликовій – Лісостепу. Тому екоморфічна диференціація цих сортів підкреслює їх рівень спеціалізації щодо екологічних чинників і є підґрунтям для стратегії формування високоадаптивних властивостей і стабільної продуктивності генотипів триби Triticeae в конкретному екотопі вирощування.

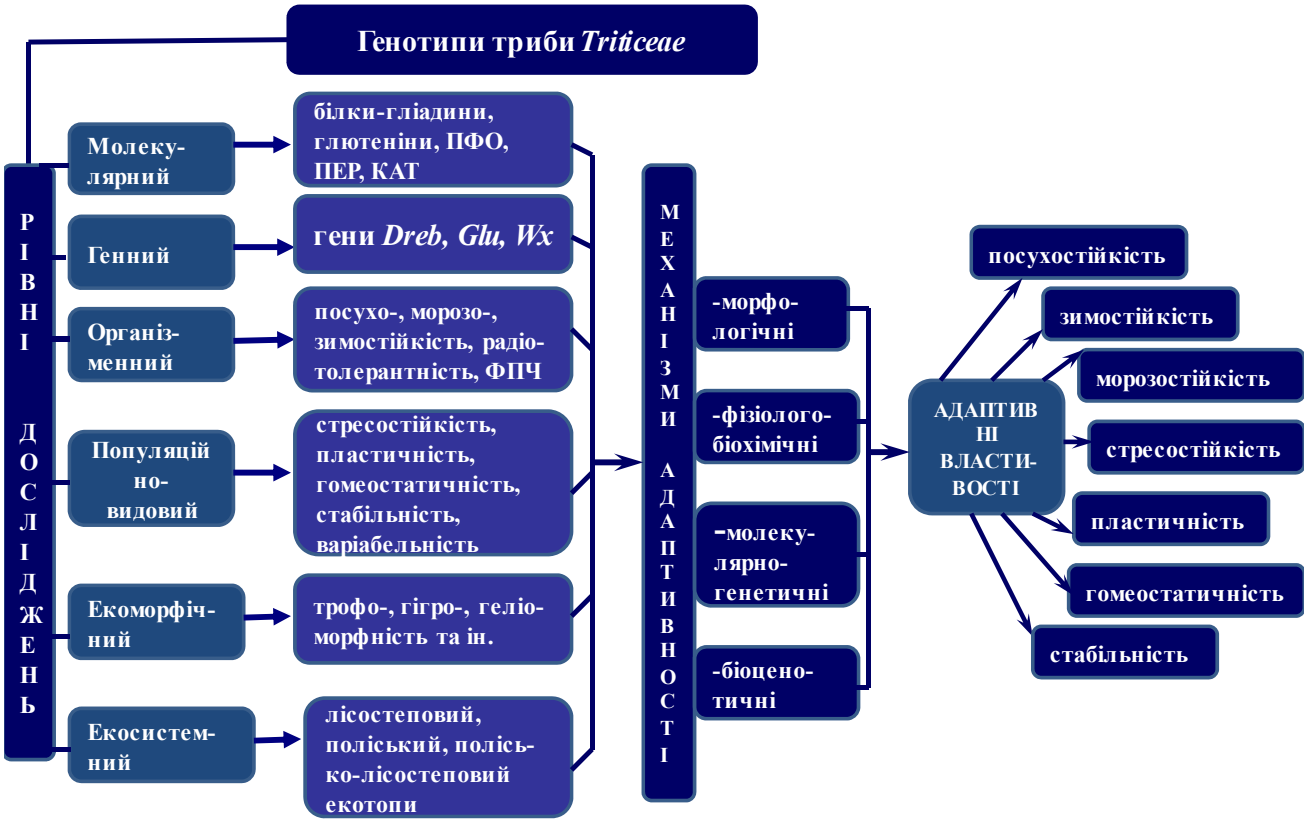


Рис. 5. Концептуальна модель керування життєвим станом рослинних екоморф триби Triticeae за критеріями механізмів адаптивності

Вивчення культурних видів рослин в аспекті взаємодії двох систем (організму (генотипу) та навколишнього середовища) на аут-, дем- і синекологічному рівнях дозволило виявити їх морфологічні, біологічні та екологічні маркерні ознаки як критерії оцінки механізмів структурно-функціональних адаптацій їх життєвості (рис. 5), покладених в основу розробленої концептуальної моделі керування життєвим станом рослин задля ефективної адресної інтродукції генетичної плазми культурних видів в антропогенно трансформовані екосистеми з урахуванням нативних властивостей екотопів.

Усебічне вивчення та створення нових генотипів триби Triticeae за комплексом маркерних біолого-екологічних ознак дало змогу виділити найважливіші. П'ять із них внесено до Національного каталогу Центру генетичних ресурсів (Л 3-95, Л 4639/96, Л 41/95, Чаян, Зоряна Носівська), а сорт пшениці м'якої озимої Ювівата 60 та тритикале Вівате Носівське – до Державного реєстру рослин України. Інтродукція їх в умовах Лісостепу та Полісся України забезпечує поповнення банку Національного генофонду рослин генетичною плазмою цінних еколого-адаптивними властивостями, а також збільшення формування консорційно-видового різноманіття агроекосистем за оптимального росту та розвитку ядра та детермінанта консорції.

Висновки

На прикладі представників триби Triticeae (*Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L., *Triticum trispecies* Shulind) розроблено концептуальну модель керування їх життєвим станом в антропогенно трансформованих екосистемах за критеріями механізмів адаптації. Запропоновано модель керування життєвим станом рослин із використанням структурно-функціональних показників, ефективну для оцінювання еколого-адаптивного потенціалу та удосконалення елементів керування життєвістю культурних видів рослин із позиції екоморф і субекоморф, важливу для ефективної адресної інтродукції генетичної плазми куль-

турних видів в антропогенно трансформовані екосистеми. Морфофізіологічні та онтогенетичні особливості рослин розглянуто як екзогенні прояви механізмів уникнення та толерантності до дії несприятливих екологічних чинників. За преференціями представників триби Triticeae до умов навколишнього середовища рослини ранжовано за гігро-, геліо-, трофоморфністю як екоморфи та субекоморфи.

Прояв високого рівня адаптивності рослинних організмів до різноманітних стресових умов зимового періоду – висока фотоперіодична чутливість, яка проявляється у структурно-функціональних пристосувальних механізмах, зокрема, слабкій диференціації точки росту восени та пізньому відновленні весняної вегетації, що характеризує їх як високо фотоперіодично чутливі. Критерії морозо-, зимостійкості рослин – нагромадження високого загального вмісту цукрів у вузлі кущення (26–38 мг/г) – як кріопротекторів і джерел енергії для економної витрати їх упродовж осінньо-зимового періоду. Зимостійкі біотипи за час перезимівлі знижують вміст загальних цукрів лише на 6–8%, а середньозимостійкі (КС 1, КС 16, Даушка) – на 16–18%.

У посухостійкіших біотипів за різних екотопів вирощування виявлено меншу довжину, ширину та площу прапорцевого листя, проте відмічено високі значення індексу листкової пластинки порівняно з менш посухостійкими. Виражені адаптаційні морфофізіологічні зміни (високий індекс листкової пластинки, глянцеве покриття, тривале зелене забарвлення прапорцевого листка, наявність остюків, значний приріст сухої маси за посушливих умов) зумовлені наявністю алелів генів посухостійкості Dreb 1, глютенінів Glu-D1, гліадинів Gli та високим вмістом білка у зерні (14,2–18,0%). Посухостійкішим рослинам властива краща здатність мобілізувати власні адаптаційні механізми за несприятливих абіотичних умов навколишнього середовища, що проявляється в нижчій ензиматичній активності прапорцевих листків у фазі колосіння – цвітіння та свідчить про меншу інтенсивність окисних процесів, індукованих перебудовами захисної антиоксидантної системи.

Бібліографічні посилання

Akimov. M.P., 1948. Biocenotichieskaia rabochaia shiema zhizniennyh form – biomorf [Biocenotic working scheme of life forms – biomes]. Nauch. Zap. Dnepropetr. Gos. Univ. Dnsipropetrovsk, 61–64 (in Ukrainian).

Belgard, A.L., Travleev, A.P., Travleev, L.P., 1982. Niekotoryie voprosy vzaimootnoshieniy liesnoy rastitelnosti i pochvy v usloviiah stepnoy zony [Some aspects of the relationship of forest vegetation and soil conditions in the steppe zone]. Biogieocenologichieskie Issliedovaniia v Liesah Yuzhnogo Sihote-Alinia. Biologo-Pochvennyi Institut Dalnievostochnogo Nauchnogo Tsentra AN SSSR, 39–45 (in Russian).

Bita, C., Gerats, T., 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: Scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. Front. Plant Sci. 4, 134–135.

Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyi, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).

Braun-Blanquet, J., 1964. Pflanzensociologie. Springer-Verlag, Wien, New York.

Drozdov, S.N., 1988. Diagnostika ustoychivosti rasteniy k stressovym vozdieystviiam [Diagnosis of plant resistance to stresses]. VIR, Leningrad (in Russian).

Dumalasova, V., Bartos, P., 2010. Reaction of wheat, alternative wheat and triticale cultivars to common bunt. Czech Genet. Plant Breeding 46, 14–20.

Faly, L.I., Brygadyrenko, V.V., 2014. Patterns in the horizontal structure of litter invertebrate communities in windbreak plantations in the steppe zone of the Ukraine. J. Plant Prot. Res. 54(4), 414–420.

Field, C.B., Barros, V.R., Dokken, D.J., Mach, K.J., Mastrandrea, M.D., Mastrandrea, P.R., White, L.L., 2014. Intergovernmental panel on climate change. Climate change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability [online], Cambridge University Press, Cambridge.

Hof, C., Araújo, M. B., Jetz, W., Rahbeck, C., 2011. Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. Nature 480, 516–519.

Huseynova, I.M., Rustamova, S.M., 2011. Screening for drought stress tolerance in wheat genotypes using molecular markers. Proceedings of ANAS. Biological Sciences. 65(5–6), 132–139.

Kachinskaya, V.V., 2014. Strukturna orhanizacija destrukcijnoho bloku konsorcij v umovach promyslovych diljanok Kryvbasu [Structure of consortium destructive components in the industrial area of Krivyi Rig Basin]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 4(2), 42–58 (in Ukrainian).

Keeley, J.E., 2012. Ecology and evolution of pine life histories. Ann. For. Sci. 69, 445–453.

Kucheriavyy, V.P., Bashutska, U.B., 2003. Ekologichna struktura flory porodnyx vidvaliv shaxt Chervonogradskoho girnichopromislovoho raionu [Ecological structure of flora dumps mines Chervonograd Mining Region]. Lisove Hospodarstvo, Lisova, Paperova i Derevoobrobna Promyslovist 28, 144–148 (in Ukrainian).

Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), Sustainable agricultural development. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.

Kumar, S., Sharma, V., Chaudhary, S., 2012. Genetics of flowering time in bread wheat *Triticum aestivum*: Complementary interaction between vernalization-insensitive and photoperiod-insensitive mutations imparts very early flowering habit to spring wheat. Genetics 91(1), 33–47.

Li, X., Cai, J., Liu, F., Zhou, Q., Dai, T., Cao, W., Jiang, D., 2015. Wheat plants exposed to winter warming are more susceptible to low temperature stress in the spring. Plant Growth Regul. 77(1), 11–19.

Liu, S.X., Chao, S.M., Anderson, J.A., 2008. New DNA markers for high molecular weight glutenin subunits in wheat. Theor. Appl. Genet. 118, 177–183.

Lobell, D.B., 2014. Greater sensitivity to drought accompanies maize yield increase in the U.S. Midwest. Science 344, 516–519.

Mamenko, T.P., Yaroshenko, O.A., 2010. Zminy aktyvnosti antyoksydantnyh fermentiv u lystkah ozimoi pshenyci, indukovani salicylovoiu kyslotoiu v umovah posuhy [The changes of antioxidant enzymes activities induced by salicylic acid in winter wheat leaves under the drought conditions]. Physiology and Biochemistry of Cultural Plants 42(6), 513–518 (in Ukrainian).

Masyuk, N.T., 1974. Ekologo-biologicheskiie osobiennosti formirovaniia agrotsenozov na vskryshnyh gornyh porodah [Ecological and biological features of the formation agrotcenozov to overburden rocks]. Riekultivatsiia Ziemiel Narushennyh Otkrytymi Gornymi Razrabotkami. Ordzhonikidze, 99–101 (in Russian).

Minden, V., Andratschke, S., Spalke, J., 2012. Plant – trait environment relationships in salt marshes: Deviations from predictions by ecological concepts. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 14, 183–192.

Morran, S., 2011. Improvement of stress tolerance of wheat and barley by modulation of expression of DREB/CBF factors. Plant Biotechnol. J. 9, 230–233.

Moskalets, T.Z., 2015a. Proiav stabilnosti ta plastychnosti henotypiv pshenyci miakoi ozymoi v umovax lisostepovoho ekotopu [Manifestation of stability and plasticity of genotypes wheat winter under forest-steppe ecotype]. Visnik Ukrains'kogo Tovaristva Genetikiv i Selekcioneriv 13(1), 51–56 (in Ukrainian).

Mosalets, T.Z., 2015b. Vplyv mozajichnoho rozmishennja sortiv ozymoji pshenyci na ahroriznomanittja [Effect of plantitng pattern of winter wheat on agrodiversity]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(2), 31–43 (in Ukrainian).

Moskalets, T.Z., 2016. Osoblyvosti vplyvu sortiv tryby Triticeae na strukturu i konkurentospromozhnist sehetalьnoho uhrupuvannia [Impact of tribe Triticeae varieties on structure and competitiveness of segetal group]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 6(1), 63–79 (in Ukrainian).

Moskalets, T.Z., Rybalchenko, V.K., 2015. Morpho-phisiologichni ta moleculiarno-genetychni oznaky kseromorphnosti *Triticum aestivum* L. [Morpho-physiological and molecular genetics features of *Triticum aestivum* L. xeromorphity]. Scientific Herald of Chernivtsi University. Biology (Biological Systems) 7(1), 49–56 (in Ukrainian).

Musienko, M.M., Zhuk, I.V., 2009. Molekuliarni mexanizmy induktsii zaxysnyh reaktsiy roslyn v umovah posuhy [Molecular mechanisms of induction of protective plant reactions to drought effect]. Ukrainian Botanical Journal 66(4), 580–595 (in Ukrainian).

Nakano, Y., Asada, K., 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. Plant Cell Physiol. 22, 867–880.

Parent, B., Tardieu, F., 2012. Temperature responses of developmental processes have not been affected by breeding in different ecological areas for 17 crop species. New Phytologist 194(3), 760–774.

Parent, B., Vile, D., Violle, C., Tardieu, F., 2016. Towards parsimonious ecophysiological models that bridge ecology and agronomy. New Phytologist 25, 143–145.

Payne, P.I., Lawrence, G.J., 1983. Catalologue of alleles for the complex gene loci Glu-A1, Glu-B1, Glu-D1 wich code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid weat. Cereal Res. Commun. 11, 29–35.

Polyevoi, V.V., Chirkova, T.V., Lutova, L.A., 2001. Praktikum po rostu i ustoychivosti rastieniy [Practicum work growth and resistance of plants]. S.-Pietierburg (in Russian).

Rossihina, A., Likholat, Y., Kirpita, L., 2011. Aktyvnist fermentiv-detoksykatoriv aktyvnyh form kysniu hazonoutvoriuiuchyx trav za kompleksnoi dii toksykantiv [Activity of enzymes – detoxycators of active oxygen species of lawn forming grasses at complex toxic action]. Visnyk of the Lviv University. Series Biology 56, 239–244 (in Ukrainian).

Serebryakov, I.G., 1964. Zhiznennyie formy vysshix rasteniy i ix izucheniie [Life forms of higher plants and their study]. Polevaya Geobotanika 3, 146–157 (in Russian).

Tarasov, V.V., 1981. K voprosu o bioekologichieskoy pasportizatsyi sornyx rastieniy liesnyh kultur Dnepropetrovskoy oblasti [To the question of bio-ecological certification weed plantations Dnipropetrovsk region]. Biogeocenologichieskiie Osobiennosti Lisov Prisamaria i Ih Ohrana. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk. 122–139 (in Ukrainian).

Tardieu, F., Parent, B., Caldeira, C., Welcker, C., 2014. Genetic and physiological controls of growth under water deficit. Plant Physiol. 164(4), 1628–1635.

Tavares, L., Carvalho, C., Bassoi, M., 2015. Adaptability and stability as selection criterion for wheat cultivars in Paraná State. Ciências Agrárias 36(5), 2933–2942.

Wei, B., Jing, R., Wang, C., 2009. Dreb1 genes in wheat (*Triticum aestivum* L.): Development of functional markers and gene mapping based on SNPs. Mol. Breed. 23, 13–22.

Yermakov, A.I., 1987. Mietody biohimichieskogo issliedovaniia rasteniy [Methods of biochemical plant research]. Agropromizdat, Leningrad (in Russian).

Zambriborsh, I.S., Dobrova, H.O., Shestopal, O.L., Palamarchuk, A.I., 2014. Vplyv stroku vysivu na riven indukciji novoutvoren pshenyci tverdoji v umovach Pivdnja Ukrajiny [The influence of sowing term on the durum wheat induction ability in the South Ukraine]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 4(2), 107–114 (in Ukrainian).

Zhukov, O., Kunah, O., Baljuk, J., 2014. Prostorove variiuvannia ekomorfichnoi struktury gruntovoi mezofauny lisoparkovogo nasadzhennia (na prikladi parku v mezhax m. Dnipropetrovska) [The spatial variation of soil mesofauna ecomorphic structure in artificial forest planting (in Dnipropetrovsk park as example)]. Visnyk of the Lviv University. Series Biology 65, 224–237 (in Ukrainian).

Zhylyaev, G.G., 2005. Zhiznesposobnost populiatsii rasteniy [The viability of plant populations]. LPM of NASU, Lviv (in Ukrainian).

Zubkov, A.F., 1996. Biogieocenotichieskiie obiekt-eliemienty i podxody k ih izuchieniiu [Biogeocenotic object elements and approaches to their study]. Ekologiia 2, 89–95 (in Russian).

Zverkovskiy, V.M., Yevtushenko, T.M., 2014. Lisoroslynni vlastyvosti shtuchnyh gruntiv rekultyvaciynogo sharu na zahysniy dambi iz shahtnyh porid (Zahidniy Donbas) [Properties of artificial vegetation remediation of soil layer on the dams of mine rocks (Western Donbass)]. Pytannia Stepovogo Lisoznavstva ta Lisovoyi Rekultivacii Zemel 43, 116–120 (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 20.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 222–229.

doi:10.15421/011627

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 577.21+581.143.6:633.11

Алельний стан і ефекти генів VRN пшениці м'якої у системі *in vivo* та *in vitro*

О.О. Авксентьєва[1], В.В. Шулік[2]

[1]*Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна*
[2]*Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, Харків, Україна*

Досліджено прояв ефектів головної генетичної системи контролю типу та темпів розвитку м'якої пшениці – VRN (vernalization) на рівні цілісної системи рослинного організму *in vivo* та популяції окремих калусних клітин *in vitro*. Досліджено алельний стан системи генів VRN, які детермінують потребу або нечутливість *Triticum aestivum* L. до яровизації та предетермінації цією системою процесу калусогенезу *in vitro*. У дослідах використовували сучасну модельну систему – майже ізогенні моногенно-домінантні лінії (NILs) ярого типу розвитку, що створені в генофонах озимих сортів пшениці Миронівська 808 і Ольвія. Молекулярно-генетичний аналіз алелів локусів генів VRN проводився на зернівках і пересадковій калусній культурі з використанням п'яти пар специфічних праймерів (Grain Gene Mass Wheat) методом ПЛР. Генетична система контролю темпів розвитку м'якої пшениці детермінує частоту калусогенезу, але не впливає на морфологічні особливості первинної та пересадкової калусної тканини. З'ясовано, що у зернівках *in vivo* та культурі *in vitro* ізогенних ліній алельний стан генів VRN майже ідентичний. Виявлено відмінності в алельному стані гена Vrn B1 у ізолінії Vrn 3 сорту Миронівська 808 у зернівках і калусній культурі, що може бути пов'язано з геномними перебудовами за умов індукції калусогенезу. Проведені дослідження свідчать про односпрямованість функціонування генів системи VRN у системі *in vivo* та *in vitro*.

Ключові слова: *Triticum aestivum*; NILs; генетична система VRN; темпи розвитку; культура *in vitro*; частота калусогенезу; ПЛР аналіз; алельні варіанти

Allelic state and effects of VRN genes on soft wheat in *in vivo* and *in vitro* systems

O.O. Aksentyeva[1], V.V. Shulik[2]

[1]*Taras Shevchenko Kyiv National University, Kyiv, Ukraine*
[2]*V.N. Karazin Kharkiv National University, Kharkiv, Ukraine*

The article investigates the effects of the main manifestations of the genetic system controlling the type and rate of wheat development – VRN (vernalization) at the level of an integrated system of plant organism *in vivo* and callus certain population of cells *in vitro*. The paper studies the system of allelic VRN genes, which determine the need or insensitivity *Triticum aestivum* L. to vernalization and predetermination process of callusogenesis by the present system *in vitro*. In the experiments the modern model system of nearly isogenic lines (NILs) of spring type was used. The NILs were created in genotypes of the winter varieties Myronivska 808 and Olvia. Molecular genetic analysis of allelic loci of VRN genes was carried out by PCR analysis on grains and secondary callus culture using five pairs of specific primers (Grain Gene Mass Wheat). In the course of the experiments, it was found that the genetic system controlling the wheat rate determined the frequency of callusogenesis. However, the studied genetic system did not affect the morphological characteristics of primary and secondary callus tissue. In both hexaploid wheat cultivars the maximum frequency of callusogenesis appeared to be characterized in the Vrn 2 isogenic line and the original variety, slowly developing and intensely accumulating vegetative mass *in vivo*. The minimal frequency of callusogenesis was determined in the VRN 1 and VRN 3 isogenic lines, characterized by the rapid development of vegetation. The callus was derived from immature wheat embryos by morphological features analysis. Calluses with low water content, mainly, amorphous, compact, transparent, white or with yellowish tint were identified. Using PCR analysis, in grains *in vivo* and in the callus culture *in vitro* the

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, пр. Академіка Глушкова, 2, Київ, 03022, Україна
Taras Shevchenko Kyiv National University, Akademik Glushkov Ave., 2, Kyiv, 03022, Ukraine
Tel.: +38-066-281-98-25. E-mail: avksentyeva@rambler.ru

Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, 61022, Україна
V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, 61022, Ukraine
Tel.: +38-066-807-89-33. E-mail: vikoza.vika@mail.ru

almost identical allelic status of VRN genes was revealed. In grains and callus of Vrn 1 isogenic lines of both wheat varieties the presence of a dominant gene VRN A1 and recessive VRN B1 and VRN D1 was detected, whereas in VRN 2 – a dominant gene VRN B1 and recessive VRN A1 and VRN D1. However, the dominant allele VRN D1 in the studied NILs was detected. Therefore, in varieties of grains and callus cultures all genes are represented only by recessive alleles VRN A1, VRN B1 and VRN D1. Differences were found in the callus culture of VRN 3 isogenic line of Myronivska 808 on the allelic state of theVRN B1 gene. The obtained results could be associated with genomic reconstructions during callusogenesis induction. Our studies indicate the unidirectional system of VRN genes functioning, which appears to be the main control system of type and rate of soft wheat development in the system *in vivo* and *in vitro*. This allows us to assume the role of the VRN genetic system in the determination of callusogenesis, and also the adequacy of the functioning of the system *in vitro* processes, determining the system of integration of plants. Thus, our study confirms that the callus tissues cells of higher plants are able to preserve the cells properties of the whole organism along with the acquisition of new specific properties. Moreover, the culture *in vitro* is an adequate system for the study of the plant organism properties as a system.

Keywords: *Triticum aestivum*; NILs; VRN genetic system; rate of development; culture *in vitro*; frequency of callusogenesis; PCR analysis; allelic variants

Вступ

Тип, темпи розвитку та тривалість онтогенезу у м'якої пшениці детермінуються декількома генетичними системами – генами VRN (vernalization response) і PPD (photoperiod response), що визначають реакцію пшениці на яровизацію та тривалість дня, а також генами VRD, які визначають тривалість яровизаційного періоду та комплекс генів EPS-earliness *per se* (скоростиглість як така) (Cockram, 2007; Kumar et al., 2012; Stelmakh, 1998). Ці гени, впливаючи на швидкість розвитку рослин (Potokina et al., 2012), визначають також низку інших цінних для господарства ознак: структуру врожаю, морозо- та зимостійкість, стійкість до захворювань (Khotyljov, 2002). Роль цих генетичних систем у контролі переходу рослин пшениці від вегетативного до генеративного розвитку неоднакова. Головна серед даних генетичних систем – система генів VRN (три – п'ять локусів), яка впливає на терміни переходу до колосіння і, відповідно, на загальну тривалість вегетаційного періоду (Emtceva, 2012; Distelfeld, 2009; Dubcovsky, 2006; Trevaskis, 2010). Реакція на яровизацію у пшениці контролюється щонайменше п'ятьма генами, з яких три основні гени Vrn-A1, Vrn-B1 і Vrn-D1 локалізовані відповідно у хромосомах 5A, 5B і 5D. Озимий тип розвитку рослин проявляється тільки в тому випадку, якщо ці три основні гени рецесивні. При цьому присутність тільки одного домінантного гена Vrn-A1 забезпечує повну нечутливість рослин до яровизації, домінантні гени Vrn-B1 і Vrn-D1 лише частково знижують потребу в ній (Golovina et al., 2010; Shherban' and Salina, 2013). Гени VRN активно досліджуються на молекулярно-генетичному рівні (Li et al., 2011; Oliver et al., 2013), вони клоновані (Yan, 2003) і в останні роки для пшениці описано декілька їх алельних варіантів (Bespalova, 2010; Muterko, 2015; Stepanenko, 2012). Гени Vrn-A1a і Vrn-B1a – транскрипційні фактори (Chu et al., 2011; Trevaskis, 2003). Ген Vrn-A1 кодує MADS-box транкрипційний фактор, локус Vrn-B1 містить два тандемно дуплікові гени, що пригнічують фактор цвітіння ZCCT, а Vrn-D1 кодує білок, подібний до інгібіторів Raf-кіназ (Stepanenko, 2012).

На рівні цілісного рослинного організму досить детально досліджені вагомі аспекти функціонування системи генів VRN. Оскільки кожна рослинна клітина містить повну спадкову інформацію (повний «геном»), то логічно вважати, що за умов порушення цілісності рослинного організму, зокрема, у системі *in vitro*, зберігатимуться ті самі ефекти генів VRN, що у системі *in vivo*. Однак це питання не досліджене, хоча його вирішення вагоме для поглиблення існуючих уявлень про функціонування рослинного організму як системи.

Калусоутворення – процес дедиференціації та активної проліферації та росту дедиференційованих клітин. Ці процеси у системі *in vitro* супроводжуються суттєвими перебудовами структурно-функціональниих особливостей клітин, що показано у низці досліджень: гістологічних, біохімічних, цитохімічних, цитоморфологічних тощо (Kunah, 2005). Також у культурі *in vitro* спостерігається високий рівень геномної мінливості – однієї з характерних рис калусної культури (Kunah, 1998). Геномна нестабільність у популяції калусних дедиференційованих клітин виникає за дії різноманітних внутрішніх і зовнішніх факторів. Геномні порушення можуть спостерігатися на рівні хромосом (поліплоїдія, анеуплоїдія, різні аномалії мітозу тощо) та на рівні ДНК, що пов'язують зі змінами рівня метилування нуклеїнових кислот, як у первинному калусі (primery callus), так і у пересадковій калусній культурі (Stelpflug et al., 2014; Temel and Gozukirmizi, 2013).

Отже, в культурі *in vitro* відбуваються певні порушення у функціонуванні генетичного апарату рослинної клітини. Разом із тим, культура *in vitro* широко використовується як модель для вивчення різних аспектів морфогенетичних процесів у рослин. У зв'язку із цим постає питання адекватності цієї моделі тим процесам, які відбуваються у системі цілісної рослини, тобто *in vivo*. Це стосується, зокрема, функціонування системи генів VRN – головної для регуляції темпів розвитку (швидкості морфогенетичних процесів) пшениці м'якої *in vivo*.

Вивчення молекулярно-генетичних механізмів функціонування VRN генів проводили переважно на моделях сортів або заміщених ліній пшениці ярої, котрі несуть один із генів VRN у домінантному або рецесивному стані (Zhmurko, 2010; Lihenko, 2014). Однак для глибшого розуміння закономірностей прояву ефектів генів важливе вивчення їх усіх алельних варіантів, суміщених в одному генотипі (генофоні) як цілісній системі генетичного контролю розвитку пшениці м'якої. Для цієї мети адекватними моделями можуть слугувати моногенно домінантні майже ізогенні лінії (NILs), які несуть у певному поєднанні (домінантне або рецесивне) всі три головні гени VRN. Отже, мета цієї статті – з'ясувати ефекти генів VRN на калусогенез і виявлення можливих змін їх алельних варіантів у системі *in vitro* у майже ізогенних за цими генами ліній двох сортів пшениці м'якої.

Матеріл і методи досліджень

Рослинний матеріал. У дослідженні використано майже ізогенні моногеннодомінантні лінії (NILs) ярого типу розвитку, створені в генофонах озимих сортів Миронівська 808 і Ольвія. Лінії розрізняються за станом (домінантний або рецесивний) алелів усіх трьох генів VRN. Колекція ізогенних за генами VRN ліній створена науковцями Селекційно-генетичного інституту НААН України та підтримується на кафедрі фізіології та біохімії рослин і мікроорганізмів (ФБРіМ) Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна протягом 10 років. Під час проведення ПЛР аналізу алельного стану генів системи VRN як контрольні зразки використовували шість ізогенних ліній пшениці Paha NIL і вихідний сорт Paha із відомими алелями (генами), що мають індифікаційні номери у National Society of Genetic Counselors, NSGC (www.nsgc.org).

Отримання калусної культури. Первинні калусні (primery callus) культури ізогенних ліній отримували, використовуючи як експлант зрілі зародки. Насіння урожаю 2010–2012 років, отримане в умовах вирощування на експериментальній ділянці кафедри ФБРіМ ХНУ імені В.Н. Каразіна, стерилізували за розробленим протоколом (Avksent'eva and Petrenko, 2009), витримували у термостаті протягом доби. В умовах стерильності відокремлювали зрілі зародки від ендосперму та культивували ізольовані зародки в термостаті за температури 26 ºС протягом 3–4 тижнів на живильному середовищі Мурасіге та Скуга (МС) із повним набором макро- та мікросолей та додаванням стимулятора росту 2,4-Д у концентрації 2 мг/л для індукції первинного калусогенезу. Частоту калусогенезу розраховували як відношення кількості первинних калусів до загальної кількості експлантів у відсотках. Проводили морфологічну оцінку утворених первинних калусів. Пересадкову культуру одержували шляхом пасивування первинних калусів на середовище того самого складу (МС + 2 мг/л 2,4-Д), культивували у термостаті у темряві за 26 ºС і використовували для ПЛР-аналізу алельного стану генів VRN.

ПЛР-аналіз алельного стану локусів генів VRN. Молекулярно-біологічні дослідження проводили на зернівках і калусній культурі тругого–третього пасажу. ДНК виділяли з п'яти зернівок із використанням набору реактивів Diatom Prep 100 (Ізоген, Росія) за методикою виробника (метод сорбції). ДНК із калусної тканини виділяли з використанням CTAB-буферу за стандартною методикою (DNA Extraction, 2003). Для вивчення алельного стану генів використовували алельспецифічні праймери відповідно до даних Grain Gene Mass Wheat (http://maswheat.ucdavis.edu) (табл. 1). ПЛР проводили у багатоканальному ампліфікаторі «Терцикл» (ДНК-технології, Росія) за стандартними умовами для ампліфікації специфічних праймерів (табл. 2). Розподіл продуктів ПЛР здійснювали шляхом електрофорезу протягом 90–120 хвилин у 1,5% агарозному гелі з додаванням бромистого етидію (10 мг/мл). Спектри фрагментів ДНК реєстрували в ультрафіолеті (312 нм) за допомогою фотокамери Nikon.

Статистична обробка результатів. Проведено три біологічні серії дослідів з аналізу ефективності процесу калусогенезу за культивування по три чашки Петрі на кожну ізолінію з 5–10 експлантами у чашці. Результати оброблено методом однофакторного дисперсійного аналізу (Atramentova and Utevs'ka, 2007). Результати ПЛР аналізу обробляли із застосуванням програми TotalLab (TL120.v2009).

Таблиця 1

Праймери для ідентифікації різних алелів генів у гексаплоїдної пшениці (Grain Gene Mass Wheat)

Локус	Алель	Праймер	Послідовність	Розмір продукту, пар нуклеотидів
VRN- A1	Vrn-A1a	VRN AF VRN-INT1R	GAAAGGAAAAATTCTGCTCG GCAGGAAATCGAAATCGAAG	965 + 876
	Vrn-A1b			714
	Vrn-A1c			734
	vrn-A1			734
	Vrn-A1a	VRN AF VRN1R	GAA AGGAAAAATTCTGCTCG TGCACCTTCCCCCGCCCCAT	750 + 650
	Vrn-A1b			480
	vrn-A1			500
	Vrn-A1c			500
VRN- A1	Vrn-A1c	Intr1/A/F2 Intr1/A/R3	AGCCTCCACGGTTTGAAAGTAA AAGTAAGACAACACGAATGTGAGA	1170
VRN- A1	vrn-A1	Intr1/ C/F Intr1/AB/R	GCACTCCTAACCCACTAACC TCATCCATCATCAAGGCAAA	1068
VRN- B1	Vrn-B1	Intr1/B/F Intr /B/R3	CAAGTGGAACGGTTAGGACA CTCATGCCAAAAATTGAAGATGA	709
VRN- B1	vrn-B1	Intr1/B/F Intr /B/R4	CAAGTGGAACGGTTAGGACA CAAATGAAAAGGAATGAGAGCA	1149
VRN- D1	Vrn-D1	Intr1/D/F Intr1/D /R3	GTTGTCTGCCTCATCAAATCC GGTCACTGGTGGTCTGTGC	1671
VRN- D1	vrn-D1	Intr1/D/F Intr1/D/ R4	GTTGTCTGCCTCATCAAATCC AAATGAAAAGGAACGAGAGCG	997

Результати та їх обговорення

Калусогенез NILs. Досліджено вплив генотипу на ефективність процесу калусоутворення та морфологічну характеристику ізогенних за генами контролю типу розвитку ліній пшениці (6 ізоліній та вихідні сорти Миронівська 808, Ольвія – носії рецесивних генів генетичної системи VRN). Результати досліджень показали, що всі генотипи формували первинний калус, але цей процес відбувався з різною частотою – 61–93% (табл. 3). Також досліджувані ізолінії розрізняли за

швидкістю формування первинного калусу. Каллусогенез почався на 7–10-ту добу у всіх ізоліній Vrn 1, Vrn 2, Vrn 3 обох сортів, в експлантів із зародків сортів цей процес проходив повільніше – на 14–17-ту добу культивування. Незважаючи на те, що зрілі зародки майже не використовують як експлант за культивування м'якої пшениці *in vitro* (Bavol, 2008), у наших попередніх (Avksent'eva and Petrenko, 2009) та одержаних у цій роботі даних зрілі зародки виявилися ефективними експлантами для отримання первинного калусу.

Таблиця 2

Умови проведення ПЛР з алельспецифічними праймерами

Праймери	Умови ПЛР					
	Початкова денатурація, t° (хв)	Кількість циклів	Денатурація, t° (с)	Віджиг, t° (с)	Елонгація, t° (с)	Фінальна елонгація, t° (хв)
VRN AF // VRN-INT1R	94 (10)	38	94 (45)	55 (45)	72 (60)	72 (5)
VRN AF // VRN1R	94 (7)	40	95 (30)	60 (30)	72 (60)	72 (10)
Intr1/C/F // Intr1/AB/R	94 (7)	38	94 (30)	57 (30)	72 (45)	72 (7)
Intr1/A/F2 // Intr1/A/R3	94 (7)	38	94 (30)	60 (30)	72 (45)	72 (7)
Intr1/B/F // Intr/B/R3 // Intr/B/R4	94 (10)	44 (Touch-down)	94 (45)	58–63 (45)	72 (69)	72 (10)
Intr1/D/F // Intr/D/R3 // Intr/D/R4	94 (10)	44 (Touch-down)	94 (45)	63–65 (45)	72 (90)	72 (10)

Таблиця 3

Частота індукції первинного калусогенезу (%) ізогенних за генами VRN ліній м'якої пшениці

Сорт	Ізолінія	Частота калусогенезу, %	Морфологічна характеристика
Миронівська 808	Vrn 1	74,3 ± 3,0	Компактний, гетерогенний, малооводнений, прозорий, аморфний, жовтого відтінку, з елементами диференціювання
	Vrn 2	93,2 ± 4,2	
	Vrn 3	66,6 ± 2,1	
	сорт	84,4 ± 3,7	
$НІР_{0,05}$		3,8	
Ольвія	Vrn 1	70,5 ± 3,1	
	Vrn 2	90,0 ± 4,0	
	Vrn 3	61,5 ± 1,9	
	сорт	80,5 ± 2,7	
$НІР_{0,05}$		4,2	

Різниця між показниками ефективності калусогенезу в ізоліній сортів Ольвія та Миронівська 808 була несуттєвою, але в цілому ізолінії сорту Ольвія характеризувалися дещо нижчими показниками частоти калусогенезу порівняно з лініями сорту Миронівська 808. Також не спостерігали відмінності за морфологічною характеристикою калусних тканин (табл. 3). Максимальною частотою калусогенезу в обох сортів гексаплоїдної пшениці характеризувалися ізолінія Vrn 2 і вихідний сорт, а мінімальною – ізолінії Vrn 1 і Vrn 3. Порівнюючи ізолінії, у цілому, можна констатувати, що вони мають великий потенціал калусоутворення та ранжуються за його інтенсивністю, незалежно від генотипу сорту: Vrn 2 > сорт > Vrn 1 > Vrn 3. За морфологічними ознаками отримані калуси (рис. 1*а*, *б*; табл. 3) зі зрілих зародків, в основному, були малооводнені, аморфні, компактні, прозорі, мали жовтуватий відтінок. У калусах усіх досліджуваних ізоліній часто виявляли зони меристематичної активності та іноді спостерігали спонтанний ризогенез. Відмінностей за морфологією калусних тканин між ізогенними лініями двох сортів Ольвії та Миронівської 808 не спостерігали.

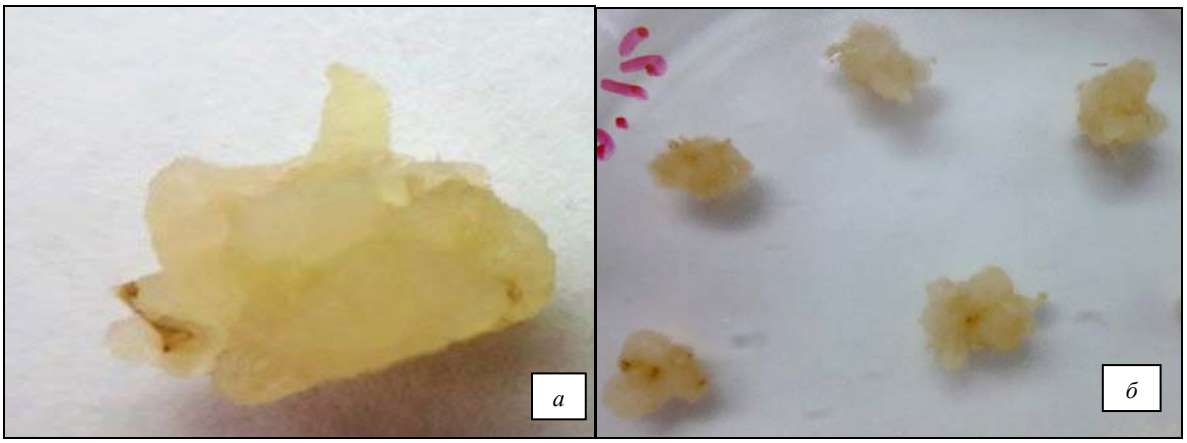


Рис. 1. Калусогенез ізогенної Vrn 1 лінії м'якої пшениці *Triticum aestivum* L. сорт Миронівська 808: *а* – щільний, аморфний, прозорий первинний калус (primery callus); *б* – загальний вигляд первинних калусів у чашці Петрі

Одержані нами раніше дані (Zhmurko et al., 2013) показують, що рослини ізогенних ліній із домінантним геном Vrn 2 відрізняються від рослин ліній Vrn 1 та Vrn 3 тривалішою вегетативною фазою та, у результаті цього, формуванням більшої вегетативної маси (інтенсивнішими ростовими процесами), але повільнішими темпами розвитку. У культурі *in vitro* лінія Vrn 2 характеризується більшою інтенсивністю калусогенезу, ніж лінії Vrn 1 та Vrn 3. Що стосується рослин обох сортів – Миронівська 808 та Ольвія, у яких усі гени vrn рецесивні, то для них без яровизації характерний тільки вегетативний морфогенез, тобто тільки ріст без переходу до генеративної фази онтогенезу (Achrem et al., 2012; Kim and Sung, 2014). У культурі *in vitro* у сортів спостерігали калусогенез

високої інтенсивності, як і у лінії Vrn 2, яка повільно розвивається *in vivo*. Одержані результати свідчать про односпрямованість функціонування генів VRN у культурі *in vitro* та у системі цілісної рослини. Це дає підставу припустити участь генетичної системи VRN у детермінації калусогенезу, а також адекватність її функціонування у системі *in vitro* процесам, які вона детермінує у системі цілісної рослини.

ПЛР-аналіз насіння та пересадкової калусної культури. Молекулярний аналіз генів Vrn-A1, Vrn-B1, Vnr-D1 проводили *in vivo* у зернівках 8 генотипів – майже ізогенних ліній NILs і вихідних сортів Миронівська 808 та Ольвія. Алелі локусу VRN-A1 вивчали з використанням VRNAF//VRN-INT1R праймерів. Очікуваний розмір ампліфікованих фрагментів із використанням цих праймерів для найпоширенішого домінантного алеля Vrn-A1a становить 965 і 876 пар нуклеотидів, для рецесивного алеля vrn-A1 – 734 пари нуклеотидів (рис. 2*а*). Серед проаналізованих генотипів рецесивний алель vrn-A1 виявлений у сортів Миронівська 808 і Ольвія та ізоліній Vrn 2 (рис. 2*а*). Решта ізоліній (Vrn 1 і Vrn 3) обох сортів несуть тільки домінантний алель Vrn-A1a.

За літературними відомостями, найпоширеніший домінантний алель VRN-A1 характеризується вставками повторюваних послідовностей у ділянці промотора (Fu, 2005), у результаті чого продукт ПЛР представлено двома фрагментами 965 та 876 пар нуклетидів. У наших дослідах виявлено тільки продукт 965 пар нуклеотидів (рис. 2*а*).

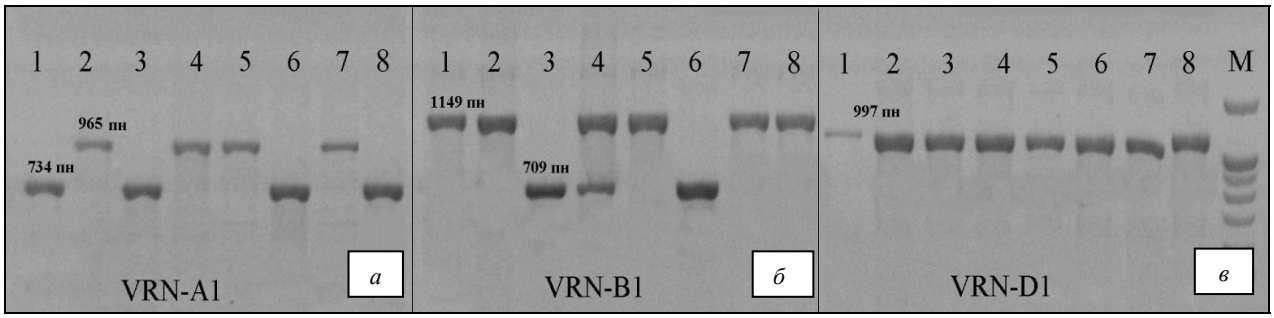


Рис. 2. Виявлення алелів генів VRN *in vivo* з використанням комбінації праймерів:
а – для гена Vrn-A1 – VRN AF//VRN-INT1R, *б* – для гена Vrn-B1 – Intr1/B/F//Intr1/B/R3//Intr/B/R4, *в* – для гена Vrn-D1 – Intr1/D/F//Intr/D/R3//Intr1/D/R4; сорт Миронівська 808 (1–4): 1 – вихідний сорт, 2 – Vrn-1, 3 – Vrn-2, 4 – Vrn-3; сорт Ольвія (5–8): 5 – Vrn-1, 6 – Vrn-2, 7 – Vrn-3, 8 – вихідний сорт

Аналіз локусу VRN-B1 (рис. 2*б*) показав наявність домінантних алелів Vrn-B1 (709 пар нуклеотидів) у ізоліній Vrn 2 сортів Миронівська 808 і Ольвія, виявлених під час використання двох пар праймерів (Touchdown PCR, дуплекс) Intr1/B/F Intr/B/R3 і Intr1/B/F Intr/B/R4. У решти досліджених генотипів виявлено рецесивний алель vrn-B1 із використанням праймерів Intr1/B/F і Intr/B/R4 та довжиною ампліфікованого фрагмента 1149 пар нуклеотидів відповідно (рис. 2*б*).

Алельний аналіз локусу Vrn-D1 показав присутність тільки рецесивного алеля vrn-D1 (997 пар нуклеотидів) під час використання праймерів Intr1/D/F і Intr /D/R4 в усіх досліджуваних генотипів обох сортів (рис. 2*в*). У працях багатьох дослідників показано, що у ярих сортів пшениці, які зростають у Європі, практично відсутній алель Vrn-D1 (Bespalova, 2010; Lihenko, 2014; Potokina, 2012). Досліджені ізогенні лінії створені в генотипі озимих сортів, але являють собою форми з ярим типом розвитку. Наші дослідження також підтверджують виявлену закономірність – відсутність домінантного алеля Vrn-D1 в ізоліній м'якої пшениці з ярим типом розвитку.

Оскільки ген Vrn-A1 – основний у детермінації потреби або нечутливості до яровизації (Loukoianov, 2005; Trevaskis, 2010), то для дослідження його алельного стану використовують значну кількість праймерів (табл. 1). Крім того, використання агарозного гелю не дозволяє розрізняти фрагменти 734 Vrn-A1c і 734 vrn-A1. У подальших дослідженнях ми використовували праймери Intr1/A/F2 і Intr1/A/R3, а також Intr1/C/F і Intr1/AB/R (рис. 3). У ході проведених аналізів виявили рецесивний алель vrn-A1 у генотипах сортів Миронівська 808 і Ольвія та ізоліній Vrn 2 обох сортів (рис. 3*б*).

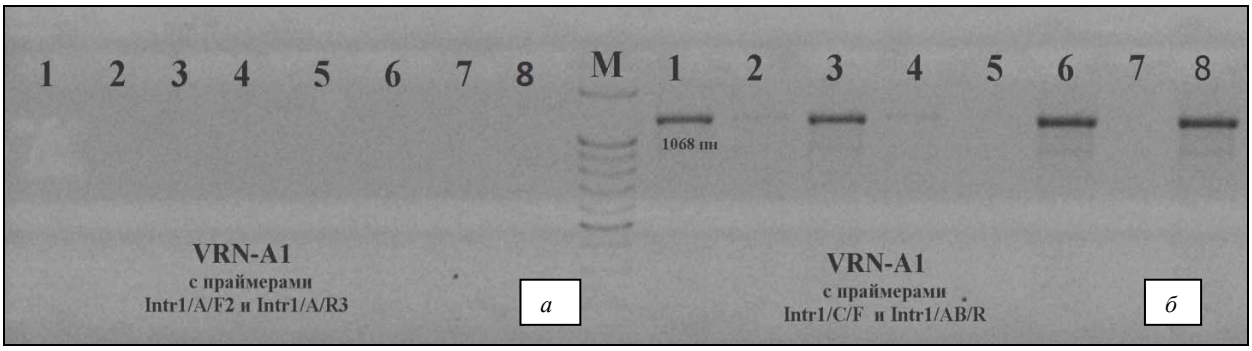


Рис. 3. Виявлення алелів гена Vrn-A1c (*а*) и vrn-A1 (*б*) *in vivo* за допомогою специфічних праймерів Intr1/C/F і Intr1/AB/R та Intr1/A/F2 і Intr1/A/R3 відповідно: Миронівська 808: 1 – вихідний озимий сорт, 2 – Vrn-1, 3 – Vrn-2, 4 – Vrn-3; Ольвія: 5 – Vrn-1, 6 – Vrn-2, 7 – Vrn-3, 8 – вихідний сорт

Дослідження алельного стану генів системи Vrn в умовах *in vitro* проводили на пересадковій калусній культурі. У генотипі ізоліній Vrn 1 і Vrn 3, які швидко розвиваються, виявлено наявність домінантних алелів гена Vrn-A1a за допомогою праймерів VRNAF//VRN-INTIR із продуктом ампліфікації 965 пар нуклеотидів (рис. 4*а*). Також показано присутність рецесивних алелів vrn-B1 і vrn-D1 під час використання праймерів Intr/B/F//Intr/B/R4 (1149 пар нуклеотидів) і Intr1/D/F//Intr1/D/R4 (997 пар нуклеотидів) (рис. 4*б*, *в*). В ізоліній, які розвиваються повільними темпами (Vrn 2), у генотипі присутній домінантний алель Vrn-B1 (рис. 4*б*), виявлений парою праймерів Intr1/B/F і Intr/B/R3 (1 170 пар нуклеотидів) і рецесивний алель vrn-A1, індетифікований парою праймерів Intr1/CF і Intr1/ABR (1 068 пар нуклеотидів) (рис. 4*а*).

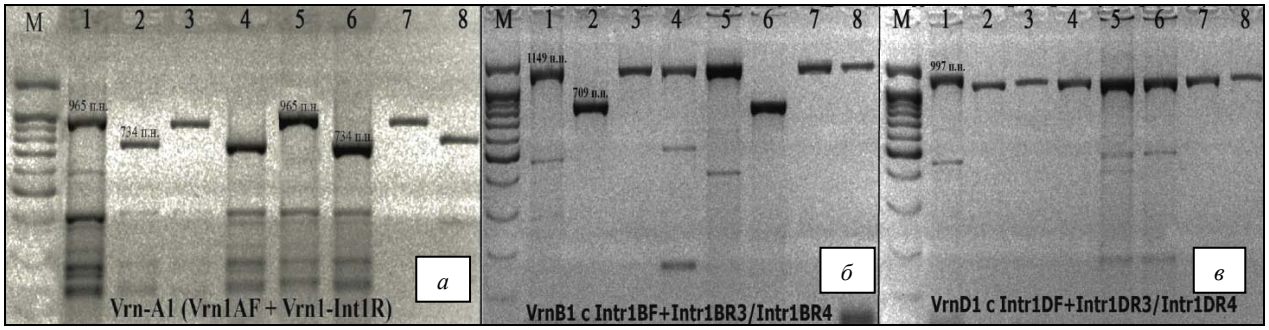


Рис. 4. Виявлення алелів генів Vrn-A1 (*а*), Vrn-B1 (*б*) і Vrn-D1 (*в*) у пересадковій калусній культурі ізогених ліній пшениці за допомогою специфічних праймерів:
Миронівська 808 1 – Vrn 1, 2 – Vrn 2, 3 – Vrn 3, 4 – вихідний сорт;
Ольвія: 1 – Vrn 1, 2 – Vrn 2, 3 – Vrn 3, 4 – вихідний сорт

Зіставлення результатів, отриманих у дослідженнях у культурі *in vitro* і *in vivo*, показало, що алельний стан генів VRN насіння та калусної культури майже ідентичний (табл. 4). Зміни спостерігалися тільки в калусній культурі ізолінії Vrn 3 сорту Миронівська 808, а саме алельного стану Vrn-B1. Ймовірно, під час отримання культури клітин, а також індукції калусоутворення у даному випадку відбувались геномні зміни (перебудови). Можливо, що шляхом добору гетерозиготний стан локусу Vrn-B1 в умовах *in vivo* у популяції проліферувальних калусних клітин змінився на стабільніший гомозиготний стан.

Таблиця 4

Алельні варіанти генів VRN в умовах *in vivo* та *in vitro*

Сорт / ізолінія	Генотип	
	Насіння	Калусна культура
Миронівська 808	vrn-A1 vrn-B1 vrn-D1	vrn-A1 vrn-B1 vrn-D1
M 808 Vrn1	VRN-A1a vrn-B1 vrn-D1	VRN-A1a vrn-B1 vrn-D1
M 808 Vrn2	vrn-A1 VRN-B1 vrn-D1	vrn-A1 VRN-B1 vrn-D1
M 808 Vrn3	VRN-A1a VRN-B1/vrn-B1 vrn-D1	VRN-A1a vrn-B1 vrn-D1
Ольвія	vrn-A1 vrn-B1 vrn-D1	vrn-A1 vrn-B1 vrn-D1
Ольвія Vrn1	VRN-A1a vrn-B1 vrn-D1	VRN-A1a vrn-B1 vrn-D1
Ольвія Vrn2	vrn-A1 VRN-B1 vrn-D1	vrn-A1 VRN-B1 vrn-D1
Ольвія Vrn3	VRN-A1a vrn-B1 vrn-D1	VRN-A1a vrn-B1 vrn-D1

Оскільки для пересадкової калусної культури характерне явище спонтанної сомаклональної мінливості (Kunah, 1998) для певних робіт із фітобіотехнології необхідне підтвердження збереження вихідного генотипу рослини-донора у ході культивування *in vitro*. У ході проведених досліджень, головним чином, було підтверджено збереження генотипу вихідних ізоліній під час культивування в умовах *in vitro*. У пересадкових калусних культурах досліджуваних ізоліній не відбувалося спонтанної сомаклональної мінливості, за винятком ізолінії Vrn 3 сорту Миронівська 808.

Висновки

У культурі *in vitro* між усіма ізолініями обох сортів різниця за морфологічними показниками калусів не проявлялась. Максимальна частота калусогенезу виявлена у лінії Vrn 2 та вихідних сортів, а мінімальна – у ліній Vrn 1 та Vrn 3. Це дає підставу вважати, що система генів Vrn контролює морфогенез не тільки у рослин м'якої пшениці *in vivo*, а і, у випадку порушення цілісної рослини, за калусогенезу в системі *in vitro*.

У зернівках *in vivo* та культурі *in vitro* ізогенних ліній алельний стан генів VRN майже ідентичний. Тільки в калусній культурі ізолінії Vrn 3 сорту Миронівська 808 виявлено зміну алельного стану генів Vrn B1, що може бути пов'язано з геномними перебудовами під час індукції калусогенезу.

Таким чином, наші дослідження підтверджують, що клітини калусних тканин вищих рослин, поряд із набуттям нових специфічних властивостей, здатні зберігати властивості клітин цілісного організму, а культура *in vitro* – адекватна система для дослідження властивостей рослинного організму.

Подяки

Автори вдячні д-ру біол. наук В.І. Файту – завідувачу відділу генетики, та академіку НАНУ д-ру біол. наук А.М. Стельмаху – головному науковому співробітнику відділу генетики Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насіннєзнавства та сортовивчення НААН України за надані для дослідження ізогенні за генами VRN лінії пшениці.

Автори також висловлюють подяку ТОВ «Агроген» (м. Харків) за допомогу у проведенні молекулярно-генетичних досліджень.

Робота виконана в рамках держбюджетної теми «Дослідження фізіолого-біохімічних і молекулярно-біологічних механізмів генетичного контролю розвитку та продукційного процесу сільськогосподарських культур» (№ 0112U000101).

Бібліографічні посилання

Achrem, M., Skuza, L., Kalinka, A., Szucko, I., Filip, E., Słominska-Walkowiak, R., Rogalska, S., 2012. Role of epigenetic mechanisms in plant response to low temperature. Acta Biol. Cracov. Bot. 54(1), 7–15.

Atramentova, L.O., Utevs'ka, O.M. (ed.), 2007. Statystychni metody v biologii' [Statistical methods in biology]. HNU imeni V.N. Karazina, Harkiv (in Ukrainian).

Avksent'eva, O.A., Petrenko, V.A., 2009. Rol' genotipa, sostava sredy i tipa jeksplanta v formirovanii pervichnogo kallusa izogennyh linij pshenicy [Role of the genotype, composition of medium and type of explant in formation of the first callus of wheat isogenic lines]. The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology 771(9), 157–166 (in Russian).

Bavol, A.V., Dubrovnaja, O.V., Ljal'ko, I.I., 2008. Regeneracija rastenij iz razlichnyh tipov jeksplantov mjagkoj pshenicy [The regeneration of plants from different types of wheat explants]. Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants 40(2), 150–156 (in Russian).

Bespalova, L.A., Koshkin, V.A., Potokina, E.K., Filibok, V.A., Matvienko, I.I., Mitrofanova, O.P., Guenkova, E.A., 2011. Photoperiod sensitivity and molecular marking of genes Ppd and Vrn in connection with breeding alternative-habit wheat varieties. Russian Agricultural Sciences 36(6), 389–392.

Chu, C.-G., Tan, C.T., Yu, G.-T., Zhong, S., Xu, S.S., Yan, L., 2011. A novel retrotransposon inserted in the dominant Vrn-B1 allele confers spring growth habit in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.). G3. Genes, Genomes and Genetics 1(7), 637–645.

Cockram, J., Jones, H., Leigh, F., O'Sullivan, D., Powell, W., Laurie, D., Greenland, A., 2007. Control of flowering time in temperate cereals: Genes, domestication and sustainable productivity. J. Exp. Bot. 58(6), 1231–1244.

Distelfeld, A., Tranquilli, G., Li, C., Yan, L., Dubcovsky, J., 2009. Genetic and molecular characterization of the VRN2 loci in tetraploid wheat. Plant Physiol. 149(1), 245–257.

DNA extraction for PCR. Plant transformation facility, 2003. DNA Extraction from maize callus, maize leaf tissue, or soybean leaf tissue for PCR. Retrieved from www.agron.iastate.edu/ptf/service/Callus%20DNA%20extraction.pdf

Dubcovsky, J., Loukoianov, A., Fu, D., Valarik, M., Sanchez, A., Yan, L., 2006. Effect of photoperiod on the regulation of wheat vernalization genes VRN1 and VRN2. Plant Mol. Biol. 60(4), 469–480.

Emtseva, M.V., Efremova, T.T., Arbuzova, V.S., 2012. Heading time of substitution and near-isogenic lines of common wheat with dominant alleles Vrn-B1a and Vrn-B1c. Russian Journal of Genetics: Applied Research 2(4), 304–310.

Fu, D., Szucs, P., Yan, L., Helguera, M., Skinner, J., Zitzewitz, J., Hayes, P., Dubcovsky, J., 2005. Large deletions within the first intron in VRN-1 are associated with spring growth habit in barley and wheat. Mol. Genet. Genomics 273(1), 54–65.

Golovnina, K.A., Kondratenko, E.Y., Blinov, A.G., Goncharov, N.P., 2010. Molecular characterization of vernalization loci VRN1 in wild and cultivated wheats. BMC Plant Biol. 10(1), 168.

Khotyljova, L., Kaminskaya, L., Koren, L., 2002. Influence of genetic systems of Vrn and Ppd genes on the ecological adaptation of wheat and Triticale. Biologija 4, 45–48.

Kim, D.-H., Sung, S., 2014. Genetic and epigenetic mechanisms underlying vernalization. The Arabidopsis Book 12, e0171.

Kumar, S., Sharma, V., Chaudhary, S., Tyagi, A., Mishra, P., Priyadarshini, A., Singh, A., 2012. Genetics of flowering time in bread wheat *Triticum aestivum*: complementary interaction between vernalization-insensitive and photoperiod-insensitive mutations imparts very early flowering habit to spring wheat. J. Genet. 91(1), 33–47.

Kunakh, V.A., 1998. Genomnaja izmenchivost' somaticheskih kletok rastenij. Izmenchivost' v processe dedifferencirovki i kallusoobrazovanija *in vitro* [Genome variability in plant somatic cells. 4. Variability in the process of dedifferentiation and callus formation *in vitro*]. Biopolym. Cell. 14(4), 298–319 (in Russian).

Kunakh, V.A., 2005. Biotehnologija likars'kyh roslyn. Genetychni ta fiziologo-biohimichni osnovy [Biotechnology of medicinal plants. Genetic and physiological and biochemical basis]. Logos, Kyiv (in Ukrainian).

Li, C., Distelfeld, A., Comis, A., Dubcovsky, J., 2011.Wheat flowering repressor VRN2 and promoter CO_2 compete for interactions with NUCLEAR FACTOR-Y complexes. Plant J. 67(5), 763–773.

Lihenko, I.E., Stasjuk, A.I., Shherban', A.B., Zyrjanova, A.F, Lihenko, N.I., Salina, E.A., 2014. Izuchenie allel'nogo sostava genov Vrn-1 i Ppd-1 u rannespelyh i srednerannih sortov jarovoj mjagkoj pshenicy Cibiri [Analysis of the allelic variation of the Vrn-1 and Ppd-1 genes in Siberian early and medium early varieties of spring wheat]. Vavilovskij Zhurnal Genetiki i Selekcii 18, 691–703 (in Russian).

Loukoianov, A., Yan, L., Blechl, A., Sanchez, A., Dubcovsky, J., 2005. Regulation of VRN-1 vernalization genes in normal and transgenic polyploid wheat. Plant Physiol. 138(4), 2364–2373.

Muterko, O.F., Balashova, I.A., Fayt, V.I., Syvolap, J.M., 2015. Molecular-genetic mechanisms of regulation of growth habit in wheat. Cytology and Genetics 49(1), 58–71.

Oliver, S.N., Deng, W., Casao, M.C., Trevaskis, B., 2013. Low temperatures induce rapid changes in chromatin state and transcript levels of the cereal VERNALIZATION1 gene. J. Exp. Bot. 64(8), 2413–2422.

Potokina, E.K., Koshkin, V.A., Alekseeva, E.A., Matvienko, I.I., Filobok, V.A., Bespalova, L.A., 2012. The combination of the Ppd and Vrn gene alleles determines the heading date in common wheat varieties. Russian Journal of Genetics: Applied Research 2(4), 311–318.

Shherban', A.B., Salina, E.A., 2013. Jepigeneticheskaja reguljacija jekspressii genov jarovizacii [Epigenetic regulation of expression of vernalization genes]. Tcitologija 55(4), 234–237(in Russian).

Stelmakh, A., 1998. Genetic systems regulating flowering response in wheat. Euphytica 100(1), 359–369.

Stelpflug, S.C., Eichten, S. R., Hermanson, P. J., Springer N.M, Kaeppler, S.M., 2014. Consistent and heritable alterations of DNA methylation are induced by tissue culture in maize. Genetics 198(1), 209–218.

Stepanenko, I.L., Smirnova, O.G., Titov, I.I., 2012. A model of the gene network for flowering time regulation in winter wheat and barley. Russian Journal of Genetics: Applied Research 2(4), 319–324.

Temel, A., Gozukirmizi, N., 2013. Analysis of retrotransposition and DNA methylation in barley callus culture. Acta Biol. Hung. 64(1), 86–95.

Trevaskis, B., 2010. The central role of the VERNALIZATION 1 gene in the vernalization response of cereals. Funct. Plant Biol. 37, 479–487.

Trevaskis, B., Bagnall, D., Ellis, M., Peacock, W., Dennis, E., 2003. MADS-box genes control vernalization-induced flowering in cereals. PNAS 100(22), 13099–13104.

Yan, L., Loukoianov, A., Tranquilli, G., Helguera, M., Fahima, T., Dubcovsky, J., 2003. Positional cloning of the wheat vernalization gene VRN1. PNAS 100(10), 6263–6268.

Zhmurko, V., Avksentyeva, O., Bing, H., 2013. Influence of photoperiodic conditions on the development and content of nitrogenous compounds in the VRN NILs wheat *Triticum aestivum* L. Biologija 59(2), 231–240.

Zhmurko, V.V., 2010. Osobennosti projavlenija effektov genov PPD na tempy razvitija sortov i gibridov ozimoj pshenicy [Showing features of the PPD genes effects on the development pace of winter varieties and hybrids]. Faktory Jeksperimental'noj Jevoljucii Organizmov 8, 38–42 (in Russian).

Надійшла до редколегії 19.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 230–233.

doi:10.15421/011628

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

UDC 661.162.65:(581.1+582.926.2)

The use of antigibberelins with different mechanisms of action on morphogenesis and production process regulation in the plant *Solanum melongena* (Solanaceae)

V.G. Kuriata, V.V. Rohach, T.I. Rohach, T.V. Khranovska

Vinnitsa State Pedagogical University named after Mykhailo Kotsyubynskyi, Vinnitsa, Ukraine

The influence of antigibberelin on the growth, development and productivity of eggplant was investigated. It was established that the use of tebuconazole and chlormequat chloride is a highly effective tool for regulation of morphogenesis and productivity of eggplant. We found that retardants slowed the growth of plants, and increased the number of leaves and leaf area and dry substance weight of the whole plant. Under the influence of Esfon ethylene producers the inhibition of the growth process was not accompanied by increase of the number, weight and area of leaves. Antigibberelin agents caused the thickening of chlorenchyma and the growth of the columnar cells and cell sizes of spongy parenchyma. Under the action of agents the thickness of the upper and lower epidermis of the leaf increased. As a result of mesostructural and morphometric changes of leaf structure under the influence of retardants the leaf index and specific leaf surface density increased. The growth inhibitory agents increased the chlorophyll content in leaves and caused the growth of chlorophyll index in crops. Retardants reduced the content of sugar and starch in leaves because of their enhanced outflow to fruits, the amount of which was predicted to be greater. Under the influence of Esfon the flow of carbohydrates to the acceptor areas was slower. The use of retardants of triazole and onium origin positively influenced the formation of productivity elements of the culture, which led to increase in the fruit yield. The use of tebuconazole was found to be the most effective.

Keywords: eggplant; morphogenesis; mesostructure; photosynthetic structure; retardants; carbohydrates; productivity

Застосування антигібберелінів із різним механізмом дії для регуляції морфогенезу та продукційного процесу у рослин *Solanum melongena* (Solanaceae)

В.Г. Кур'ята, В.В. Рогач, Т.І. Рогач, Т.В. Храновська

Вінницький державний педагогічний університет імені Михайла Коцюбинського, Вінниця, Україна

Досліджували вплив антигібберелінових препаратів на ріст, розвиток, листковий апарат, його мезоструктурну організацію та питому поверхневу щільність листка, ценотичні показники насаджень і продуктивність культури баклажанів. Застосування тебуконазолу та хлормекватхлориду – високоефективний засіб регуляції морфогенезу та продуктивності баклажанів. Препарати гальмували ріст рослин, збільшували кількість і площу листків, масу сирої речовини листків і масу сухої речовини цілої рослини. За дії етиленпродуцента есфону гальмування ростових процесів не супроводжувалося зростанням кількості, маси та площі листків. Препарат також зменшував суху масу всієї рослини порівняно з контролем. Есфон, тебуконазол і хлормекватхлорид зумовлювали потовщення хлоренхіми та зростання об'єму клітин стовпчастої та розмірів клітин губчастої паренхіми. За дії препаратів зростала товщина верхнього та нижнього епідермісу листка. Наслідком мезоструктурних і морфометричних змін листкового апарату за впливу ретардантів тебуконазолу та хлормекватхлориду стало підвищення питомої поверхневої щільності листка та листкового індексу насаджень баклажанів. Усі рістінгібувальні препарати збільшували вміст суми хлорофілів (a + b) у листках і зумовлювали зростання хлорофільного індексу. Ретарданти тебуконазол і хлормекватхлорид зменшували вміст цукрів і крохмалю в листках внаслідок посиленого їх відтоку до плодів, яких на оброблених препаратами рослинах закладалося більше. За дії есфону відтік вуглеводів до акцепторних зон відбувався повільніше. Застосування триазолпохідного та онієвого ретардантів позитивно вплину-

Вінницький державний педагогічний університет імені Михайла Коцюбинського, вул. Острозького, 32, Вінниця, 21000, Україна
Vinnitsa State Pedagogical University named after Mykhailo Kotsyubynskiy, Ostrozhskogo Str., 32, Vinnitsa, 21000, Ukraine
Тел.: +38-098-594-48-32. E-mail: rogachv@ukr.net

ло на формування елементів продуктивності культури. За їх впливу відбувалося збільшення кількості плодів на рослині, зросла середня маса одного плоду та підвищувався урожай плодів з однієї рослини. Найефективніше застосування тебуконазолу. За його дії урожайність зросла на 11%. Обробка хлормекватхлоридом збільшила її на 7%.

Ключові слова: баклажан; мезоструктура; фотосинтетичний апарат; ретарданти; вуглеводи; продуктивність

Introduction

One of the most important tasks of modern phytophysiology is finding new ways and means of increasing the productivity of crops. The main objective in this regard is to optimize the implementation of the genetic potential of plants while minimizing adverse environmental factors during their ontogeny (Taran et al., 2014; Rogach and Rogach, 2015; Shevchuk and Kur'jata, 2015). More effective and purposeful management of plant productivity may be enabled by synthetic growth and development regulators, among them a prominent place is occupied by antigibberellin agents, retardants (Golunova, 2015; Tkachuk, 2015). It is known that the regulation of the donor-acceptor relations in the system of the whole plant is carried out through photosynthesis and growth function, and any natural or experimental change in the speed of growth processes accompanied by the restructuring of the photosynthetic apparatus. The use of growth regulators of inhibitory type allow the growth of certain plant organs to be delayed, which can result in possible redistribution of flows of assimilates to economically important tissues and organs (Kirizij et al., 2014; Poproc'ka, 2014).

The literature provides information on the use of antigibberellin drugs to optimize the production process for legumes (Golunova and Kur'jata, 2012), essential oils (Polyvanyj and Kur'jata, 2014), berry fruit (Moreira et al., 2011), vegetables (Tkachuk, 2015), decorative plants (de Campos, 2010) and industrial crops (Guljajeva and Kur'jata, 2013; Shevchuk and Kur'jata, 2015). However, the scientific literature does not contain data on the influence of antigibberellin growth regulators on morphogenesis and the productivity process in the eggplant. In this context, the aim of our investigation was to examine the influence of retardants with different mechanisms of action on growth, development and productivity of eggplants of the Almaz sort.

Materials and methods

Field experiments were carried out on the land of "Berzhan PG" Horbanivka village, Vinnytsia region, in 2013–2015 during the growing season. Aubergine seeds were sown in greenhouses on 03/03/2013, 05/03/2014 and 03/09/2015. The seedlings were planted on 05/22/2013, 29/05/2014 and 12/05/2015 by the belt method accotrding to the formula 80 + 50 + 50 × 25. The fertilizer $N_{50}R_{40}K_{30}$ was added. The land area was 33 m^2 fivefold repetition. The plants were treated in the morning using backpack sprayers OP-2 to complete wetting of leaves with 0.25% solution chlormequat chloride (CCC-750), 0.025% solution tebuconazole (EW-250) and 0.15% solution 2-chloroethylphosphonic acid (2-CEPA) in the budding 17/07/2013, 10/07/2014 and 19/07/2015. Control plants were sprayed with tap water.

Phytometric indicators (plant height, dry weight and raw material of plants, leaves, leaf area) were determined for 20 plants (Bala et al., 2013). Sampling of materials for the study of leaf mesostructure was conducted in the early phase of bulb growth. Mesostructure of leaf of the research plants was studied on fixed material. For its preservation a mixture of equal parts of ethyl alcohol, glycerine, water with 1% formalin was used. Determination of cell chlorenchyma and its thickness was performed with a microscope Mykmed-1 ocular micrometer MOV-1-15h. For analysis of mesostructure leaves were taken from the middle tiers (Bala et al., 2013). Determination of chlorophyll expended in fresh material was performed by the spectrophotometric method on a spectrophotometer SF-18 (Bala et al., 2013). During the growing season we determined the net productivity of photosynthesis, leaf surface index and chlorophyll index, specific leaf surface density, yield and yield structure (Bala et al., 2013). The content of the various forms of carbohydrates were determined by the Pochynok test. The yield was determined by counting and weighing from each site separately. The research results were treated statistically using the computer program Statistica 6.0. Single factor analysis of variance was used (difference between the mean values was calculated by Student's test, they were considered significant at $P < 0.05$) (Van Emden, 2008). The table shows the mean value and their standard errors.

Results and discussion

It was found out that antigibberelin drugs such as tebuconazole and chlormequat chloride prompted widespread changes in morphogenesis and performance of eggplants of the cultivar Diamond. We specifically studied the use of retardants tebuconazole, chlormequat chloride, which resulted in reduction of linear dimensions of plants at the end of the growing season by an average of 14–15% in the years of research (Golunova and Kur'jata, 2012; Shevchuk and Kur'jata, 2015; Tkachuk, 2015). Inhibition of plant growth was more intense when Esfon was used (Table 1).

Reduction in the height of the plants of eggplant under the influence of antigibberellin was accompanied by changes in the structure, size and functioning of vegetative and generative organs. Our studies found changes in the leaf apparatus. We found that processing the plants by Esfon caused a decrease in the number of leaves per plant (Golunova and Kur'jata, 2012; Kur'jata and Polyvanyj, 2015; Shevchuk and Kur'jata, 2015; Tkachuk, 2015).

Leaf area is one of the main morphometric parameters that significantly affect the performance of crops. Investigations have shown that treatment by Esfon reduced the leaf surface area, tebuconazole increased it and for the actions of the onium retardants chlormequat chloride the figure only tended to increase (Golunova, 2015; Kur'jata and Polyvanyj, 2015; Tkachuk, 2015). An important indicator of plantations is the cyanotic index of leaf surface. The leaf index increased during processing by tebuconazole, and with the application of Esfon it decreased, while chlormequat chloride did not significantly change it.

Table 1

Morphological characteristic of plants of eggplant of the cultivar Diamond for actions of retardants (fruit formation phase, the average data for 2013–2015, n = 20)

Variant of experiment	Control	2-CEPA	EW-250	CCC-750
Plant height, cm	54.6 ± 2.68	39.7 ± 1.89*	46.4 ± 2.21*	47.1 ± 2.28*
Number of leaves on a plant, units	88.7 ± 4.12	70.1 ± 3.42*	103.1 ± 5.0*	95.2 ± 4.71
The mass of raw leaf material, g	141 ± 6.9	92 ± 4.5	186 ± 9.1	179 ± 8.0
Leaf area, cm^2	6179 ± 302	3298 ± 160*	7526 ± 367*	6989 ± 332
Leaf index, m^2/m^2	4.12 ± 0.181	2.20 ± 0.094*	5.01 ± 0.232*	4.66 ± 0.211
Specific leaf surface density, mg/cm^2	5.30 ± 0.222	6.17 ± 0.283*	6.02 ± 0.255*	6.13 ± 0.276*
Volume column parenchyma cells, mkm^3	3989 ± 246	5671 ± 233*	7657 ± 412*	6300 ± 298*
Length spongy parenchyma cells, μm	18.8 ± 0.89	27.1 ± 1.17*	26.8 ± 0.83*	27.3 ± 1.08*
The width of the spongy parenchyma cells, μm	9.6 ± 0.48	17.0 ± 0.71*	18.4 ± 0.77*	17.5 ± 0.66*
The thickness of the upper epidermis, μm	20.6 ± 0.91	21.2 ± 0.38	23.1 ± 0.51*	25.0 ± 0.78*
Chlorenchyma thickness, mm	155 ± 3.2	160 ± 3.5	169 ± 2.3*	162 ± 3.8
The thickness of the lower epidermis, μm	16.0 ± 0.65	21.0 ± 0.33*	20.8 ± 0.48*	22.9 ± 1.13*
The content of chlorophyll sum (a + b), %	0.495 ± 0.023	0.524 ± 0.026	0.576 ± 0.028*	0.548 ± 0.027
Chlorophyll index, g/m^2	1.13 ± 0.051	1.46 ± 0.067*	1.42 ± 0.065*	1.40 ± 0.063*
Weight of plant dry matter, g	109 ± 4.8	82 ± 3.9*	143 ± 7.0*	140 ± 6.4*
The net productivity of photosynthesis, $g/m^2 \cdot day$	10.1 ± 0.48	14.9 ± 0.69*	11.0 ± 0.50	10.4 ± 0.47
The weight of dry matter of fruit, g	42.6 ± 1.96	31.5 ± 1.51*	56.9 ± 2.69*	62.5 ± 3.03*
Number of fruit per plant, units	4.04 ± 0.183	3.58 ± 0.121*	4.66 ± 0.190*	4.27 ± 0.175
The average weight of a fetus, g	136 ± 3.1	142 ± 3.8	150 ± 4.2*	145 ± 4.0
Weight of the fruit from one plant, g	552 ± 26.9	520 ± 24.4	707 ± 32.0*	620 ± 30.0
The yield fruit, t/ha	36.4 ± 1.06	34.3 ± 1.33	46.6 ± 1.22*	40.9 ± 1.21*

Note: * – significant difference at $P < 0.05$.

A quantitative characteristic of the concentration of structural elements involved in the photosynthetic process is the specific surface density of leaves. We established that all antigibberellin drugs increased this figure by 14–16% due to changes in the mesostructure of the leaf (Kur'jata and Polyvanyj, 2015).

Processing plants using tebuconazole increased thickness of the main photosynthetic leaf tissue – chlorenchyma by 9%. Under the action of Esfon and chlormequat chloride there was a nonsignificant thickening of the leaf plates. The thickness of the upper and lower epidermis of the leaf significantly increased under the influence of retardants. At the same time, for the actions of the all inhibitors of gibberellin there was a significant increase in the volume and size of cells of columnar cells spongy parenchyma. These changes in the mesostructure of the leaf plates of eggplant exposed to the actions retardants can create conditions for increasing the photosynthetic activity of cultures (Golunova and Kur'jata, 2012; Tkachuk, 2015).

An important indicator that affects the productivity of plants is the content of chlorophyll in the leaves. Our results show that during the growing season the growth inhibitory drugs increased the amount of chlorophyll (a + b). However, the indicator significantly increased only after application of the tebuconazole (Kur'jata and Polyvanyj, 2015).

Given the growth of leaf surface and wet weight of leaves per plant exposed to the actions of retardants, it is expedient to determine this important coenotic parameter as an index of chlorophyll. Our results indicate that Esfon, tebuconazole and chlormequat chloride increased it to 29%, 26% and 24% respectively.

It is important in terms of efficiency of biological research on the productivity of plants to study the dynamics of dry matter accumulation of plants and net productivity of photosynthesis. We found that retardants increased plant dry weight compared with the control. However, the net photosynthetic productivity for the action of the tebuconazole and chlormequat chloride was virtually unchanged unlike Esfon (Golunova and Kur'jata, 2012; Kur'jata and Polyvanyj, 2015; Shevchuk and Kur'jata, 2015; Tkachuk, 2015).

Analysis of the data indicates a lower total content of carbohydrates (sugars + starch) in the leaves of the experimental plants in comparison with the control, which, in our opinion, points to more intensive outflow of assimilates to attraction centers – fruit. Despite the decline in sugar and starch per unit mass of the leaf in versions with both chlormequat chloride and tebuconazole, the total potential donor plants in these variants was higher due to increase in number, weight and leaf area. This led to increased productivity of the culture under the influence of drugs.

In the version with Esfon, which formed a lesser number of smaller fruits, outflow of carbohydrates was slowed, concentration remained higher compared to other retardants, and the content of the main reserve polysaccharide – starch was higher than in the control (Table 2).

Thus, slowing of the growth process and production of fewer fruits (basic acceptors of assimilates in the plant) under the influence of Esfon led to a slowdown of their outflow from the leaves. On the other hand, due to the formation of fewer leaves, their mass and the surface area of assimilating plants, formed less powerful potential donor plants. The consequence of these processes was a reduction in the productivity of the culture exposed to the action of ethylene producers.

We found that by processing plants with tebuconazole and chlormequat chloride the dry matter of fruit significantly higher than the control. The dynamics of laying and formation of the fruit on the plant were also positively influenced by the actions of the retardants. Their number in comparison with control increased by 15% and 6% respectively. Number of fruits per plant was decreased when

Esfon was used. However, the average fruit weight was significantly increased only by the action of tebuconazole (Golunova and Kur'jata, 2012; Kur'jata and Polyvanyj, 2015; Shevchuk and Kur'jata, 2015; Tkachuk, 2015).

Table 2

The impact of antigibberellin drugs on the contents of different forms of carbohydrates in the leaves of eggplant of the cultivar Diamond during the fruiting phase (% dry matter, average data for 2013–2015, n = 5)

Indicator	Total amount of sugar	Starch	Total amount of carbohydrate
Control	5.33 ± 0.212	2.62 ± 0.092	7.95 ± 0.319
2-CEPA	4.86 ± 0.183	2.81 ± 0.111	7.67 ± 0.280
EW-250	3.51 ± 0.120*	2.29 ± 0.088*	5.80 ± 0.227*
CCC-750	4.43 ± 0.154*	2.06 ± 0.064*	6.48 ± 0.243*

Note: * – significant difference at $P < 0.05$.

These changes in the quantitative indicators of performance elements of eggplants exposed to the action of retardants stimulated the growth of harvest fruit from one plant to 11% after treatment with tebuconazole and 7% after the application of chlormequat chloride. Thus, the weakening rate of growth processes in plants of eggplant of Diamond sort by inhibition of the activity of apical meristem influenced by gibberellin synthesis inhibitors contributed to the laying of more fruit per plant, and redistribution of excess plastic substancesto the generative organs – the fruits. At the same time, inhibition of apical meristem influenced retardants led to increasing of compensation activity of marginal leaf meristem, leading to an increase of leaf area and leaf thickening plates. Growth of chlorophyll in plants treated with the triazole based drug tebuconazole led to increase in the index of the chlorophyll and in conjunction with other positive changes in morphometry was a prerequisite for a substantial increase in crop productivity.

Conclusions

Antigibberellin agents with different mechanisms of action prompted widespread changes in morphogenesis and performance of eggplants of the Diamond sort. Tebuconazole and chlormequat chloride increased linear dimensions of research plants and the plant dry substance weight of the whole plant. The retardants tebuconazole and chlormequat chloride significantly increased the number of leaves on plants and the dry substance weight of the leaves. Under the influence of these agents the leaf area, leaf index and specific leaf surface density increased. Processing of tebuconazole. All antigibberellin agents have stimulated chlorenchyma sprawl, increased volume and size of columnar cells and spongy parenchyma cells, increased chlorophyll content and chlorophyllic index of crops. Under the influence of retardants sugar content and starch in leaves were reduced because of enhanced outflow to the fruits, which the plants treated with drugs laid more. Use of triazole-based and onium retardants had a positive impact on formation of elements of culture productivity, which led to increase in fruit yield increase. Application of tebuconazole was the most effective.

References

Bala, M., Gupta, S., Gupta, N.K., Sangha, M.K., 2013. Practicals in plant physiology and biochemistry. Scientific, Jodhpur.

de Campos, M.F., Backes, C., Roters, J.M.C., Ono, E.O., Rodrigues, J.D., 2010. Influence of growth retardants on the development of *Gladiolus communis* L. plants. Biotemas 23(3), 31–36.

Golunova, L.A., 2015. Dija hlormekvathlorydu na produktyvnist' ta jakist' nasinnja *Glycine max* L. Naukovi Zapysky Ternopil's'kogo Nacional'nogo Pedagogichnogo Universytetu. Serija Biologija 62, 68–72 (in Ukrainian).

Golunova, L.A., Kur'jata, V.G., 2012. Anatomo-morfologichni osoblyvosti roslyn soi' za kompleksnoi' dii' *Bradyrhizobium japonicum* i retardantiv. Naukovi Zapysky Ternopil's'kogo Nacional'nogo Pedagogichnogo Universytetu. Serija Biologija 52, 66–71 (in Ukrainian).

Guljajeva, G.B., Kur'jata, V.G., 2013. Fosforne zhyvlennja, fotosyntez i produktyvnist' cukrovogo burjaka za dii' biologichno aktyvnyh rechovyn [Phosphate nutrition, photosynthesis and productivity of sugar beet by the action of biologically active substances]. Interservis, Kyiv (in Ukrainian).

Kirizij, D.A., Stasyk, O.O., Prjadkyna, G.A., Shadchyna, T.M., 2014. Fotosintez: Assimiljacija CO_2 i mehanizmy ee reguljacii [Photosynthesis: CO_2 assimilation and the mechanisms of its regulation]. Logos, Kyiv (in Russian).

Kur'jata, V.G., Polyvanyj, S.V., 2015. Potuzhnist' fotosyntetychnogo aparatu ta nasinnjeva produktyvnist' maku olijnogo za dii' retardantu folikuru. Fyzyologyja Rastenyj i Genetyka 47(4), 313–320 (in Ukrainian).

Moreira, R.A., Moreira, R.C.A., Ramos, J.D., Silva, F.O.R., 2011. Regularidade da produção de tangerineiras ponkan submetidas ao raleio químico bianual. Revista Brasileira de Fruticultura 33, 235–240.

Nagashima, G.T., Santos, F.T., Miglioranza, E., 2011. Respostas de cultivares de algodão ao cloreto de mepiquat aplicado via embebição de sementes. Bragantia 70(1), 46–49.

Polyvanyj, S.V., Kur'jata, V.G., 2014. Vplyv sumishi treptolemu ta hlormekvathlorydu na produktyvnist' ta jakist' produkcii' maku olijnogo. Visnyk Lugans'kogo Nacional'nogo Universytetu Imeni Tarasa Shevchenka 8(1), 48–55 (in Ukrainian).

Poproc'ka, I.V., 2014. Zminy v polisaharydnomu kompleksi klitynnyh stinok sim'jadolej prorostkiv garbuza za riznoi' napruzhenosti donorno-akceptornyh vidnosyn v procesi prorostannja. Fyzyologyja Rastenyj i Genetyka 46(3), 190–195 (in Ukrainian).

Rogach, V.V., Rogach, T.I., 2015. Vplyv syntetychnyh stymuljatoriv rostu na morfofiziologichni harakterystyky ta biologichnu produktyvnist' kul'tury kartopli. Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 23(2), 221–224 (in Ukrainian).

Shevchuk, O.A., Kur'jata, V.G., 2015. Dija retardantiv na morfogenez, gazoobmin i produktyvnist' cukrovyh burjakiv [Effect of retardants on morphogenesis, interchange of gases and productivity of suger beet plants]. Nilan, Vinnycja (in Ukrainian).

Taran, N.J., Storozhenko, V.O., Bacmanova, L.M., Okanenko, O.A., Serga, O.I., Makarenko, V.I., 2014. Potuzhnist' rozvytku fotosyntetychnogo aparatu ta vrozhajnist' roslyn ozymoi' pshenyci za dii' benzylaminopurynu ta peroksydu vodnju. Fyzyologyja Rastenyj i Genetyka 46(5), 413–419 (in Ukrainian).

Tkachuk, O.O., 2015. Vplyv paklobutrazolu na anatomo-morfologichni pokaznyky roslyn kartopli. Naukovyj Visnyk Shidnojevropejs'kogo Nacional'nogo Universytetu Imeni Lesi Ukrai'nky 2, 47–50 (in Ukrainian).

Van Emden, H.F., 2008. Statistics for terrified biologists. Blackwell, Oxford.

Надійшла до редколегії 24.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 234–239.

doi:10.15421/011629

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 578.81+578.85/.86

Спектр вірусів, виділених із рослин *Pulsatilla pratensis* (Ranunculaceae) природної флори України

О.А. Шидловська[1], О.М. Андрійчук[2], Т.А. Компанець[2]

[1]Інститут мікробіології та вірусології імені Д.К. Заболотного НАН України, Київ, Україна
[2]Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

Робота присвячена скринінгу вірусів на рослинах природної флори України. Досліджено червонокнижну рослину *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. Із рослин *P. pratensis*, відібраних на території Канівського природного заповідника, виділено інфекційні вірусоподібні частинки діаметром 34, 36, 43, 47, 50 та 57 нм, які мали різне коло рослин-індикаторів. Віріони розміром 34–43 нм викликали некротичну та хлоротичну плямистість на *Chenopodium amaranticolor* Coste and Reyn., а 47–57 нм – некрози, хлорози та деформацію листкових пластинок на *Cucumis sativus* L. За допомогою рослин-індикаторів визначали інфекційну природу збудника, коло хазяїв, відокремили вірус із суміші змішаних вірусних інфекціq, визначали концентрацію вірусів у рослинах, а також встановлювали видову приналежність патогену. На рослинах-індикаторах спостерігали симптоми, характерні для вірусної інфекції: побуріння листкової пластинки, крапчастість, хлорози та некрози. Всі симптоми були системними та, ймовірно, викликаними різними вірусами. Нажаль, виділені віруси в рослинах-індикаторах накопичувалися у незначних концентраціях і швидко втрачали інфекційність, через що ми не мали змоги остаточно їх ідентифікувати та детально охарактеризувати. Припускаємо, що ці частки можуть належати бактеріофагові, а симптоми на рослинах *Ch. amaranticolor* викликав інший вірус. Для перевірки цього припущення у подальших дослідженнях зосередилися на одночасному виділенні вірусів рослин і бактеріофагів. Із кореневищ *P. pratensis* і навколокореневого ґрунту виділено чотири ізоляти бактеріофагів із довгими хвостовими відростками, різних за розмірами. Охарактеризовано біологічну (літичну) активність стосовно індикаторних бактерій, морфологію негативних колоній та білковий склад бактеріофагів. За результатами дослідження, фаги розділили на три підгрупи, що імовірно відповідають трьом різним видам вірусів. Результати аналізу поліпептидного складу можуть відображати певний еволюційний процес у популяції фагів, що мали спільного предка. Порівняння білків фагів різних хазяїв показує різноманіття молекулярних мас їх поліпептидів, до складу яких входить декілька десятків білків. Отримані результати закладають основу для вивчення розповсюдження окремих вірусів у природі, визначення їх взаємозв'язків у біоценозах.

Ключові слова: віруси рослин; бактеріофаги; електронна мікроскопія

The spectrum of viruses isolated from *Pulsatilla pratensis* (Ranunculaceae) a native plant of Ukraine

O.A. Shydlovska[1], E.N. Andriychuk[2], T.A. Kompanets[2]

[1]Danylo Zabolotny Institute of Microbiology and Virology of NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine
[2]Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

The article is devoted to virus screening of wild plants of Ukraine's flora. The object of the research is the Red Book plant *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill., which grows on the territory of Kanev Nature Reserve. Isolated isometric infectious virus-like particles with diameters of 34, 36, 43, 47, 50 and 57 nm were isolated from selected plants of *P. pratensis*. In our research, determination of the infectious nature of the pathogen, host range, concentration of viruses in plants, species identity and virus isolation from the mixture in mixed viral infections were carried with using indicator plants. The typical viral symptoms were observed on indicator plants: browning of the leaf plate, mottling,

Інститут мікробіології і вірусології імені Д.К. Заболотного НАН України, вул. Академіка Заболотного, 154, Київ, 03680, Україна
Danylo Zabolotny Institute of Microbiology and Virology of NAS of Ukraine, Acad. Zabolotny Str., 154, Kyiv, 03680, Ukraine

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, Київ, 01601, Україна
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Volodymyrska Str., 64/13, Kyiv, 01601, Ukraine
Tel.: +38-067-504-55-49. E-mail: tarkompanets@gmail.com; aom502@ukr.net

chlorosis and necrosis. All symptoms were systemic and could be caused by a variety of viruse species. Virions with sizes from 34 to 43 nm produced the necrotic and chlorotic spotting on *Chenopodium amaranticolor* Coste and Reyn. On the other hand, virions with sizes from 47 to 57 nm produced the necrosis, chlorosis and deformation of the leaf plates on *Cucumis sativus* L. That is not typical for viruses previously discovered on *P. pratensis*. The viruses isolated in these plants viruses were cumulated in small concentrations and rapidly lost their infectivity. The number of isolated viruses was insufficient for their identification. Four bacteriophage isolates with long phage tails of different size were isolated from *P. pratensis* roots and radical soil. The biological (lytic) activity towards the tracer bacteria, the morphology of negative colonies, and bacteriophage protein structure were characterized. According to our research, it is possible to divide phages into three subgroups that probably correspond to three different types of viruses. Results of the polypeptide analysis may reflect an evolutionary process in a population of phages that had a common ancestor. Comparison of phage proteins of different hosts shows a variety of molecular weights of polypeptides comprising up to several dozens of proteins. The results of the current work lay the basis for studying the spread of viruses in nature and determination of their relationships in biocenoses.

Keywords: plant viruses; bacteriophages; electron microscopy

Вступ

Одним із підходів до виявлення вірусів рослин природної флори може бути тотальне виділення всіх вірусоподібних частинок із наступною їх перевіркою на фітопатогенність. Адже за скринінгового виділення вірусів рослин також можна виявити бактеріофаги, які населяють ризосферу рослин. Особливість подібного дослідження – те, що не завжди виділені віруси викликають симптоми захворювання на даних рослинах, так само, як і бактерії не завжди стають причиною розвитку фітопатології. Тому необхідне вивчення взаємозв'язку між рослинами, вірусами рослин та вірусами бактерій.

Останнім часом усе більше уваги приділяється вивченню видів рослин, занесених до Червоної книги України. Більшість із цих видів, на жаль, не можуть підтримувати чисельність своїх популяцій на постійному рівні у природній флорі. Їх чисельність і ареал постійно зменшуються. Цьому сприяє безліч факторів, зокрема, людський вплив (оскільки значна частина видів рослин має декоративне, економічне, лікарське чи ґрунтозахисне значення), зміни клімату, різноманітні забруднення атмосфери, гідросфери та літосфери, вплив інфекційних агентів (вірусів, бактерій та грибів).

До Червоної книги України занесено *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. (сон лучний) (Diduh, 2009). *P. pratensis* – лікарська, декоративна та отруйна рослина (Mártonfiová, 2004). Здавна рослини роду *Pulsatilla* використовували у східній медицині для лікування ентеритів, а також як протипухлинні та спазмолітичні засоби (Szentpéteri et al., 2007; Danova et al., 2009). Сон лучний володіє антивірусною активністю проти деяких патогенних вірусів людини, зокрема, вірусу грипу типу А, респіраторно-синцитіального вірусу, вірусу герпесу першого типу, людського риновірусу та інших (Glatthaar-Saalmuller and Fallier-Becker, 2001).

Одним із підходів до виявлення вірусів рослин природної флори може бути тотальне виділення всіх вірусоподібних частинок із наступною їх ідентифікацією. Muthukumar et al. (2009) дослідили тотальну РНК із вірусоподібних частинок, виділених із гомогенізату рослин природної флори. У ході аналізу вони встановили послідовності, що належать не лише вірусам рослин, а і вірусам бактерій, безхребетних тварин, і навіть вірусам людини та хребетних тварин. Крім того, виділено послідовності, що належать бактеріям і грибам. Загалом, за результатами такого тотального сиквенсу встановлено, що вірусні послідовності складають лише 9% загальної їх кількості, тоді як бактеріальні – 29%, і тільки на другому місці рослинні послідовності – 20%. Відсоток послідовностей тваринного походження та ретроелементів – по 5% кожний, найменше виявлено послідовностей грибкового походження (2%). Для 29% досліджених послідовностей достовірно встановити належність до будь-якої з перерахованих категорій не вдалося. Також існує 1% послідовностей, що мають еукаріотичне походження, але відмінні від рослинних, тваринних або грибних. Цікавий факт, що далеко не в усіх рослин, із гомогенату яких виділено послідовності вірусів рослин, виявлено симптоми захворювань, подібних до вірусних (Muthukumar et al., 2009).

Значення вірусних частинок полягає не лише у величезній їх кількості, а й у досить значному їх видовому різноманітті (Sandra Chibani-Chennoufi et al., 2004). Поряд із великим різноманіттям фітовірусів у природі, фаги – найчисельніші біологічні об'єкти на Землі, чисельність яких сягає 10^{31} частинок (Wommack and Colwell, 2000). Такf їх присутність у навколишньому середовищі обумовлює необхідність зміни ставлення до вивчення процесів в екосистемах (Weinbauer and Rassoulzadegan, 2004). Дослідження властивостей фагів різних хазяїв, присутніх одночасно у природі, дозволяє порівнювати їх між собою, всередині певних груп і між ними. Дослідження фагів різних родів бактерій та фітовірусів, які одночасно циркулюють у рослинних біоценозах, практично не проводилося. Виявлення властивостей фагів дикого типу та вірусів рослин – необхідний етап вивчення процесів з їх участю у зовнішньому середовищі (Jones et al., 2007).

Мета цієї статті – виявити вірусоподібні частинки з рослин *P. pratensis* природної флори України для їх наступної ідентифікації та характеристики.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкти досліджень – рослини *P. pratensis*, відібрані на території Канівського природного заповідника. Рослини відбирали за наявністю симптомів, подібних до вірусних, двічі в одних і тих самих точках з інтервалом один рік. Відібрано чотири зразки у 2014 році, пронумеровані 14-1, 14-2, 14-3, 14-4, та п'ять зразків у 2015 році, пронумеровані 15-1, 15-2, 15-3, 15-4 та 15-5.

Для біотестування використовували рослини-індикатори: *Chenopodium amaranticolor* Coste and Reyn. (лобода різнокольорова), *Datura stramonium* L. (дурман звичайний), *Cucumis melo* L. (диня звичайна), *C. sativus* L. (огірок посівний) та *Brassica rapa* L. subsp. *pekinensis* (капуста пекінська).

У дослідженні використали культури фітопатогенних бактерій, отримані з колекції музею Інституту мікробіології та вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України (відділ фітопатогенних бактерій).

Концентрацію та очищення вірусних препаратів проводили за стандартними методиками методом диференціального центрифугування. Морфологію віріонів вивчали методом трансмісійної електронної мікроскопії за допомогою електронного мікроскопа JEOL-1400 (Японія) за інструментального збільшення 40 000 та 60 000. Препарати контрастували 2% водним розчином уранілацетату (Budzanivska, 2009).

Для вирощування бактерій та титрування фагів використовували готові комерційні агаризовані живильні середовища на основі рибного гідролізату (виробник – Оболенськ, ГРМ-агар, ГРМ-бульйон). Концентрування та очищення фагів проводили методами високошвидкісного центрифугування у градієнті густини CsCl.

Для виділення бактеріофагів використано зразки рослин *P. pratensis* із симптомами бактеріального ураження (плямистість, некрози, гнилі, зів'янення та пожовтіння листя) та прикореневий ґрунт. Фаги виділяли шляхом прямого висіву. Титри визначали у бляшкотвірних одиницях на мл (БУО/мл) методом двошарового агару за Граціа (Adams, 1961).

Чисті лінії бактеріофагів отримували шляхом шестиразового пасивування з наступним виколюванням окремих негативних колоній. Отримані ізоляти фагів використовували надалі для накопичення їх у препаративних концентраціях і об'ємах.

Електрофоретичне дослідження поліпептидного складу білків фагів проводили методом Леммлі з використанням 14% роздільного та 5% концентрувального поліакриламідного гелю з подальшим забарвленням кумасі блакитним (Laemmli, 1970). Облік результатів електрофорезу проводили за допомогою програми TotalLab TL120 (Nonlinear Dynamics) (Peakall and Smouse, 2006).

Розраховували середні значення (m) та стандартне відхилення (SD) кожної характеристики.

Результати та їх обговорення

Інфекційність патогенів підтверджували методом біотестування. Оскільки характер реакції рослини залежить від її генетичної природи та типу інфекції, яка вноситься, у нашому дослідженні як рослини-індикатори використано види, які реагують на описані раніше з *P. pratensis* віруси. Перш, ніж інокулювати рослини-індикатори соком відібраних зразків, провели первинний скринінг останніх методом електронної мікроскопії. У подальшому використовували лише ті зразки, в яких виявили вірусоподібні частинки. У ході дослідження симптоми з'явилися лише на *Ch. amaranticolor*, інокульованих соком зі зразків 2014 року та *C. sativus*, інокульованих соком зі зразків 2015 року. На рослинах, уражених соком зі зразків 14-1 та 14-2, спостерігали подібні симптоми побуріння листкової пластинки, хлорози та некрози, що відрізнялися лише ступенем прояву. Рослини, уражені соком зі зразка 14-3, реагували крапчастістю, хлорозами та некрозами, а зі зразка 14-4 – лише слабкою крапчастістю. Патогени, виділені у 2015 році, не викликали жодних симптомів на *Ch. amaranticolor*, незважаючи на те, що точки відбору та ознаки ураження *P. pratensis* збігалися. На інокуляцію соком відібраних у 2015 році зразків, рослини *C. sativus* реагували переважно некротичною реакцією. Зокрема, інфекційні агенти зі зразка 15-1 викликали утворення дрібних некрозів, зі зразка 15-2 – хлоротичну та некротичну реакцію, 15-3 – слабке пожовтіння та некрози, 15-4 – пожовтіння по краю та деформації листкової пластинки, 15-5 – мозаїку, некрози та всихання листкової пластинки. Всі симптоми на рослинах-індикаторах були системними та не могли бути викликані вірусами *Cherry leaf roll virus*, *Arabis mosaic virus*, *Strawberry latent ringspot virus* або *Scrophularia mottle virus* (King et al., 2011). Проте розміри виділених патогенів значно перевищували розміри перелічених вірусів (рис. 1, 2).

Усі виділені частинки були ізометричними, проте відрізнялися розмірами. У зразках 14-1–14-3 діаметр частинок становив 57 ± 1, 47 ± 1 та 50 ± 2 нм. Потрібно зазначити, що віріони зі зразка 14-1, імовірно, мали складну будову. У зразку 14-4 виявлено вірусоподібну частинку ікосаедричної симетрії, розміром 107 ± 3 нм, що не характерно для фітовірусів.

Розміри частинок, виділених у 2015 році такі: у зразку 15-1 – 36 ± 1 нм, у 15-2 – 55 ± 2, у 15-3 – 43 ± 2 та 34 ± 1, у 15-4 – 43 ± 2, у 15-5 – 34 ± 1 нм. Незважаючи на подібність розмірів частинок у зразках 15-3, 15-4 та 15-5, імовірно, дані віруси не ідентичні. Адже їх симптоми на *C. sativus* відрізнялися. На жаль, виділені віруси в рослинах-індикаторах накопичувалися у незначних концентраціях і швидко втрачали інфекційність, через що ми не мали змоги остаточно їх ідентифікувати та детально охарактеризувати.

Таким чином, у зразках *P. pratensis* природної флори України виявлено ізометричні вірусоподібні частинки різного діаметра (34–57 нм). У відібраних у 2014 році зразках виявлено не характерні для вірусів рослин частинки, ікосаедричної симетрії діаметром 107 нм (рис. 1). Ми припускаємо, що ці частинки можуть належати бактеріофагові, а симптоми на рослинах *Ch. amaranticolor* викликав інший вірус, концентрація якого була незначною, нижче порога чутливості електронної мікроскопії. Для перевірки цього припущення у подальших дослідженнях зосередилися на одночасному виділенні вірусів рослин і бактеріофагів.

Бактеріофаги поширені в усіх екосистемах, де є бактерії (Vos et al., 2009). Еволюційний підхід дозволяє розглядати їх за впливу природного середовища, де важливі як титр фагів в екосистемі, так і щільність бактеріальної популяції та фізіологічний стан мікроорганізмів. Дослідження взаємодії у системі популяцій бактеріофагів і бактерій в умовах природного середовища дає можливість дослідити динаміку процесу взаємодії та розвитку популяцій, а також їх зв'язок із факторами навколишнього середовища (Clokie et al., 2011).

Для виділення бактеріофагів використовували рослини, змиви з навколокореневого ґрунту та кореневищ *P. pratensis*. Спектр літичної активності та титри виділених фагів визначали методом накапування на агар (отримання зон лізису). Всього виявлено п'ять ізолятів фагів (табл.).

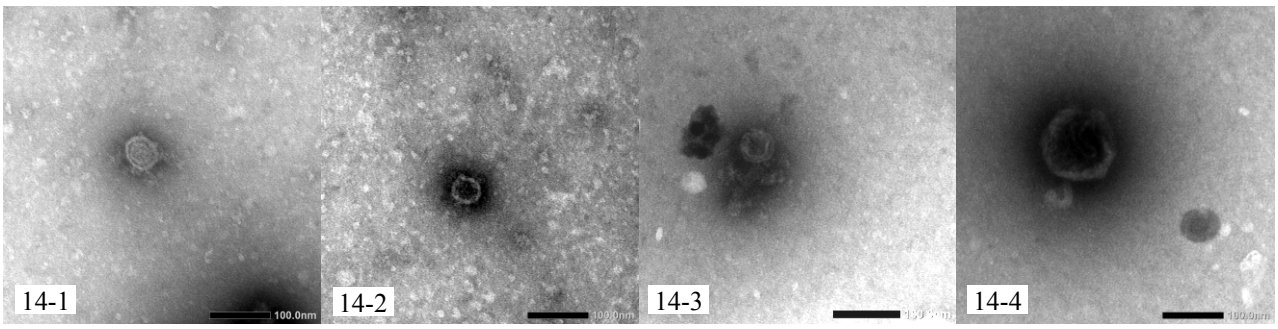


Рис. 1. Електронограма вірусоподібних частинок зі зразків 14-1 – 14-4

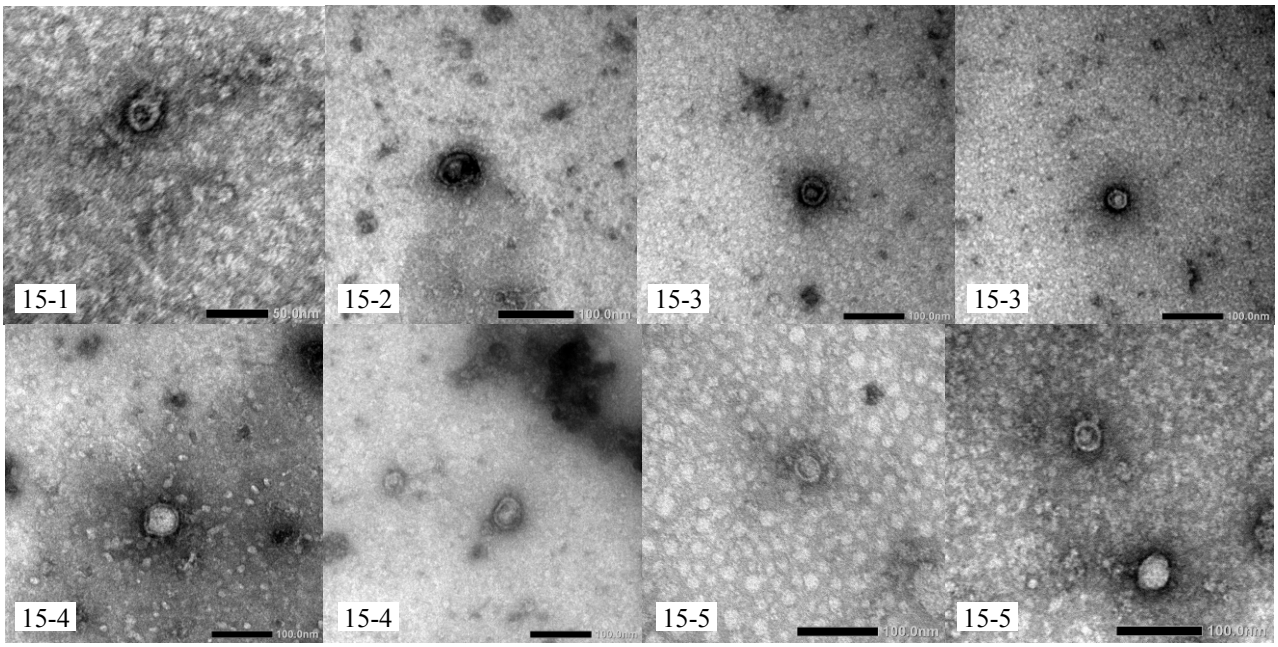


Рис. 2. Електронограма вірусоподібних частинок зі зразків 15-1 – 15-5

У результаті експерименту визначено чутливі бактерії для всіх зразків (*S. marcescens*), а також для зразків 1 та 5 (*P. fluorescens*). Фаги зі зразків на культурах бактерій накопичуються до таких титрів: зразок 1 на культурі *S. marcescens* – 10^6 БУО, на культурі *P. fluorescens* – 10^6 БУО; зразок 2 на культурі *S. marcescens* – 10^7 БУО; зразок 3 на культурі *S. marcescens* – 10^7 БУО; зразок 4 на культурі *S. marcescens* – 10^9 БУО; зразок 5 на культурі *S. marcescens* – 10^{11} БУО, на культурі *P. fluorescens* – 10^{11} БУО. Встановлено морфологію негативних колоній. На культурі *S. marcescens* усі фаги формували дуже дрібні бляшки з чіткими краями, на *P. fluorescens* бактеріофаги зі зразків 1 і 5 – дрібні бляшки з нечіткими краями.

Далі досліджували морфологію віріонів вірусів бактерій за допомогою методу електронної мікроскопії (King et al., 2011). Серед ізолятів переважали фаги з ікосаедричною голівкою та довгим хвостовим відростком. Діаметр голівки та довжина хвостового відростка варіювали (рис. 3). Найбільшими були віріони з голівкою діаметром 97 ± 2 нм і хвостовим відростком довжиною 157 ± 3 нм (зразок 2). Близькими за розмірами виявилися віріони фагів зі зразків 3 та 4, діаметр голівки та довжина хвостового відростка яких становили 84 ± 3 і 87 ± 2 нм та 83 ± 1 і 91 ± 1 нм, відповідно. У зразку 5 виявлено віріони двох типів: (1) із діаметром голівки 94 ± 2 і довжиною хвостового відростка 206 ± 4 нм та (2) із довжиною хвостового відростка 117 ± 1 і діаметром голівки 63 ± 4 нм.

Таблиця

Літична активність фагів до індикаторних бактерій

Індикаторні бактерії	Зразок 1	Зразок 2	Зразок 3	Зразок 4	Зразок 5
Pseudomonas syringae pv. tabaci	–	–	–	–	–
P. syringae pv. aptata	–	–	–	–	–
P. syringae pv. lachrymans	–	–	–	–	–
P. syringae pv. atrofaciens	–	–	–	–	–
P. syringae pv. syringae	–	–	–	–	–
P. savastanoi pv. phaseolicola	–	–	–	–	–
P. viridiflava	–	–	–	–	–
P. clororophis	–	–	–	–	–
P. alliicola	–	–	–	–	–
P. fluorescens	+	–	–	–	+
Xanthomonas axonopodis pv. beticola	–	–	–	–	–
Paenibacillus polymyxa	–	–	–	–	–
Erwinia carotovora	–	–	–	–	–
E. carotovora subsp. atroseptica	–	–	–	–	–
Pectobacterium carotovorum subsp. carotovorum	–	–	–	–	–
Clavibacter michiganensis subsp. sepedonicus	–	–	–	–	–
Serratia marcescens L-2	+	+	+	+	+

Примітки: «–» – відсутність, «+» – наявність зон лізису.

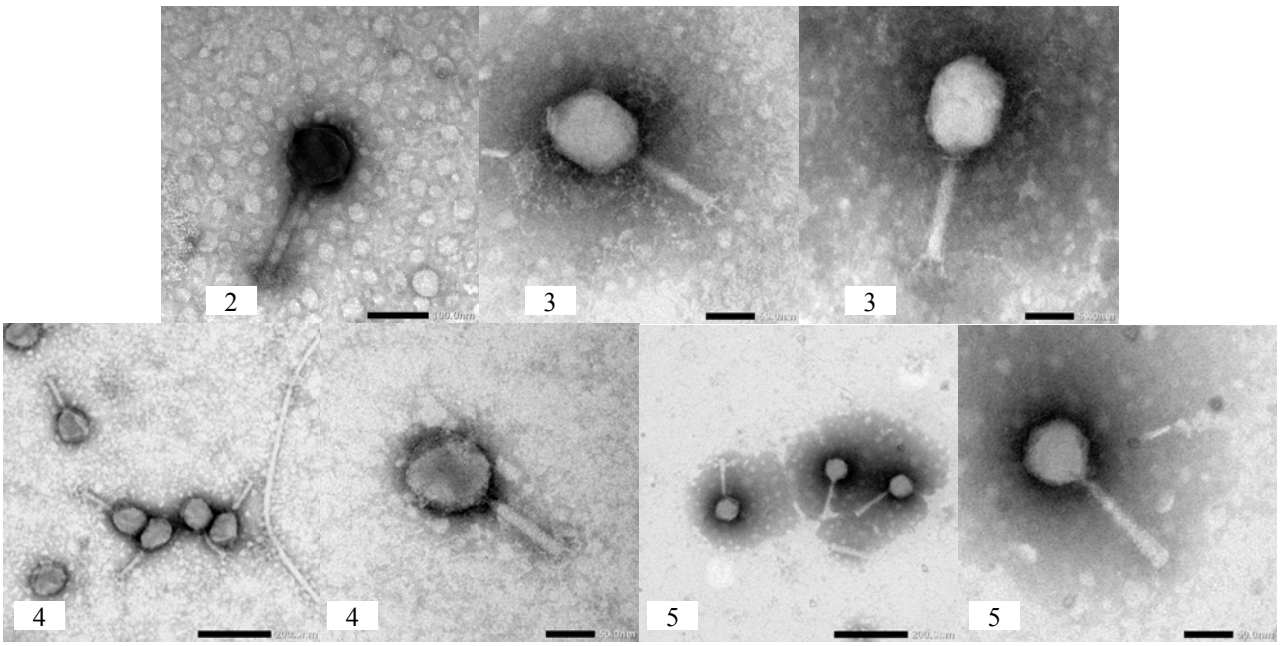


Рис. 3. Електронограма бактеріофагів зі зразків 2–5

Під час дослідження зразків за допомогою ЕМ виділено чотири морфотипи бактеріофагів, які різнилися за розмірами. У подальшому використано лише чотири зразки (1, 3, 4 та 5). Для порівняння білкового складу отриманих і очищених ізолятів фагів проведено електрофорез білків, результати якого наведено на рисунку 4.

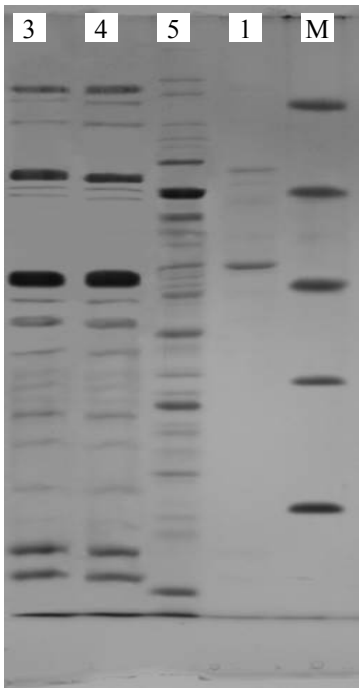


Рис. 4. Електрофореграма білків бактеріофагів із відібраних зразків: цифрами позначено номери зразків; М – маркери 66, 45, 36, 24 та 14,2 кДа

Визначення білкового складу віріонів дало можливість установити їх специфічні особливості. Бактеріофаги зі зразків різнилися своїм білковим складом. Ізоляти зі зразків 3 та 4 мали подібний білковий склад. Інші зразки відрізнялися як від попередніх, так і між собою. У зразках 3 та 4 виявлено 19 білків, у зразку 5 – 25 білків, у зразку 1 – 4 білки. Припускаємо, що вплив на фагів могли мати перші пасажі на певних бактеріях-хазяях. Як видно з наведеної на рисунку 4 електрофореграми, за білковим складом фаги утворювали три умовні підгрупи, відповідно до штаму, на якому вони виділені (першу групу утворили зразки 3 та 4). Значні відмінності спостерігали у 1- та 5-му зразках (в основному за складом мінорних поліпептидів). Різноманіття структурних білків характерне для вірусів мікроорганізмів, до складу яких може входити до декількох десятків білків. Таке різноманіття характерне, в першу чергу, для таких складноорганізованих фагів, як Т-парні (Kruger and Bickle, 1983). У той же час для вірусів рослин, навпаки, частіше за все характерна наявність єдиного структурного білка. Електрофорез білків досліджуваних фагів показав їх неоднорідність.

Таким чином, різні ізоляти фагів, виділені на одній фітопатогенній бактерії, мають подібний білковий склад за кількістю білків та їх молекулярною масою.

Висновки

Проведено скринінг вірусів на рослинах *P. pratensis* природної флори України. Встановлено наявність змішаної інфекції у рослин, зумовленої вірусними та бактеріальними патогенами. Описано морфологію вірусів рослин і бактеріофагів, виділених зі зразків *P. pratensis* із патологіями вірусної та бактеріальної етіології.

Виділені віруси рослин ідентифікувати та детально охарактеризувати не вдалося, оскільки існуючі тест-системи розроблялися до вірусів культурних рослин. Важко оцінити все різноманіття вірусів певного виду рослин, адже віруси, які циркулюють у природній флорі, залишаються практично недослідженими.

З огляду на це, вважаємо доцільним проводити комплексне вивчення вірусів рослин та вірусів бактерій. Проведене таким чином дослідження може мати вагомий вплив на подальший розвиток вірусологічної науки, стати поштовхом до розширення нашого уявлення про всесвіт вірусів.

Бібліографічні посилання

Adams, M., 1961. Bakteriofagi [Bacteriophage]. Medgiz, Moscow (in Russian).

Budzanivska, I.H., 2009. Diahnostyka virusnykh infektsii [Diagnosis of viral infections]. Ukrainskyi Fitosotsiolohichnyi Tsentr, Kyiv (in Ukrainian).

Clokie, M.R.J., Millard, A.D., Letarov, A.V., Heaphy, S., 2011. Phages in nature. Bacteriophage 1, 31–45.

Danova, K., Bertoli, A., Pistelli, L., Dimitrov, D., Pistelli, L., 2009. *In vitro* culture of Balkan endemic and rare *Pulsatilla* species for conservational purposes and secondary metabolites production. Botanica Serbica 33(2), 157–162.

Diduh, Y.P., 2009. Chervona knyga Ukrajiny. Roslynnyi svit [Red Book of Ukraine. Flora]. Globalkonsalting, Kyiv (in Ukrainian).

Glatthaar-Saalmuller, B., Fallier-Becker, P., 2001. Antiviral action of *Euphorbium compositum* and its components. Forsch Komplementarmed Klass Naturheilkd 8(4), 207–212.

Jones, J.B., Jackson, L.E., Balogh, B., 2007. Bacteriophages for plant disease control. Annu. Rev. Phytopathol. 45, 245–262.

King, A.M.Q., Adams, M.J., Carstens, E.B., Lefkowitz, E.J. (Eds.), 2011. Virus taxonomy. Classification and nomenclature of viruses. Ninth report of International Committee on the Taxonomy of viruses. Academic Press, San Diego.

Kruger, D.H., Bickle, T.A., 1983. Bacteriophage survival: Multiple mechanisms for svoiding the deoxiribonucleic acid restribution system of their hosts. Microbiol. Rev. 47(3), 345–360.

Laemmli, U., 1970. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. Nature 5259, 680–685.

Mártonfiová, L., 2004. Karyotype studies in *Pulsatilla zimmermannii*. Biologia Bratislava 59(1), 61–64.

Muthukumar, V., Melcher, U., Pierce, M., Wiley, G.B., Roe, B.A., Palmer, M.W., Thapa, V., Ali, A., Ding, T., 2009. Non-cultivated plants of the Tallgrass Prairie Preserve of northeastern Oklahoma frequently contain virus-like sequences in particulate fractions. Virus Res. 141, 169–173.

Peakall, R., Smouse, P., 2006. GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Mol. Ecol. Notes. 6, 288–295.

Chibani-Chennoufi, S., Bruttin, A., Dillmann, M.-L., Brüssow, H., 2004. Phage-host interaction. Ecological Perspective Journal of Bacteriology 186(12), 3677–3686.

Szentpéteri, J.L., Szegö, B., Szente, S., 2007. Biogeographical studies and taxonomic review of *Pulsatilla pratensis* var. *flavescens*. Acta Bot. Hung. 49, 163–178.

Vos, M., Birkett, P.J., Birch, E., Griffiths, R.I., Buckling, A., 2009. Local adaptation of bacteriophages to their bacterial hosts in soil. Science 325, 833.

Weinbauer, M., Rassoulzadegan, F., 2004. Are viruses driving microbial diversification and diversity? Environ. Microbiol. 6(1), 1–11.

Wommack, K.E., Colwell, R.R., 2000. Virioplankton: Viruses in aquatic ecosystems. Microbiol. Mol. Biol. Rev. 64, 69–114.

Надійшла до редколегії 21.03.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1), 240–248.

doi:10.15421/011630

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 574.4:591.9(253)+592:591.55

Вплив потужності підстилки на структуру підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони України

В.В. Бригадиренко

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна

Підстилка в лісовій екосистемі одночасно виступає і як трофічний субстрат, і як середовище існування мезофауни. У підстилці степових лісів інтегрується більшість типів консортивних зв'язків лісової екосистеми, а отже, її потужність не може не відігравати істотної ролі у функціонуванні екосистеми. Вплив потужності підстилки на підстилкову мезофауну досі проаналізований лише для окремих типів лісових екосистем степової зони. Безхребетних збирали ґрунтовими пастками за стандартною методикою в широколистяних лісах Миколаївської, Запорізької, Дніпропетровської, Донецької та Харківської областей, розташованих на різних частинах геоморфологічного профілю, у різних умовах зволоження, мінералізації, механічного складу ґрунту, зімкненості крон дерев і трав'янистих рослин. Сумарна чисельність мезофауни зростає (переважно за рахунок сапрофагів) за товщини підстилки понад 40 мм порівняно з лісовими екосистемами із фрагментарною та середньопотужною підстилкою. Кількість видів підстилкової мезофауни теж збільшується (переважно за рахунок зоофагів) у середньому з 11–23 до 38 видів за зростання потужності підстилки понад 40 мм. Індекси різноманіття Шеннона та Пілоу не мають певної тенденції змін у градієнті потужності підстилки. Оптимальна структура домінування зареєстрована на ділянках із максимальною потужністю лісової підстилки. Частка великих за розмірами тіла видів достовірно не змінюється у градієнті потужності підстилки. Якісний склад фауни у варіантах із потужною підстилкою достовірно змінюється, у першу чергу, за рахунок зростання кількості видів Carabidae. Таким чином, структура мезофауни у градієнті потужності підстилки степових широколистяних лісів у цілому залишається досить стабільною. Зменшення чисельності окремих таксономічних груп найчастіше компенсується зростанням чисельності інших таксонів подібної розмірної групи чи трофічної спеціалізації.

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

Influence of litter thickness on the structure of litter macrofauna of deciduous forests of Ukraine's steppe zone

V.V. Brygadyrenko

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

The litter in a forest ecosystem acts as a trophic substrate, and at the same time it is the environment for litter invertebrates. But despite this fact, there has been very little research conducted on the influence of litter thickness on the structure of litter macrofauna. The litter of steppe forests contains most types of integrated communities of forest ecosystems. This means that its thickness cannot avoid playing a significant role in the functioning of the ecosystem. Following to the standard methodologies, Invertebrates were collected using pit-fall traps in deciduous forests of Nikolaev, Zaporizhzhya, Dnipropetrovsk, Donetsk and Kharkiv oblasts, which are characterized by different types of geomorphological profile, different moisture conditions, soil salinity, tree crown and herbaceous vegetation density, soil texture and other factors. The total number of macrofauna increases in conditions where litter thickness exceeds 40 mm in comparison with forest ecosystems with fragmented and average capacity litter. The number of litter macrofauna species also increases from 11–23 to 38 species on average when litter thickness increases to more than 40 mm. The Shannon and Pielou diversity indexes show no definite tendencies to change in relation to changing degrees of litter thickness. At sites of greater thickness of the litter layer, the corresponding increase in the absolute number of litter mesofauna invertebrates is mostly due to saprophages, and the increase the number of species – due to zoophages. The optimum structure of domination was observed at sites with maximum thickness of litter. The proportion of large species shows no

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, пр. Гагаріна, 72, Дніпропетровськ, 49010, Україна
Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Gagarin Ave., 72, Dnipropetrovsk, 49010, Ukraine
Tel.: +38-050-939-07-88. E-mail: brigad@ua.fm

statistically significant change in relation to variations in litter thickness. The qualitative compound of the fauna at sites with thick litter changes mainly due to an increase in the number of Carabidae species.

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

Вступ

Підстилка в лісовій екосистемі одночасно виступає і як трофічний субстрат, і як середовище існування мезофауни. У підстилці інтегрується більшість типів консортивних зв'язків лісової екосистеми, а отже її потужність не може не відігравати істотної ролі у функціонуванні екосистеми (Kunah et al., 2014). На жаль досліджень, присвячених аналізу впливу потужності підстилки на різні характеристики підстилкової мезофауни, мало (Brygadyrenko and Solovjov, 2007; Brygadyrenko and Komarov, 2008; Kulbachko et al., 2011; Moroz et al., 2011; Faly and Brygadyrenko, 2014; Zhukov, 2015a, 2015b). У попередніх статтях автора за стандартною методикою проаналізовано зміни структури підстилкової мезофауни за впливу зімкненості крон дерев, покриття трав'янистого ярусу, механічного складу ґрунту (Brygadyrenko, 2004, 2014a, 2014b, 2015a, 2015b, 2016). Вплив потужності підстилки для широколистяних лісів степової зони на мезофауну досі проаналізований лише для окремих типів лісових насаджень.

Мета цієї статті – оцінити вплив потужності підстилки на основні характеристики, трофічну, розмірну та таксономічну структуру підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони України.

Матеріал і методи досліджень

Безхребетних збирали за стандартною методикою, описаною у попередніх публікаціях автора (Brygadyrenko, 2014a, 2014b, 2015a). Обстежено 339 пробних ділянок природних широколистяних лісів на території Миколаївської, Запорізької, Дніпропетровської, Донецької та Харківської областей; їх розподіл за місцеперебуваннями наведений у статті Brygadyrenko (2015b). Досліджені ліси розрізняються (Belgard, 1950, 1971; Grytsan, 2000; Tsvetkova et al., 2016) положенням на геоморфологічному профілі (заплавна, аренна, солонцево-солончакова та надзаплавні тераси малих річок і Дніпра), умовами зволоження (від гігрофільного до мезоксерофільного), мінералізацією ґрунтового профілю (від низького до високого), зімкненістю крон дерев (від близько 20% до майже 100%) і трав'янистих рослин (від повної відсутності трав'яного ярусу до майже 100% покриття ґрунту рослинами), механічного складу ґрунту (від легких піщаних до важких глинистих ґрунтів). Обстежені лісові екосистеми представлені всіма градаціями з градієнтів зазначених екологічних факторів. Підстилка утворена різними деревними породами, насамперед дубом звичайним, ясенем ланцетолистим, липою серцелистою, робінією псевдоакацією, осикою звичайною. Детальнішу характеристику флори наведено у статті Brygadyrenko (2015b), характеристику видів рослин – у працях Belgard (1950, 1971), Mosyakin and Fedoronchuk (1999), Tarasov (2005), Ostapko et al. (2010)). Через швидше розкладання мікроорганізмами та безхребетними тваринами чагарникові та трав'янисті рештки у складі підстилки представлені менше, ніж фрагменти листя та гілок дерев.

Результати досліджень проаналізовано стандартними методами варіаційної статистики. На діаграмах для кожної характеристики показано медіану (маленький квадрат у центрі прямокутника), перший і третій квартилі (верхня та нижня межі прямокутника), 95% вірогідний інтервал (вертикальні лінії над і під прямокутником), викиди (показані зірочками або маленькими окружностями). У тексті статті для різних характеристик мезофауни наведено медіану певних характеристик. Достовірність відмінності оцінено із застосуванням однофакторного дисперсійного аналізу (ANOVA). Відмінності між вибірками вважали достовірними за $P < 0,05$.

Результати та їх обговорення

Основні характеристики. Сумарна чисельність мезофауни достовірно зростає за умов товщини підстилки понад 40 мм (162 екз./100 пастко-діб) порівняно з лісовими екосистемами із фрагментарною та середньопотужною підстилкою (18–86 екз./100 пастко-діб, рис. 1*а*). Кількість видів підстилкової мезофауни теж достовірно збільшується з 11–23 до 38 видів за умов зростання потужності підстилки до понад 40 мм (рис. 1*б*). Індекси різноманіття Шеннона та Пілоу (рис. 1*в*, *г*) не мають певної тенденції змін у градієнті потужності підстилки.

Трофічна структура. Відносна чисельність фітофагів і зоофагів достовірно не змінюється залежно від потужності підстилки (рис. 2*а*, *в*). Натомість відносна чисельність сапрофагів має тенденцію до збільшення з 18–29% за потужності підстилки менше 20 мм до 68% за потужності понад 40 мм (рис. 2*б*), а поліфагів, навпаки, до зменшення з 44–62% за потужності менше 20 мм до 12% за потужності понад 40 мм (рис. 2*г*). Тобто при збільшенні потужності підстилкового шару нарощування чисельності підстилкової мезофауни спостерігається переважно за рахунок сапрофагів, що власне і споживають рослинні рештки, серед яких переміщуються.

У градієнті потужності підстилки спостерігається достовірне зростання кількості видів усіх чотирьох проаналізованих трофічних груп (рис. 3). При цьому найсуттєвіше при збільшенні потужності підстилки з 0–20 до понад 40 мм у широколистяних лісах степової зони зростає кількість видів зоофагів: із 4–5 до понад 16 видів (рис. 3*в*). В аналогічних умовах кількість видів фітофагів збільшується з 1 до 5, сапрофагів – з 1 до 8, поліфагів – з 4 до 8 (рис. 3*а*, *б*, *г*).

Структура домінування. Оптимальна структура домінування з максимальною кількістю рідкісних видів (27) зареєстрована на ділянках із найпотужнішою лісовою підстилкою (понад 40 мм, рис. 4*д*). Висока кількість рідкісних видів (8), як і низька частка масових (рис. 4*в*) спостерігаються також за умов середньої потужності підстилки (20–29 мм). Найбільше відхиляється від еталонної структура домінування підстилкової мезофауни на ділянках зі слабко розвиненим підстилковим шаром,

потужністю менше 20 мм (рис. 4*а*, *б*): у цих екосистемах медіана кількість рідкісних видів (менше 1,5% за чисельністю) не перевищує 3, кількість середніх за чисельністю видів також низька.

Розмірна структура. Частка найменшої розмірної групи (менше 4 мм довжини тіла) у варіантах із потужністю підстилки понад 20 мм не перевищує 9% (рис. 5*в*, *г*, *д*), у той час, як у варіантах із тонким шаром органічних залишків на поверхні ґрунту частка цієї розмірної групи в мезофауні перебуває на рівні 14–37% (рис. 5*а*, *б*). Максимальна висота піка для розмірної групи 4–7 мм (61–67%) реєструється на ділянках із потужним шаром підстилки (понад 30 мм, рис. 5*г*, *д*). Частка великих за розмірами видів (понад 20 мм довжини тіла) за їх відносною чисельністю достовірно не змінюється у градієнті потужності підстилки. Максимальний відсоток середніх розмірних класів (8–11 та 12–15 мм довжини тіла) зареєстрований в умовах середньої потужності підстилки (рис. 5*в*).

Якісний склад розмірної структури мезофауни (рис. 6) менше змінюється у градієнті потужності підстилки, ніж співвідношення розмірних груп підстилкових безхребетних за їх чисельністю (рис. 5). Максимальна кількість видів для розмірних груп менше 4 та 4–7 мм довжиною тіла зареєстрована у широколистяних лісах степової зони із потужним шаром підстилки – понад 40 мм (7 та 14 видів відповідно, рис. 6*д*). В інших варіантах медіана кількості видів для цих розмірних груп не перевищує 3 та 10 видів відповідно (рис. 6*а*, *б*, *в*, *г*). Кількість видів інших розмірних класів підстилкової мезофауни у градієнті потужності підстилки достовірно не відрізняється.

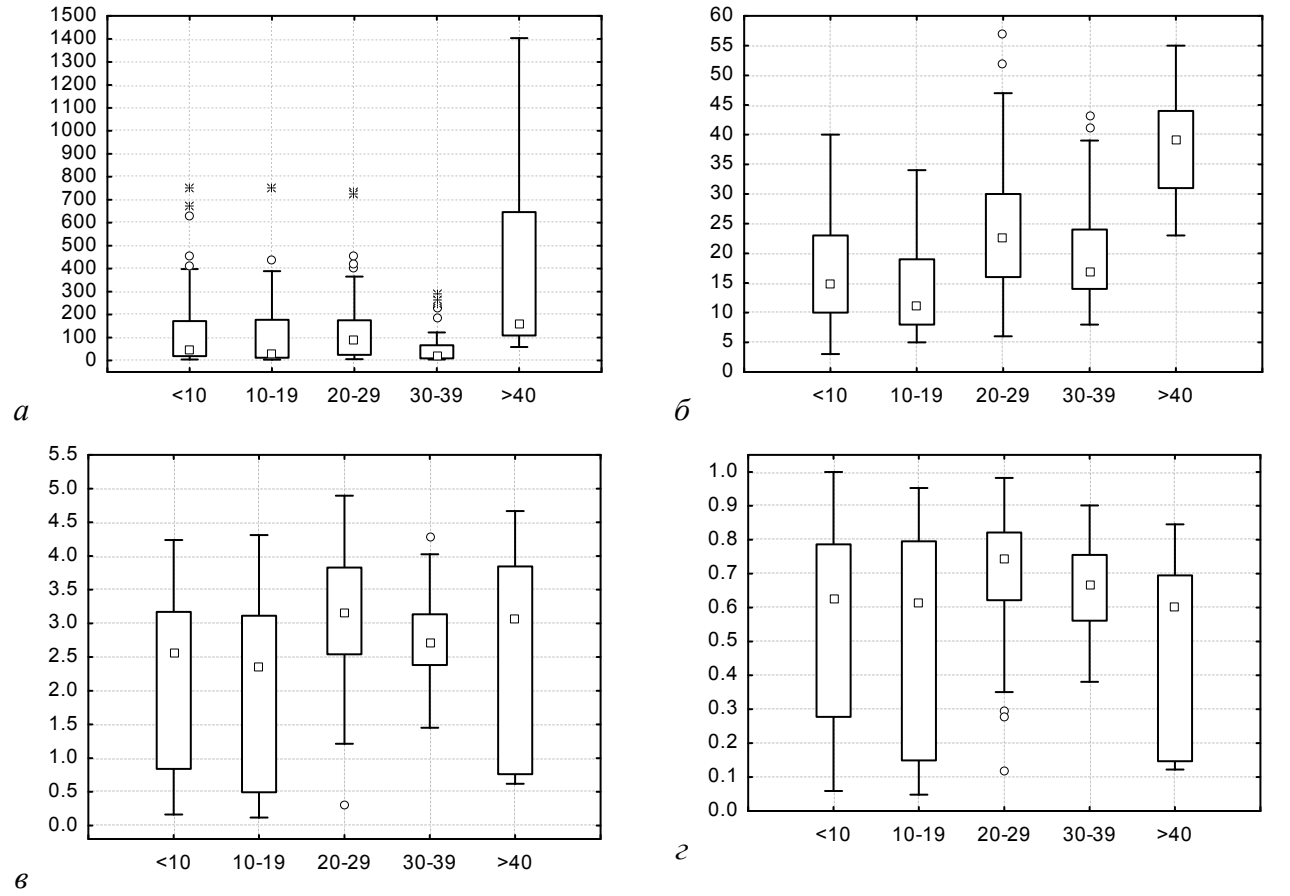


Рис. 1. Основні характеристики підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від товщини підстилки: *а* – сумарна чисельність (екз./100 пастко-діб), *б* – кількість видів, *в* – індекс Шеннона (біт), *г* – індекс Пілоу (біт); по осі абсцис – потужність підстилки (мм), по осі ординат – значення характеристик

Таксономічна структура. Якісний склад таксономічної структури у варіантах із потужною підстилкою достовірно змінюється у першу чергу за рахунок зростання кількості видів Carabidae (із 3–4 видів за потужності до 40 мм до 9 видів у варіантах із потужністю підстилки понад 40 мм, рис. 7*д*). Зростання потужності підстилки зумовлює також поступове збільшення кількості видів Lycosidae та Formicidae (рис. 7*в*, *г*, *д*). Набагато помітніші зміни таксономічної структури відмічаються за відносною чисельністю (рис. 8). Відносна чисельність Isopoda максимуму (53% мезофауни, рис. 8*д*) досягає у широколистяних лісах із надпотужною (понад 40 мм) підстилкою. Домінує ця група також в умовах потужної підстилки (30–39 мм) – 34% (рис. 8*г*). За умов потужності підстилки менше 30 мм (рис. 8*а*, *б*, *в*) медіана відносної чисельності цієї таксономічної групи перебуває у межах 7–12%. Відносна чисельність Formicidae максимальна за умов фрагментарної та тонкої підстилки (до 20 мм, рис. 8*а*, *б*) – медіана дорівнює 27–42%. У широколистяних лісах із потужнішим підстилковим горизонтом (понад 20 мм, рис. 8*в*, *г*, *д*) медіана відносної чисельності цієї родини зменшується до 6–12% від сумарної чисельності мезофауни. Відносна чисельність інших домінантних родин і рядів у градієнті потужності підстилки залишається без достовірних змін.

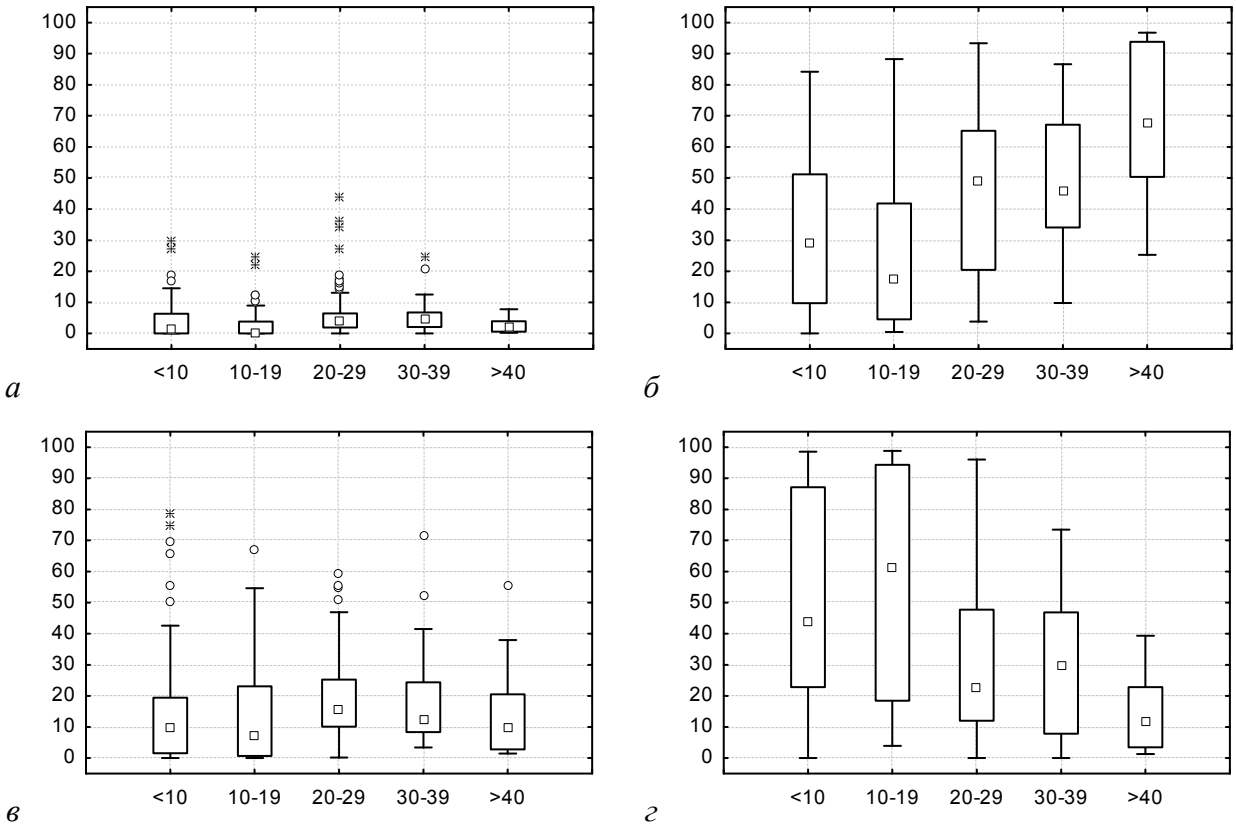


Рис. 2. Трофічна структура (за чисельністю) підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від товщини підстилки: *а* – фітофаги, *б* – сапрофаги, *в* – зоофаги, *г* – поліфаги; по осі абсцис – потужність підстилки (мм), по осі ординат – частка трофічної групи в герпетобії (%)

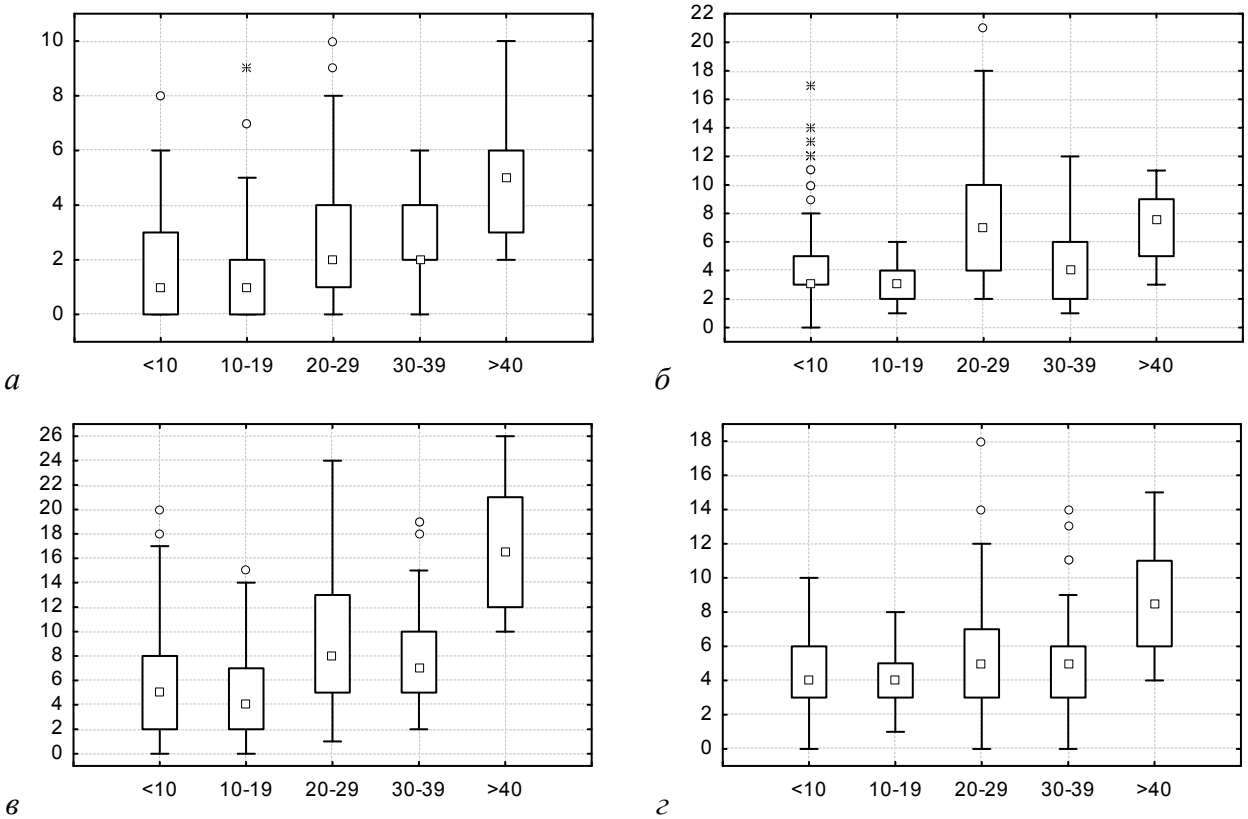


Рис. 3. Трофічна структура (за кількістю видів) підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від товщини підстилки: *а* – фітофаги, *б* – сапрофаги, *в* – зоофаги, *г* – поліфаги; по осі абсцис – потужність підстилки (мм), по осі ординат – кількість видів в угрупованні

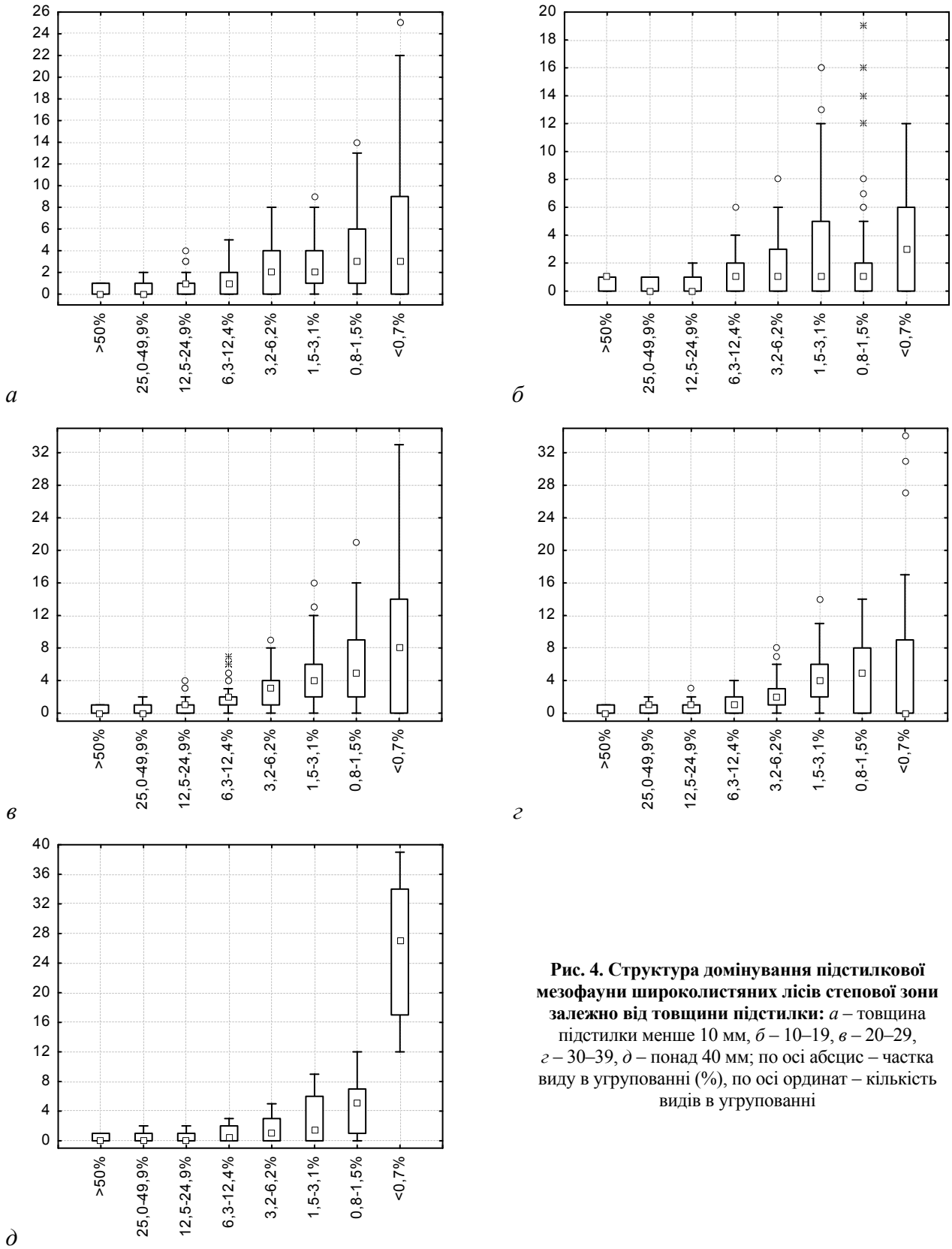


Рис. 4. Структура домінування підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від товщини підстилки: *а* – товщина підстилки менше 10 мм, *б* – 10–19, *в* – 20–29, *г* – 30–39, *д* – понад 40 мм; по осі абсцис – частка виду в угрупованні (%), по осі ординат – кількість видів в угрупованні

Таким чином, чисельність безхребетних тварин та кількість їх видів зазнають істотних змін лише в окремих випадках. Подібна картина спостерігається і для ін.ших досліджених нами градієнтів (Brygadyrenko, 2015b). Структура домінантних таксонів досить усталена, вона доповнюється небагатьма видами, які переважають у більшості лісових насаджень і хвойних лісів степової зони України (Brygadyrenko, 2014a, 2014b, 2016). Виявлені закономірності зміни таксономічної, трофічної, розмірної структури та структури домінування безхребетних тварин допоможуть оптимізувати угруповання безхребетних тварин в антропогенно трансформованих лісах і лісових насадженнях степової зони, допоможуть обмежувати спалахи чисельності шкідливих для лісу видів фітофагів.

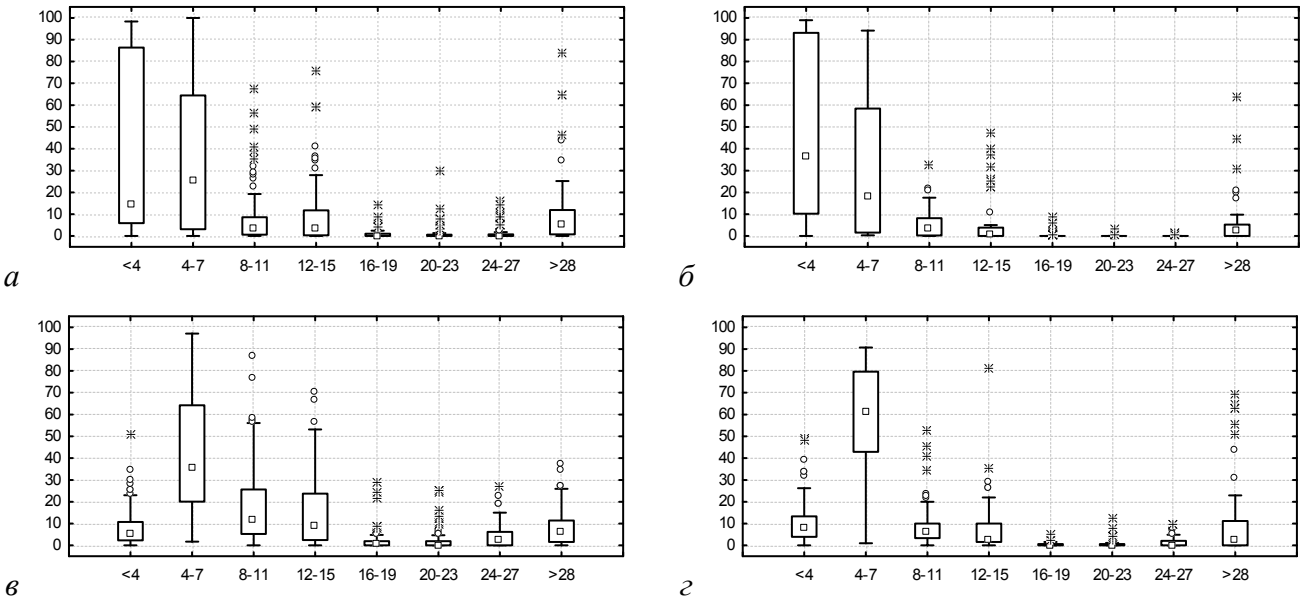


Рис. 5. Розмірна структура підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від товщини підстилки: *а* – товщина підстилки менше 10 мм, *б* – 10–19, *в* – 20–29, *г* – 30–39, *д* – понад 40 мм; по осі абсцис – довжина тіла особин (мм), по осі ординат – частка особин даної розмірної групи в угрупованні (%)

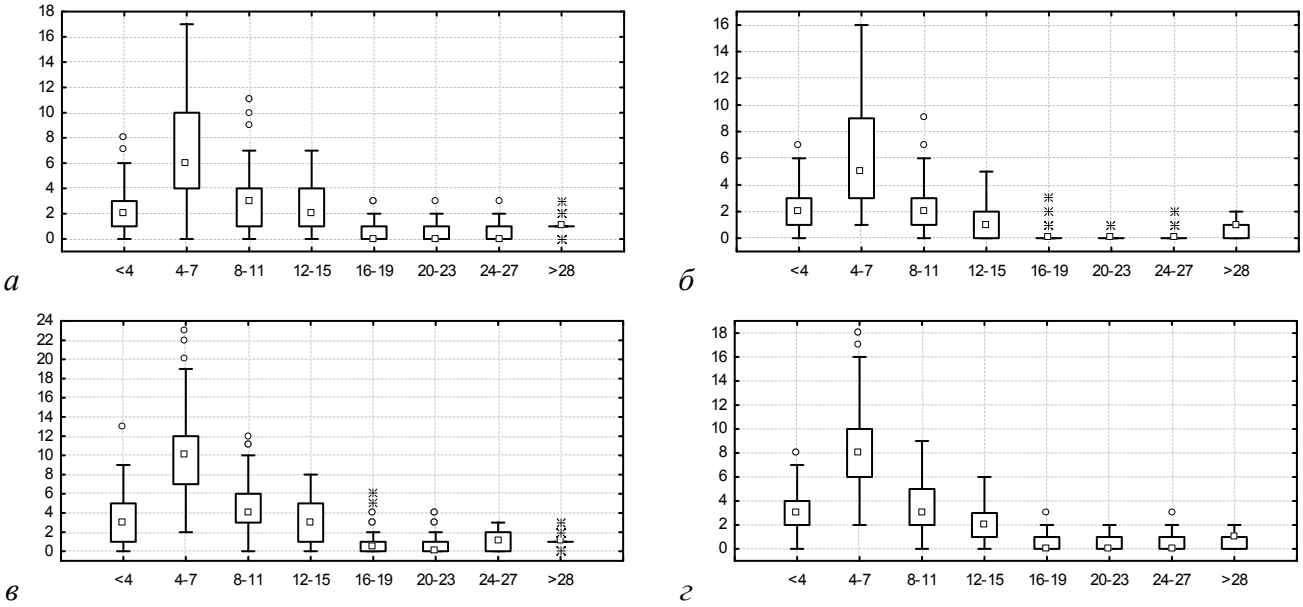
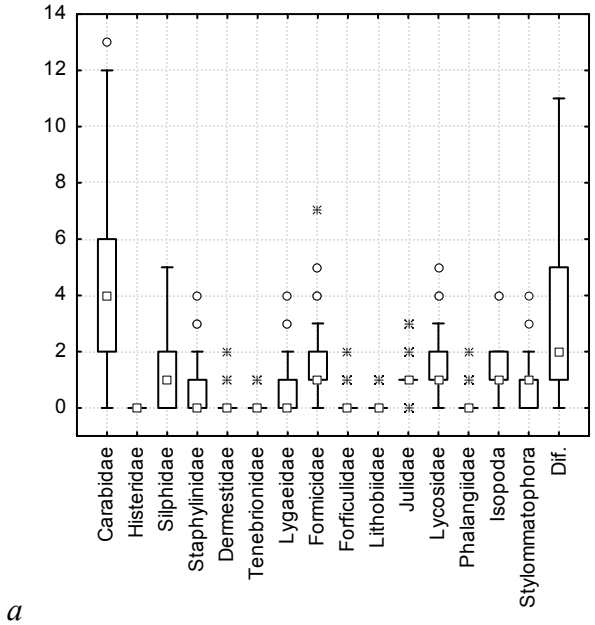
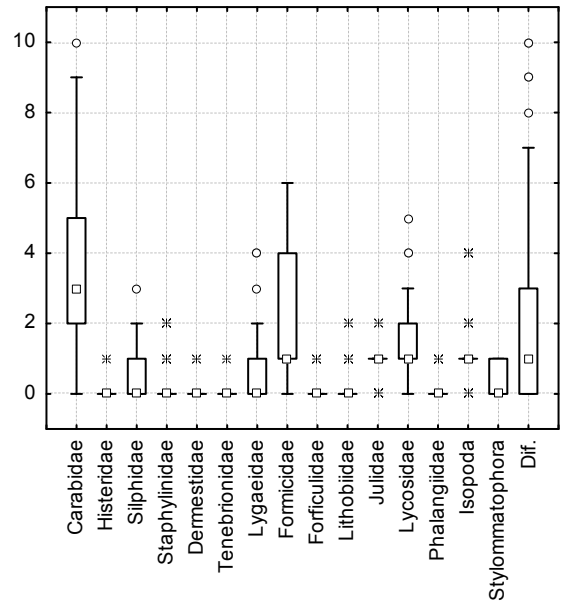


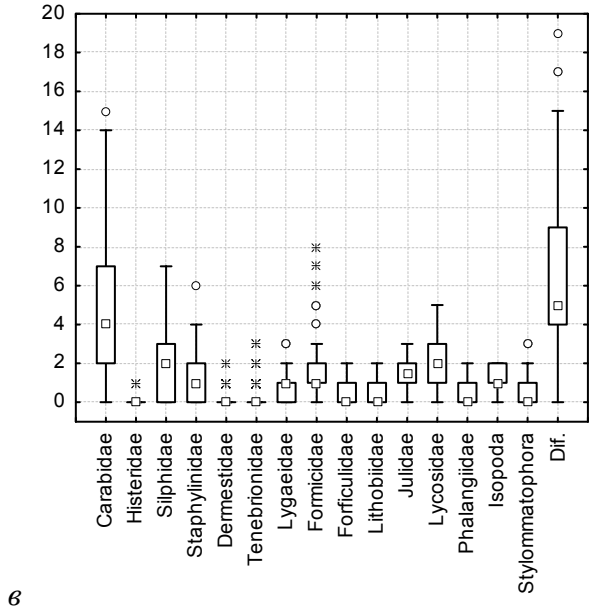
Рис. 6. Розмірна структура підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від товщини підстилки: *а* – товщина підстилки менше 10 мм, *б* – 10–19, *в* – 20–29, *г* – 30–39, *д* – понад 40 мм; по осі абсцис – довжина тіла особин (мм), по осі ординат – кількість видів даної розмірної групи в угрупованні



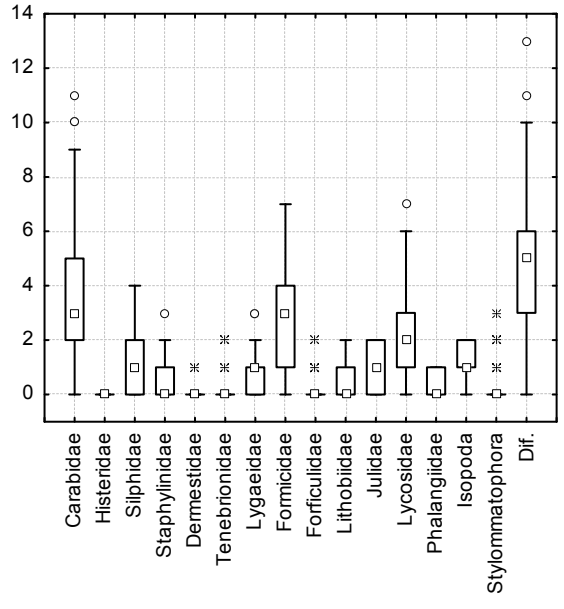
а



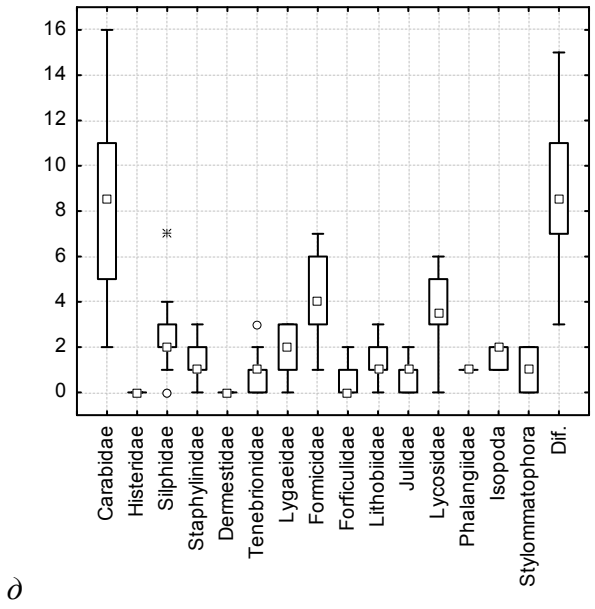
б



в

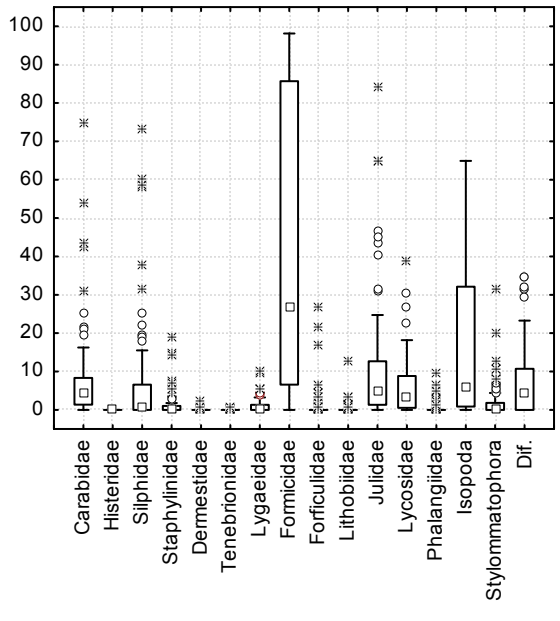


г

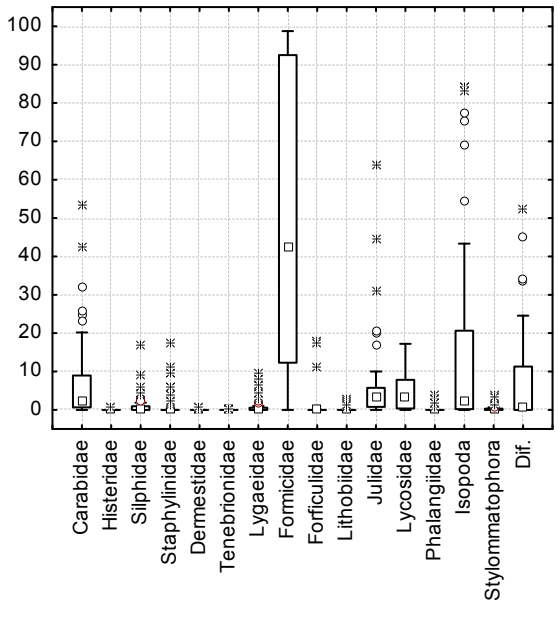


д

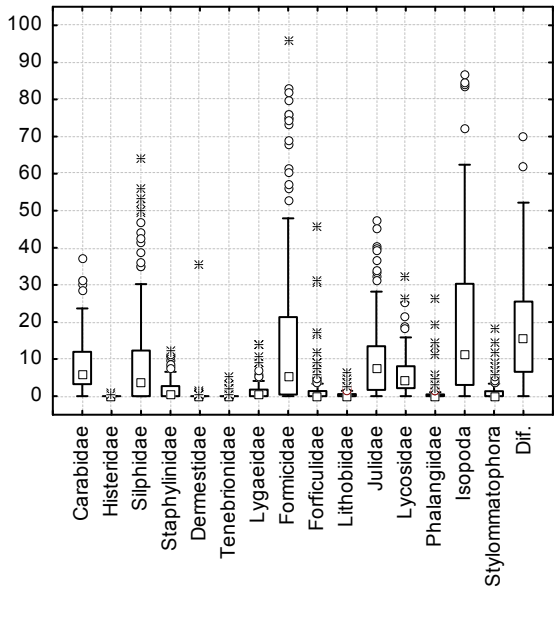
Рис. 7. Таксономічна структура підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від товщини підстилки:
а – товщина підстилки менше 10 мм, *б* – 10–19, *в* – 20–29, *г* – 30–39, *д* – понад 40 мм; по осі абсцис – домінантні таксономічні групи, по осі ординат – кількість видів даної групи в угрупованні; Dif. – види інших таксономічних груп



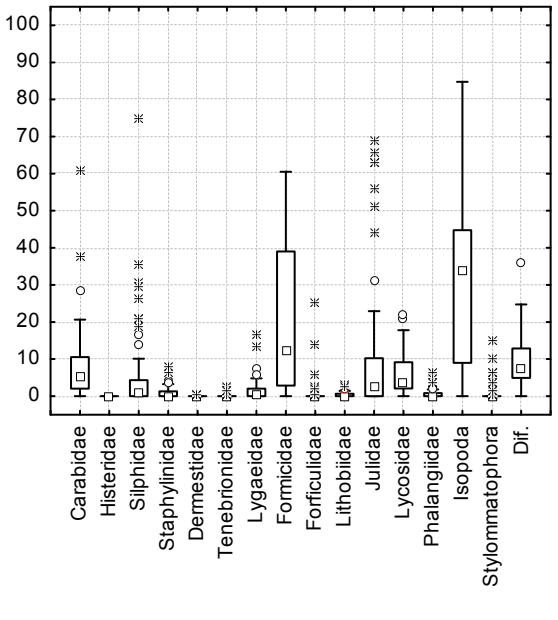
а



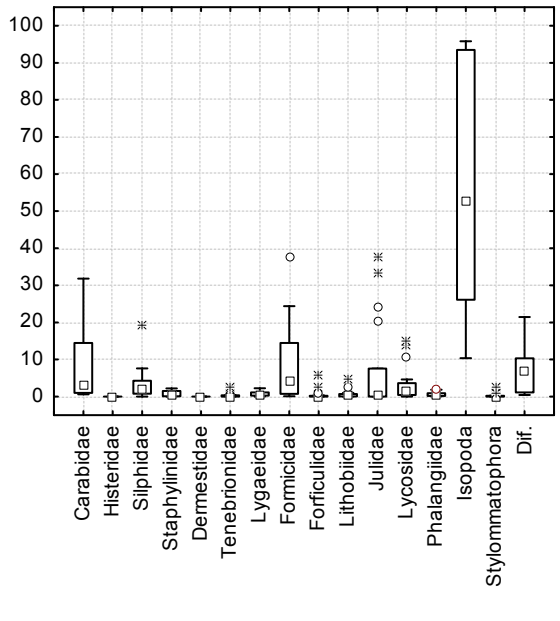
б



в



г



д

Рис. 8. Таксономічна структура підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони залежно від товщини підстилки:
а – товщина підстилки менше 10 мм, *б* – 10–19, *в* – 20–29, *г* – 30–39, *д* – понад 40 мм; по осі абсцис – домінантні таксономічні групи, по осі ординат – частка даної групи в угрупованні за чисельністю (%); Dif. – види інших таксономічних груп

Висновки

Структуру підстилкової мезофауни у градієнті потужності підстилки степових широколистяних лісів можна вважати досить стабільною. Зменшення чисельності певних таксонів може компенсуватися за рахунок зростання чисельності інших видів подібного розміру або трофічної спеціалізації. За товщини підстилки понад 40 мм порівняно з лісовими екосистемами із фрагментарною та середньопотужною підстилкою сумарна чисельність мезофауни зростає переважно за рахунок сапрофагів. За цих самих умов кількість видів збільшується переважно за рахунок зоофагів. Індекси різноманіття Шеннона та Пілоу достовірно не змінюються у градієнті потужності підстилки. Оптимальна структура домінування мезофауни у широколистяних лісах спостерігається на ділянках із максимальною потужністю підстилки. Частка великих за розмірами тіла видів достовірно не змінюється у градієнті потужності підстилки. Якісний склад фауни у варіантах із потужною підстилкою достовірно змінюється за рахунок зростання кількості видів турунів.

Бібліографічні посилання

Brygadyrenko, V.V., 2004. Vozdejstvie uslovij sredy na sostav zhivotnogo naselenija podstilki i fitocenoz lesnyh ekosistem stepnoj zony Ukrainy [The influence of environmental conditions on the litter animals and phytocoenosis in the forest ecosystems of the Steppe zone of Ukraine]. Forestry and Agroforestry 106, 77–83 (in Ukrainian).

Brygadyrenko, V.V., 2014a. Influence of soil moisture on litter invertebrate community structure of pine forests of the steppe zone of Ukraine. Folia Oecol. 41(1), 8–16.

Brygadyrenko, V.V., 2014b. Influence of moisture conditions on the structure of litter invertebrate communities in shelterbelt and plantation forests in Southern Ukraine. Journal of Bio-Science 22, 77–88.

Brygadyrenko, V.V., 2015a. Community structure of litter invertebrates of forest belt ecosystems in the Ukrainian steppe zone. Int. J. Environ. Res. 9(4), 1183–1192.

Brygadyrenko, V.V., 2015b. Vplyv umov zvolozhennja ta mineralizacii' g'runtovogo rozchynu na strukturu pidstylkovoi' mezofauny shyrokolystjanyh lisiv stepovoi' zony Ukrai'ny [Influence of moisture conditions and mineralization of soil solution on structure of litter macrofauna of the deciduous forests of Ukraine steppe zone]. Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Biol. Ekol. 23(1), 50–65 (in Ukrainian).

Brygadyrenko, V.V., 2016. Effect of canopy density on litter invertebrate community structure in pine forests. Ekológia (Bratislava) 35(1), 90–102.

Brygadyrenko, V.V., Komarov, O.S., 2008. Trofichna struktura pidstylkovoji mezofauny: Rozpodil biomasy za trofichnymy rivniamy [Trophic structure of litter mesofauna: Biomass differentiation between trophic levels]. Visn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Biol. Ekol. 16(2), 12–23 (in Ukrainian).

Brygadyrenko, V.V., Solovjov, S.V., 2007. Vplyv pervynnogo g'runtoutvorennja u zaplavnyh lisah Dniprovs'ko-Oril's'kogo pryrodnogo zapovidnyka na strukturu gerpetobiju [Effect of initial soil in floodplain forests of the Dnieper-Oril's'ke Nature Reserve on the litter invertebrates communities structure]. Pynannia Bioidycacii ta Ecologii 12(1), 34–45 (in Ukrainian).

Faly, L.I., Brygadyrenko, V.V., 2014. Patterns in the horizontal structure of litter invertebrate communities in windbreak plantations in the steppe zone of the Ukraine. J. Plant Prot. Res. 54(4), 414–420.

Grytsan, Y.I., 2000. Ekologichni osnovy peretvoryuyuchogo vplyvu lisovoy roslynnosty na stepove seredovysche [Ecological bases transformative impact of forest vegetation on steppe environment]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), Sustainable agricultural development. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.

Kunah, O.N., Tryfanova, M.V., Ganzha, D.S., 2014. Zoo- i fitoindikatsiya roli avtotrofnoj i geterotrofnoj konsortsij v organizatsii biogeotsenoza [Zooindication and phytoindication of autotrophic and heterotrophic consortia of biogeocoenoses organization]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 4(2), 115–141 (in Russian).

Moroz, K.O., Brygadyrenko, V.V., Pakhomov, A.Y., 2011. Formirovanije fauny napochvennykh bespozvonochnykh peschanoj terrasy r. Orel' v uslovijakh pirogennoj sukcessii [Litter invertebrates fauna formation of the sandy terrace of Orel' river in condition of post-fire succession]. Proc. of the Azerbaijan Soc. of Zool. 3, 423–435 (in Russian).

Tsvetkova, N.M., Pakhomov, O.Y., Serdyuk, S.M., Yakyba, M.S., 2016. Biologichne riznomanittja Ukrajiny. Dnipropetrovs'ka oblast'. Grunty. Metaly u gruntah [Biological diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Soils. Metalls in the soils]. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Zhukov, A.V., 2015a. Fitoindikatsionnoe otsenivanie izmerenij, poluchennykh pri mnogomernom shkalirovanii struktury rastitel'nogo soobshhestva [Phytoindicator estamation of the multidimensional scaling of the plant community structure]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(1), 69–93 (in Russian).

Zhukov, A.V., 2015b. GIS-podkhod dlya otsenki vliyaniya obychnykh i sdvoennykh koles na tverdost' pochvy [Influence of usual and dual wheels on soil penetration resistance: The GIS-approach]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University 5(3), 73–100 (in Russian).

Tarasov, V.V., 2005. Flora Dnipropetrovs'koi' ta Zaporiz'koi' oblastej. Sudynni roslyny. Biologo-ekologichna harakterystyka vydiv [Flora of Dnipropetrovsk and Zaporizhzhya regions. Vascular plants. Biologycal and ecological characteristics of the species]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Belgard, A.L., 1971. Stepnoe lesovedenye [Steppe forestry]. Forest Industry, Moscow (in Russian).

Belgard, A.L., 1950. Lesnaja rastitel'nost' jugo-vostoka USSR [Forest vegetation of south-eastern part of Ukraine]. KGU im. Shevchenko Press, Kyiv (in Russian).

Ostapko, V.M., Bojko, A.V., Mosjakin, S.L., 2010. Sosudistye rastenija Jugo-Vostoka Ukrainy [Vascular plants of south-eastern part of Ukraine]. Noulidzh, Donetsk (in Russian).

Mosyakin, S.L., Fedoronchuk, M.M., 1999. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv.

Надійшла до редколегії 28.02.2016

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(1)

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

Зміст

Бойко А.А., Зажарская Н.Н., Бригадиренко В.В. Влияние уровня заражения гельминтами на изменение массы тела овец в условиях Украины 3
Назаренко Н.Н. Ценоморфы как фитоиндикаторы биотопов 8
Мілевська С.Я. Потенціал продукції фотосинтезу лісових біогеоценозів у низькогір'ї Покуття (Українські Карпати) 15
Жуков О.В., Кунах О.Н., Новикова В.А. Функциональная структура сообщества мезопедобионтов дерново-боровой почвы арены р. Днепр 26
Мацюра О.В., Зимароєва А.А. Просторовий розподіл воронових в умовах трансформованих ландшафтів Житомирської області 40
Дранга А.О., Горлов П.И. Коллективная ночевка врановых птиц в г. Мелитополь (Запорожская область) в 2014–2015 годах 50
Клименко М.О., Пилипенко Ю.В., Бєдункова О.О. Огляд підходів до оцінювання «здоров'я» гідроекосистем за показниками гомеостазу риб 61
Сегін Т.Б., Гнатуш С.О., Горішний М.Б. Процеси ліпопероксидації у клітинах *Chlorobium limicola* ІМВ К-8 за впливу купрум (ІІ) сульфату 72
Кунах О.М., Папка О.С. Екогеографічні детермінанти екологічної ніші ваточника сирійського (*Asclepias syriaca*) на основі індексів знімків дистанційного зондування Землі 78
Мороз О.М., Гнатуш С.О., Богославець Х.І., Яворська Г.В., Трухим Н.В. Використання бактеріями *Desulfuromonas sp.* іонів феруму (ІІІ) та мангану (IV) як акцепторів електронів 87
Гутий Б.В., Мурська С.Д., Гуфрій Д.Ф., Харів І.І., Левківська Н.Д., Назарук Н.В., Гайдюк М.Б., Прийма О.Б., Білик О.Я., Гута З.А. Вплив кадмієвого навантаження на систему антиоксидантного захисту організму бугайців 96
Боднар О.І., Вінярська Г.Б., Василенко О.В., Грубінко В.В. Пігментний склад *Chlorella vulgaris* за дії селеніту натрію та іонів металів 103
Іванченко О.Є., Бессонова В.П. Індикація стану деревних рослин парків м. Дніпропетровськ за морфофізіологічними показниками 109
Аль-Маалі Г.А., Бісько Н.А., Остапчук А.М. Вплив сульфату та цитрату міді на склад біомаси лікарського гриба *Trametes versicolor* (Polyporales, Polyporaceae) 119
Чаплыгина А.Б., Шупова Т.В., Надточий А.С. Орнитофауна национального природного парка «Гомольшанские леса» 124
Халаим А.А., Джуртубаев М.М. Биолого-экологическая характеристика *Pterocuma pectinata* (Malacostraca, Cumacea) водохранилища Сасык 134
Дука Т.І., Чорна В.І. Вплив гемічної гіпоксії на динаміку концентрацій ГФКБ у структурах мозку та сироватці крові щурів 143
Бобрик Н.Ю., Кривцова М.В., Ніколайчук В.І., Волощук І. Реакція мікробіоти ґрунту на дію важких металів у зоні впливу залізничного транспорту 151
Ніколайчук В.І., Вакерич М.М., Білкей М.В., Чечуй О.Ф., Волощук І. Можливі екологічно обґрунтовані шляхи збереження та розвитку Українських Карпат 157
Маркина Т.Ю. Новые подходы к контролю качества культур насекомых при разведении 164
Прокопчук О.І., Грубінко В.В. Важкі метали у малих річках Тернопільщини з різним рівнем антропічного навантаження 173
Віщур В.Я., Саранчук І.І., Гутий Б.В. Жирнокислотний склад бджолиних стільників залежно від рівня техногенного навантаження на довкілля 182
Алексєєва А.А., Лихолат Ю.В., Хромих Н.О., Коваленко І.М., Бородай Є.С. Вплив полютантів на антиоксидантний захист видів роду *Tilia* на різних стадіях розвитку 188
Бирюк О.В., Усова Е.Е., Мелешко Е.В., Шабанов Д.А. Устойчивость сперматогенеза и проявления отбора на клеточном и индивидуальном уровнях у незрелых представителей *Pelophylax esculentus* complex 193
Дубініна Ю.Ю., Кошелєв О.І., Кошелєв В.О. Внутрішньопопуляційний поліморфізм мартина жовтоногого (*Larus cachinnans*) у Північно-Західному Приазов'ї (оологічний аспект) 203

Москалець Т.З., Рибальченко В.К. Концептуальна модель керування життєвим станом рослинних екоморф за критеріями механізмів адаптивності 211
Авксентьєва О.О., Шулік В.В. Алельний стан і ефекти генів VRN пшениці м'якої у системі *in vivo* та *in vitro* 222
Кур'ята В.Г., Рогач В.В., Рогач Т.І., Храновська Т.В. Застосування антигібереліінів із різним механізмом дії для регуляції морфогенезу та продукційного процесу у рослин *Solanum melongena* (Solanaceae) 230
Шидловська О.А., Андрійчук О.М., Компанець Т.А. Спектр вірусів, виділених із рослин *Pulsatilla pratensis* (Ranunculaceae) природної флори України 234
Бригадиренко В.В. Вплив потужності підстилки на структуру підстилкової мезофауни широколистяних лісів степової зони України 240