

БІОЛОГІЧНІ СИСТЕМИ

НАУКОВИЙ ВІСНИК
ЧЕРНІВЕЦЬКОГО УНІВЕРСИТЕТУ

БІОЛОГІЯ

Рік заснування 1996

Том 2
Випуск 2

НАУКОВИЙ ЖУРНАЛ

Чернівці
Видавництво Чернівецького університету
2010

Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи). – Т. 2, Вип. 2. – Чернівці: Чернівецький національний університет, 2010. – 108 с.

Scientific Herald of Chernivtsy University. Biology (Biological System). – Vol. 2, Is. 2. – Chernivtsy: Chernivtsy National University, 2010. – 108 p.

У випуску висвітлено проблеми біохімії, молекулярної генетики, біотехнології, екології, ботаніки, збереження біоти і біоресурсів, ґрунтознавства, над якими працюють науковці Чернівецького національного університету та інших наукових установ і вузів України.

The articles in the journal highlight actual problems of biochemistry, molecular genetics, biotechnology, ecology, protection of biodiversity and acclimation, soil sciences, which are studied by the scientists of Chernivtsy National University and other universities and research institutes of Ukraine.

*Друкується за ухвалою вченої ради
Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича*

Редакційна колегія:

Головний редактор **М.М. Марченко**
Заступники головного редактора:
С.С. Костишин, Р.А. Волков

Editorial Board:

Editor-in-Chief: **M.M. Marchenko**
Deputy Editors:
S.S. Kostyshyn, R.A. Volkov

**І.П. Григорюк, Ю.М. Дмитрук, С.С. Руденко,
Б.К. Термена, І.І. Чорней**

**I.P. Hryhoryuk, Y.M. Dmytruk, S.S. Rudenko,
B.K. Termena, I.I. Chorney**

Редакційна рада:

В.С. Акатов (Росія)	V.S. Akatov (Russia)
В.С. Бленер (США)	W.S. Blaner (USA)
В. Гемлебен (Німеччина)	V. Hemleben (Germany)
В.А. Кунах	V.A. Kunakh
М. Я. Співак	N. Ya. Spivak
П.О. Мельник	P.O. Melnyk
І.Ф. Мещишен	I.F. Meschyshen
В.М. Решетников (Білорусь)	V.M. Reshetnikov (Bilorusia)
С. Скіба (Польща)	S. Skiba (Poland)
Я. Собоцка (Словаччина)	J. Sobotska (Slovakia)
О. Б. Стрельцов (Росія)	O.B. Streltsov (Russia)
Л. Фартайш (Румунія)	L. Fartais (Romania)
М.М. Федорончук	M.M. Fedoronchuk

Editorial Council:

Відповідальні секретарі:
В.В. Буджак, І.О. Шмарак

Responsible Secretaries:
V.V. Budzhak, I.O. Shmarak

Свідectво про державну реєстрацію друкованого засобу масової інформації
Міністерства Юстиції України серія КВ № 15752-4224Р від 12.10.2009

Загальнодержавне видання
Збірник входить до переліку наукових видань ВАК України

Адреса редколегії:
факультет біології, екології та біотехнології ЧНУ
вул. Лесі Українки, 25
м. Чернівці, Україна, 58012

Adress for correspondence:
Faculty of Biology, Ecology and Biotechnology
Lesia Ukrainka Str., 25
Chernivtsy, Ukraine, 58012

www.bio.chnu.edu.ua/vb
E-mail: vb@chnu.edu.ua

УДК 576.311.347+576.385.5

СУКЦИНАТДЕГІДРОГЕНАЗНА АКТИВНІСТЬ МІТОХОНДРІЙ ПЕЧІНКИ ПОПЕРЕДНЬО ОПРОМІНЕНИХ ЩУРІВ-ПУХЛИНОНОСІЇВ ЗА ДІЇ ЛІПОСОМНОЇ ФОРМИ БКУ

Г.П. Копильчук, О.М. Волощук, М.М. Марченко

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, Україна;
e-mail: oxbm@mail.ru

Досліджено, що в мітохондріальній фракції печінки попередньо опромінені щурів-пухлиноносіїв спостерігається підвищення сукцинатдегідрогеназної активності порівняно з контролем з максимумом на стадії активного росту карциноми Герена. Зниження сукцинатдегідрогеназної активності на термінальних етапах експерименту відбувається на фоні підвищення вмісту оксалоацетату і малатдегідрогеназної активності.

Встановлено, що введення ліпосомної форми протипухлинного засобу гідробромід 5-(5',6'-бензкумароїл-3')-метиламіноурацилу зумовлює повернення сукцинатдегідрогеназної, малатдегідрогеназної активностей та вмісту оксалоацетату до рівня контрольних значень.

Ключові слова: сукцинатдегідрогеназа, малатдегідрогеназа, оксалоацетат, печінка, карцинома Герена, малі дози іонізуючого опромінення, ліпосомна форма гідробромід 5-(5',6'-бензкумароїл-3')-метиламіноурацилу

Активність ключового ферменту енергетичного метаболізму – сукцинатдегідрогенази (СДГ) [КФ 1.3.99.1], що виконує компенсаторну функцію в енергозабезпеченні тканин, є маркером інтенсивності клітинного дихання за умов патології (Оганисян А.О. і др., 2006). Вивчення сукцинатдегідрогеназної активності актуально проводити суміжно із вивченням вмісту оксалоацетату, який є конкурентним інгібітором СДГ (Саакян І.Р. і др., 2001), і малатдегідрогенази [КФ 1.1.1.37], що безпосередньо каталізує утворення оксалоацетату на завершальному етапі циклу Кребса (Сафонова О.А. і др., 2005).

Метою нашої роботи було вивчення сукцинатдегідрогеназної, малатдегідрогеназної активностей та вмісту оксалоацетату в мітохондріальній фракції печінки попередньо опромінені щурів з трансплантованою карциномою Герена за умов введення ліпосомної форми протипухлинного засобу гідробромід 5-(5',6'-бензкумароїл-3')-метиламіноурацилу.

Матеріали та методи. Дослідження проводили на білих безпородних щурах-самках масою 110-130 г та віком 2,5-3 місяці, яких утримували на стандартному раціоні віварію.

Тварини поділені на групи: І – інтактні тварини (К), ІІ – опромінені щури, яким на 1-у добу після припинення опромінення трансплантували карциному Герена (Р+Пх), ІІІ – попередньо опромінені щури-пухлиноносії, яким вводили суспензію фосфатидилхолінових ліпосом за дві години до введення ліпосомного протипухлин-

ного засобу гідробромід 5-(5',6'-бензкумароїл-3')-метиламіноурацилу (Р+Пх+Л+лБКУ).

Суспензію фосфатидилхолінових ліпосом та ліпосомну форму хімічного засобу БКУ вводили щоденно через 24 години *per os*, починаючи з 7-го дня після перещеплення пухлини з розрахунку 6 мг хімічного засобу та 100 мг фосфоліпиду на 1 кг маси тіла тварини. Бішарові ліпосоми готували із суміші спиртових розчинів фосфатидилхоліну і холестеролу (мольне співвідношення 7:3 та 9:2) за методом (Марченко М.М. і др., 2006).

Опромінення проводили протягом семи діб щоденно в дозі $36,12 \cdot 10^{-4}$ Кл/кг на рентгенівській діагностичній установці 12П6 („Lachema”, Чехія) при потужності дози $2,58 \cdot 10^{-4}$ Кл/кг (0,93 сГр/с), напрузі 80 кВ, силі струму 40 мА, шкірно-фокусній відстані 40 см з використанням фільтрів 0,5 мм Cu.

Трансплантацію карциноми Герена проводили шляхом підшкірного введення 0,5 мл 30% суспензії ракових клітин в ізотонічному розчині натрію хлориду. Штам пухлини наданий Інститутом експериментальної патології, онкології і радіобіології ім. Р.Є. Кавецького НАН України.

Тривалість експерименту становила 21 добу. Евтаназію проводили на 7 (латентна стадія пухлинного росту), 14 (логарифмічна стадія пухлинного росту), 21 (термінальна стадія пухлинного росту) добу після імплантації пухлини під легким ефірним наркозом.

Мітохондріальну фракцію отримували мето-

дом диференційного центрифугування у середовищі гомогенізації: 250 мМ сахароза, 1 мМ ЕДТА, 10 мМ трис-НСІ, рН 7,4. Всі операції проводили при 0-3⁰С.

Сукцинатдегідрогеназну активність визначали за інтенсивністю відновлення ферицианіду калію (Кургалюк Н.М., Горинь О.В., 2000). Визначення активності мітохондріальної НАД-залежної малатдегідрогенази проводили за (Прохорова М.И., 1982). Вміст оксалоацетату визначали колориметричним методом (Прохорова М.И., 1982).

Статистичну обробку результатів проводили за допомогою програми Microsoft Excel, використовуючи t-критерій Стюдента.

Результати та їх обговорення. Результати проведених досліджень показали, що в мітохондріальній фракції печінки попередньо опромієних щурів з трансплантованою карциномою Гелена, спостерігається підвищення сукцинатдегідрогеназної активності порівняно з контролем з максимумом на 14-у добу пухлинного росту (рис.1). В умовах інтенсивного продукування активних форм кисню в пухлиноносіїв (Cagew J.S., Huang P., 2002) в першу чергу порушується функціонування I комплексу дихального ланцюга (DeHaan C. et al., 2004). Це, ймовірно, і призводить до збільшення потоку електронів через сукцинатдегідрогеназу і, як наслідок, до її активації. Окрім того, посилення окислення сукцинату викликає генерацію різниці потенціалів на мембрані мітохондрій, що дозволяє значно прискорити енергозабезпечення і підтримати функціонування мітохондрій печінки за умов впливу пошкоджуючих факторів (Лукьянова Л.Д., 2000).

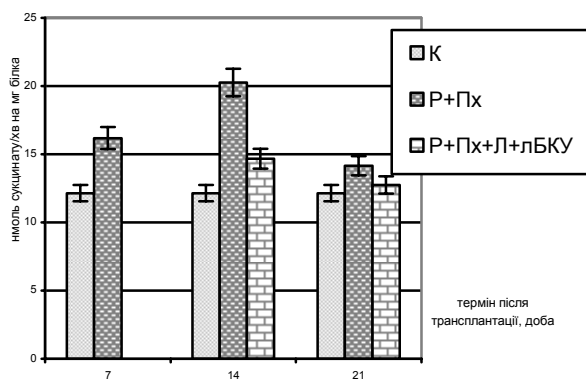


Рис.1. Сукцинатдегідрогеназна активність у мітохондріальній фракції печінки попередньо опромієних щурів-пухлиноносіїв

Примітка (тут і надалі): К – інтактні тварини; Р+Пх – попередньо опромінені щури-пухлиноносії; Р+Пх+Л+ЛБКУ – попередньо опромінені щури-пухлиноносії, яким вводили суспензію фосфатидилхолінових ліпосом, а через дві години ліпосомний засіб гідробромід 5-(5',6'-бензкумаролі-3')-метиламіноурацилу

* - вірогідна різниця порівняно з контролем

** - вірогідна різниця порівняно з попередньою стадією пухлинного росту

Отже, підвищення сукцинатдегідрогеназної активності на початкових етапах пухлиногенезу, ймовірно, відображає активацію компенсаторних метаболічних потоків, які дозволяють зберегти енергосинтезуючу функцію цитохромної ділянки. Саме сукцинатзалежний шлях окислення відіграє в цьому процесі особливу роль, завдяки активації якого зберігається транспорт електронів через цитохромну ділянку до цитохромоксидази і здатність до окисного фосфорилування (Лукьянова Л.Д., 2000).

Проте вже на завершальних етапах експерименту в клітинах печінки попередньо опромієних пухлиноносіїв спостерігається зниження показників сукцинатдегідрогеназної активності. Поза увагою не може залишитися факт підвищення вмісту оксалоацетату (рис. 2) і малатдегідрогеназної активності (рис. 3) до максимальних значень в даний експериментальний період. Можливо, існує причинно-наслідковий зв'язок між динамікою досліджуваних показників. За даними літератури (Саакян И.Р. и др., 2001), оксалоацетат, який утворюється в циклі Кребса в малатдегідрогеназній реакції, виконує роль конкурентного інгібітора сукцинадегідрогенази.

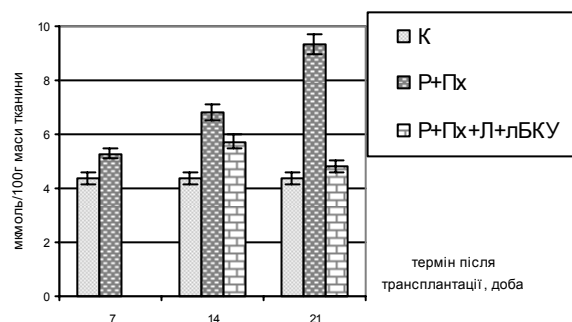


Рис.2. Вміст оксалоацетату в мітохондріальній фракції печінки попередньо опромієних щурів-пухлиноносіїв

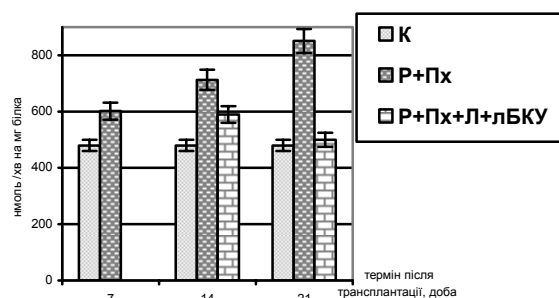


Рис.3. Малатдегідрогеназна активність мітохондрій печінки попередньо опромієних щурів-пухлиноносіїв

Ймовірно, що підвищення вмісту оксалоацетату та малатдегідрогеназної активності є відображенням перебігу в гепатоцитах циклу Кребса як основного амфіболічного шляху метаболізму,

що тісно пов'язано з виконанням печінкою функцій гомеостатичного органу.

На 21 добу пухлинного росту спостерігається інтенсивне пошкодження макромолекул мітохондрій активними формами кисню, що спостерігали за посиленням окиснювальної модифікації мітохондріальних білків та ДНК (Марченко М.М. і др., 2007, Марченко та ін., 2008). Окрім того, відбувається руйнування гепатоцитів, свідченням чого є підвищення аланінамінотрансферазної активності, вмісту пептидів середньої маси (Копильчук Г.П., Кеца О.В., 2009), що призводить до втрати печінкою своїх позицій.

Підвищення вмісту оксалоацетату на термінальних етапах експерименту може відображати не інтенсифікацію процесів метаболізму, а зниження використання його в інших метаболічних шляхах, оскільки в цей період росту пухлини печінка посилено накопичує деструктивні зміни.

Отже, в мітохондріальній фракції печінки попередньо опромінених щурів-пухлиноносіїв зниження сукцинатдегідрогеназної активності відбувається на фоні підвищення вмісту оксалоацетату і малатдегідрогеназної активності. Можливо, що за даних експериментальних умов в клітинах печінки реалізується одна із ланок регуляції активності сукцинатдегідрогенази – інгібування оксалоацетатом.

Комплексне застосування ненавантажених ліпосом та ЛБКУ відновлює стан печінки попередньо опромінених щурів-пухлиноносіїв до норми, свідченням чого може бути наближення сукцинатдегідрогеназної, малатдегідрогеназної активностей та вмісту оксалоацетату на термінальних етапах експерименту до рівня контрольних значень.

Список літератури:

1. Оганисян А.О., Оганисян К.Р., Минасян С.М. Гукасян Л.Э. Влияние солодки на активность сукцинатдегидрогеназы при воздействии вибрации // Гигиена и санитария. – 2006. – № 4. – С. 76 – 77.
2. Саакян И.Р., Саакян С.Г., Кондрашова М.Н. Активация и ингибирование сукцинатзависимого транспорта Ca^{2+} в митохондриях печени при развитии адаптационных реакций // Биохимия. – 2001. – Т. 66, вып. 7. – С. 976 – 984.
3. Сафонова О.А., Попова Т.Н., Артюхов В.Г., Мата-

сова Л.В. Особенности функционирования NAD-малатдегидрогеназы из миокарда крысы в условиях ишемии // Бюлл. эксперим. биол. мед. – 2005. – Т. 140, № 7. – С. 31 – 34.

4. Марченко М.М., Копильчук Г.П., Шмараков И.А., Кеца О.В., Кушнир В.Н. Синтез и противоопухолевая активность гидробромида 5-(5',6'-бензокумароил-3')-метиламиноурацила и его липосомальной формы // Хим.-фарм. журн. – 2006. – Т. 40, № 6. – С. 55 – 56.
5. Кургалюк Н.М., Горинь О.В. Стан мітохондріального дихання та окиснювального фосфорилування у печінці білих щурів за умов рентгеновського опромінення та введення α -кетоглутарату натрію // Фізіол. журн. – 2000. – Т. 46, № 5. – С. 63 – 69.
6. Методы биохимических исследований (липидный и энергетический обмен) / Под ред. М. И. Прохоровой. – Л.: Издательство Ленинградского университета, 1982. – 272 с.
7. Carew J.S., Huang P. Mitochondrial defects in cancer // Molecular Cancer. – 2002. – Vol. 1. – P. 147 – 155.
8. DeHaan C., Habibi-Nazhad B., Yan E., Salloum N., Parliament M., Allalunis-Turner J. Mutation in mitochondrial complex I ND6 subunit is associated with defective response to hypoxia in human glioma cells // Molecular. Cancer. – 2004. – Vol. 3. – P. 19 – 26.
9. Лукьянова Л.Д. Современные проблемы гипоксии // Вестник РАМН. – 2000. – № 9. – С. 3 – 12.
10. Саакян И.Р., Карапетян Т.Д., Саакян Г.Г. Митохондрии в реализации антигенного напряжения организма у крыс // Вопр. мед. химии. – 2001. – Т. 47, № 2. – С. 217 – 226.
11. Марченко М.М., Копильчук Г.П., Волощук О.Н. Особенности окислительной деструкции продуктов митохондриальной трансляции в условиях предварительного фракционированного облучения крыс-опухоленосителей // Бюлл. эксперим. биол. мед. – 2007. – № 10. – С. 401 – 403.
12. Марченко М.М., Копильчук Г.П., Волощук О.М. Вплив малих доз іонізуючого випромінювання на фракційний склад мітохондріальних білків і мтДНК карциноми Герена // Укр. біохім. журн. – 2008. – Т. 80, № 4. – С. 114 – 119.
13. Копильчук Г.П., Кеца О.В. Біохімічні показники функціонального стану печінки попередньо опромінених щурів-пухлиноносіїв за дії ліпосомної форми 5-(5',6'-бензокумароїл-3')-метиламіноурацилу // Науковий вісник Чернівецького університету. – 2009. – Вип. 455. Біологія. – С. 39 – 44.

SUCCINATE DEHYDROGENASE ACTIVITY IN LIVER OF PRELIMINARY IRRADIATED RATS WITH A TUMOR UNDER LIPOSOMAL BCU ACTION

G.P. Kopyl'chuk, O.M. Voloschuk, M.M. Marchenko

The work is dedicated to the investigation of the succinate dehydrogenase and malate dehydrogenase activities in mitochondrial fraction of liver and malignant tissue of preliminary irradiated rats with Guerin's carcinoma in the dynamics of tumor growth. It is shown, that in liver the increasing in succinate dehydrogenase activity was detected at the initial periods of tumor growth, with the following decrease at the terminal stages of Guerin's carcinoma growth. Preliminary administration of phosphatidylcholine liposomes with the following administration of liposomal BCU caused the decreasing of the studied activities in mitochondrial fraction of tumor, and didn't cause significant differences comparing to control group data.

Key words: succinate dehydrogenase, malate dehydrogenase, oxaloacetate, liver, Guerin's carcinoma, low doses irradiation, liposomal form of hydrobromide 5-(5',6'-benzocoumaroil-3')-methylaminouracil.

Одержано редколегією 17.03.2010 р.

РАЗРАБОТКА ДИАГНОСТИЧЕСКОГО ТЕСТА ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ВИРУСА ГРИППА А (H5N1) С ПРИМЕНЕНИЕМ МЕТОДА МУЛЬТИПЛЕКСНОГО REAL-TIME RT-PCR

С.В.Степанюк ¹, В.Г.Найдьонов ², М. И.Вудмаска ²,
В.Г.Пилипенко ³, В.В.Герман ⁴, Н.Я.Спивак ⁵

¹ДП «НТКИммунобиотехнологии НТК ИМК» НАН Украины, Киев, Украина.

²НТК Институт монокристаллов НАН Украины, Харьков, Украина.

³АОЗТ НПК «Диапроф-Мед» Киев, Украина.

⁴Институт ветеринарной медицины УААН, Киев, Украина

⁵Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины, Киев, Украина.

Разработано чувствительное и быстрое определение вируса птичьего гриппа (H5N1) методом мультиплексной ПЦР в реальном времени. Тестовые наборы владеют повышенной чувствительностью (100%) и специфичностью (100%). Оригинальность использованного подхода состоит в использовании генетических последовательностей украинских изолятов вируса птичьего гриппа (H5N1) для разработки праймеров и TaqMan проб.

Ключевые слова: мультиплексная ПЦР в реальном времени, вирус птичьего гриппа (H5N1), генодиагностика.

Вирусная гриппозная инфекция приносит множество проблем здоровью человечеству во всем мире, вызывая миллионы случаев респираторных синдромов, которые приносят почти 500 000 смертей ежегодно. (Nicholson et al., 2003). Ежегодно, около 20% детей и 5% взрослого населения переболевают гриппом с развитием разной тяжести клинических симптомов (Turmer et al., 2003).

Вирусы гриппа – это оболочечные вирусы, геном которых состоит из одноцепочечной сегментированной РНК, составляют семейство Orthomyxoviridae (Lamb and Krug, 2001). Вирусы гриппа уникальны в своей изменчивости и многообразии. Классификация вирусов внутри семейства на А, В и С основана на различиях двух основных белков: нуклеопротеина (NP) и матричного белка (М), которые, как считается, подвержены наименьшим изменениям. Из этих трех типов вирусов гриппа наибольшие эпидемии и пандемии связывают с вирусами гриппа А.

Именно вирусы гриппа А отличаются высокой степенью вариабельности двух поверхностных гликопротеинов: гемагглютинаина (HA) и нейраминидазы (NA). Благодаря различиям по этим белкам данную группу вирусов внутри делят на субтипы. На сегодняшний день с помощью серологических методов идентифицировано 16 субтипов HA (H1-H16) и 9 субтипов NA (N1-N9) (Fouchier et al., 2005). Как известно, природным резервуаром вирусов гриппа А во всем мире являются водоплавающая дикая птица, среди которой вирусы, эволюционно стабильны – сбалансированы со своим естественным хозяином и размножаются, не вызывая явных симптомов за-

болевания и смертности (Липатов А.С., и др., Вопросы вирусологии 2005, №4). От диких птиц изолированы вирусы со всеми известными сочетаниями поверхностных гликопротеинов.

За последние 100 лет причинами пандемий и эпидемий гриппозной инфекции в человеческой популяции были признаны только три субтипа HA (H1-H3) и два субтипа NA (N1 и N2). Они хорошо адаптированы и способны поражать млекопитающих, в том числе и людей, вызывая характерные симптомы гриппа. Одну из комбинаций этих субтипов, а именно вирус субтипа H1N1, унесший 50 миллионов жизней во время самой трагичной пандемии 1918 года (Испанки), идентифицировали из останков умерших людей в разных географических зонах. Все остальные комбинации поверхностных белков, как предполагали до недавнего времени, циркулировали исключительно среди дикой птицы, время от времени поражая популяцию домашней птицы. Однако все чаще стали появляться сообщения преодоления межвидового барьера некоторыми субтипами HA (H5, H7, H9) вируса, которые приобрели способность поражать свиней, лошадей, кошек, тигров, сурков и пр. () Чаще всего такой межвидовой перенос приводил к транзитной инфекции, которая в зависимости от уровня патогенности транзитного возбудителя сопровождалась гибелью новых хозяев.

Редко межвидовой перенос приводил к образованию постоянных, самостоятельных эволюционных линий вируса гриппа А. Такие эволюционные линии сформировались у человека, свиней, лошадей и домашней птицы (Webster et al, 1992) и поддерживались в популяциях новых

хозяев. Ярким примером транзитной инфекции являются случаи заболевания человека, вызванные высокопатогенными вирусами гриппа А птиц субтипа H5N1. Широкое распространение данного субтипа во всем мире и участвовавшие случаи заболевания людей, контактировавших с больной птицей, сопровождавшиеся необычайно высокой смертностью людей, вызывает серьезные опасения. Поскольку предположение о том, что именно этот субтип может приобрести способность передачи вируса от человека к человеку, не только запустив внутривидовой перенос, но и закрепив постоянную эволюционную линию для человека. Можно сказать молниеносное распространение данного субтипа вируса по странам и континентам за такой короткий период времени с одной стороны, и его необычайно высокая патогенность, как для домашней птицы, так и для млекопитающих, с другой стороны, вызывает глобальные опасения в связи с возможностью развития пандемии среди людей.

Первый факт заражения людей высокопатогенным вирусом птичьего гриппа H5N1 был зарегистрирован в Гонконге в 1997 году, когда из 18 инфицированных у 6 погибших людей было впервые подтверждено инфицирование Avian Influenza H5N1. Быстрое распространение данного вируса в Азии в 2003-2004 годах, привело к широкомасштабной эпизоотии в восьми странах данного региона. Начиная с 2004 года, ВООЗ регулярно сообщает об обнаружении субтипа H5N1 уже на разных континентах, в большинстве стран которых была подтверждена его высокая летальность для дикой перелетной и для домашней птицы. Количество случаев инфицирования людей увеличивается и к сожалению большинство из них погибает.

Первая вспышка массовой гибели домашней птицы в Украине была зафиксирована в Крыму в 2005 году. У погибших кур тогда изолировали вирус гриппа А субтип H5N1. Немного позже случаи обнаружения инфицированной как дикой так и домашней птицы были зафиксированы в 2006 году в Сумской и Киевской областях. Начиная с 2006 года мы сообщали о разработке одностадийного мультиплексного Real-Time RT-PCR метода для выявления вируса гриппа А (H5N1), который наиболее полезен для проведения скрининговых тестирований как и при массовых вспышках падежа птицы, так и для мониторинга поддержания циркуляции данного субтипа вируса в популяции дикой фауны. В данной статье мы предлагаем усовершенствованный метод Real-Time RT-PCR для детекции Avian Influenza H5N1.

Материалы и методы. Клинические образцы. Вирус птичьего гриппа (H5N1) штамм LA-

NK-21205, выделенный в Крыму во время массового падежа птицы в 2005 году сотрудниками Национального центра штаммов микроорганизмов ГНКИБШМ был использован нами в качестве прототипа для дальнейших исследований. Кроме того, нами были использованы из коллекции Национального центра более 10 культур штаммов вирусов, вызывающие заболевание птиц (вирус ринотрахеита птиц, вирус синдрома снижения яйценоскости, разные штаммы вируса болезни Ньюкасла), несколько штаммов вирусов гриппа лошадей. Культуры вирусов гриппа А (штаммы H1N1, H1N3) и гриппа В, циркулирующие среди людей, любезно предоставлены Рыбалко С.Л., из коллекции лаборатории Института эпидемиологии и инфекционных болезней им. Громашевского АМН Украины.

Кроме того, был использован клинический материал (помет, суспензии органов), взятый от падшей птицы, предположительно инфицированной высокопатогенным вирусом птичьего гриппа. Работы по выделению и очистке РНК из данного материала проводились на базе ГНКИБШМ.

Выделение РНК вирусов. Выделение и очистку вирусной РНК проводили используя набор реактивов QIAamp Viral RNA Mini Kit (Qiagen GmbH, Germany) в соответствии с протоколом производителя. Для этого брали 140 мкл клинической пробы, к которым добавляли РНК-носитель и лизирующий буфер, и после инкубации при комнатной температуре данную смесь переносили в колонку с силикогелевым фильтром. В конце процедуры выделения очищенную РНК элюировали в 60 мкл элюирующего буфера, из которых в реакцию Real-Time RT-PCR брали 5 мкл. Для мониторинга кросс-контаминации во время выделения РНК на этой стадии использовали отрицательные контроли (пробы стерильной воды, не контаминированной ДНК/РНК) через каждые четыре выделения. Для повышения специфичности реакции и устранения ложноотрицательных проб, был разработан внутренний контрольный образец (ВКО) на основе MS2 фага, который вводили в реакцию на стадии лизиса клинического материала.

Секвенирование генов вируса птичьего гриппа. Очищенные препараты РНК вируса-прототипа LA-NK-21205 и РНК, выделенная из клинических образцов падшей птицы исследовали с помощью RT-PCR и секвенирующих праймеров, фланкирующие разные области трех основных генов вируса гриппа: М-ген, H5 и N1. Полученные продукты реакции секвенировали с помощью автоматического секвенатора "3100 Avant Genetic Analyser" (Applied Biosystems, USA) и набора реагентов "BigDye Terminator v

3.1 Cycle Sequencing Kit" (Applied Biosystems) и расшифрованные последовательности анализировали с помощью программы BLAST (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/>). Для поиска высококонсервативных областей исследуемых нами генов вируса было использована выравнивание более 33 штаммов вируса гриппа А (H5N1), доступных в базе данных GenBank, в том числе высокопатогенные штаммы, выделенные от людей в Азии, выделенные от птиц в Европе и Африке за последние 3 года и три задепонированных штамма, выделенные от птиц в Крыму в 2005 году.

Дизайн праймеров и ДНК-зондов, выбор конфигурации теста. Дизайн праймеров и ДНК-зондов (вариант TaqMan probe) осуществляли с помощью программы Primer Express V.2 (Applied Biosystems). TaqMan probe - это олигонуклеотид, содержащий флуоресцентный репортерный краситель («репортер») на 5' конце и флуоресцентный акцепторный краситель («гаситель») на 3' конце. Если ДНК зонд целостный и оба прикрепленные к нему красители находятся на расстоянии длины олигонуклеотида, то происходит эффективное тушение гасителем флуоресценции репортера. Флуоресцентный сигнал значительно увеличивается в случае 5'-3' экзонуклеазной активности Taq DNA полимеразы в процессе ПЦР реакции, которая отщепляет зонд от матрицы и таким образом происходит физическое удаление репортера от гасителя, что способствует росту флуоресцентного сигнала.

In vitro транскрипция Для конструирования контрольных плазмид, несущих в качестве вставки фрагменты кДНК вируса гриппа А, были использованы наборы попарно-комплементарных олигонуклеотидов, которые после гибридизации образовывали дуплексы с «липкими» концами.

Дуплексы были последовательно лигированы между собой ДНК-лигазой фага Т4, что позволило получить *in vitro* синтетические фрагменты генов гемагглютинаина (H5) и нейраминидазы (N1) вируса гриппа А, фланкированные сайтами рестрикции EcoRI.

Эти синтетические фрагменты были клонированы в соответствующий сайт плазмиды pGEM3Zf(+). В результате получены рекомбинантные плазмиды **pIMC-3**, **pINC-11** и плазмиды **pINC-8**. Соответствие нуклеотидных последовательностей вставок вышеперечисленных плазмид ожидаемым подтверждено секвенированием при помощи автоматического секвенатора "3100 Avant Genetic Analyser" (Applied Biosystems, USA) и набора реагентов "BigDye Terminator v 3.1 Cycle Sequencing Kit" (Applied Biosystems).

Двухстадийную мультиплексную Real-Time RT-PCR реакцию проводили используя набор реактивов TaqMan One Step RT PCR Master Mix, содержащий краситель ROX как пассивный контроль (Applied Biosystems, USA).

Каждый праймер и ДНК-зонд брали в конечной концентрации 0,5 и 0,25 μM соответственно. Общий объем реакционной смеси составил 25 μL , который содержал: 12,5 μL 2x TaqMan PCR Master Mix, 0,63 μL 40xMultiScribe и RNase Inhibitor, очищенную дистиллированную воду (RNase-free) и 5 μL очищенного препарата РНК вируса. Реакцию RT-PCR в режиме реального времени проводили с использованием оборудования и программного обеспечения ABI PRISM 7000 (Applied Biosystems, USA). Температурный режим работы прибора включает: стадию обратной транскрипции – 45 минут при 48°C; первичная денатурация ревертазы MultiScribe и активация AmpliTaq Gold DNA полимеразы - 10 минут при 95°C; стадии амплификации в течении 40 циклов: денатурация – 0,15 минут при 94°C, отжиг праймеров - 0,30 минут при 55°C, удлинение цепи ДНК - 0,40 минут при 72°C.

Результаты анализировали с помощью программного обеспечения к прибору ABI PRISM 7000. В ходе каждого термического цикла флуоресцентный сигнал от репортера на 5'-конце ДНК-зонда измерялся прибором против сигнала внутреннего референтного красителя (ROX) для нормализации (уменьшения влияния) не связанных с ПЦР реакцией флуоресцентных флуктуаций между лунками планшета. Положительными считали образцы, в которых уровень флуоресцентного сигнала достоверно превышал таковой в образце, не содержащем вирусную РНК.

Специфичность мультиплексной Real-Time RT-PCR реакции оценивали путем определения перекрестной реакции с РНК, выделенной из клинических образцов, содержащих другие подтипы вируса гриппа и другие вирусные патогены, а также не инфицированная аллантоисная жидкость.

Определение предела чувствительности теста. С целью определения предела чувствительности теста на каждой стадии, рекомбинантные плазмиды серийно разводили 10-кратным разведением от 10^9 до 10 копий/ μL .

Результаты исследований и обсуждение. Дизайн RT-PCR метода. С целью создания высокоспецифичного теста по выявлению вируса гриппа А было выбрано три гена вируса: ген, отвечающий за принадлежность к вирусу гриппа типу А, ген гемагглютинаина и ген нейраминидазы.

Для этих целей нами были частично секвенированы различные гены изолированных на тер-

ритории Украины штаммов, полученные последовательности сопоставлены с аналогичными последовательностями других вариантов вируса, что позволило нам точно идентифицировать штамм H5N1 вируса птичьего гриппа А в клинических образцах.

Используя нуклеотидные последовательности, доступные в базе данных GenBank и последовательности, полученные при секвенировании вируса-прототипа LA-NK-21205 (Крымский изолят вируса гриппа А(H5N1)) было проведено сравнение последовательностей трех перечисленных выше генов с целью подбора праймеров и ДНК-зондов. Разработанные праймеры и ДНК-зонд для идентификации высоконсервативной области генома вируса гриппа А имеет гомологию среди свыше 120 известных последовательностей, соответствующих разным подтипам вируса гриппа А. С помощью программы BLAST (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/>) и баз данных GenBank мы установили, что на сегодняшний день разработанные нами праймеры и ДНК-зонды специфичны к последовательностям генов H5 и N1, имеют 98-100% гомологию среди 100 известных расшифрованных геномов вирусов гриппа А подтипа H5N1, в том числе три Крымских

изолята (A/chicken/Crimea/04/2005(H5N1); A/chicken/Crimea/08/2005(H5N1); A/goose/Crimea/615/05(H5N1)). Большая часть штаммов, взятых нами для анализа задепонирована в базе данных GenBank в последние 3 года.

Дизайн праймеров и ДНК-зондов (вариант TaqMan probe) проведенный с помощью программы Primer Express V.2 (Applied Biosystems), осуществлялся с учетом подбора размера праймеров и зондов, места их посадки на рнк-матрице и подбора их температур плавления с целью решения задачи одновременного выявления последовательностей ВКО и М-гена на 1-м этапе и генов H5 и N1 на 2-м этапе в формате Multiplex Real-Time RT-PCR.

В результате проведенных исследований были подобраны четыре пары праймеров: 2 пары праймеров и 2 зонда (внутренний контроль и область гена, отвечающий за принадлежность к вирусу гриппа типу А); а также 2 пары праймеров и 2 зонда (ген гемагглютинина и ген нейраминидазы).

ДНК-зонды для идентификации внутреннего контроля, М-гена, генов H5 и N1, меченные тремя разными флуоресцентными красителями-репортерами (FAM, HEX и JOE с пиком эмиссии при длине волны 518 нм и 523 нм, соответственно).

Конфигурация теста. Доступные на сегодняшний день зарубежные аналоги - коммерческие тест-системы на основе PCR в реальном

времени ограничиваются выявлением только гена H5. Некоторые коммерческие тесты укомплектованы дополнительной стадией субтипирования (H5 и H7) методом геля электрофореза, что значительно усложняет процедуру исследований. Есть предложения по выявлению трех основных генов (М-гена, генов H5 и N1) в одной пробирке в формате одностадийного Multiplex Real-Time RT-PCR.

Для достижения и воспроизведения высоких показателей чувствительности и специфичности нами была выбрана двух-стадийная конфигурация теста.

На основании проведенных нами исследований была сконструирована первая отечественная тест-система «DIA-Real Avian Influenza», которая позволяет выявлять клинические образцы, содержащие РНК только вируса гриппа А с последующей идентификацией генов гемагглютинина H5 и нейраминидазы N1 одновременно в формате мультиплексного Real-Time RT-PCR. Применение такого комплексного подхода оправдывает себя с точки зрения повышения специфичности теста.

На 1-м этапе, используя пару праймеров и ДНК-зонд, специфичные к высоконсервативной области генома вируса гриппа типа А, проводили отбор клинических образцов, содержащих только РНК вируса гриппа А. Кроме того, на этом этапе использовали также пару праймеров и TaqMan зонд внутреннего контроля, который введен нами для повышения специфичности теста путем устранения ложнонегативных реакций. Далее, используя две пары праймеров и два ДНК-зонда специфичные к выбранным последовательностям генов H5 и N1, проводили одновременную идентификацию обоих генов в мультиплексном формате (рис. 1).

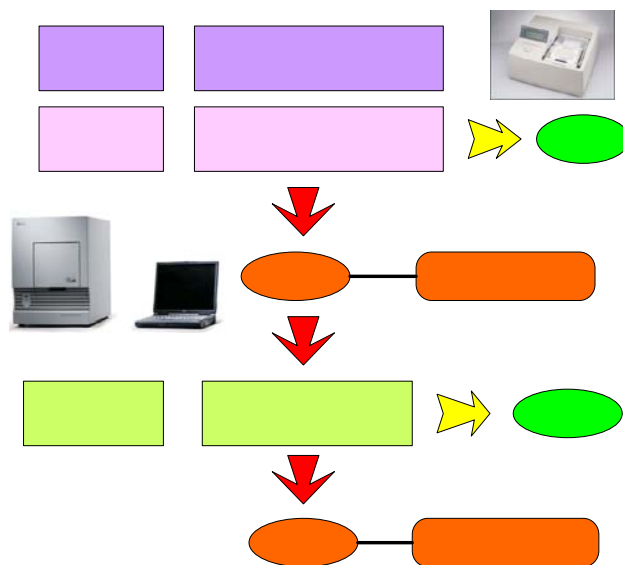


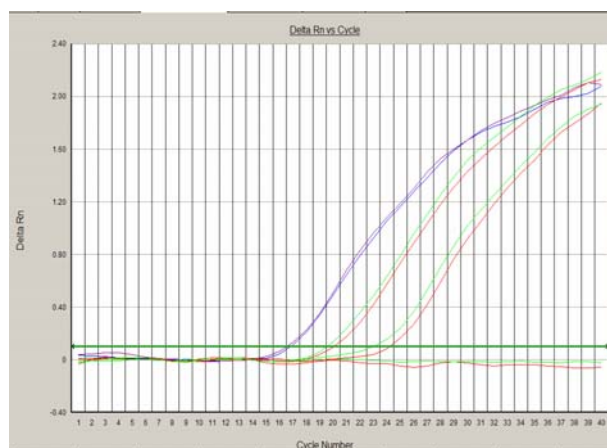
Рис. 1. Диагностика вируса птичьего гриппа с помощью теста «DIA-Real Avian Influenza»

Чувствительность и специфичность теста. По нашим данным Аналитическая чувствительность теста по результатам серийных разведений контрольных плазмид составила от 10 до 100 копий/μL.

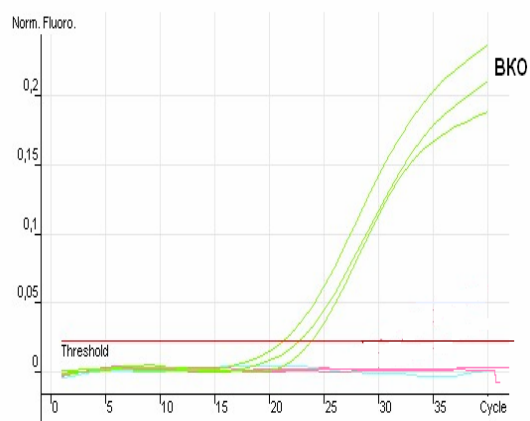
Для определения уровня специфичности теста в ходе экспериментов были проанализированы образцы, содержащие вирус ринотрахеита птиц, вирусы болезни Ньюкасла, вирус оспы птиц, вирус синдрома снижения яйценоскости, вирус гриппа В (В/HongKong/330/01) и не инфицированная аллантоисная жидкость куриных эмбрионов. Перекрестных реакций не наблюдалось, что свидетельствовало о 100% специфичности теста

по отношению к не гетерологичной группе патогенов.

В клинических образцах, содержащих вирус гриппа лошадей штамм Кембридж и штамм Майами, а также образцах, содержащих вирус гриппа А (штаммы H1N1, H3N2) людей был зарегистрирован положительный сигнал на 1-й стадии, подтверждающий принадлежность данных патогенов к группе вирусов гриппа А. Кроме того, в образце с культуральным вирусом гриппа А(A/FM1/47 (H1N1) кроме положительного сигнала на 1-м этапе был зафиксирован положительный сигнал на втором этапе, идентифицирующий ген N1 вируса гриппа А.

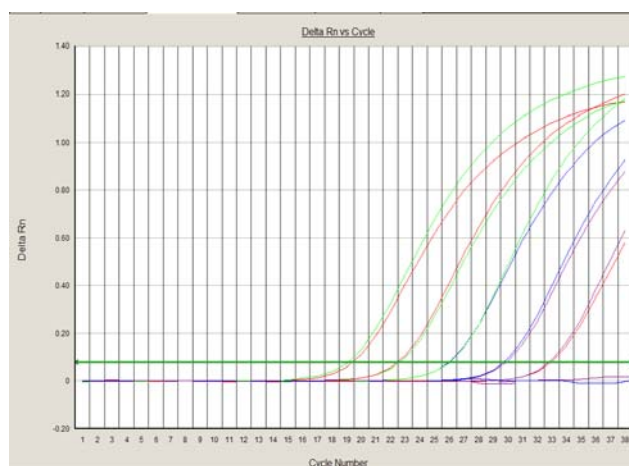


А

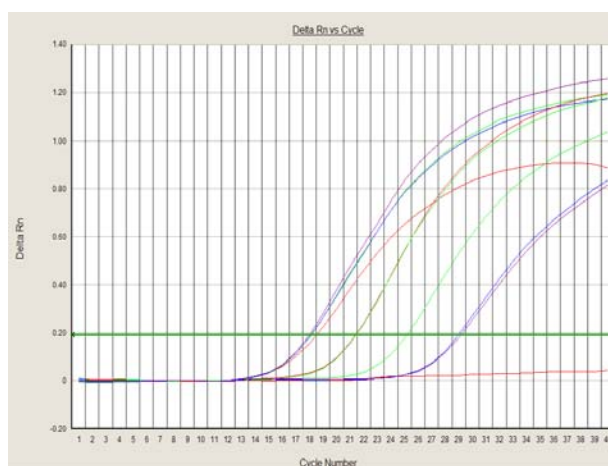


В

Рис.1. Интерпретация результатов детекции вируса гриппа А на I-й стадии двухстадийного мультиплексного Real-Time RT-PCR теста. (А) Детекция М-гена (флуоресцентный краситель – FAM) в образцах с разной вирусной нагрузкой. (В) Флуоресцентный сигнал внутреннего контрольного образца(ВКО), добавленный на стадии выделения РНК (краситель – HEX/JOE).



А



В

Рис.2. Интерпретация результатов детекции вируса гриппа А(H5N1) на II-й стадии двухстадийного мультиплексного Real-Time RT-PCR теста. (А) Детекция H5-гена (флуоресцентный краситель – FAM). (В) Детекция N1-гена (флуоресцентный краситель – JOE).

Наши данные совпали с результатами комиссионных испытаний на базе Национального центра штаммов микроорганизмов (ГНКИБШМ) при установлении специфичности разработанной тест-системы – 100%. Однако сопоставить результаты определения чувствительности теста

не представилось возможным, поскольку аналитическая чувствительность по результатам комиссионных испытаний выражалась в конечном разведении клинического материала, содержащего Крымский изолят вируса птичьего гриппа А (H5N1) и составила – 1:5000.

Интерпритация результатов исследований клинических образцов:

Основываясь на результатах исследований различных охарактеризованных клинических образцов, нами был разработан алгоритм оценки результатов тестирования образцов, который состоит в следующем:

- регистрация на I-й стадии двухстадийного мультиплексного Real-Time RT-PCR теста флуоресцентные сигналы по каналу FAM(М-ген) и каналу HEX/JOE(внутренний контроль) была интерпретирована нами как положительный результат, который свидетельствовал о наличии РНК вируса гриппа типа А в клинических образцах, а также отсутствия неспецифической ингибиции ПЦР реакции и разрушения РНК-матрицы на этапе выделения. Образцы, в которых не было зафиксировано флуоресцентного сигнала по каналу FAM(но фиксировался четкий сигнал по каналу HEX/JOE) на I-й стадии, анализу на II-й стадии не подвергали.

- на II-й стадии, регистрировали мультиплексный флуоресцентный сигнал от детекторов FAM и JOE, прикрепленных к 5' концам ДНК-зондов, специфичных к генам гемагглютинина и нейраминидазы соответственно.

Разработанная тест-система «**DIA-Real Avian Influenza**» имеет высокие показатели качества: чувствительность – 100%, специфичность – 100%. Уникальностью данного теста является использование результатов генетического анализа украинских изолятов вируса для дизайна праймеров и TaqMan ДНК-зондов.

Литература

1. Capua I., Alexander D.J. Avian Influenza and Human health//Acta Trop.-2002.-Vol.83, #1-P.1-6
2. Recommended laboratory tests to identify influenza A/H5 virus in specimens from patients with an influenza-like illness, WHO, 2004.
3. Coulombier D., Ekdahl K., H5N1 influenza and the implications for Europe//BMJ.-2005.-331.-413-414.
4. Львов Д.К. и др. Межпопуляционные взаимодействия в системе вирусы гриппа А- животные – человек//Вопросы вирусологии.-2005.-4.-4-11.
5. Липатов А.С. и др. Эволюция вирусов гриппа птиц H5N1 с 1997 по 2004г. в Южной и Юго-Восточной Азии// Вопросы вирусологии.-2005.-4.-11-17.
6. Menno D. de Jong et al Review: Avian influenza A (H5N1)//JCV.-2006.-35.-2-13.

DEVELOPMENT DIAGNOSTIC TEST TO DETECT AVIAN INFLUENZA VIRUS (H5N1) USING MULTIPLEX REAL-TIME RT-PCR

S.Stepaniuk, V.Naidenov, M.Vudmaska,
V.Pilipenko, V.German, N.Spivak

We developed a sensitive and rapid Multiplex Real-Time RT-PCR assay to detect Avian Influenza virus (H5N1). Test kit has highly sensitivity (100%) and specificity (100%). Its originality is using of results of Ukrainian isolates Avian Influenza virus (H5N1) genetic sequences for primers and TaqMan-probe designs.

Key words: Multiplex Real-Time PCR, avian influenza virus (H5N1), genodiagnostics.

Одержано редколлегією 13.04.2010 р.

МОЛЕКУЛЯРНА ОРГАНІЗАЦІЯ ЗОВНІШНЬОГО ТРАНСКРИБОВАНОГО СПЕЙСЕРА 35S РДНК *SOLANUM VILLOSUM* MILL.

Ю.М. Давидюк, Т.М. Столяр, Р.А. Волков

Кафедра молекулярної генетики та біотехнології,
Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича,
вул. Коцюбинського 2, м. Чернівці, 58012 e-mail: ra.volkov@gmail.com

Проведено визначення первинної нуклеотидної послідовності 5' зовнішнього транскрибованого спейсера (5' 3TC)35S рДНК *Solanum villosum* Mill. (секція *Solanum*) та її порівняння з послідовностями 5' 3TC видів, що належать до секцій *Petota* та *Dulcamara* роду *Solanum*. Подібно до інших представників роду *Solanum*, 5' 3TC *S. villosum* складається з варіабельної і консервативної ділянок завдовжки 424 пн і 559 пн, відповідно. Найвищий рівень подібності – 95.2% – виявлено між послідовностями 5' 3TC *S. villosum* і *S. nigrum*, що узгоджується з існуючою таксономією *Solanum*. Порівняльний аналіз послідовностей виявив, що 5' 3TC *S. villosum* належить до еволюційно найдавнішого структурного варіанту А, знайденого раніше у декількох представників інших секцій роду.

Ключові слова: молекулярна еволюція, зовнішній транскрибований спейсер, 5' 3TC, 35S рДНК, *Solanum*

Вступ. До роду *Solanum* L., що є найбільшим в родині *Solanaceae* L., включені близько 1500 видів, зокрема і такі важливі у сільськогосподарському відношенні культури як томат, картопля та баклажан (Hawkes et al., 1979). Багаточисельність видів та різноманітність їх морфологічних ознак ускладнюють створення єдиної загально-визнаної класифікації роду, тому на наш час залишаються нез'ясованими багато спірних питань щодо таксономічного положення окремих видів (D'Arcy, 1991; Nee, 1999; Hunziker, 2001; Lewin et al., 2006). Водночас рід *Solanum* є зручною моделлю для вивчення закономірностей молекулярної еволюції окремих генів і мультигенних родин в геномі, визначення філогенетичних зв'язків між видами, що входять до різних секцій, та ступеня їх генетичної близькості, що може бути корисним при вирішенні спірних питань в систематиці (Singh et al., 2006; Weese and Bohs, 2007).

Як один із молекулярних маркерів для визначення філогенетичних зв'язків між видами можуть бути використані гени, що кодують 18S, 5.8S і 25S рРНК (35S рДНК). Повторювана одиниця 35S рДНК складається з послідовностей, що характеризуються різними швидкостями молекулярної еволюції, і це дозволяє застосовувати порівняльний аналіз окремих ділянок для уточнення систематичного положення таксонів на рівнях від виду до класу (Kuzoff et al., 1999; Neves et al., 2005; Komarova et al., 2008). Найбільш мініливою частиною повторюваної одиниці 35S рДНК є міжгенний спейсер (МГС), що розділяє окремі повтори. Попередні дослідження показали можливість застосування порівняльного аналізу послідовностей МГС, зокрема 5' зовнішнього транскрибованого спейсера (5' 3TC), що ме-

жує з 5'-кінцем гену 18S рРНК, для визначення філогенетичних зв'язків у секції *Petota*, таксономічного положення видів *Lycopersicon* та з'ясування напрямів молекулярної еволюції МГС у роді *Solanum* (Volkov et al., 2003; Komarova et al., 2008). Метою нашої роботи було визначення особливостей організації 5' 3TC 35S рДНК виду *Solanum villosum* Mill. (підрид *Solanum*, секція *Solanum*) та уточнення його таксономічного положення в роді *Solanum*.

Об'єкт і методи. Екстракцію загальної ДНК зі свіжого/гербарного матеріалу здійснювалася цетавлоновим методом за традиційними методиками (Rogers and Bendich, 1994). Ампліфікацію 5' 3TC 35S рДНК проводили методом ПЛР з використанням пари праймерів 20RV-Not + 18S-Not (виробництва "MWG Oligo Synthese", Німеччина), послідовності яких розраховувались, виходячи з наявної інформації про послідовності кодуючих ділянок 18S рРНК та ділянки міжгенного спейсера 35S рДНК різних видів *Solanaceae*. З метою подальшого лігування в сайт впізнавання ендонуклеази *Eco52* I на 5'-кінці праймерів було додано послідовність, що відповідає сайту впізнавання ендонуклеази *Not* I (табл. 1).

Для ампліфікації використовували ДНК-полімеразу HotStartTaq ("Qiagen", США) у відповідності з рекомендаціями виробника. Кількість ДНК для ампліфікації складала 50 нг на реакцію. Ампліфікацію ДНК проводили в середовищі такого складу: 1× буфер для ПЛР (PCR-buffer, "Qiagen"), 0.75 мМ MgCl₂, суміш dNTP ("Fermentas", Литва) – 0.2 мМ кожного, праймери – 1 мМ кожного, ДНК-полімераза – 1 од. активності на реакцію. Загальний об'єм реакційної суміші складав 20 мкл. ПЛР проводилась з використанням приладу MiniCycler ("MJ Research

Inc”, США) за такою програмою: (1) початкова активація ДНК-полімерази – 95°C, 2 хв.; (2) 35 циклів ампліфікації: денатурація ДНК – 94°C, 45

с; посадка праймерів – 57°C, 1 хв.; синтез ДНК – 72°C, 4 хв.; (3) закінчення ампліфікації – 72°C, 8 хв.; (4) припинення реакції – 4°C.

Таблиця 1

Праймери, використані для ПЛР-ампліфікації 5' ЗТС 35S рДНК *S. villosum*

Позначення праймера	Послідовність
20RV-Not	5'-CATAGCGGCCGCGTTGTACATTTTCATTATGATTCTCTG -3' *
18S-Not	5'-CATAGCGGCCGCGCATATGACTACTGGCAGGATCAACC -3' *

* Примітка. Підкресленим шрифтом виділено сайт впізнання ендонуклеази Not I.

Продукти ПЛР розділяли методом електрофорезу в 1% агарозному гелі з використанням 1× трис-боратного буферу, що містив 0.5 мкг/мл бромистого етидію (Sambrook et al., 1989). Маркером для визначення довжини отриманих ПЛР-продуктів слугував “GeneRuler™ Ladder Mix” (“Fermentas”).

Отримані ПЛР-продукти піддавали розщепленню ендонуклеазою Not I (“Fermentas”) і лігували у сайт Eco52 I плазмиди pLitmus 38 з використанням Т4 ДНК-лігази (“Fermentas”). Трансформацію компетентних клітин лінії *Escherichia coli* XL-blue рекомбінантними плазмідами проводили методом електропорації з використанням приладу *E. coli* Pulser (BioRad, США). Скринінг колоній здійснювали методом *blue-white colony selection*. Рекомбінантні плазміди з відібраних колоній виділяли методом лужного лізису, вставки з рекомбінантних плазмід вилучали шляхом розщеплення ендонуклеазою Eco52 I (“Fermentas”) та ідентифікували методом рестриктивного картування з ендонуклеазою BamH I (“Fermentas”) за стандартними методиками (Sambrook et al., 1989). З рекомбінантних плазмід, що містили вставку, дві було просиквеновано з використанням набору Big Dye Terminator Cycle Sequencing Kit на сиквенаторі ABI Prism 310 (PE Applied Biosystems, США). Вирівнювання отриманих сиквенсів проводили за допомогою методу CLUSTAL W (Higgins and Sharp, 1989) з використанням програми комп’ютерної обробки даних MEGALIGN з пакету програм DNASTAR (DNASTAR, 1998). Для порівняльного аналізу використовувались послідовності 5' ЗТС 35S рДНК видів роду *Solanum* та *Capsicum pubescens* R. et P.

Результати та їх обговорення. Електрофоретичне розділення продуктів ПЛР виявило, що в результаті ампліфікації ділянки 5' ЗТС 35S рДНК *S. villosum* утворюється лише один ПЛР-продукт завдовжки близько 1000 пн. Аналіз отриманих нами первинних нуклеотидних послідовностей показав, що вставки обох просиквенованих плазмід дійсно відповідають ділянці 5' ЗТС, довжина якого у *S. villosum* становить 983 пн. Таке значення є близьким до довжини аналогічної ділянки 35S рДНК досліджених раніше видів *Solanum*,

довжини 5' ЗТС у яких знаходяться в межах 965-984 пн (Volkov et al., 2003), та *C. pubescens*, довжина 5' ЗТС якого дорівнює 960 пн.

За первинною нуклеотидною послідовністю 5' ЗТС *S. villosum* виявився найбільш подібним до *S. nigrum* L. (підрид *Solanum*, секція *Solanum*), найменш подібним – до видів секції *Petota* підроду *Solanum* (*S. bulbocastanum* Dunal, *S. pinnatisectum* Dunal, *S. etuberosum* Lindl.) і *C. pubescens*. Рівень подібності з *S. betaceum* Cav. (підрид *Bassovia*, секція *Pachyphylla*) і *S. dulcamara* L. (підрид *Solanum*, секція *Dulcamara*) має проміжне значення (табл. 2).

Таблиця 2

Рівень подібності 5' ЗТС 35S рДНК *S. villosum* та інших видів *Solanaceae*.

	<i>S. nigrum</i>	<i>S. betaceum</i>	<i>S. dulcamara</i>	<i>S. bulbocastanum</i>	<i>S. pinnatisectum</i>	<i>S. etuberosum</i>	<i>C. pubescens</i>
<i>S. villosum</i>	95.2	84.1	84.2	76.4	76.3	77.0	72.0

* Примітка. Жирним шрифтом виділено максимальне значення рівня подібності *S. villosum*.

Порівняльний аналіз послідовностей 5' ЗТС дозволив виявити в складі 5' ЗТС *S. villosum* дві ділянки з різним рівнем мінливості – консервативну (КД) довжиною 559 пн і варіабельну (ВД) завдовжки 424 пн (рис. 1). Отже, структурна організація 5' ЗТС *S. villosum* виявилась аналогічною до інших видів *Solanum*, з якими проводилось порівняння (Volkov et al., 2003; Komarova et al., 2008).

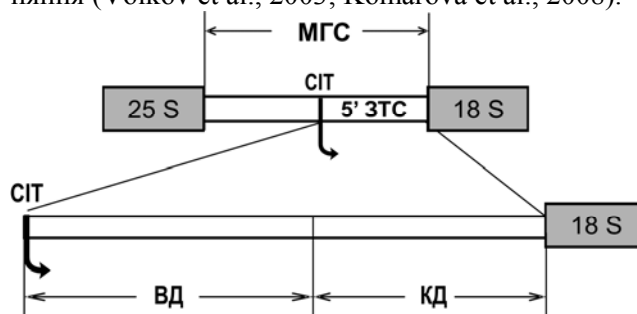


Рис. 1. Структура 5' ЗТС *S. villosum*. МГС: міжгенний спейсер; ЗТС: зовнішній транскрибований спейсер; СІТ: сайт ініціації транскрипції; ВД: варіабельна ділянка; КД: консервативна ділянка.

Визначений рівень подібності послідовностей КД і ВД 5' ЗТС *S. villosum* до *S. nigrum* – 95.3% і 95.0% відповідно – вказує на близьку спорідненість цих двох видів і на відносно нижчу швидкість молекулярної еволюції 5' ЗТС у видів секції *Solanum* порівняно з видами секції *Petota* (табл. 3).

Таблиця 3

Рівень подібності консервативної та варіабельної ділянок 5' ЗТС *S. villosum* і порівнюваних видів *Solanaceae*

	<i>S. nigrum</i>	<i>S. betaceum</i>	<i>S. dulcamara</i>	<i>S. bulbocastanum</i>	<i>S. pinnatisectum</i>	<i>S. etuberosum</i>	<i>C. pubescens</i>
Консервативна ділянка							
<i>S. villosum</i>	95.3	85.5	86.5	80.2	80.9	80.9	78.2
Варіабельна ділянка							
<i>S. villosum</i>	95.0	82.1	81.1	71.8	71.1	71.5	64.0

* Примітка. Жирним шрифтом виділено максимальне значення рівня подібності *S. villosum*.

Знайдені відмінності в послідовностях КД і ВД пов'язані насамперед з точковими замінами. Інсерції та делеції для 5' ЗТС *S. villosum* не характерні: протягом еволюції в цій ділянці мали міс-

це вставки або втрати лише поодиноких нуклеотидів. В послідовності КД у *S. villosum* не виявлено видоспецифічних дуплікацій повторів із 6-7 нуклеотидів та коротких інсерцій/делецій, характерних для так званого гіперваріабельного сегменту, знайденого раніше у видів секції *Petota* (Volkov et al., 2003). Натомість у *S. villosum* і *S. nigrum* знайдено 23 однакові специфічні точкові заміни у ВД і вісім замін й одну інсерцію динуклеотиду ТС – в КД, що відрізняє дані види від решти, з якими проводилось порівняння. Видається імовірним, що знайдені ознаки є характерними для видів секції *Solanum* і можуть бути використані при визначенні належності видів до цієї секції.

В межах ВД *S. villosum* виявлено тільки одну послідовність завдовжки 40 пн., що відповідає консервативному елементу (КЕ), знайденому раніше у ВД інших видів *Solanum* (Volkov et al., 2003). Перед КЕ розташована послідовність, яка повторюється один раз, після КЕ знаходиться характерна послідовність довжиною 26 пн, що не зазнала дуплікації (рис. 2). У ВД наявна також послідовність завдовжки 29 пн, що містить сайт впізнавання ендонуклеази *Xba* I – так званий *Xba* I-сегмент.

Svil	ATGGGCGCATGGTGGGCATTGTGGGCGTGCAACGTGGGGGCATGTTGGCATGCACGGCTAGTCCGTGCG
Snig	T.....
Sbet	CCA.G..C...-..C.....G.....CA...A.....T...G.....
Sdul	.C..C..TCCA.....C-..C.....A.G.....C...C.A.....T...C.....
Sblb	TCCT.....T.A.....TG.....C..T..A.....T...T.....T
Spnt	TCCT.C...T.A.....TG.....C.TCC.A.....T...T.....T
Setb	TCCT..A...T.A.....TG.....C.TT..A.....T...T.....T
Cpbs	..AA....TCAT.....-..C.....TGT.....C.AT..A.....T...T.....T
Svil	ACGCCACCGAGCACCCGCAAAAACACGTCGGCGACG
Snig	...T.GG.A.....
Sbet	T.....GA..A.....A..G..
Sdul	GT...G..G..TA.....C..
Sblb	GTT.G..GA.TA.....C..A.....
Spnt	GTT.G..GT.TA.....T.C..A.....
Setb	...T.GT...G..G..TA.....CA.A..A..
Cpbs	T...-..TG..TA....C.A.....A.A.T.

Рис. 2. Результати вирівнювання послідовностей фрагменту варіабельної ділянки МГС порівнюваних видів *Solanum*. Показано розташування консервативного елементу (жирний шрифт) та специфічних мотивів перед (позначено стрілками) та після нього (підкреслений шрифт). Svil – *S. villosum*, Snig – *S. nigrum*, Sbet – *S. betaceum*, Sdul – *S. dulcamara*, Sblb – *S. bulbocastanum*, Spnt – *S. pinnatisectum*, Setb – *S. etuberosum*, Cpbs – *Capsicum pubescens*.

Зазначені особливості будови ВД *S. villosum* свідчать, що 5' ЗТС цього виду належить до структурного варіанту А, який був виявлений раніше у деяких видів *Solanum*. Варіант А є еволюційно вихідним; похідними від нього є структурні варіанти В, С, D1 і D2, характерні для південноамериканських видів секції *Petota* та для *Lycopersicon* (Volkov et al., 2003; Komarova et al., 2008).

На побудованому за результатами аналізу філогенетичному дереві порівнювані види утворюють дві групи: до однієї належать види секції *Petota*, а до другої – інші види *Solanum*. При цьому *S. betaceum*, що належить до підроду *Bassovia*, виявився ближче спорідненим до *S. villosum*, ніж види секції *Petota*, що належать до того ж підроду *Solanum*. Розташування видів на

філогенетичному дереві не збігається з розташуванням на дереві, побудованому на підставі аналізу послідовностей трьох генів, згідно з яким *S. betaceum* і решта порівнюваних видів належать до різних клад (Weese and Bohs, 2007). Імовірно, це пов'язано з різною швидкістю накопичення еволюційних змін в досліджених послідовностях. Цей результат ще раз засвідчує, що для отримання достовірних результатів у дослідженнях по молекулярній таксономії слід застосовувати порівняння як можна більшого числа різних ділянок геному.

Висновки. Результати порівняльного аналізу 5' ЗТС 35S рДНК *S. villosum* вказують на порівняно низьку швидкість молекулярної еволюції цієї ділянки у видів секції *Solanum* і підтверджують правомірність існуючого положення виду в роді *Solanum*.

Подяки. Автори висловлюють щирі подяки фонду Олександра фон Гумбольдта (Німеччина) та Державному фонду фундаментальних досліджень (Україна) за фінансову підтримку цієї роботи.

Список літератури

1. D'Arcy W.G. The *Solanaceae* since 1976, with a review of its biogeography // *Solanaceae* III. – London, 1991. – P. 75-113.
2. DNASTAR, 1998. MegAlign 3.18 edit. Software distributed by DNASTAR Inc., Madison, WI, USA.
3. Higgins D. G., Sharp P. M. Fast and sensitive multiple sequence alignment on a microcomputer // *CABIOS*. – 1989. – Vol. 5. – P. 151-153.
4. Hunziker A.T. *Genera Solanacearum*. – A.R.G. Gantner Verlag K.G., Ruggell, Liechtenstein, 2001.
5. Komarova N.Y., Grimm G.W., Hemleben V., Volkov R.A. Molecular evolution of 35S rDNA and taxonomic status of *Lycopersicon* within *Solanum* sect. *Petota* // *Plant Syst. Evol.* – 2008. – Vol. 276, № 1-2. – P. 39-71.
6. Kuzoff R.K., Sweere J.A., Soltis D.E. [et al.] The phylogenetic potential of entire 26S rDNA sequences in plants // *Mol. Biol. Evol.* – 1998. – Vol.15, №3. – P. 251-263.
7. Lewin R.A., Myers N.R., Bohs L. Phylogenetic relationships among the “spiny solanums” (*Solanum* subgenus *Leptostemonum*, *Solanaceae*) // *Am. J. Bot.* – 2006. – Vol. 93, №1. – P. 157-169.
8. Nee M. Synopsis of *Solanum* in the New World / In: M. Nee, D.E. Symon, R.N. Lester, J.P. Jessop (eds) *Solanaceae* IV. Advances in biology and utilization. – Kew: Royal Botanic Gardens, 1999. – P. 285-334.
9. Neves S.S., Swire-Clark G., Hilu K.W., Baird W.V. Phylogeny of *Eleusine* (*Poaceae: Chloridoideae*) based on nuclear ITS and plastid trnT-trnF sequences // *Mol. Phyl. Evol.* – 2005. – Vol. 35, № 2. – P. 395-419.
10. Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of total cellular DNA from plants, algae and fungi // In: *Plant Mol. Biol. Manual*. – Belgium, 1994. – P.1-8.
11. Sambrook J., Fritsch E., Maniatis T. *Molecular cloning*. – New York: Cold Spring Harbor Laboratory, 1989. – Vol. 1-3.
12. Singh A.K., Singh Major, Singh A.K. Genetic diversity within the genus *Solanum* (*Solanaceae*) as revealed by RAPD markers // *Current Sci.* – 2006. – Vol. 90, №. 5. – P. 711-716.
13. Hawkes J.G., Lester R.N., Skelding A.D. (eds.) *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. – London: Academic press, 1979. – 746 p.
14. Volkov R., Komarova N.Y., Panchuk I.I., Hemleben V. Molecular evolution of rDNA external transcribed spacer and phylogeny of sect. *Petota* (genus *Solanum*) // *Mol. Phyl. Evol.* – 2003. – Vol. 29., № 1. – P.187-202.
15. Weese L.T., Bohs L. A Three-gene phylogeny of the genus *Solanum* (*Solanaceae*) // *Syst. Bot.* – 2007. – Vol. 32, № 2. – P. 445-463.

MOLECULAR ORGANIZATION OF THE 5' EXTERNAL TRANSCRIBED SPACER REGION OF 35S rDNA OF *SOLANUM VILLOSUM* MILL.

Y.M. Davidjuk, T.M. Stoliar, R.A. Volkov

Nucleotide sequence of the 5' external transcribed spacer region (5'ETS) of 35S rDNA of Solanum villosum Mill. (section Solanum) was determined and compared with the 5'ETS of Solanum species of sections Petota and Dulcamara. Similar to other representatives of the genus Solanum, the 5'ETS of S. villosum consists of a variable (424 bp) and a conserved (559 bp) regions. The highest level of sequence similarity, 95.2%, was found between the 5'ETS of S. villosum and S. nigrum, which agree with the existing taxonomy of Solanum. Comparative sequence analysis showed that the 5'ETS of S. villosum belongs to evolutionary ancestral structural variant A early found in some representatives of other sections of the genus.

Key words: molecular evolution, external transcribed spacer, 5'ETS, 35S rDNA, *Solanum*

Одержано редколегією 21.04.2010 р.

УЧАСТЬ КАТАЛАЗИ ТА АСКОРБАТ ПЕРОКСИДАЗИ ТЮТЮНУ У СТРЕСОВІЙ ВІДПОВІДІ НА ДІЮ ІОНІВ КАДМІЮ

І.М. Доліба, Н.О. Діденко, І.І. Панчук

Кафедра молекулярної генетики та біотехнології,
Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича,
вул. Коцюбинського 2, м. Чернівці, 58012 e-mail: irina.panchuk@gmail.com

Вирощування рослин тютюну на поживному середовищі з 0,1 і 0,5 мМ хлориду кадмію призводило до інгібування росту коріння та листків. Інтенсивність пошкодження рослин корелювала з концентрацією іонів металу та тривалістю обробки. Було також досліджено зміни каталазної та аскорбат пероксидазної активності в листах тютюну за дії різних концентрацій іонів кадмію. Встановлено, що дія 0,5 та 5 мМ хлориду кадмію в умовах 2-годинного стресу призводила до двократного зниження каталазної активності в листках, тоді як 12-годинна обробка супроводжувалась зменшенням такої різниці. На відміну від каталази, активність аскорбат пероксидази незначно підвищувалась в умовах 2-годинного стресу. Обидві ізоформи каталази в рівній мірі зазнавали інактивації за дії високої концентрації іонів кадмію. Отримані дані свідчать, що каталаза приймає участь у відповіді рослин на дію іонів кадмію. Специфіка стресової відповіді у різних видів рослин потребує подальших досліджень.

Ключові слова: кадмій, каталаза, аскорбат пероксидаза, пероксид водню, *Nicotiana tabacum*

Вступ. Одним з результатів антропогенного впливу на біосферу є накопичення в ґрунтах солей важких металів (ВМ) у доступних для рослин формах (Пацула та Демків, 2003; Das et al., 1997). Переважна більшість ВМ у підвищених концентраціях є токсичними для рослин. Найбільш небезпечними є метали, що не належать до групи необхідних рослинам елементів. Представником таких металів є кадмій, який у рослинній клітині взаємодіє із сульфгідрильними групами глутатіону та білків, що призводить до втрати активності багатьох ферментів та порушення окисно-відновної рівноваги. Це викликає зміни у транспорті іонів, процесах фотосинтезу, тощо (Sandalio et al., 2001; Pal et al., 2006) і в кінцевому рахунку призводить до загибелі клітини.

Вважається, що пошкодження, викликані ВМ, в першу чергу спричинені окисативним стресом, який є наслідком збільшення внутрішньоклітинних концентрацій активних форм кисню (АФК), таких як пероксид водню, супероксид та гідроксил радикали (Пацула та Демків, 2003; Dixit et al., 2001; Olmos et al., 2003). АФК активують процеси перикисного окиснення ліпідів мембран, білків та ДНК (Aravind et al., 2003). Довгий час вважалося, що АФК мають лише негативний вплив на клітину. Але нещодавно було доведено, що АФК відіграють важливу роль в рослинах: вони приймають участь в процесах розвитку та захисту від патогенів. АФК є також сигнальними молекулами, що регулюють експресію генів,

зокрема за дії різних форм стресу. Зважаючи на таку поліфункціональність, фізіологічно важливою є регуляція та підтримання оптимальних концентрацій АФК в клітині, а не повне їх розщеплення (Schützendübel and Polle, 2002; Yang and Poovaiah, 2002; Hung et al., 2005; Volkov et al., 2006).

Регуляцію вмісту АФК в клітині здійснюють неферментативна та ферментативна антиоксидантні системи. До останньої належать супероксиддисмутаза, аскорбат та глутатіон пероксидази, каталаза та деякі інші ферменти. Для відновлення пероксиду водню до води аскорбат пероксидаза (АРХ) використовує в якості субстрату відновлений аскорбат, тоді як каталаза перетворює дві молекули пероксиду водню на дві молекули води та молекулярний кисень (Колесніченко та ін., 2008; Aravind et al., 2003).

Відомо, що каталаза та АРХ виконують важливу роль у захисті рослинної клітини в умовах теплового, сольового, світлового стресів (Mullineaux et. al., 2000; Panchuk et. al, 2002; Sofo et. al, 2005). Вони також можуть приймати участь у захисті рослин від окисативного стресу, викликаного зростанням внутрішньоклітинних концентрацій ВМ (Romero-Puertas et. al., 2007). Враховуючи, що роль цих ферментів на початкових етапах відповіді рослин на гострий стрес, викликаний ВМ, ще недостатньо з'ясована, дана робота присвячена вивченню впливу іонів кадмію на активність каталази та аскорбат пероксидази тютюну.

Об'єкти та методи дослідження. Для дослідження впливу іонів кадмію на ріст та розвиток рослин в умовах *in vitro* використовували насіння *Nicotiana tabacum* екотипу W38. Простерилізоване насіння висаджували на чашки Петрі з 0,5 кратним агаризованим поживним середовищем Мурасіге-Скуга (0,5x MS), в яке було додано хлорид кадмію до кінцевої концентрації 0,1; 0,5 та 5 мМ. Насіння пророщували в умовах 16/8 годинного світлового дня за температури +27°C.

Дослідження активності каталази та аскорбат пероксидази проводили на 5-тижневих рослинах *N. tabacum* екотипу W38, що вирощували у ґрунті в культивацийній кімнаті за температури +27°C в умовах 16-годинного світлового дня. Для проведення стресової обробки відокремлювали надземну частину рослин від кореневої системи і місце зрізу занурювали в рідке середовище 0,5x MS, що містило хлорид кадмію у концентраціях 0,1; 0,5 та 5 мМ. Обробку проводили у темряві протягом 2 (короткотривалий стрес) та 12 (довготривалий стрес) годин. Контрольні рослини інкубували на 0,5xMS середовищі без додавання іонів кадмію.

Екстракцію білків залежно від мети дослідження проводили в буфері такого складу: для каталази - 0,1 М трис-НСІ (рН=6,8), 20% гліцерин, 30 мМ дітіотрейтол та 0,1% нерозчинний полівінілполіпіролідон; для аскорбат пероксидази - 50 мМ фосфат натрію (рН=7,0), 0,25 мМ ЕДТА, 20% гліцерин, 0,5 мМ аскорбат та 2% полівінілполіролідон. Кількість білку в екстракті визначали спектрофотометрично за методом Бредфорда (Bradford, 1976)

Каталазну активність визначали за методом описаним нами раніше (Долиба та ін., 2010). Активність ферменту виражали в мкмоль H_2O_2 , що розщеплювався за 1 хв у перерахунку на 1 мкг білку. Активність АРХ вимірювали за загальноприйнятим в літературі методом (Amako et al., 1994). Активність ферменту виражали в мкмоль аскорбату, окисленого за 1 хв на 1 мкг білку. Відносну активність обох ферментів представляли у відсотках, приймаючи за 100% активність ферменту в листках інтактних рослин. Експеримент виконували у п'яти біологічних та трьох хімічних повторностях. Статистичну достовірність отриманих даних оцінювали з використанням критерію Ст'юдента (Лакин 1990).

Ізоферментні спектри каталази та АРХ визначали методом електрофорезу у ПААГ у нативних умовах (Mittler and Zilinskas, 1993; Orendi, 2001).

Результати та обговорення. Вирощування рослин *N. tabacum in vitro* в присутності іонів

Cd^{2+} показало, що токсикант залежно від концентрації інгібує ріст рослин (рис. 1, 2).

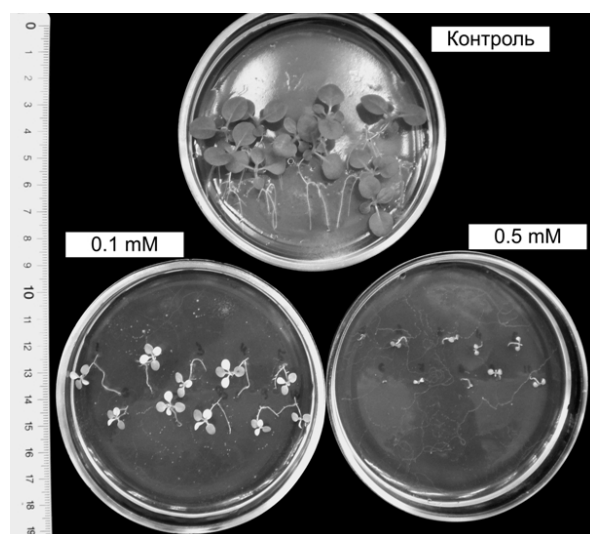


Рис. 1. Зовнішній вигляд рослин *Nicotiana tabacum*, що культивувались протягом 30 діб на поживному середовищі із додаванням 0,1 та 0,5 мМ хлориду кадмію.

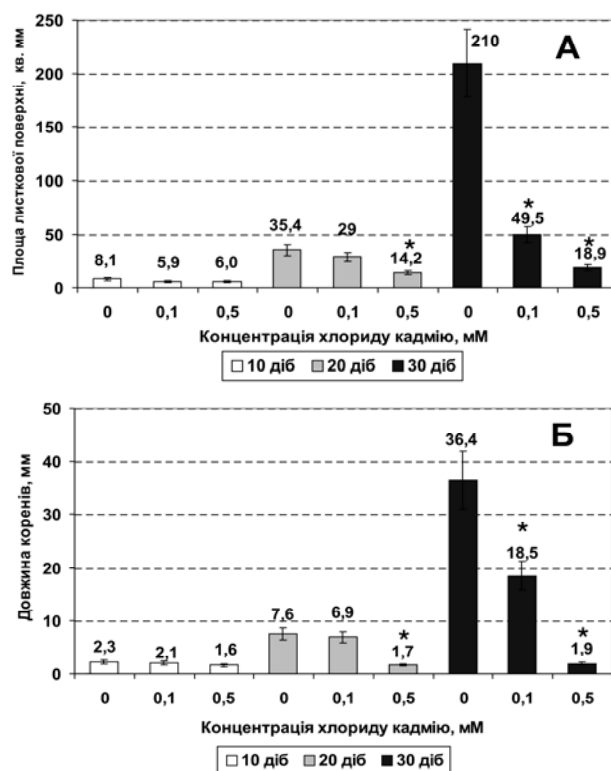


Рис. 2. Вплив хлориду кадмію на ріст рослин *Nicotiana tabacum*. А – динаміка площі листової поверхні, Б – динаміка довжини коренів, * - різниця у порівнянні з контрольними рослинами достовірна ($p < 0,05$)

На 10 добу росту контрольні рослини та ті, що вирощувались в присутності 0,1 мМ хлориду кадмію мали сформовану розетку із 4 листків. Проте рослини, що зазнали дії кадмію були дещо

меншого розміру та демонстрували ознаки хлорозу. Рослини, що росли за концентрації Cd^{2+} 0,5 мМ мали лише 2 розвинуті листки меншого розміру та корені меншої довжини, ніж контрольні рослини. При використанні 5 мМ Cd^{2+} насіння взагалі не проростало.

На 20 добу спостерігалось незначне інгібування росту листків та коренів за дії 0,1 мМ іонів кадмію. Суттєве зменшення листової поверхні - у 2,4 рази у порівнянні з контролем - спостерігалось за дії 0,5 мМ іонів кадмію. Проте ця концентрація мала ще більший вплив на кореневу систему, оскільки дослідні та контрольні рослини відрізнялись у 4,5 рази за довжиною коренів.

На 30 добу спостерігались відмінності у рості листків та коренів за дії обох концентрацій іонів кадмію. Так, площа листової поверхні рослин, що росли в присутності 0,1 мМ та 0,5 мМ Cd^{2+} була відповідно у 4 та 11 разів менша, ніж у контрольних. Довжина кореня за дії 0,1 мМ Cd^{2+} була вдвічі, а за дії 0,5 мМ Cd^{2+} у 19 разів менша за контроль (рис. 1).

Отже, коренева система зазнавала більшого пригнічення росту, ніж листки. Це, імовірно, пов'язано з тим, що в коріннях, як правило накопичується в декілька разів більше Cd^{2+} , ніж у листках (Рогозинский и др., 1998).

Літературні дані стосовно впливу іонів Cd^{2+} на ріст і розвиток рослин є досить суперечливими. Більшість даних свідчить про токсичність навіть малих концентрацій Cd^{2+} . Так, наприклад, ріст паростків кукурудзи послаблювався вже при додаванні у поживне середовище хлориду кадмію у концентраціях 0,01-1 мкМ (Терек та ін., 2000), а вирощування гороху протягом 15 днів в присутності 50 мкМ хлориду кадмію призводило до зменшення кількості та довжини бокових коренів (Rodriguez-Serrano et al., 2006). Було також встановлено, що обробка проростків соняшника 0,1 мМ розчином хлориду кадмію викликала суттєву затримку росту коренів, яка була помітна вже через 48 годин від початку досліді (Azpilicueta et al., 2008). Всі ці данні добре узгоджуються із нашими спостереженнями. Але є також протилежні повідомлення, що 4,4 мкМ кадмій може стимулювати ріст рослин *Miscanthus sinensis* (Arduini et al., 2004), а рослини томату можуть рости в присутності 5-6 мМ хлориду кадмію без зміни біомаси (Cherian et al., 2007). Такі розбіжності можуть бути пов'язані з різним дизайном експерименту, різною тривалістю обробки та залежати від виду рослин, що досліджуються.

В декількох дослідженнях встановлено, що іони кадмію впливають на активність

антиоксидантних ферментів, що пов'язано зі змінами в експресії відповідних генів на транскрипційному та посттранскрипційному рівнях (Cho and Seo, 2004; Benavides et al., 2005). У більшості досліджень вивчався довготривалий – від 3 до 21 доби – вплив іонів Cd^{2+} . Проте такий підхід дозволяє дослідити лише механізми пізньої відповіді рослин на стрес. Для з'ясування механізмів ранньої відповіді рослинної клітини на гострий стрес, ми використали дизайн експерименту, який забезпечував швидке надходження іонів Cd^{2+} у клітину. Для цього у рослин видаляли кореневу систему, яка, як відомо, виконує бар'єрну роль і затримує надходження ВМ у пагін (Кабата-Пендиас и Пендиас, 1989; Рогозинский и др., 1998). Встановлено, що інкубування надземної частини рослин протягом 2-х годин в присутності 0,5 та 5 мМ хлориду кадмію призводило до зниження каталазної активності відповідно на 38 та 50% (рис. 3).

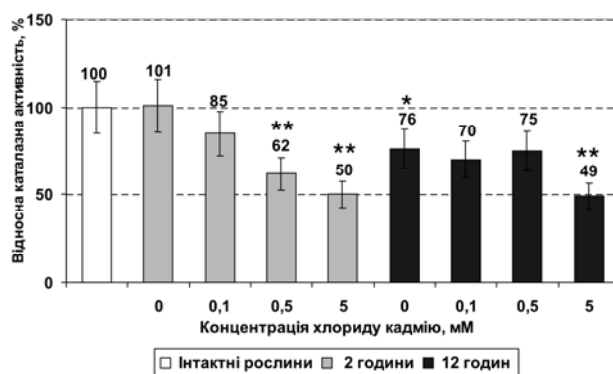


Рис. 3. Каталазна активність у листках *Nicotiana tabacum* за дії 0,1; 0,5 та 5 мМ хлориду кадмію протягом 2 та 12 годин. * - різниця у порівнянні з інтактними рослинами достовірна; ** - різниця у порівнянні з контрольними рослинами достовірна ($p < 0,05$)

Втрата активності каталази, в свою чергу, може призводити до зростання концентрації пероксиду водню та посилення оксидативного стресу у клітині. В умовах більш тривалого 12-годинного стресу за дії 0,5 мМ іонів Cd^{2+} у тютюну спостерігалось підвищення каталазної активності до рівня контрольних рослин. Це може свідчити про початок стадії адаптації до стресу. Проте, за дії більш високої концентрації токсиканта - 5 мМ – активність каталази залишалась зниженою на 30% у порівнянні з контролем.

Відомо, що у рослин каталаза кодується невеликою мультигенною родиною (Willekens et al., 1994; Scandalios et al., 1997). Зокрема, в геномі тютюну виявлено три гени, що кодують

різні ізоформи каталази, експресія яких відрізняється в різних тканинах та залежить від впливу зовнішніх факторів. Встановлено, що в листках експресується Cat1 та Cat2 (Willekens et al., 1994).

Для перевірки можливості того, що іони Cd^{2+} можуть по-різному впливати на активність окремих ізоформ, ми дослідили зміни у ізоферментних спектрах каталази за дії різних концентрацій хлориду кадмію. В результаті електрофоретичного розділення на гелі було виявлено ізоформи каталази високої та низької рухливості (рис. 4). За дії іонів Cd^{2+} спостерігалось зменшення інтенсивності обох ізоформ.

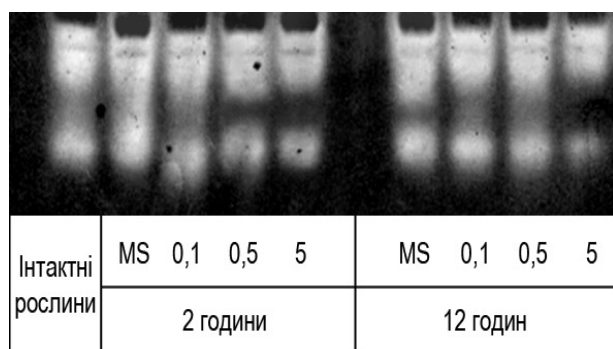


Рис. 4. Ізоферментні спектри каталази у листках *Nicotiana tabacum* за дії 0,1; 0,5 та 5 мМ Cd^{2+} протягом 2 та 12 годин

Також встановлено, що на відміну від каталази, активність АРХ не зазнавала суттєвих змін за дії іонів кадмію. Деяке підвищення АРХ активності – на 5-15 % - спостерігалось за дії 0,5 та 5 мМ хлориду кадмію в умовах 2-годинного стресу. Це може бути пов'язано з тим, що саме в цих точках каталазна активність знижується і клітина компенсує цю втрату збільшенням активності іншого ферменту, що розщеплює пероксид водню (рис. 5).

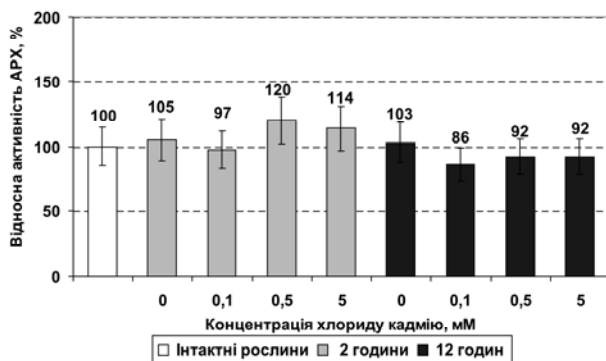


Рис. 5. Аскорбат пероксидазна активність у листках *Nicotiana tabacum* за дії 0,1; 0,5 та 5 мМ хлориду кадмію протягом 2 та 12 годин.
** - різниця у порівнянні з контрольними рослинами достовірна ($0,05 < P < 0,1$)

На електрофореграмах для АРХ було виявлено дві ізоформи, інтенсивність яких залишалась однаковою незалежно від концентрації токсиканта та тривалості обробки. Отже, АРХ на відміну від каталази майже не реагує на підвищення концентрації Cd^{2+} . В попередніх дослідженнях було показано, що вирощування гороху протягом 7 діб в присутності Cd^{2+} у концентрації 40 мкМ сприяло зростанню активності каталази та супероксид-дисмутази в листках, тоді як активність АРХ зростала тільки у коренях (Dixit et al., 2001).

На загал отримані нами дані свідчать, що за дії 2-годинного стресу, викликаного високими концентраціями Cd^{2+} у листках тютюну спостерігається суттєве зниження активності каталази, що може бути викликано окисативною інактивацією ферменту, як це було доведено при вивченні дії іонів кадмію на каталазу соняшника (Azpilicueta et al., 2008). Проте через 12 годин різниця між контрольними та дослідними рослинами зникає (0,5 мМ Cd^{2+}) або помітно зменшується (5 мМ Cd^{2+}), що вказує на перехід рослини у стадію адаптації. Слід зазначити, що в аналогічних експериментах з *Arabidopsis thaliana* (Доліба та ін., 2010) падіння активності каталази спостерігалось лише після 12-годинного стресу, тоді як 2-годинна обробка не призводила до змін в активності ферменту. В проростках соняшника за дії 0,1 мМ Cd^{2+} через 48 годин активність каталази знижувалась. При цьому спостерігалось зростання рівня мРНК генів, що кодують різні ізоформи каталази. Проте, через 72 години від початку стресової обробки активність каталази знову зростала як результат синтезу нових молекул ферменту (Azpilicueta et al., 2008). Отже, різниця в часі між зростанням рівня мРНК ізоформ каталази та їхньою трансляцією в проростках соняшника становила 24 години. При вивченні впливу 50 мкМ хлориду кадмію на рослини гороху також спостерігалось збільшення рівня мРНК каталази на фоні зниження активності ферменту (Romero-Puertas et al., 2007).

Складається враження, що різні види рослин демонструють аналогічну реакцію на стрес, викликаний зростанням концентрації кадмію: на початкових етапах відбувається зниження активності каталази, яке пізніше змінюється на зростання. Проте ця реакція може розвиватись з різною швидкістю – зокрема, порівняно швидко у тютюну та повільніше у соняшника та арабідопсису. Стрессова відповідь імовірно контролюється як на транскрипційному, так і на посттранскрипційному рівнях. Розуміння специфіки цих процесів у різних видів рослин вимагає додаткових досліджень.

Подяки. Автори висловлюють щирі подяки проф. Р.А. Волкову (Чернівецький національний університет) за участь у обговоренні отриманих результатів.

Список літератури:

1. Долиба І. М., Волков Р. А., Панчук І. І. Метод визначення каталазної активності у рослинному матеріалі // Физиол. биохим. культ. растений. – 2010. – Т. 42. – (у друці).
2. Долиба І. М., Кузь І. В., Панчук І. І. Вплив іонів кадмію на активність каталази *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh // Біол. системи – 2010. – Т. 2, № 1 – (у друці).
3. Кабата-Пендіас А., Пендіас Х. Микроэлементы в почвах и растениях – М.: Мир, 1989. – 439 с.
4. Колесніченко О. В., Григорюк І. П., Грисюк С. М. Стан антиоксидантної системи саджанців Каштана їстівного (*Castanea sativa* Mill.) за різних екологічних умов // Наук. Вісник Ужгород. ун-ту (Сер. Біол.). – 2008. – Вип. 24. – С. 71-73.
5. Лакин Г.Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов – 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
6. Пацула О., Демків О. Каталаза та адаптація рослин соняшника до токсичної дії кадмію та свинцю // Вісник Львів УН-ТУ. – 2003. – Вип. 34. – С. 225-230.
7. Rogozinskiy M. S., Shelifost A. E., Kostyshin S. S., Volkov R. A. Действие ионов тяжелых металлов на растения в культуре *in vitro* // Физиол. биохим. культурн. растений – 1998 – Т. 30, № 6 – С. 465-471.
8. Терек К. В., Юревич М. С., Рячевська Н. Я. Нагромадження кадмію проростками кукурудзи та їх реакція на токсичну дію металу // Физиол. биохим. культурн. растений. – 2000. – Т. 32. – С. 506-511.
9. Amako K., Chen G., Asada K. Separate assays for ascorbate peroxidase and guaiacol peroxidase and for the chloroplastic and cytosolic isozymes of ascorbate peroxidase in plants // Plant Cell Physiol. – 1994. – Vol. 35. – P. 497-504.
10. Aravind P., Narasimha M., Prasad V. Zinc alleviates cadmium-induced oxidative stress in *Ceratophyllum demersum* L.: a free floating freshwater macrophyte // Plant Physiol. Biochem. – 2003. – Vol. 41. – P. 391-397.
11. Arduini I., Masoni A., Mariotti M., Ercoli L. Low cadmium application increase miscanthus growth and cadmium translocation // Environ. Exp. Bot. – 2004. – Vol. 52. – P. 153-164.
12. Azpilicueta C.E., Pena L.B., Tomaro M.L., Gallego S.M. Modifications in catalase activity and expression in developing sunflower seedlings under cadmium stress // Redox Report. – 2008. – Vol. 13, № 1. – P. 40-46.
13. Benavides M.P., Gallego S.M., Tomaro M.L. Cadmium toxicity in plants // Plant Physiol. – 2005. – Vol. 17. – P. 21-34.
14. Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analyt. Biochem. – 1976. – Vol. 72. – P. 248-254.
15. Cherian S., Ramachandran V., Sudhakaran S., Nair H. Cadmium uptake and distribution in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill) // South Pacific J. Nat. Sci. – 2007. – Vol. 6. – P. 37-42.
16. Cho U., Seo N. Oxidative stress in *Arabidopsis thaliana* exposed to cadmium is due to hydrogen peroxide accumulation // Plant Sci. – 2004. – Vol. 168. – P. 113-120.
17. Das P., Samantaray S., Rout G. R. Studies on cadmium toxicity in plants: a review // Environ. Pollut. – 1997. – Vol. 98, № 1. – P. 29-36.
18. Dixit V., Pandey V., Shyam R. Differential antioxidative responses to cadmium in roots and leaves of pea (*Pisum sativum* L. cv. Azad) // J. Exp. Bot. – 2001. – Vol. 52, № 358. – P. 1101-1109.
19. Hung S.-H., Yu C.-W., Lin C. H. Hydrogen peroxide functions as a stress signal in plants // Bot. Bull. Acad. Sin. – 2005. – Vol. 46. – P. 1-10.
20. Mittler R., Zilinskas A. Detection of ascorbate peroxidase activity in native gels by inhibition of the ascorbate-dependent reduction of nitroblue tetrazolium // Anal. Biochem. – 1993. – Vol. 212. – P. 540-546.
21. Mullineaux P., Ball L., Escobar C. Are diverse signaling pathways integrated in the regulation of *Arabidopsis* antioxidant defence gene expression in response to excess excitation energy? // Philos. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci. – 2000. – Vol. 355. – P. 1531-1540.
22. Orendi G. Expression von Katalasen während der Blattseneszens und unter verschiedenen Stressbedingungen in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. / Dissertation Verlag Grauer. – 2001. – 135 S.
23. Olmos E., Martinez-Solano J. R., Piqueras A., Hellin E. Early steps in the oxidative burst induced by cadmium in cultured tobacco cells (BY-2 line) // J. Exp. Bot. – 2003. – Vol. 54, № 381. – P. 291-301.
24. Pál M., Horváth E., Janda T., Páldi E., Szalai G. Physiological changes and defense mechanisms induced by cadmium stress in maize // J. Plant Nutr. Soil Sci. – 2006. – Vol. 169. – P. 239-246.
25. Panchuk I. I., Volkov R. A., Schöffl F. F. Heat stress- and heat shock transcription factor-dependent expression and activity of ascorbate peroxidase in *Arabidopsis* // Plant Physiol. – 2002. – Vol. 129, № 6. – P. 838-853.
26. Rodriguez-Serrano M., Romero-Puertas M. C., Zabalza A., Corpas F. J., Gomez M., Del Rio L. A., Sandalio L. M. Cadmium effect on oxidative metabolism of pea (*Pisum sativum* L.) roots. Imaging of reactive oxygen species and nitric oxide accumulation *in vivo* // Plant. Cell Environ. – 2006. – Vol. 29. – P. 1532-1544.
27. Romero-Puertas M. C., Corpas F. J., Rodríguez-Serrano M., Gómez M., del Río L. A., Sandalio L. M. Differential expression and regulation of antioxidative enzymes by cadmium in pea plants // J. Plant. Physiol. – 2007. – Vol. 164. – P. 1346-1357.
28. Sandalio L. M., Dalurzo H. C., Gomez M., Romero-Puertas M.C., del Rio L.A. Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants // J. Exp. Bot. – 2001. – Vol. 52, № 364. – P. 77-84.

29. Scandalios J.G., Guan L., Polidoros A.N. Catalases in plants (gene structure, properties, regulation and expression): Oxidative stress and molecular biology of antioxidant defenses / In: Scandalios J.G. (ed.) - Gold Spring Harbor Laboratory Press. – 1997. - P. 343-406.
30. Schützendübel A., Polle A. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization // J. Exp. Bot. – 2002. – Vol. 53, № 372. – P. 1351-1365.
31. Sofo A., Dichio B., Xiloyannis C. Antioxidant defences in olive trees during drought stress: changes in activity of some antioxidant enzymes // Funct. Plant Biol. – 2005. – Vol. 32. – P. 45-53.
32. Volkov R. A., Panchuk I. I., Mullineaux F. M., Schöffl F. Heat stress-induced H₂O₂ is required for effective expression of heat shock genes in *Arabidopsis* // Plant Mol. Biol. – 2006. – Vol. 61, № 4-5. – P. 733-746.
33. Willekens H., Langebartels C., Tire C., Van Montagu M., Inze D., Vancamp W. Differential expression of catalase genes in *Nicotiana plumbaginifolia* (L) // Proc. Nat. Acad. Sci. USA – 1994. – Vol. 91. – P. 10450-10454.
34. Yang T., Poovaiah B. W. Hydrogen peroxide homeostasis: Activation of plant catalase by calcium-calmodulin // Proc. Nat. Acad. Sci. – 2002. – Vol. 99, № 6. – P. 4097-4102.

INVOLVMENT OF CATALASE AND ASCORBAT PEROXIDASE OF TOBACCO IN RESPONSE TO CADMIUM STRESS

I.M. Doliba, N.O. Didenko, I.I. Panchuk

Cultivation of tobacco plants on nutrient medium supplemented with 0.1 and 0.5 mM cadmium chloride resulted in drastic inhibition of roots and leaves grow. The intensity of plants injury correlated with concentration of the metal ions and duration of treatment. Changes of catalase and ascorbate peroxidase activity in tobacco leaves induced by different concentrations of cadmium ions were also studied. It was found that the exposure of leaves to 0.5 and 5 mM cadmium chloride for 2 hours provoked a twofold decrease of catalase activity whereas after 12 hours treatment the difference between cadmium treated and control plants decreased. In contrast, ascorbate peroxidase demonstrated only weak increase of activity after 2 hours treatment. Both isoenzymes of catalase were equally inactivated by high concentrations of cadmium. The data indicate that catalase is involved in plant cell response to cadmium stress. Specificity of stress response in different plant species is discussed.

Key words: cadmium, catalase, hydrogen peroxide, Nicotiana tabacum.

Одержано редколлегією 21.04.2010 р.

АГРОЕКОЛОГІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ЕДАФОТОПІВ ЛУЧНИХ ЕКОСИСТЕМ ПЕРЕДГІРСЬКОГО ТА ГІРСЬКОГО РЕГІОНІВ ЧЕРНІВЕЦЬКОЇ ОБЛАСТІ

О.Я.Буждиган, О.В.Вархол

*Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича
58012 м. Чернівці, вул. Коцюбинського 2,*

На основі агрохімічних та агроекологічних показників поверхневих шарів ґрунту та профільних аналізів здійснено порівняльне дослідження едафотопів лучних екосистем передгірської та гірської зон Чернівецької області.

Ключові слова: лучна екосистема, едафотоп, передгірська зона, гірська зона, агрохімічний аналіз, агроекологічний аналіз.

Вступ. Ґрунт – це унікальна природна система, що є продуктом тісних взаємообумовлених зв'язків між ґрунтовими організмами та їх екотопом [8]. У своїй відомій праці «Біосфера» В.І. Вернадський (1976) надав ґрунту статус біокосної системи [1]. Загалом ця система формується внаслідок складних мікробо-рослинних формацій, подальший розвиток яких залежить від фізико-хімічних властивостей екотопу і біологічних особливостей рослинності. Так, поступово первинний екотоп під впливом організмів перетворюється в едафотоп (біотоп) – сформовану, просторово обмежену біокосну систему, яка перебуває під постійним пресом факторів ґрунтоутворення [9]. В.В. Докучаєв (1936) зазначає клімат, рельєф, біоту, материнську породу та час, як основні ґрунтоутворюючі фактори [4]. Однак в умовах антропогенної діяльності в ряді цих факторів необхідно враховувати й атропічний тиск на едафотоп. Особливої уваги потребують вивчення стану едафотопів екосистем, що піддаються постійній господарській діяльності, а саме луків, які використовуються для сінокошіння чи випасу худоби.

Метою роботи був порівняльний аналіз агро-екологічних властивостей едафотопів лучних екосистем різних фізико-географічних регіонів Чернівецької області.

Матеріали та методи досліджень. Об'єктом досліджень були едафотопи лучних екосистем передгірської та гірської фізико-географічних зон Чернівецької області. При цьому керувались фізико-географічним районуванням Л.І. Воропай [2], яка виділяє передгірську височину, центральну частину орографічної композиції території Чернівецької області, як Прут-Сіретську область, та гірську область, що піднімається на

півдні території, – як область Буковинських Карпат.

Показники ґрунтів визначались загальноприйнятими методами, зокрема: вміст органічної речовини - за ДСТУ 4289 : 2004, рН сольовий та водний – потенціометрично (ДСТУ ISO 10390 – 20010), обмінна кислотність (ОК) - за ГОСТ 26484–85 та обмінний алюміній - за ГОСТ 26485–85, гідролітичну кислотність (ГК) - за ГОСТ 26212–91), сума ввібраних основ – за Каппеном-Гільковицем (СВО); ступінь насиченості основами (СНО) та ємність поглинання (СП) – розрахунково. Визначали різні форми калію: обмінний за Кірсановим (ДСТУ 4405 : 2005), необмінний за Пчолкіним (2 н НСІ), валовий за Сміттом (ДСТУ – 4290 : 2004). Показники вмісту азоту, що легко гідролізується – визначені за методом Корнфілда, рухомого фосфору – методом Кірсанова (ДСТУ 4405 : 2005).

Статистичну обробку даних виконували з використанням математичного програмного пакету STATISTICA 6.0.

Результати та їх обговорення. Показники щодо вмісту гумусу, азоту, калію та фосфору, а також кислотність та показники агрохімічних та агроекологічних бонітетів поверхневих шарів досліджуваних нами едафотопів лучних екосистем для Прут-Сіретської фізико-географічної області та для Буковинських Карпат представлені на рис. 1 А та В відповідно.

Ступінь обмінної кислотності поверхневих шарів досліджуваних едафотопів для лучних екосистем в межах Прут-Сіретської області коливається в межах 4,5-7,7, що в середньому по передгірній зоні становить 5,7 (рис. 1 А). В межах Буковинських Карпат значення показника обмінної кислотності ґрунту коливаються в ме-

жах 4,1-5,1, що в середньому по гірській зоні становить 4,4 (рис. 1 В).

Щодо відсотку гумусу в поверхневому шарі ґрунту, то даний показник показав протилежну закономірність по фізико-географічних зонах порівняно з попереднім показником. В межах гірської зони Чернівецької області усереднений відсоток гумусу в поверхневому шарі ґрунту складає 3,2 (рис. 1 А), а в межах передгірської – 1,9 (рис. 1 В).

Вміст азоту в досліджуваних ґрунтах коливається від 75 до 132 мг/кг в межах Прут-Сіретської області і в середньому становить 99 мг/кг (рис. 1 А). В межах області Буковинських Карпат даний показник в середньому становить 132 мг/кг (рис. 1 В) та коливається в межах значень від 100 до 176 мг/кг.

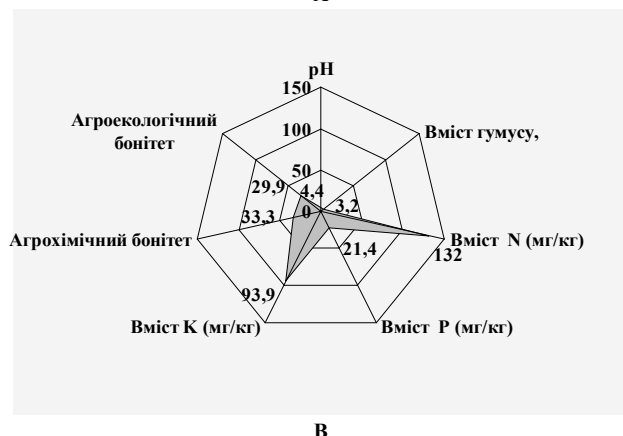
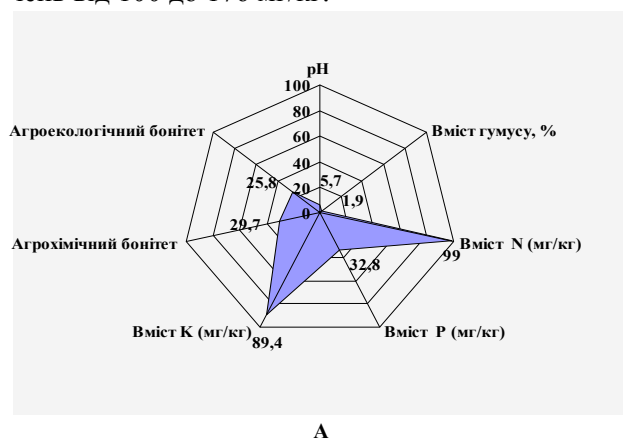


Рис. 1. Агроекологічні властивості поверхневих шарів едафотопів лучних екосистем Прут-Сіретської області (А) та Буковинських Карпат (В).

Значення вмісту фосфору в поверхневому шарі ґрунту в передгірській зоні Чернівецької області коливаються в межах 21-67 мг/кг. В середньому в межах Прут-Сіретської області вміст фосфору в ґрунті становить 32,8 мг/кг (рис. 1 А). В гірській зоні Чернівецької області значення даного показника коливаються від 11 до 32 мг/кг, що в середньому становить 21,4 мг/кг в межах області Буковинських Карпат (рис. 1 В).

Вміст калію в межах Прут-Сіретської фізико-географічної області коливається від 11 до 154

мг/кг, а в середньому становить 89,4 мг/кг по передгірській зоні Чернівецької області (рис. 1 В). В едафотопіях Буковинських Карпат даний показник коливається від 60 до 158 мг/кг, що в середньому в межах даної фізико-географічної області становить 93,9 мг/кг (рис. 1 В).

Значення показників як агрохімічного, так і агроекологічного бонітетів досліджуваних нами едафотопів лучних екосистем підвищуються в напрямку від передгірської до гірської зон Чернівецької області (рис. 1). Показник агрохімічного бонітету досліджуваних нами едафотопів коливається в межах значень від 20 до 35 для Прут-Сіретської області, та в межах від 26 до 42 для області Буковинських Карпат. Усереднені значення даного показника складають 29, 7 та 33,3 для передгірської (рис. 1 А) та гірської (рис. 1 В) зон відповідно. Щодо агроекологічного бонітету, то даний показник коливається від 25 до 30 для едафотопів лучних екосистем в межах Прут-Сіретської області та від 24 до 35 – для Буковинських Карпат. Усереднені значення показника агроекологічного бонітету для едафотопів лучних екосистем передгірної та гірської зон становлять 25,8 (рис. 1 А) та 29,9 (рис. 1 В) відповідно.

Для пошуку залежностей між отриманими даними нами застосовано методи кореляції (табл. 1) та покрокової множинної регресії (табл. 2).

Таблиця 1
Кореляційні залежності між агрохімічними показниками едафотопів лучних екосистем Чернівецької області

Показники едафотопів	Вміст гумусу, %	Вміст N, мг/кг	Вміст P, мг/кг	Вміст K, мг/кг	Агрохімічний бонітет	Агроекологічний бонітет
pH _{KCl}	-0,5*	-0,3	0,9*	0,2	-0,3	-0,4
Вміст гумусу, %		0,3	-0,3	0,3	0,5*	0,4
Вміст N, мг/кг			-0,2	0,2	0,4	0,5*
Вміст P, мг/кг				0,2	-0,1	-0,3
Вміст K, мг/кг					0,7*	0,6*
Агрохімічний бонітет						0,7*

Примітка. * - значення r достовірне при $p < 0,05$.

Виходячи з кореляційного аналізу в досліджуваних едафотопів лучних екосистем Чернівецької області відмічено високий прямий зв'язок ($r=0,9$) між ступенем обмінної кислотності ґрунту та вмістом фосфору в ньому (табл. 1). Крім того виявлено середні прямі залежності між наступними парами показників: вмістом калію в ґрунті та його агрохімічним бонітетом ($r=0,7$), агроекологічним та агрохімічним бонітетами

едафотопів ($r=0,7$), вмістом калію в ґрунті та його агроекологічним бонітетом ($r=0,6$), вмістом гумусу в ґрунті та його агрохімічним бонітетом ($r=0,5$), вмістом азоту в ґрунті та його агроекологічним бонітетом ($r=0,5$). Відмічено середній зворотній зв'язок між вмістом гумусу в ґрунті та ступенем його обмінної кислотності ($r=-0,5$).

У рамках пошуку залежностей між агроекологічними показниками едафотопів із застосуванням методів покрокової множинної регресії нами отримано п'ять регресійних моделей (табл. 2). Усі вони характеризуються тісним взаємозв'язком між досліджуваними показниками ($R \geq 0,7$), вагомим ($p \geq 0,5$) коефіцієнтом детермінації (R^2), а значимість їх підтверджена високим рівнем достовірності коефіцієнту Фішера.

Таблиця 2

Рівняння покрокової множинної регресії залежностей агрохімічних показників досліджуваних едафотопів лучних екосистем Чернівецької області

Рівняння покрокової множинної регресії	Статистична оцінка достовірності
$Y_{pH} = 4,1 + 0,78X_p$ (1)	$R=0,9$; $R^2=0,8$; $F(df=2,2)=28,2$; $p<0,00001$.
$Y_N = 0,5X_{агрок.бон}$ (2)	$R=0,5$; $R^2=0,3$; $F(df=1,2)=5,8$; $p<0,03$.
$Y_p = -29,5 + 0,85X_{pH}$ (3)	$R=0,9$; $R^2=0,7$; $F(df=1,2)=45,7$; $p<0,000001$.
$Y_K = -158,1 + 0,6X_{агрок.бон} + 0,4X_{pH}$ (4)	$R=0,8$; $R^2=0,6$; $F(df=3,2)=9,2$; $p<0,001$.
$Y_{агрок.бон} = 0,4X_{агроекол.бон} + 0,4X_K$ (5)	$R=0,8$; $R^2=0,7$; $F(df=3,2)=11,5$; $p<0,0004$.

Виходячи з отриманих регресійних моделей хочеться відмітити наступні прямі залежності: ступеня обмінної кислотності ґрунту від вмісту фосфору в ньому (табл. 2, модель 1) і навпаки (табл. 2, модель 3), вмісту азоту в ґрунті від показника його агрохімічного бонітету (табл. 2, модель 2), агрохімічного бонітету ґрунту від показника його агроекологічного бонітету та вмісту калію в ньому (табл. 2, модель 5); а також зворотну залежність вмісту калію в ґрунті від його агрохімічного бонітету та ступеня обмінної кислотності (табл. 2, модель 4).

Профільний аналіз агрохімічних властивостей досліджуваних едафотопів показав дещо інший розподіл даних порівняно з аналізом поверхневих шарів.

Загалом буроземи характеризується типовими для цих відмін показниками: високим вмістом гумусу у верхній частині профілю та його різким зменшенням до материнської породи, кислою реакцією ґрунтового розчину із зростанням ве-

личини рН вниз по профілю, підвищеними величинами потенційної кислотності. Остання спричинена, найперше, високим вмістом алюмінію [6].

Порівняльна профільна характеристика буроземів Прут-Сіретської області та Буковинських Карпат показала незначне переважання усереднених значень вмісту гумусу в едафотопіх лучних екосистем гірської зони (1,21% та 1,67% відповідно) (рис. 2). Вважають, що полонини (гірські луки) мають вторинний характер, тобто утворюються в результаті зведення лісів протягом останніх 200 років. Тобто ґрунтогенез відбувався в умовах лісу, але надалі після зміни характеру рослинності, безумовно, продовжувався розвиток ґрунтів, які певною мірою трансформувались у відповідності до нових умов. Так, бурі гірські ґрунти лучних екосистем (на полонинах) характеризуються нижчим вмістом обмінного алюмінію за Соколовими (1,8 мг-екв/100 г ґрунту в межах Прут-Сіретської області та 0,85 мг-екв/100 г ґрунту в межах Буковинських Карпат) та дещо більшою кислотністю ґрунтового розчину порівняно з передгірською зоною Чернівецької області ($pH_{вод.} = 6,54$ та $5,9$ – для гірської та передгірської зон відповідно; $pH_{сол.} = 4,97$ та $4,4$ – для гірської та передгірської зон відповідно) (рис. 2).

Обмінна кислотність (ОК) (1,3 та 3 мг-екв/100 г для гірської та передгірської зон відповідно) та ступінь насиченості основами (СНО) (80,7 та 83,3 % для гірської та передгірської зон відповідно) (рис. 3) в напрямку з передгір'я до гір зменшуються, що може бути наслідком певних змін процесів внутріґрунтового вивітрювання та власне кількості органіки. Низькі показники ОК пояснюються зменшенням на порядок вмісту алюмінію за Соколовим у гірських буроземах.

Смність поглинання (ЄП) (19,6 та 15,2 мг-екв/100 г для гірської та передгірської зон відповідно) та сума ввібраних основ (СВО) (16,2 та 12,9 мг-екв/100 г для гірської та передгірської зон відповідно) (рис. 2) гірських едафотопів вищі порівняно з передгірними що є проявом гумусо-аккумулятивних процесів в різних біоценозах.

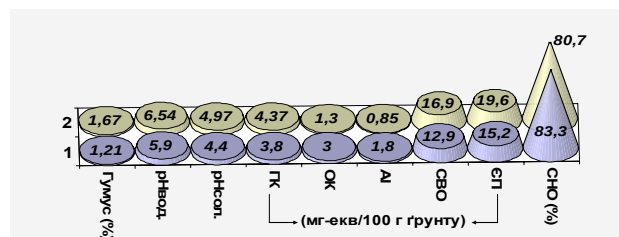


Рис. 2. Усереднені значення агрохімічних показників (розрізів) едафотопів лучних екосистем передгірської та гірської регіонів Чернівецької області.

Примітка: 1 – Прут-Сіретська область; 2 – область Буковинських Карпат.

Калій – один із основних елементів живлення рослин. Визначальним для вмісту калію в ґрунтах є мінералогічний склад ґрунтоутворюючих порід, еколого-ландшафтні умови, які впливають на процеси вивітрювання, а отже, і вивільнення калію з ґраток мінералів [7].

На досліджуваній території максимальний валовий вміст калію спостерігається в едафотопіх гірських лук (полонин). Це, на нашу думку, результат найважчого гранскладу ґрунту, а отже, підвищеного вмісту глинистих мінералів. Валовий вміст калію для ґрунтів гірських екосистем є визначальним щодо кількості інших форм калію [6]. Аналогічна ситуація спостерігається і для едафотопів передгірних лучних екосистем (рис. 3).

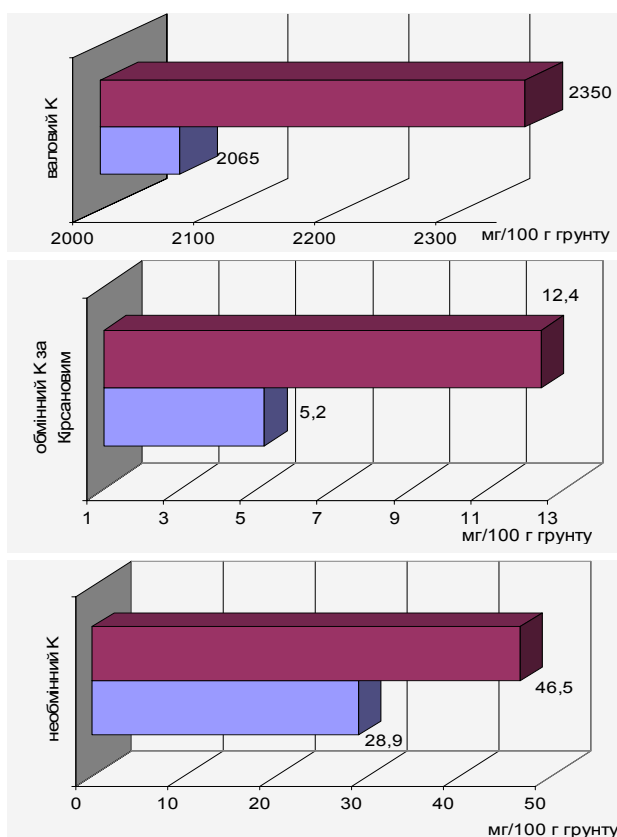


Рис. 3. Усереднені показники вмісту калію (по розрізах) в едафотопіх лучних екосистем передгірської та гірської регіонів Чернівецької області.

Примітка.  – Прут-Сіретська область;
 – область Буковинських Карпат.

Висновки.

1. Виявлено зниження значень показників pH_{KCl} та вмісту фосфору у поверхневому шарі ґрунту в едафотопіх лучних екосистем у напрямку від Прут-Сіретської фізико-географічної області до області Буковинських Карпат.
2. З'ясовано збільшення вмісту гумусу, азоту та калію у поверхневому шарі ґрунту, а також показників агрохімічного та агроекологічного бонітетів в едафотопіх лучних екосистем гірської зони порівняно з передгір'ям Чернівецької області.
3. Відмічено підвищення вмісту гумусу, $pH_{сол.}$ та $pH_{вод.}$, ГК, СВО та ЄП при профільному аналізі едафотопів лучних екосистем у напрямку від Прут-Сіретської фізико-географічної області до Буковинських Карпат.
4. Встановлено спадання показників ОК, вмісту алюмінію в ґрунті та СНО в досліджуваних едафотопіх у напрямку від передгір'я до гір Чернівецької області.
5. Доведено твердження щодо перебування всіх форм калію в динамічній рівновазі. Максимальні значення всіх форм калію виявлені для едафотопів гірських лучних екосистем.

Список літератури

1. Вернадский В.И. Биосфера. – Л.: Наука, 1967. – 216 с.
2. Воропай Л.І. Географічний образ Чернівецької області // Краєзнавство.
3. Географія. Туризм. – 2004. – №29. – С. 4–7.
4. Докучаев В.В. Русский чернозем. – М.; Л.: Огиз-сельхозгиз, 1936. – 529 с.
5. Дмитрук Ю.М. Еколого-генетичні умови ґрунтів Українських Карпат за вмістом калію / Ю.М.Дмитрук, О.В.Вархол // Агроекологічний журнал. – 2008. – № 1. – С. 54 – 62.
6. Жарикова Е.А. Калій в почвах равнинных территорий Юга Дальнего Востока / Е.А. Жарикова // Почвоведение. – 2001. – № 9. – С. 1060 – 1068.
7. Павлов К.В. Оценка калийного состояния почвы по соотношению разных форм калия / К.В. Павлов // Почвоведение. – 2007. – № 7. – С. 881 – 884.
8. Узбек І.Х., Галаган Т.І. Едафотопи техногенних ландшафтів як біокосну підсистему // Ґрунтознавство. – 2008. – Т. 9, № 1–2. – С. 73–78.
9. Узбек І.Х., Галаган Т.І., Гончар Н.В., Еколого-біологічні особливості техногенних ландшафтів степової зони України // Ґрунтознавство. – 2005. – Т. 6, № 1–2. – С. 76–81.

GRASSLANDS EDATOPES AGROECOLOGICAL PROPERTIES OF THE FOOTHILL' AND MOUNTAIN RANGES OF CHERNIVTSI REGION

O.Y.Buzhdygan, O.V.Varkhol

Comparative research of the grasslands edatopes agroecological properties of the foothill' and mountain ranges of Chernivtsi Region on the base of epipedon agrochemical and agroecological indices and profile analysis was made.

Key words: grassland, edatope, foothills range, mountain range, agrochemical analysis, agroecological analysis.

Одержано редколегією 03.04.2010 р.

ФІТОАКТИВНІСТЬ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ, ЇХ СПОЛУК ТА МЕХАНІЗМИ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ДО ДАНОГО АБІОТИЧНОГО ФАКТОРА

М.М.Вакерич, В.І.Ніколайчук

Ужгородський національний університет
Україна, 88000, м. Ужгород, вул Волошина, 32, e-mail: Vakerich@yandex.ru

Представлені аспекти впливу забруднення важкими металами ґрунту на ріст та розвиток рослин. Відмічено, можливі механізми стійкості рослин до даного екологічного фактора.

Ключові слова: абіотичний фактор, важкі метали, рослини.

Сучасна екологічна ситуація в Україні обумовлена перш за все діяльністю підприємств промисловості та транспорту [1, 2]. У зв'язку з інтенсивним розвитком промислового виробництва, що має місце останнім часом, відмічається значне збільшення рівня забруднення навколишнього середовища різноманітними поллютантами, в тому числі і важкими металами [3]. Зокрема, за даними Національного наукового центру "Інститут ґрунтознавства і агрохімії ім. О.Н. Соколовського" Української академії аграрних наук біля 20% орних земель України забруднені важкими металами [4] і лише близько 20% сільськогосподарських угідь України є придатними для вирощування екологічно чистої продукції [5].

Встановлено, що внесок антропогенної діяльності у потрапляння важких металів у атмосферу в 10-15 разів перевищує рівень його надходження за рахунок природних процесів. Але, одночасно, до них належать як елементи, значення яких не встановлено, так і метали, які, в певних концентраціях, є необхідними для рослинного організму (ферум, манган, купрум, цинк ...). Есенціальні елементи у концентраціях, що відповідають нормі, відіграють важливу роль як кофактори ферментативних реакцій [6, 7], однак у разі надлишкової їх кількості можуть завдавати шкоди рослинному організмові, а в кінцевому результаті і здоров'ю тварин і людини, потрапляючи в їх організми через ланки трофічних ланцюгів [8, 9].

Стійкість екосистеми визначається біотичними і абіотичними факторами. В процесі еволюції шляхом екологічних і фізіологічних регуляцій склалися певні взаємовідносини між організмом і навколишнім середовищем. Здатність рослинних організмів адаптуватися до дії важких металів і накопичувати їх у високих концентраціях без порушення фізіологічних функцій є дуже важливою для прояву стійкості екосистеми [10].

В умовах Закарпаття проблема вивчення токсичної дії та виведення важких металів стоїть

особливо гостро у зв'язку з тим, що для регіону характерною є досить інтенсивна сільськогосподарська діяльність, яка пов'язана з використанням великої кількості мінеральних та органічних добрив, пестицидів, тощо. На території Закарпаття проходить багато автомагістралей, а це створює зону посиленої дії на екосистеми різних токсичних речовин, що містяться у викидах автотранспорту. Примагістральні смуги та вся придатна для землеробства територія в пониззях р. Тиса зайняті присадибними ділянками та наділами певних сімей, що з року в рік споживають забруднену сільськогосподарську продукцію. Встановлено, що у зерні пшениці і ячменю кількість Pb перевищує фоновий вміст у 5-8 разів, у бульбах картоплі 4-7 разів, інші сільськогосподарські продукти містять Pb в 5-10 разів більше порівняно з нормою [11]. Одним з прикладів такого забруднення, що мав місце протягом останнього часу, є прорив дамб відстійника гірничодобувного підприємства у Бая-Борша (Румунія), внаслідок чого води забруднені важкими металами потрапили з річки Вішеул у Тису. За даними держуправління екобезпеки Закарпатської області, після другого прориву забрудненість перевищувала допустимі норми по Cu в 200 разів, по Zn – 10, Pb – 14, Mg – 60, Fe – 620 разів.

Інтенсивне забруднення ґрунтів веде до зниження врожаю, екстремальне – до загибелі або неможливості використання продуктів і кормів через токсичні концентрації в рослинах, і не дозволяє використати територію поблизу забруднення в сільському господарстві [12].

В рослинних і тваринних організмах в різних кількостях містяться майже всі відомі хімічні елементи, але для забезпечення нормальної життєдіяльності рослин необхідними є 17 елементів (C, H, O, N, K, Ca, Mg, P, S, Cl, B, Fe, Mn, Zn, Cu, Mo, Ni), з яких перші 9 відносять до макро-, а останні до – мікроелементів. Вважають, що елемент живлення є необхідним, якщо 1) без нього рослина не може завершити свій життєвий цикл

та якщо 2) він є компонентом важливих для рослини метаболіту чи складової частини [13].

Кількість мікроелементів, що надходять до рослин, різна. Їх вміст варіює, як в різних видів рослин, так і в різних рослинних частинах. Вона залежить як від виду рослини, так і від ґрунтово-кліматичних умов, і комплексу агротехнічних заходів, а також від концентрації цих мікроелементів у ґрунті [14].

Важкі метали можуть в ґрунті перебувати в різних формах, що в значній мірі визначає їх біодоступність для рослинних організмів [15]. Форми надходження та локалізація важких металів у ґрунтах залежить від хімічних форм, в яких вони перебувають у материнській породі або потрапляють до ґрунту. Важкі метали, що надходять з атмосферним пилом, зазвичай, перебувають у неорганічній формі – у вигляді оксидів, силікатів, карбонатів, сульфатів та сульфідів. При потрапленні частинок на листки та інші органи рослин, їх частина видалається опадами та вітром, а частина проникає всередину тканин. Поглинання важких металів листками залежить від структурно-морфологічних і функціональних особливостей поверхні листків, еколого-кліматичних чинників, властивостей забруднюючих частинок та сполук металів [16]. Якщо важкі метали надходять у ґрунт при зрошенні стічними водами, форма, в якій вони перебувають, залежить від джерела надходження та способу обробки стоків.

В процесі онтогенезу ступінь стійкості у різних сільськогосподарських рослин і навіть сортів до впливу такого екофактора як засолення виявляється різною [17]. При чому на ранніх етапах розвитку, а також в період формування репродуктивних органів рослини, зазвичай, характеризуються найменшою солестійкістю. Наприклад, рис найбільшою солечутливістю вирізняється на стадії кушіння, а плодове дерева – в період плодоношення. Ячмінь, цукровий буряк і бавовник належать до числа найбільш толерантних до засолення культур, але їх проростаюче насіння та проростки є досить чутливими до засолення. Встановлена висока чутливість проростків пшениці і люцерни до засолення субстрату, хоча в цілому рослини цих видів вважаються помірно толерантними до солей. Стійкість рослин до засолення на ранніх стадіях росту може бути підвищена шляхом передпосівної обробки насіння розчинами, в склад яких поміщені визначені мікроелементи. До речі, даний спосіб підживлення рослин необхідними мікроелементами є дуже перспективним, оскільки відзначається високою ефективністю, економічністю, а, що також є не менш важливим, не призводить до забруднення ґрунтів.

Як правило, навіть відносно низькі концентрації іонів металів (Cu, Zn, Pb, Cd, Cr, Co, Ni і ін.) є токсичними для вищих рослин. Надходження важких металів призводить до порушення фізико-хімічних, біохімічних процесів і властивостей ґрунтів [18]. Надлишок водорозчинних солей в ґрунті, впливаючи негативно на сільськогосподарські рослини, знижує як кількісні, так і якісні показники врожаю.

Специфіка прояву іонної токсичності залежить від концентрації елемента, при якій відбувається пошкодження рослин, а також його ролі в розвитку рослини. Стійкість рослин до засолення проявляється, звичайно, за умови вирощування їх у засолених середовищах.

Сільськогосподарські рослини нормально розвиваються лише при відсутності надлишкового засолення в ґрунтовому шарі, де розташована основна маса коріння. Володіючи високою спорідненістю з фізіологічно важливими сполуками, надлишок важких металів викликає пригнічення росту і розвитку рослин: порушення обмінних процесів, зниження продуктивності біомаси, якості продукції агрофітоценозів [18]. Припускають, що шкідливий вплив засолення субстрату на рослини є наслідком іонних і осмотичних ефектів. Несприятливий вплив важких металів визначається їх токсичністю, здатністю до акумуляції в живих організмах. У різних культур межа допустимого засолення, після якого настають солеотруєння і загибель, різна і обумовлюється різними факторами.

Величина засолення ґрунту, що переноситься сільськогосподарськими культурами без особливих збитків для врожаю, у великій мірі залежить від вологості ґрунту. При високій вологості ґрунту сільськогосподарські культури витримують більш високі кількості солей, ніж в умовах сухості ґрунту, так як з підвищенням вологості зменшується концентрація ґрунтового розчину. На ступінь солестійкості впливають також фізичні властивості ґрунту, склад солей і їх співвідношення, клімат, рівень агротехніки і інші умови.

Рослини можуть накопичувати хімічні елементи в тканинах, внаслідок великих адаптаційних можливостей до змін умов навколишнього середовища. Вони є проміжним резервуаром, через який хімічні елементи переходять з ґрунту, а частково з води й повітря до тварин і людини. Вони можуть виступати пасивним рецептором мікроелементів, поглинаючи їх коренями, володіють здатністю контролювати надходження чи видалення деяких елементів шляхом певних фізіологічних процесів. Слід відмітити, що вчені за умови дефіциту вмісту хімічного елемента в середовищі існування для живих організмів розглядають його як мікроелемент, а при надлишку – як

важкий метал.

Характерні риси поведінки, роль будь-якого хімічного елемента в метаболічних процесах в рослині можуть бути викладені на основі опису декількох головних процесів і явищ: поглинання коренями, перенесення в рослині; біохімічні процеси; концентрація і трансформація форм хімічного елемента; недостатність і токсичність; конкуренція і взаємодія іонів [9].

Перенесення іонів в тканинах і органах рослин включає декілька процесів: рух по ксилемі, флоемі; депонування, накопичення і перехід в нерухомий стан [19]. На рухливість металів в рослинних тканинах впливає багато факторів: рН, окисно-відновні умови, конкуренція між катіонами, гідроліз, полімеризація, утворення нерозчинних солей. В цілому дальній транспорт хімічних елементів у вищих рослин залежить від діяльності судинних тканин (ксилеми, флоеми) і частково пов'язаний з інтенсивністю транспірації [20]. Характер розподілу, накопичення хімічних елементів в значній мірі варіює для різних елементів, видів рослин і етапів вегетаційного періоду.

Дослідження Н.А. Черних [21], І.А. Шильніковою [19] свідчать, що важкі метали розподіляються рослинним організмом нерівномірно. На цей процес значний вплив має мінеральне живлення рослин. При достатньому забезпеченні ґрунту макроелементами і негострому дефіциті мікроелемента, в корені кількість важкого металу може виявитися більшою ніж в стеблах і листках. А при недостатньому вмісті в ґрунті основних елементів мінерального живлення і хорошому забезпеченні мікроелементами, насиченість тканин наземних органів стане більш високою.

При вирощуванні культур агрофітоценозів на забрудненому ґрунті за рівнем накопичення металів органи рослин розміщені в наступному порядку: коріння > стебла (листки) > органи запасаання асимілянтів (насіння, коренеплоди) [21], що запобігає надмірному накопиченню важких металів у репродуктивних органах.

Реакції рослин на хімічні стреси, викликані надлишком металів-токсикантів, не можна розглядати як однозначно детерміновані, тому що в рослин в ході еволюції і протягом життя індивіда виробляються механізми, що приводять до адаптації, нечутливості до змін і порушення хімічного балансу в навколишньому середовищі. Тому реакції рослин на надлишок важких металів і недостачу мікроелементів в ґрунті мають завжди досліджуватись для конкретної системи ґрунт-рослина.

Хімічний склад рослини відображає в цілому елементний склад середовища росту. Однак ступінь прояву цього зв'язку надзвичайно мінливий

і залежить від багатьох факторів. Головним джерелом важких металів для рослин є ґрунт, а зв'язок важких металів з її компонентами один з факторів, які визначають біологічну доступність хімічних елементів.

Пристосовуваність до деяких факторів навколишнього середовища може й не відображатися на зовнішньому вигляді рослин. Підвищені концентрації важких металів можуть приводити до загальних, малоспецифічних морфологічних, фізіологічних та біохімічних змін.

Морфоанатомічна адаптація широко поширена серед рослин і відіграє важливу роль в їх пристосуванні до абіотичних і біотичних факторів навколишнього середовища. Морфологічні симптоми – це симптоми дії пошкоджуючого сольового стресу. Величина інгібіруючих і пошкоджуючих впливів визначається тільки при ретельному порівнянні з рослинами, що ростуть в інших аналогічних умовах на нормальних ґрунтах.

Засолення може прямо чи опосередковано гальмувати клітинний поділ, впливаючи на ростовий індекс. Зниження росту пагона при засоленні відбувається внаслідок ушкодження ростучих, але не зрілих фотосинтезуючих тканин. У результаті ріст листків і стебел уражених рослин зупиняється. Хлориди викликають подовження палисадних клітин, внаслідок чого листки набувають риси сукулентності. Сольовий стрес прискорює фенологічний розвиток, викликає раннє цвітіння пшениці. Він також знижує вміст сухої речовини, збільшує співвідношення корінь/пагін, зменшує розмір листків пшениці. Результатом вищезгаданого є зниження врожаю зерна. Це відбувається за рахунок зменшення кількості насінин, колосків, пагонів, а також низької маси насінин.

Барсело та Пошенрідер [22] в якості найбільш загальних проявів стресу, обумовлених надлишком важких металів, виділяють пошкодження мембран, зміну ферментативної активності, інгібування росту коренів. Ці порушення призводять до ряду вторинних ефектів, таких як гормональний дисбаланс, дефіцит необхідних елементів, інгібування фотосинтезу та дихання, порушення пересування фотоасимілятів, зміни водного режиму та ін., які, в свою чергу, посилюють гальмування росту рослин [13]. Гальмування росту відбувається, з одного боку, через порушення метаболізму, а з іншого – у результаті більшої дії металів на ріст, наприклад, у результаті взаємодії з полісахаридами і зниження пластичності клітинних оболонок.

Достеменно відомо, що ріст коренів є більш чутливим до дії важких металів в порівнянні з ростом пагонів. Це можна пояснити тим, що важкі метали у більшості видів рослин накопичу-

ються саме в коренях.

Важкі метали викликають зміни морфології коренів. За дії не надто високих їх концентрацій коренева система набуває більш компактного вигляду у зв'язку з тим, що число бокових коренів зменшується в меншій мірі, в порівнянні з довжиною головного кореня [23]. Більш щільна коренева система виникає внаслідок того, що через зменшення довжини клітин, які закінчили ріст, відстань між примордіями бокових коренів скорочується, а процес їх закладання і розвитку не змінюється за дії не надто високих (стресових) концентрацій важких металів.

Стійкість рослин до дії шкідливих агентів багато в чому визначається стійкістю їхніх твірних тканин – меристем і полягає у здатності зберігати постійним клітинний склад і підтримувати нормальні темпи клітинного розмноження.

Доведено, що застосування добрив, які є фізіологічно і хімічно кислими солями і в ґрунті змінюють реакцію середовища в бік підкислення, може підвищувати рухомість важких металів та їх доступність для рослин.

Щодо фізіологічних ефектів, то сольовий стрес впливає на багато складових метаболізму рослин, у результаті чого гальмується ріст. Надлишок солі в ґрунтовому розчині може негативно впливати на ріст рослини або за допомогою осмотичного інгібування поглинання води коренями, або за рахунок специфічних іонних ефектів. Специфічні іонні ефекти – це пряма токсичність або (інший варіант) вплив на баланс мінерального харчування рослини за рахунок нерозчинності чи конкурентної абсорбції іонів. Ці ефекти можуть бути пов'язані з активністю ферментів, гормональними порушеннями чи морфологічними модифікаціями. Доведено, що в умовах засолення знижується інтенсивність поглинання елементів мінерального живлення та їх метаболічного використання в надземних органах. Так, наприклад, іони купруму переважно поглинаються рослинними коренями і перешкоджають нормальному розвитку коренів. По суті, недорозвинена чи пошкоджена іонами купруму коренева система може зменшувати концентрацію купруму в рослині, шляхом зменшення інтенсивності її поглинання.

Навіть при низьких рівнях засолення зовнішня концентрація солі є значно вищою, ніж іонів елементів харчування, тому значна кількість солі може потрапляти в ксилему. Будучи активно транспіруючими частинами рослини, листки накопичують сіль, що викликає їхню передчасну загибель.

Є декілька шляхів регулювання фітоактивності/фітотоксичності важких металів та їх сполук.

Одним із зовнішніх механізмів, що може ре-

гулювати (збільшувати чи зменшувати) надходження важких металів до рослини є показник рН. Оскільки доступність хімічних елементів визначається певним діапазоном показника рН, то вихід за його межі призводить до зниження фітоактивності відповідного важкого металу. За умови даного механізму регуляції концентрація важкого металу (чи його солі) не відіграє вирішальної ролі, адже, вийшовши за межі діапазону кислотного-лужного показника, призводить до нейтралізації фітоактивності діючого металу (чи його сполуки).

Крім показника рН на доступність хімічних елементів впливають також і інші фактори. Серед них на особливу увагу заслуговують деякі кореневі екsudати, які володіють комплексуючими чи хелатуючими властивостями по відношенню до сполук металів. При високих рівнях засолення обов'язковою умовою є осморегуляція у відповідності з зовнішнім водним потенціалом. Можливим варіантом за рахунок якого здійснюється ця осморегуляція є синтез органічних сполук, таких як цукри, органічні кислоти, пролін, гліцин бетаїн, сорбіт і т.д.

Одним з інших механізмів зниження фітотоксичності сполук важких металів є обробка насіння культурних рослин перед посівом комплексними добривами, до складу яких входять речовини з хелатуючими властивостями. Найчастіше з цією метою використовують ЕДТА, ЕДХА, цитрат та інші сполуки. Одними з найбільш ефективних речовин, які посилюють накопичення міді в ґрунті є похідні нікотинаміду, активність якого пов'язують із синтезом сполук, що визначають стійкість рослини до стресових умов навколишнього середовища. Важливим елементом при цьому може бути вплив сполук даного класу на підвищення поглинання та включення у метаболізм ключових для розвитку рослин елементів живлення.

Загальноприйнятим є той факт, що в природних умовах екологічні фактори діють не окремо, а в сукупності. Широковідомим є припущення, що адаптація рослини до одного стресового екофактора веде за собою підвищення стійкості й до впливу іншого. Одним з перспективних шляхів зниження фітотоксичності важких металів та їх сполук є попередня адаптація рослин до хлоридного засолення, що веде за собою активацію захисних механізмів, наслідком яких є зниження токсичного впливу сполук важких металів.

Список літератури:

1. Лихолат Ю.В., Григорюк І.П. Використання дерновоутворюючих трав для діагностики рівня забруднення навколишнього середовища важкими

- металами // Доповіді Національної академії наук України. – 2005. - №8. – С. 196-200.
2. Кобилецька М.С., Терек О.І. Елементний склад та вміст фенольних сполук у рослинах кукурудзи за дії хлориду кальцію // Живлення рослин: теорія і практика (Зб. наук. пр., присвяч. 100-річчю від дня народж. акад. АН УРСР та ВАСГНІЛ П.А. Власюка). – К.: Логос, 2005. – ст. 395 – 402.
 3. Gichner T., Patkova Z., Szakova J., Demnerova K. Toxicity and DNA damage in tobacco and potato plants growing on soil polluted with heavy metals // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2006. - 65. - p. 420-426
 4. Лебідь Є.М., Коваленко В.Ю., Чабан В.І., Скрипник Л.М. Вміст важких металів в ґрунтах степових агроценозів в умовах антропогенного впливу на довкілля // Стан земельних ресурсів в Україні: проблеми, шляхи вирішення. Зб. доп. Всеукр. наук.-практ. конф. (Харків, 29-30 вересня 2001 р.). – К.: Центр екологічної освіти та інформації, 2001. – С. 128-130.
 5. Кисель В.И., Маттхес Х.-Д., Пастушенко В.П., Криворучко А.Т. Теоретические аспекты биологического земледелия и перспективы его развития в Украине // *Агрохимия і ґрунтознавство. Ґрунтознавство та агрохімія на шляху до сталого розвитку України. Книга перша* – Харків: ННЦ “Інститут ґрунтознавства і агрохімії ім. А.Н.Соколовського” УААН, 2002. – С. 98-109.
 6. Sgherri C., Quartacci M. F., Navari-Izzo F. Early production of activated oxygen species in root apoplast of wheat following copper excess // *Journal of Plant Physiology*. 2007. – 164. p. 1152—1160.
 7. Guo W.-J., Meentemeyer M., Goldsbrough P. B. Examining the specific contributions of individual arabidopsis metallothioneins to copper distribution and metal tolerance // *Plant Physiology*, 2008, Vol. 146, pp. 1697–1706
 8. Gisbert C., Clemente R. Navarro-Aviñó J., Baixauli C., Ginér A., Serrano R., Walker D. J., Pilar Bernal M. Tolerance and accumulation of heavy metals by Brassicaceae species grown in contaminated soils from Mediterranean regions of Spain *Environmental and Experimental Botany*. 2006. – 56. – p. 19–27.
 9. Самохвалова В.Л., Фатеев А.И., Журавлева И.М. Аспекты изучения и оценка состояния загрязненной тяжелыми металлами системы почва-растение // *Агроекологічний журнал* №1.- 2008.- С. 28-35.
 10. Angelova V., Ivanova R., Delibaltova V., Ivanov K. Bio-accumulation and distribution of heavy metals in fibre crops (flax, cotton and hemp) // *Industrial Crops and Products*, 2004. – 19. – p. 197–205.
 11. Ніколайчук В.І. Екологічний стан Закарпаття. Проблеми і перспективи. – Ужгород, 2004. – 248 с.
 12. Вашкулат Н.П., Пальгов В.И., Спектор Д.Р. и др. Установление уровней содержания тяжелых металлов в почвах Украины // *Довкілля та здоров'я*. – 2002. – №2 (21). – С. 44–46.
 13. Гуральчук Ж.З. Фітотоксичність важких металів та стійкість рослин до їх дії. – К.: Логос, 2006. – 208 с.
 14. Oliveira K W., de Melo W. J., Pereira G. T., Peruca de Melo V., Peruca de Melo G. M. Heavy metals in oxisols amended with biosolids and cropped with maize in a long-term experiment. // *Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.)*, 2005 - v.62, n.4, - p.381-388.
 15. Nolan A.L., Lombi E., McLaughlin M.J. Metal bioaccumulation and toxicity in soils—Why bother with speciation? *Aust. J. Chem.* 2003. – 56. – p. 77–91.
 16. Скопечка О.В., Косик О.І., Мусієнко М.М. Комплексний еколого-фізіологічний аналіз міграції та нагромадження свинцю в екосистемах // *Фізіологія і біохімія культ. Растений*. – 2004. – 36, №1. – С. 27-35.
 17. Bálint A. F., Kovács G., Sutka J. Comparative studies on the seedling copper tolerance of various hexaploid wheat varieties and of spelt in soil with a high copper content and in hydroponic culture *Acta Agronomica Hungarica*, 2003. - 51(2), p. 199–203.
 18. Богачова В.Л. Техногенне забруднення ґрунту важкими металами та урожай сільськогосподарських культур // Актуальні питання екології та охорони навколишнього середовища: Зб. наукових праць природничого ф-ту. – Харків: ХДПУ, 1996. – Вип. II. – С. 155-157..
 19. Шильникова А.И., Лебедева А.А., Лебедев С.И. и др. Факторы, влияющие на поступление тяжелых металлов в растения // *Агрохимия*. – 1998. - №10. – С. 94-101.
 20. Ильин В.Б., Гармаш Г.А., Гармаш Н.Ю. Влияние тяжелых металлов на рост, развитие и урожайность сельскохозяйственных культур // *Агрохимия*. – 1985. - №6. – С. 90-100.
 21. Черных Н.А., Овчаренко М.М. Тяжелые металлы и радионуклиды в биоценозах. – М.: Агроконсалт, 2002. – 260 с.
 22. Barcelo J., Poschenrieder Ch. Plant water relations as affected by heavy metal stress: a review // *J. Plant Nutr.* - 1990. - 13, N 1. - P. 1-37.
 23. Серегин И.В., Иванов В.Б. Является ли барьерная функция эндодермы единственной причиной устойчивости ветвления корней к солям тяжелых металлов // *Физиология растений*. – 1997. – 44. – С. 922-925.

PHYTOACTIVITY OF HEAVY METALS AND THEIR COMPOUNDS: MECHANISMS OF PLANT RESISTANCE TO THE ABIOTIC FACTOR.

M.M.Vakerich, V.I. Nikolaychuk

The aspects of heavy metal's impact on plant grows is pointed. The possible mechanisms of plant resistance to the ecological factor are detected.

Key words: abiotic factors, heavy metals, plants

Одержано редколлегією 18.02.2010 р.

АККУМУЛЯЦИЯ ЖЕЛЕЗА И НИКЕЛЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ПОДСТИЛКИ ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ РЕКИ САМАРЫ ДНЕПРОВСКОЙ

Ю. Л. Кульбачко, О. А. Дидур, А. Е. Пахомов

Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара
пр. Гагарина, 72, Днепропетровськ, 49010, Украина. e-mail: didur@ua.fm

В статье рассматривается интенсивность вовлечения химических элементов (на примере железа и никеля) в биологический круговорот представителями беспозвоночных животных – обитателей лесной подстилки различных типов короткопоемных лесов Присамарья Днепропетровского. По коэффициенту биологического накопления химического элемента установлена биогеохимическая роль подстилочных беспозвоночных.

Ключевые слова: геохимическая экология, беспозвоночные животные, лесная подстилка.

Введение. Одним из направлений биогеоэкологических исследований является изучение биологического круговорота веществ. Его теоретические аспекты для лесных экосистем степной зоны были разработаны основателем степного лесоведения проф. А. Л. Бельгардом [1; 2]. В Комплексной экспедиции по изучению лесов в степной зоне Днепропетровского национального университета это научное направление продолжили и дополнили практическими работами проф. А. П. Травлеев, проф. Н. Н. Цветкова, проф. Зверковский, А. А. Дубина, О. Б. Мороз, Н. М. Матвеев, А. Ф. Кулик, А. Н. Масюк, М. С. Якуба и др. В их многочисленных материалах освещена роль микроэлементов и различных почвенных биохимических веществ в жизни степных почв и лесов, выявлены основные закономерности распределения, накопления и миграции микроэлементов в системе фитоценоз–подстилка–почва естественных и рекультивируемых территорий.

Ценный научный материал, связанный с изучением миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов почв степной зоны Украины, получен проф. кафедры геоботаники, почвоведения и экологии Н. Н. Цветковой и отражен ею в монографии “Особенности миграции ...” [26]. Эти данные могут быть использованы в проведении научных исследований как почвоведом и геоботаниками, так и почвенными зоологами, поскольку почва для части представителей почвенной биоты не только среда обитания, но и объект питания.

Выяснению доли участия наземных животных как важного звена в биологическом круговороте веществ (в миграции органических и минеральных веществ, накоплении микроэлементов, тяжелых металлов в частности) уделяется отрядом зоологов в составе Комплексной экспедиции пристальное внимание, особенно в последние десятилетия. Вклад в развитие этой области зооло-

го-экологических исследований отражен в работах проф. В. Л. Булахова, проф. А. Е. Пахомова, А. Н. Мисюры, Ю. Б. Смирнова, Ю. Л. Кульбачко, О. Н. Кунах, А. А. Земляного и др. Фундаментом для таких исследований послужили уже ставшие классическими работы М. С. Гилярова [6], М. С. Гилярова и Д. А. Кривоуцко [4], Р. И. Злотина и К. С. Ходашовой [9], А. Д. Покаржевского [19; 20] и Д. А. Кривоуцко [15], посвященные выяснению роли животных в круговороте веществ и геохимической экологии животных.

Известно, что почвенные беспозвоночные как неотъемлемая составная часть наземных животных в лесных биогеоценозах выполняют ряд экологических функций. Главнейшая из них связана с почвенными процессами. В лесных почвах большинство беспозвоночных обитают в подстилке и верхних почвенных горизонтах. Их трофическая и локомоторная активность благоприятствует транслоцированию огромной массы органического и минерального материала, его химическому преобразованию, гумификации мертвой растительной массы, обогащению почвы питательными элементами и т. д. [3; 5–7; 10; 11; 14; 21; 22 и др.]

Необходимость изучения накопления микроэлементов почвенными беспозвоночными животными обусловлена тем, что в малых количествах они входят как в состав наружных покровов (в частности хитинового, раковинного), так и внутренних органов и являются жизненно необходимыми. В больших же количествах в организме животных микроэлементы выступают уже как токсиканты для практически всех групп почвенно-подстилочных беспозвоночных. Учитывая, что их накопление в большинстве случаев осуществляется по трофическим цепям, концентрация микроэлементов в пище – один из основных факторов, определяющих их концентрацию в теле животных. Для некоторых почвенно-

подстилочных беспозвоночных, в частности сапрофагов, почва и ее верхний горизонт – подстилка, выступают не только как среда обитания, но и объект питания, в то же время как для представителей остальных функциональных групп – это только среда обитания. Кроме того, почвенно-подстилочные беспозвоночные, являясь объектом питания различных групп позвоночных животных, способствуют накоплению в их организмах различных концентраций микроэлементов.

Представители всех функциональных групп почвенных беспозвоночных принимают непосредственное участие в круговороте микроэлементов в биогеоценозах. Поступление микроэлементов в окружающую среду идет за счет линьки животных, имеющих хитиновый покров, их гибели, а также за счет выделения ими экскрементов. Следует отметить, что линька представляет собой один из механизмов детоксикации, то есть удаления избыточных количеств микроэлементов из организма. Особенно важен этот процесс, например, для представителей насекомых, многоножек, ракообразных [8; 21]. Исследование накопления различных микроэлементов этими животными представляет несомненный интерес. У наземных беспозвоночных животных из микроэлементов в наибольшей степени изучено содержание марганца, железа, цинка, меди, свинца, кадмия [19]. Содержание этих микроэлементов во многом зависит от их содержания в почве и растительном опаде.

При исследовании накопления микроэлементов представителями почвенно-подстилочного блока беспозвоночных животных в зоне антропогенной нагрузки необходимо знать содержание микроэлементов у различных таксономических групп почвенно-подстилочных беспозвоночных на территориях, не подверженных загрязнению. Такие участки, например лесные пойменные биогеоценозы реки Самары Днепропетровской, можно рассматривать как контрольные (или условно контрольные).

Материалы и методы исследования. Исследования проведены в 2006–2008 гг. в составе Комплексной экспедиции Днепропетровского национального университета на территории Присамарского Международного биосферного стационара (Днепропетровская обл., Новомосковский р-н).

Объектом исследования служили различные группы почвенно-подстилочных беспозвоночных животных. Предмет исследования – особенности накопления беспозвоночными животными микроэлементов биогенного и абиогенного происхождения.

В основе полевых исследований положена

типология естественных лесов, предложенная проф. А. Л. Бельгардом [1]. Отбор объектов осуществляли согласно общепринятым почвенно-зоологическим методикам [13; 16]. Определение содержания микроэлементов в животных, почве и подстилке выполнено на атомно-абсорбционном спектрофотометре.

Для того чтобы установить характер накопления микроэлементов тем или иным беспозвоночным животным, нами рассчитывался индекс биологического накопления – отношение содержания элемента в организме к его содержанию в среде обитания или объекте питания.

Для изучения особенностей накопления микроэлементов животными нами выбраны естественные краткочисленные лесные биогеоценозы. Приведем ниже характеристику этих лесов [23; 26].

Вязово-ясеневая дубрава (D'ac) находится в прирусловой части поймы в 19 м от Самары. Превышение 7,7 м над рекой.

Тип лесорастительных условий – супесь свежая.

Тип древостоя – 8 Д. об. 2 Яс. об. ед. В. п. В подросте – липа мелколистная, клен полевой. Ажурный травянистый ярус представлен крапивою двудомной, ежей сборной, купеной многоцветковой, звездчаткой ланцетовидной, подмаренником цепким.

Тип экологической структуры – теневой, III возрастной ступени.

Лесная подстилка прерывистая, рыхлая, двухслойная, мощностью 1,5–2,0 см.

Почва – пойменная лесная малогумусная выщелоченная супесчаная слоистая слабо развитая на аллювиальных отложениях, выраженной материнской породы нет. Вскипание от 10 % раствора HCl отсутствует.

Увлажнение атмосферно-грунтовое, уровень грунтовых вод – 4–6 м от поверхности.

Липово-ясеневая дубрава (D'ac), расположенная на выровненном участке центральной части поймы р. Самара Днепропетровской, в 250 м от реки. Увлажнение атмосферно-грунтовое, грунтовые воды на глубине 3,6–4,0 м.

Тип лесорастительных условий – суглинок свежий.

Тип древостоя – 8 Яс. об. 2 Д. об. Высота стволов 15–18 м, средний диаметр – 25–30 см. Во втором ярусе произрастают клены полевой и остролистный, липа мелколистная, изредка вяз обыкновенный.

Тип экологической структуры – полутеневой, III возрастной ступени.

Травостой развит слабо. Здесь господствуют будра плющевидная, купырь лесной, звездчатка ланцетовидная, купена многоцветковая. Крапива

двудомная и др.

Подстилка преимущественно состоит из полуразложившихся листьев дуба и ясеня, двухслойная, прерывистая, рыхлая, мощностью 3 см.

Почва – пойменная лугово-лесная многогумусная легкосуглинистая на аллювиальных отложениях. Вскипание от 10 % раствора HCl отсутствует.

Краткопоемный ольс с сырым крупнотравьем. Этот тип леса формируется в примыкающей ко второй песчаной террасе части поймы р. Самары.

Тип лесорастительных условий – суглинок влажный.

Тип древостоя – 10 О. к. Высота стволов ольхи клейкой – 10–12 м, средний диаметр – 15–20 см.

Тип экологической структуры – полутеневой, III возрастной ступени.

Флористическое ядро образуют 8 видов с 100%-ной константностью. Это следующие виды: *Alnus glutinosa* (L.) P. Gaertn., *Humulus lupulus* L., *Stachys palustris* L., *Salix cinerea* L., *Solanum dulcamara* L., *Ulmus laevis* Pall., *Urtica dioica* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.

Грунтовая вода с 15–55 см. Почва (по Ивановой, [12]): тип – поемная аллювиальная дерновая почва; подтип – слоистая дерновая; род – насыщенная; вид – среднедерновая многогумусовая. Вскипание от 10 % раствора HCl отсутствует.

Результаты и их обсуждение. Среди микроэлементов биогенного происхождения у беспозвоночных животных мы определяли содержание железа, меди, марганца, цинка, никеля. Из высокотоксичных микроэлементов у животных нами изучался кадмий и свинец. В данной работе основное внимание было уделено таким элементам как железо и никель. Железо (и медь) стоят по степени важности для животных на первом месте. Именно эти эссенциальные (жизненно важные) микроэлементы являются составляющими дыхательных ферментов у абсолютного большинства наземных животных. Железо в среднем содержится в живом веществе в относительно больших количествах – $1 \cdot 10^{-2}$ % (100 мг/кг абсолютно сухого вещества). В наземных растениях содержание железа составляет 140 мг/кг (2,5 моль/т – перерасчет на количество вещества – наш) абсолютно сухого вещества [19]. Содержание железа у наземных беспозвоночных известно достаточно хорошо (табл. 1) и в среднем (по данным Боун и Фортескью) приближается к 160 мг/кг (2,9 моль/т) абсолютно сухого вещества.

Таблица 1

Среднее содержание железа в таксонах беспозвоночных животных, мг/кг абсолютно сухой массы [19]

Таксон	Содержание	Представитель	Содержание
Lumbricus terrestris	9,7–238	Sarmatiulus kessleri	6230
Eisenia foetida	1415	Carabidae	190–170
Allolobophora caliginosa	333–375,6	Pterostichus nigrita	470,3
Gastropoda	100–115	Carabus cancellatus	450,8
Helix pomatia	2–98	Scarites terri-cola	78,1–108,2
Aranea	670–810	Staphilinidae	1500–1800
Diplopoda	360–400	Elateridae	340

По характеру миграции в ландшафтах железо относится к водным мигрантам очень слабого биологического захвата, подвижным в восстановительных глеевых условиях и инертным в окислительных и сероводородных [17; 18]. Региональный кларк железа для почв степной зоны Украины составляет 19974 мг/кг с диапазоном колебаний от $(12–40) \cdot 10^3$ мг/кг [24]. Валовое содержание железа в черноземе обыкновенном карбонатном, малогумусном, среднесуглинистом на лессовидных суглинках (в слое 0–50 см) в условиях разнотравно-типчаково-ковыльной степи – до 1209 мг/кг абсолютно сухой почвы [27].

Никель – водный мигрант среднего биологического захвата, подвижный в кислой и слабощелочной средах и менее подвижный в нейтральной и щелочной средах [17; 18]. Содержание и распределение никеля в почвах зависит от характера почвообразующих пород, которые являются практически единственным его источником в почве. Региональный кларк никеля для почв степной зоны Украины находится в пределах 19–40 мг/кг со средним значением 25 мг/кг [24]. Валовое содержание никеля в черноземе обыкновенном карбонатном, малогумусном, среднесуглинистом на лессовидных суглинках (в слое 0–50 см) в условиях разнотравно-типчаково-ковыльной степи – 31–37,7 мг/кг абсолютно сухой почвы [25; 27].

В живом веществе, по А. П. Виноградову [17], никеля содержится $5 \cdot 10^{-5}$ % (0,5 мг/кг абсолютно сухого вещества или 0,0085 моль/т – перерасчет на массу и на количество вещества – наш). Количество никеля в растительных организмах составляет в среднем 0,051 моль/т (2,99 мг/кг) абсолютно сухого вещества, в животных – 0,014 моль/т (0,82 мг/кг) абсолютно сухого вещества (по данным Боун и Фортескью).

Особенности накопления в животных тех или иных химических элементов можно изучать на

таксономическом и функциональном уровнях. В табл. 2 приведены среднестатистические данные о содержании представителями различных трофических групп беспозвоночных – обитателей подстилки поемных лесов таких микроэлементов как железо и никель.

Таблица 2
Среднее содержание железа и никеля в представителях различных трофических групп почвенно-подстилочных беспозвоночных животных поемных лесных биогеоценозов, мг/кг абсолютно сухой навески

Трофическая группа	Железо	Никель
Вязово-ясеневая дубрава (прирусловье)		
Зоофаги	1073	144
Сапрофаги	3650	105
Фитофаги	760	55
Подстилка	320	56
Липово-ясеневая дубрава (центральная пойма)		
Зоофаги	1357	159
Сапрофаги	4006	109
Фитофаги	1268	126
Подстилка	560	1350
Ольс с сырым крупнотравьем (притеррасье)		
Зоофаги	1337	175
Сапрофаги	3265	187
Фитофаги	1187	137
Подстилка	480	1230

По характеру накопления отдельных химических элементов наземные животные могут быть подразделены на три зоогеохимические группы [15]: 1) накопители – содержат изучаемый элемент в большей концентрации, чем в пищевом субстрате (коэффициент накопления более единицы); 2) рассеиватели – содержат элемент в одинаковой с пищевым субстратом концентрации (коэффициент накопления около единицы), благодаря миграциям или роющей деятельности способствуют интенсификации биогенного круговорота, рассеиванию элемента в пространстве; 3) очистители – содержат элемент в значительно меньшей концентрации, чем пищевой субстрат (коэффициент накопления значительно меньше единицы), способствуют “очищению” пищевой цепи от исследуемого элемента.

В связи с тем, что представители почвенно-подстилочных беспозвоночных обитают в различных биогеоценозах, компоненты которого содержат разное количество микроэлементов, нами рассчитан индекс их биологического накопления, который позволяет проводить корректные сравнения накопления микроэлементов различными таксономическими и функциональными группами беспозвоночных. Большие и малые значения индекса накопления различных элементов говорят о сильной дифференциации в процессе их вовлечения в биологическую миграцию,

о сильном или слабом участии тех или иных элементов в биологических процессах. При этом необходимо принимать во внимание, что интенсивность биологического поглощения мало зависит от валового содержания микроэлементов в почве (особенно если речь идет о растениях) и организмы избирательно могут накапливать микроэлементы, выступая их концентраторами или быть носителями в случае обедненности определенным элементом. Например, количество ванадия в почве больше, чем молибдена (1,96 и 0,02 моль/кг), но интенсивность биологического поглощения растениями ванадия в 16 раз меньше, чем молибдена (коэффициенты аккумуляции соответственно равны 0,61 и 10).

В табл. 3 и 4 приведены значения индекса биологического накопления для различных таксономических и трофических групп беспозвоночных животных – обитателей подстилок поемных лесов Присамарья Днепропетровского.

Таблица 3
Индекс биологического накопления микроэлементов для различных таксономических групп почвенно-подстилочных беспозвоночных животных

Таксономическая группа	Индекс накопления	
	Fe	Ni
Вязово-ясеневая дубрава (прирусловье)		
Aranea	4,1	0,8
Diplopoda	11,4	1,9
Insecta	2,8	2,7
Липово-ясеневая дубрава (центральная пойма)		
Aranea	2,2	0,03
Isopoda	9,4	0,07
Diplopoda	8,7	0,09
Insecta	3,8	0,11
Ольс с сырым крупнотравьем (притеррасье)		
Aranea	2,4	0,04
Diplopoda	6,8	0,15
Mollusca	2,0	0,26
Insecta	2,7	0,11

Рассчитанный индекс биологического накопления для железа в таксономическом и трофическом отношении превышает единицу. Это свидетельствует о накоплении в телах животных данного металла, то есть с геохимических позиций представители различных структурно-функциональных групп беспозвоночных выступают как накопители. Диапазон варьирования индекса накопления железа для изученных типов леса изменяется от 2,0 до 11,4, причем для сапрофагов характерна в несколько раз большая аккумуляция железа, чем для зоо- и фитофагов.

Таблица 4

Индекс биологического накопления микроэлементов для различных трофических групп почвенно-подстилочных беспозвоночных животных

Трофическая группа	Индекс накопления	
	Fe	Ni
Вязово-ясеневая дубрава (прирусловье)		
Зоофаги	3,4	2,6
Сапрофаги	11,4	1,9
Фитофаги	2,4	1,0
Липово-ясеневая дубрава (центральная пойма)		
Зоофаги	2,4	0,12
Сапрофаги	7,2	0,08
Фитофаги	2,3	0,09
Ольс с сырым крупнотравьем (притеррасье)		
Зоофаги	2,8	0,20
Сапрофаги	6,8	0,15
Фитофаги	2,5	0,24

Никель аккумулируется беспозвоночными животными исследованных эталонных природных участков в гораздо меньших количествах. Индекс биологического накопления беспозвоночными липово-ясеневой дубравы (центральная пойма) и ольса с сырым крупнотравьем (притеррасье) для никеля на таксономическом и трофическом уровнях исследования не превышает значений 0,26 и 0,24 соответственно. Представителей этих структурно-функциональных групп можно рассматривать как очистителей трофической цепи.

Тем не менее, исключением являются некоторые представители почвенных двупарноногих многоножек и насекомых прирусловой вязово-ясеневой дубравы, для которых индекс биологического накопления никеля превышает единицу. Следует отметить, что средние содержания никеля в телах беспозвоночных животных исследованных дубрав и ольса статистически не отличаются. Различия касаются содержания данного элемента в объекте питания – подстилке. Так, минимальные количества никеля в подстилке характерны именно для прирусловой дубравы. Это обусловлено тем, что почвы прирусловой части поймы по гранулометрическому составу легкие (супесчаные) и они обогащены никелем очень слабо. Поэтому подстилка лесных биогеоценозов прирусловий не “наследует” большого содержания никеля. Очевидно, беспозвоночные животные, питаясь отмершим растительным материалом прирусловой вязово-ясеневой дубравы, способны концентрировать никель в определенных количествах, приближаясь к среднему его содержанию в телах почвенных беспозвоночных других типов лесных биогеоценозов – центральнопойменной дубравы и притеррасного ольса.

Выводы. Почвенные беспозвоночные прирусловой вязово-ясеневой дубравы, центральнопойменной липово-ясеневой дубравы и притеррасного ольса с сырым крупнотравьем являются активными зоогеохимическими накопителями (по железу) и очистителями (по никелю) трофической цепи. Значения коэффициентов биологического накопления железа для трофического и таксономического уровня в большинстве случаев превышают значения этого индекса для никеля. Установлено, что сапрофаги исследованных типов леса аккумулируют железа в несколько раз больше, чем зоо- и фитофаги. Полученные данные по накоплению микроэлементов представителями различных структурно-функциональных групп почвенных беспозвоночных, обитающих в различных типах естественных краткопоемных лесов на территории Присамарья Днепропетровского, можно использовать при оценке их роли в круговороте веществ и миграции микроэлементов, создавать зоогеохимические базы данных для почвенных беспозвоночных животных, обитающих в различных экосистемах.

Список литературы

1. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока Украины. – К.: КГУ, 1950. – 264 с.
2. Бельгард А. Л. Степное лесоведение. – М.: Лесн. пром-сть, 1971. – 336 с.
3. Гиляров М. С. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ / М. С. Гиляров, Б. Р. Стриганова // Итоги науки, зоология беспозвоночных (почвенная зоология). – М., 1978. – С. 8-69.
4. Гиляров М. С. Жизнь в почве / М. С. Гиляров, Д. А. Кривоуцкий. – М.: Молодая гвардия, 1985. – 191 с.
5. Гиляров М. С. Кивсяки (*Juloidea*) и их роль в почвообразовании // Почвоведение. – 1957. – № 6. – С. 74-80.
6. Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. – М.-Ленинград: АН СССР, 1949. – 280 с.
7. Гиляров М. С. Роль почвенных животных в круговороте веществ в биогеоценозах // Очередные задачи биогеоценологии и итоги работ биогеоценологических стационаров. – Ленинград, 1971. – Ч. 1. – С. 35-68.
8. Емец В. М. Географическая изменчивость содержания некоторых химических элементов в теле жуков-мертвоедов (*Coleoptera*, *Silphidae*) рода *Silpha* L. / В. М. Емец, А. В. Жулидов // Экология. – 1982. – № 2. – С. 51-57.
9. Злотин Р. И. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем / Р. И. Злотин, К. С. Ходашова. – М.: Наука, 1974. – 200 с.
10. Зражевский В. Н. Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв. – К.: КГУ, 1957. – 138 с.
11. Іванців В. В. Структурно-функціональна організація комплексів ґрунтових олігохет

- західного регіону України. – Луцьк: РВВ “Вежа” Волин. держ. ун-ту ім. Лесі Українки, 2007. – 400 с.
12. Иванова Е. Н. Классификация почв СССР. – М.: Наука, 1976. – 226 с.
 13. Количественные методы в почвенной зоологии / Ю. Б. Бызова, М. С. Гиляров, В. Дунгер и др. – М.: Наука, 1987. – 288 с.
 14. Кононова М. М. Органическое вещество почвы. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 314 с.
 15. Криволуцкий Д. А. Роль наземных и почвенных беспозвоночных в биогенной миграции зольных элементов и ее особенности в Подмоскowie / Д. А. Криволуцкий, А. Д. Покаржевский, З. А. Михальцова // Биоиндикация состояния окружающей среды москвы и Подмоскowie. – М.: Наука, 1982. – С. 82-92.
 16. Методы почвенно-зоологических исследований / Отв. ред. М. С. Гиляров. – М.: Наука, 1975. – 280 с.
 17. Перельман А. И. Геохимия ландшафта. – М.: Высш. шк., 1975. – 342 с.
 18. Перельман А. И. Очерки геохимии ландшафта. – М.: Изд-во геогр. литер, 1955. – 495 с.
 19. Покаржевский А. Д. Геохимическая экология наземных животных. – М.: Наука, 1985. – 304 с.
 20. Покаржевский А. Д. Круговорот элементов и структура сообществ животных в лесостепи / А. Д. Покаржевский, Д. А. Криволуцкий // Экология. – 1981. – № 4. – С. 67-72.
 21. Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. – М.: Наука, 1980. – 244 с.
 22. Стриганова Б. Р. Структура и функции сообществ почвообитающих животных // Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере / Г. В. Добровольский, И. П. Бабьева, Л. Г. Богатырев и др. – М.: Наука, 2003. – С. 151-174.
 23. Травлеев Л. П. Условия формирования, глубина залегания и химизм грунтовых вод Присамарья // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1977. – С. 54-63.
 24. Фононий вміст мікроелементів в ґрунтах України / А.І. Фатєєв, Я. В. Пашенко, С. А. Балюк та ін. / За ред А. І. Фатєєва, Я. В. Пашенко. – Харків, 2003. – 120 с.
 25. Цветкова Н. Н. Микроэлементы в жизни степного леса // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1977. – С. 50-53.
 26. Цветкова Н. Н. Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины. – Д.: ДГУ, 1992. – 236 с.
 27. Якуба М. С. Моніторингові дослідження розподілу важких металів у лісових біогеоценозах Присамар'я Дніпровського (фітоценоз-підстилка-ґрунт): Дис... канд. біол. наук. – Д., 2006. – 202 с.

THE ACCUMULATION OF IRON AND NICKEL BY REPRESENTATIVES OF LEAF-LITTER INVERTEBRATES OF NATURAL FLOODED FORESTS OF THE SAMARA DNEPROVSKAYA

Yu. L. Kulbachko, O. A. Didur, O. Y. Pakhomov

The chemical elements (Fe, Ni) involving activity into biological rotation by the representatives of invertebrates – inhabitants of forests leaf-litter in conditions of different types of Prysmariya Dneprovskiy short-flooded plains are considered. On the chemical element biological accumulation coefficient the biogeochemical role of leaf-litter invertebrates were determined.

Keywords: geochemical ecology, invertebrates, forest leaf-litter.

Одержано редколегією 23.03.2010 р.

ВПЛИВ ХИЖАКІВ ТА РИБ НА ДИНАМІКУ ПОПУЛЯЦІЙ ПРЕІМАГІНАЛЬНИХ ФАЗ РОЗВИТКУ МОШОК

В. С. Теплюк

Волинський національний університет імені Лесі Українки, пр. Волі, 13, м. Луцьк, 43010
e-mail: skb@univer.lutsk.ua

Встановлено, що у межах Волинського Полісся преімагінальні фази розвитку мошок входять до раціону волохокрильців 6 родів, одноденок 3 родів, веснянок 1 роду, бабок 3 родів та риб 4 видів. Найактивнішими споживачами Simuliidae є личинки волохокрильців (60,9 % від загальної кількості особин знайдених у кишечниках хижаків). Суттєво впливають на зменшення кількості мошок личинки бабок (17,0 %) та риби (16,0 %). У незначних кількостях симулід поїдають личинки одноденок (5,7 %) та веснянок (0,4 %). Веснянки вперше зареєстровані як хижаки преімагінальні фази розвитку мошок.

Ключові слова: мошки, преімагінальні фази, личинки, хижаки, риби, Волинське Полісся.

Вступ. Біотичні зв'язки між хижакими та їх жертвами суттєво впливають на кількісне співвідношення особин обох груп у біоценозах та, зокрема, на характер їх розміщення у різних біотопах. Саме хижакам належить одна із основних ролей у регуляції чисельності преімагінальних фаз розвитку мошок.

Починаючи з кінця 70-х років ХХ століття у літературних джерелах знаходимо перші відомості про хижаків водних фаз симулід. Дослідження у цьому напрямку проводили В. І. Павліченко (Павличенко, 1977, 1997), Р. Д. Семушин (Семушин, 1980), З. В. Усова (Усова, 1978), А. О. Панченко (Панченко, Панченко, 1999), М. В. Рева (Рева, 1996; Рева і др., 2000) у межах південно-східних областей України. Вони встановили, що основними хижакими, які відіграють суттєву роль у регуляції чисельності преімагінальних фаз розвитку мошок є личинки волохокрильців, бабок, клопи, п'явки та риби. Починаючи з кінця 80-х років і до сьогодні на території Полісся вивченням хижаків симулід займається К. Б. Сухомлін (Сухомлін, 1988). Вона встановила, що водних фаз розвитку мошок в значній мірі поїдають личинки п'яти видів волохокрильців (*Hydropsyche angustipennis* Curtis, *Neureclipes bimaculata* Linne, *Polycentropus flavomaculatis* Pictet, *Curnus flavidus* McLachlan, *Oligostomis reticulate* Linne), трьох видів бабок (*Calepteryx splendens* Harr., *Aeschna cyanea* Mull., *Libellula depressa* L.), двох видів одноденок (*Isonichia ignota* Walk., *Ecdyonurus venosus* F.), п'явки (*Herpobdella octoculata* L.) та чотири види риб (*Scardinius erythrophthalmus* L., *Rutilus rutilus* L., *Carassius carassius* L., *Gobio gobio* L.). Наводить показники зустрічальності окремих видів мошок в кишечниках зареєстрованих хижаків та риб (Сухомлін, Зінченко, 2007).

Об'єкт і методи. Матеріалом для

дослідження були власні збори та спостереження за хижакими мошок Волинського Полісся, які тривали з 2006 по 2009 рік. Метою роботи було з'ясування ролі хижаків та риб у регуляції чисельності водних фаз симулід. Збір личинок та лялечок мошок, хижаків та риб, їх фіксацію та систематичну обробку здійснювали за стандартними методиками (Каплич, Скуловец, 2000; Каплич, Усова, 1990; Рубцов, 1956; Сухомлін, Зінченко, 2007; Каплич др., 1980; Янковський, 2002). Статистична обробка отриманих результатів проведена стандартними методиками (Лакин, 1990). Протягом трирічного періоду досліджено 176 проб хижаків. Із метою з'ясування ролі хижаків та риб у регуляції чисельності симулід було обстежено 327 личинок волохокрильців, 82 личинки одноденок, 61 личинка веснянок, 87 личинок бабок, 47 риб. Дослідження проводили на фіксованому та свіжозібраному матеріалі шляхом розтину та вивчення вмісту кишечників хижаків. Підраховували кількість залишків преімагінальних фаз розвитку мошок та при можливості визначали родову приналежність симулід. Встановлення видового складу хижаків проводили за допомогою визначників (Мамаев, 1972; Мартынов, 1924).

Результати та їх обговорення. Встановлено, що хижакими преімагінальних фаз розвитку є представники шести родів волохокрильців (*Hydropsyche* Pict., *Polycentropus* Curt., *Anabolia* Steph., *Isonychia* Banks, *Halesus* Steph., *Limnophylus* Leach.), трьох родів одноденок (*Baetis* Leach., *Ecdyonurus* Etn., *Leptophlebia* Westw.), одного роду веснянок (*Nemoura* Lart.) та трьох родів бабок (*Calopteryx* Leach., *Lestes* Leach., *Aeschna* F.). Крім того, водні фази симулід знайдені у харчовій масі чотирьох видів риб (*Rutilus rutilus* L., *Scardinius erythrophthalmus* L., *Alburnus alburnus* L., *Carassius carassius* L.).

Одними з основних регуляторів чисельності водних фаз розвитку симуліїд є личинки волохокрильців. Вони мешкають у всіх типах проточних водойм. Залишки представників 11 родів мошок знайдені у кишечниках 213 личинок волохокрильців, що склало 65,1 % всіх досліджених особин (табл. 1).

Таблиця 1

Річна динаміка зустрічальності залишків преімагінальних фаз розвитку мошок у кишечниках хижаків

№ за/п	Групи хижаків	Кількість досліджених особин хижаків	Кількість знайдених залишків преімагінальних фаз розвитку мошок	Індекс зустрічальності				
				Весна	Літо	Осінь	Зима	Разом за рік
1.	Волохокрильці	327	451	38,5	12,5	8,9	5,2	65,1
2.	Одноденки	82	41	28,0	3,7	-	3,7	35,4
3.	Веснянки	61	3	4,9	-	-	-	4,9
4.	Бабки	87	127	37,9	9,2	-	6,9	54,0
5.	Риби	47	119	19,1	8,5	4,3	6,4	38,3
Разом		584	741	-	-	-	-	-

Найбільше волохокрильців (126 особин), у травному каналі яких знайдені рештки

Simuliidae, припадає на весняний період (38,5 %), найменше (17) – на зимовий (5,2 %). Личинки волохокрильців родів *Anabolia*, *Ironoquia*, *Halesus*, *Lymnophylus* – вперше зареєстровані як хижаки водних фаз мошок у водоймах Волинського Полісся.

Найчисельнішими хижаками у проточних водоймах різних типів Волинського Полісся були волохокрильці роду *Hydropsyche*, у травному каналі їх личинок знайдено 212 залишків симуліїд (28,5 % від загальної кількості особин вилучених з кишечників хижаків), що належать до 10 родів (табл. 2).

Найчисельнішими були представники роду *Odagmia* – 80 залишків (10,8 %), в найменшій кількості (по одному залишку) виявлені види родів *Stegopterna* та *Byssodon* (по 0,1 %). Вцілому, личинки *Hydropsyche* поїдають 28,5 % особин знайдених у кишечниках хижаків.

Волохокрильці роду *Polycentropus* як хижаки преімагінальних фаз розвитку симуліїд зареєстровані лише у великих річках. У їх кишечниках знайдено 9 залишків (1,2 %) личинок мошок із родів *Schoenbaueria* та *Boophthora* (відповідно 0,5 % і 0,7 %). Личинки роду *Polycentropus* суттєво не впливають на чисельність симуліїд (1,2 %).

Таблиця 2

Відносна чисельність преімагінальних фаз розвитку мошок у кишечниках хижаків та риб

Хижаки		Роди мошок											
Групи	Роди	<i>Stegopterna</i> Enderlein, 1930	<i>Byssodon</i> Enderlein, 1925	<i>Cnetha</i> Enderlein, 1921	<i>Nevermannia</i> Enderlein, 1921	<i>Eusimulium</i> Roubaud, 1906	<i>Schoenbaueria</i> Enderlein, 1921	<i>Wilhelmia</i> Enderlein, 1921	<i>Boophthora</i> Enderlein, 1921	<i>Odagmia</i> Enderlein, 1921	<i>Argentisimulium</i> Rubzov et Yankovsky, 1982	<i>Simulium</i> Latreille, 1802	Разом
Волохокрильці	<i>Hydropsyche</i>	0,1	0,1	0,3	0,5	-	5,4	1,2	5,8	10,8	1,5	2,8	28,5
	<i>Polycentropus</i>	-	-	-	-	-	0,5	-	0,7	-	-	-	1,2
	<i>Anabolia</i>	-	-	-	-	-	1,2	0,3	1,6	-	-	1,0	4,1
	<i>Ironoquia</i>	-	-	-	1,0	0,7	-	-	3,0	4,2	-	1,1	10,0
	<i>Halesus</i>	-	-	-	-	-	0,3	0,1	3,9	2,2	-	0,4	6,9
	<i>Lymnophylus</i>	-	-	-	1,2	-	-	0,3	6,1	2,6	-	-	10,2
Одноденки	<i>Baetis</i>	-	-	-	-	-	1,2	-	1,8	0,4	-	0,3	3,7
	<i>Ecdyonurus</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-	-	0,7
	<i>Leptophlebia</i>	-	-	-	-	-	0,3	-	1,0	-	-	-	1,3
Веснянки (<i>Nemoura</i>)		-	-	-	-	-	0,1	-	0,3	-	-	-	0,4
Бабки	<i>Calopteryx</i>	-	-	-	1,0	0,3	1,6	0,7	5,9	0,1	-	0,8	10,4
	<i>Lestes</i>	-	-	-	-	-	-	-	1,4	0,1	-	0,7	2,2
	<i>Aechna</i>	-	-	-	-	-	1,5	-	2,4	-	-	0,5	4,4
Риби		-	-	-	-	-	0,8	-	5,4	3,9	2,4	3,5	16,0
Разом		0,1	0,1	0,3	3,7	1,0	12,9	2,6	40,0	24,3	3,9	11,1	100

Як хижакі мошок волохокрильці роду *Anabolia* відмічені у великих, середніх річках та меліоративних каналах. У їх травних каналах виявлено 30 залишків личинок та лялечок Simuliidae із 4 родів, що становить 4,1 % від загальної кількості особин вилучених із кишечників хижаків. Найчастіше зустрічалися представники родів *Schoenbaueria* – 9 залишків (0,402 %) та *Simulium* – 7 (0,482 %). Важливого значення у зниженні чисельності водних фаз розвитку мошок личинки роду *Anabolia* не мають (4,1 %).

Волохокрильці роду *Ironoquia* як хижакі мошок зареєстровані у малих річках та меліоративних каналах. З їхніх кишечників добуто 73 залишки личинок та лялечок симулід (10,0 %) із 5 родів. Найбільша кількість решток належала представникам роду *Odagmia* – 31 залишок (4,2 %), в меншій кількості виявлені особини роду *Boophthora* – 22 залишки (3,0 %). Вцілому личинки роду *Ironoquia* поїдають значну кількість мошок (10,0 %).

У кишечниках волохокрильців роду *Halesus* із малих річок та меліоративних каналів знайдено 51 залишок личинок симулід (6,9 %) із 5 родів. Найбільша кількість особин (29) належала до роду *Boophthora* (3,9 %), найменша (1) – до роду *Wilhelmia* (0,1 %). Суттєвого значення у зниженні чисельності симулід личинки роду *Halesus* не відіграють (6,9 %).

Волохокрильці роду *Lymnophylus* як хижакі преімагінальних фаз розвитку симулід зареєстровані у проточних водоймах різних типів. У їх кишечниках виявлено 76 залишків (10,2 %) личинок та лялечок мошок, які належать до 4 родів. У переважній більшості (46 залишків) зустрічалися представники роду *Boophthora* (0,3 %). У найменшій кількості (2 залишки) відзначені особини роду *Wilhelmia* (0,1 %). Вцілому личинки роду *Lymnophylus* поїдають 0,089 % особин, знайдених у кишечниках хижаків.

На чисельність водних фаз розвитку симулід впливають також личинки одноденок. Вони мешкають у всіх типах проточних водойм. Залишки личинок мошок із 4 родів, переважно молодших віків, вилучені із кишечників 29 личинок одноденок (35,4 % всіх досліджених особин) (табл. 1). Найбільша кількість особин (27), у харчовій масі яких виявлені рештки Simuliidae, зареєстрована у весняний період (28,0 %). Восени одноденки як хижакі не відзначені. Личинки одноденок родів *Baetis* та *Leptophlebia* вперше відзначені як хижакі личинок симулід у водоймах Волинського Полісся.

Найчастіше залишки мошок знаходили в

одноденок роду *Baetis* із проточних водойм різних типів. У їх кишечниках виявлено 27 личинок симулід (3,7 % від загальної кількості особин знайдених у кишечниках хижаків) із 4 родів (табл. 2). Найчисельнішими були представники роду *Boophthora* – 13 залишків (1,8 %), в найменшій кількості (2 залишки) зустрічалися особини роду *Simulium* (0,3 %). Личинки роду *Baetis* споживають 3,7 %.

Одноденки роду *Ecdyonurus* як хижакі мошок зареєстровані лише у великих річках. З їх кишечників добуто 5 залишків личинок мошок із роду *Boophthora* (0,7 %). Вони здатні споживати 0,7 % водних фаз, що немає істотного значення.

У кишечниках одноденок роду *Leptophlebia* із великих річок знайдено 9 залишків личинок симулід (1,3 %) із 2 родів. У більшій кількості (7 залишків) виявлені представники роду *Boophthora* (1,0 %), у меншій (2 залишки) – особини роду *Schoenbaueria* (0,3 %). Вцілому види роду *Leptophlebia* поїдають 1,3 % особин симулід.

У незначній кількості личинки мошок молодших віків виявлені у кишечниках веснянок роду *Nemoura* із великих річок у весняний період (4,918 % всіх досліджених особин). Залишки належали видам родів *Boophthora* (0,3 %) та *Schoenbaueria* (0,1 %). Личинки веснянок вперше зареєстровані як хижакі водних фаз симулід.

Важливими регуляторами чисельності преімагінальних фаз розвитку мошок є личинки бабок. Вони мешкають у всіх типах проточних водойм. Рештки личинок мошок із 7 родів виявлені у харчовій масі 47 личинок бабок (54,0 % всіх досліджених особин) (табл. 1). Найчастіше (33 особини) рештки симулід у кишечниках хижаків зустрічалися у весняний період (37,9 %). Восени личинки бабок як хижакі мошок не зареєстровані. Личинки бабок роду *Lestes* вперше зареєстровані як хижакі личинок симулід у проточних водоймах Волинського Полісся.

У кишечниках бабок роду *Calopteryx* із проточних водойм різних типів знайдено 78 залишків личинок симулід (10,4 %), що відносяться до 7 родів (табл. 2). Найбільша кількість решток належала представникам роду *Boophthora* – 44 залишки (5,9 %), найменша (відповідно 1 та 2 залишки) – родам *Odagmia* (0,1 %) та *Eusimulium* (0,3 %). Вцілому личинки роду *Calopteryx* споживають 10,4 % водних фаз.

Бабки роду *Lestes* як хижакі водних фаз розвитку симулід зареєстровані у великих та середніх річках. У їх кишечниках виявлено 16 залишків (2,2 %) личинок мошок із 3 родів. У переважній більшості (10 залишків) зустрічалися представники роду *Boophthora* (1,4 %). У

найменшій кількості (1 залишок) трапився вид роду *Odagmia* (0,1 %). Личинки роду *Lestes* істотно не впливають на чисельність мошок (2,2 %).

У харчовій масі бабок роду *Aechna* із річок різних типів відзначено 33 залишки личинок симуліїд (4,4 %) із 3 родів. Найбільша кількість особин (18) належала до роду *Boophthora* (2,4 %), найменша (4) – до роду *Simulium* (0,5 %). Важливого значення у зниженні чисельності мошок личинки роду *Aechna* не мають (4,4 %).

Важлива роль у зниженні чисельності преімагінальних фаз розвитку мошок належить риbam 4 видів: *R. rutilus*, *S. erythrophthalmus*, *A. alburnus*, *C. carassius*. Як споживачі симуліїд риби зареєстровані у річках різних типів. Рештки водних фаз знайдені у харчовій масі 18 представників, що склало 38,3 % всіх досліджених особин (табл. 1). Найбільша кількість риb (9), у яких відмічені рештки мошок, зареєстрована у весняний період (19,1 %), найменша (2) – в осінній (4,3 %). Вцілому, у кишечниках риb було знайдено 119 залишків (16,0 %) личинок та лялечок симуліїд із 5 родів (табл. 2). Найчастіше зустрічалися представники родів *Boophthora* – 40 залишків (5,4 %), *Odagmia* – 29 (3,9 %) та *Simulium* – 26 (3,5 %).

Загалом, найбільша кількість залишків (451) преімагінальних фаз розвитку мошок знайдена у кишечниках личинок волохокрильців. У значних кількостях Simuliidae виявлені у харчовій масі личинок бабок та риb (відповідно 127 та 119 особин). Із 584 досліджених хижаків залишки мошок виявлені у шлунках 310 представників (53,1 %), із яких на весняний період припадає 194 особини, літній – 56, осінній – 31, та зимовий – 29. Волохокрильці та риби поїдають як личинок так і лялечок мошок, одноденки, веснянки та бабки – лише личинок. Крім того, волохокрильці в значній мірі обгризають дихальні нитки лялечок, що погіршує дихання і пригнічує розвиток мошок.

Харчової спеціалізації хижаків та риb до конкретного роду симуліїд не виявлено. У вмісті їх кишечників зберігалось приблизно таке ж співвідношення мошок, яке характерне для даної водойми в період дослідження. Найбільша кількість решток (296 особин) належить представникам роду *Boophthora* (40,0 %), які були вилучені з кишечників усіх зареєстрованих груп хижаків. У меншій кількості (180, 96, 82 відповідно) траплялися представники родів *Odagmia* (24,3 %), *Schoenbaueria* (12,9 %) та *Simulium* (11,1 %).

Висновки. Таким чином, на території Волинського Полісся тваринами, що живляться преімагінальними фазами розвитку мошок є

представники шести родів волохокрильців, трьох родів одноденок, одного роду веснянок, трьох родів бабок та чотирьох видів риb. Найактивнішими споживачами Simuliidae в межах Волинського Полісся є волохокрильці (60,9 % від загальної кількості особин знайдених у кишечниках хижаків). Суттєво впливають на зменшення кількості мошок бабки (17,0 %) та риби (16,0 %). У незначних кількостях личинок симуліїд поїдають одноденки (5,7 %) та веснянки (0,4 %). Загалом, хижаки здатні зменшувати чисельність водних фаз приблизно на 0,9 %.

Список літератури

1. Каплич В. М. Кровососущие мошки (Diptera, Simuliidae) Беларуси: Монография / В. М. Каплич, М. В. Скуловец. – Минск: БГПУ им. М. Танка, 2000. – 365 с.
2. Каплич В. М. Кровососущие мошки лесной зоны / В. М. Каплич, З. В. Усова // Под. ред. А. М. Дубицкого. – Минск: Ураджай, 1990. – 176 с.
3. Лакин Г. В. Биометрия / Г. В. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
4. Мамаев Б. М. Определитель насекомых по личинкам / Б. М. Мамаев // Пособие для учителей. – М.: Просвещение, 1972. – 400 с.
5. Мартынов А. В. Ручейники / А. В. Мартынов // Практическая энтомология. – Л., 1924. – Вып. 5. – 388 с.
6. Павличенко В. И. О естественных врагах мошек (Diptera, Simuliidae) / В. И. Павличенко // Науч. доклады высшей школы. – М., 1977. – Сер. Биол. науки. – № 8. – С. 44–46.
7. Павличенко В. И. Роль личинок *Hydropsyche angustipennis* Curt (Trichoptera, Hydropsychidae) в уничтожении личинок мошек в проточных водоемах Запорожской области / В. И. Павличенко // Экология. – М., 1997. – № 1. – С. 104–105.
8. Панченко А. Б. О питании личинок ручейников (Trichoptera) личинками мошек (Diptera, Simuliidae) в водотоках Украины / А. Б. Панченко, А. А. Панченко // Науч.-практ. конф. Паразитол.: матер. конф. (3–5 лист. 1999 р., м. Київ). – К., 1999. – С. 128–130.
9. Рева В. В. О питании личинок ручейников (Trichoptera) личинками мошек (Diptera, Simuliidae) в водотоках центральной территории Донецкой области / В. В. Рева, К. М. Маслодудова, А. А. Панченко // Зб. доп. X Всеукр. наук. конф. асп. та студ. [„Охорона навколишнього середовища та рац. використання природ. ресурсів“]. – Донецьк: ДонДТУ, ДонДУ, ДонДАУ, 2000. – С. 86–87.
10. Рева В. В. Личинки мошек в пище рыб в водоемах Донецкой области / В. В. Рева // Биол.огические проблемы устойчивого развития природных экосистем: тезисы докл. – Воронеж, 1996. – Ч. 1. – С. 106–107.
11. Рубцов И. А. Мошки (сем. Simuliidae). Фауна

- СССР. Двукрылые / И. А. Рубцов. – М.; Л., 1956. – Т. 6. – Вып. 6. – 860 с.
12. Семушин Р. Д. О хищниках кровососущих мошек (Diptera, Simuliidae) Донбасса / Р. Д. Семушин // Незисы докл. II съезда Укр. Энтомологического о-ва [„Исследования по энтомологии и акарологии на Украине“], (1980 г., г. Ужгород). – К., 1980. – С. 201–202.
 13. Сухомлин Е. Б. Естественные ограничители численности кровососущих мошек (Diptera, Simuliidae) полесья и лесостепи Украины / Е. Б. Сухомлин // Матер. Всесоюз. конф. [„Возбудители и переносчики паразитозов и меры борьбы с ними“]. – Ташкент: Фан, 1988. – С. 191.
 14. Сухомлін К. Б. Мошки (Diptera, Simuliidae) Волинського Полісся: Монографія / К. Б. Сухомлін, О. П. Зінченко. – Луцьк: РВВ „Вежа” Волинського держ. ун-ту ім. Лесі Українки, 2007. – 308 с.
 15. Усова З. В. Паразитоценологические взаимоотношения мошек их врагов и паразитов в водоемах юго-востока Украины / З. В. Усова // I Всесоюзный съезд паразитоценологов СССР: тезисы докл. – К., 1978. – Ч. 2. – С. 109–110.
 16. Фауна и экология мошек Полесья / В. М. Каплич, Е. Б. Сухомлин, З. В. Усова [и др.]. – Минск: Ураджай, 1992. – 264 с.
 17. Янковский А. В. Определитель мошек (Diptera: Simuliidae) России и сопредельных территорий (бывшего СССР) / А. В. Янковский. – СПб., 2002. – 570 с.

INFLUENCE OF PREDATORS AND FISHES IS ON DYNAMICS OF POPULATIONS IMMATURE STAGES DEVELOPMENT OF BLACKFLIES

V. S. Tepluk

It is set that within the limits of Volyn Polissya of immature stages development of blackflies Trichoptera 6 genus, Ephemeroptera of 3 genus, Plecoptera of 1 genu, Odonata of 3 genus and fishes of 4 species are included in ration. More active consumers of Simuliidae are larvae of Trichoptera (60,9 % from the general amount of individuals the found in intestines of predators). Essential influence on reduction of quantity of blackflies have larvae of Odonata (17,0 %) and fishes (16,0 %). In the negligible quantities of Simuliidae eat larvae of Ephemeroptera (5,7 %) and Plecoptera (0,4 %). Plecoptera for the first time are registered as predators of immature stages of development of blackflies.

Key words: blackflies, immature stages, larvae, predators, fishes, Volyn Polissya.

Одержано редколегією 26.04.2010

THE ROLE OF DISPERSAL AGENTS FOR THE SPREAD OF INVASIVE PLANT *IMPATIENS GLANDULIFERA* ROYLE IN THE TRANSCARPATHIA

B. Prots¹ and A. Drescher²

¹State Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine,
18 Teatralna Str., Lviv-8, 79 008 UKRAINE e-mail: bohdan.prots@gmail.com

²Institute for Plant Sciences, Karl-Franzens-Universität Graz, Holteigasse 6,
A-8010 Graz, AUSTRIA email: anton.drescher@uni-graz.at

Himalayan balsam *Impatiens glandulifera* Royle is one of most invasive plant species in Europe. The spontaneous invasion of the species in the Transcarpathia may be divided into two phases ('lag' and 'exponential') due to differences in the rate of spread. Up to now *I. glandulifera* occupies just 6% of the total number of the Transcarpathian mapping grid squares. The distribution map of *I. glandulifera* Royle of the study area is presented and ecological preferences of the species are discussed. The experiment on seed ripeness has shown a surprisingly high germination rate for not ripe seeds. Despite of the importance of man in the spread of the *I. glandulifera*, the water network is really critical for distribution and establishment of the species. An increase of the number of occupied habitats by the species within floodplain sites and on moist roadsides is expected.

Keywords: plants invasion, spread, *Impatiens glandulifera* Royle, Transcarpathia

INTRODUCTION. Europeans were particularly active in collecting plants as they colonized parts of the world. Plants have been collected by their medical, agricultural and ornamental values (Mooney & Hobbs, 2000). Himalayan balsam, *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae), is one of these species (Fig.1). Himalayan balsam was first introduced in Europe in 1839 when seeds from Kashmir (Western Himalayas) were sent to the Royal Botanic Gardens in Kew (England) by Dr. Royle. Nowadays it is one of most invasive plant species in Europe. The dominance of *I. glandulifera* along riverbanks has been repeatedly reported to cause problems in stream management. Furthermore, the species is able to reduce the fitness of native flora (Chittka & Schürkens, 2001) and to replace it on invaded sites (Perrins et al. 1990). *I. glandulifera* is included into the PLANTLIFE's HIT LIST: the top 10 most harmful invaders. Crawley (1987) considered it to be one of the "top twenty" British aliens. Native to the Western Himalayas, this plant is naturalised in 31 countries of three continents (Europe, North America and Asia). It currently fast expands especially within Europe, Eastern Asia and North America (Drescher & Prots, 2000, 2003).

The rate of spread of *I. glandulifera* may be interpreted as very high throughout the major part of the present European distribution area. For example, the estimated and the observed rate of spread on the British Isles have been calculated as 2,6–38,0 and 9,4–32,9 km/year, respectively (Trewick & Wade, 1986; Perrins et al., 1993; Grosholz, 1996). In some Central European countries *I. glandulifera* is

distributed over a large part of the territory, for example in Austria it occupies 36% of the total number of the National Grid Squares (Drescher & Prots, 2003), in Czech Republic it has spread even into 47,7% of the mapping squares (Pyšek & Prach, 1995).

Despite the extensive study about the biology of this alien especially during the last decades (Lhotská & Kopecký, 1966; Perrins, Fitter & Williamson, 1990; Mumford, 1990; Beerling & Perrins, 1993; Beerling, 1993; Pyšek & Prach, 1995; Drescher & Prots, 2000) some substantial gaps of knowledge about the behaviour of *I. glandulifera* still exist, especially for countries, where is no tradition on long term species distribution recording. There is still a lack of information on the importance of the different dispersal agents stimulating the rapid spread of *I. glandulifera*.



Fig. 1. Himalayan balsam, *Impatiens glandulifera* Royle, as one among the most invasive plant species in European floodplains

The Transcarpathian part of Ukraine (Western Ukraine, Zakarpatska Oblast) has been selected as a test area for such studies. It is bordering with Slovakia, Hungary, Poland and Romania. The rivers Tysa (Tisza), Borzhava, Latorytsya (Latorica), Uzh, and others, originating on the Transcarpathian slopes, form the north eastern part of the Pannonian plain, which belongs to the Danube catchment. The headwater part of Danube is essential for the ecological quality of the entire region. The increasing occurrence of devastating floods in the Transcarpathian region, and downstream in the Danube basin, has been linked to the degradation of the floodplain habitats (Drescher & Prots, 2005). All environmental problems in the headwaters potentially affect the population of four countries along the Danube.

The present study addresses the following questions: (1) what are the distribution patterns of *I. glandulifera* in the Transcarpathia? (2) what is the role of the different dispersal agents for the spread of *I. glandulifera*?

METHODS. The distribution has been recorded using the grid-map approach of the Central European Mapping Project (Niklfeld, 1971, 1994). The ecological demands have been studied with the usual field methods. The database has been compiled from the available field protocols of the floristic mapping, herbarium data [Uzhgorod National University (U), Lviv National Universities (LW), State Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine (Lviv) (LWS), M.G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine (Kyiv) (KW)], and our field studies between 1981 and 2009. Analysis of variance (ANOVAR) and multiple regressions (Sokal & Rohlf, 1981) have been used for statistical purposes.

RESULTS AND DISCUSSION. The distribution pattern and ecological preferences of *Impatiens glandulifera* Royle

I. glandulifera is unlikely to be overlooked, and as it is the only species of this taxonomic group in Europe it is easy to identify. Therefore it is a suitable subject for reconstructing the invasion process (Pyšek, 1991).

The history of invasion of *I. glandulifera* in the Transcarpathia started in the 1970s. The first note on planted specimens of the species has been published by Fodor (1974). After that almost no new records were published, except Protopopova & Shevera (2002) and Drescher, Prots & Mountford (2003). Therefore there was still no idea about the distribution pattern of *I. glandulifera*. The first two naturalized stands with a few individuals have been monitored on the bank of Latorytsya river, near the village of Kamianytsia, east of Uzhgorod city, in

1981 (Prots, 07.08.1981, not published comments). The invasion of the species in the study area started with the cultivation in gardens, later it escaped on riversides. Very often river banks in the vicinity of gardens and rarely cemeteries were the first habitats for its naturalisation. The increasing use of *I. glandulifera* as an ornamental decisively supported the adaptation, establishment and expansion of this plant in the Transcarpathia.

The spontaneous invasion of Himalayan Balsam in the Transcarpathia may be divided into two separate phases due to differences in the rate of spread (Fig. 2.).

The 'lag' phase (A) of the invasion process lasted 19 years (1981–1999) and can be described by the equation $y = 7E-136e^{0,1576x}$ ($R^2 = 0,8917$). During this phase the species occurred in a limited range of habitats, notably riparian habitats and settlements.

The 'exponential' phase (B) lasts over 10 years (2000–2009) and refers to the equation $y = 3E-77e^{0,0901x}$ ($R^2 = 0,9471$). This remarkable increase in the number of occupied mapping squares could be caused by the catastrophic floods of 1998 and 2001 and ornamental use of the plant. The exponential phase supposes to continue, because many riverside habitats potentially could be invaded by the species. However, it must be kept in mind that this exponential phase starts at the similar time as our intense studies on riverine forests (Drescher, Prots & Mountford, 2003; Drescher & Prots, 2005), which provided an enormous number of new records.

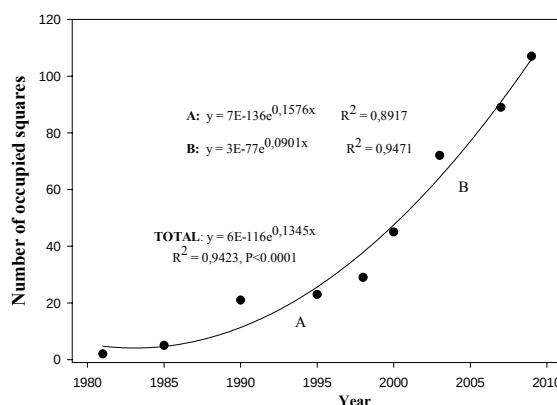


Fig. 2. Cumulative number of squares occupied by *Impatiens glandulifera* Royle in the Transcarpathia (A - 'lag' phase and B - 'exponential' phase).

Up to now *I. glandulifera* occupies just 6% of the total number of the Transcarpathian mapping grid squares (Fig. 3). Only 10% of all grid squares, which potentially can be colonised, are occupied. In general, the number of localities decreases with increasing elevation. The major number of records (about 63%) has been reported between 98 and 199 metres above sea level (a.s.l.). The high altitude localities are not yet indentified. The highest localities are up to 500 metres a.s.l. However, a rise

of temperature, floods, tourism and raising number of new resorts can contribute to an increase of the distribution range of this species towards higher altitudes.

Around 58% of the total populations recorded of the species were found in alluvial riparian habitats (semi-natural). The road ditches and embankments with a high amount of moisture and nitrogen are to be found in 18% of total. The share of records in natural riparian habitats (mixed forests with *Salix*, *Fraxinus*, *Alnus*, *Quercus*) and tall herb vegetation with a very low human impact is around 21%. This species shows a very high degree of plasticity and a ruderal strategy type. The *I. glandulifera* stands grow in a high or moderate light intensity, on soils of a high nitrogen and moisture content. However, the Himalayan Balsam can survive and produce seeds despite stress, direct human impact, very low amount of nutrient and a strong competition of shrub and tree species (Drescher & Prots, 2000, 2003).

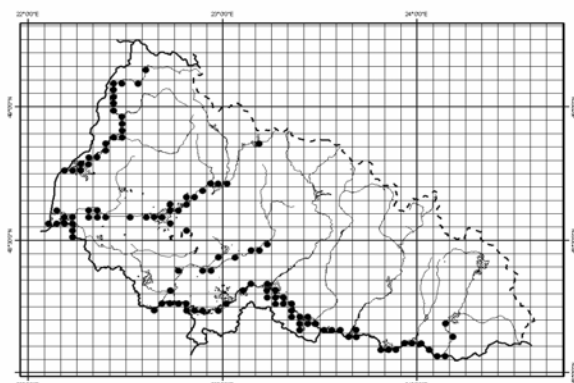


Fig.3. Distribution map of *Impatiens glandulifera* Royle in the Transcarpathia.

The role of dispersal agents. The reproductive capabilities of *I. glandulifera* are an important factor in the increase of the number of localities. Himalayan Balsam has explosive seed dispersal. That disperses seeds up to 3–5 m, depending on the height of plant above the ground and the direction and velocity of the prevailing wind during dehiscence. The seed rain peaks are 1–2 m from the parent stand. On flat area, where is no watercourses the mean yearly rate of spread was estimated at 2, 47 m/year (Beerling & Perrins, 1993). On steep slopes most of the seeds could be washed out of the stands by frequent rains or heavy floods at least few metres down and move against the gravitation is hardly possible. Size and weight of the seeds (Beerling & Perrins, 1993) enable them to penetrate through the vegetation cover, reach the soil surface and to be picked up by the different dispersal agents, like man, water or animals.

There are plenty evidences about using Himalayan balsam as a garden plant in the mountain settlements with following escape. Long distance

dispersion in the mountains with a raise of altitude is supported by unintentional spread of the species, including transportation of top soil with the seed bank from the river site in the bottom of the valley to the upper part of the mountain. Furthermore, the seeds could be transported attached to people's shoes and vehicle wheels. Intentional ornamental use of the species has been the most important cause for the invasion. However, today unintentional way (like use of cars, trucks, caterpillars and excavators for house building and river channelization) plays also an important role for the spread of the species, especially, at the local and regional levels. In general, man seems to be the most important dispersal agent for *I. glandulifera* against gravitation (Drescher & Prots, 2000, 2003).

In a smaller scale also small rodents contribute to the seeds dispersal. Home ranges of small rodents such as the Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) are thought to include areas of up to about 1 hectare (Stoddart 1979). Also other small mammals could collect the seeds and this may spread seeds further. A spread of the species by birds has not been reported yet. However, we found several single plants on the steep stone walls near rivers. These seeds are much more likely to be dispersed by birds rather than by rodents or man.

The distribution of *I. glandulifera* downstream is obvious. River dynamics conducts the seeds spread together with the sediment material along the water course. Geomorphology of river, structure of the bank, duration of flood, speed of water flow and type of the sediment material create different possibilities for dispersal and establishment of the species. The persistent seed bank could play a significant role for the spread of the species, especially, during heavy floods. The moist seeds are not buoyant. The share of emerged seeds, which spent 6 months (autumn to spring) in the water during the experiment, consists of just 10% (Drescher & Prots, 2000). After a flood only a few seeds would have a chance to be established among a big amount of initial seeds. The absolute dominant part of the seeds will be buried under a large volume of the sediment material at the bottom of the rivers and streams and, probably, only a few of them will have a chance to germinate after the next flood. However, the seeds, which still left in the capsules at the late autumn, or at the start of the winter and have been transported down streams with dead plant material, have got a much higher chance to become established. Our experiment on seed ripeness has shown a surprisingly high germination rate even for not ripe seeds (white coloured seeds, over 40% in average, Fig. 4.). So, seeds of *I. glandulifera* do not need to be ripe to germinate. A huge number of not ripe seeds enclosed in capsules are able to travel

downstream safely as a part of dead plant material of the species. So, despite of certain importance of the human in the spread of the *I. glandulifera*, the water is really critical for distribution and establishment of the species.

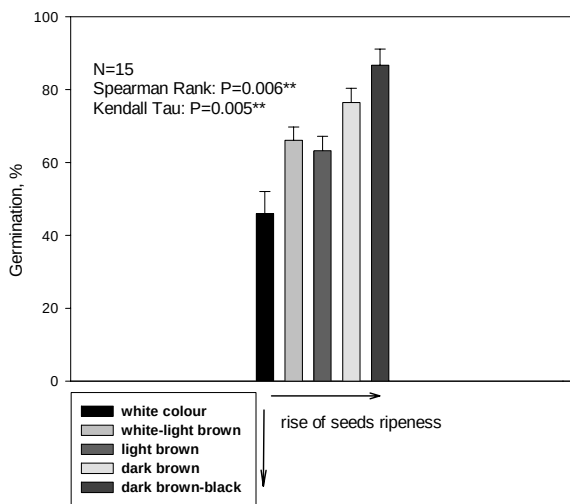


Fig. 4. Seeds ripeness and germination of *Impatiens glandulifera* Royle

Conservation management implications

Human activity along rivers will stimulate the invasion by creating open micro sites and eliminating riparian vegetation in the Transcarpathia. A gradual expansion of the species into damp forests without dense canopy is also highly probable, especially on nutrient-rich soils. The stands recorded in settlements, on compost hills, rubbish heaps and along the roads could decrease in number or size, especially due to reduced moisture or higher soil temperatures. Any corrections of Transcarpathian river systems could sharply increase the amount of fine sediment fractions and nutrient deposition in the inundated areas further downstream. These soil changes are very suitable for the establishment of Himalayan balsam and make even natural riverine habitats vulnerable to invasion including types of forests, except the stands with dense canopy.

An increase of the number of occupied habitats along the riparian sites, on moist roadsides and forests is expected for the Transcarpathia. The altitudinal distribution range of the species may rise, and some part of the lowland localities (decrease of water access) may vanish due to climatic changes. Human activity is the most important dispersal agent for *I. glandulifera* against gravitation. Today the unintentional way of dispersal plays an important role for the spread of the species, especially at the local and regional level. However, the river network is still the most effective distribution agent especially due to remarkable adaptation of the species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are thankful to Bohdan Vykhov (Sosnivka, Lviv region) for the help in preparation of distribution map.

REFERENCES

- Beerling, D. J. & Perrins, J. M. (1993): *Impatiens glandulifera* Royle (*Impatiens roylei* Walp.). – *Journal of Ecology* 81: 367–382.
- Beerling, D. J. (1993): The impact of temperature on the northern distribution limits of the introduced species *Fallopia japonica* and *Impatiens glandulifera* in north-west Europe. – *Journ. of Biogeography* 20: 45–53.
- Chittka, L., Schürkens S. (2001) Successful invasion of a floral market. *Nature* 411: 653–653.
- Crawley, M.J. (Ed.). 1997. *Plant ecology*. 2nd Ed. Blackwell Science Pub. 717 p.
- Drescher, A., Prots, B.; Mountford, O., (2003): The world of old oxbowlakes, ancient riverine forests and meliorated mires in the Tisza river basin. *Fritschiana* 45: 43–69.
- Drescher, A. & B. Prots (1996): *Impatiens glandulifera* Royle im südöstlichen Alpenvorland – *Geschichte Phytosoziologie und Ökologie*. – *Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark* 126: 145–162.
- Drescher, A. & B. Prots (2000): Warum breitet sich das Drüsen-Springkraut (*Impatiens glandulifera* Royle) in den Alpen aus? – *Wulfenia* 7: 5–26.
- Drescher, A. & B. Prots (2003): Distribution patterns of Himalayan Balsam (*Impatiens glandulifera* Royle) in Austria. – *Kanitzia*. – 2003. – N11. – P. 85–96.
- Drescher, A., Prots, B. (2005): European floodplain forests: a case study in Transcarpathia (Zakarpattia), Ukraine. In: Commarmot, B.; Hamor, F.D. (eds): *Natural Forests in the Temperate Zone of Europe – Values and Utilisation*. Conference 13-17 October 2003, Mukachevo, Ukraine. *Proceedings*. Birmensdorf, Swiss Federal Research Institute WSL; *Rachiv, Carpathian Biosphere Reserve*, 440-446.
- Fodor S.S. (1974): *Flora of the Transcarpathia*. – Lviv: Vyscha Shkola, 208p. (in Ukrainian)
- Grosholz, E. D. (1996): Contrasting rates of spread for introduced species in terrestrial and marine systems. – *Ecology* 77: 1680-1686.
- Lhotská, M. & K. Kopecký (1966): Zur Verbreitungsbiologie und Phytozoölogie von *Impatiens glandulifera* Royle an den Flusssystemen der Svitava, Svratka und oberen Odra. – *Preslia, Praha* 38: 376–385.
- Mooney, H.A. & R. H. Hobbs [eds.] (2000): *Invasive species in a changing world*. – Covelo: Island Press.
- Mumford, P. M. (1990): Dormancy break in seeds of *Impatiens glandulifera* Royle. – *New Phytologist* 115: 171–175.
- Niklfeld, H. (1994): Der aktuelle Stand der Kartierung der Flora Mitteleuropas und angrenzender Gebiete. *Florist Rundbr* 28: 200–220.
- Niklfeld, H. (1971): Bericht über die Kartierung der Flora Mitteleuropas. – *Taxon (Utrecht)* 20: 545–571.
- Perrins, J., Fitter, A. & M. Williamson (1993): Population biology and rates of invasion of three introduced *Impatiens* species in the British Isles. –

- Journ. of Biogeography 20: 33–44.
18. Perrins, J., Fitter, A. & Williamson, M. (1990). What makes *Impatiens glandulifera* invasive? In: The biology and control of invasive plants, ed. J. Palmer. University of Wales, Cardiff, p. 8–33.
 19. Protopopova, V.V., Shevera, M.V. (2002): A preliminary checklist of the urban flora of Uzhgorod. Kiev: Kiev: Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 68 p.
 20. Pyšek, P. & K. Prach (1995): Invasion dynamics of *Impatiens glandulifera* – a century of spreading reconstructed. – Biological Conservation 74: 41–48.
 21. Pyšek, P. (1991): *Heracleum mantegazzianum* in the Czech Republic: the dynamics of spreading from the historical perspective. – Folia geobot. Phytotax. (Praha) 26: 439–454.
 22. Sokal, R. R. & F. J. Rohlf (1981): Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. Second Edition. – New York: Freeman.
 23. Stoddart, D. M. [ed.] (1979): Ecology of small mammals. – London: Chapman and Hall.
 24. Trewick, S. & P. M. Wade (1986): The distribution and dispersal of two alien species of *Impatiens*, waterway weeds in the British Isles. – Proceedings EWRs/AAB Symposium on Aquatic Weeds 1986: 351–356.

РОЛЬ ЧИННИКІВ ПРИ ПОШИРЕННІ ІНВАЗІЙНОГО ВИДУ РОСЛИН *IMPATIENS GLANDULIFERA* ROYLE НА ЗАКАРПАТТІ

Б.Г. Проць, А. Дрешер

Розрив трава великоквіткова *Impatiens glandulifera* Royle є однією серед високо інвазійних видів рослин у Європі. Спонтанна інвазія популяцій виду на Закарпатті складається із двох фаз («початкової» та «експоненціальної»), враховуючи різницю динаміки поширення. На сьогодні *I. glandulifera* проникла на території тільки 6% усіх квадратів, виділених на Закарпатті, у системі картування флори Середньої Європи. Представлено карту поширення виду на території дослідження та обговорено екологічні особливості виду. Експериментальні дослідження щодо стиглості насіння виду показали високий рівень проростання нестиглого насіння. Не дивлячись на важливість людського фактору при поширенні *I. glandulifera*, наявність водних шляхів є критичним для поширення та натуралізації виду. У наступні роки на Закарпатті передбачається зростання проникнення популяцій виду в оселища заплавної типу та на вологі узбіччя доріг.

Ключові слова: інвазія рослин, поширення, *Impatiens glandulifera* Royle, Закарпаття

Одержано редколегією 08.02.2010

АПОМІКТИЧНІ ВИДИ У ФЛОРИ ЧИВЧИНСЬКИХ ГІР (УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ)

М.В. Величко

Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України
03680 м. Київ, вул. Заболотного, 148 E-mail: armeria 54@mail.ru

Апоміктичне видоутворення було знайдено у багатьох родинях квіткових рослин. Хоча значення апоміксису як специфічного шляху видоутворення рослин було описано раніше, популяційна динаміка та розповсюдженість апоміктичних видів у місцевих флорах все ще залишаються погано вивченими. В роботі наводиться географічна, біологічна, екологічна та цитологічна характеристики апоміктичних видів флори Чивчинських гір (Українські Карпати).

Ключові слова: апоміксис, амфіміксис, облігатні апомікти, факультативні апомікти, ресексуалізація, популяція

Вступ. Апоміксис виявлений у значної кількості видів рослин і зустрічається спорадично по всьому філогенетичному дереву покритонасінних. Апоміксис (від грец. аро – без і міхис – змішування) – заміщення статевої репродукції (амфіміксис) різними типами нестатевої репродукції (апоміксис), які не є результатом злиття гамет. Розрізняють дві основні форми апоміксису – партогенез і апогамію. Апогамія (від грец. аро – без і гамос – шлюб) – розвиток зародка без запліднення з клітини гаметофіта (із синергід, антипод) або спорофіта (із клітини нуцелуса або інтегумента). Партогенез – (від грец. parthenos – незайманий і genesis – народження, походження) – розвиток зародка з незаплідненої яйцеклітини (Петров 1979, 1988; Грант, 1984; Наумова, 2008).

Апоміксис особливо широко зустрічається у родинях Poaceae, Asteraceae, Rosaceae, Rutaceae та деяких інших. Окремі види, рідше – роди, можуть бути майже повністю апоміктичними. Такі види рахуються облігатними апоміктами. З повною впевненістю до облігатних апоміктів можуть бути віднесені лише ті види, які в природних умовах формують насіння при відсутності фертильного пилку. Таки випадки зустрічаються дуже рідко. У більшості видів має місце факультативний апоміксис, коли частина насіння на рослині утворюється шляхом апоміксису, а частина – амфіміксису. Відсоток насіння, що утворюється шляхом апоміксису може коливатися в широких межах у різних особин одної популяції або у різні роки (Хохлов, 1967; Петров 1988; Koltunow et al. 1995; Tucker et al. 2003; Наумова, 2008).

Практичне значення апоміксису для сільськогосподарства в перспективі може бути дуже великим, дякуючи його можливості зберігати гібридні (F1) і гетерозисні властивості господарсько цінних рослин протягом багатьох років в цілому ряді поколінь. Саме тому, і особливо в останні десятиліття, проводяться інтенсивні і

всебічні дослідження апоміксису в цілому ряді провідних наукових інститутів країн Європи, США та Австралії. Таким чином, в перспективі планується використання апоміксису в якості стабілізатора успіхів, досягнутого у селекції рослин. Цікавою є можливість ідентифікації генів апоміксису та їх перенесення в геном інших видів за допомогою методів генної інженерії (Koltunow et al. 1995; Tucker et al. 2003).

Необхідно відмітити, що популяційна динаміка апоміктичних видів рослин все ще досліджена недостатньо. З теоретичної точки зору апоміксис є специфічним шляхом видоутворення, який зокрема допомагає новим більш адаптованим мікровидам швидко колонізувати нові території, які мають певні специфічні умови (Лордьюм, 1978; Грант, 1984; Asker and Jerling, 1992; Campbell, 1996). Прикладом такої території є Чивчинські гори в Українських Карпатах, які являють собою унікальний флористичний комплекс, розташований у виточках річок Білий і Чорний Черемош. Межа Чивчинських гір проходить долиною р. Сарата до злиття її з р. Перкалаб і утворення Білого Черемошу. Далі лінія кордону масиву йде долиною р. Маскотин через перевал Шия, охоплюючи полонину Глистувата, долиною Чорного Черемошу до с. Буркут, а звідси долиною потоку Прелучний – до вершини хребта, по якому проходить кордон між Україною та Румунією.

Складна і неоднорідна геологічна будова Чивчинських гір зумовлена їх належністю до Мармароського кристалічного масиву – єдиного в Українських Карпатах, де на поверхню виходять найдавніші метаморфічні утворення: палеозойські кристалічні вапняки, сланці, доломіти (Цись, 1968). Більша тривалість субаерального існування, тривала ізоляція від суміжних областей суші, а також своєрідна геологічна будова є однією з причин формування специфічної флори регіону. Також для зазначеного регіону властива складна

структура ґрунтового покриву, що обумовлено значною різноманітністю ґрунтоутворюючих порід, геохімічною контрастністю смуг геологічних відкладів, частою повторюваністю й різновисотним заляганням однотипних геологічних субстратів та висотним діапазоном місцевості (Кучинський, 1978).

В цілому Чивчинські гори відзначаються низкою геолого-геоморфологічних, кліматичних та едафічних особливостей, які значною мірою позначились на формуванні фітобіоти регіону, її структурі та видовому складі. За нашими дослідженнями флора Чивчинських гір нараховує 823 види судинних рослин, які належать до 336 родів, 92 родин та 5 відділів (Величко, 2004; 2006). Основні таксономічні одиниці, основні пропорції досліджуваної флори та їх порівняння з відповідними показниками для флори Українських Карпат відповідають аналогічним показникам у флорах Голарктики (Толмачев, 1974; Малышев, 1999).

Об'єкт і методи досліджень. Об'єктом досліджень є судинні рослини Чивчинських гір. Предмет досліджень – географічна, біологічна, екологічна та цитологічна характеристика апоміктів Чивчин.

Результати та їх обговорення. Нами проведений аналіз флори Чивчинських гір за типом нестатевого розмноження – апоміксисом.

Таксономічна характеристика.

Із 823 видів флори Чивчин, характерний апоміксис для 64 видів, що входять до п'яти родів (*Alchemilla*, *Rosa*, *Hieracium*, *Pilosella*, *Taraxacum*) та двох родин (*Rosaceae*, *Asteraceae*):

Родина *Asteraceae*

Рід *Hieracium*: *H. alpinum* L., *H. bifidum*, *H. bupleurifolium* (Tausch) Ueksis, *H. caesiogenum* Wol. & Zahn (*H. pseudobifidum* aggr.), *H. caesium* (Fr.) Fr., *H. czeremoszense* Wol., *H. czywczynae* (Wol. et Zahn) Schljak., *H. deanum* (Zahn) Schljak., *H. gymnogenum* (Zahn) Ueksis, *H. jablonicense* Wol., *H. javorovae* (Zahn) Schljak., *H. krasanii* Wol., *H. murorum* L., *H. nigrescens* Willd., *H. potucicum* Wol., *H. prenanthoides* Vill., *H. pseudatratum* Wol., *H. pseudobifidum* Schur, *H. rupicoloides* Wol., *H. sarmaticum* (Zahn) Schljak., *H. scabiosum* (Sudre) Ueksis, *H. subpleiophyllum* (Zahn) Schljak., *H. transsilvanicum* Heuff., *H. umbellatum* L., *H. villosum* Jacq., *H. vulgatum* Fr. aggr.

Рід *Pilosella*: *P. aurantiaca* (L.) F. Schultz & Sch. Bip., *P. bauhinii* (Besser) Arv.-Touv. (*Hieracium bauhiniibesser*), *P. caespitosa* (Dumort.) P.D. Sell & C. West (*Hieracium pratense* Tausch), *P. cymosa* (L.) F. Schultz & Sch. Bip. (*Hieracium cymosum* L.), *P. fuscoatra* (Naeg. et Peter) Sojak., *P. lactucella* (Wallr.) P.D. Sell & C. West (*Hieracium*

lactucella Wallr., *H. auricula* Lam. et DC.), *P. magnaauricula* (Naeg. & Peter) Schljak. (*Hieracium magnaauricula* (Naeg. et Peter.) Ueksis), *P. melaneilema* (Peter) Schljak. (*Hieracium melaneilema* (Peter) Ueksis), *P. officinarum* F. Schult. & Sch. Bip. (*Hieracium pilosella* L.), *P. praealta* (Vill. ex Gochn.) F. Schultz & Sch. Bip. (*Hieracium praealtum* Vill. ex Gochn.), *P. x roxolanica* (Rehman) Sojak.

Рід *Taraxacum*: *T. alpinum* (Hoppe) Hegetschw. et Heer, *T. nigricans* (Kit.) Rchb. (*T. alpestre* (Tausch) DC.), *T. officinale* Wigg. aggr.

Родина *Rosaceae*

Рід *Alchemilla*: *A. baltica* Sam. ex Juz., *A. bucovinensis* Sytschak, *A. crinita* Buser, *A. cymatophylla* Juz., *A. czywczynensis* Pawl., *A. flabellata* Busser, *A. glabra* Neygenf. (*A. alpestris* F.W. Smidt), *A. glaucescens* Wallr., *A. glomerulans* Buser, *A. gorceensis* Pawl., *A. gracilis* Opiz, *A. heptagona* Juz., *A. incisa* Buser, *A. kornasiana* Pawl., *A. monticola* Opiz (*A. pastoralis* Buser), *A. reniformis* Buser, *A. sarmatica* Juz., *A. subconnivens* Pawl., *A. subcrenata* Buser, *A. turkulensis* Pawl., *A. walasii* Juz., *A. xanthochlora* Rothm., *A. zapalowiczii* Pawl.

Рід *Rosa*: *R. pendulina* L.

Зокрема рід *Hieracium* у вивчаємій флорі представлений 26 видами, із яких тільки для 7 встановлені хромосомні числа та визначено рівень плоїдності. Всі вивчені види – поліплоїди. Для роду властива велика кількість мікротипів, поширених переважно у поза тропічних областях північної півкулі, головним чином у Європі, на Кавказі і в західних районах Азії. Значну роль він відіграє у флорах гірських регіонів. Якщо прийняти *Hieracium* в широкому розумінні (включаючи рід *Pilosella* з 11 видами, хромосомні числа та плоїдність яких у нашому випадку не встановлені), то він займатиме перше місце у родовому спектрі флори Чивчинських гір. Для мікротипів властиве обмежене поширення, тому чим менша територія, тим відносно менша кількість видів цього роду їй властива. Проте, у зв'язку з гетерогенністю Чивчинських гір, тут зосереджено значне видове різноманіття роду *Hieracium* – 35,2 % видового складу цього роду в Українських Карпатах.

Рід *Alchemilla* (із 23 видів цитологічно вивчено 16 - усі поліплоїди), який також об'єднує велику кількість облігатно (або майже облігатно) апоміктичних мікротипів (Волгин, Сычак, 1989). Для нього властиве інтенсивне видоутворення у горах Середньої Європи, у зв'язку з чим для роду характерне особливе видове багатство у гірських регіонах. Це повною мірою стосується і Чивчинських гір, де зосереджено 63,9 % видів цього роду, відомих в Українських Карпатах. Це, як і у

випадку з попереднім родом, зумовлено екологічними різноманіттям регіону. Причому, деякі з видів описані саме з даної території: *Alchemilla zapalowiczii*, *A. czywczynensis*.

Апоміктичний рід *Taraxacum* теж знаходиться в центрі уваги цитосистематиків. У флорі Чивчин він представлений трьома поліплоїдними видами. Doll (1982), аналізуючи еволюцію даного роду, відмічає широку розповсюдженість поліплоїдії у роді, а також активне формування нових видів. Аналіз каріотипів пов'язується з морфологією рослин і екологічними особливостями зростання. Автор відмічає, що в еволюції роду *Taraxacum* могли бути два періоди: (1) поширення примітивних, таких, що розмножуються статевим шляхом диплоїдних видів, та (2) період розвитку поліплоїдних апоміктів (*Taraxacum officinale*). В останній час почався третій період – повернення до статевого розмноження шляхом диплоїдизації (ресексуалізація).

Рід *Rosa* в Чивчинах представлений тільки одним поліплоїдним апоміктичним видом.

Географічна характеристика.

1. **Зональний тип ареалу:** temp (температний) - 17 видів (26,6%); sm-b (субмеридіально-бореальний) - 8 видів (12,5%); m-b (меридіально-бореальний) - 7 видів (10,9%); b-temp (бореально-температний) - 5 видів (7,8%); stemp (субтемператний) - 5 видів (7,8%); b-m (бореально- меридіальний) - 5 видів (7,8%); sm-stemp (субмеридіально-субтемператний) - 4 види (6,3%); m-stemp (меридіально-субтемператний) - 3 види (4,7%); b-sm (бореально-субмеридіальний) - 3 види (4,7%); sm-temp (субмеридіально- температурний) - 3 види (4,7%); m-temp (меридіально-температний) - 2 види (3,1%); sm-arc (субмеридіально-арктичний) - 1 вид (1,6%); m-arc (меридіально-арктичний) - 1 вид (1,6%).
2. **Висотний тип ареалу:** demo (вид, поширений у всіх трьох поясах) - 12 видів (18,8%); smo (нижньо-гірський пояс) - 11 видів (17,2%); mosmo (середньогірський і нижньогірський пояси) - 11 видів (17,2%); perisalp (середньогірський і субальпійський пояси) - 10 видів (15,6%); salp (субальпійський пояс) - 10 видів (15,6%); mo (середньо гірський пояс) - 10 видів (15,6%).
3. **Кліматичний тип ареалу:** oz (океанічний) - 32 види (50,0%); suboz (субокеанічний) - 22 види (34,4%); subk (субконтинентальний) - 6 видів (9,4%); - інд.- індіферентні ареали - 3 види (4,7%); k (континентальний) - 1 вид (1,6%).
4. **Регіональний тип ареалу:** EUR (європейський) - 52 види (81,3%); EUR-SIB (європейсько-сибірський) - 3 види (4,7%); EUR-WSIB (євро західносибірський) - 3 види (4,7%); EURAS (євразійський) - 2 види (3,1%); EURWAS (єв-

ропейсько східноазійський) - 2 види (3,1%); EUR-ZAS (європейсько західноазійський) - 1 вид (1,6%); CIRCPO (циркумполярний) - 1 вид (1,6%).

Біологічна характеристика.

1. **Тип рослини:** тп (трав'янистий полікарпик) - 63 види (98,4%); к (кущ) - 1 вид (1,6%).
2. **Життєва форма:** гкф (гемі криптофіти) - 63 види (98,4%); нф (нанофанерофіт) - 1 вид (98,4%).
3. **Тип запилення:** Ас (апомікти) - 64 види (100%) із них: облігатні апомікти - 28 видів (43,7%); факультативні апомікти - 36 видів (56,3%).
4. **Розповсюдження плодів і насіння:** АхЕз (анемохорія, ендозоохорія) - 26 видів (40,6%); ЕзЕх (ендозоохорія, епізоохорія) - 23 види (35,9%); АхАух (анемохорія, автохорія) - 11 видів (17,2%); Ах (анемохорія) - 3 види (4,7%); Ез (ендозоохорія) - 1 вид (1,6%).

Екологічна характеристика.

1. **Тип екосистем** (за Дідух та Шеляг-Сосонко, 2003): 4 (трав'янисті та чагарниково-трав'янисті екосистеми мезофітного типу, що формуються в умовах достатнього зволоження) - 29 видів (45,3%); 4,6 (трав'янисті та чагарниково-трав'янисті екосистеми мезофітного типу, що формуються в умовах достатнього зволоження-екосистеми розвиток яких спричинений геоморфологічними формами) - 13 видів (20,3%); 6 (екосистеми розвиток яких спричинений геоморфологічними формами) - 8 видів (12,5%); 7 (екосистеми з домінуванням фанерофітів) - 7 видів (10,9%); 3,4,6 (надмірно зволожені системи - трав'янисті та чагарниково-трав'янисті екосистеми мезофітного типу, що формуються в умовах достатнього зволоження - екосистеми розвиток яких спричинений геоморфологічними формами) - 1 вид (1,6%); 3,4,6,8 (надмірно зволожені системи - трав'янисті та чагарниково-трав'янисті екосистеми мезофітного типу, що формуються в умовах достатнього зволоження - екосистеми розвиток яких спричинений геоморфологічними формами - екосистеми антропогенного походження) - 1 вид (1,6%); 3,4,6,7,8 (надмірно зволожені системи - трав'янисті та чагарниково-трав'янисті екосистеми мезофітного типу, що формуються в умовах достатнього зволоження - екосистеми розвиток яких спричинений геоморфологічними формами - екосистеми з домінуванням фанерофітів - екосистеми антропогенного походження) - 1 вид (1,6%).
2. **Тип гігоморф:** мф (мезофіти) - 60 видів (93,8%); кф (ксерофіти) - 3 види (4,7%); кр (криптофіти) - 1 вид (1,6%).
3. **Відношення до трофності ґрунтів:** мт (мезо-

трони) - 62 види (96,9%); от (оліготрофи) - 1 вид (1,6%); ет (автотрофи) - 1 вид (1,6%).

4. **Відношення до хімізму субстрату:** іф (індіферентні) - 56 видів (87,5%); кл (кальцієфіли) - 7 видів (10,9%); кб (кальцієфоби) - 1 вид (1,6%).

5. **Відношення до інтенсивності освітлення:** гф (геліофіти) - 60 видів (93,8%); фг (факультативні геліофіти) - 3 види (4,7%); сц (сціофіти) - 1 вид (1,6%).

Цитологічна характеристика.

Із 64 видів апоміктів хромосомні числа та характер плоідності встановлений лише для 27 видів, що складає 42,2%. Серед видів із встановленою плоідністю: 23 види (35,3%) - одинарні поліплоїди (П); 3 види (4,7%) утворюють поліплоїдні ряди, але без диплоїдної форми (ПР); 1 вид (1,6%) утворює повний диплоїдно-поліплоїдний ряд (ДПР).

Моделний вид апомікта Чивчин.

За географічною характеристикою: temp (темперантний); demo (вид, що поширений у трьох поясах); oz (океанічний); EUR (європейський).

За біологічною характеристикою: тп (трав'янистий полікарпик); гкф (гемікриптофіт); Ас Авг (апомікт, автогам). АхЕз (анемохор, ендозоохор).

За екологічною характеристикою: 4 (трав'янисті та чагарниково-трав'янисті екосистеми мезофітного типу, що формуються в умовах достатнього зволоження); мф (мезофіт); мт (мезотроф); іф (індіферентний); гф (геліофіт).

За цитологічною характеристикою: поліплоїд.

Висновки:

1. **Географічна характеристика.** За висотним типом ареалу види практично рівномірно розподілені по всьому висотному спектрі. Відмічається кореляція видів за кліматичним та регіональним типом ареалу (54 oz і suboz та 52 EUR).
2. **Біологічна характеристика.** Відмічається кореляція видів за типом рослин та життєвою формою (63 тп та 63 Гкф). За типом запилення види розділилися по родам практично рівномірно. Так *Alchemilla* і *Taraxacum* являються облігатними апоміктичними родами, а *Rosa*, *Hieracium*, *Pilosella* - факультативними апоміктами, що дає змогу висунути припущення, що вони знаходяться на різних етапах процесу видоутворення. Всі апомікти Чивчин розвиваються шляхом нерудукованого партогенезу.
3. **Екологічна характеристика.** Характерним є те, що незалежно від типу екосистем апомікти Чивчинських гір на 90 % за типом гігоморф, відношенням до трофності ґрунтів, відношен-

ням до хімізму субстрату, відношенням до інтенсивності освітлення між собою корелюють.

4. **Релікти** серед апоміктів Чивчин відсутні, що дає можливість зазначені роди вважати більш еволюційно продвинутими в порівнянні з тими родами де ця категорія рослин збереглася.

5. **Цитологічна характеристика.** Всі види апоміктів флори Чивчинських гір є поліплоїдами. Із 64 видів апоміктів плоідність на даний час встановлена для 27 видів, з яких 23 види - це одинарні поліплоїди, 3 види утворюють поліплоїдні ряди, і один вид утворює диплоїдно-поліплоїдний ряд.

Поліплоїдія, особливо на не кратних рівнях, як і гібридизація, часто збігається з тією чи іншою формою безстатевого розмноження - вегетативного, апоміктичного. Це явище характерне і для Чивчинських родів *Pilosella*, *Taraxacum*, *Hieracium* (родина Asteraceae); *Alchemilla*, *Rosa* (родина Rosaceae). Це в свою чергу свідчить про активні процеси видоутворення як результат реалізації адаптивних задач.

Список літератури.

1. Величко М.В. Флора Чивчинських гір (Українські Карпати): аналіз, соціологічна характеристика й охорона // Автореф. дис... канд. біол. наук. - Київ, 2006. - 19 с.
2. Величко М.В., Чорней І.І., Буджак В.В. Інвентаризаційний список судинних рослин Чивчинських гір (Українські Карпати) // Науковий вісник Чернівецького університету: Збірник наукових праць. Вип. 193: Біологія.-Чернівці: Рута, 2004. - С.152-161.
3. Волгин С.А., Сычак Н.Н. Манжетки (*Alchemilla* L., Rosaceae) Украинских Карпат. II. Секция *Alchemilla*, подсекция *Euvulgares* Camus (роды *Glabrae* Pawl. и *Subglabrae* Pawl.) // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. - 1989 б. - Т. 94, вып. 6. - С. 86-94.
4. Грант В. Видообразование у растений - Москва: Мир, 1984. - 528 с.
5. Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Геоботаничне районування України та суміжних територій // Укр. ботан. журн. - 2003. - 60, № 1. - С. 6-17.
6. Кордюм Е.Л. Эволюционная цитозембриология покрытосеменных растений // Киев: Наук. думка, 1978. - 219 с.
7. Кучинський П.О. Ґрунти // Природа Чернівецької області. - Львів: Вища школа, 1978. - С. 97-108.
8. Малышев Л. И. Основы флористического районирования // Бот. журн. - 1999. - 84, № 1. - С. 3-14.
9. Наумова Т.Н. Апомиксис и амфимиксис у цветковых растений // Цитология и генетика. - 2008. - Т. 42, №3. - С. 51-63.
10. Петров Д.Ф. Апомиксис в природе и опыте // Новосибирск: Наука. СО, 1988. - 244 с.
11. Петров Д.Ф. Генетические основы апомиксиса // Новосибирск: Наука. СО, 1979. - 277с.

12. Толмачев А.И. Введение в географию растений. - Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1974. - 244 с.
13. Хохлов С.С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. - Т. 1, Москва, 1967.
14. Цись П.М. Геоморфологія // Природа Українських Карпат. - Вид-во Львівського ун-ту, 1968. - С. 50-88.
15. Asker S.E., Jerling L. Apomixis in plants. - CRC Press, Boca Raton. 1992
16. Campbell, C. S. Apomixis, hybridization, and taxonomic complexity in eastern North American *Amelanchier* (Rosaceae). - Folia Geobot. Phytotax. - 1996. - 31: 345-354.
17. Doll R. Grundriss der Evolution der Gattung *Taraxacum* Zinn. // Feddes Repert, (1982) 93, 481-624
18. Koltunow A.M., Bicknell R.A., Chaudhury A.M. Apomixis: Molecular strategies for the generation of genetically identical seeds without fertilization // Plant Physiol. - 1995. - Vol. 108 - P. 1345-1352.
19. Tucker M.R., Araujo A-C.G., Paech N.A., Hecht V., Schmidt E.D.L., Rossell J.B, De Vries S.C., Koltunow A.M.G. Sexual and apomictic reproduction in *Hieracium* subgenus *Pilosella* are closely interrelated developmental pathways // Plant Cell - 2003 - Vol. 15 - P. 1524-1537.

APOMICTIC SPECIES IN THE FLORA OF CHYVCHYNSKI MOUNTAINS (UKRAINIAN CARPATHIANS)

M.V. Velichko

Apomictic reproduction was found in many families of flowering plants. Although significance of apomixes as a specific way of plant speciation was described, population dynamics and distribution of apomictic species in local flora still remains poorly explored. In the current article we present geographic, biological, ecological and cytological characteristics of apomictic species in Chyvchynski Mountains (Ukrainian Carpathians).

Key words: *apomixes, amphymixis, obligate apomicts, facultative apomicts, resexualisation, population.*

Одержано редколегією 19.09.2009 р.

ЕКОЛОГІЧНИЙ І БІОМОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗИ ФЛОРИ МІСТ ПОЛІСЬКОЇ ЧАСТИНИ РІВНЕНСЬКОЇ ОБЛАСТІ

С.В. Гуцман¹, В.О. Володимирець²

¹ Рівненський державний гуманітарний університет, 33000 м. Рівне, вул. С. Бандери 12, e-mail: gutsman@email.ua

² Національний університет водного господарства та природокористування, 33000 м. Рівне, вул. Соборна, 11.

Наведено результати аналізу спектру екологічних груп рослин урбанofлори поліської частини Рівненської області за відношенням до основних абіотичних факторів (водного режиму ґрунту, його багатства на поживні елементи, освітленості), а також представленості різних життєвих форм. Встановлено переважання серед екогруп мезофітів, мезотрофів і геліофітів, серед життєвих форм – гемікриптофітів і трав'янистих полікарпиків.

Ключові слова: урбанofлора, Волинське Полісся, гідроморфи, трофоморфи, геліоморфи, життєві форми.

Вступ. Процес урбанізації зумовлює значну модифікацію як кожного з екологічних факторів, так і середовища існування в цілому. При цьому відбувається накладання та взаємодія регіональних екологічних умов і умов, викликаних безпосередньо процесами та наслідками урбанізації. Якщо перші відображають специфіку того або іншого регіону, то другі несуть риси уніфікації через дію факторів, які притаманні майже виключно урбанізованим системам і менше залежать від зонально-кліматичних умов. У процесі формування та функціонування міст відбуваються зміни всіх компонентів середовища внаслідок чого урбанізовані території виявляються з екологічного погляду якісно новими та своєрідними. Зміна екологічних факторів міського середовища в свою чергу викликає структурну трансформацію флори й таким чином впливає на процеси флорогенезу. Зі збільшенням антропогенного пресингу більш глибокими стають зміни в структурі місцезростань і, як наслідок, більш відмінними в порівнянні з природною рослинністю виявляються комбінації видів. Це призводить до зростання гемеробії, оскільки зменшується ступінь організації, стабільність і тривалість життя угруповань [3, 14, 16].

Урбанізоване середовище в екологічному відношенні виявляється досить гетерогенним, що створює передумови для існування різних, за відношенням до інтенсивності дії факторів, видів рослин. Завдяки цьому характерною рисою урбанofлор у цілому є їх аномально високе флористичне багатство. Це положення підтверджене як зарубіжними, так і вітчизняними вченими. Одночасно значний антропогенний пресинг, обмеженість площі зростання як такої лімітують можливість існування багатьох, особливо стенотопних видів організмів.

Якісні особливості міського середовища та його відмінність від навколишніх регіональних умов визначаються розмірами та просторовою структурою самого міста. Для малих і середніх

міст вплив регіональних умов є більш відчутним. Тому для з'ясування особливостей флори міст важливе значення має аналіз відношення видів рослин до абіотичних екологічних умов, а при дослідженні урбанofлор конкретних міст екологічний аналіз їх видового складу є досить інформативним. Такий аналіз є також основою для розробки практичних заходів охорони раритетних видів рослин, які зустрічаються на території міст, особливо щодо встановлення лімітуючих факторів їх існування. Разом із тим він дозволяє виявити причини розповсюдження небажаних видів флори.

В останні десятиріччя українськими ботаніками приділяється багато уваги вивченню урбанofлор нашої країни. При цьому в багатьох випадках проводиться й екологічний аналіз досліджуваної флори. Так, у літературних джерелах наводяться дані про екологічні особливості урбанofлор для таких міст, як Херсон (І.І. Мойсієнко [6]), Миколаїв (Р.П. Мельник [5]), Кривий Ріг (Г.Н. Шоль [12]), Київська міська агломерація (О.Г. Яворська [13]). Проте ці дані стосуються великих міських населень, розташованих переважно в південних і південно-східних регіонах України. На території поліського регіону вивчення урбанofлор розпочалося відносно недавно. Так, на початку ХХІ ст. вивчення флори було проведено Л.М. Губарь [1] для ряду міст, розташованих у східній частині Малого Полісся.

Дослідження флори міст, розташованих у межах Волинського Полісся, в кінці ХІХ - на початку ХХ ст. проводили С. Маско, J. Ранес, И.К. Пачоский [8]. Деякі гербарні зразки С. Маско та J. Ранес, які зберігаються у фондах Рівненського та Волинського краєзнавчих музеїв, представляють флору з території міст, розташованих у досліджуваному регіоні – Костополя, Сарн, Ковеля. В 50-х рр. А.І. Барбарич, у 70-80-х рр. В.В. Протопопова, В.І. Мельник на території окремих міст Волинського Полісся проводили збір гербарію (гербарні зразки зберігаються у фондах КВ і

KWHA). Одночасно слід відмітити, що ґрунтовні дослідження флори на території міст Волинського Полісся не проводилось, до цього часу повні та систематизовані дані щодо видового складу рослин і їх екологічних особливостей відсутні.

Метою наших досліджень був аналіз спектру екологічних груп рослин за відношенням до основних абіотичних факторів середовища, а також представленість різних життєвих форм у флорі міст поліської частини Рівненської області.

Об'єкт і методи. Вивчення видового складу флори проводилось на території найбільших міст Рівненської області, що розташовані в межах Волинського Полісся – Дубровиці, Кузнецовська, Сарн, Березного та Костополя, під час польових досліджень упродовж 2000-2009 рр. Також був опрацьований гербарний матеріал із фондів Рівненського обласного краєзнавчого музею, кафедри агрохімії, ґрунтознавства та землеробства НУВГП (м. Рівне). Для визначення та екологічної характеристики видів рослин була використана інформація, що наведена в окремих літературних джерелах [2, 4, 7, 9, 11]. Біоморфологічний аналіз видів проведений за класифікацією біологічних типів С. Raunkier [15] та на основі еколого-морфологічної класифікації И.Г. Серебрякова [10]. Аналіз видового складу виконано виключно для територій в адміністративних межах досліджених міст без врахування прилеглої території. Всі зазначені вище міста, належать до категорії малих міст із промислово-аграрною спеціалізацією виробництва.

Результати та їх обговорення. При дослідженні флори міст було виявлено зростання на їх території 875 видів, які належать до 441 роду та 105 родин. В їх складі 574 види представлено аборигенною фракцією, решта – 301 вид належать до адвентивної фракції флори.

Для нормальної життєдіяльності рослин із абіотичних екологічних факторів досить важливу роль відіграють властивості субстрату їх зростання – ґрунтового покриву, а також освітленість, яка первинно визначає баланс сонячної радіації й терморегімі місцевості та істотно впливає на фізіологічні процеси рослинного організму. Тому для екологічного аналізу урбанofлори нами було обрано відношення видів до водного режиму ґрунту (спектр гідроморф), до багатства ґрунту на елементи мінерального живлення (спектр трофоморф; окремо були виділені нітрофіли), а також відношення до освітленості (спектр геліоморф). При віднесенні видів до тієї або іншої екологічної групи ми насамперед виходили з умов їх існування на території досліджуваних міст, особливо це стосується умов місцевості адвентивних видів.

Види спонтанної флори міст за відношенням до водного режиму ґрунту були розподілені на 9 екологічних груп (табл. 1). Як видно з приведених даних, в екологічному спектрі гідроморф виявлених видів найбільш чисельно представлені мезофіти, які об'єднують 333 види, що складає понад 38 % загального флористичного складу. Значно менше ксеромезофітів, які об'єднують 190 видів (їх частка складає 21,7 %). Третю позицію в спектрі гідроморф займають гідромезофіти (93 види або 10,6 %). Таким чином, понад 70 % всіх видів урбанofлори приурочено до середньозволожених або наближених до них місцевості. Такий розподіл видів за відношенням до водного режиму ґрунту відповідає переважаючим на території міст умовам, де основна площа, що зайнята рослинністю, характеризується помірним зволоженням. Одночасно слід зазначити, що в складі урбанofлори приблизно однаково представлені мезоксерофіти (їх частка складає 9,5 %) та гігрофіти (їх частка складає 8,8 %). Присутність гігрофітів і мезогігрофітів (їх частка складає 4,6 %) пояснюється наявністю невеликих за площею заболочених ділянок, які розміщуються переважно на околицях міст, тоді як мезоксерофіти й особливо ксерофіти (їх частка складає 2,4 %) приурочені передусім до підвищених форм рельєфу на піщаних і супіщаних ґрунтах. Найменш представленими виявились гідрофіти, що об'єднують лише 17 видів.

Порівняння між собою спектрів гідроморф аборигенної та адвентивної фракцій свідчить, що в обох фракціях першу та другу позицію займають відповідно мезофіти та ксеромезофіти. Однак серед аборигенних видів значно більше представлені гідромезофіти та гігрофіти, тоді як серед адвентивних видів перевагу мають мезоксерофіти. Особливо помітною є досить низька представленість серед заносних видів гідратофітів, гідрофітів, гігрофітів і мезогігрофітів.

Подібні результати розподілу гідроморф були отримані для урбанofлор східної частини Мало-го Полісся Л.М. Губарь, де також переважають мезофіти та ксеромезофіти, однак тут дещо більш представленими виявились гігрофіти [1].

Види урбанofлори за відношенням до багатства ґрунту на елементи мінерального живлення були розділені на чотири групи (табл. 1). З приведених даних видно, що найбільшу частку у спектрі трофоморф займають мезотрофи, що об'єднують 621 вид або 71 % загального видового складу. Друге місце займають евтрофи, що представлені 158 видами (їх частка складає 18,1 %). Серед евтрофів було виділено 49 видів, які належать до типових нітрофілів (їх частка складає 5,6 %). Найменш представленими виявились оліготрофи та семіоліготрофи (їх частка відпові-

дно складає 6,5 % та 4,4 %). Види цих двох груп в основному приурочені до псамофітних угруповань, що сформувались на бідних ґрунтах піщаного та супіщаного механічного складу. Проведений аналіз свідчить, що переважне число видів у флорі міст регіону приурочене до місцезростань із достатнім забезпеченням ґрунту поживними речовинами.

Таблиця 1.
Розподіл видів урбанofлори за основними екологічними групами

Основні екоморфи	Аборигенна фракція		Адвентивна фракція		Урбанofлора в цілому	
	Число видів	Частка видів, %	Число видів	Частка видів, %	Число видів	частка видів, %
Гідроморфи						
гідаатофіти	20	3,5	1	0,3	21	2,4
гідрофіти	16	2,8	1	0,3	17	1,9
гігрофіти	76	13,2	1	0,3	77	8,8
мезогігрофіти	38	6,6	2	0,6	40	4,6
гігромезофіти	85	14,8	8	2,7	93	10,6
мезофіти	179	31,2	154	51,2	333	38,1
ксеромезофіти	97	16,9	93	31,0	190	21,7
мезоксерофіти	48	8,4	35	11,6	83	9,5
ксерофіти	15	2,6	6	2,0	21	2,4
Всього	574	100	301	100	875	100
Трофоморфи						
оліготрофи	41	7,1	16	5,3	57	6,5
семіоліготрофи	24	4,2	15	5,0	39	4,4
мезотрофи	376	65,5	245	81,4	621	71,0
евтрофи,	133	23,2	25	8,3	158	18,1
в т.ч. нітрофіли	37	6,4	12	4,0	49	5,6
Всього	574	100	301	100	875	100
Геліоморфи						
сціофіти	32	5,6	1	0,3	33	3,8
геліосціофіти	70	12,2	26	8,6	96	11,0
сціогеліофіти	169	29,4	77	25,6	246	28,1
геліофіти	303	52,8	197	65,5	500	57,1
Всього	574	100	301	100	875	100

Порівняння між собою спектрів трофоморф аборигенної та адвентивної фракцій свідчить, що суттєвої відмінності між ними не існує. Хоча в адвентивній фракції частка мезотрофів є дещо більшою, тоді як частка евтрофів є дещо меншою, ніж в аборигенній фракції. Дещо більше оліготрофних видів виявилось серед аборигенної фракції.

Види флори досліджених міст за відношенням до освітленості були розподілені також на чотири групи (табл. 1). Як видно з приведених даних, найбільше у спектрі геліоморф представлені геліофіти, що об'єднують 500 видів або 57,1 %. Друге місце у спектрі займають сціогеліофіти, що об'єднують 246 видів або 28,1 %. Таким чином, геліофіти та сціогеліофіти в сумі складають понад 80 % всього видового складу урбанofлори. Таке переважання світлолюбних видів насаперед пояснюється значною площею відкритих ділянок, де зосереджується значне число видів рослин, особливо адвентивних. Одночасно

частка площі, зайнятої деревно-чагарниковими угрупованнями, у межах міст у середньому не перевищує 20 %. Найменше представлені геліосціофіти (їх частка складає 11,0 %) і особливо сціофіти (їх частка 3,8 %).

Порівнюючи між собою спектри геліоморф аборигенної та адвентивної фракції, бачимо, що вони досить подібні. Однак, для адвентивної фракції, порівняно з аборигенною (52,8 %), більшою є частка геліофітів (65,5 %), одночасно в складі адвентивної фракції менше представлені геліосціофіти (лише 8,6 %), а сціофіти тут майже відсутні (лише 1 вид). Така картина пов'язана передусім із тим, що переважна більшість неаборигенних видів є вихідцями з більш південних безлісних регіонів. Отримані дані повністю співпадають зі спектром геліоморф, які були отримані для урбанofлори східної частини Малеого Полісся [1], де також помітно переважають геліофіти та сціогеліофіти.

За класифікацією біологічних типів К. Раункієра у складі флори міст помітно переважають гемікриптофіти, що представлені 349 видами й частка яких становить майже 40 % (рис. 1). Другу позицію в спектрі займають терофіти, що об'єднують 200 видів (22,8 %). Приблизно однаково представлені геофіти та фанерофіти, частка яких відповідно становить 13,7 % і 13,4 % (120 і 117 видів). Найменше в урбанofлорі представлені гідрофіти з гелофітами та хамефіти (відповідно 3,9 % і 1,8 % або 34 і 16 видів).

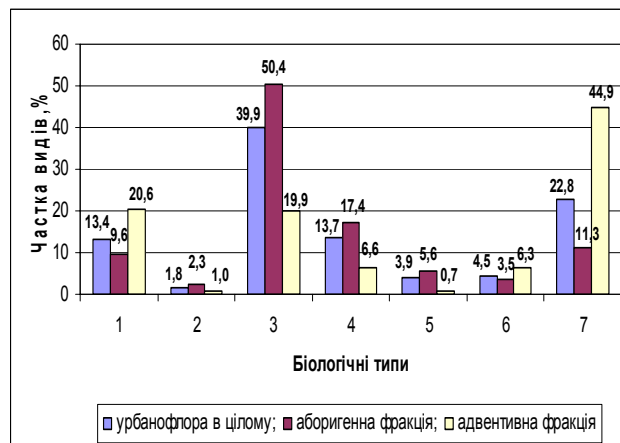


Рис. 1. Спектр біологічних типів урбанofлори за К. Раункієром: 1 – фанерофіти; 2 – хамефіти; 3 – гемікриптофіти; 4 – геофіти; 5 – гідрофіти та гелофіти; 6 – терофіти або гемікриптофіти; 7 – терофіти.

При порівнянні між собою аборигенної та адвентивної фракцій, спостерігаються певні відмінності у спектрі екобіоморф. Так, в аборигенній фракції гемікриптофіти становлять більш як 50 % всього видового складу цієї фракції, що є типовим для природної флори Українського По-

лісся. Другу позицію займають геофіти. Лише третє місце належить терофітам, число яких небагато перевищує число фанерофітів, які займають у спектрі четверту позицію. В складі адвентивної фракції перше місце належить терофітам, частка яких у ній становить майже 45 %. Слід зазначити, що значна представленість терофітів є характерною ознакою адвентивних флор у цілому. Другу позицію тут займають фанерофіти, що об'єднують 62 види (20,6 %). Таке помітне переважання фанерофітів серед заносних видів у флорі міст досягається за рахунок здичавілих дерев'янистих інтродуцентів. На третьому місці в адвентивній фракції знаходяться гемікриптофіти (19,9 %). Лише декількома видами в цій фракції представлені гідрофіти та хамефіти.

Аналіз спектру життєвих форм видів урбанofлори міст за класифікацією І.Г. Серебрякова [10] свідчить, що в ньому помітно переважають трав'янисті рослини, які представлені 738 видами (84,3 %). Дерев'янисті рослини представлені 128 видами (14,6 %), переважно чагарниками (69 видів) і деревами (54 види). Найменше число видів (9) об'єднують напівдерев'янисті рослини. Серед трав'янистих рослин найбільше представлені трав'янисті полікарпіки (453 види або 51,8 %), в складі яких переважають довго- та короткокореневищні форми. Майже третина видового складу урбанofлори (285 видів або 32,6 %) припадає на монокарпіки, серед яких найбільше представлені однорічники (200 видів або 22,6 %). Особливо високою є частка однорічників (біля 45 %) серед видів адвентивної фракції урбанofлори. Також більш як п'ята частина в цій фракції припадає на фанерофіти.

Висновки. Проведені дослідження та їх аналіз свідчать, що серед екологічних груп видів флори міст Волинського Полісся переважають мезофіти, мезотрофи та геліофіти. В спектрі життєвих форм провідна роль належить гемікриптофітам (за класифікацією К. Раункієра) та трав'янистим полікарпікам (за класифікацією І.Г. Серебрякова). Досить високою є частка терофітів (однорічників) у складі адвентивної фракції флори.

Список літератури

1. Губарь Л.М. Урбанofлора східної частини Мало-го Полісся (на прикладі Острога, Нетішина, Славути та Шепетівки): Дис. ... канд. біол. наук. – К., 2006. – 305 с.
2. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. – К.: Наук. думка, 1994. – 280 с.
3. Экология города: Учебник для студентов вузов / Под ред. Ф.В. Стольберга. – К.: Либра, 2000. – 462 с.
4. Екофлора України / Відпов. ред. Я.П. Дідух. – Т. I-III, V. – К.: Фітосоціоцентр, 2000, 2002, 2004, 2007.
5. Мельник Р.П. Урбанofлора Миколаєва: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Ялта, 2001. – 19 с.
6. Мойсієнко І.І. Урбанofлора Херсона: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Ялта, 1999. – 19 с.
7. Определитель высших растений Украины. – К.: Наук. думка, 1987. – 548 с.
8. Пачоский И.К. Флора Полесья и прилежащих местностей // Труды С.-Петербургского о-ва естествоиспытателей. – 1897. – Т. 27. – Вып. 2. – 103 с.; 1899. – Т. 29. – Вып. 3. – 113 с.; 1900. – Т. 30. – Вып. 3. – 259 с.
9. Протопопова В.В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. – К.: Наук. думка, 1991. – 204 с.
10. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Выс. шк., 1962. – 378 с.
11. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических факторов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 198 с.
12. Шоль Г.М. Флора Кривого Рогу: сучасний стан та соціологічні аспекти // Вісник Львів. ун-ту. Серія біол. – 2004. – Вип. 36. – С. 63-69.
13. Яворська О.Г. Адвентивна фракція синантропної флори Київської міської агломерації: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – К., 2002. – 20 с.
14. Jurko A. Vegetationsökologische Unterschiede zwischen naturnähen und naturfremden Waldgesellschaften der kleinen Karpaten // Acta bot. slov. Acad. Sci. Slovaca. – Ser. A, 1984. – S. 97-106.
15. Raunkier C. The life forms of plants and statistical plant geography. – Oxford: Clarendon Press., 1934. – 632 p.
16. Sukopp H. Zum Zeigerwert von Ruderalflora und Vegetation in Grossstädten // Acta bot. slov. Acad. Sci. Slovaca. – Ser. A, 1978. – S. 491-503.

ECOLOGICAL AND BIOMORPHOLOGICAL ANALYSES OF THE FLORA OF CITIES POLISKY PART RIVNE REGION

S.V. Hutsman, V.O. Volodymyrets'

The results of analysis of spectrum of ecological groups of plants of urban flora of Polissyan part of the Rivne region are resulted after attitude toward basic abiotic factors (water mode of soil, his riches on nourishing elements, luminosity), and also presences different vital forms. Predominance is set among ecological groups mesophytes, mesotrophs and heliophytes, among vital forms – hemikryptophytes and grassy polycarpics.

Key words: urban flora, Volyn Polissya, hygromorphs, trophomorphs, heliomorphs, vital forms.

Одержано редколегією 19.04.2010 р.

АНАЛІЗ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ З УЧАСТЮ ВИДІВ CAMPANULA L. В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

С.М. Зиман, Н.Г. Дремлюга, О.В. Булах

Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, МСП-1, м. Київ,
01601; +38 (044) 235 03 74; e-mail: syst@botany.kiev.ua

Проаналізована участь 9 видів роду *Campanula* L. (*C. abietina* Griseb. & Schenk, *C. alpina* Jacq., *C. cervicaria* L., *C. glomerata* L., *C. kladniana* (Schur) Witasek, *C. persicifolia* L., *C. subcapitata* M. Popov, *C. rotundifolia* L., *C. trachelium* L.) в 24 асоціаціях гірської флори Українських Карпат на підставі власних досліджень та з урахуванням даних, опублікованих К.А. Малиновським та В.В. Крічфалушієм (2002), згідно з флористичною класифікацією Браун-Бланке. Ми звернули особливу увагу на участь в цих асоціаціях рідкісних видів та поширення й стан цих асоціацій в Карпатах.

Ключові слова: види роду *Campanula*, рідкісні види, 24 асоціації в Українських Карпатах

Вступ. Дана стаття є складовою частиною багаторічних досліджень С.М. Зиман і О.В. Булах високогірної флори і рослинності Українських Карпат, але також важливою складовою досліджень Н.Г. Дремлюгою видів роду *Campanula* на території Українських Карпат та України в цілому. Наявність сучасної монографії по високогірній рослинності Українських Карпат (Малиновський, Крічфалушій, 2002) була підставою для розгляду видів роду у складі 24 асоціацій, описаних згідно з флористичною класифікацією Браун-Бланке.

Об'єкти і методи дослідження. Об'єкти дослідження – високогірні угруповання у складі рослинності Українських Карпат (гірські масиви Чорногора, Свидовець, Мармарош та Горгани) з участю видів *Campanula*. Ми включили наші геоботанічні описи (понад 100), зроблені на протязі останніх 20 років, до складу асоціацій, описаних К.А. Малиновським (1980), й К.А. Малиновським і В.В. Крічфалушієм (2000, 2002) та їх попередниками (Domin, 1933; Krajina, 1933; Walas, 1933; Pawlowski, Walas, 1949; Puscaru et al., 1956; Jenik, 1961; Oberdorfer, 1977; Coldea, 1984 та ін.), та проаналізували їх наповненість видами судинних рослин, у тому числі видами *Campanula* й рідкісними видами (Чопик, 1976, Крічфалушій та ін., 1999; Малиновський та ін., 2002; Червона книга України, 2009).

Результати та їх обговорення. Розглянуто участь чотирьох карпатських гірсько-лучних чи петрофітних видів роду (*C. abietina* Griseb. & Schenk, *C. alpina* Jacq., *C. kladniana* (Schur) Witasek, *C. subcapitata* M. Popov) та п'яти рівнинно-гірських видів (*C. cervicaria* L., *C. glomerata* L., *C. persicifolia* L., *C. rotundifolia* L., *C. trachelium* L.), які зустрічаються в угрупованнях гірської флори Українських Карпат. Показана, підтверджена чи деталізована участь вищезазначених видів *Campanula* в 24 карпатських асо-

ціаціях, опублікованих К.А. Малиновським та В.В. Крічфалушієм (2002). Для цих асоціацій наведені узагальнені стислі характеристики, з наголосом на видах *Campanula*. В зведеній таблиці подано список рідкісних видів, які супроводжують види *Campanula* у згаданих асоціаціях.

1. **Acc. *Thymo-Festucetum amethystinae*** Kriesfalussy et Malynovski 2000

Ендемічні угруповання, які займають невеликі площі у високогір'ї, переважно на кам'янистих схилах Свидовця, Чорногори та Чивчино-Гринявських гір на висоті 1700-2000 м. Ми досліджували ці угруповання на Драгобраті та на «коминах» Близниці, також на Петросі, Говерлі, Ребрах і Туркулі. *Campanula abietina*, *C. alpina*, *A. kladniana* та *C. subcapitata* мають тут першу чи другу категорії постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, становить понад 50, й з них 26 видів рідкісні.

2. **Acc. *Festucetum pictae*** Krajina 1933

Ендемічні угруповання, які займають невеликі площі на Свидовці, Чорногорі та Мармароші на висоті 1650-1900 м. Ми досліджували ці угруповання на Драгобраті, «коминах» Близниці, також на Петросі й Говерлі. *Campanula abietina*, *C. cervicaria* та *kladniana* мають в них першу чи другу категорії постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, містить близько 35, з них 11 рідкісних видів.

3. **Acc. *Saxifrago-Festucetum versicoloris*** Wal. 1933

Реліктові угруповання, які займають невеликі площі на Свидовці та Чорногорі на висоті 1650-1800 м. Ми досліджували ці угруповання на Драгобраті та «коминах» Близниці, також на Петросі. *Campanula abietina*, *C. alpina*, *C. kladniana* мають в них першу чи другу категорію постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, становить близько 30, з них 8 рідкісних видів.

Таблиця 1

Участь видів *Campanula* та рідкісних видів судинних рослин у 24 асоціаціях Українських Карпат

Види	Асоціації																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Achillea schurii</i> Sch.Bip.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Acinos alpinus</i> (L.) Moench	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aconitum hosteanum</i> Schur	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anemone narcissiflora</i> L.	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Antennaria carpatica</i> (Wahlenb.) Bluff & Fingerh	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anthyllis alpestris</i> (Kit. ex Schult.) Rchb.	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aquilegia nigricans</i> Baumg.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Asplenium ruta-muraria</i> L.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aster alpinus</i> L.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Astragalus krajinae</i> Domin	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Biscutella laevigata</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bupleurum longifolium</i> L.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Campanula abietina</i> Griseb. & Schenk	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
<i>C. alpina</i> Jacq	+	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>C. cervicaria</i> L.	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. glomerata</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>C. kladniana</i> (Schur) Witasek	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	+	+	+	+
<i>C.persicifolia</i> L.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. rotundifolia</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. subcapitata</i> M.Pop.	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. trachelium</i> L.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carduus kernerii</i> Simonk.	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carex rupestris</i> All.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Centaurea kotschyana</i> Heuff.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cerastium lanatum</i> Lam.	+	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Coeloglossum alpinum</i> Schur	+	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cystopteris alpina</i> (Lam.) Desv.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dianthus tenuifolius</i> Schur	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diphasiastrum alpinum</i> (L.) Holub	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Doronicum clusii</i> (All.) Tausch	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Draba aizoides</i> L.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dryas octopetala</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Festuca carpatica</i> F.G.Dietr.	+	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. saxatilis</i> Schur	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. versicolor</i> Tausch	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gentiana acaulis</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>G. laciniata</i> Kit. ex Kanitz	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>G. punctata</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Hellianthemum grandiflorum</i> (Scop. DC.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. Ex Schrank & C.Mart.	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>Leucanthemum raciborskii</i> M.Pop. & Chrshan.	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Linum extraaxillare</i> Kit.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Minuartia verna</i> (L.) Hiern	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Narcissus angustifolius</i> Curtis	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phyteuma confusum</i> A.Kern.	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ph. wagneri</i> A.Kern.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Primula halleri</i> J.F.Gmel.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. minima</i> L.	+	+	-	-	+	-	-	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Pulsatilla scherfelii</i> (Ullep.) Skalicky	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Ranunculus thora</i> L.	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhodiola rosea</i> L.	+	+	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhododendron myrtifolium</i> Schott & Kotschy	+	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>Salix herbacea</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scabiosa opaca</i> Klokov	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) C.Mart.	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trisetum alpestre</i> (Host) P.Beauv.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trollius transsilvanicus</i> Schur	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Veronica aphylla</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-

4. *Acc. Festucetum saxatilis* Domin 1933

Дуже рідкісні угруповання, які займають невеликі площі у високогір'ї Чивчино-Гринявських гір на висоті 1300-1500 м, в яких *Campanula glomerata*, *C. persicifolia*, *C. trachelium* мають першу категорію постійності. Асоціація та її флористичний склад відомі нам лише з літератури (Малиновський, Крічфалушій, 2002). Список видів, присутніх в даній асоціації, становить понад 30, з них 14 рідкісних видів.

5. *Acc. Cetrario-Festucetum airoidis* Jenik 1961

Досить поширені в Українських Карпатах високогірні угруповання, які займають на багатьох вершинах значні площі на висоті 1500-2000 м. Ми досліджували ці угруповання на Чорногорі (Петрос), Свидовці (Близниця) та Негровці (Горгани). *Campanula alpina* має тут другу категорію постійності, інші види роду відсутні. Список видів, присутніх в даній асоціації, охоплює близько 30, з них 2 рідкісних види.

6. *Acc. Senecio carpaticus- Seslerietum bielzii* Kricsfalussy et Malynovski 2000.

Ендемічна для Українських Карпат високогірна асоціація, угруповання якої зрідка трапляються поблизу вершин чи на вершинах на невеликих площах на висоті 1800-2000 м. Відома з Чорногори й Свидовця, де ми вивчали її угруповання на Петросі, Ребрах та Близниці. *Campanula alpina* й *C. kladniana* мають тут четверту— п'яту категорію постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, охоплює понад 30, з них 8 рідкісних видів.

7. *Acc. Hyperico alpigeni-Calamagrostietum villosae* Pawl. et Wal. 1949

Досить поширені у високогір'ї Українських Карпат ендемічні угруповання на висоті 1550-1950 м. Ми досліджували ці угруповання на Чорногорі (Брескул, Туркул, Говерла) та Свидовці (Драгобрат, Близниця). *Campanula abietina*, *C. alpina*, *C. cervicaria*, *C. kladniana*, *C. rotundifolia* мають тут 1-3 категорії постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, складає близько 40, з них 9 рідкісних видів.

8. *Acc. Poo-Deschampsietum* Pawl. et Wal. 1949

Рідкісні високогірні угруповання Українських Карпат на висоті 1400-1700 м, відомі з Чорногори та Свидовця. Ми досліджували ці угруповання на Свидовці (Близниця, Геришаска). *Campanula abietina*, *C. cervicaria*, *C. rotundifolia* мають в них першу- третю категорії постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, становить близько 40, з них 5 рідкісних видів.

9. *Acc. Caricetum sempervirentis* (Domin 1933) Puscariu et al. 1956

Поширені в Українських Карпатах високогірні угруповання, які займають поблизу вершин

значні площі на висоті 1600-2000 м. Ми досліджували цю асоціацію на Чорногорі (Петрос, Говерла, Туркул) та Свидовці (Близниця, Драгобрат). *Campanula alpina* й *C. kladniana* мають в них третю- четверту категорію постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, становить 35, з них 11 рідкісних видів.

10. *Acc. Primulo-Caricetum curvulae* Br.-Bl. 1926 em Oberd. 1977

Рідкісні для Східних Карпат угруповання, які займають невеликі площі у високогір'ї Чорногори та Мармароського масиву на висоті 1700-2000 м. Ми досліджували ці угруповання на Говерлі, Туркулі, Ребрах та Попі Івані Мармароському. *Campanula alpina* має тут п'яту категорію, *C. kladniana* – другу категорію постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, охоплює близько 30, з них 10 рідкісних видів.

11. *Acc. Cetrario-Juncetum trifidi* Malinovski et Kricsfalussy 2000

Характерні для Українських Карпат угруповання, які займають поблизу частини вершин значні площі на висоті 1700-1900 м. Ми досліджували ці угруповання на Чорногорі (Брескул, Туркул, Петрос) та Свидовці (Драгобрат, Близниця). *Campanula alpina* має тут четверту категорію, *C. kladniana* – першу категорію постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, становить понад 30, з них 7 рідкісних видів.

12. *Acc. Cystopteridetum fragilis* Oberd. 1938

Рідкісні угруповання, які займають у високогір'ї невеликі ділянки на крутих кам'янистих чи скелястих схилах на висоті 1500-1800 м. Угруповання відомі з Чорногори, Свидовця, Горгани та Чивчино-Гринявських гір. Ми вивчали їх локалітети на Чорногорі (Петрос), Свидовці (Драгобрат, Близниця) та Горганах (Негровець). *Campanula abietina*, *C. alpina*, *C. kladniana*, *C. subcapitata* мають тут першу категорію постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, охоплює близько 50, з них 28 рідкісних видів.

13. *Acc. Achilleo-schurii-Dryadetum* (Beldie) Coldea 1984

Ендемічні для Східних і Південних Карпат угруповання, які є рідкісними в Українських Карпатах і займають невеликі площі у високогір'ї Свидовця та Чорногори на висоті 1750-1980 м. Ми досліджували ці угруповання на Свидовці (Драгобрат та Близниця). *Campanula alpina* має в них третю категорію, *C. kladniana* – першу категорію постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, містить 40, з них 25 рідкісних видів.

14. *Acc. Salicetum herbaceae* Br.-Bl. 1931

Реліктові угруповання, рідкісні в Українських Карпатах, які зрідка трапляються у вигляді невели-

ликих ділянок на Чорногорі та Свидовці на висоті 1750-1980 м. Ми досліджували ці угруповання на Чорногорі (Ребра, Шпиці) та Свидовці (Близниця). *Campanula alpina* й *C. kladniana* мають в них другу-третю категорію постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, охоплює 25, з них 6 рідкісних видів.

15. **Acc. *Rhododendretum myrtifolii*** (Puscaru et al. 1956) Kricsfalussy et Malynovski 2000

Ендемічна для Східних Карпат асоціація, відома з Чорногори, Свидовця та Мармарошу на висоті 1800-2000 м. Ми вивчали ці угруповання на Чорногорі (Брескул, Петрос, Туркул) та Попі Івані Мармароському. *Campanula abietina* має тут 3 категорію, *C. alpina*, *C. kladniana* – першу чи другу категорію постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, охоплює близько 40, з них 12 рідкісних видів.

16. **Acc. *Salici-Alnetum viridis*** Kolic et al. 1962

Дуже поширені у високогір'ї Українських Карпат ендемічні чагарникові угруповання на висоті 1300-1700 м. Ми вивчали ці угруповання на Чорногорі (Брескул, Туркул), Свидовці (Драгобрат, Близниця) та Горганах (Негровець). *Campanula abietina* має 3 категорію, *C. rotundifolia* – першу категорію постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, охоплює близько 50, з них 4 рідкісні види.

17. **Acc. *Phleo alpini-Deschampsietum caespitosae*** (Krajina 1933) Coldea 1984

Ендемічні високогірні угруповання Українських Карпат на висоті 1300-1800 м. Ми досліджували ці угруповання на Чорногорі (Пожижевська) та Свидовці (Близниця). *Campanula abietina*, *C. cervicaria*, *C. rotundifolia* мають в них першу- третю категорії постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, охоплює більше 40, з них 5 рідкісних видів.

18. **Acc. *Soldanello-Nardetum*** Kricsfalussy et Malynovski 2000

Поширені в Українських Карпатах угруповання, які займають у високогір'ї значні площі на висоті 1200-1500 м. Ми досліджували ці угруповання на Чорногорі (Брескул, Туркул) та Свидовці (Драгобрат, Близниця). *Campanula abietina* й *C. glomerata* мають першу категорію постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, охоплює близько 30, рідкісні види відсутні.

19. **Acc. *Festucetum rubrae*** Puscaru et al. 1956

Поширені в Українських Карпатах угруповання, переважно у лісовому поясі, але також вздовж верхньої межі лісу, на висоті 1000-1400 м, в яких *C. abietina*, *C. cervicaria*, *C. glomerata* мають першу чи другу категорію постійності. Ми досліджували ці угруповання на Чорногорі (Говерла, Брескул, Туркул) та Свидовці (Драгоб-

рат, Близниця). Список видів, присутніх в даній асоціації, охоплює близько 40 видів, рідкісні види відсутні.

20. **Acc. *Ranunculo platanifolii-Adenostyletum alliariae*** Krajina 1933

Високотравні угруповання вздовж потоків серед скель на крутих схилах на висоті 1000-1800 м. Ми вивчали ці угруповання на Чорногорі (Брескул, Туркул), Свидовці (Драгобрат, Близниця) та Попі Івані Мармароському. *Campanula abietina* має 4 категорію постійності, інші види роду відсутні. Список видів, присутніх в даній асоціації, охоплює близько 25, рідкісні види відсутні.

21. **Acc. *Vaccinietum myrtilli*** Szafer, Pawl. et Kulcz. 1927

Угруповання розташовані у верхньому лісовому й частково субальпійському поясі, на висоті 1300-1600 м, й дуже поширені в Українських Карпатах. Ми вивчали ці угруповання на Чорногорі (Брескул, Туркул), Свидовці (Драгобрат) та Чивчинах (Негровець). *Campanula abietina*, *C. alpina*, *C. glomerata* й *C. rotundifolia* мають першу чи другу категорію постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, охоплює близько 30, з них 1 рідкісний вид.

22. **Acc. *Empetro-Vaccinietum gaultherioides*** Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

Угруповання розташовані у високогір'ї Українських Карпат, на висоті 1550-1900 м, описані з Чорногори. Асоціація та її флористичний склад відомі нам лише з літератури (Малиновський, Крічфалушій, 2002). *Campanula alpina* й *C. kladniana* мають тут третю чи четверту категорії постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, становить понад 30, з них 7 рідкісних видів.

23. **Acc. *Loiseleurio-Cetrarietum*** Br.-Bl. et al. 1939

Реліктові угруповання, дуже рідкісні у високогір'ї Українських Карпат (на висоті 1750-2000 м), описані з декількох вершин Чорногори. Асоціація та її флористичний склад відомі нам лише з літератури (Малиновський, Крічфалушій, 2002). *Campanula alpina* й *C. kladniana* мають тут четверту чи п'яту категорії постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, становить близько 20, з них 7 рідкісних видів.

24. **Acc. *Juniperetum nanae*** Br.-Bl. et al. 1939

Дуже поширені у високогір'ї Українських Карпат чагарникові угруповання (на висоті 1100-1900 м). Ми вивчали ці угруповання на Чорногорі (Брескул, Туркул, Петрос) та Свидовці (Драгобрат). *Campanula abietina* й *C. rotundifolia* мають тут другу категорію постійності. Список видів, присутніх в даній асоціації, охоплює близько 30, з них 3 рідкісні види.

Аналіз видового складу 24 асоціацій показав, що найбільш поширеним в них видом *Campanula* є високогірна *C. alpina*, яка приймає участь у 14 асоціаціях й приурочена до висот 1600-2000 м над рівнем моря. Вона зростає в угрупованнях переважно разом з *C. kladniana* (відмічені разом у 13 асоціаціях), і тільки в одній асоціації є єдиним видом даного роду. Друге місце в досліджених асоціаціях займає *C. kladniana*, яка теж є виключно високогірним видом. Третій високогірний вид *C. subcapitata* є дуже рідкісним й був відмічений нами лише у двох асоціаціях, разом з вищезгаданими *C. alpina* й *C. kladniana*. Дуже цікаві еколого-фітоценотичні особливості у *C. abietina*, яка приймає участь у 13 асоціаціях й має найширшу екологічну амплітуду, зростаючи на висотах від 1000 до 1800 м н. р. м. Разом з нею відмічені як вищерозглянуті високогірні види роду, так і види, що зростають у низькогір'ї та на рівнині поза межами Карпат (*C. cervicaria*, *C. persicifolia*, *C. rotundifolia*, *C. trachelium*). Слід окремо відзначити *C. glomerata*, яка зрідка зустрічається на висотах 1000-1300 м, а на більших висотах заміщується *C. subcapitata*. Слід ще зазначити, що в переважній більшості досліджуваних асоціацій види роду *Campanula* мають лише першу чи другу групу постійності, тобто зустрічаються у невеликій кількості угруповань, у тому числі не є ні діагностичними, ні навіть характерними для асоціацій видами. Проте в асоціаціях ***Senecio carpathicus-Seslerietum bielzii***, ***Caricetum sempervirentis***, ***Empetro-Vaccinietum gaultherioides*** й ***Loiseleurio-Cetrarietum*** *C. alpina* й *C. kladniana* мають від третьої до п'ятої групи постійності, а в асоціаціях ***Primulo-Caricetum curvulae*** й ***Cetrario-Juncetum trifidi*** високу постійність має лише *C. alpina*.

Наступна складова частина нашого аналізу – зростання видів *Campanula* разом з рідкісними видами судинних рослин. Загальний список рідкісних видів у розглянутих 24 асоціаціях становить близько 50, тобто охоплює майже половину рідкісних видів високогірної флори Карпат. Частина рідкісних видів (*Huperzia selago* (L.) Bernh. Ex Schrank & C.Mart., *Phyteuma confusum*, *Primula minima* L., *Pulsatilla scherfelii* (Uleap.) Skalicky, *Rhodiola rosea* L., *Rhododendron myrtifolium* Schott & Kotschy) зростає тут у 8-12 досліджених асоціаціях, але більшість видів (*Achillea schurii* Sch.Bip., *Acinos alpinus* (L.) Moench, *Aconitum hosteanum* Schur, *Antennaria carpatica* (Wahlenb.) Bluff & Fingerh., *Anthyllis alpestris* (Kit. ex Schult.) Rechb., *Aster alpinus* L., *Astragalus krajinae* Domin, *Biscutella laevigata* L., *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Bupleurum longifolium* L., *Carex rupestris* All., *Cystopteris alpina* (Lam.) Desv., *Draba aizoides* L.,

Dryas octopetala L., *Festuca saxatilis* Schur, *Gentiana acaulis* L., *Minuartia verna* (L.) Hiern, *Narcissus angustifolius* Curtis, *Phyteuma wagneri* A.Kern., *Primula halleri* J.F.Gmel., *Ranunculus thora* L., *Salix herbacea* L., *Selaginella selaginoides* (L.) C.Mart., *Veronica aphylla* L. та ін.) наявні лише у 1-4 асоціаціях, й близько 15 з них належать (за Малиновським та ін., 2002), до критично загрожуваних видів.

Ще один цікавий феномен – зростання рідкісних видів у конкретних асоціаціях поруч з видами *Campanula*. У більшості з них наявні 5-8 рідкісних видів, у декількох – 8-11, у трьох асоціаціях (***Soldanello-Nardetum***, ***Festucetum rubrae***, ***Ranunculo platanifolii-Adenostyletum alliariae***) вони відсутні, проте у двох з них (ендемична асоціація ***Thymo-Festucetum amethystinae*** та рідкісна асоціація ***Cystopteridetum fragilis***, обидві петрофітні) відмічена наявність 26 та 28 рідкісних видів.

Останній феномен – переважання серед розглянутих асоціацій рідкісних (*Festucetum saxatilis*, *Poo-Deschampsietum*, *Cystopteridetum fragilis*, *Primulo-Caricetum curvulae*, *Empetro-Vaccinietum*), ендемічних (*Thymo-Festucetum amethystinae*, *Festucetum pictae*, *Senecio carpathicus-Seslerietum bielzii*, *Achilleo schurii-Dryadetum*, *Rhododendretum myrtifolii*, *Phleo alpini-Deschampsietum caespitosae*) та реліктових (*Saxifrago-Festucetum versicoloris*, *Salicetum herbaceae*, *Loiseleurio-Cetrarietum*) угруповань.

Висновки. Найбільш поширеними у високогірних асоціаціях Українських Карпат є більш чи менш звичайний альпійсько-карпатський вид *C. alpina* й рідкісний карпатсько-судетський вид *C. kladniana*, у той час як третій високогірний вид, ендемічний для Українських Карпат, *C. subcapitata*, відмічений лише у двох асоціаціях і є дуже рідкісним. Цей вид є високогірним вікаріантом *C. glomerata*, який зрідка зустрічається на висотах 1000-1300 м.

У більшості асоціацій види *Campanula* мають низьку постійність й не є діагностичними чи принаймні характерними видами. Серед асоціацій з участю видів *Campanula* переважають ендемічні (6), рідкісні (5) та реліктові (3), із помітною участю (близько 50) рідкісних видів.

Список літератури

1. Крічфалушій В.В., Будніков Г.Б., Мигаль А.В. Червоний список Закарпаття. Види рослин та рослинні угруповання, що знаходяться під загрозою зникнення. – Ужгород: Університет, 1999. – 192 с.
2. Малиновський К.А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. – Київ: Наук. Думка, 1980. – 280 с.
3. Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. Високогі-

- рна рослинність – Київ: Фітосоціоцентр, 2000. – 232 с.
4. Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. Ужгород, 2002. – 243 с.
 5. Малиновський К.А., Царик Й.В., Кияк В.Г., Нестерук В.І. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. – Львів: Ліґа-Прес, 2002. – 76 с.
 6. Червона книга України. Рослинний світ. – Київ: Глобалконсалтинг, 2009. – 912 с.
 7. Чопик В.І. Високогірна флора Українських Карпат – Київ: Наук. думка, 1976. – 270 с.
 8. Coldea Gh. L'étude des pâtures, basophiles sousalpines des Monts Rodnei (Les Carpathes Orientales) // Contrib. Botan. (Cluj-Napoca). – 1984: 137-154.
 9. Domin K. Die vegetationsverhältnisse des Bucegi in den rumänischen Südkarpaten // Veröff. Geobot. Inst. Rübel (Zürich) – 1933. – 10: 1-48.
 10. Jenik J. Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžniku a Hrubého Jeseníku. – Praha: ČSAV, 1961. – 186 s.
 11. Krajina V. Die Pflanzengesellschaften des Mlynica-Tales in den Vysoké Tatry (Hohe Tatra) I, II // Beih. Bot. Centralbl. (Dresden). – 1933. – Bd. 50: 774-957.
 12. Oberdorfer E. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. – 1977. - Jena: Fischer. – 1: 1 – 311 s.
 13. Pawłowski B., Walas J. Les associations des plantes vasculaires des Monts de Czywczyn // Bull. Int. Acad. Pol. B. – 1949. – 1: 1-181.
 14. Puşcaru D., Puşcaru-Soroceanu E., Păuca A. et al. Pășunile alpine din Munții Bucegi. – București: Acad. Rom., 1956. – 511 s.
 15. Walas J. Roślinność Babiej góry. – Warszawa: Państw. Rada Ochr. Przyrody, 1933. – 68 s.

ANALYSIS OF THE PLANT COMMUNITIES WITH PARTICIPATION OF CAMPANULA L. SPECIES IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

S.M. Ziman, N.G. Dremluga, O.V. Bulakh

The participation of 9 species of Campanula L. (C. abietina Griseb. & Schenk, C. alpina Jacq., C. cervicaria L., C. glomerata L., C. kladniana (Schur) Witasek, C. persicifolia L., C. subcapitata M.Popov, C. rotundifolia L., C. trachelium L.) within 24 associations of the mountain flora of the Ukrainian Carpathians was analyzed on the base of the own field data and the data published by Malynovsky and Kriczfalusy (2002). We paid the peculiar attention to participation in these associations of the rare species and also to the distribution and state of the associations in the Carpathians.

Key words: species of genus *Campanula*, rare species, 24 associations of the mountain flora of the Ukrainian Carpathians

Одержано редколегією 26.01.2010 р.

ВІКОВА ТА ПРОСТОРОВА СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ *Fritillaria montana* NORRE У ПРУТ-ДНІСТРОВСЬКОМУ МЕЖИРІЧЧІ

М.А. Каземірська, І.І. Чорней

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича

Стаття присвячена результатам дослідження структури популяцій *Fritillaria montana* Norre у Прут-Дністровському межириччі. Досліджено щільність популяцій *F. montana*, просторове розміщення особин та віковий склад.

Ключові слова: *Fritillaria montana* Норре, популяція, щільність, віковий спектр, просторова структура

Вивчення структури популяції рідкісних рослин є одним з важливих напрямків моніторингових досліджень, які включають сукупність ознак і властивостей, характерних для досліджуваної популяції в певних ґрунтово-кліматичних і ценотичних умовах [2].

Популяційний аналіз рослин природної флори, які потребують охорони, шляхом визначення їх вікового складу і чисельності популяції, дозволяє оцінити стійкість видів до антропогенного навантаження, реальну ступінь загрози існуванню тих чи інших популяцій і перспективи їх розвитку в майбутньому [2; 19]. Адже, як відомо, щільність та вікова структура популяцій рідкісних видів є найбільш чутливим індикатором їх теперішнього стану і перспектив розвитку. Дані про характер вікових спектрів популяцій можуть слугувати основою для розробки науково обґрунтованого режиму їх охорони, а у випадку необхідності забезпечити керування демографічними процесами з метою стабілізації чи відновлення популяцій, чисельність яких скорочується [10; 11].

Одним з рідкісних видів флори України є – *Fritillaria montana* Норре – цибулинний ефемероїдний геофіт, високодекоративна ранньовесняна рослина.

Це – зникаючий південно-європейсько-балканський вид, загальний ареал якого охоплює Центральну та Південну Європу [1]. На території України *F. montana* знаходиться на північно-східній межі ареалу і відома з Хмельницької, Чернівецької та Одеської областей. Вид, занесений до другого і третього видань "Червоної книги України" [23; 24], в Додаток I до "Бернської конвенції" [1; 9].

На підставі опрацювання літературних матеріалів, фондів Гербаріїв Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KH), Інституту Екології Карпат (LWKS), Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича (CHER) та результатів власних польових досліджень встановлено, що у Чернівецькій області *F. montana* відома тільки з Прут-Дністровського

межириччя, де виявлено 8 локалітетів [8].

Варто зауважити, що відомості про структуру популяцій *F. montana* на території Прут-Дністров'я відсутні, тому одним із завдань наших досліджень було визначення щільності, вікових спектрів популяцій *F. montana* та просторового розміщення особин популяцій виду на північно-східній межі його ареалу.

Матеріали та методи дослідження. Упродовж 2008-2010 рр. досліджували вікову структуру популяцій *F. montana* у різних пунктах Прут-Дністровського межириччя. Дослідженню підлягали всі відомі популяції виду на території Прут-Дністров'я, включаючи популяцію *F. montana*, яка забезпечена охороною на території ландшафтного заказника місцевого значення "Шебутинський яр" та популяцію нового місцезнаходження виду в околицях с. Михалкове Сокирянського району Чернівецької області (18.04.2010, М.А. Каземірська, А.І. Токарюк, CHER).

Популяція №1 знаходиться в межах Хотинського району, околиці с. Крутеньки, ясеневоліповий ліс.

Популяція №2 – Хотинський район, околиці с. Каплівка, в черешнево-дубовому лісі.

Популяція №3 – Кельменецький район, околиці с. Михайлівка, кленово-дубово-ясеневий ліс.

Популяція №4 – Кельменецький район, околиці с. Зелена, грабово-черешнево-робінієвий ліс.

Популяція №5 – Кельменецький район, околиці с. Подвір'ївка, урочище Бортос, на пониженнях зволжених ділянках на лучно-степових схилах.

Популяція №6 – Сокирянський район, ландшафтний заказник місцевого значення "Шебутинський яр", грабово-дубовий ліс.

Популяція №7 – Сокирянський район, околиці с. Михалкове, дубово-грабовий ліс.

Популяція №8 – Сокирянський район, околиці с. Розкопинці, урочище "Ізвор", кленово-дубово-грабовий ліс.

Вікові стани виділено за схемою Т.А.Работнова [17] з доповненнями О.В. Смірної та ін. [18]. Біоморфологічна характеристика кожної вікової групи складена на основі обмірювання особин. Вікові стани виділяли [20; 21]: р – проростки, j – ювенільні, im – іматурні, v – віргінільні, g – генеративні особини.

Визначення структури та щільності популяцій у різних еколого-фітоценотичних умовах проводили на трансектах, які закладали рендомним методом. Трансекти були поділені на квадратні облікові площинки площею 0,25 м². [22].

Для визначення ступеня відтворення популяцій обчислювали індекс відновлення (I) за Ю.А. Злобіним [6], як відношення числа підросту (j+im) до числа генеративних рослин (g).

Отримані дані опрацьовувались варіаційно-статистичними методами [5; 12; 16]. Для кожного середнього арифметичного (X) визначали стандартну похибку (S_x); коефіцієнт варіації, (V); показник Стюдента (t).

Для виявлення просторового розміщення особин популяцій *F. montana* застосовували метод картування особин на облікових площадках.

Результати та їх обговорення. Вікова структура є однією з найістотніших ознак популяцій. Вона відображає такі важливі процеси, як інтенсивність відтворення, рівень смертності, швидкість зміни поколінь. Від цієї сторони структурної організації залежить здатність популяційної системи до самопідтримання та її стійкість. Вікова структура популяції залежить від генетичних особливостей виду, які по-різному можуть реалізовуватися в залежності від конкретних умов існування окремих популяцій [22].

Чутливим показником змін умов середовища є зміни розмірів особин. Тому ми дослідили головні морфологічні параметри особин кожної виявленої нами вікової групи (рис. 1-3).

Встановлено, що для всіх досліджуваних популяцій проростки (р) складаються із сім'ядольного листочка і корінця. Довжини рослинок коливається в середніх межах 3-6 см, довжина листочка в межах 2-4 см, його ширина не перевищує 0,1-0,2 см.

Ювенільні особини (j), мають один зелений листок ланцетної форми і цибулинку, яка характеризується середньою довжиною 0,6-0,7 см та шириною 0,3-0,5 см. Висота рослини в середньому становить 7-10 см, довжина єдиного листочка – 6-8 см, його ширина 0,4-0,6 см.

Іматурні рослини (im) мають три, рідше два асимілюючі листки, які розміщені на короткому пагоні. Розміри цибулинки в середньому коливаються близько 0,5-0,7 см, висота рослини – 12-15 см, середні довжини листків – 8-11 см, їх ширина – 0,4-0,7 см.

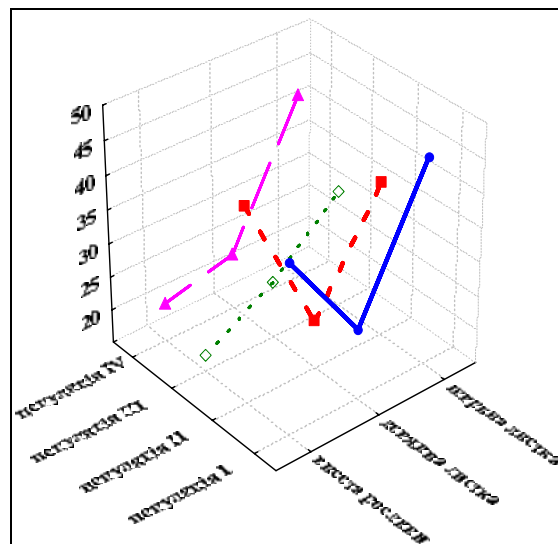


Рис. 1. Коефіцієнти варіації морфометричних показників проростків досліджуваних популяцій *F. montana*

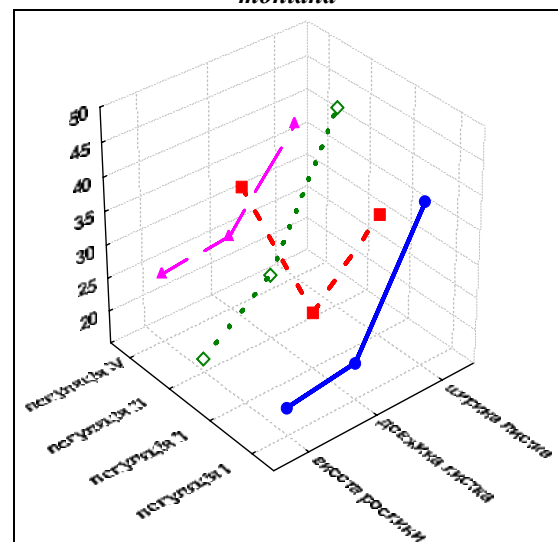


Рис. 2. Коефіцієнти варіації морфометричних показників ювенільних особин досліджуваних популяцій *F. montana*

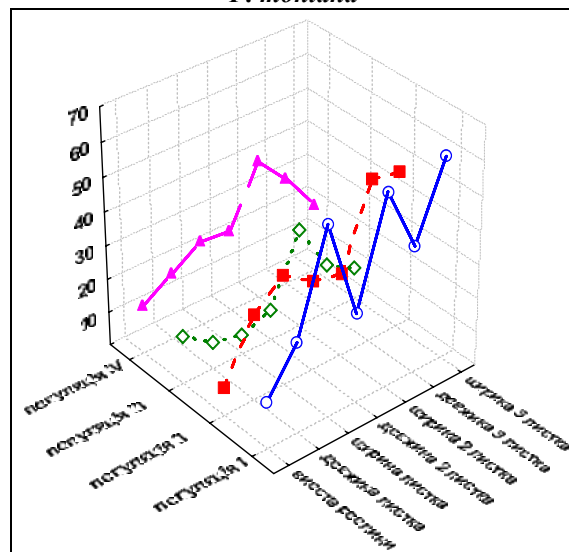


Рис. 3. Коефіцієнти варіації морфометричних показників іматурних особин досліджуваних популяцій *F. montana*

Віргінільні особини (v) мають чотири – вісім листків. Довжина та ширина цибулинки – 0,8-1 см. Висота рослини коливається в середніх межах 15-19 см. Довжини листків від 6 см (верхнього листка) до 12 см (нижнього листка), ширина листків – від 0,2 до 0,8 см.

Генеративні особини (g) мають чотири-сім зелених листків, одну-дві, нерідко – три квітки. Довжина та ширина цибулинки – 1-1,3 см. Висота рослини в середніх межах – 29-40 см, довжини листків – 7-12 см, їх ширина – 0,3-0,9 см. Наявні приквіткові листки мають довжину 4-7 см, ширину – 0,3-0,5 см, висота квітконосу – 2-4 см. (рис.4).



Рис. 4. Вікові стани особин *F. montana*

Крім того, в ході польових досліджень протягом 2010 року нами були знайдені особини, які розмножились бульбоцибулинами та глибокоомолодженими діаспорами (юнацька партикуляція). Ювенільні або іматурні особини можуть утворюватися на дорослій (генеративній чи віргінільній) материнській особині. Цей тип вегетативного розмноження відіграє велику роль у самопідтриманні популяції.

Одним з важливих показників ценопопуляції є щільність, яка характеризує взаємодію ценопопуляції з простором фітоценозу та її роль у трансформації речовини та енергії. У процесі розвитку ценопопуляції щільність її значно змінюється, проте в певних межах, які визначені гомеостатичними механізмами, що діють в угрупованні. Тому динаміка щільності є важливим показником, який дає змогу з'ясувати процеси регулювання чисельності та функції ценопопуляції в угрупованні [4; 15].

Максимальна щільність особин досліджуваного виду простежується в околицях с. Крутеньки (популяція №1) протягом 2009 року – $793,0 \pm 82,98$. Проте, щільність особин в цій же популяції впродовж 2010 року є значно нижчою

– $386,0 \pm 84,39$. Досить висока щільність зафіксована і для популяцій №2 – $564,0 \pm 191,26$, №3 – $405,6 \pm 57,14$ та №4 – $505,0 \pm 61,80$, причому в даних популяціях прослідковується збільшення щільності особин при порівнянні з 2008 роком дослідження. Таке збільшення щільності на ділянках можна пояснити збільшенням освітленості (внаслідок розрідження лісів), яке стимулює вегетативне і насіннєве розмноження, що і зумовлює збільшення кількості особин на одиницю площі. Найменша щільність особин виявлена в околицях с. Розкопинці, урочище "Ізвор" (популяція №8) – $122,7 \pm 40,68$. Освітленість тут, на відміну від інших ділянок, є значно меншою.

Щільність популяції тісно пов'язана з її віковою структурою.

Встановлено, що всі досліджені популяції *F. montana* характеризуються лівостороннім віковим спектром з максимумом на ювенільному стані (табл.).

Згідно даних, Люблінської Л.Г., яка досліджувала цей вид на території Національного природного парку "Подільські Товтри" в 1998-1999 роках, популяція *F. montana* в околицях Кам'янець-Подільського налічує до 1 тис. різновікових особин, є в задовільному стані, має хороше відновлення та лівосторонній характер [13; 14].

Отримані нами дані свідчать, що щільність особин *F. montana* в досліджуваних популяціях Прут-Дністров'я є значно вищою. Це можна пояснити сприятливими умовами для проростання насіння і виживання молодих особин. Варто зауважити, що при порівнянні щільності генеративних особин *F. montana* досліджуваних нами популяцій з популяцією з Національного природного парку "Подільські Товтри", встановлено, що щільність генеративних особин є більшою на території Прут-Дністровського межиріччя. Через здатність насіння *F. montana* поширюватися лише на обмежену відстань від материнської особини, навколо генеративних особин сконцентрована велика кількість ювенільних та іматурних рослин. Лише окремі віргінільні особини траплялись на значній відстані від "материнських популяцій".

За умов заповідного режиму на території ландшафтного заказника місцевого значення "Шебутинський яр" (популяція №6) для вікових спектрів *F. montana* також характерне положення максимуму на ювенільних особинах (частка пре-генеративних (j+im) особин становить 71,28%).

Виявлена в ході польових досліджень протягом 2010 року популяція *F. montana* околицях с. Михалково (№7) характеризується подібним віковим спектром – з максимумами на ювенільних та віргінільних особинах, мінімум розташований на генеративних особинах.

Таблиця

Віковий склад і щільність популяцій *F. montana*

Популяція	Рік	Вікова група							Щільність особин/м ²
		<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>	<i>j+im</i>	<i>v+g</i>	
№1	2009	$\frac{175,0 \pm 58,07}{22,07}$	$\frac{542,0 \pm 92,28}{68,35}$	$\frac{20,0 \pm 4,00}{2,52}$	$\frac{28,0 \pm 4,00}{3,53}$	$\frac{28,0 \pm 11,66}{3,53}$	$\frac{562,0 \pm 91,47}{70,87}$	$\frac{56,0 \pm 13,95}{7,06}$	$\frac{793,0 \pm 82,98}{100}$
	2010	$\frac{48,0 \pm 14,24}{12,44}$	$\frac{314,0 \pm 73,80}{81,35}$	$\frac{10,0 \pm 3,46}{2,59}$	$\frac{9,0 \pm 3,79}{2,33}$	$\frac{5,0 \pm 1,00}{1,29}$	$\frac{324,0 \pm 76,21}{83,94}$	$\frac{15,0 \pm 3,00}{3,89}$	$\frac{386,0 \pm 84,39}{100}$
№2	2008	$\frac{97,0 \pm 33,0}{26,22}$	$\frac{216,0 \pm 53,27}{58,38}$	$\frac{29,0 \pm 9,15}{7,84}$	$\frac{17,0 \pm 5,74}{4,59}$	$\frac{11,0 \pm 4,59}{2,97}$	$\frac{245,0 \pm 49,78}{66,22}$	$\frac{28,0 \pm 12,33}{7,57}$	$\frac{370,0 \pm 81,95}{100}$
	2010	$\frac{82,0 \pm 38,66}{14,54}$	$\frac{411,0 \pm 158,82}{72,87}$	$\frac{10,0 \pm 3,46}{1,78}$	$\frac{40,0 \pm 8,64}{7,09}$	$\frac{21,0 \pm 6,61}{3,72}$	$\frac{421,0 \pm 158,68}{74,65}$	$\frac{61,0 \pm 13,89}{10,82}$	$\frac{564,0 \pm 191,26}{100}$
№3	2010	$\frac{22,4 \pm 3,25}{5,52}$	$\frac{340,8 \pm 50,40}{84,02}$	$\frac{17,4 \pm 5,86}{4,29}$	$\frac{15,0 \pm 6,40}{3,70}$	$\frac{10,0 \pm 2,97}{2,47}$	$\frac{358,2 \pm 53,20}{88,31}$	$\frac{25,0 \pm 8,96}{6,16}$	$\frac{405,6 \pm 57,14}{100}$
№4	2008	$\frac{84,0 \pm 22,03}{18,75}$	$\frac{268,0 \pm 61,23}{59,82}$	$\frac{20,0 \pm 6,11}{4,46}$	$\frac{53,3 \pm 14,11}{11,90}$	$\frac{22,7 \pm 13,13}{5,07}$	$\frac{288,0 \pm 55,43}{64,29}$	$\frac{76,0 \pm 20,0}{16,96}$	$\frac{448,0 \pm 85,82}{100}$
	2010	$\frac{11,0 \pm 1,91}{2,18}$	$\frac{434,0 \pm 50,08}{85,94}$	$\frac{10,0 \pm 3,92}{1,98}$	$\frac{35,0 \pm 15,92}{6,93}$	$\frac{15,0 \pm 3,00}{2,97}$	$\frac{444,0 \pm 47,27}{87,92}$	$\frac{50,0 \pm 19,70}{9,90}$	$\frac{505,0 \pm 61,80}{100}$
№5	2008	$\frac{52,0 \pm 22,03}{18,58}$	$\frac{189,3 \pm 93,79}{67,62}$	$\frac{20,0 \pm 8,33}{7,15}$	$\frac{13,3 \pm 2,67}{4,75}$	$\frac{5,3 \pm 1,33}{1,90}$	$\frac{209,3 \pm 95,34}{74,75}$	$\frac{18,7 \pm 1,33}{6,68}$	$\frac{280,0 \pm 83,81}{100}$
	2010	$\frac{8,0 \pm 2,00}{5,16}$	$\frac{85,0 \pm 29,73}{54,84}$	$\frac{19,0 \pm 7,70}{12,26}$	$\frac{29,0 \pm 5,51}{18,71}$	$\frac{14,0 \pm 5,03}{9,03}$	$\frac{104,0 \pm 34,79}{67,10}$	$\frac{43,0 \pm 2,52}{27,74}$	$\frac{155,0 \pm 38,45}{100}$
№6	2010	$\frac{26,0 \pm 2,58}{9,00}$	$\frac{180,0 \pm 40,13}{62,28}$	$\frac{26,0 \pm 4,76}{9,00}$	$\frac{50,0 \pm 11,37}{17,30}$	$\frac{7,0 \pm 1,91}{2,42}$	$\frac{206,0 \pm 43,59}{71,28}$	$\frac{57,0 \pm 9,57}{19,72}$	$\frac{289,0 \pm 51,47}{100}$
№7	2010	$\frac{29,6 \pm 7,76}{12,25}$	$\frac{146,4 \pm 40,96}{60,60}$	$\frac{15,2 \pm 5,43}{6,29}$	$\frac{44,8 \pm 12,61}{18,54}$	$\frac{5,6 \pm 0,98}{2,32}$	$\frac{161,6 \pm 45,53}{66,89}$	$\frac{50,4 \pm 13,00}{20,86}$	$\frac{241,6 \pm 58,70}{100}$
№8	2010	$\frac{12,0 \pm 4,62}{9,78}$	$\frac{72,0 \pm 26,63}{58,68}$	$\frac{6,7 \pm 2,67}{5,46}$	$\frac{26,7 \pm 7,06}{21,76}$	$\frac{5,3 \pm 1,33}{4,32}$	$\frac{78,7 \pm 29,24}{64,14}$	$\frac{32,0 \pm 8,33}{26,08}$	$\frac{122,7 \pm 40,68}{100}$

Переважають прегенеративних особин у вікових спектрах *F. montana* всіх досліджуваних популяцій свідчить про "відносну молодість" популяцій та інтенсивне розмноження.

Таким чином, досліджувані популяції *F. montana* особливостями вікової структури слід віднести до молодих, нормального типу, умовно неповночлених (не виявлено сенільних особин), що мають хороше відновлення та лівосторонній характер.

Для вивчення динаміки самопідтримання популяцій використано – індекс відновлення – І (співвідношення кількості прегенеративних рослин до кількості генеративних рослин). Прямування цього показника до нульового значення свідчить або про дигресивні процеси, або про природне старіння популяції, точніше її розвиток у напрямі стабілізації, а потім природного старіння; з іншого боку, великої напруженості дії екзогенних чинників [7]. Тобто, даний показник є одночасно інтегральним показником вікової структури й характеризує динаміку самопідтримання популяції.

Так, досліджувані нами популяції *F. montana* характеризуються здебільшого середніми та високими значеннями даного показника – від 15, 51 до 72,4 (рис.5).

Найнижче значення індексу (6,64) є характерним для популяції в околицях с. Подвір'ївки (популяція

№5) впродовж 2010. Це єдина популяція *F. montana*, яка приурочена до лучно-степових схилів. При порівнянні значення індексу для цієї ж популяції з 2008 роком (45,52) спостерігається його суттєве зменшення. Це може свідчити про те, що за слабких порушень в угрупованні рівень насіннєвого розмноження виду знижується, починають переважати генеративні особини (табл.) і, як наслідок, низьке значення індексу відновлення. Найвище значення індексу (72,4) є характерним для популяції *F. montana* в околицях с. Крутеньки (популяція №1) в 2010 році. Впродовж 2009 року значення індексу відновлення в межах цієї популяції становило – 25,61. Збільшення індексу відновлення є ознакою переважання у популяції прегенеративних особин, що є наслідком активізації процесів відтворення виду (вегетативне та насіннєве розмноження). Середні значення індексу відновлення (15,85-45,52) свідчать про відносну стабільність популяцій досліджуваного виду.

Оскільки в природних умовах існує неоднорідність середовища, окремі вікові групи розміщуються в найоптимальніших для них зонах, утворюючи при цьому скупчення різної щільності та розмірів [19].

Розміщення особин у просторі як у вертикальному, так і в горизонтальному напрямках у зв'язку з нерухомістю рослинних організмів має великий біо-

логічний зміст. Просторове розміщення елементів на популяційному полі пов'язане з їх розміром і віковим станом. Для аналізу просторової структури популяцій встановлюють характер розміщення особин на площі ценозу [3; 19].

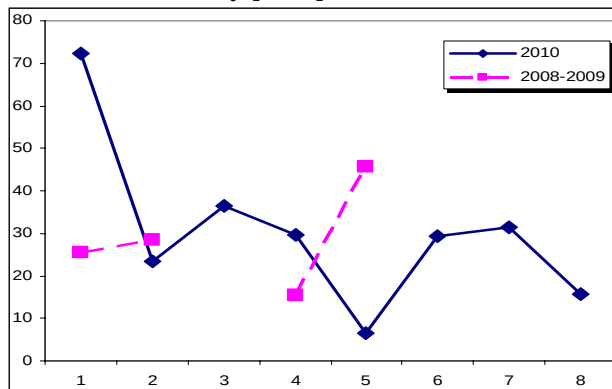


Рис.5. Індекс відновлення *F. montana* пізніх популяцій (на осі абсцис – номер популяції)

Проведені нами дослідження свідчать, що для популяцій *F. montana* є характерним контагіозне розміщення рослин на площі ценозів. Його біологічні передумови пов'язані із особливостями дисемінації (висипання важкого насіння та поширення вегетативного розмноження виду). Групи генеративних рослин в популяції розміщені стохастично, оточені особинами різних вікових станів.

Для встановлення характеру динаміки проаналізованих структурно-функціональних параметрів досліджуваних популяцій *F. montana* доцільно продовжувати моніторингові дослідження за їх станом.

Список літератури:

- Вініченко Т.С. Рослини України під охороною Бернської конвенції – К.: Міністерство охорони навколишнього природного середовища України, 2006 – С. 27-28.
- Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат /Й.В. Царик, Г.Г. Жилиєв, В.Г. Кияк та ін./ за ред. М.А. Голубця, К.А. Малиновського. – Львів: Поллі, 2004. – 198 с.
- Грант В. Видообразование у растений. – М.: Мир, 1984. – 528 с.
- Динамика ценопопуляций растений / Под. ред. Т.И. Серебряковой. – М.: Наука, 1985. – 207с.
- Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1973. – 246 с.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Издательство Казанского университета, 1989. – 145 с.
- Кагало О.О., Паньків Н.Є. Динамічні тенденції структури локальних популяцій *Coronilla coronata* L. (*Fabaceae*) в умовах різного стану фітосистем та їхня

- фітосозологічна оцінка // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2004. – Вип. 35. – С.145-153.
- Каземірська М.А., Волюца О.Д., Токарюк А.І. та ін. Нові місцезнаходження *Fritillaria montana* Hoppe (*Liliaceae*) у Прут-Дністровському межиріччі // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали міжнародної конференції молодих учених (13-16 серпня 2008 р., м. Кам'янець-Подільський). – К., 2008. – С. 97-98.
- Конвенція про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі. Випуск перший. Флора. Автор-упорядник В.І. Чопик. – К.: Фітосоціоцентр, 1999. – 52 с.
- Кричфалуший В.В., Комендар В.И. Биоэкология редких видов растений. – Львов: Свит, 1990. – С. 69-71.
- Кричфалуший В.В., Мезев-Кричфалуший Г.М. Популяційна біологія рослин: навч.-метод. посіб. для студ. біол. спец. вищ. навч. закл. – Ужгород: Вид-во Ужгород. ун-т, 1994. – 80 с.
- Лакін Г.Ф. Биометрия – М.: "Высшая школа", 1990. – 349с.
- Любінська Л.Г. *Fritillaria montana* Hoppe (*Liliaceae* Juss.) в національному природному парку "Подільські Товтри" // Український ботанічний журнал. – 2000. – 57, № 3. – С. 284-286.
- Любінська Л.Г. Рябчик гірський – *Fritillaria montana* Hoppe // Плани заходів щодо збереження популяцій видів флори та фауни, що занесені до Червоної книги України та в міжнародні Червоні переліки, в межах установ природно-заповідного фонду. – Харків: ВД «Райдер», 2006. – С. 52-53.
- Малиновський К.А., Царик Й.В. Основні напрямки у вивченні популяцій рослин // Український ботанічний журнал. – 1983. – №6. – С.14-22.
- Мармоза А.Т. Теорія статистики. – К.:Ельга, Ніка-Центр, 2003. – 392 с.
- Работнов Т.А.: Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах.Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1950. – Вып.6. – 7-204.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А. и др. // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С.14-43.
- Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат / К.А. Малиновський, Й.В. Царик, Г.Г. Жилиєв та ін. / за ред. К.А. Малиновського. – К.: "Наукова думка", 1998. – 174 с.
- Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 81-92.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. Москов. об-ва испытателей природы. Отд. биол., 1969. – Вып. 1. – С.119-134.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. – М.: Наука, 1988. – 184 с.
- Червона книга України. Рослинний світ / Відп. ред. Ю.Р.Шеляг-Сосонко. – К.: Українська Енциклопедія, 1996. – С. 289.
- Червона книга України. Рослинний світ / Ред. Я.П. Дідух. К.: Глобалконсалтинг, 2009. – С. 139.

THE AGE AND SPACE STRUCTURE OF POPULATIONS *FRITILLARIA MONTANA* HOPPE BETWEEN PRUT AND DNISTER RIVERS

M.A. Kazemirska, I.I. Chorney

The manuscript presents the results of study of structure of the populations *Fritillaria montana* Hoppe between Prut and Dnister rivers. The density of the populations *F. montana*, the age spectra and space structure were researched.

Key words: *Fritillaria montana* Hoppe, population, density of the population, the age spectra and space structure.

Одержано редколегією 27.05.2010 р.

АНАЛІЗ ФЛОРИ УРОЧИЩА "ДІБРОВА", ЯК ПЕРСПЕКТИВНОЇ ТЕРИТОРІЇ ДЛЯ РОЗШИРЕННЯ НПП "БІЛООЗЕРСЬКИЙ"

О.А. Крецул, В.М. Джуран

ДВНЗ "Переяслав-Хмельницький державний педагогічний університет імені Григорія Сковороди"
вул. Сухомлінського, 30, м. Переяслав-Хмельницький, Київська обл., 08401, Україна dovhopola@inbox.ru

Вивчена структура флори "Урочища Діброва" (Переяслав-Хмельницький р-н, Київська обл.), яка нараховує 247 видів судинних рослин. Провідними родинami є *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Poaceae*, *Lamiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Ariaceae*, *Ranunculaceae*, у складі яких нараховується від 20 до 9 видів. Аналіз морфологічної структури рослин показав, що досліджувана флора характеризується різноманітністю життєвих форм і є типовою для середньоевропейських флор Голарктики. Найбільшу частину займають гемікриптофіти, найменшу – хамефіти. 167 (67,5%) видів рослин мають стрижневу кореневу систему, 49 (19,6%) видів – мичкувату, 31 (12,55%) вид – стрижнево-мичкувату. Корневище мають 11,5% видів, у п'яти видів – цибулина, а один вид (*Viscum album* L.) – с гаусторіями. Безрозеткове стебло мають 194 (78,5%) види, напіврозеткове – 34 (13,7%) види, розеткове – 19 (7,8%) видів.

За відношенням до водного режиму найчисельнішими екогрупами є мезофіти і ксеромезофіти, а найменш представлені гігромезофіти.

Проведений географічний аналіз показав, що найбільш представленими є європейський та голарктичний типи ареалів, що узгоджується з географічним положенням досліджуваної території. З іншого боку, наявність середземноморського та субсередземноморського типів геоелементів свідчить про певний зв'язок флори досліджуваної території з Середземномор'ям.

Наявність рідкісних, зникаючих та регіонально рідкісних видів і рідкісних рослинних угруповань в поєднанні з прийнятним просторовим розміщенням досліджуваної території дає всі підстави для розширення НПП "Білоозерський".

Ключові слова: національний природний парк, флора, систематична, біоморфологічна, екологічна, географічна структура флори

Вступ. Національний природний парк (НПП) "Білоозерський" створений згідно указу Президента України № 1048/2009 "Про створення національного природного парку "Білоозерський" 11.12.2009 року на території Переяслав-Хмельницького району Київської області та Канівського району Черкаської області на площі 7014,44 га землі, які вилучились у Державної організації "Лісове господарство "Білоозерське".

Доцільність створення НПП "Білоозерський" зумовлена тим, що флора парку репрезентує типові для регіону фрагменти природної рослинності і, крім того, на сьогодні практично немає в Лівобережній частині Лісостепу територій високого рангу заповідності, зокрема національних природних парків.

За геоботанічним районуванням України 1977 р. [3] та доповненням Я.П. Дідухом і Ю.Р. Шеляг-Сосонко [4] досліджувана територія розташована в південно-західній частині Лівобережнодніпровського округу липово-дубових, грабово-дубових, соснових (на терасах) лісів, лук, галофільної та болотної рослинності (на межі з Північним Правобережнодніпровським округом грабово-дубових, дубових лісів, остепнених лук та лучних степів) Української лісостепової підпровінції Східноєвропейської лісостепової про-

вінції дубових лісів, остепнених лук та лучних степів Євразійської степової області Голарктичного домініону.

За фізико-географічним районуванням України [19] територія належить до Дніпровського заплавно-борового фізико-географічного району Північної Лісостепової області Дніпровської терасової рівнини, яка входить до Дністровсько-Дніпровської провінції Лісостепової зони і знаходиться в межах північно-східного схилу Українського Кристалічного щита, який залягає на глибині близько 500 м.

Спеціальних ботанічних досліджень на досліджуваній території раніше не проводилося. В літературі знаходимо лише фрагменти про рослинний світ регіону, які наводяться в узагальнюючих працях окремих дослідників минулого і сучасності [5, 7-14, 17-18, 20].

Територія національного природного парку "Білоозерський" є невеликою за площею, але в регіоні, зокрема, в Переяслав-Хмельницькому районі ще збереглися цінні за флористичним складом ділянки, частина з яких вже входять до складу природно-заповідного фонду, які доцільно було б включити до території НПП. Зокрема, такими перспективними для розширення території НПП є заповідне урочище місцевого значення

“Студениківські дубові насадження” та ботанічний заказник місцевого значення “Діброва”, які розташовані на північ від НПП “Білоозерський”, де зростають рідкісні (*Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Lilium martagon* L., *Galanthus nivalis* L., *Pulsatilla bohemica* (Skalinský) Tzvelev, *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Allium ursinum* L.), регіонально рідкісні (*Iris hungarica* Waldst. et Kit., *Potentilla alba* L., та ін.) види рослин та рідкісні рослини угруповання (дубові ліси за участю хвоща зимового).

Заповідне урочище “Студениківські дубові насадження” було створене в 1968 р. на площі 96,0 га з метою охорони збережених у природному стані мішаних та дубових лісів, які знаходяться на території Студениківського лісництва (квартали 13-15, 19, 21). Ботанічний заказник “Діброва” створено у 1978 р. і займає два лісові квартали (10, 11) Студениківського лісництва загальною площею понад 100 га. Ці два природно-охоронні об’єкти місцевого значення об’єднані в єдину назву “Урочище Діброва”.

Матеріал та методика досліджень. Аналіз флори “Урочища Діброва” базується на результатах проведених польових досліджень 2006-2009 рр. і проведений на основі вивчення систематичної, біоморфологічної, екологічної та географічної структур. Для характеристики біоморфоструктур використано комплекс ознак, які охоплюють морфологічні та біоморфологічні особливості рослин. В основу біоморфологічного аналізу флори покладені еколого-морфологічна класифікація, зроблена І.Г. Серебряковим [15], та система життєвих форм К. Раункієра (С. Raunkier) [21-22]. Екологічний аналіз проведений за відношенням рослин до водного режиму, в результаті чого виділялися такі екогрупи гідроморф, як: ксерофіти, ксеромезофіти, мезоксерофіти, мезофіти, гігромезофіти та гігрофіти. Географічний аналіз базується на ареалогічній системі регіонального типу, в основу якої покладена класифікація геоелементів за Ю.Д. Клеповим [6].

Результати досліджень та їх обговорення. Рослинність “Урочища Діброва” представлена угрупованнями мішаних та дубових лісів. Останні займають плескаті вирівняні ділянки з більш багатими ґрунтами. Деревостан утворює тут дуб звичайний (*Quercus robur* L.), віком до 80 років, діаметром до 40 см та висотою до 30 м. Характерною особливістю деревостану є значна кількість липи серцелистої (*Tilia cordata* Mill.), яка формує другий ярус висотою до 15м. Поодинокі в цьому ярусі зустрічається *Acer tataricum* L. Невелику домішку створюють також осика та береза. У підліску зрідка трапляються також крушина ламка (*Frangula alnus* Mill., свидина кров’яна (*Swida sanguinea* (L.) Opiz), бруслина

бородавчата (*Euonymus verrucosa* Scop.), відмічаються плями ожини сизої (*Rubus caesius* L.). В цілому, дубові насадження зберігають неморальну флору. Склад та співвідношення видів трав’яного покриву залежить від рельєфу зволоження. На підвищених ділянках переважає орляк звичайний (*Pteridium aquilinum* (L.) Kunth.), на знижених – конвалія травнева (*Convallaria majalis* L.). Серед типових видів широколистяних лісів тут зростають купина багатоквітова (*Polygonatum multiflorum* (L.) All.), фіалка дивна (*Viola mirabilis* L.), костриця гігантська (*Festuca gigantea* (L.) Vill.), буквиця лікарська (*Betonica officinalis* L.) та ін. Відмічені також види, притаманні південним дібровам – медунка вузьколиста (*Pulmonaria angustifolia* L.), осока гірська (*Carex montana* L.), звіробій гірський (*Hypericum montanum* L.). Характерною особливістю урочища “Діброва” є наявність у трав’яному покриві хвоща зумуючого (*Equisetum hyemale* L.), який тут значно поширився, утворюючи на окремих ділянках досить щільні монодомінантні угруповання.

Систематична структура флори

Як відомо, найбільш важливою ознакою кожної флори є її видовий склад (систематична структура). Кожній флорі властиві певні співвідношення між кількістю видів, які відносяться до різних систематичних груп. За результатами проведеного дослідження в урочищі “Діброва” зростає 247 видів судинних рослин, що належать до 193 родів, 70 родин, 50 порядків, 6 класів та 5 відділів рослинного царства.

Серед виявлених в урочищі рослин переважна більшість видів (237), родів (185) та родин (62) відносяться до покритонасінних; голонасінні та судинні спорові рослини мають незначну кількість таксонів.

Відділи спорових рослин представлені невеликою кількістю видів (9), що становить 4% загальної кількості видів судинних рослин флори урочища (*Lycopodium clavatum* L., *Equisetum arvense* L., *E. hyemale* L., *E. palustre* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Polypodium vulgare* L.). Мало голонасінних (*Pinus sylvestris* L.). Основу флори досліджуваної території складають види, що належать до відділу *Magnoliophyta*.

При флористичному аналізі досить показовим є співвідношення між кількістю видів різних родин, зокрема, тих із них, які у порівнюваних флорах займають панівне місце, оскільки за цими числовими співвідношеннями ховаються ботаніко-географічні закономірності [16]. У родинному спектрі флори урочища на вісім родин при-

падає 54,8% загальної кількості видів *Magnoliophyta*, причому перші три родини складають 22,4% видів. Провідними родинami судинних рослин тут є *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Poaceae*, *Lamiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Apiaceae*, *Ranunculaceae*, у складі яких нараховується від 20 до 9 видів (табл. 1). Решта родин представлені небагатьма видами.

Таблиця 1.

**Провідні родини судинних рослин
урочища "Діброва"**

№ п/п	Родина	Кількість видів	Частка (в %) від загальної кількості видів
1	<i>Asteraceae</i>	20	8%
2	<i>Rosaceae</i>	19	7,6%
3	<i>Fabaceae</i>	17	6,8%
4	<i>Poaceae</i>	15	6%
5	<i>Lamiaceae</i>	15	6%
6	<i>Caryophyllaceae</i>	13	5,2%
7	<i>Apiaceae</i>	12	4,8%
8	<i>Ranunculaceae</i>	9	3,6%

Розміщення родин за кількістю видів в основному відповідає типовому для флор середньої смуги помірного клімату західної частини Євразії (середньоєвропейських флор). Однак, загальний порядок окремих родин дещо відмінний. Так, з восьми наведених у таблиці 1 родин, родина *Rosaceae* займає друге, а не третє місце, *Fabaceae* – третє, а не сьоме, *Poaceae* – четверте, а не друге, *Lamiaceae* – п'яте, а не дев'яте, *Caryophyllaceae* – шосте, а не п'яте, *Apiaceae* – сьоме, а не одинадцяте а *Ranunculaceae* – восьме, а не десяте місце. Ця різниця може бути пояснена тим, що для порівняння взята невелика за площею флора, яку не можна розглядати навіть як конкретна флора. Разом з тим, розміщення таких родин як *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Apiaceae* на більш високих місцях в деякій мірі надає флорі досліджуваної території рис субсередземноморських флор.

Біоморфологічна структура

Особливості морфогенезу призводять до формування зовнішнього вигляду (габітуса) рослини. Життєва форма – сукупність видів рослин, подібних за зовнішнім виглядом і еколого-фізіологічними ознаками, які виробилися в процесі еволюції під постійним впливом комплексу факторів середовища і спадково закріпилися. Кожна життєва форма виникає на основі певної моделі пагоноутворення. Існують різноманітні класифікації життєвих форм рослин. Найбільшим визнанням серед них користується система життєвих форм, яку розробив К. Раункієр [21-22]. В її основу покладено адаптивні ознаки, пов'язані з виживанням рослин у несприятливі пори року. Головним показником такого пристосування Раункієр вважає бруньки відновлення

рослин, зокрема їх положення і захищення. Результати аналізу життєвих форм представлені в таблиці 2.

Таблиця 2.

**Життєві форми рослин урочища "Діброва"
(за К. Раункієром)**

Життєва форма	Кількість видів	% видів
Фанерофіти	40	16,3%
Хамефіти	5	2%
Гемікриптофіти	171	69,3%
Криптофіти	13	5,2%
Терофіти	18	7,2%

Як видно з наведеної таблиці 2 найбільшу частку займають гемікриптофіти, а найменшу – хамефіти (за Раункієром).

За еколого-морфологічною системою І.Г. Серебрякова [15], яка враховує форму росту і тривалість життя надземних вегетативних органів – ознаки, які пов'язані з положенням зимуючих бруньок (для рослин сезонного клімату), найбільше представлені багаторічні трав'янисті рослини (полікарпіки), а найменше – напівкущички (табл. 3).

Таблиця 3.

**Розподіл видів вищих судинних рослин урочища
"Діброва" за класифікацією життєвих форм рослин І.Г. Серебрякова**

Тип біоморф	Кількість видів	% видів
Дерево	29	11,7%
Кущ	11	4,6%
Напівкущик	4	1,6%
Однорічна рослина	16	6,5%
Дворічна рослина	16	6,5%
Багаторічна трав'яниста рослина (полікарпик)	171	69,2%

На досліджуваній території зростає 167 видів (67,5%) рослин з стрижневою кореневою системою, 49 видів (19,6%) з мичкуватою, 31 вид (12,55) – з стрижнево-мичкуватою. Кореневище наявне у 11,5% видів судинних рослин, у п'яти видів є цибулина (*Allium ursinum*, *Scilla bifolia* L., *Gagea minima* (L.) Ker Gawl., *Lilium martagon*, *Galanthus nivalis*), а один вид (*Viscum album* L.) – з гаусторіями.

За типом надземних пагонів безрозеткове стебло мають 194 види (78,5%), напіврозеткове – 34 види (13,7%), розеткове – 19 видів (7,8%).

Таким чином, аналіз морфологічної структури рослин показав, що флора досліджуваної території характеризується різноманітністю життєвих форм, і в той же час є типовою для флор Голарктики, зокрема, Середньої Європи, для якої є характерним значна кількість деревних форм, а також переважання багаторічників (гемікриптофітів) серед трав'янистих рослин. Кількісна перевага належить гемікриптофітам, переважна біль-

шість з яких – це стрижнево- та мичкуватокореневі, кореневищні, напіврозеткові та розеткові рослини, рідше весняні ефемероїди. Серед них є чимало рідкісних та регіонально рідкісних, декоративних, цінних лікарських видів, які потребують охорони.

Екологічна структура

Суттєві особливості кожної флори пов'язані з екологічною природою видів, які її складають. Аналіз екологічної структури дає можливість виявити взаємозв'язок рослин та середовища їх існування, ступінь пристосування видів до таких факторів, як водний режим, температурний режим, кислотність ґрунтів тощо. Екологічний аналіз флори нами проведений за відношенням до водного режиму.

За відношенням до водного режиму серед видів флори "Урочища Діброва" виділено наступні групи рослин: ксерофіти, ксеромезофіти, мезоксерофіти, мезофіти, гігромезофіти, гігрофіти (табл. 4). Найменшою екологічною групою є гігромезофіти (*Equisetum arvense*, *E. hyemale*, *Athyrium filix-femina*). Малими за чисельністю є також групи ксерофітів (*Pinus sylvestris*, *Eryngium planum* L., *Centaurea jacea* L. Pacz., *Asperula cynanchica* L., *Galium verum* L.), гігрофітів (*Equisetum palustre* L., *Carex caryophylllea* Latourr., *C. hirta* L., *C. pilosa* Scop., *C. praecox* Schreb., *C. montana* L., *Impatiens parviflora* DC., *Rorippa sylvestris* (L.) Besser, *Persicaria maculosa* S.F. Gray (= *Polygonum persicaria* L.), мезоксерофітів (*Verbascum lychnitis* L., *Gagea minima*, *Aethusa cynapium* L., *Daucus carota* L., *Viscaria viscosa* (Scop.) Aschers.(= *Steris viscaria* (L.) Raf., *Hypericum perforatum* L., *H. montanum* L., *Oenothera biennis* L., *Oe. rubricaulis* Klebahn. та ін.). Найбільш чисельними є групи мезофітів та ксеромезофітів.

Таблиця 4.

Розподіл рослин урочища "Діброва" за відношенням до водного режиму

Гідроморфи	Кількість видів	% видів
Ксерофіти	5	2,2%
Ксеромезофіти	104	42,1%
Мезоксерофіти	9	3,6%
Мезофіти	117	47,3%
Гігромезофіти	3	1,2%
Гігрофіти	9	3,6%

Географічна структура

Види рослин, сукупність яких складають флору, різняться за своїм географічним поширенням і походженням. Тому, вивчаючи склад флори, ми враховуємо не лише належність їх до певних систематичних категорій (родів, родин), але й прагнемо також виявити закономірності їх поширення і ймовірне походження [16]. Географічний аналіз видів рослин є одним з складних і важли-

вою складовою частиною флористичного аналізу, що зумовлено неоднозначністю параметрів, за якими проходить вищеленування географічних елементів флори, відсутністю загальноприйнятої системи типологізації ареалів, а також єдиного критерію об'єднання видів за особливостями їх поширення, чим можна пояснити велику кількість схем типіфікації ареалів, побудованих на різних принципах й критеріях.

Проведений географічний аналіз флори досліджуваної території оснований на ареалогічній системі регіонального типу, що базується на класифікації геоелементів флори широколистяних лісів європейської частини колишнього СРСР, проведене Ю.Д. Клеоповим [6]. В результаті хорологічного аналізу, ареали всіх видів флори досліджуваної території нами віднесені до таких типів геоелементів: голарктичного (18%), євразійського (11%), бореального (11%), європейського (26%), західноєвропейського (9%), центральноєвропейського (12%), середземноморського (8%) та субсередземноморського (5%) (рис. 1). Найбільш представленими виявилися європейський та голарктичний типи ареалів, що узгоджується з географічним положенням території дослідження. З іншого боку, наявність середземноморського та субсередземноморського типів геоелементів свідчить про певний зв'язок флори території із Середземномор'ям. Таким чином, судячи з розподілу ареалогічних груп, у хорологічному відношенні досліджувана флора відображає загальні особливості структури флор лісостепового характеру середньоевропейських флор з більшістю голарктичних європейських та центральноєвропейських типів геоелементів.

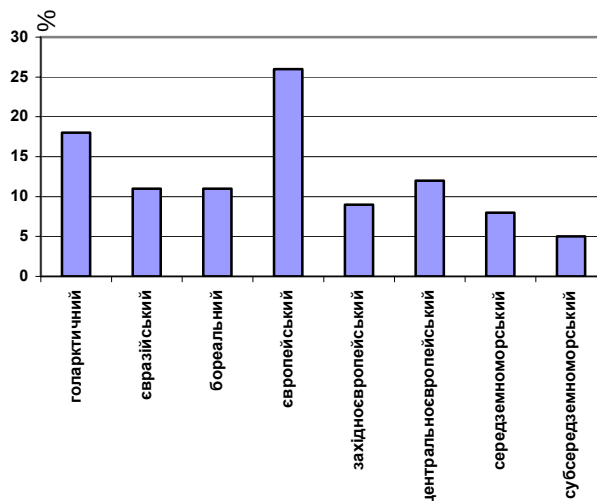


Рис. 1. Розподіл рослин урочища "Діброва" за типами геоелементів.

Висновки. 1. За результатами проведеного дослідження в урочищі "Діброва" зростає 247 видів судинних рослин, які належать до 193 родів, 70 родин, 50 порядків, 6 класів та 5 відділів

рослинного царства, що є досить високим показником видової насиченості, незважаючи на невелику площу досліджуваної території. Провідними родинami тут є *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Poaceae*, *Lamiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Apiaceae*, *Ranunculaceae*, у складі яких нараховується від 20 до 9 видів, і їх розміщення у списку родин в основному є типовим для середньоєвропейських флор, а незначні відмінності в місцях окремих родин може бути пояснене невеликою за площею порівнюваної території флори. Разом з тим, розміщення таких родин як, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Apiaceae* на більш високих місцях в деякій мірі надає флорі досліджуваної території рис субсередземноморських флор.

2. Аналіз морфологічної структури рослин показав, що флора досліджуваної території характеризується різноманітністю життєвих форм і є типовою для середньоєвропейських флор Голарктики, для яких є характерним значна кількість деревних форм, а також переважання багаторічників (гемікриптофітів) серед трав'янистих рослин. Кількісна перевага належить гемікриптофітам, переважна більшість з яких є стрижнево- та мичкуватокореневими, кореневищними, напіврозетковими та розетковими рослинами, рідше весняними ефемероїдами (з цибулинками), серед яких чимало рідкісних та регіонально рідкісних, декоративних, цінних лікарських видів, які потребують охорони.

3. За відношенням до водного режиму серед видів флори "Урочища Діброва" найбільш чисельними є групи мезофітів та ксеромезофітів, а найменшою екологічною групою є гігро-мезофіти. Малими за чисельністю є також групи ксерофітів, гігрофітів та мезоксерофітів, що відповідає екологічним показникам широколистяних лісів середньоєвропейських флор.

4. Результати географічного аналізу флори показали, що найбільш представленими є європейський та голарктичний типи геоелементів, що відображає загальні особливості структури флор лісостепового характеру середньоєвропейських флор і узгоджується з географічним положенням території дослідження. З іншого боку, наявність середземноморського та субсередземноморського типів ареалів свідчить про певний зв'язок флори території із Середземномор'ям.

Список літератури:

1. Бортняк М.М. Матеріали до флори Київської області // Укр. ботан. журн. – 1975. – 32, № 4. – С. 445-448.
2. Бортняк М.М. Нові знахідки флори Київщини // Укр. ботан. журн. – 1978. – 35, № 4. – С. 356-361.
3. Геоботанічне районування Української РСР. – К.: Наук. думка, 1977. – 303 с.
4. Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Геоботанічне

районування України та суміжних територій // Укр. ботан. журн. – 2003. – 60, № 1. – С. 6-17.

5. Джуран В.В., Крецул Н.І., Протопопова В.В., Федорончук М.М., Шевера М.В. Фітозабруднення рослинного покриву Середнього Придніпров'я. Анотований конспект синантропної флори Брошура. – Київ-Переяслав-Хмельницький, 2007. – 48 с.
6. Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. – К.: Наук. думка, 1990. – 352 с.
7. Клеопов Ю.Д., Дубовик М.В. Ботанічна екскурсія до колишнього Переяславського повіту Полтавщини // Укр. ботан. журн. – 196. – Книга 3. – С. 44-45.
8. Краснов А.Н. Материалы для флоры Полтавской губернии. – Харьков, 1891. – 116 с.
9. Монтеверде Н. развитие и современное состояние промысла сбора и культуры лекарственных растений в Полтавской губернии. – Петроград: Типография Императорской Академии наук. – 1916. – 75 с.
10. Монтрезор В.В. Обзорение растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Киевской, Подольской, Волынской, Черниговской и Полтавской // Записки Киевск. общества естествоисп. – 1898–91. – 508 с.
11. Монтрезор В.В. Список растений, собранных в Киевском учебном округе в последний 25-летний период, т. е. со времени издания "Обзора семян и высших споровых растений" профессора Роговича, с 1869 г. до 1898 г. // Записки Киевск. общества естествоисп. – 1898. – Вып. 2. – С. 675-707.
12. Пачоский И.К. Очерк флоры окрестностей г. Переяслава полтавский губернии // Записки Киевск. общества естествоисп. – 1893. – Вып. 1. С. 63-141.
13. Пачоский И.К. Материалы для изучения флоры р. Трубежа (список растений, собранных в Переяславском уезде Полтавской губернии в 1912 г.) // Ежегодник музея Полтавского губернского земства. – 1913. – С. 21-44.
14. Рогович А.С. Обзорение семянных и высших споровых растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Волынской, Подольской, Киевской, Черниговской и Полтавской. – Киев, 1869. – 308 с.
15. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы Покритосемянных и Хвойных. – М.: "Высшая школа", 1962. – 378с.
16. Толмачев А.И. Введение в географию растений. – Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. – 244 с.
17. Федорончук М.М., Андриенко Т.Л., Протопопова В.В., Шевера М.В. Про необхідність створення "НПП Переяславський", як складової екологічної мережі України. Мат-ли Третьої Міжнар. конфер. "Молодь у вирішенні регіональних та транскордонних проблем екологічної безпеки. Перспективи формування Пан'європейської Екологічної мережі" (м. Чернівці, 21-22 квітня, 2004 р.). – Чернівці: Зелена Буковина, 2004. – С. 99-105.
18. Федорончук М.М., Шевера М.В. Національний

- природний парк "Переяславський" повинен таки бути створений // Жива Україна. – 2005. – №15-16. – С. 9-12.
19. Физико-географическое районирование Украинской ССР / Ред. Попов В.П., Маринич А.М., Ланько А.И. – Киев: Изд-во Киевск. ун-та, 1968. – 682с.
 20. Чопик В.І., Бортняк М.М., Войтюк Ю.О. та ін. Конспект флори Середнього Придніпров'я. Су-
оры
 - динні рослини. – Київ: Фітосоціоцентр, 1998. – 140 с.
 21. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. – Oxford, 1934. – 632 p.
 22. Raunkiaer C. Plant life forms. 8. By C. Raunkiaer. Transl. by H. Giebert-Carter. – Oxford: Clarendon press. – 1937. – 104 p.

ANALYSIS OF FLORA OF NATURAL BOUNDARY OF "DIBROVA", AS TO PERSPECTIVE TERRITORY FOR EXPANSION OF NPP "BELOOZERSKIY"

O.A. Kretsul, V.M. Dguran

The structure of flora of natural "Boundary Dibrova" (Pereyaslav-Khmelnytsky district, an area is Kievan), counting 247 types of higher plants, is studied. Leading families are Asteraceae, Rosaceae, Fabaceae, Poaceae, Lamiaceae, Caryophyllaceae, Apiaceae, Ranunculaceae, which from 20 to 9 species are counted in composition. The analysis of morphological structure of plants showed that the probed flora was characterized the variety of vital forms, and at the same time is typical for flora Golarktiki. Most part is occupied by hemikriptophyton, the least – chamaiphiton.

In relation to the water mode most numeral ecologis grup are mesophyton and xeromesophyton, and the least is presented hygromesophyton.

The conducted geographical analysis showed that most presented it is been European and Golarktiki types of natural habitats, that conforms to geographical position of the probed territory. From other side, the presence of the Mediterranean and Submediterranean types of geographical elements testifies to some connection of flora of the studied territory with Mediterranean.

The presence of rare, vanishing and regionally rare species and rare vegetable associations in combination with the acceptable spatial location of the probed territory gives all grounds for expansion of NPP "Beloozerskiy".

Key words: national natural park, flora, systematic, morphological, ecological, geographical structure of flora

Одержано редколегією 27.05.2010 р.

ПОДІЛЬСЬКИЙ РЕФУГІУМ БОРЕАЛЬНОЇ ФЛОРИ: СУЧАСНИЙ СТАН РОСЛИННОГО ПОКРИВУ ТА ЗАВДАННЯ ОХОРОНИ

А. А. Куземко¹, Ю. А. Вашеняк²¹ Національний дендрологічний парк «Софіївка», вул. Київська, 12-а, Умань, 20300 anya_meadow@mail.ru² Державна екологічна інспекція в Хмельницькій області, вул. І. Франка, 2/2, Хмельницький, 29000 vasheniyak@mail.ru

За матеріалами, зібраними протягом останніх років здійснено інвентаризацію фіторізноманіття території так званого Подільського рефугіуму бореальної флори на фітоценотичному рівні. Розроблено класифікаційну схему рослинності, яка представлена 11 класами, 15 порядками, 22 союзами, 34 асоціаціями. Відмічено наявність місцезростань ряду рідкісних видів рослин, суцільні ареали яких знаходяться у більш північних регіонах. Наголошується на необхідності забезпечення рідкісних видів та угруповань належною охороною та пропонується створити на даній території регіональний ландшафтний парк.

Ключові слова: Центральне Поділля, рослинність, синтаксономія, регіональний ландшафтний парк.

Вступ. Рослинний покрив північних районів Центрального Поділля характеризується рисами, притаманними рослинності більш північних регіонів. Ця територія являє собою так званий Подільський рефугіум бореальної флори, який був виявлений Є.М. Лавренком та Ф.Я.Левіною у 30-х роках ХХ ст. [12]. Такі осередки бореальної флори – рефугіуми – зосереджені в басейнах Південного Бугу та його притоки Десни і представлені на піщаних терасах, які займають вузькі смуги вздовж лівого берега річок [10]. Вони є залишками давньої флори, що сформувалась під час останнього (Вьюрмського) зледеніння. У складі рослинних угруповань в таких рефугіумах зростає ціла низка бореальних видів, що знаходяться в Центральному Поділлі на південній межі свого суцільного поширення.

У ХІХ столітті цей регіон не вивчали окремо, а в комплексі з Волинню та Київщиною. Й.К. Пачоський [15] сповіщав про флористичні знахідки у цьому регіоні і вказував на зростання тут *Comarum palustre* L., *Pycreus flavescens* (L.) Beauv. ex Rchb., *Epilobium palustre* L. Пізніше, у 30-40-х р.р. ХХ століття Б.Є. Балковський [1, 2] та Д.К. Зеров [8, 9] вивчали бріофлору даного регіону, зокрема відмічали тут *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *S. flexuosum* Dozy et Molk., *S. subsecundum* Nees., *S. palustre* L., *S. centrale* C. Jens, а також *Lycopodium clavatum* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *Eriophorum vaginatum* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Orthilia secunda* (L.) House. Згодом у 80-х р.р. ХХ ст. бріологічні дослідження в регіоні здійснив В.М. Вірченко [6], який вказав малопоширені для Лісостепу сфагнові мохи: *Sphagnum capillifolium*, *S. fimbriatum* Wils., *S. platyphyllum* (Braithw.) Warnst., брієві мохи: *Polytrichum strictum* Menz. ex Brid., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr; а також *Comarum palustre* L., *Thelypteris palustris*

Schott., *Utricularia vulgaris* L. Про острівні знахідки бореальної рослинності на півночі Центрального Поділля, як уже відмічалось, сповіщали Є.М. Лавренко та Ф.Н. Левіна. Пізніше ця територія викликала інтерес колективу під керівництвом Є.М. Брадів в аспекті дослідження болотної рослинності. [3-5], результатом цих робіт стала класифікація болотної рослинності з використанням еколого-фітоценотичного (домінантного) підходу. О.О. Орлов, досліджуючи Центральне Поділля, описав особливості рослинності та флори Буго-Деснянського заказника [13], відмічаючи на його території місця зростання низки бореальних видів, зокрема *Lycopodium clavatum*, *Pyrola rotundifolia*, *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton, *Campanula rotundifolia* L., *Trientalis europaea* L. Автор зазначає, що тут на південній межі свого ареалу знаходяться кореневищно-сково-гіпново-сфагнові болота. Згодом в рамках дослідження водної та болотної рослинності цю територію вивчала Г.А. Чорна [18, 19], яка також відзначила бореальні риси флори та рослинності регіону.

Разом із тим, ці дослідження присвячені лише окремим типам рослинності, комплексні дослідження рослинного покриву не проводилися. Крім того, кліматичні зміни, що мали місце протягом останнього десятиліття, призвели до різкого скорочення площ та трансформації рослинного покриву багатьох бореальних рефугіумів на території України.

У зв'язку з цим, метою нашої роботи була інвентаризація рослинності на території Подільського рефугіуму бореальної флори, з'ясування сучасного стану його рослинного покриву та обґрунтування необхідності охорони.

Матеріали та методика досліджень. Протягом вегетаційних сезонів 2003, 2006 та 2009 років нами було здійснено флористико-геоботанічне обстеження трьох ділянок в межах так

званого Подільського рефугіуму бореальної флори на території Вінницького та Калинівського адміністративних районів (рис. 1). Дослідження здійснювались традиційними методами геоботанічних досліджень [16]. Всього виконано 52 геоботанічних описи, на основі яких за допомогою методу перетворення фітоценотичних таблиць [11] було здійснено класифікацію рослинності і побудовано її класифікаційну схему. Для ідентифікації синтаксонів використано вітчизняні та зарубіжні фітоценотичні зведення [17, 20, 21].

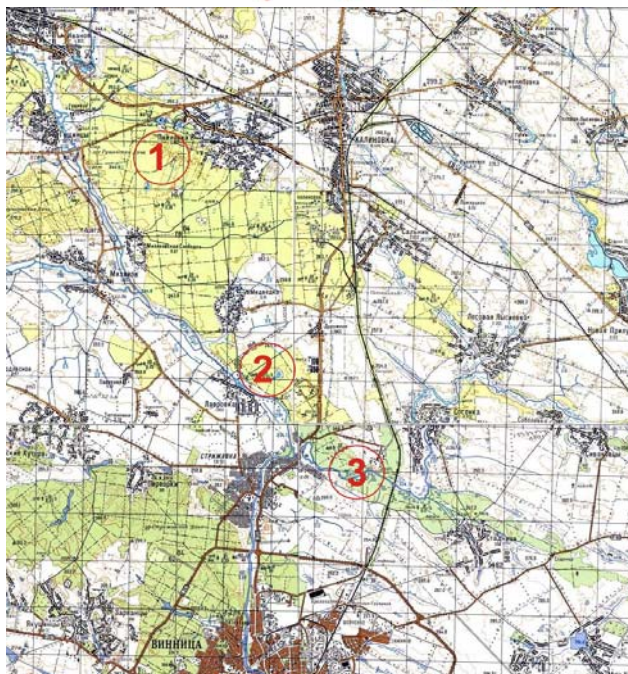


Рис. 1. Картосхема розташування Подільського рефугіуму бореальної флори на території Вінницької області:

обстежені ділянки: 1 – проєктований ботанічний заказник «Льодовиковий період»; 2 – ур. Медвідська дача; 3 – орнітологічний заказник «Буго-Деснянський».

Результати досліджень та їх обговорення

Синтаксономічна схема рослинності Подільського бореального рефугіуму

Клас *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et R. Tx. 1943 ex Westhoff et al. 1946

Порядок *Alnetalia glutinosae* R.Tx. 1937

Союз *Alnion glutinosae* (Malc. 1929) Meijer Dress. 1936: **Ас.** *Athrio filicis-feminae-Alnetum* Bajrak 1997; **Ас.** *Mnio affini-Alnetum glutinosae* Grygora, Vorobyov et V. Solomakha, 2005; *Carici elongatae-Alnetum* Schwickeranth 1933; *Ribeso nigri-Alnetum* Sol.-Görn. (1975) 1987

Союз *Sphagno squarrosi-Alnion glutinosae* Grygora, Vorobyov et V. Solomakha, 2005: **Ас.** *Sphagno squarrosi-Alnetum glutinosae* Sol.-Görn. 1975

Порядок *Salicetalia auritae* Doing ex Steffen 1968

Союз *Salicion cinereae* Th. Müller et Görs ex Passarge 1961: **Ас.** *Sphagno-Salicetum cinereae* Šomšák 1964; **Ас.** *Salicetum pentandro-cinereae* Passarge 1961

Клас *Querceto-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937

Порядок *Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933

Союз *Quercion petraeae* Zólyomi et Jackucs ex Jackucs 1960: **Ас.** *Potentillo albae-Quercetum* Libb. 1933

Порядок *Fagetalia* Pawłowski in Pawłowski et al. 1928

Союз *Carpinion betuli* Issler 1931: **Ас.** *Tilio-Carpinetum* Traczyk 1962

Клас *Quercetea robori-petraeae* Br.-Bl. et R.Tx. ex Oberd. 1957

Порядок *Quercetalia roboris* R.Tx. 1931

Союз *Quercion robori-petraeae* Br.-Bl. 1932: **Ас.** *Betulo pendulae-Quercetum roboris* R.Tx. 1930

Клас *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novak 1941

Порядок *Magnocaricetalia* Pign. 1953

Союз *Caricion gracilis* (Neuhausl 1959) Bal.-Tul. 1963: **Ас.** *Caricetum vesicariae* Br.-Bl. et Denis. 1928; **Ас.** *Carici acutae-Comaretum* (Shelyag et al. 1981) Shelyag, V. Solomakha et Sipaylova 1985

Союз *Cicution virosae* Hejny ex Segal in Westhoff et Den Held 1969: **Ас.** *Cicuto-Caricetum pseudocyperi* Boer et Siss. in Boer 1942

Союз *Sparganio-Glycerion* Br.-Bl. et Siss. in Boer 1942: **Ас.** *Glycerietum fluitantis* Wilzek 1935

Порядок *Phragmitetalia* W. Koch 1926

Союз *Phragmition communis* W. Koch 1926: **Ас.** *Typhetum latifoliae* Soo 1927; **Ас.** *Thelypterido-Phragmitetum* Kuiper 1958;

Союз *Oenanthion aquatica* Hejny 1948 ex Neuhausl. 1959: **Ас.** *Rorripo amphibiae-Oenanthetum aquatica* (Soo 1928) Lohmeyer 1950

Клас *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* R. Tx. 1937

Порядок *Scheuchzerietalia palustris* Nordh. 1936

Союз *Caricion lasiocarpae* Van den Bergh. in Lebrun et al. 1949: **Ас.** *Caricetum lasiocarpae*

Біологічні системи. Т. 2, Вип. 2. 2010

Koch 1926; **Ac.** *Calamagrostio canescentis-Agrostietum caninae* Vorobyov, Balashov et V. Solomakha. 1997; **Ac.** *Carici lasiocarpae-Sphagnetum cuspidate* Vorobyov, Balashov et V. Solomakha 1997

Клас *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937

Порядок *Molinietalia* W. Koch. 1926

Союз *Calthion* R. Tx. 1937: **Ac.** *Juncetum effusi* (Pauca 1941) Soó 1947

Союз *Filipendulion ulmariae* Segal 1966: **Ac.** *Lysimachio vulgaris-Filipenduletum* Balátová-Tuláková 1978

Союз *Alopecurion pratensis* Passarge 1964: **Ac.** *Holcetum lanati* Issler 1934

Союз *Cynosurion cristati* R. Tx. 1947: **Ac.** *Anthoxantho-Agrostietum tenuis* Sillinger 1933

Клас *Plantaginetea majoris* R. Tx. et Preising in R. Tx. 1950

Порядок *Agrostietalia stoloniferae* Oberdorfer in Oberdorfer et al. 1967

Союз *Agropyro-Rumicion crispi* Nordth. 1940: **Ac.** *Ranunculo-Alopecuretum geniculati* Tuxen 1937

Клас *Lemnetea* R. Tx. 1955

Порядок *Lemnetalia* R. Tx. 1955

Союз *Lemnion minoris* R. Tx. 1955: **Ac.** *Lemnetum minoris* (Oberd. 1957) Th. Mull. et Gors 1960; **Ac.** *Callitricho-Lemnetum minoris* Weber 1969; **Ac.** *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* W. Koch 1954; **Ac.** *Ricietum flutantis* Slavnic 1956

Клас *Potametea* Klika in Klika et Novak 1941

Порядок *Potametalia* W. Koch. 1926

Союз *Nymphaeion albae* Oberd. 1957: **Ac.** *Nymphaeetum candidae* Miljan 1933

Порядок *Callitricho-Batrachietalia* PAc. 1978

Союз *Ranunculion aquatilis* Passarge. 1964: **Ac.** *Hottonietum palustris* R. Tx. 1937

Клас *Koelerio-Coryneporetea* Klika in Klika et Novak 1941

Порядок *Trifolio arvensis-Festucetalia ovinae* Moravec 1967

Союз *Hyperico perforate-Scleranthion perennis* Moravec 1967: **Ac.** *Thymo pulegioides-Festucetum ovinae* Oberdorfer 1957

Клас *Calluno-Ulicetea* Br.-Bl. et R. Tx. ex Klika et Nadač 1944

Порядок *Nardetalia* Oberdorfer ex Preising 1949

Союз *Violion caninae* Schwickerath 1944: **Ac.** *Festuco capillatae-Nardetum strictae* Klika et Šmarda 1944; **Ac.** *Calluno-Nardetum* Hryncewicz 1959.

Рослинність лісових боліт представлена класом *Alnetea glutinosae*. На території проектного ботанічного заказника «Льодовиковий період» найбільші площі з угруповань даного класу займають фітоценози асоціації *Athrio filicis-feminae-Alnetum*, що формуються на пологих схилах. Угруповання цієї асоціації переважають за площею та характеризуються домінуванням *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. У травостої з про-

ективним покриттям до 70%, співдомінантом може виступати *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. з покриттям до 30%. Угруповання асоціації *Mnio affini-Alnetum glutinosae* характерні для евтрофних чорновільхових боліт з дренованими та багатими на біогени субстратами [17]. У більш обводнених місцях по окраїнах боліт-блюдець фрагментарно представлені угруповання союзу *Sphagno squarrosi-Alnetum glutinosae*, зокрема асоціації *Sphagno squarrosi-Alnetum glutinosae*, які репрезентують мезоевтрофні вільхові та вільхово-сосново-березові лісові болота Полісся. В цих угрупованнях добре розвинений моховий ярус, сформований зі сфагнових мохів, зокрема *Sphagnum flexuosum* Dozy et Molk., *S. squarrosum* Crome in Норре, *S. palustre* L., які формують подушки і мочажини та мають загальне проективне покриття близько 25%, на стовбурах дерев та пенях зустрічається *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. У трав'яному ярусі добре представлені бореальні види, зокрема *Carex lasiocarpa* Ehrh., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb тощо. В інших обстежених масивах (урочища Медвідська дача та Буго-Деснянське) рослинність лісових боліт представлена угрупованнями асоціацій *Carici elongatae-Alnetum* та *Ribeso nigri-Alnetum*, в яких моховий покрив розвинений значно слабше. Тенденцію до розширення площ мають угруповання союзу *Salicion cinereae* які за роки наших спостережень на багатьох ділянках заміщують фітоценози класів *Phragmito-Magnocaricetea* і особливо *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* внаслідок значного зниження рівня води, особливо вираженим є цей процес на території проектного заказника «Льодовиковий період» та урочища Медвідська дача.

Лісова рослинність представлена двома класами. Угруповання класу *Quercio-Fagetea* союзу *Quercion petraeae*, який включає так звані «барвисті субори» формуються на супісках та суглинках Полісся та півночі Лісостепу. Вони відзначаються високим ступенем флористичного різноманіття – понад 50 видів на пробній ділянці у 100 м². Трав'яний ярус формують *Carex pallescens* L., *Cruciata glabra* (L.) Ehrend, *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *Fragaria vesca* L., *Asarum europaeum* L. тощо. Тут також з'являються рідкісні види, занесені до Червоної книги України, та регіонально рідкісні види, а саме: *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *P. chlorantha* (Cust.) Reichenb., *Lilium martagon* L., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz., *Gladiolus imbricatus* L.; *Pyrola minor* L., *Lycopodium annotinum* L., *clavatum* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Potenilla alba* L., *Clematis recta* L., *Digitalis grandiflora*

Mill. Моховий покрив формують *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) Bruch et al., проективне покриття якого складає 70%. Найбільше поширення ці угруповання мають в урочищі Медвідська дача, однак їхня площа має тенденцію до скорочення через значний розвиток підросту *Carpinus betulus* L. Очевидно, ця сукцесія буде тривати і відбуватиметься заміщення цих угруповань фітоценозами союзу *Carpinion betuli*, які сьогодні є пануючими серед лісових фітоценозів Буго-Деснянського заказника. На території проектного заказника «Льодовиковий період», фітоценози *Quercus-Fagetum* практично відсутні. Натомість, лісова рослинність представлена угрупованнями класу ацидофільних дібров *Quercetum robori-petraeae*, які на даній території, очевидно, трапляються на крайній південній межі свого суцільного поширення.

Болотна рослинність представлена класами *Scheuchzeria-Caricetum fuscae* та *Phragmites-Magnocaricetum*. Угруповання союзу *Caricetum gracilis*, зокрема асоціації *Carici acutae-Comarum* характерні для притерасних частин заплав річок басейну р. Десни (Чернігівська і Сумська обл.) [17] і не наводилися з Правобережжя. Також тут зустрічаються угруповання союзу *Cicuto virosae*, асоціації *Cicuto-Caricetum pseudocyperum*, проте вони займають невеликі площі навколо невеликих озерць; на знижених місцях у заплавах, особливо за умови інтенсивного випасу, формуються угруповання асоціації *Glycerium fluitantis* союзу *Sparganium-Glycerium*. Значно більше розповсюдження мають угруповання порядку *Phragmitetalia*, представлені союзами *Phragmites communis*, *Oenanthe aquatica*. Угруповання класу *Scheuchzeria-Caricetum fuscae* на території Центрального Поділля трапляються дуже рідко. Очевидно їх поширення тут обмежено дослідженою нами територією. Вони представлені тьма асоціаціями *Caricetum lasiocarpae*, *Calamagrostis canescentis-Agrostetum caninae*, *Carici lasiocarpae-Sphagnetum cuspidate*, що належать до союзу *Caricetum lasiocarpae*. Найбільше розповсюдження угруповання класу мають на території проектного заказника «Льодовиковий період», дещо менше – в урочищі Медвідська дача. В структурі угруповань значну роль відіграють сфагнові мохи, зокрема *Sphagnum flexuosum* і *S. palustre*, які зростають у вигляді подушок та мочажин, їх загальне проективне покриття може сягати 80-90%. Крім того, тут трапляються брієві мохи, зокрема *Polytrichum strictum* Brid, які, також беруть участь у формуванні мохового ярусу фітоценозів. У трав'яному ярусі зростають *Carex lasiocarpa*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Comarum palustre*, *Eriophorum polystachion*. Як вже зазна-

чалось, площі цих угруповань скорочуються через зміни гідрорежиму та витіснення фітоценозами *Salicetalia auritae*. Для угруповань, які очевидно належать за еколого-флористичною класифікацією до даного класу на території Подільського рефугіуму наводилася *Drosera intermedia* Hayne. [12], проте нашими дослідженнями її місцезнаходження не підтверджене і ймовірно втрачене, що можна пояснити знову ж таки змінами гідрорежиму та клімату.

Лучна рослинність представлена, головним чином, угрупованнями вологих лук порядку *Molinietalia*. Найбільші їх площі зафіксовані нами на території Буго-Деснянського заказника, де вони представлені як у заплавах Бугу та Десни, так і на їх терасах поза заплавами. Ці луки використовуються переважно як сінокоси і відзначаються високою флористичною та фітоценотичною різноманітністю. На цій території в лучних угрупованнях зростають занесені до Червоної книги України *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó і *Listera ovata* (L.) Br. На всіх трьох обстежених ділянках достатньо значні площі займають угруповання асоціації *Juncetum effusi*, які формуються на вологих ектопах внаслідок надмірного випасання. В ході подальшої дигресивної сукцесії вони заміщуються фітоценозами класу *Plantaginetea majoris*, зокрема асоціації *Ranunculo-Alopecuretum geniculati*, що належить до порядку *Agrostietalia stoloniferae* союзу *Agropyro-Rumicetum crispum*. Такі угруповання можна зустріти на місцях прогону худоби.

На території урочища «Башмак» поблизу Медвідської дачі невеличкими фрагментами трапляються пустищні угруповання, які формуються під впливом випасу і належать до союзу *Violion caninae* класу *Calluno-Ulicetea*. В їх складі також відмічено ряд видів, характерних для більш північних регіонів, зокрема *Nardus stricta* L., *Sieglingia decumbens* (L.) Bernh., *Calluna vulgaris* (L.) Hull.

У невеличких мезоевтрофних неглибоких озерцях з мулистим дном, які поширені на території проектного заказника «Льодовиковий період», формуються різноманітні угруповання водної рослинності класів *Lemnetea* та *Potametea*. У їх складі також відмічено цілу низку видів, які на території Центрального Поділля знаходяться на південній межі свого ареалу, а саме: *Nymphaea candida* J. et C. Presl, *Hottonia palustris* L., *Utricularia minor* L., *Riccia fluitans* L., *Fontinalis hypnoides* C. J. Hartm., *F. antipyretica* Hedw.

На виходах гранітів Українського кристалічного щита, які трапляються на території урочища Медвідська дача та проектного заказника «Льодовиковий період» нами виявлено угруповання класу *Koelerio-Corynephoretea*, віднесені в

ході обробки до асоціації *Thymo pulegioides-Festucetum ovinae*. Для них характерний потужний мохово-лишайниковий ярус, складений переважно *Polytrichum juniperinum* Hedw., *P. puliferum* Hedw., *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid, *Xanthoparmelia somloensis* (Gyelnik) Hale, *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale & Culb. У трав'яному покриві переважають *Scleranthus perennis* L., *Thymus pulegioides* L., *Sedum acre* L.

Загалом досліджена територія відзначається високою різноманітністю як на флористичному, так і на фітоценотичному рівні. Продромус рослинності включає угруповання, що належать до 11 класів, 15 порядків, 22 союзів, 34 асоціацій. У складі угруповань відмічено зростання 9 видів, занесених до Червоної книги України та близько 20 регіонально рідкісних видів. Разом з тим протягом 6 років наших спостережень спостерігається цілий ряд негативних тенденцій до скорочення площ угруповань, що мають найвищу на даній території фітосозологічну значущість, насамперед союзу *Caricion lasiocarpae*. Ці зміни, очевидно, пов'язані з глобальними змінами клімату, які зумовлюють витіснення бореальних угруповань на північ. Однак не можна не брати до уваги і антропогенний вплив, внаслідок якого відбувається трансформація лісових та лучних угруповань. Отже, зважаючи на значне наукове та фітосозологічне значення дослідженої території, а також неспроможність охоронного статусу заказників забезпечити належною мірою охорону цілого природного комплексу, унікального для Центрального Поділля, ми пропонуємо створити на даній території об'єкт рангу регіонального ландшафтного парку.

Автори висловлюють щире подяку О.Г.Яворській та Є.І.Вороні за організацію експедицій та всебічне сприяння під час їх проведення.

Список літератури

1. Балковський Б. Є. Матеріали до флори Поділля // Укр. ботан. журн. – 1930. – № 23. – С. 65-80.
2. Балковський Б.Є. Нові матеріали для бріофлори Поділля // Укр. бот. журн. – 1947. – Т. 4, № 1-2. – С. 107-110.
3. Брадис Е.М., Балашев Л.С. Болота Западной Подольи. – В. кн.: Природа болот и методы их исследований. – Л.: Наука, 1967. – С. 43-46.
4. Брадис Е.М. та Бачурина Г.Ф. Рослинність УРСР. Боло-

- та. – К.: Наук. Думка, 1969.-242 с.
5. Брадис Е.М., Кузьмичов А.І., Андрієнко Т.Л., Батячов Є.Б. Торфово-болотний фонд УРСР, його районування та використання. – К.: Наук. Думка, 1973.-264 с.
6. Вірченко В. М. Сфагнові мохи Правобережного Лісостепу УРСР // Укр. бот. журн. – 1985. – т. 42, № 2. – С. 92-93.
7. Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Нове геоботанічне районування України та суміжних територій // Укр. ботан. журн. – 2003. – № 1. – С. 6-17.
8. Зеров Д. К. Болота УРСР, рослинність і стратиграфія. – К.: Вид-во АН УРСР, 1938.-165с.
9. Зеров Д. К. Основные черты послелендиковой истории растительности Украинской ССР // Тр. Конф. по спорово-пыльцевому анализу, 1948 г. – М.: Изд-во МГУ, 1950.
10. Каптаренко О.К. Тerasи Південного Бугу в межах Української кристалічної смуги (від верхів до м. Гайворон). – Труды Природничо-технічного відділу ВУАН. Четвертинний період. – К.: Вид-во ВУАН, 1932, вип. 3. – С. 113-140.
11. Косман Є.Г., Сіренко І.П., Соломаха В.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Новий комп'ютерний метод обробки описів рослинних угруповань // Укр. ботан. журн. – 1991. – 48, № 2. – С. 98-104.
12. Лавренко Є.М., Левіна Ф. Н. Острівне находище бореальної рослинності в околицях Вінниці. – Вісник Київського бот. саду, 1934, вип. 17. – С. 87-89.
13. Орлов А.А. Особенности растительности и флоры Буго-Деснянского заказника Винницкой области. / VII съезд Украинского ботан. Об-ва. Тезисы докладов. Киев: Наук. думка, 1982. – С. 233-234
14. Орлов О.О., Якушенко Д.М. Рослинний покрив проєктованого Коростишівського національного природного парку. – Київ: Фітосоціоцентр, 2005. -180 с.
15. Пачоский И. К. Основные черты развития флоры Юго-Западной России // Записки Новорос. общ. естествоисп. Приложение к Т. 34. – Херсон, 1910-150 с.
16. Полевая геоботаника. Под общ. ред. Е.М.Лавренка и А.А.Корчагина. – Т.1,2,4. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – 444с., 1960. – 499 с., 1972.-336 с.
17. Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності України. Третє наближення. – Київ: Фітосоціоцентр, 2008.-296 с.
18. Чорна Г. А. Раритетні види рослин водойм та боліт Лісостепу України // Фальцфейнівські читання. 36. Наук. праць. – Херсон: Терра, 2005. – Т. 2. – С. 246-249.
19. Чорна Г.А. Флористичні та ценотичні особливості мезотрофних боліт Лісостепу України // Наук. зап. Терн. Ун-ту ім. В. Гнатюка. Серія біол. – 2003б. – Т.22, № 3-4. – С. 14-19.
20. Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. – Warszawa: Wydawnictwo naukowe PWN, 2001.-537 s.
21. Moravec J. a kol. Roslinna Společenstva České republiky a jejich ochroyeni. 2 vydání. – ČR: Okresni vlastivědné muzeum, 1995.-206 s.

REFUGIUM OF BOREAL FLORA IN PODILLIA: CURRENT STATE OF VEGETATION COVER AND THE TASKS OF CONSERVATION

A. A. Kuzemko, Yu. A. Vashenyak

It was made the phytodiversity inventory of the so-called Podillia refugium of boreal flora at the coenotic level on the base of data collected during last years. The classification scheme has been developed. It presented by 11 classes, 15 orders, 22 alliances and 34 associations. It was noted a number of rare plants species habitats with the entire distribution in the more northern regions. It was emphasized the necessity of the appropriate conservation of the rare species and communities. The establishing of the regional landscape park at the such territory has been proposed.

Key words: Central Podillya, vegetation, syntaxonomy, regional landscape park.

Одержано редколегією 17.03.2010

HELLEBORUS PURPURASCENS WALDST.& KIT. (RANUNCULACEAE) У ФЛОРИ ЧЕРНІВЕЦЬКОЇ ОБЛАСТІ

А.І.ТОКАРЮК

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича

Наведено результати вивчення хорологічних, фітоценотичних і репродуктивних особливостей *Helleborus purpurascens* Waldst.& Kit. у Чернівецькій області. Установлено, що *H. purpurascens* у дослідженому регіоні вирізняється вузькою еколого-ценотичною амплітудою, росте переважно у складі лісових угруповань союзу *Carpinion betuli* Issl. 1931 em. Oberd. 1953 класу *Quercus-Fagetum* Br.-Bl. et Vlieger 1937, де утворює досить чисельні популяції. Репродуктивна здатність досліджених популяцій виду є високою. З метою визначення динаміки популяцій під впливом антропогенних факторів доцільно впровадити моніторингові дослідження у відомих природних оселищах *H. purpurascens*, що сприятиме розробці заходів ефективної охорони.

Ключові слова: *Helleborus purpurascens*, поширення, ценотична приуроченість, насіннева продуктивність

Вступ. *Helleborus purpurascens* Waldst.& Kit. – європейський вид, ареал якого охоплює Польщу, Угорщину, Хорватію, Європейську частину СНД [4]. На території України вид знаходиться на східній межі поширення, розповсюджений в Українських Карпатах, Прут-Дністровському межиріччі, Західному Поділлі (зрідка) [5, 9]. Росте у складі дубових, букових, грабових, грабово-дубових лісів [9]. Охороняється в Словаччині [16], Польщі [20], в Україні уключений до переліку індикаторних видів біотопу G₁ (широколистяні листопадні ліси) [10], внесений у “Червоний список Закарпаття” [7]. Уперше на необхідність охорони цього виду у дослідженому регіоні, зокрема, на Хотинській височині (для якої він зазначений, вірогідно, помилково) наголошували В.І. Вайнагий, В.І. Стефаник та М.К. Якимчук [3]. Наразі *H. purpurascens* занесено до попереднього списку видів, які потребують регіональної охорони у Чернівецькій області [15].

Перші літературні згадки стосовно поширення *H. purpurascens* на Буковині знаходимо в праці Ф. Гербіха [17], у якій автор наводить вид для околиць с. Звинячин Заставнівського району. У наступній публікації Ф. Гербіх [18] також зазначає цей вид для дослідженого регіону, але без конкретної вказівки місцезнаходжень. Згодом Ж.-А. Кнапп [19] доповнює інформацію стосовно його поширення, подаючи крім наведеного вище ще три нових осередки: с. Дорошівці, с. Вікно та с. Хрещатик Заставнівського району. У 1911 р. К. Рудольф [22] вказує вид для долини р. Дністер без точної прив'язки. Пізніше Е. Цопа [23] підтверджує вказані попередніми дослідниками локалітети. У наш час окремі відомості щодо хорологічних, фітоценотичних і репродуктивних особливостей популяцій *H. purpurascens* у регіоні частково висвітлено у публікаціях [2, 12, 13], однак варто відзначити, що ця інформація є непов-

ною і потребувала уточнення. Це і стало метою нашого дослідження.

Матеріали та методи. Матеріалами для з'ясування ценотичної приуроченості популяцій *H. purpurascens* слугували геоботанічні описи рослинних угруповань за його участю, виконані автором у Заставнівському районі Чернівецької області. Насінневу продуктивність (НП) популяцій *H. purpurascens* досліджували відповідно до методики Т.О. Работнова [11] з доповненнями І.В. Вайнагія [1]. Одержані результати опрацьовано загальноприйнятими статистичними методами [8]. Назви видів рослин наведено відповідно до зведення С.Л. Мосякіна та М.М. Федорончука [21].

Результати та їх обговорення. На підставі опрацювання гербарних фондів Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича (CHER), літературних матеріалів і результатів власних польових досліджень встановлено, що на сьогодні *H. purpurascens* у Чернівецькій області відомий з таких локалітетів:

Заставнівський р-н:

1. с. Дорошівці [19, 23];
2. с. Вікно [19];
3. с. Репужинці, грабовий ліс, 10.07.1979, З. Заєць (CHER); 10.06.1980, Б. Дорош, А. Бондаренко (CHER); 1997, О. Копчук (CHER); [2];
4. с. Хрещатик, в лісі, 2.06.1980, Б. Дорош (CHER); [19, 23];
5. с. Звинячин, серед чагарників на схилах, 25.03.1957, Ю. Шеляг (CHER); [17, 19, 23];
6. смт Кострижівка, схил північно-східної експозиції, липово-кленово-грабовий ліс, 5.05.2005, А. Токарюк (CHER);
7. смт Кострижівка, урочище Луки, грабовий ліс, 14.04.2004, А. Токарюк (CHER); кленово-грабовий ліс, 5.05.2005, А. Токарюк (CHER);
8. с. Прилипче, мішаний ліс, 29.07.2001, А. Токарюк (CHER); грабово-кленовий ліс, 6.05.2002, А. Токарюк (CHER); кленово-грабовий ліс,

- 7.04.2003, А. Токарюк (CHER); [13];
9. с. Бабин, урочище Вимож, мішаний ліс, 29.07.2001, А. Токарюк (CHER);
10. с. Бабин, кленово-грабовий ліс, 7.04.2003, А. Токарюк (CHER);
11. с. Бабин, заказник “Дністровський”, кленово-дубово-грабовий ліс, 6.04.2003, А. Токарюк (CHER);

м. Чернівці

12. м. Чернівці, Гореча, 232 м н.р.м., 22.04.1920, М. Guşuleac (CHER); [12].

Отже, у регіоні дослідження відомо 12 місцезнаходжень *H. purpurascens*, серед яких чотири виявлено в австро-угорський період, одне – у румунський, одне – радянський, решта – протягом останніх десяти років. Для рівнинних лісів України (ймовірно, не враховуючи території Чернівецької області) цей вид вказувався як такий, що зареєстрований у 11–15 локалітетах [9]. Таким чином, наведена інформація доповнює картину щодо поширення виду на території України.

Упродовж 2005 р. досліджували репродуктивні особливості двох локусів популяції *H. purpurascens*, приуроченої до грабових лісів на території Заставнівського району: 1) смт Кострижівка та 2) с. Прилипче. Через необ'єктивний характер відбору описів (за участю дослідженого виду) та обмежену їх кількість інтерпретацію виділених синтаксонів здійснили до рівня союзу. Угрупування за флористичною класифікацією належать до союзу *Carpinion betuli* Issl. 1931 em. Oberd. 1953 порядку *Fagetalia sylvaticae* Pawl. in Pawl., Sokol. et Wall. 1928 класу *Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937 (табл. 1).

У деревному ярусі (зімкненість 0,7–0,9) здебільшого домінує *Carpinus betulus* L., до якого домішується *Acer platanoides* L., *A. campestre* L., *A. pseudoplatanus* L., іноді *Tilia cordata* Mill. Чагарниковий ярус деяких угруповань формує рідкісний, занесений до “Червоної книги України” [14] вид *Staphylea pinnata* L. (10 %), крім того, трапляються *Corylus avellana* L., *Swida sanguinea* (L.) Opiz, *Lonicera xylosteum* L., *Euonymus europaea* L., *E. verrucosa* Scop., *Viburnum lantana* L. та *V. opulus* L. Загальне проективне покриття трав'яного ярусу коливається в межах 60–80 %. Синюзія весняних ефемероїдів представлена такими видами: *Anemone nemorosa* L., *A. ranunculoides* L., *Isopyrum thalictroides* L., *Ficaria verna* Huds., *Corydalis cava* (L.) Schweigg. & Körte, *C. solida* (L.) Clairv., *Scilla bifolia* L. і “червонокнижним” *Galanthus nivalis* L. Основу трав'яного ярусу при високій постійності утворюють діагностичні види власного союзу (*Stellaria holostea* L., *Ajuga reptans* L., *Carex pilosa* Scop.) та порядку (*Pulmonaria obscura* Dumort., *Asarum europaeum* L., *Lamium galeobdolon* (L.) L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh.). У

складі угруповань, крім зазначених вище, виявлено низку раритетних, занесених до “Червоної книги України” [14] видів: *Lilium martagon* L., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch і *Neottia nidus-avis* (L.) Rich.

Варто зауважити, що вказані місцезростання *H. purpurascens*, як і всі його осередки по лінії Репужинці – Бабино, можна розглядати як рештки однієї лінійної популяції, приуроченої до долини р. Дністер, яка внаслідок господарської діяльності людини (вирубання лісів, забудова) розпалася на окремі фрагменти. Інсуляризовані популяції суттєво не різняться за ценотичними характеристиками, хоча ступінь антропогенного навантаження на досліджені угруповання в околицях смт Кострижівка вищий. Тому увагу було зосереджено на з'ясуванні особливостей насінневої продуктивності (НП) субпопуляцій *H. purpurascens* за умов відсутності антропогенного впливу та в місцезростанні, яке зазнає рекреаційного навантаження.

Таблиця 1

Характеристика фітоценотичної приуроченості *Helleborus purpurascens* у Чернівецькій області

Номер опису	1	2	3	4	5	6
Зімкненість деревного ярусу	0,7	0,8	0,8	0,8	0,8	0,9
Зімкненість чагарникового ярусу	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2
Проективне покриття трав'яного ярусу, %	70	60	60	70	80	70
Кількість видів	25	29	38	48	41	20
<i>Helleborus purpurascens</i>	1	1	+	2	2	2
<i>Polygonatum latifolium</i>	2	1	+	+	+	.
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	+	+	+	+	+	.
<i>Viburnum lantana</i>	+	1	+	.	.	.
<i>Staphylea pinnata</i>	.	.	.	2	2	2

D.s. All. *Carpinion betuli*

<i>Carpinus betulus</i> (I)	5	5	5	5	4	4
<i>Carpinus betulus</i> (III)	.	+	+	+	+	+
<i>Carpinus betulus</i> (IV)	.	+	.	.	+	+
<i>Ajuga reptans</i>	2	+	+	+	+	+
<i>Stellaria holostea</i>	.	3	3	3	1	1
<i>Isopyrum thalictroides</i>	.	1	1	1	.	.
<i>Euonymus verrucosa</i>	.	1	1	1	.	.
<i>Carex pillosa</i>	.	.	4	+	1	.
<i>Tilia cordata</i> (I)	.	.	.	1	1	2
<i>Tilia cordata</i> (II)	.	.	.	+	+	+
<i>Tilia cordata</i> (IV)	.	.	.	.	+	+
<i>Galium intermedium</i>	.	.	+	+	.	.
<i>Cerasus avium</i>	1	.	.	.	.	.
<i>Cerasus avium</i>	+	.	.	.	.	.

D.s. Ord. *Fagetalia sylvaticae*

<i>Pulmonaria obscura</i>	1	1	+	+	+	+
<i>Asarum europaeum</i>	.	1	1	+	+	1
<i>Lamium galeobdolon</i>	.	+	+	1	1	3
<i>Lathyrus vernus</i>	1	.	2	+	+	+

Номер опису	1	2	3	4	5	6
<i>Hedera helix</i>	3	.	.	1	2	1
<i>Polygonatum multiflorum</i>	.	+	+	+	.	.
<i>Corydalis solida</i>	.	2	2	1	.	.
<i>Ranunculus cassubicus</i>	.	.	+	+	+	.
<i>Ficaria verna</i>	.	2	2	.	.	2
<i>Anemones ranunculoides</i>	.	.	1	1	.	.
<i>Mercurialis perennis</i>	.	.	.	+	+	.
<i>Galium odoratum</i>	1	.	.	.	+	.

D.s. Cl. *Quercus-Fagetea*

<i>Hepatica nobilis</i>	+	.	+	+	1	+
<i>Aegopodium podagraria</i>	2	.	2	+	+	.
<i>Acer campestre</i> (I)	2	2	2	1	.	.
<i>Acer campestre</i> (III)	+	+	+	+	.	.
<i>Acer campestre</i> (IV)	.	+	.	.	.	.
<i>Anemone nemorosa</i>	.	1	1	1	1	.
<i>Scilla bifolia</i>	.	1	+	1	2	.
<i>Convallaria majalis</i>	2	.	+	1	+	.
<i>Lilium martagon</i>	.	.	+	+	.	1
<i>Carex digitata</i>	.	.	+	2	.	.
<i>Campanula trachelium</i>	.	.	+	+	.	.
<i>Acer platanoides</i> (I)	.	.	.	1	3	.
<i>Acer platanoides</i> (III)	.	.	.	.	+	.
<i>Acer platanoides</i> (IV)	.	.	.	.	+	.
<i>Melica nutans</i>	.	.	.	+	1	.
<i>Euonymus europaea</i>	.	+	.	1	.	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	.	.	.	+	+
<i>Acer pseudoplatanus</i> (I)	.	.	.	2	.	.
<i>Acer pseudoplatanus</i> (III)	.	.	.	+	.	.
<i>Poa nemoralis</i>	.	2	.	.	.	.
<i>Quercus robur</i>	.	.	.	.	1	.

Інші види

<i>Crataegus monogyna</i>	+	+	+	+	1	.
<i>Swida sanguinea</i>	2	1	+	1	.	.
<i>Galium aparine</i>	.	1	+	.	+	2
<i>Glechoma hederacea</i>	2	.	.	.	+	1
<i>Majanthemum bifolium</i>	+	.	+	+	.	.
<i>Viburnum opulus</i>	1	.	.	.	.	+
<i>Viola mirabilis</i>	+	.	+	.	.	.
<i>Geum urbanum</i>	.	+	+	.	.	.
<i>Lathyrus niger</i>	.	+	+	.	.	.

Номер опису	1	2	3	4	5	6
<i>Lonicera xylosteum</i>	.	.	+	1	.	.
<i>Galanthus nivalis</i>	.	.	.	1	+	.
<i>Sambucus nigra</i>	.	.	.	.	1	+
<i>Alliaria petiolata</i>	.	.	.	.	+	+

Види, які трапляються зрідка: *Actaea spicata* (1 [+]); *Asplenium trichomanes* (5 [1]); *Campanula rapunculoides* (4 [+]); *Cephalanthera longifolia* (1 [+]); *Chelidonium majus* (5 [+]); *Corydalis cava* (4 [1]); *Corylus avellana* (4 [1]); *Dentaria glandulosa* (5 [2]); *Hypericum maculatum* (4 [+]); *Lamium maculatum* (5 [+]); *Lapsana communis* (2 [+]); *Lathraea squamaria* (4 [+]); *Moehringia trinervia* (5 [+]); *Neottia nidus-avis* (1 [+]); *Paris quadrifolia* (4 [+]); *Polypodium vulgare* (5 [2]); *Scrophularia nodosa* (5 [+]); *Sorbus aucuparia* (4 [+]); *Urtica dioica* (5 [+]); *Veronica hederifolia* (2 [+]); *V. officinalis* (2 [+]).

Описи виконано:

1. Заставнівський р-н, окол. смт Кострижівка, 18.08.2002, А. Токарюк;
2. смт Кострижівка, урочище Луки, схил північно-східної експозиції крутизною 5–10°, 5.05.2005, А. Токарюк;
3. смт Кострижівка, урочище Луки, 5.05.2005, А. Токарюк;
4. смт Кострижівка, схил північно-східної експозиції крутизною 10–15°, 5.05.2005, А. Токарюк;
5. Заставнівський р-н, с. Прилипче, 6.05.2002, 5.04.2003, А. Токарюк;
6. с. Прилипче, 6.05.2002, А. Токарюк.

Під час досліджень установлено (табл. 2), що в розглянутих популяційних локусах на 1 м² формується 1–3 генеративні особини. На одному генеративному пагоні утворюється від 1 до 4 квіток, частка плодів, яка формується з квіток, тобто процент плодоцвітіння (ППЦ) становить 100 %. Результати наших досліджень співпадають зі спостереженнями В.І. Вайнагія та В.І. Стефаника [2], які вивчали відповідні показники НП популяції, приуроченої до лісових угруповань в околицях с. Репужинці Заставнівського району.

Таблиця 2

Середня кількість квіток і плодів на один генеративний пагін у *Helleborus purpurascens*

№	Квітки					Плоди					ППЦ, %
	M±m	C _v	min–max	C _s	t	M±m	C _v	min–max	C _s	t	
1	2,2±0,11	39,96	1–4	5,16	19,38	2,2±0,11	39,96	1–4	5,16	19,38	100,0
2	2,1±0,12	45,30	1–4	5,85	17,10	2,1±0,12	45,30	1–4	5,85	17,10	100,0

Відомості щодо характеру зміни кількості насінневих зачатків і насінин на один плодолистик у *H. purpurascens* в залежності від умов зростання, представлено у табл. 3.

Визначено, що ступінь варіювання кількості насінневих зачатків на один плодолистик менший (C_v = 6,83–18,08 %), ніж насінин

(C_v = 13,08–26,15 %). Для виявлення взаємозалежності між кількістю насінневих зачатків і насінин у плоді розраховано коефіцієнти кореляції (r). Встановлено, що для досліджених популяцій характерна достовірна залежність між цими елементами НП.

Таблиця 3

Середня кількість насіннєвих зачатків і насінин на один плодолистик у *Helleborus purpurascens*

№	Насіннєві зачатки					Насінини					BO, %	r
	M±m	C _v	min-max	C _s	t	M±m	C _v	min-max	C _s	t		
1	10,8±0,23	6,83	4–16	2,16	46,29	8,9±0,37	13,08	5–13	4,14	24,18	82,41	0,81
2	12,1±0,32	18,08	8–17	2,64	37,92	10,1±0,39	26,15	3–15	3,81	26,22	83,47	0,78

Порівняння показника відсотка обнасення (BO) вивчених нами популяцій *H. purpurascens* з такою ж ознакою популяції, дослідженої у в околицях с. Репужинці В.І. Вайнагієм і В.І. Стефаником [2] свідчить, що в наших популяціях цей показник вище. Це вказує на високий

рівень адаптації популяцій виду до умов зростання.

Кількість плодолистиків у одному плоді коливається від 2 до 6 (табл. 4), що менше, ніж наводилося у літературі [2].

Таблиця 4

Середня кількість плодолистиків, насіннєвих зачатків і насінин на один плід у *Helleborus purpurascens*

№	Плодолистики					Насіннєві зачатки					Насінини				
	M ± m	C _v	min-max	C _s	t	M ± m	C _v	min-max	C _s	t	M ± m	C _v	min-max	C _s	t
1	3,8±0,13	26,00	2–5	3,36	29,79	41,3±1,48	27,67	21–55	3,57	27,99	33,7±1,17	26,80	19–47	3,46	28,90
2	4,6±0,10	17,54	3–6	2,26	44,17	57,0±1,55	21,08	35–79	2,72	36,74	47,5±1,59	25,96	21–63	3,35	29,83

Між кількістю насіннєвих зачатків і насінин на плід встановлено тісний взаємозв'язок ($0,93 < r < 0,96$).

З'ясовано (табл. 5), що у досліджених ценопопуляціях НП особин досить висока, про це свідчать показники потенційної насіннєвої продук-

тивності (ПНП) та фактичної насіннєвої продуктивності (ФНП), а також й коефіцієнта насіннєвої продуктивності (КНП), які є вищими, ніж значення подібних параметрів, висвітлених у літературних джерелах [2, 6].

Таблиця 5

Середня кількість насіннєвих зачатків і насінин на один генеративний пагін (ПНП і ФНП) у *Helleborus purpurascens*

№	ПНП				ФНП				КНП, %	r
	M±m	C _v	C _s	t	M±m	C _v	C _s	t		
1	84,4±4,84	42,43	5,48	18,25	71,6±3,71	40,14	5,18	19,30	84,83	0,99
2	115,1±6,01	40,43	5,22	19,16	94,7±5,31	43,45	5,61	17,83	82,28	0,94

Отже, встановлено, що у дослідженому регіоні репродуктивна здатність популяції *H. purpurascens*, яка оцінюється за величиною індивідуальної насіннєвої продуктивності та чисельністю генеративних особин на одиницю площі або на площі, яку вони займають, є високою.

У Чернівецькій області популяції *H. purpurascens* забезпечені охороною на території орнітологічного заказника місцевого значення “Дністровський” площею 13,5 га. Крім того, вид входить до складу колекційного блоку рідкісних рослин ботанічного саду Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича. Ті оселища виду, які у регіоні знаходяться поза межами об'єктів природно-заповідного фонду, потребують постійного контролю.

Висновки. Отже, на території Чернівецької області для *H. purpurascens* характерна вузька еколого-ценотична амплітуда. Вид росте переважно у складі лісових ценозів союзу *Carpinion betuli*, де утворює досить чисельні популяції, які вирізняються високою репродуктивною здатністю, що свідчить не лише про сприятливі умови існування популяції, але й можливості її поширення за подібних умов на суміжні території. Для прогнозування можливостей виживання існуючих популяцій виду під впливом антропогенних факторів доречно впровадити моніторингову програму з метою визначення характеру вікового та віталітетного спектрів популяцій, особливостей просторового розміщення особин, здатності їх до відновлення та розселення, що сприятиме надалі організації ефективної охорони.

Список літератури:

1. Вайнагий І.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. – 1974. – 59, № 6. – С. 826-831.
2. Вайнагий В.І., Стефаник В.І. Насінна продуктивність видів триби *Helleboreae* (*Ranunculaceae*) // Укр. ботан. журн. – 1989. – 46, № 2. – С. 38–42.
3. Вайнагий В.І., Стефаник В.І., Якимчук Н.К. Проблемы охраны фитогеофона Северной Буковины // Пути повышения продуктивности, эффективности использования и охраны природных ресурсов Украинских Карпат и Прикарпатья: Сб. науч. трудов. – К., УМК ВО, 1989. – С. 47–52.
4. Вісюліна О.Д., Родина Л.П. Жовтецеві – *Ranunculaceae* Juss. – Флора УРСР. – том V. – Київ: Вид-во Академії наук Української РСР, 1953. – С. 14–152.
5. Дідух Я.П., Бурда Р.І., Зиман С.М. *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit. – Чемерник червонуватий // Екофлора України. – К.: Фітосоціоцентр, 2004. – Т. 2. – С. 69–70.
6. Коротченко В.В. Насіннева продуктивність *Helleborus purpurascens* W. et K. // Наук. вісник Націон. лісотехн. ун-ту України: Зб. наук.-техн. праць. – Львів: УкрНЛТУ. – 2007, вип. 17.7. – С. 61–65.
7. Крічфалушій В.В., Будников Г.Б., Мигаль А.В. Червоний список Закарпаття: види рослин та рослинні угруповання, що знаходяться під загрозою зникнення. – Ужгород, 1999. – 196 с.
8. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 325 с.
9. Мельник В.І. Редкие виды флоры равнинных лесов Украины. – К.: Фитосоциоцентр, 2000. – 212 с.
10. Методичні аспекти впровадження міжнародної програми “Важливі ботанічні території” в Україні / Під заг. ред. Т.Л. Андрієнко, В.А. Онищенко. – К.: Арістей, 2008. – 43 с.
11. Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – Т. 2. – С. 20–40.
12. Токарюк А.І., Чорней І.І. Зниклі та зникаючі види флори Буковинського Прикарпаття // Заповідна справа в Україні. – 2006. – Т. 12, вип. 1. – С. 17–25.
13. Токарюк А.І., Чорней І.І. Нова знахідка *Staphylea pinnata* L. у Буковинському Придністров’ї // Теоретичні та прикладні аспекти інтродукції рослин і зеленого будівництва: Мат-ли III Міжнар. наук. конф. молодих дослідників (Біла Церква, 26-29 травня 2003р.). – Київ: Фітосоціоцентр, 2003. – С. 75–77.
14. Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я.П. Дідуха. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 531 с.
15. Чорней І.І., Буджак В.В., Термена Б.К. та ін. Судинні рослини флори Чернівецької області, які підлягають охороні: Атлас-довідник. – Чернівці: Рута, 1999. – 140 с.
16. Čeřovský J. *Helleborus purpurascens* Waldst. & Kit.) // Čeřovský J., Feráková V., Holub J., Maglocký Š., Procházka F. Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů SR a ČR. Vol. 5. Vyšší rostliny. Bratislava: Príroda, 1999. – С. 180.
17. Herbig F. Flora der Bukowina. – Leipzig, 1859. – 460 s.
18. Herbig F. Über die Verbreitung der in Galizien und der Bukowina wildwachsenden Pflanzen // Verh. der k.k. zool.-bot. Ges. in Wien. – 1861. – 11. – S. 33–70.
19. Knapp J.-A. Die bisher bekannten Pflanzen Galiciens und der Bukowina. – Wien, 1872. – 267 s.
20. Mitka J., Bochenek P., Michalik S. *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit.) // Polska czerwona księga roślin. Paprotniki i rośliny kwiatkowe. Krakow, 2001. – P. 119–120.
21. Mosyakin S., Fedoronchuk M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. – Kiev, 1999. – 346 p.
22. Rudolph K. Vegetationsskizze der Umgebung von Czernowitz // Verh. der k.k. zool.-bot. Ges. in Wien. – 1911. – 61. – S. 64–117.
23. Țopa E. Exploatarea metodică și rațională a plantelor medicinale din Bucovina. – Cernăuți: Gh. Asachi, 1942. – 45 s.

HELLEBORUS PURPURASCENS WALDST. & KIT. (RANUNCULACEAE) IN THE FLORA ON THE CHERNIVTSI REGION

A.I.TOKARYUK

The chorological, phytocenotic and reproductive peculiarities of Helleborus purpurascens Waldst. & Kit. on the territory of the Chernivtsi region are present. It should be mentioned, that on the territory of the Chernivtsi region H. purpurascens has particular ecological and cenotic amplitude and can be found mainly in communities of union Carpinion betuli Issl. 1931 em. Oberd. 1953, class Quercus-Fagetum Br.-Bl. et Vlieger 1937, where forms large populations. The reproductive ability of these populations is higher. Further the control and monitoring studies of populations with the purpose of determination the dynamics in the communities of strongly influenced by the anthropogenic factor is necessary, because it plays an important role for work out scientific basis of effectual measures for its protection.

Keywords: *Helleborus purpurascens*, spreading, eco-cenotic habitats, seed productivity.

12.02.2010

ТАКСОНОМІЧНА ЗНАЧУЩІСТЬ ОЗНАК ТА ОСНОВНІ ТЕНДЕНЦІЇ МОРФОЛОГІЧНОЇ ЕВОЛЮЦІЇ РОДИНИ *CARYOPHYLLACEAE*

М.М. Федорончук

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2,
Київ, МСП-1, 01601, e-mail: syst@botany.kiev.ua

На основі узагальнення літературних та оригінальних даних проведена таксономічна оцінка морфологічних ознак родини *Caryophyllaceae* Juss., а також накреслені ймовірні напрямки морфологічної еволюції гвоздичних.

Ключові слова: таксон, діагностичні ознаки, спеціалізація ознак, морфологічна еволюція, *Caryophyllaceae*

Для більшості родин покритонасінних таксономічне значення ознак відносно. Одні й ті ж ознаки в різних таксономічних групах можуть мати різне діагностичне значення. Кількість діагностичних ознак для таксонів різних рангів різна. Кожен ранг таксону характеризується комплексом діагностичних ознак і в кожному конкретному випадку необхідно враховувати характер варіювання ознаки та її константність.

Різне таксономічне значення однієї й тієї ж ознаки можна наглядно прослідкувати на прикладі родини *Caryophyllaceae*, де одна й та ж ознака в різних родах може бути діагностичною для роду, підроду, секції чи підсекції, або може взагалі не мати діагностичного значення.

Нижче наводимо перелік діагностичних ознак та їх таксономічну значущість для родини *Caryophyllaceae* флори України.

Ознаки, які мають значення на видовому рівні: для діагностики видів можуть бути використані всі ознаки вегетативних і генеративних органів, які є константними в межах виду.

Ознаки, які мають значення на рівні підсекцій (рядів): характер життєвих форм (однодворічники, трав'янисті багаторічники чи напівкущики: *Cerastium* L., *Dianthus* L., *Gypsophila* L.); розміщення стебел в просторі (прямостоячі, висхідні: *Gypsophila*), характер розгалуження надземних пагонів (*Gypsophila*) та опушення (*Cerastium*); форма стеблових листків (*Stellaria* L., *Dianthus*) та їх консистенція (*Otites* Adans.); наявність вегетативних пагонів в пазухах листків (*Cerastium*); морфологія (консистенція) приквіткових листків (*Cerastium*, *Dianthus*) й покривних лусок та їх кількість (*Dianthus*); форма суцвіття (*Stellaria*, *Cerastium*, *Arenaria* L., *Silene* L., *Dianthus*); розміри квіток та окремих їх частин (чашолистків, пелюсток: *Stellaria*, *Cerastium*, *Silene*, *Dianthus*, *Gypsophila*); форма чашолистків (чашечки) (*Cerastium*, *Dianthus*, *Gypsophila*) та їх опушення (*Silene*); форма пелюстки та характер розсічення відгину

її пластинки (*Silene*, *Dianthus*), особливості опушення пелюсток (*Cerastium*) та їх забарвлення (*Dianthus*); характер опушення ниток тичинок (*Cerastium*); розміри коробочки (*Otites*) та форма її зубців (*Cerastium*); характер опушення андогінофора (карпофора: *Silene*).

Ознаки, які мають значення на рівні секцій: характер життєвих форм (*Spergularia* (Pers.) J. Presl et C. Presl, *Cerastium*, *Minuartia* L., *Silene*, *Dianthus*, *Gypsophila*); форма листків (*Spergula* L., *Minuartia*, *Silene*, *Oberna* Adans., *Dianthus*); наявність укорочених вегетативних пагонів в пазухах листків (*Silene*); форма та консистенція приквіткових листків й покривних лусок (*Dianthus*); форма суцвіття (*Cerastium*, *Minuartia*, *Silene*, *Dianthus*, *Gypsophila*); розміри чашолистків (*Spergularia*, *Arenaria*, *Minuartia*), форма чашолистків (*Arenaria*, *Sagina* L., *Minuartia*), їх консистенція (*Minuartia*) та кількість чашолистків (*Herniaria* L.), кількість жилок на чашолисту (*Minuartia*); розміри чашечки (*Silene*, *Otites*), її форма (*Silene*, *Gypsophila*) та характер опушення (*Oberna* Adans.); розміри пелюсток (*Cerastium*, *Sagina*, *Minuartia*, *Silene*), їх форма (*Minuartia*, *Silene*), забарвлення (*Silene*, *Dianthus*, *Gypsophila*), характер розсічення відгину пластинки пелюстки (*Stellaria*, *Silene*, *Oberna*, *Dianthus*) та її опушення (*Dianthus*), характер опушення нігтики пелюстки (*Otites*); розміри стилодіїв (*Herniaria*, *Silene*); кількість тичинок (*Herniaria*); форма насінин (*Spergula* L., *Spergularia*, *Silene*).

Ознаки, які мають значення на підродовому рівні: особливості життєвих форм (*Minuartia*, *Moehringia* L., *Silene*, *Dianthus*); форма листків та кількість жилок на листку (*Moehringia*); форма суцвіття (*Cerastium*, *Minuartia*, *Silene*, *Dianthus*); кількість членів квітки (*Moehringia*); розміри і форма чашолистків (*Moehringia*), кількість жилок на чашолисту (*Minuartia*); розміри пелюсток (*Moehringia*, *Minuartia*), їх забарвлення (*Silene*) та характер розсіченості відгину пластинки (*Silene*, *Dianthus*); кількість стилодіїв

(*Moehringia*); форма та розміри коробочки (*Moehringia*, *Minuartia*), кількість жилок на коробочці (*Cerastium*); скульптура насінин (*Minuartia*); розміри андрогінофора (*Dianthus*).

Ознаки, які мають значення на родовому рівні: особливості біології (рослини дводомні чи однодомні); характер життєвих форм; висота стебел, форма поперечного розрізу стебла та характер його опушення; наявність або відсутність прилистків; форма, розміри, характер розміщення на стеблі листків та особливості їх опушення; форма суцвіття; форма та розміри приквіток; ступінь зрощення чашолистків, кількість чашолистків і пелюсток та їх розміри; наявність або відсутність приквіткових лусок при основі чашечки та їх кількість; форма чашечки та її розміри, кількість жилок на чашечці, наявність або відсутність анастомозів між жилками чашечки; форма пелюсток, їх забарвлення, наявність або відсутність привіночка при основі пелюсток та характер розсіченості пластинки пелюстки; кількість тичинок; кількість стилодіїв; тип плода, форма і розміри коробочки, кількість зубців, якими розкривається коробочка та кількість гнізд при основі коробочки; кількість насінин в коробочці, форма насінин та їх скульптура, характер прикріплення насінин до сім'яносця; розміри андрогінофора.

Ознаки, які мають значення на рівні триб: наявність або відсутність комісуральних жилок на чашечці; наявність чи відсутність пелюсток та їх особливості у брунькоскладенні (по черзі згорнуті – *Sileneae* DC., чи праворуч закручені або черепитчасто складені – *Caryophylleae*); кількість стилодіїв; характер розкривання плода; кількість насінин в плоді (одна чи багато).

Ознаки, які мають значення на рівні підродин: наявність або відсутність прилистків; форма суцвіття, характер оцвітини (подвійна чи проста); ступінь зрощення чашолистків; наявність або відсутність стамінодіїв; тип плода та характер його розкривання.

Можливі напрямки еволюції морфологічних ознак родини *Caryophyllaceae* ще до цього часу повністю не вивчені, за винятком фрагментарних даних. В контексті згаданого, заслуговують на увагу результати досліджень морфології суцвіття [3-4] та плода [1-2] родини *Caryophyllaceae*, або її окремих таксономічних груп [5-7]. Так, В.І. Кожанчиковим [1-2] були розглянуті можливі шляхи еволюції морфологічних ознак плода і насінин *Caryophyllaceae* флори колишнього Радянського Союзу. Г.А. Лазьковим [5], на основі аналізу морфологічних ознак вегетативних і генеративних органів видів роду *Silene* виділені ознаки просунуті й більш

примітивні. М.М. Цвельовим [7] накреслені можливі напрямки еволюції морфологічних ознак у трибі *Sileneae*. Звичайно, припущення цих авторів стосовно філогенії ознак у родині гвоздичних не позбавлені деяких моментів суб'єктивності, але вони мають право на існування.

Наявність широко поширеної гетеробатмії в родині *Caryophyllaceae* не дає можливості розмістити роди в певному лінійному порядку, оскільки цей порядок може бути різним, у залежності від того, яким саме ознакам будемо надавати більшого значення. Рід часто подібний не з одним, а з декількома родами. Тому розвиток родів, у більшості випадків міг проходити віялоподібно. Однак, у межах окремих близьких груп можна все таки виявити ряд філогенетичних ліній, які показують послідовність їх розвитку. На основі критичного узагальнення літературних даних та результатів власних досліджень морфологічних ознак в межах родини *Caryophyllaceae* флори України, а також ймовірних шляхів еволюції, нами показані напрямки еволюції тих ознак, встановлення еволюційної значущості яких нам здаються найбільш ймовірними. Ознаки, значущість яких важко оцінити, нами не розглядалися. Слід зазначити, що наші міркування є гіпотетичними, і аж ніяк не можуть претендувати на безпомилковість.

Щодо життєвих форм (біоморфи), то їх розвиток в межах родини міг йти від багаторічних безрозеткових рослин з прямостоячим стеблом, зі стрижневою кореневою системою і слабо розвинутою каудексовою частиною, з широкими, рівномірно розміщеними по стеблу листками до малорічників, однорічників, а також до багаторічників, напіврозеткових рослин з розвиненим каудексом або повзучими підземними пагонами (кореневищами), та до ксерофільних напівкущиків з вузькими до щетиноподібних, дуже опушеними листками.

Виходячи із загального уявлення про те, що прості суцвіття багатьох сучасних видів рослин виникли з складних шляхом редукції бічних пагонів і бічних суцвіть до однієї квітки, то еволюція типів суцвіть в родині *Caryophyllaceae* могла відбуватися в різних напрямках, але із збереженням основної тенденції розвитку суцвіть шляхом їх спрощення – від рослин з тирсоїдними суцвіттями до рослин з дихазіальними суцвіттями; від суцвіть з розвиненими паракладіями до суцвіть з вкороченими паракладіями (кільчастими і головчастими); від дихазіїв до монохазіїв як таких, і монохазіїв з поодинокими квітками (як,

наприклад, у *Silene dichotoma* Ehrh., *S. gallica* L.).

Відносно ж статі квітки, морфології окремих її частин та особливостей запилення, то розвиток їх міг йти від двостатевих до одностатевих квіток, від перехресно запилювальних рослин до рослин з клейстогамними квітками, від дрібних квіток з дзвоникоподібною, роздільнолистою чашечкою і коротким андрогінофором, не спеціалізованих до запилення певними видами запилювачів, до більш великих квіток, вузько спеціалізованих до запилення окремими видами комах (переважно метеликами), з майже повністю зрослими чашолистками в довгу трубку чашечки і видовженим андрогінофором; від чашечки з малою кількістю жилок (що є характерним для багатьох таксонів триби *Sileneae*) до чашечки з великою кількістю жилок (як більш спеціалізованою й дуже рідкісною ознакою, що має місце в роді *Pleconax* Raf.), від чашечки з жилками без анастомозів до чашечки з анастомозуючими жилками, від не здutoї до здutoї чашечки, від тонкоплівчастої до твердошкірястої чашечки.

Ймовірно, що більш примітивними слід вважати квітки з мало розвиненими пелюстками, які у *Caryophyllaceae* мають стаціонарну природу, зі слабо розсіченою пластинкою (її відгином), від яких розвиток міг йти в напрямку їх цілісності й зменшення розмірів, що зумовлено, зокрема, вітрозапиленням (*Otit*), а також у напрямку торочкуватого розсічення пластинки (*Coccyanthe* (Rchb.) Rchb., види секції *Fimbriati* (Boiss.) F.N. Williams роду *Dianthus*). Щодо забарвлення пластинки квітки в межах триби *Sileneae* то, за М.М. Цвельовим [7], розвиток міг йти від червоних і рожевих пелюсток, обумовлених наявністю пігменту антоціану, до білих (через втрату пігменту – внаслідок мутацій і появи “альбіносів”) та до квіток з жовто-зеленими й зеленими пелюстками.

Виходячи з того, що бороздний тип пилкових зерен є часто характерним для таксонів, які в більшості систем стоять у їх основі, то найбільш примітивним типом пилкових зерен у родині гвоздичних слід вважати спіраль-бороздний, від яких розвиток пішов у бік збільшення кількості борозд (3-бороздні, 6-бороздні); другий напрямок – перехід до багатопорового типу.

Наявність залишків перегородок на ранніх стадіях розвитку зав'язі, що має місце у багатьох *Caryophylloideae*, а також у нижній частині стиглих коробочок (*Silene* s. str.) може свідчити про їх первинний характер.

Щодо плоду, то більш примітивними, є плоди з чисельними насінинами, а більш просунутими – однонасінні. Ймовірна еволюція плоду, згідно

В.І. Кожанчикова [1-2], могла відбуватися в напрямку переходу від гемілізікарпних плодів до типових лізікарпних; від гемілізікарпних коробочок з п'яти плодолистків до гемілізікарпних коробочок з трьох (*Heliosperma* (Rchb.) Rchb., *Silene* і ін.) і двох (*Vaccaria* Wolf) плодолистків; від лізікарпної коробочки з п'яти плодолистків (п'ятичленної коробочки: *Sagina*, *Spergula*, *Agrostemma* L., *Lychnis* L., *Coccyanthe*, *Viscaria* Bernh., *Coronaria* Guett. та ін.) до лізікарпної коробочки з чотирьох (*Sagina*), трьох (*Stellaria*, *Minuartia*, *Queria* L., *Spergularia* і ін.) і двох плодолистків (*Bufonia* L., *Dianthus* та ін.).

Від плодів, що розкриваються стулками, еволюція могла йти до плодів, які розкриваються зубчиками. Від плодів, які розкриваються стулками по швах зростання плодолистків і, відповідно, з кількістю стулок, рівною кількості плодолистків (по п'ять плодолистків і, відповідно, п'ять стулок – *Sagina*, *Spergula*; чотири плодолистки і чотири стулки – *Spergularia* та ін.; три плодолистки і три стулки – *Queria*, *Spergularia*; два плодолистки і дві стулки – *Bufonia*), еволюція йшла до плодів, які розкриваються по швах зростання плодолистків і по їх середніх жилках стулок, кількість яких вдвоє більша кількості плодолистків (шість стулок – *Stellaria*); від плодів, які розкриваються зубчиками по швах зростання плодолистків (три зубчики – *Minuartia*), до плодів, які розкриваються як по швах, так і по середніх жилках зубчиків, яких вдвічі більше, ніж плодолистків (чотири зубчики – *Gypsophila*, *Petrorhagia* (Ser. ex DC.) Link, *Kohlrauschia* Kunth, *Dianthus*, *Saponaria* L., *Velezia* L.; шість зубчиків: *Holosteum* L., *Arenaria*, *Moehringia*, десять зубчиків – *Cerastium*, *Myosoton* Moench, *Melandrium* Roehl. й ін.). Нерозкривні плоди (*Scleranthus* L., *Paronychia* Mill., *Herniaria*, а також *Cucubalus* L. – з ягодоподібними плодами), та плоди з покривалом – внаслідок зростання з чашечкою (*Agrostemma*, *Lychnis*, *Coccyanthe*, *Coronaria*, *Melandrium*, *Vaccaria*, *Gypsophila*, *Petrorhagia*, *Kohlrauschia*, *Dianthus*, *Saponaria*, *Velezia*) є більш просунутими по відношенню до розкривних плодів і плодів без покривала.

Ймовірно, найбільш примітивною формою насінин, слід вважати сферичну (кулясту: *Hylebia* (W.D.J. Koch) Fourt., деякі види *Stellaria*, *Cerastium*), від якої могли з'явитися вторинно спрощені кулясті (*Spergula*, *Vaccaria*), сплюснені, щиткоподібні та ниркоподібні (з опуклою стінкою, асиметричні, з борозною на дорзовентральному боці), до лінзоподібних і обернено-яйцеподібних. Найбільш примітивним типом скульптури поверхні насінин є, можливо,

наявність видовжених горбочків, розміщених на зірчастій основі, що характерно для деяких видів родів *Stellaria*, *Cerastium*, *Myosoton*. Така скульптура, за даними В.І. Кожанчикова [1] могла утворитися в результаті розпадання концентричних валиків, характерних для деяких інших представників порядку *Caryophyllales*, зокрема, родини *Aizoaceae* Rudolphi. Еволюція скульптури поверхні насінин у межах родини *Caryophyllaceae* флори України могла йти в напрямку скорочення висоти витягнутих горбочків і утворення конічних горбочків із зірчастою основою (деякі види *Stellaria*, *Cerastium*, *Holosteum*, *Minuartia*, *Arenaria*, *Viscaria*, *Lychnis*, *Vaccaria*) з подальшою еволюцією горбочків від невисоких, пласких (деякі види *Stellaria*, *Cerastium*, *Bufonia*, *Sagina*, *Minuartia*, *Moehringia*, *Spergularia*, *Agrostemma*, *Lychnis*, *Silene*, *Coccyganthe*, *Melandrium*, *Gypsophila*, *Petrorhagia*, *Kohlrauschia*, *Dianthus*, *Saponaria*) до конічних, загострених (окремі види *Stellaria*, *Arenaria*, *Minuartia*, *Heliosperma*, *Oberna*, *Silene*), які в подальшому зливаються між собою (деякі види *Spergula* і *Spergularia*) у напрямку утворення гладких насінин (*Herniaria*, *Paronychia*, *Stellaria*, *Queria*, *Minuartia*, *Spergularia*, *Cucubalus*).

Звичайно, всі ці припущення щодо напрямку еволюції ознак на даний час не є доказовими, але накреслена їх еволюція розвитку ймовірна. Для багатьох родів характерне поєднання як примітивних, так і просунутих ознак і їх висока спеціалізація, що затруднює послідовне розміщення таксономічних груп в філогенетичній системі. Зокрема, поєднання примітивних і просунутих ознак характерно для родів триби *Paronychioideae* Vierh. (*Herniaria*, *Paronychia*), у яких поряд з примітивними ознаками (дрібні квітки з роздільнолистою чашечкою, наявність стамінодіїв, короткі стилодії) є багато просунутих (життєва форма типу напівкущика: *Herniaria besseri* Fisch. ex Hornem., *Paronychia cephalotes* (M. Bieb.) Besser),

головчасті суцвіття, запилення типу анемофілії, однонасінні нерозкривні плоди, майже гладка поверхня насінин, багатопорові пилкові зерна). У еволюційно просунутого за морфологією квітки роду *Silene* (зрослі у трубку чашолистки, вузькоспеціалізовані до запилення квітки, добре розвинений андрогінофор, порові пилкові зерна та ін.) є й примітивні ознаки (наявність неповних перегородок у зав'язі). У межах названого роду на рівні підсекцій, секцій та підродів простежуються чисельні переходи від примітивних до просунутих ознак по життєвим формам, формі суцвіт'я і будови квітки. Аналогічна ситуація має місце в багатьох групах родини *Caryophyllaceae*.

Список літератури:

1. Кожанчиков В.И. Морфологические признаки семян семейства Caryophyllaceae и возможные пути их эволюции // Ботан. журн. – 1967. – Т. 52, № 9. – С. 1277-1286.
2. Кожанчиков В.И. Морфолого-географические исследования семян представителей семейства Caryophyllaceae Juss. европейской части СССР: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.05. / Ботанический ин-т им. В.Л. Комарова. – Л., 1970. – 19 с.
3. Кондорская В.Р. О соцветиях *Silenoideae* // Бюл. МОИП. отд. биол., 1979. – Т. 84, № 5. – С. 78-92.
4. Кондорская В.Р. Фрондозные и малоцветковые соцветия у представителей семейства Caryophyllaceae // Бюл. МОИП, отд. биол., 1981. – Т. 86, № 1. – С. 100-115.
5. Лазьков Г.А. Род *Silene* L. (Caryophyllaceae) во флоре Евразии: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук: 03.00.05. / Ботанический ин-т им. В.Л. Комарова. – С.-Пб., 2003. – 37 с.
6. Торосян С.Х. Некоторые данные о типах соцветий в роде *Gypsophila* s. l. (Caryophyllaceae) // Ботан. журн. – 1996. – Т. 81, № 8. – С. 46-54.
7. Цвелев Н.Н. О родах трибы Смолевковых (*Sileneae* DC., Caryophyllaceae) в Восточной Европе // Новости сист. высш. раст. – Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 2001. – Т. 33. – С. 90 – 113.

TAXONOMIC SIGNIFICANCE OF THE SIGNS AND THE MAIN TRENDS OF MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF *CARYOPHYLLACEAE* FAMILY

M.M. Fedoronchuk

Based on the generalization of literature and original data the taxonomic estimation of morphological features of family *Caryophyllaceae* Juss. are done. The probable directions of morphological evolution of clove are proposed.

Key words: taxon, diagnostic features, feature specialization, morphological evolution, *Caryophyllaceae*.

Одержано редколегією 12.11.2009

БАТРАХОФАУНА НАЦІОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКУ "СИНЕВИР"

Л. В.Крулько, Ф. Ф.Куртяк

Ужгородський національний університет, вул. А. Волошина, 32, м. Ужгород, 88000, Україна;

e-mail: kurtyak@bk.ru

Вперше проведена інвентаризація батрахофауни НПП "Синевир". Контрольний список видів амфібій, створений на основі аналізу літературних джерел, вивчення та перевизначення музейних колекцій, обробки результатів оригінальних польових досліджень, нараховує 12 видів з 7 родів, 5 родин та 2 рядів. Показано, що на території НПП "Синевир" охороняється 66,6 % (12 з 18 видів) регіонального таксономічного багатства амфібій та 60 % видового складу всієї батрахофауни України, що є одним з найбільших показників серед усіх об'єктів природнозаповідного фонду України.

Ключові слова: НПП "Синевир", батрахофауна, видове багатство, асоціації.

Вступ. Відомості щодо батрахофауни території, що на сучасному етапі включена до складу НПП "Синевир", знаходимо у монографії М. М. Щербака та М. І. Щербаня (Щербак, Щербань, 1980) та Літописах природи НПП "Синевир" (Літопис природи НПП "Синевир", 2004-2007 рр.). Спеціальних досліджень видового багатства та чисельності амфібій на теренах НПП "Синевир" не проводилося.

Матеріал та методи. Обліки чисельності проводили протягом 2008–2009 років на території НПП "Синевир" за допомогою маршрутного методу (Коли, 1979; Песенко, 1982). Маршрутний метод використовувався нами, оскільки саме ним користувалися дослідники при вивченні чисельності амфібій на території Закарпаття в минулі періоди (Щербань, 1976; Щербак, Щербань, 1980; Рідкісні..., 2001), крім того, він є найбільш придатним і дає максимально повні дані при вивченні чисельності даної групи тварин (Коли, 1979: с. 30; Измерения и мониторинг, 2003). Окрім власних даних використовували матеріали Літописів природи НПП "Синевир" за період 2004–2007 роки (Літопис... 2004-2007).

Кожна трансекта мала довжину 1 км та ширину 4 м (по 2 метри по бокам від дослідника), таким чином, площа трансекти становить 4000 м² чи 0,4 га. Відповідно, чисельність на 1 км трансекти (N) можна перевести у щільність особин на га (S) за формулою: $S=N/0,4$.

При оцінці таксономічного та видового різноманіття використовували індекс Шенона-Уївера розрахований для чотирьох таксономічних рангів, чи чисельності видів, відповідно, згідно із формулою: $H' = - \sum p_i \log(p_i)$, де p_i – частка таксонів відповідного (i-го) рангу відносно суми всіх таксонів (Протасов, 2002).

Облік різних груп, унаслідок різниці в біології Біологічні системи. Т. 2, Вип. 2. 2010

видів, проводився по-різному за уніфікованою методикою (Куртяк, 2004). На теренах НПП "Синевир" упродовж 2008-2009 років проведено 539 обліків, виявлено 7723 особин амфібій 12 видів (Синевир-Полянське природоохоронне науково-дослідне відділення (далі ПОНДВ) – 42 обліки, 431 особин 5 видів; Остріцьке ПОНДВ – 40 обліків, 519 особин 5 видів; Чорноріцьке ПОНДВ – 55 обліків, 2565 особин 5 видів; Синевирське ПОНДВ – 261 обліків, 2562 особин 12 видів; Квасовецьке ПОНДВ – 50 обліків, 645 особин 5 видів; Колочавське ПОНДВ – 41 обліків, 511 особин 5 видів; Негровецьке ПОНДВ – 50 обліків, 490 особин 5 видів) загальна довжина трансект складала 539 км. Всі досліджені пункти зведені нами до 5 основних типів біотопів: ліси, водойми, луки, агроценози та урболаншафти, детальніша характеристика яких подається безпосередньо у кадастрах.

Для якісного та кількісного аналізу чисельності амфібій у пакеті програм Microsoft Access v. 9.0. нами створена форма, що дозволяє відразу безпосередньо в польових умовах, використовуючи ноутбук чи кишеньковий ПК, формувати базу даних. Бази даних з чисельностей всіх видів земноводних території дослідження та дані відомих нам літературних джерел оформлялися зводилися у єдину за допомогою пакету програм Microsoft Office Excel 2003. Для досліджень в полі створені спеціальні фенологічні та облікові картки, що значно полегшувало роботу. Первинна математична обробка даних проводилася нами за допомогою програми Microsoft Excel v. 9.0.

Результати досліджень. Нами впродовж 2008-2009 років проводилося вивчення батрахофауни Національного природного парку "Синевир". У межах кожного природоохоронного науково-дослідного відділення закладені по 5 тран-

сект довжиною 1 км., які завжди пролягали вздовж берегової лінії р. Тереля чи її приток, у межах яких проводилися дослідження. Усього здійснено 335 обліків у результаті яких виявлено 5670 особин амфібій 12 видів, відомості про 192 обліки, унаслідок яких спостерігали 2053 особи-ни 12 видів амфібій впродовж 2003-2007 років у межах Синевирського природоохоронного науково-дослідного відділення НПП "Синевир" цитовані нами з Літописів природи НПП "Синевир". Зведені результати представлені у таблиці 1.

У результаті проведених досліджень виявлено

12 видів амфібій з 7 родів, 5 родин та 2 рядів. П'ять видів (42 %) занесені до Червоної книги України (Наказ..., 2009), далі у роботі – ЧКУ.

Домінуючим за чисельністю в НПП "Синевир" видом є *S. salamandra* (3,5 особин на 1 км маршруту; 8,9 особин на га) незначно рідкіснішим є *L. vulgaris* (2,7 особини на 1 км маршруту; 6,7 особин на га).

Чисельність *M. alpestris*, *T. cristatus* та *B. variegata* менша (відповідно, 1,98, 1,95 та 1,73 особин на 1 км маршруту; 4,96, 4,87 та 4,33 особин на га). Достатньо чисельний *L. montandoni* (1,06 на км чи 2,64 на га).

Таблиця 1.

Чисельність амфібій на теренах НПП "Синевир"

Вид	Особин								Трансект (1 км.)							
	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	Разом	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	Разом
<i>S. salamandra</i>	64	68	11	10	9	886	861	1909	7	7	1	1	1	35	34	86
<i>L. vulgaris</i>	14	17	3	2	3	688	714	1441	7	7	1	1	1	35	35	87
<i>L. montandoni</i>	71	79	11	10	12	182	205	570	7	7	1	1	1	34	34	85
<i>M. alpestris</i>	16	10	2	3	1	509	528	1069	7	7	1	1	1	23	28	68
<i>T. cristatus</i>	17	14	2	3	2	516	497	1051	7	7	1	1	1	35	35	87
<i>B. variegata</i>	321	400	64	46	57	0	46	934	7	7	1	1	1	0	1	18
<i>H. arborea</i>	19	22	18	3	2	0	3	67	7	7	1	1	1	0	1	18
<i>B. bufo</i>	11	14	3	2	2	0	2	34	7	7	1	1	1	0	1	18
<i>B. viridis</i>	13	14	2	2	2	0	2	35	7	7	1	1	1	0	1	18
<i>R. temporaria</i>	131	150	19	18	2	0	19	339	7	7	1	1	1	0	1	18
<i>R. arvalis</i>	61	70	14	9	57	0	9	220	7	7	1	1	1	0	1	18
<i>R. dalmatina</i>	20	20	6	3	2	0	3	54	7	7	1	1	1	0	1	18
По НПП "Синевир"	758	878	155	111	151	2781	2889	7723	84	84	12	12	12	162	173	539

Спорадично трапляються *R. temporaria*, *R. arvalis*, *H. arborea*, *R. dalmatina* (0,63, 0,41, 0,12 та 0,1 особин на км маршруту, відповідно чи 1,57; 1,02; 0,31 та 0,25 на га). Достатньо рідкісними є *B. bufo* та *B. viridis* (по 0,06 особин на 1 км маршруту; 0,16 особин на га). Усередньому на 1 кілометрі маршруту НПП "Синевир" трапляються 14,3 особин амфібій різних видів, що рівне 35,8 особинам на 1 га.

Батрахофауна природоохоронних науково-дослідних відділень Синевирського НПП Синевир-Полянське ПОНДВ.

У розрізі Синевир-Полянського ПОНДВ дослідження проводилися нами на 5 трансектах довжиною по 1 км. Маршрут №1 пролягав по р. Тереля вище с. Загорб; маршрути 2 та 3 розміщені за течією річки Слободянська Ріка; 4 та 5 проходили річкою Розтока.

На теренах Синевир-Полянського ПОНДВ виявлено 5 видів земноводних (*S. salamandra*, *L. vulgaris*, *L. montandoni*, *M. alpestris*, *T. cristatus*) з чотирьох родів, однієї родини, та одного ряду.

Три види (60 %) занесені до ЧКУ (Наказ..., 2009).

Родина Salamandridae Goldfuss, 1820 – Саламандроподібні

Представлена в межах Синевир-Полянського ПОНДВ трьома родами та 5 видами, що становить 83,3 % від загального видового багатства родини в межах Українських Карпат. Три види (60 % видового багатства) включено до Червоної книги України (2009).

Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758) – Саламандра плямиста. Всього спостерігалось 192 особини саламандри на 42 кілометри маршруту, що відповідає 4,6 особин на 1 км, або 11,5 особин на га у відповідних біотопах. *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) – Тритон звичайний. Всього обліковано 91 особину на 42 кілометри маршрутів, що відповідає 2,1 особин на 1 км, або 0,5 особин на га у відповідних біотопах. *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1880) – Тритон карпатський. Всього обліковано 70 особин на 42 кілометри маршрутів, що відповідає 1,7 особин на 1 км, або 4,3 особин на га у відповідних біотопах.

Mesotriton alpestris (Laurenti, 1768) – Тритон альпійський. Всього обліковано 20 особин на 42 кілометри маршрутів, що відповідає 0,5 особин на 1 км, або 1,3 особин на га у відповідних біотопах. *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) – Тритон гребенястий. Всього обліковано 58 особин на 42 кілометри маршрутів, що відповідає 1,4 особин на 1 км, або 3,5 особин на га у відповідних біотопах.

Остріцьке ПОНДВ. У розрізі Остріцького ПОНДВ дослідження проводилися нами на 5 трансектах довжиною по 1 км. Маршрути № 1, 2, 3 пролягали за течією р. Тереля нижче с. Загорб; маршрути 4 та 5 у підніжжі гори Кам'янка.

На теренах Остріцького ПОНДВ виявлено 5 видів земноводних (*S. salamandra*, *L. vulgaris*, *L. montandoni*, *M. alpestris*, *T. cristatus*) з чотирьох родів, однієї родини, та одного ряду. Три види (60 %) занесені до ЧКУ (Наказ..., 2009).

Родина Salamandridae Goldfuss, 1820 – Саламандроподібні

Представлена в межах Остріцького ПОНДВ трьома родами та 5 видами, що становить 83,3 % від загального видового багатства родини в межах Українських Карпат. Три види (60 % видового багатства) включено до Червоної книги України (Наказ..., 2009).

Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758) – Саламандра плямиста. Всього спостерігалось 332 особини саламандри на 40 кілометрів маршруту, що відповідає 8,3 особин на 1 км, або 20,8 особин на га у відповідних біотопах.

Lissotriton vulgaris (Linnaeus, 1758) – Тритон звичайний. Всього обліковано 57 особин на 40 кілометрів маршруту, що відповідає 1,4 особин на 1 км, або 3,5 особин на га у відповідних біотопах.

Lissotriton montandoni (Boulenger, 1880) – Тритон карпатський. Всього обліковано 54 особин на 40 кілометрів маршруту, що відповідає 1,4 особин на 1 км, або 3,5 особин на га у відповідних біотопах.

Mesotriton alpestris (Laurenti, 1768) – Тритон альпійський. Всього обліковано 39 особин на 40 кілометрів маршруту, що відповідає 1 особині на 1 км, або 2,5 особин на га у відповідних біотопах.

Triturus cristatus (Laurenti, 1768) – Тритон гребенястий. Всього обліковано 37 особин на 40 кілометрів маршруту, що відповідає 0,9 особин на 1 км, або 2,3 особин на га у відповідних біотопах.

Чорноріцьке ПОНДВ. У розрізі Чорноріцького ПОНДВ дослідження проводилися нами на 5 трансектах довжиною по 1 км. Маршрути №1, 2 та 3 пролягали за течією річки Озерянка від місця впадіння у р. Терелью; №4 та

5 по р. Песся Ріка від місця впадіння у р. Озерянка.

На теренах Чорноріцького ПОНДВ виявлено 5 видів земноводних (*S. salamandra*, *L. vulgaris*, *L. montandoni*, *M. alpestris*, *T. cristatus*) з чотирьох родів, однієї родини, та одного ряду. Три види (60 %) занесені до ЧКУ (Наказ..., 2009).

Родина Salamandridae Goldfuss, 1820 – Саламандроподібні. Представлена в межах Чорноріцького ПОНДВ трьома родами та 5 видами, що становить 83,3 % від загального видового багатства родини в межах Українських Карпат. Три види (60 % видового багатства) включено до Червоної книги України (2009).

Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758) – Саламандра плямиста. Всього спостерігалось 40 особин саламандри на 55 кілометрів маршруту, що відповідає 0,7 особин на 1 км, або 1,8 особин на га у відповідних біотопах.

Lissotriton vulgaris (Linnaeus, 1758) – Тритон звичайний. Всього обліковано 868 особин на 55 кілометрів маршрутів, що відповідає 15,8 особин на 1 км, або 39,5 особин на га у відповідних біотопах.

Lissotriton montandoni (Boulenger, 1880) – Тритон карпатський. Всього обліковано 144 особини на 55 кілометрів маршрутів, що відповідає 2,6 особин на 1 км, або 6,6 особин на га у відповідних біотопах.

Mesotriton alpestris (Laurenti, 1768) – Тритон альпійський. Всього обліковано 820 особин на 55 кілометри маршрутів, що відповідає 14,9 особин на 1 км, або 37,3 особин на га у відповідних біотопах.

Triturus cristatus (Laurenti, 1768) – Тритон гребенястий. Всього обліковано 723 особин на 55 кілометри маршрутів, що відповідає 13,2 особин на 1 км, або 32,9 особин на га у відповідних біотопах.

Синевирське ПОНДВ. У розрізі Синевирського ПОНДВ дослідження проводилися нами на 5 трансектах довжиною по 1 км. Маршрути №1, 2 та 3 пролягали від р. Тереля у с. Синевир по притоках починаючи з вищої; маршрути 4 та 5 по хребту Пішконя.

На теренах Синевирського ПОНДВ виявлено 12 видів земноводних (*S. salamandra*, *L. vulgaris*, *L. montandoni*, *M. alpestris*, *T. cristatus*, *B. variegata*, *H. arborea*, *B. bufo*, *B. viridis*, *R. temporaria*, *R. arvalis*, *R. dalmatina*) з семи родів, п'яти родин та двох рядів. П'ять видів (42 %) занесені до ЧКУ (Наказ..., 2009).

Родина Salamandridae Goldfuss, 1820 – Саламандроподібні. Представлена в межах Синевирського ПОНДВ трьома родами та 5 видами, що становить 83,3 % від загального видового багатства родини в межах Українських Карпат. Три

види (60 % видового багатства) включено до Червоної книги України (Наказ..., 2009).

Вид *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) – Саламандра плямиста. Всього спостерігалось 381 особин саламандри на 261 кілометр маршруту, що відповідає 1,5 особин на 1 км, або 3,6 особин на га у відповідних біотопах.

Lissotriton vulgaris (Linnaeus, 1758) – Тритон звичайний. Всього обліковано 118 особин на 261 кілометр маршрутів, що відповідає 0,5 особин на 1 км, або 1,1 особина на га у відповідних біотопах.

Lissotriton montandoni (Boulenger, 1880) – Тритон карпатський. Всього обліковано 217 особин на 261 кілометр маршрутів, що відповідає 0,8 особин на 1 км, або 2,1 особин на га у відповідних біотопах.

Mesotriton alpestris (Laurenti, 1768) – Тритон альпійський. Всього обліковано 66 особин на 261 кілометр маршрутів, що відповідає 0,3 особин на 1 км, або 0,6 особин на га у відповідних біотопах.

Triturus cristatus (Laurenti, 1768) – Тритон гребенястий. Всього обліковано 97 особин на 261 кілометр маршрутів, що відповідає 0,4 особин на 1 км, або 0,9 особин на га у відповідних біотопах.

Родина Bombinatoridae Gray, 1825 – Кумкоподібні. Представлена в межах Синевирського ПОНДВ одним родом та видом, складає 50 % від видового багатства родини в межах Українських Карпат. Кумка жовточерева включена до третього видання Червоної книги України (Наказ..., 2009).

Bombina variegata (Linnaeus, 1758) – Кумка гірська (жовточерева). Всього обліковано 934 особин на 261 кілометр маршрутів, що відповідає 3,6 особин на 1 км, або 8,9 особин на га у відповідних біотопах.

Родина Hylidae Rafinesque, 1815 – Райкоподібні. Представлена в межах Синевирського ПОНДВ одним родом та видом, що складає 100 % від видового багатства родини в межах Українських Карпат.

Hyla arborea (Linnaeus, 1758) – Райка звичайна. Всього обліковано 67 особин на 261 кілометр маршрутів, що відповідає 0,3 особин на 1 км, або 0,6 особин на га у відповідних біотопах.

Родина Bufonidae Gray, 1825 – Ропухоподібні. Представлена в межах Синевирського ПОНДВ одним родом та двома видами, що складає 100 % від видового багатства родини в межах Українських Карпат.

Bufo bufo (Linnaeus, 1758) – Ропуха сіра. Всього обліковано 34 особини на 261 кілометр маршрутів, що відповідає 0,1 особин на 1 км, або 0,3 особин на га у відповідних біотопах.

Bufo viridis Laurenti, 1768 – Ропуха зелена.

Всього обліковано 35 особин на 261 кілометр маршрутів, що відповідає 0,1 особин на 1 км, або 0,3 особин на га у відповідних біотопах.

Родина Ranidae Rafinesque, 1814 – Жабоподібні. Представлена в межах Синевирського ПОНДВ одним родом та трьома видами, що складає 50 % від видового багатства родини в межах Українських Карпат. Один вид (33,3 %) занесений у третє видання Червоної книги України (2009).

Rana temporaria Linnaeus, 1758 – Жаба трав'яна. Всього обліковано 339 особин на 261 кілометр маршрутів, що відповідає 1,3 особин на 1 км, або 3,3 особин на га у відповідних біотопах.

Rana arvalis Nilsson, 1842 – Жаба гостроморда. Всього обліковано 220 особин на 261 кілометр маршрутів, що відповідає 0,8 особин на 1 км, або 2,1 особин на га у відповідних біотопах.

Rana dalmatina Fitzinger In Bonaparte, 1839 – Жаба прудка. Всього обліковано 54 особин на 261 кілометр маршрутів, що відповідає 0,2 особин на 1 км, або 0,5 особин на га у відповідних біотопах.

Квасовецьке ПОНДВ. У розрізі Квасовецького ПОНДВ дослідження проводилися нами на 5 трансектах довжиною по 1 км. Маршрути №1, 2, 3 пролягали у хвойному лісі вздовж хр. Квасний Верх; 4 та 5 по потоку – правій притоці р. Теремля (впадає поблизу с. Меришор).

На теренах Квасовецького ПОНДВ виявлено 5 видів земноводних (*S. salamandra*, *L. vulgaris*, *L. montandoni*, *M. alpestris*, *T. cristatus*) з чотирьох родів, однієї родини, та одного ряду. Три види (60 %) занесені до ЧКУ (Наказ..., 2009).

Родина Salamandridae Goldfuss, 1820 – Саламандроподібні. Представлена в межах Квасовецького ПОНДВ трьома родами та 5 видами, що становить 83,3 % від загального видового багатства родини в межах Українських Карпат. Три види (60 % видового багатства) включено до Червоної книги України (2009).

Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758) – Саламандра плямиста. Всього спостерігалось 362 особини саламандри на 50 кілометрів маршруту, що відповідає 7,2 особин на 1 км, або 18,1 особин на га у відповідних біотопах.

Lissotriton vulgaris (Linnaeus, 1758) – Тритон звичайний. Всього обліковано 159 особин на 50 кілометрів маршрутів, що відповідає 3,2 особин на 1 км, або 7,9 особин на га у відповідних біотопах.

Lissotriton montandoni (Boulenger, 1880) – Тритон карпатський. Всього обліковано 30 особин на 50 кілометрів маршрутів, що відповідає 0,6 особин на 1 км, або 1,5 особин на га у відповідних біотопах.

Mesotriton alpestris (Laurenti, 1768) – Тритон

альпійський. Всього обліковано 54 особин на 50 кілометрів маршрутів, що відповідає 1,1 особин на 1 км, або 2,7 особин на га у відповідних біотопах.

Triturus cristatus (Laurenti, 1768) – Тритон гребенястий. Всього обліковано 40 особин на 50 кілометрів маршрутів, що відповідає 0,8 особин на 1 км, або 2 особини на га у відповідних біотопах.

Колочавське ПОНДВ. У розрізі Колочавського ПОНДВ дослідження проводилися нами на 5 трансектах довжиною по 1 км. Маршрут № 1 пролягав по р. Гирсовець від с. Колочава; маршрут № 2 та 3 – по р. Сухар від с. Колочава; № 4 – по річці Тереля від біобазису УжНУ у напрямку до с. Колочава; № 5 – від с. Колочава до присілка Горб вздовж дороги.

На теренах Колочавського ПОНДВ виявлено 5 видів земноводних (*S. salamandra*, *L. vulgaris*, *L. montandoni*, *M. alpestris*, *T. cristatus*) з чотирьох родів, однієї родини, та одного ряду. Три види (60 %) занесені до ЧКУ (Наказ..., 2009).

Родина Salamandridae Goldfuss, 1820 – Саламандроподібні. Представлена в межах Колочавського ПОНДВ трьома родами та 5 видами, що становить 83,3 % від загального видового багатства родини в межах Українських Карпат. Три види (60 % видового багатства) включено до Червоної книги України (2009).

Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758) – Саламандра плямиста. Всього спостерігалось 247 особин саламандри на 41 кілометр маршруту, що відповідає 6 особинам на 1 км, або 15,1 особин на га у відповідних біотопах.

Lissotriton vulgaris (Linnaeus, 1758) – Тритон звичайний. Всього обліковано 109 особин на 41 кілометр маршрутів, що відповідає 2,7 особин на 1 км, або 6,7 особин на га у відповідних біотопах.

Lissotriton montandoni (Boulenger, 1880) – Тритон карпатський. 18.6.1973 р., в. оз. Колочавському обліковано 10 особин карпатський тритона на кілометр маршрутів (Щербак, Щербань, 1980: 63). Всього нами обліковано 53 особин на 41 кілометр маршрутів, що відповідає 1,3 особини на 1 км, або 3,2 особини на га у відповідних біотопах.

Mesotriton alpestris (Laurenti, 1768) – Тритон альпійський. Всього обліковано 41 особин на 41 кілометри маршрутів, що відповідає 1 особині на 1 км, або 2,5 особинам на га у відповідних біотопах.

Вид *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) – Тритон гребенястий

Всього обліковано 61 особин на 41 кілометр маршрутів, що відповідає 1,5 особин на 1 км, або 3,7 особин на га у відповідних біотопах.

Негровецьке ПОНДВ. У розрізі Негровецького ПОНДВ дослідження проводилися нами на 5 трансектах довжиною по 1 км. Маршрути № 1, 2, 3, 4 пролягали по чотирьом лівим притокам р. Тереля у межах с. Негровець, починаючи з верхньої); маршрут №5 по правій притоці р. Тереля від с. Негровець.

На теренах Негровецького ПОНДВ виявлено 5 видів земноводних (*S. salamandra*, *L. vulgaris*, *L. montandoni*, *M. alpestris*, *T. cristatus*) з чотирьох родів, однієї родини, та одного ряду. Три види (60 %) занесені до ЧКУ (Наказ..., 2009).

Родина Salamandridae Goldfuss, 1820 – Саламандроподібні. Представлена в межах Негровецького ПОНДВ трьома родами та 5 видами, що становить 83,3 % від загального видового багатства родини в межах Українських Карпат. Три види (60 % видового багатства) включено до Червоної книги України (2009).

Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758) – Саламандра плямиста. Всього спостерігалось 355 особин саламандри на 50 кілометрів маршруту, що відповідає 7,1 особині на 1 км, або 17,8 особин на га у відповідних біотопах.

Вид *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) – Тритон звичайний. Всього обліковано 39 особин на 50 кілометрів маршрутів, що відповідає 0,8 особин на 1 км, або 2 особини на га у відповідних біотопах.

Lissotriton montandoni (Boulenger, 1880) – Тритон карпатський. Всього обліковано 32 особин на 50 кілометрів маршрутів, що відповідає 0,6 особин на 1 км, або 1,6 особин на га у відповідних біотопах.

Mesotriton alpestris (Laurenti, 1768) – Тритон альпійський. Всього обліковано 29 особин на 50 кілометрів маршрутів, що відповідає 0,6 особин на 1 км, або 1,5 особин на га у відповідних біотопах.

Triturus cristatus (Laurenti, 1768) – Тритон гребенястий. Всього обліковано 35 особин на 50 кілометрів маршрутів, що відповідає 0,7 особин на 1 км, або 1,8 особин на га у відповідних біотопах.

Обговорення результатів. Чисельність та щільність популяцій амфібій. У результаті проведених досліджень виявлено 12 видів амфібій з 7 родів, 5 родин та 2 рядів. П'ять видів (42 %) занесені до ЧКУ (Наказ..., 2009).

Домінуючим за чисельністю у НПП "Синевир" видом є *S. salamandra* (3,5 особин на 1 км маршруту; 8,9 особин на га) незначно рідкіснішим є *L. vulgaris* (2,7 особини на 1 км маршруту; 6,7 особин на га). Чисельність *M. alpestris*, *T. cristatus* та *B. variegata* менша (відповідно, 1,98, 1,95 та 1,73 особин на 1 км маршруту; 4,96, 4,87 та 4,33 особин на га). Дос-

татньо чисельний *L. montandoni* (1,06 на км чи 2,64 на га). Спорадично трапляються *R. temporaria*, *R. arvalis*, *H. arborea*, *R. dalmatina* (0,63, 0,41, 0,12 та 0,1 особин на км маршруту, відповідно чи 1,57, 1,02, 0,31 та 0,25 на га). Достатньо рідкісними є *B. bufo* та *B. viridis* (по 0,06 особин на 1 км маршруту; 0,16 особин на га). Усередньому на 1 кілометрі маршруту НПП "Синевир" трапляються 14,3 особин амфібій

різних видів, що рівне 35,8 особинам на 1 га.

Таксономічне багатство та різноманіття батрахофауни. Інвентаризація батрахофауни Національного природного парку "Синевир" у минулому не проводилася. На підставі отриманих даних проведено оцінку показників таксономічного багатства та різноманіття угруповань на даний час у межах Національного природного парку "Синевир" (Табл. 2.).

Таблиця 2.

**Оцінка таксономічного багатства і різноманіття батрахофауни
Національного природного парку "Синевир"**

ПОНДВ	Кількість таксонів за рангами				Сума таксонів	Різноманіття, H' (біт)
	вид	рід	родина	ряд		
Синевир-Полянське ПОНДВ	5	4	1	1	11	0,19
Остріцьке ПОНДВ	5	4	1	1	11	0,19
Чорноріцьке ПОНДВ	5	4	1	1	11	0,19
Синевирське ПОНДВ	12	7	5	2	26	0,22
Квасовецьке ПОНДВ	5	4	1	1	11	0,19
Колочавське ПОНДВ	5	4	1	1	11	0,19
Негровецьке ПОНДВ	5	4	1	1	11	0,19
НПП "Синевир"	12	7	5	1	25	0,20

Таксономічне багатство батрахофауни рівне 25; таксономічне різноманіття (H') 0,2 біт. Найвищими дані показники є у межах Синевирського ПОНДВ (Сума таксонів – 26; H' – 0,22 біт).

Видове різноманіття та структура асоціацій. Загалом еудомінантами у асоціаціях амфібій Національного природного парку "Синевир" виступають *S. salamandra* (24,7 %), *L. vulgaris* (18,7 %), *M. alpestris* (13,8 %), *T. cristatus* (13,6 %), *B. variegata* (12,1 %); домінантом - *L. montandoni* (7,4 %); субдомінантами - *R. temporaria* (4,4 %), *R. arvalis* (2,9 %); субрецендентами є *H. arborea* (0,9 %), *R. dalmatina* (0,7 %), *B. viridis* (0,5 %), *B. bufo* (0,4 %) (Табл. 3.). Індекс домінування (1/e) складає 1,32 за вирівняності за частотою (e) – 0,76. Видове різноманіття (H') рівне 2,91; кількість видів 12.

Синевир-Полянське природоохоронне науково-дослідне відділення

Еудомінантами у асоціаціях амфібій Синевир-Полянського ПОНДВ Національного природного парку "Синевир" виступають *S. salamandra* (44,6 %), *L. vulgaris* (21,1 %), *L. montandoni* (16,2 %), *T. cristatus* (13,5 %); субдомінантом - *M. alpestris* (4,6 %). Індекс домінування (1/e) складає 1,67 за вирівняності за частотою (e) – 0,6. Видове різноманіття (H') рівне 2,01; кількість видів 5.

Остріцьке природоохоронне науково-дослідне відділення

Еудомінантами у асоціаціях амфібій Остріцького ПОНДВ Національного природного парку "Синевир" виступають *S. salamandra* (63,9 %), *L. vulgaris* (10,9 %), *L. montandoni*

(10,4 %); домінантами - *M. alpestris* (7,5 %), *T. cristatus* (7,3 %). Індекс домінування (1/e) складає 2,24 за вирівняності за частотою (e) – 0,45. Видове різноманіття (H') рівне 1,65; кількість видів 5.

Чорноріцьке природоохоронне науково-дослідне відділення

Еудомінантами у асоціаціях амфібій Чорноріцького ПОНДВ Національного природного парку "Синевир" виступають: *L. vulgaris* (33,8 %), *M. alpestris* (31,9 %), *T. cristatus* (28,2 %); Субдомінантом - *L. montandoni* (4,4 %); рецендентом - *S. salamandra* (1,6 %). Індекс домінування (1/e) складає 2,98 за вирівняності за частотою (e) – 0,34. Видове різноманіття (H') рівне 1,86; кількість видів 5.

Синевирське природоохоронне науково-дослідне відділення.

Еудомінантами у асоціаціях амфібій Синевирського ПОНДВ Національного природного парку "Синевир" виступають: *B. variegata* (36,5 %), *S. salamandra* (14,9 %), *R. temporaria* (13,2 %); домінантами - *R. arvalis* (8,6 %) та *L. montandoni* (8,5 %); субдомінантами - *L. vulgaris* (4,6 %), *T. cristatus* (3,8 %), *H. arborea* (2,6 %), *M. alpestris* (2,6 %), *R. dalmatina* (2,11 %); рецендентами - *B. viridis* (1,37 %) та *B. bufo* (1,33 %). Індекс домінування (1/e) складає 1,15 за вирівняності за частотою (e) – 0,87. Видове різноманіття (H') рівне 2,87; кількість видів 12.

Квасовецьке природоохоронне науково-дослідне відділення.

Еудомінантами у асоціаціях амфібій Чорноріцького ПОНДВ Національного природного парку "Синевир" вис-

тупають: *S. salamandra* (56,1 %) та *L. vulgaris* (24,7 %); домінантами - *M. alpestris* (8,4 %), *T. cristatus* (6,2 %); субдомінантом - *L. montandoni* (4,7 %). Індекс домінування (1/е) складає 2,15 за вирівняності за частотою (е) – 0,47. Видове різноманіття (H') рівне 1,72; кількість видів 5.

Колочавське природоохоронне науково-дослідне відділення. Еудомінантами у асоціаціях амфібій Колочавського ПОНДВ Національного природного парку "Синевир" виступають: *S. salamandra* (48,3 %) та *L. vulgaris* (21,3 %), *T. cristatus* (11,9 %), *L. montandoni* (10,4 %); домінантом - *M. alpestris* (8 %). Індекс домінування (1/е) складає 1,84 за вирівняності за частотою (е) – 0,54. Видове різноманіття (H') рівне 1,98; кількість видів 5.

Негровецьке природоохоронне науково-

дослідне відділення. Еудомінантом у асоціаціях амфібій Негровецького ПОНДВ Національного природного парку "Синевир" виступає *S. salamandra* (72,5 %); домінантами - *L. vulgaris* (7,9 %), *T. cristatus* (7,1 %), *L. montandoni* (6,5 %), *M. alpestris* (5,9 %). Індекс домінування (1/е) складає 2,36 за вирівняності за частотою (е) – 0,42. Видове різноманіття (H') рівне 1,4; кількість видів 5.

Зміни структури асоціацій амфібій Національного природного парку "Синевир". Аналізуючи результати досліджень структури асоціацій амфібій у межах НПП "Синевир", з'ясовано, що вона зазнає певних часових коливань (Рис. 1). При цьому змінюються і показники видового багатства та різноманіття.

Таблиця 3.

Оцінка видового багатства і різноманітності асоціацій земноводних
Національного природного парку "Синевир"

Природоохоронне науково-дослідне відділення	Кількість видів	Видове різноманіття, H' (біт)	Вирівняність за частотою, е	Індекс домінування, 1/е	Домінант (% у вибірці)
Синевир-Полянське ПОНДВ	5	2,01	0,60	1,67	<i>S. salamandra</i> (44,6 %), <i>L. vulgaris</i> (21,1 %), <i>L. montandoni</i> (16,2 %), <i>T. cristatus</i> (13,5 %).
Остріцьке ПОНДВ	5	1,65	0,45	2,24	<i>S. salamandra</i> (63,9 %), <i>L. vulgaris</i> (10,9 %), <i>L. montandoni</i> (10,4 %).
Чорноріцьке ПОНДВ	5	1,86	0,34	2,98	<i>L. vulgaris</i> (33,8 %), <i>M. alpestris</i> (31,9 %), <i>T. cristatus</i> (28,2 %)
Синевирське ПОНДВ	12	2,87	0,87	1,15	<i>B. variegata</i> (36,5 %), <i>S. salamandra</i> (14,9 %), <i>R. temporaria</i> (13,2 %)
Квасовецьке ПОНДВ	5	1,72	0,47	2,15	<i>S. salamandra</i> (56,1 %), <i>L. vulgaris</i> (24,7 %)
Колочавське ПОНДВ	5	1,98	0,54	1,84	<i>S. salamandra</i> (48,3 %), <i>L. vulgaris</i> (21,3 %), <i>T. cristatus</i> (11,9 %), <i>L. montandoni</i> (10,4 %)
Негровецьке ПОНДВ	5	1,40	0,42	2,36	<i>S. salamandra</i> (72,5 %), <i>L. vulgaris</i> (7,9 %)
НПП "Синевир"	12	2,91	0,76	1,32	<i>S. salamandra</i> (24,7 %), <i>L. vulgaris</i> (18,7 %), <i>M. alpestris</i> (13,8 %), <i>T. cristatus</i> (13,6 %), <i>B. variegata</i> (12,1 %).

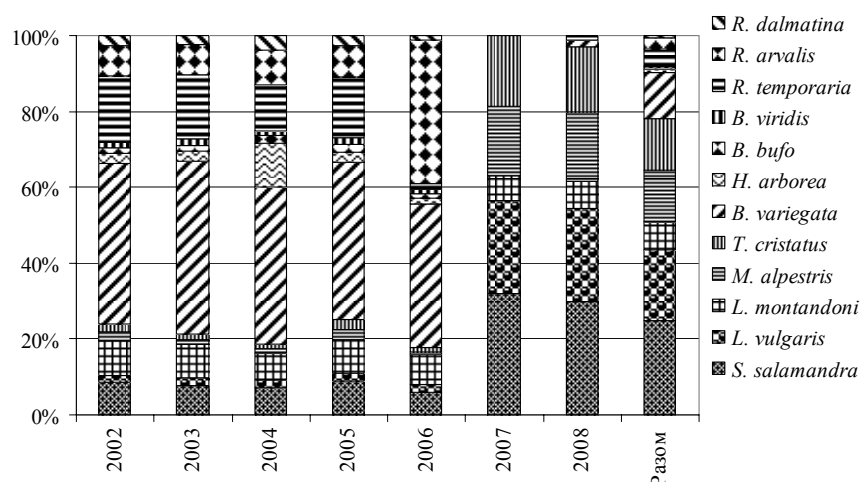


Рис. 1. Зміни структури асоціацій амфібій Національного природного парку "Синевир" у часі

Аналізуючи наведені матеріали, відмітимо, що попри значні коливання видового багатства асоціацій амфібій у часі (від 5 видів (2007 р.) до 12 (всі інші роки) субдомінанти та домінанти залишаються незмінними.

Багатство батрахофауни. Частка видів, що

занесені до Червоної книги України (Наказ..., 2009) становить 42 % (*S. salamandra*, *L. montandoni*, *M. alpestris*, *B. variegata*, *R. dalmatina*) таким чином індекс багатства фауни (I) рівень 2,08 (Табл. 4.) (Протасов, 2002).

Таблиця 4.

Рейтинг природоохоронних науково-дослідних відділень Національного природного парку "Синевир" за показниками видового багатства.

Природоохоронне науково-дослідне відділення	Всього видів, абс.	Видів з ЧКУ [15], абс. (а)	Частка видів з ЧКУ [15] (b)	Індекс багатства, I=ab
Синевир-Полянське ПОНДВ	5	3	0,60	1,80
Остріцьке ПОНДВ	5	3	0,60	1,80
Чорноріцьке ПОНДВ	5	3	0,60	1,80
Синевирське ПОНДВ	12	5	0,42	2,08
Квасовецьке ПОНДВ	5	3	0,60	1,80
Колочавське ПОНДВ	5	3	0,60	1,80
Негровецьке ПОНДВ	5	3	0,60	1,80
НПП "Синевир"	12	5	0,42	2,08

Інше значення індексу багатства фауни (I) характерне для окремих природоохоронних науково-дослідних відділень НПП "Синевир", так у Синевир-Полянському ПОНДВ виявлено 5 видів з них 3 включені до ЧКУ (*S. salamandra*, *L. montandoni*, *M. alpestris*); частка видів з ЧКУ=60 %, I=1,8; у Остріцькому ПОНДВ виявлено 5 видів з них 3 включені до ЧКУ (*S. salamandra*, *L. montandoni*, *M. alpestris*); частка видів з ЧКУ=60 %, I=1,8; у Чорноріцькому ПОНДВ виявлено 5 видів з них 3 включені до ЧКУ (*S. salamandra*, *L. montandoni*, *M. alpestris*); частка видів з ЧКУ=60 %, I=1,8; у Квасовецькому ПОНДВ виявлено 5 видів з них 3 включені до ЧКУ (*S. salamandra*, *L. montandoni*, *M. alpestris*); частка видів з ЧКУ=60 %, I=1,8; у Колочавському ПОНДВ виявлено 5 видів з них 3 включені до ЧКУ (*S. salamandra*, *L. montandoni*, *M. alpestris*); частка видів з ЧКУ=60 %, I=1,8; у Негровецькому ПОНДВ виявлено 5 видів з них 3 включені до ЧКУ (*S. salamandra*, *L. montandoni*, *M. alpestris*); частка видів з ЧКУ=60 %, I=1,8; у Синевирському ПОНДВ виявлено 12 видів з них 5 включені до ЧКУ (*S. salamandra*, *L. montandoni*, *M. alpestris*, *B. variegata*, *R. dalmatina*); частка видів з ЧКУ=42 %, I=2,08.

Висновки

Результати проведеного нами дослідження дозволяють нам сформулювати такі загальні висновки щодо складу та динаміки фауни НПП "Синевир":

1. Контрольний список видів амфібій, створений на основі аналізу літературних джерел, вивчення та перевизначення музейних колекцій, об-

робки результатів оригінальних польових досліджень, нараховує 12 видів з 7 родів, 5 родин та 2 рядів.

2. Домінуючим за щільністю у НПП "Синевир" видом є *S. salamandra* (3,5 особин на 1 км маршруту; 8,9 особин на га) незначно рідкіснішим є *L. vulgaris* (2,7 особини на 1 км маршруту; 6,7 особин на га). Чисельність *M. alpestris*, *T. cristatus* та *B. variegata* менша (відповідно, 1,98, 1,95 та 1,73 особин на 1 км маршруту; 4,96, 4,87 та 4,33 особин на га). Достатньо чисельний *L. montandoni* (1,06 на км чи 2,64 на га). Спорадично трапляються *R. temporaria*, *R. arvalis*, *H. arborea*, *R. dalmatina* (0,63, 0,41, 0,12 та 0,1 особин на км маршруту, відповідно чи 1,57, 1,02, 0,31 та 0,25 на га). Достатньо рідкісними є *B. bufo* та *B. viridis* (по 0,06 особин на 1 км маршруту; 0,16 особин на га). Усередньому на 1 кілометрі маршруту НПП "Синевир" трапляються 14,3 особин амфібій різних видів, що рівне 35,8 особинам на 1 га.

3. Таксономічне багатство батрахофауни рівне 25; таксономічне різноманіття (H') 0,2 біт. Найвищими дані показники є у межах Синевирського ПОНДВ (Сума таксонів – 26; H' – 0,22 біт).

4. У асоціаціях амфібій Національного природного парку "Синевир" за відносною чисельністю, еудомінантами є *S. salamandra* (24,7 %), *L. vulgaris* (18,7 %), *M. alpestris* (13,8 %), *T. cristatus* (13,6 %), *B. variegata* (12,1 %). Індекс домінування (1/e) складає 1,32 за вирівняності за частотою (e) – 0,76. Видове різноманіття (H') рівне 2,91; кількість видів 12.

5. Фауна амфібій НПП "Синевир" включає 5

вид, занесених до «Червоної книги України» (Наказ..., 2009), що становить 42 % від загально-го числа всіх зареєстрованих видів.

6. Природоохоронні науково-дослідні відділення мало різняться за видовим багатством. Середнє значення кількості видів для одного ПОНДВ складає 6 видів проти 12 видів загального списку батрахофауни НПП "Синевир".

7. На території НПП "Синевир" охороняється 66,6 % (12 з 18 видів) регіонального таксономічного багатства амфібій та 60 % (з 20) видового складу всієї батрахофауни України, що є одним з найбільших показників серед усіх об'єктів природнозаповідного фонду України.

Подяки. Висловлюємо вдячність за всебічну допомогу та підтримку у роботі директору НПП "Синевир" І. С. Дербаку та заступнику директора Ю. Ю. Тюху.

Список літератури

1. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных [Текст] / В. Р. Хейер, М. А. Доннелли, Р. В. Мак Дайермид, и др.; под общ. ред. В. Р. Хейер – Москва: КМК, 2003. – 380 с.
2. Коли, Г. Анализ популяций позвоночных [Текст] / Г. Коли; пер. с англ. Е. П. Крюковой. – М.: Мир, 1979. – 364 с.

3. Куртяк, Ф. Ф. Уніфікація бальних оцінок та аналіз змін чисельності амфібій на території Закарпатської низовини та передгір'їв [Текст] / Ф. Ф. Куртяк // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2004 – № 15: Зоологія. – С. 115–122.

4. Літопис природи НПП "Синевир" [Текст] /

с. Синевир. т. 15–17 за 2004–2007 рр. (рукописи).

5. Наказ Міністерства охорони навколишнього природного середовища України "Про затвердження переліків видів тварин, що заносяться до Червоної книги України (тваринний світ), та видів тварин, що виключені з Червоної книги України (тваринний світ)" [Текст] / № 313 від 17.06.2009 р.

6. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях [Текст] / Ю. А. Песенко; – М.: Наука, 1982. – 287 с.

7. Протасов, А. А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология [Текст] / А. А. Протасов; Киев: Академперіодика, 2002. – 105 с.

8. Рідкісні й зникаючі види земноводних Карпат в умовах антропогенного впливу [Текст] / В. Я. Гаспо, А. М. Місюра, А. І. Вінников та ін. // Науковий вісник Ужгородського університету (Серія "Біологія"). – 2001. – № 9. – С. 282 – 284.

9. Щербак, Н. Н., Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат [Текст] / Н. Н. Щербак, М. И. Щербань; – К.: Наукова думка, 1980. – 268 с.

10. Щербань, М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Закарпатья (Систематико – экологический обзор) [Текст]: дис...канд. биол. наук / М. И. Щербань. – К., 1976. – 146 с.

AMPHIBIOUS THE NATIONAL NATURAL PARK "SINEVIR" OF THE TRANSKARPATHIAN REGION (UKRAINE).

L. Krul'ko, F. Kurtyak

Taking of inventory of amphibians of NPP "Sinevir" is First conducted. The checklist of amphibians counts 12 species. It is rotined that on territory of NPP "Sinevir" is guarded 66,6 % (12 from 18 kinds) regional taxonomical riches of amphibians and 60 % specific composition of amphibians of Ukraine which is one of largest indexes among all of objects fund of Ukraine.

Keywords: NPP "Sinevir", amphibians, specific riches, associations.

Одержано редколегією 19.04.2010 р.

ОНТОГЕНЕТИЧНІ ВІДМІННОСТІ КЛІТИННОГО СКЛАДУ ГЕМОЛІМФИ МОЛЮСКІВ РОДИНИ HELICIDAE

В.К. Ракочий

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, вул. Л. Українки 25, м. Чернівці, 58012

e-mail: yelina-rakochii@rambler.ru

Досліджували онтогенетичні аспекти внутрішньовидової мінливості клітинного складу гемолімфи 7 видів наземних молюсків родини *Helicidae* (*Helix pomatia* L., *H. lutescens* Rssm., *H. albescens* Rssm., *H. lucorum* L., *Eobania vemiculata* Mull., *Cepaea hortensis* Mull., *C. vindobonensis* Fer.). Визначали процентне співвідношення гемоцитів різних груп; для кількісної оцінки міnorних фракцій (БГ та ЕГ) вираховували частоти їх зустрітваності. Виявлено онтогенетичні відмінності клітинного складу гемолімфи, які полягають у достовірно нижчій кількості десмобластів та вищих частотах зустрітваності міnorних фракцій гемоцитів у статевозрілих тварин у порівнянні з субадультними.

Ключові слова: гемолімфа, гемоцити, *Helicidae*

Вступ. Аналіз внутрішньовидової мінливості морфологічних та функціональних ознак дозволяє сформулювати уявлення про популяційну структуру видів, виявити особливості локальних та географічних чинників середовища існування, які відіграють роль факторів природного відбору та формують фенотиповий обрис популяції, спричиняючи селективний вплив як на окремі особини, так і на групи в цілому. Впродовж останніх десятиріч з'явилася низка робіт, які підтверджують перспективність використання молюсків як об'єктів моніторингу стану природних та антропогенно трансформованих біогеоценозів (Снегин, 2010), зокрема, показана залежність деяких гістологічних параметрів від умов середовища (Ушева и др., 2006; Wooton, Pipe, 2003), проте роботи, присвячені оцінці кількісних та якісних змін клітинних елементів гемолімфи одиничні (Adamowicz, Bolaczek, 2003). Вміст гемоцитів у гемолімфі невеликий (близько 2 % її об'єму), проте вони виконують низку важливих функцій, таких як фагоцитоз, «аглотинація» (яка відбувається виключно за рахунок гемоцитів, оскільки більшість молюсків не має розчинених у плазмі факторів згортання крові) та екскреція і транспорт поживних речовин (Стадниченко, 2004). Хоча велике значення гемоцитів доведено, донині не існує єдиної їх класифікації. На основі класифікації А.П. Стадниченко (Стадниченко, 2004) та О.О. Заварзіна (Горишина, 1990) нами було виділено 5 типів клітин гемолімфи *Helicidae*: десмобласти (ДБ), базофільні (БГ) та еозинофільні (ЕГ) гранулоцити, базофільні (МЦб) та еозинофільні (МЦе) мікроцити (Ракочий, 2009) та охарактеризовано їх основну фракцію (Ракочий, Хлус, 2009). Метою даної роботи було дослідження онтогенетичних відмінностей клітинного складу гемолімфи молюсків родини *Helicidae* (Gastropoda: Pulmonata: Geophila).

Об'єкт і методи. Матеріалом для дослідження була гемолімфа статевозрілих (ad) та субадультних (sad) молюсків 7 видів наземних молюсків, що належать до 3-х родів родини *Helicidae*: *Helix pomatia* L., *H. lutescens* Rssm., *H. albescens* Rssm., *H. lucorum* L., *Eobania vemiculata* Mull., *Cepaea hortensis* Mull., *C. vindobonensis* Fer. Молюсків збирали в природних та антропогенно трансформованих біотопах у період активної життєдіяльності (квітень-жовтень) у 2008-2009 рр. (табл.). Усього досліджено 872 особини (440 статевозрілих та 432 субадультних).

Гемолімфу отримували шляхом уколу стерильною голкою в ногу молюска. Мазки виготовляли, як описано раніше, та забарвлювали за методом Горєва, адаптованим нами до об'єкту досліджень (Ракочий, Громик, 2009). Дослідження гемоцитарного складу гемолімфи проводили з використанням біокулярного мікроскопу «МИКМЕД-5». Для визначення процентного співвідношення гемоцитів різних груп підраховували по 100 клітин в 10 полях зору мікроскопа. Статистичну обробку здійснювали загальноживаними методами варіаційної статистики з використанням програм Excel 2007, NCSS 97 та Statistica 6.0. Критичний рівень значущості при перевірці статистичних гіпотез приймали рівним 0,05.

Результати та їх обговорення. Для оцінки онтогенетичної мінливості гемоцитарного складу гемолімфи хеліцид досліджували тварин двох вікових груп: статевозрілих та субадультних. Перша складалася з молюсків, які досягли статевої зрілості, друга – з тварин 3-го року життя, які досягнуть статевої зрілості впродовж поточного вегетаційного сезону.

Відносна кількість ДБ у гемолімфі як статевозрілих, так і субадультних тварин виявилася високою і коливалась в межах 82-97 % та 91-99 %

Таблиця

Характеристика досліджених вибірок молюсків

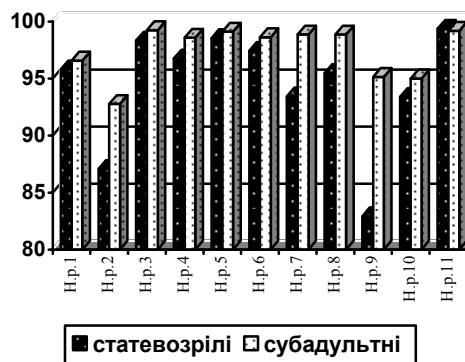
Шифр вибірки	Місце збору	Час збору	Характеристика біотопу	вікова група, об'єм вибірки (n)
<i>H. pomatia</i>				
Н.р.1	Околиці м. Новодністровськ, Сокирянський р-н, Чернівецька обл.	04.2008	Лісонасадження на схилах берегів р. Дністер	ad (n=28) sad (n=15)
Н.р.2	Околиці с. Макарівка, Кельменецький р-н, Чернівецька обл.	06.2008	Берег р. Дністер; трав'янисто-рідкочагарникова рослинність	ad (n=15) sad (n=15)
Н.р.3	там само	06.2008	Занедбаний фруктовий сад (вишні, яблуні, груші, шовковиця) із трав'янистою рослинністю	ad (n=25) sad (n=25)
Н.р.4	там само	06.2009	те ж	ad (n=16) sad (n=20)
Н.р.5	Околиці с. Долишній Шепіт, Вижницький р-н, Чернівецька обл.	07.2009	Відкрита галявина у лісі з трав'янисто-чагарниковою рослинністю	ad (n=16) sad (n=20)
Н.р.6	Околиці с. Чорнівка, Новоселицький р-н, Чернівецька обл.	06.2009	Старий зруб; деревна рослинність з переважанням молодих буків	ad (n=15) sad (n=14)
Н.р.7	Околиці с. Ясени, Сторожинецький р-н, Чернівецька обл.	04.2009	Схили яру; переважно – деревна рослинність та куші	ad (n=8) sad (n=10)
Н.р.8	м. Чернівці	06.2009	г. Цецино; буково-грабовий ліс на схилі	ad (n=17) sad (n=14)
Н.р.9	Околиці с. Бережанка, Лановецький р-н, Тернопільська обл.	09.2008	Перелogi; трав'янисто-чагарникова рослинність	ad (n=26) sad (n=7)
Н.р.10	Околиці с. Розтоки, Косівський р-н, Івано-Франківська обл.	05.2009	Деревна рослинність з переважанням верби	ad (n=13) sad (n=4)
Н.р.11	м. Мінськ	07.2009	Пам'ятка культури «Роша»; деревні насадження з чагарниковим та трав'янистим ярусами	ad (n=11) sad (n=12)
<i>H. lutescens</i>				
Н.1.1	Околиці с. Макарівка, Кельменецький р-н, Чернівецька обл.	06.2008	Перелogi; трав'яниста рослинність	ad (n=14) sad (n=26)
Н.1.2	там само	06.2008	Занедбаний фруктовий сад (вишні, яблуні, груші, шовковиця) із трав'янистою рослинністю	ad (n=10) sad (n=13)
Н.1.3	там само	06.2009	те ж	ad (n=10) sad (n=19)
Н.1.4	м. Хотин, Чернівецька обл.	05.2009	Хотинська фортеця; трав'яниста рослинність вздовж фортечного муру	ad (n=12) sad (n=7)
Н.1.5	Околиці с. Лашківка, Кіцманський р-н, Чернівецька обл.	04.2010	Заплава річки; трав'яниста рослинність	ad (n=33) sad (n=26)
Н.1.6	м. Чернівці	08.2008	Парк «Жовтневий»; ксеротермний схил із залишками старого яблуневого саду; злаки, лопух, кропива	ad (n=33) sad (n=26)
Н.1.7	Околиці с. Грубно, Сокирянський р-н, Чернівецька обл.	05.2009	Урочище «Васьківський ліс»; листяний ліс із добре вираженим підліском та трав'янистим ярусом	ad (n=7) sad (n=5)
<i>H. albescens</i>				
Н.а.1	м. Миколаїв, р-н «Намив»	10.2008	Парк культури та відпочинку «Ліски»; різнотрав'я, деревний ярус: сосна кримська, робінія, платан	ad (n=12) sad (n=17)
Н.а.2	там само	05.2009	те ж	ad (n=16) sad (n=40)
Н.а.3	м. Судак, АР Крим	08.2009	г. Алчак; ксеротермні умови, трав'яниста рослинність біля підніжжя, поодинокі дерева робінії та луху сріблястого	ad (n=16) sad (n=25)
Н.а.4	Околиці с. Маяк, АР Крим	06.2009	Ксерофітна трав'яниста рослинність	ad (n=6) sad (n=14)
Н.а.5	м. Керч, АР Крим	06.2009	Ксеротермні схили г. Мітридат; трав'яниста рослинність	ad (n=7) sad (n=6)
Н.а.6	Околиці с. Курортне, АР Крим	06.2009	Берег оз. Чокрак; трав'яниста рослинність	ad (n=12) sad (n=8)
<i>H. lucorum taurica</i>				
Н. luc.	Карадаський природний заповідник НАН України, АР Крим	06.2009	Ксеротермні схили, вкриті трав'янистою рослинністю	ad (n=10) sad (n=6)
<i>C. vindobonensis</i>				
С.в.	м. Чернівці, р-н заводу «Гравітон»	05.2008	Перелogi; трав'янисті схили з переважанням злаків та поодинокими кущами	ad (n=21) sad (n=11)
<i>C. hortensis</i>				
С.н.	м. Львів	05.2009	Чагарникова рослинність (міське озеленення)	ad (n=11) sad (n=22)
<i>E. vemiculata</i>				
Е.в.	Карадаський природний заповідник НАН України, АР Крим	06.2009	Ксеротермні схили, вкриті трав'янистою рослинністю	ad (n=10) sad (n=6)

відповідно. Даний показник є маловаріабельним (Сv не перевищують 10 %, а найчастіше коливаються в межах 2-5 %). У більшості досліджених вибірок відносна кількість ДБ у статевозрілих тварин була вищою, ніж у субадультних, хоча вірогідні відмінності спостерігалися лише для молюсків з шести популяцій (рис. 1). Вважається, що вони є неспецифічними клітинами, які не втрачають здатності до проліферації і за необхідності диференціюються в інші типи гемоцитів.

БГ та ЕГ – наступні за кількістю фракції клітин. Гранулоцити обох типів зустрічаються не на кожному мазку. Ймовірно, це пов'язано зі специфічністю функцій спеціалізованих гемоцитів, серед яких основне місце належить захисній та транспортній. Показано, що БГ та ЕГ беруть участь в імунологічних механізмах захисту тварин при трематодній інвазії (Юрлова, 2000). При цьому основними реакціями клітинного імунного механізму є фагоцитоз та капсулоутворення, що відбуваються за участю цих типів клітин. Окрім цього, гуморальні фактори захисту також безпосередньо пов'язані з гемоцитами: аглютиніни реєструються не лише в гемолімфі, а й на поверхні її клітин. Гемоцити також є місцем синтезу лізоциму – важливого антибактеріального компонента гемолімфи молюсків (Савинов, 2005). Зважаючи на це, можна припустити, що у гемолімфі здорових тварин, які населяють біотопи зі сприятливими умовами, кількість спеціалізованих гемоцитів є невисокою та може збільшуватись в разі інвазії паразитів, захворювання або ж під впливом абіотичних факторів.

Оскільки пряма кількісна оцінка онтогенетичних відмінностей відносного вмісту БГ та ЕГ неможлива, для виявлення кількісних відмінностей згаданих типів гранулоцитів вираховували їх частоти зустрітваності в популяції (окремо для кожної вікової групи), користуючись ф-перетворенням Фішера, з наступним переходом до оцінки частот. Виявилось, що частоти зустрітваності БГ у різних вікових групах *H. pomatia* достовірно розрізнялися для більшості досліджених вибірок (рис. 2А), проте певної закономірності не виявлено: для трьох популяцій (макарівська, цецинська та бережанська) частоти зустрітваності БГ достовірно вищі у статевозрілих тварин, у молюсків з новодністровської, чорнівської та розтоцької популяцій – у субадультних, а у виноградних слимаків з інших вибірок достовірно не відрізняються. Отже, зміни відносної кількості базофільних гранулоцитів не залежать від вікової групи тварин; найімовірніше, вони пов'язані з фізіологічним станом організму. Водночас, частоти зустрітваності ЕГ у більшості досліджуваних популяцій виявились вірогідно вищими у статевозрілих молюсків у порівнянні з субадультними (рис. 2Б) і лише в чотирьох випадках достовірних відмінностей між показниками не було.

возрілих молюсків у порівнянні з субадультними (рис. 2Б) і лише в чотирьох випадках достовірних відмінностей між показниками не було.



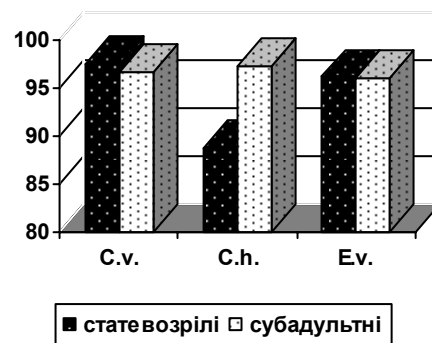
А



Б

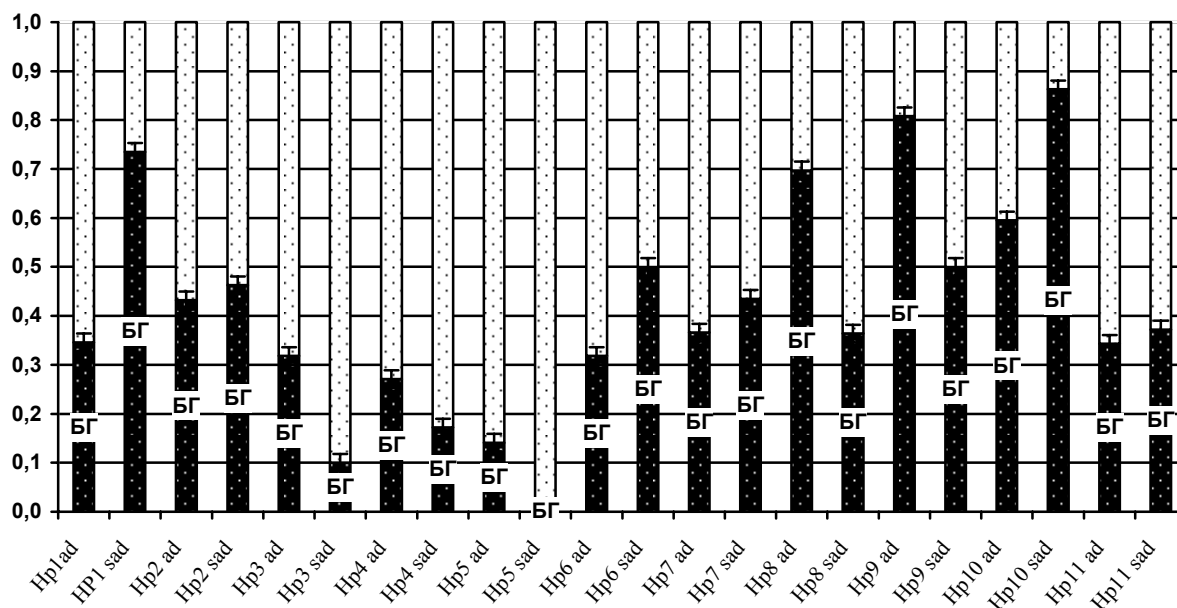


В

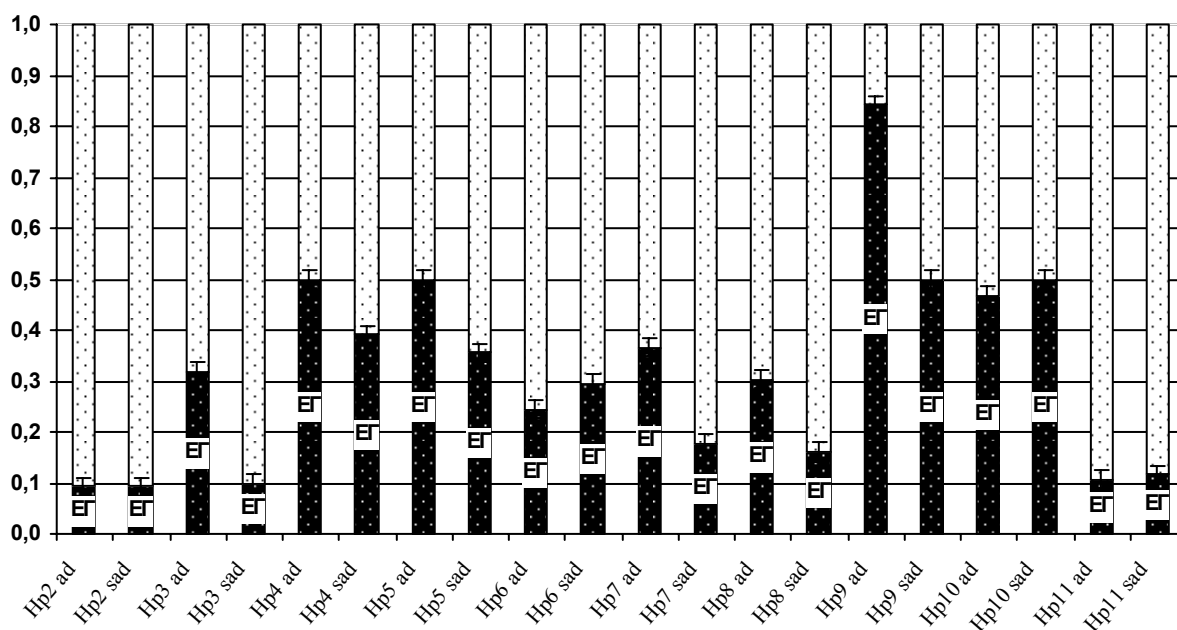


Г

Рис 1. Онтогенетичні відмінності відносної кількості десмопластів: А – *H. pomatia*; Б – *H. lutescens*; В – *H. albescens* та *H. lucorum*; Г – *C. vindobonensis*; *C. hortensis*; *E. vermiculata*



А



Б

Рис. 2. Частоти зустріваності мінорних фракцій гемоцитів *H. rotatia*:
А – базофільні гранулоцити; Б – еозинофільні гранулоцити

Окремо можна виділити виноградних слимаків з Мінська, у яких всі вищезгадані показники (включаючи відносну кількість десмоблатів) виявились практично однаковими в обох вікових групах.

Для частот зустріваності обох фракцій гранулоцитів *H. lutescens* певних закономірних онтогенетичних змін не виявлено, хоча вірогідні відмінності в окремих випадках спостерігалися. В той же час, у *H. albenscens* та *H. lucorum* статево-

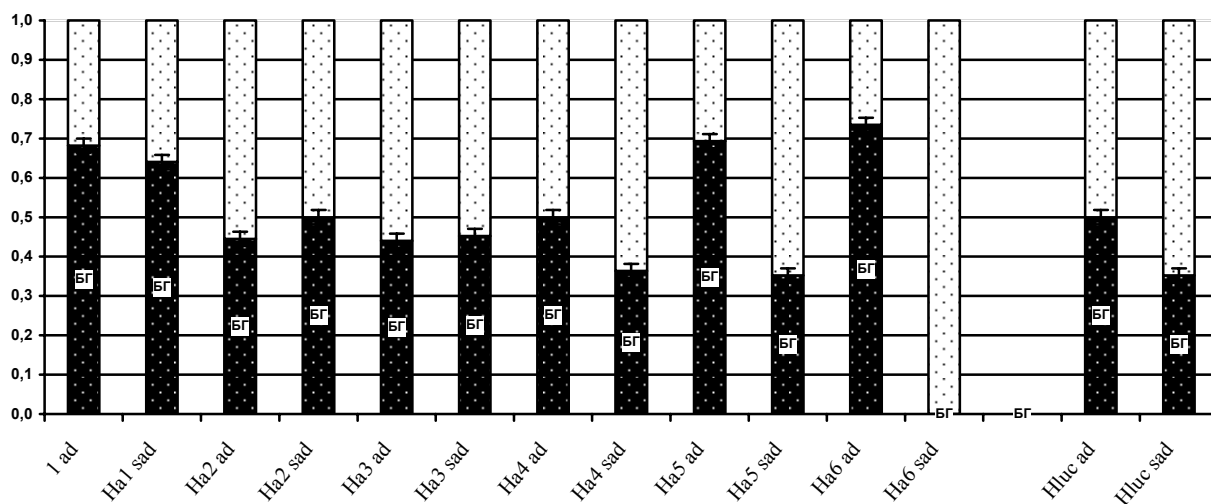
рілі тварини в більшості випадків характеризувалися вірогідно вищими частотами зустріваності як БГ, так і ЕГ (рис. 3).

При оцінці частот зустріваності враховується лише сам факт наявності гемоцитів того чи іншого типу на мазку; на кількість клітин на кожному мазку при цьому не зважають. З огляду на це, для оцінки залежності абсолютної кількості гемоцитів мінорних фракцій від віку тварини аналізували лише ті мазки, на яких вони зустрі-

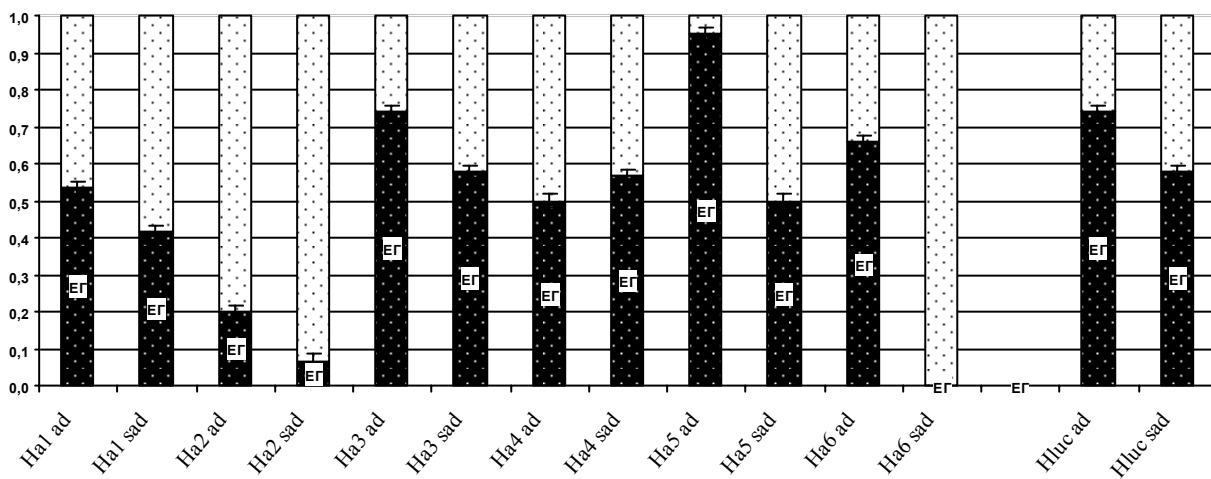
чалися, ігноруючи інші, «порожні». При цьому, для перевірки статистичної гіпотези використовували непараметричний критерій Мана-Уїтні. Аналіз отриманих даних не виявив достовірних відмінностей кількості БГ та ЕГ у статевозрілих та нестатевозрілих моллюсків досліджуваних видів.

МЦб та МЦе зустрічаються на мазках гемолімфи досліджуваних видів хеліцид надзвичайно рідко. Зокрема, серед досліджених вибірок *H. rotatia* МЦб знайдені лише на мазках нестатевозрілих тварин з ясенівської популяції. Частота їх

зустрітваності у тварин даної популяції низька і складає $0,177 \pm 0,016$. МЦб виявлені також у статевозрілих і субадультних *H. lutescens* з чернівецької та макарівської популяцій та у *C. vindobonensis* з Чернівців. В усіх випадках частоти зустрітваності базофільних мікроцитів низькі і не досягають 0,5. Серед тварин досліджених вибірок МЦе спостерігались лише у *H. lutescens* з макарівської популяції. Низька зустрітваність обох фракцій не дозволяє оцінити внутрішньопопуляційну мінливість їх вмісту.



А



Б

Рис. 3. Частоти зустрітваності мінорних фракцій гемоцитів *H. albesens* та *H. lucorum*: А – БГ; Б – ЕГ

Висновки. Отже, можна зазначити, що у досліджених видів хеліцид спостерігаються онтогенетичні відмінності клітинного складу гемолімфи, які полягають у достовірно нижчій відносній кількості десмобластів та вищих частотах

зустрітваності мінорних фракцій гемоцитів у статевозрілих тварин у порівнянні з субадультними.

Список літератури

1. Горишина Е.Н. Сравнительная гистология тканей внутренней среды с основами иммунологии:

- учебное пособие / Е.Г. Горишина, О.Ю. Чача [ред. Заварзина А.А.]. – Л., 1990. – 320 с.
2. Ракочий В.К. Межпопуляционная изменчивость клеточного состава гемолимфы моллюсков рода *Helix* L. запада Украины / В.К. Ракочий, О.А. Громик // Экология, эволюция и систематика животных: Материалы Всероссийской конференции с международным участием, 17-19 ноября 2009г. – Рязань, 2009. – С. 122 – 123.
 3. Ракочий В.К. Морфологічна характеристика десмобластів молюсків надродина Helicoidea / В.К. Ракочий, Л.М. Хлус // Биосфера XXI века: Материалы II всеукраинской конференции молодых ученых, аспирантов, магистрантов и студентов, 1-4 октября 2009 г. – Севастополь, 2009. – С. 40-42.
 4. Ракочий В.К. Особенности биохимического и гемокитарного состава гемолимфы *Sepaea vindobonensis* L. в урболандшафтах / В.К. Ракочий // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: Материалы IV международной научно-практической конференции, 19-20 марта 2009 г. – Тюменский издательский дом, 2009. – С. 289-291.
 5. Савинов А.Б. Новая популяционная парадигма: популяция как симбиотическая самоуправляемая система / А.Б. Савинов // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. – 2005. – Серия Биология, Вып. 1 (9). – С. 181-196.
 6. Снегин Э.А. Оценка состояния популяционных генофондов наземных моллюсков в условиях влияния горно-обогатительных комбинатов на примере *Bradybaena fruticum* Mull. (Gastropoda, Pulmonata) / Э.А. Снегин // Экологическая генетика. – 2010. – Т. 8, № 2. – С. 45-55.
 7. Стадниченко А.П. Прудовиковые и чашечковые (Lymnaeidae, Acroloxidae) Украины / А.П. Стадниченко. – Киев: Центр учебной литературы, 2004. – 327 с.
 8. Ушева Л.Н. Гистопатология пищеварительной железы двусторчатого моллюска *Crenomitilus grayanus* (Dunker, 1853) из юго-западной части залива Петра Великого Японского моря / Л.Н. Ушева, М.А. Ващенко, В.Б. Дуркина // Биология моря. – Т. 32, № 3. – 2006. – С. 197 – 203.
 9. Юрлова Н.И. Анализ взаимоотношений в системе паразит-хозяин (на примере моллюсков и трематод) / Н.И. Юрлова, С.Н. Водяницкая В.В. Глухов // Успехи соврем. биологии. – 2000. – Т. 120., № 6. – С.573–580.
 10. Adamowicz A. Blood cells morphology of the snail *Helix aspersa maxima* (Helicidae) / Anna Adamowicz, Magdalena Bolaczek // Zoologia Poloniae. – 2003. – Vol. 48/1-4. – P. 93-101.
 11. Wooton E.C. Structural and functional characterisation of the blood cells of the bivalve mollusc, *Scrobularia plana* / E.C. Wooton, R.K. Pipe // Fish and shellfish immunology. – 2003. – Vol. 15, Issue 3. – P. 249-262.

ONTOGENETIC DISTINCTIONS OF HAEMOLYMPH HELICIDAE CELLULAR STRUCTURE

V.K. Rakochij

The ontogenetic differences of haemolymph cellular structure of mollusks 7 species of family Helicidae from the natural and urbanized biopriests investigated. A percentage parity of different hemocytes types on dabs defined. For revealing quantitative distinctions of hemocytes minor fractions frequencies of their occurrence was calculated. The ontogenetic differences which are shown reliable smaller quantity of DB and higher frequencies of occurrence BG and EG at adult animals of the majority of the investigated populations are found.

Key words: haemolymph, hemocytes, Helicidae

Одержано редколегією 06.05.2010 р.



УДК 631.45

ВЗАЄМОДІЯ АЛЮМІНІЮ ІЗ ГУМУСОВИМИ КИСЛОТАМИ І КАЛЬЦІЄМ ТА ЇЇ ВПЛИВ НА ЗМІНУ pH ДЕРНОВО-ПІДЗОЛИСТОГО ҐРУНТУ

Ю.Л.ЦАПКО

Національний науковий центр "Інститут ґрунтознавства та агрохімії імені О.Н. Соколовського"
бул. Чайковського 4, м. Харків, 61024, Україна E-mail: TsapkoUL@i.ua

Представлено результати лабораторно-модельних досліджень з вивчення закономірностей взаємодії алюмінію з гумусовими кислотами і кальцієм та її вплив на кислотно-основну рівновагу дерново-підзолистого супіщаного ґрунту. Показано, що ці компоненти ґрунтових систем є важливими складовими кислотно-основних буферних механізмів.

Ключові слова: ґрунти, буферні механізми, гумусові кислоти, вапно, показники буферності, алюміній

Вступ. Розробка ефективних заходів з хімічної меліорації та підвищення родючості кислих ґрунтів тісно пов'язана із подальшим розвитком теоретичних уявлень про природу процесів, які визначають і регулюють кислотно-лужну рівновагу в ґрунтовому середовищі. Кислотність ґрунтів прямо пов'язана із вмістом у них такого важливого антагоністу гідрогену як кальцій. Саме наявність у ґрунті кальцію і, дещо, в меншому ступеню магнію, в основному й визначає перебіг процесів які відповідають за кислотно-основну рівновагу ґрунтових систем. Разом з цим важливими компонентами ґрунтових буферних механізмів, які формують та забезпечують кислотно-основні буферні властивості ґрунтів є алюміній та гумусові кислоти. За розповсюдженістю у земній корі алюміній займає перше місце серед металів і третє взагалі серед інших елементів після кисню та кремнію. Через високу хімічну активність в природі він не зустрічається у вільному стані, хоча у вигляді оксидних, гідроксидних, аморфних, обмінних та інших сполук входить до складу породоутворюючих мінералів, на яких формується ґрунтовий покрив.

Важливим питанням, недостатньо висвітленим у науковій літературі, є питання чому часто з появою рухомого алюмінію гальмується подальше підкислення мінеральних ґрунтів, і які буферні ґрунтові механізми сприяють цьому процесу. Остаточного не з'ясуванням залишається й питання щодо впливу продуктів взаємодії алюмінію з гумусовими кислотами на зміну ґрунтової кислотності. Акцентуючи увагу на цих положеннях, ми в даній роботі зосередили зусилля на з'ясуванні ролі процесів взаємодії алюмінію із гумусовими речовинами та кальцієм на зміну pH

ґрунтового середовища.

Об'єкт і методи. У лабораторно-модельних експериментах досліджували вплив алюмінію і гумусових кислот на зміну pH дерново-підзолистого ґрунту.

Вплив продуктів взаємодії алюмінію з гумусовими кислотами (комплексних органічних сполук) на кислотно-лужну рівновагу ґрунтового середовища вивчали у лабораторно-модельних дослідках на дерново-підзолистому супіщаному ґрунті (досліди 1 та 2). Перший дослід проведено за такою схемою: 1) Контроль; 2) Алюміній – сульфат алюмінію із розрахунку 24,6 мг Al на 100 г ґрунту; 3) Алюміній – сульфат алюмінію із розрахунку 24,6 мг Al на 100 г ґрунту + гумінові кислоти; 4) Алюміній – сульфат алюмінію із розрахунку 24,6 мг Al на 100 г ґрунту + фульвокислоти. Активна кислотність становила 4,9 одиниць pH. Гумусові кислоти були вилучені з чорнозему опідзоленого за методом [8] і внесені відповідно до схеми дослідів, по 50 мг на стакан у вигляді водного розчину. При цьому водні розчини гумінових кислот (ГК) і фульвокислот (ФК) мали pH відповідно 3,0 та 3,6. Ґрунт разом з алюмінієм, гуміновими кислотами і фульвокислотами ретельно перемішували і компостували у термостаті при температурі 30°C протягом 15 діб. Активність іонів гідрогену фіксували в день закладки досліду та на 5-й, 10-й та 15-й дні.

Другий дослід виконано на тих же варіантах, як і у першому модельному досліді з відміною у вихідному рівні pH ґрунту. Тут ґрунт штучно підкислили до pH 3,5.

Вивчення впливу штучної алюмінізації та дії кальцію на кислотно-основну буферну здатність

дерново-підзолистого супіщаного ґрунту проведено у третьому досліді. У першому варіанті (фон) внесено повне мінеральне добриво $N_{150}P_{90}K_{150}$. У другому варіанті до фону додали алюміній у вигляді сульфату алюмінію із розрахунку 24,6 мг на 100 г ґрунту. Третій варіант був аналогічний другому з додаванням вапна (карбонат кальцію) в кількості, еквівалентній внесенню із розрахунку 5 т/га.

Усі лабораторно-модельні досліді проведено в склянках на 0,7 кг у трьох повторностях. Показники рН-буферності гумусових кислот отримано за графічними моделями їх буферності відповідно ДСТУ 4456:2005 “Якість ґрунту. Метод визначення кислотно-основної буферності ґрунту”.

Результати і їх обговорення. Добре відомо, що утворення ґрунтової кислотності і механізми її проявлення обумовлені біогеохімічними процесами, які відбуваються за участю твердої фази ґрунту, рослин, мікроорганізмів, органічних кислот, в тому числі і гумусових речовин. З іншого боку, значний вплив на встановлення кислотно-лужної рівноваги в ґрунтах безумовно має і такий домінуючий в складі ґрунту елемент, як алюміній [3]. Відомо, що рухомий алюміній з’являється у ґрунтовому розчині при підкисленні ґрунту нижче ізоелектричної точки, яка у більшості ґрунтів знаходиться при рН біля 4,5 [1]. Природно виникає питання, чому з появою рухомого алюмінію часто гальмується подальше підкислення мінеральних ґрунтів і які ґрунтові механізми сприяють цьому. Зрозуміло, що одними амфотерними властивостями алюмінію та його похідних (оксидів та гідроксидів) пояснити ці процеси недостатньо, тим більше у таких складних біологічних об’єктах, як ґрунти.

У першому досліді на варіанті контролю кислотно-основна рівновага була природною, а його активна кислотність становила 4,9-5,0 (табл. 1).

Таблиця 1
Зміна рН дерново-підзолистого ґрунту під впливом алюмінію та гумусових кислот

Варіанти	рН водн.			
	1 доба	5 доба	10 доба	15 доба
Контроль	4,9	4,9	4,9	5,0
Алюміній	4,4	4,4	4,5	4,6
Al + ФК	4,5	4,4	4,5	4,7
Al + ГК	4,7	4,7	4,6	4,7

Під впливом внесеного алюмінію наприкінці першої доби кислотність значно підвищилась, відповідно відбулось зниження рН з 4,9 до 4,4 одиниць.

Гумусові кислоти активно нейтралізують підкислюючу дію алюмінію. Так, внесення до ґрунту разом з алюмінієм препаратів фульвокислот

дещо уповільнює зниження рН ґрунтового розчину. Тобто, у порівнянні з контролем, наприкінці першої доби спостерігається зниження рН на 0,4 одиниці. Внесення разом з алюмінієм препаратів гумінових кислот ще більше гальмує підкислення ґрунтового розчину. Так при цьому засвідчено зниження рН ґрунту у порівнянні з контролем лише на 0,2-0,3 одиниці.

З часом відбувається поступове підлугування ґрунтового розчину і ґрунт завдяки процесам саморегуляції та самовідтворення поступово наближається до вихідного стану за рівнем рН.

Ще більш виражена буферна дія гумусових кислот щодо підкислюючої дії алюмінію спостерігалася нами при штучному підкисленні дерново-підзолистого ґрунту до 3,5 одиниць рН (рис. 1).

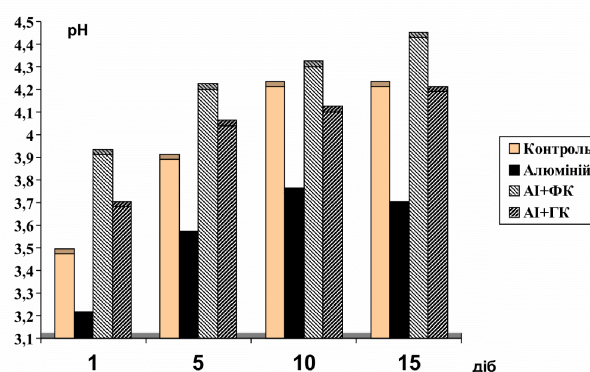


Рис. 1. Вплив добавок алюмінію і гумусових кислот на зміну рН штучно підкисленого ґрунту

Як і у попередньому досліді, варіант контролю порівнювали з варіантом, у якому було внесено до ґрунту алюміній, а також варіантами із добавками алюмінію разом із гумусовими кислотами.

Треба відмітити, що в проведених дослідіх нейтралізуюча кислотність фульвокислот була вищою, ніж гумінових кислот. Висока буферна дія фульвокислот щодо алюмінію пояснюється їх більшою спорідненістю з іонами цього елементу на відміну від гумінових кислот; останні, як відомо, значно активніше утворюють органіо-мінеральні сполуки з кальцієм.

Отримані результати свідчать про те, що стримуюча дія гумусових кислот щодо підкислення ґрунтового розчину виявилась настільки високою, що їх ґрунтові розчини з алюмінієм в перші п’ять діб набули навіть більше значення рН порівняно з контролем.

За нашою думкою це свідчить про те, що гумусові кислоти зв’язують не тільки штучно внесений алюміній, але й навіть той ґрунтовий алюміній, який з’явився у ґрунтовому розчині при підкисленні ґрунту.

Висока буферна дія ФК щодо алюмінію пояснюється їх більшою спорідненістю з іонами

алюмінію на відміну від ГК, які значно активніше утворюють органо-мінеральні сполуки з кальцієм.

Треба зауважити, що такий потужний високозарядний іон, як алюміній, у вільному стані в ґрунтовому середовищі практично не існує, через утворення стійкого полімерного гідроокису. Проте гумусові кислоти здатні розчиняти гідроксид алюмінію, частково заміщаючи гідроксиди і утворюючи біля іонів $Al(H_2O)_3^{+3}$ органічну оболонку. Крім цього, алюмінію притаманні властивості утворювати з гумусовими кислотами дуже міцні органо-мінеральні комплекси [2, 4, 6, 10]. Зрозуміло, що алюміній в цих сполуках знаходиться у внутрішній частині і нездатний до обмінних реакцій, тобто втрачає свої кислотоутворюючі функції.

З погляду на те, що перебіг ґрунтових процесів: протонізації-депротонізації, алюмінізації-деалюмінізації, насичення кальцієм та декальцинації найбільш об'єктивно можна оцінювати за буферними характеристиками, в цьому напрямку нами були проведені відповідні дослідження.

Для визначення впливу алюмінізації та деалюмінізуючої дії кальцію на кислотно-основну буферну здатність, нами було проведено модельний дослід на дерново-підзолистому супіщаному ґрунті з використанням добавок алюмінію та кальцію на фоні внесення повного мінерального добрива (табл. 2).

Таблиця 2
Зміна показників рН-буферності дерново-підзолистого супіщаного ґрунту під впливом добавок алюмінію та кальцію.

Варіанти	Буферна ємність, бали		Коефіцієнт буферної асиметрії	Загальний оціночний показник буферності ґрунту, бали
	БЄл	БЄк		
Контроль N ₁₅₀ P ₉₀ K ₁₅₀ – фон	45	19	0,40	38
Фон + Al ₂ (SO ₄) ₃	53	16	0,47	42
Фон + Al ₂ (SO ₄) ₃ + + CaCO ₃	57	32	0,28	64

Діагностику кислотно-основної буферної здатності дерново-підзолистого супіщаного ґрунту здійснювали за такими показниками: буферна ємність в позитивному (лужному) крилі – БЄл, у балах; буферна ємність у від'ємному (кислотному) крилі – БЄк, у балах; коефіцієнт буферної асиметрії – КБА; загальний оціночний показник буферності – ЗОПБ, у балах [9].

Як ми бачимо з таблиці, добавка до фону солі алюмінію у порівнянні з контролем підвищує

буферну ємність у лужному плечі з 45 до 53 балів і знижує його у кислотному плечі, що свідчить про підкисляючу дію цієї сполуки на ґрунт. Втім, ЗОПБ за рахунок збільшення буферної ємності у лужному інтервалі навантажень збільшується лише на 4 бали порівняно з контролем. Цей факт цілком можна було вважати як позитивний, якби одночасно не відбувалось підвищення КБА, що сигналізує про деяке погіршення самовідтворних та саморегулюючих властивостей у ґрунтовій системі.

Позитивна дія карбонату кальцію чітко простежується через збільшення показників буферної ємності як у лужному, так і в кислому інтервалах навантажень, зменшенні коефіцієнту буферної асиметрії і підвищенні загального оціночного показника буферності.

Отже, оцінка якісних змін дерново-підзолистого ґрунту за показниками кислотно-основної буферності свідчить, що вапно ефективно буферить надлишкову концентрацію алюмінію.

Як зазначено в роботі [7], у вапнованому ґрунті, при розчиненні вапна у ґрунтовому розчині утворюються карбонат-іони, які гідролізуються з утворенням гідроксил- і бікарбонат-іонів. Гідроксил-іони нейтралізують обмінну кислотність, а також іони гідрогену слабких кислот з утворенням води.

Справа в тому, що при внесенні вапна у ґрунті збільшується концентрація кальцію у ґрунтовому розчині, що сприяє утворенню гідроксоалюмінію алюмінію наприклад $Ca^{+2}[Al(OH)_4]_2^-$, $Ca^{+2}[Al(OH)_5]_2^-$ до утворення гідроксоалюмінатів з максимальною валентністю аніону $Ca_3[Al(OH)_6]_2^{-3}$. За умов дисоціації вказаних комплексів аніони гідроксоалюмінію можуть бути нейтралізаторами кислотності шляхом зв'язування катіонів гідрогену [7].

Установлена позитивна дія вапна при штучному насиченні дерново-підзолистого супіщаного ґрунту катіоном алюмінію на фоні внесення мінеральних добрив має важливе практичне значення при розробці системи агрозаходів, які пов'язані з окультурюванням кислих і дуже кислих ґрунтів з домінуючим негативним впливом катіонів алюмінію.

Отже, розглянуті компоненти ґрунтових систем, а саме алюміній, кальцій та гумусові кислоти є важливими складовими кислотно-основних буферних механізмів, що регулюють їх кислотно-основну рівновагу.

Висновки. Визначено важливу роль гумусових кислот у саморегуляції кислотно-основного режиму ґрунтів, яка полягає у їх здатності утворювати з алюмінієм стійкі алюмо-гуматні комплекси, що призводить не тільки до гальмування

процесів підкислення ґрунту, але й до часткової нейтралізації його кислотності. За показниками кислотно-основної буферності встановлено позитивна дія вапна щодо нейтралізації надлишкового алюмінію при штучному насиченні дерново-підзолистого супіщаного ґрунту цим катіоном.

Список літератури.

1. Александрова А.М. О природе почвенной кислотности /А.М.Александрова, Н.К. Крупський, Ю.В. Дараган // Почвоведение. – 1983. – № 3. – С. 34-43.
2. Александрова Л.Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации / Александрова Л.Н. – Л.: Наука, 1980. – 288 с.
3. Зонн С. В. Алюминий. Роль в почвообразовании и влиянии на растения / Зонн С.В., Травлеев А.П. - Днепропетровск: Изд-во ДГУ, 1992. – 224 с
4. Левашкевич Г.А. Взаимодействие гумусовых кислот с гидроокисями железа и алюминия. / Г.А. Левашкевич // Почвоведение. – 1966. – № 4. – С. 58-65.
5. Мискиджян С.П. Введение в современную теорию кислот и оснований / Мискиджян С.П., Тарновский А.Д. – К.: Высшая школа, 1979. – 152 с.
6. Назаренко И.И. Окультуривание подзолистых оглеенных почв / Назаренко И.И. - М.: Наука, 1981. – 489 с.
7. Огороков В.В. О механизме и эффективности взаимодействия извести с кислыми почвами. / В.В. Огороков // Агрохимия. – 2004. – № 7. – С.11-21.
8. Орлов Д.С. Практикум по химии гумуса / Орлов Д.С., Гришина Л.А. – М.: МГУ, 1981. – 272 с.
9. Трускавецький Р.С. Оціночні показники кислотно-основної буферності ґрунтів / Р.С.Трускавецький, Ю.Л.Цапко // Агрохімія і ґрунтознавство. - 2003. - Вип. 64. - С. 12-16.
10. Цапко Ю.Л. Вплив алюмінію на кислотно-основну рівновагу ґрунту / Ю.Л. Цапко // Вісник аграрної науки. – 2007. – № 10. –С. 12-15.

INTERACTION OF ALUMINIUM VIA HUMIC ACIDS AND CALCIUM AND ITS INFLUENCE UPON THE PH CHANGE IN SOD-PODZOLIC SOIL

U.L.Tsapko

The results are presented of the laboratory-model investigations on the characteristics of aluminium via humic acids and calcium interaction and its influence upon the acid-base balance of sod-podzolic loamy sand soil. Those components of soil system are shown as the important parts of the acid-base buffer capacity mechanisms.

Key words: soils, buffer capacity mechanisms, humic acids, lime, buffer capacity indexes, aluminium

Одержано редколегією 14.05.2010



**БОРИС-ВСЕВОЛОД КОСТЯНТИНОВИЧ
ТЕРМЕНА**

(24.03.1932 – 17.02.2010)

17 лютого 2010 року на 78 році життя перестало битися серце Бориса-Всеволода Костянтиновича Термена - відомого вченого, дендролога, доктора біологічних наук, професора кафедри ботаніки та охорони природи Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича.

Борис Костянтинович народився 24 березня 1932 року в м. Чернівці в учительській сім'ї. У 1947 році після семирічного навчання в Чернівецькій середній школі №9 вступив до Сторожинецького лісового технікуму, по закінченні якого працював за фахом у лісовому господарстві краю. Відслужив армійську строкову службу. У 1963 році закінчив лісгосподарський факультет Української сільськогосподарської академії (м. Київ), отримавши кваліфікацію інженера лісового господарства, але потяг до наукової діяльності привів його ще до закінчення навчання в академії у Чернівецький університет, де Б.К.Термена пройшов шлях від наукового співробітника до директора Ботанічного саду.

У перші роки праці у Ботанічному саду наукові інтереси Бориса Костянтиновича стосувалися вивчення біології плодоношення деревних інтродуцентів Буковини, що стало основою захищеної у 1970 році дисертації на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук (науковий керівник – д.б.н., професор А.М.Мауринь).

Очолюючи Ботанічний сад, він підтримував тісні зв'язки з співробітниками провідних наукових установ України та колишнього СРСР, що сприяло вибору актуальних напрямків наукових досліджень з інтро-

дукції та акліматизації рослин і дало можливість Ботанічному саду отримати статус наукової установи. Наукові дослідження наступних років були присвячені вивченню інтродукованої дендрофлори Карпат і Західного Поділля, розробці наукових основ інтродукції перспективних видів й ефективних способів їх розмноження з метою впровадження у практику зеленого будівництва. Результатом цих досліджень стала дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук (1984 р.), а започаткований напрям наукових досліджень з прогнозу успішності інтродукції на основі математичного моделювання приніс Б.К.Термені світове визнання. Під його керівництвом сформувалася школа науковців-дендрологів, захищено 8 кандидатських дисертацій.

Наукову діяльність Борис Костянтинович успішно поєднував з навчальною, виховною, природоохоронною та громадською роботою. Протягом 1986 – 2003 років він очолював кафедру ботаніки Чернівецького університету, був ректором університету “Природа”, членом Президії міського товариства охорони природи та членом науково-технічної ради з охорони природи при міськвиконкомі, керував Чернівецьким відділенням Українського ботанічного товариства. За активну наукову та природоохоронну діяльність Б.К.Термена нагороджений бронзовою медаллю ВДНГ СРСР, а також грамотами республіканської та обласної рад з охорони природи.

Відданий своїй професії, Борис Костянтинович створив колектив науковців, які доклали чимало зусиль до створення інтродукційного генофонду Ботанічного саду та популяризації знань про різноманіття флор інших регіонів. Як науковцю йому були притаманні принциповість, скрупульозність, чесність, велика працездатність та відповідальність.

Борис Костянтинович є автором понад 100 наукових праць з проблем інтродукції деревних рослин у західних регіонах України, співавтором “Конспекту флори Північної Буковини” (1992), монографії “Біоекологічні аспекти прогнозування інтродукції деревних рослин” (1998), навчального посібника “Охорона та раціональне використання природних ресурсів” (2005) та автором посібників “Деревні рослини” (1987), “Лісознавство з основами лісівництва” (2005).

Борис Костянтинович був всебічно розвинутою, інтелігентною людиною, великим патріотом України і цікавим співрозмовником, наділений почуттям тонкого гумору. Володіючи вокальними здібностями, тривалий час був хористом чоловічої капели викладачів та співробітників університету.

Його життєвий шлях є прикладом служіння науці, відданості ідеалам честі, добра та справедливості.

Світла пам'ять про Бориса Костянтиновича Термену – науковця, наставника, вченого, порядну людину – назавжди збережеться у серцях друзів, колег та учнів.

*О.І. Турлай, М.І.Виклюк, М.О.Кравців,
О.М.Ванзар, В.В. Буджак.*

РЕЦЕНЗІЯ
НА НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК МАРТИНЕНКО О.І. «МЕТОДИ МОЛЕКУЛЯРНОЇ
БІОТЕХНОЛОГІЇ: ЛАБОРАТОРНИЙ ПРАКТИКУМ» ЗА НАУКОВОЮ РЕДАКЦІЄЮ ЧЛЕН-
КОРЕСПОНДЕНТА НАН УКРАЇНИ ПРОФЕСОРА ГОВОРУНА Д.М.

На сьогоднішній день біотехнологія по праву займає гідне місце серед біологічних наук, а її практичні досягнення важко переоцінити. Небезпідставно цю наукову галузь виокремлено в окремий напрям підготовки фахівців в системі сучасної вищої освіти в Україні. У багатьох вищих навчальних закладах, які готують фахівців з біологічних, агрономічних, медичних спеціальностей нині читають курси біотехнології, відкриті аспірантура та докторантура за цією спеціальністю, створено кафедри та факультети біотехнології. В цьому аспекті необхідність навчального посібника з молекулярної біотехнології для вищих навчальних закладів є нагальною потребою для України. Разом з тим, в сучасних умовах відсутнього бурхливого розвитку вітчизняної біотехнологічної науки відчувається значний дефіцит українськомовної науково-методичної літератури з даної спеціальності, особливо високоякісних практикумів, покликаних забезпечити підготовку висококваліфікованих фахівців.

Рецензований навчальний посібник, на наш погляд, є досить ґрунтовною та вдалою навчально-методичною працею, оскільки спрямований на вирішення чи не найскладнішого завдання у підготовці фахівців-біотехнологів – сприяти опануванню практичними методами. Цілком очевидно, що використання класичних біохімічних та молекулярно-біологічних методів не дозволяє задовольнити зростаючий попит на біологічно активні речовини різного призначення, в тому числі на сучасні лікарські засоби, ферменти, антибіотики, полімери, і тому дедалі більшої актуальності набуває розробка високоефективних наукоємних технологій рекомбінантних ДНК, клітинної інженерії та трансгенозу. Методологія цих новітніх напрямів суттєво відрізняється від класичної біотехнології і передбачає цілеспрямовану перебудову клітини-продуцента введенням в її геном функціонуючих генів, здатних успадковуватися. Навчальний посібник покликаний забезпечити безпомилковий вибір експериментальних підходів та сприяти їхньому високоякісному застосуванню, що безумовно, забезпечуватиме успіх будь якого біотехнологічного проекту.

Навчальний посібник складається зі вступу, 6 розділів та додатків. Кожен із розділів присвячений конкретним методам сучасної молекулярної біотехнології і містить теоретичні відомості, регламент проведення лабораторних робіт та рекомендації щодо оптимізації вирішення поставлених завдань.

У навчальному посібнику доступно і науково викладені методи молекулярної біотехнології по Біологічні системи. Т. 2, Вип. 2. 2010

отриманню окремих колоній мікроорганізмів та проведення їх кількісного дослідження, застосування сучасних методів перенесення генетичного матеріалу у бактерійні клітини-реципієнти, виділення та аналіз якісних препаратів нуклеїнових кислот з біологічних об'єктів, ідентифікація трансформованих клітин та аналіз рекомбінантних ДНК гібридизаційними тестами. Кожний розділ завершується питаннями для самоперевірки та переліком рекомендованої літератури, в якому представлені як вітчизняні так і зарубіжні сучасні методичні першоджерела.

Розділ 1 навчального посібника присвячений методам отримання чистої культури мікроорганізмів, як необхідному етапові створення штамів продуцентів. У розділі 2 наведено теоретичні відомості про способи горизонтального перенесення генетичного матеріалу у бактерій, а також представлено практикуми по проведенню кон'югації і трансформації штамів *E.coli*. Третій-четвертий розділи представляють сучасні методи отримання та аналізу препаратів нуклеїнових кислот з різних експериментальних об'єктів. Головну увагу приділено методам одержання плазмідної ДНК, геномної еукаріотної ДНК, отримання препаратів сумарної РНК, методам визначення концентрації та якості отриманих препаратів, а також їхньому застосуванню у молекулярному клонуванні. Розділ 5 являє собою виклад методів селекції генетично модифікованих клітин та скринінгу клітин, що містять рекомбінантні ДНК. У 6-му розділі представлено методи гібридизації нуклеїнових кислот як методичний спосіб вирішення фундаментальних питань та практичних завдань.

В цілому рецензований посібник є сучасним і вкрай необхідним навчальним та науковим виданням. За стилем викладу, фактичним матеріалом та якістю ілюстрацій це видання є в певній мірі практичною енциклопедією сучасних знань у царині молекулярної біотехнології. Практикум дозволить не лише готувати спеціалістів у галузі сучасної біотехнології, але прислужиться для підвищення рівня знань студентам, аспірантам, науковцям та викладачам.

Декан факультету біології, екології та біотехнології Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, завідувач кафедри біохімії та біотехнології, доктор біологічних наук, професор, Заслужений діяч науки і техніки України

Марченко М.М.

Доцент кафедри біохімії та біотехнології Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, кандидат біологічних наук

Шмараков І.О.

ЗМІСТ

БІОХІМІЯ, БІОТЕХНОЛОГІЯ, МОЛЕКУЛЯРНА ГЕНЕТИКА

Г.П. КОПИЛЬЧУК, О.М. ВОЛОШУК, М.М. МАРЧЕНКО СУКЦИНАТДЕГІДРОГЕНАЗНА АКТИВНІСТЬ МІТОХОНДРІЙ ПЕЧІНКИ ПОПЕРЕДНЬО ОПРОМІНЕНИХ ЩУРІВ-ПУХЛИНОНОСІВ ЗА ДІЇ ЛІПОСОМНОЇ ФОРМИ БКУ	G.P. KOPYL'CHUK, O.M. VOLOSCHUK, M./M. MARCHENKO SUCCINATE DEHYDROGENASE ACTIVITY IN LIVER OF PRELIMINARY IRRADIATED RATS WITH A TUMOR UNDER LIPOSOMAL BCU ACTION	3
С.В.СТЕПАНЮК, В.Г.НАЙДЬОНОВ, М. П.ВУДМАСКА, В.Г.ПІЛІПЕНКО, В.В.ГЕРМАН, Н.Я.СПІВАК РАЗРАБОТКА ДИАГНОСТИЧЕСКОГО ТЕСТА ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ВИРУСА ГРИППА А (H5N1)С ПРИМЕНЕНИЕМ МЕТОДА МУЛЬТИПЛЕКСНОГО REAL-TIME RT-PCR	S.STEPANIUK., V.NAIDENOV, M.VUDMASKA, V.PILIPENKO, V.GERMAN, N.SPIVAK DEVELOPMENT DIAGNOSTIC TEST TO DETECT AVIAN INFLUENZA VIRUS (H5N1) USING MULTIPLEX REAL-TIME RT-PCR	6
Ю.М. ДАВИДЮК, Т.М. СТОЛЯР, Р.А. ВОЛКОВ МОЛЕКУЛЯРНА ОРГАНІЗАЦІЯ ЗОВНІШНЬОГО ТРАНСКРИБОВАНОГО СПЕЙСЕРА 35S РДНК <i>SOLANUM VILLOSUM</i> MILL.	Y.M. DAVIDJUK, T.M. STOLIAR, R.A. VOLKOV MOLECULAR ORGANIZATION OF THE 5' EXTERNAL TRANSCRIBED SPACER REGION OF 35S RDNA OF <i>SOLANUM VILLOSUM</i> MILL.	12
І.М. ДОЛІБА, Н.О. ДІДЕНКО, І.І. ПАНЧУК УЧАСТЬ КАТАЛАЗИ ТА АСКОРБАТ ПЕРОКСИДАЗИ ТЮТЮНУ У СТРЕСОВІЙ ВІДПОВІДІ НА ДІЮ ІОНІВ КАДМІЮ	I.M. DOLIBA, N.O. DIDENKO, I.I. PANCHUK INVOLVMENT OF CATALASE AND ASCORBAT PEROXIDASE OF TOBACCO IN RESPONSE TO CADMIUM STRESS	16

ЕКОЛОГІЯ

О.Я.БУЗДЫГАН, О.В.ВАРХОЛ АГРОЕКОЛОГІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ЕДАФОТОПІВ ЛУЧНИХ ЕКОСИСТЕМ ПЕРЕДГІРСЬКОГО ТА ГІРСЬКОГО РЕГІОНІВ ЧЕРНІВЕЦЬКОЇ ОБЛАСТІ	O.Y.BUZHIDYGAN, O.V.VARKHOL GRASSLANDS EDATOPE AGROECOLOGICAL PROPERTIES OF THE FOOTHILL' AND MOUNTAIN RANGES OF CHERNIVTSI REGION	22
М.М.ВАКЕРИЧ, В.І.НІКОЛАЙЧУК ФІТОАКТИВНІСТЬ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ, ЇХ СПОЛУК ТА МЕХАНІЗМИ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ДО ДАНОГО АБІОТИЧНОГО ФАКТОРА	M.M.VAKERICH, V.I. NIKOLAYCHUK PHYTOACTIVITY OF HEAVY METALS AND THEIR COMPOUNDS: MECHANISMS OF PLANT RESISTANCE TO THE ABIOTIC FACTOR.	26
Ю. Л. КУЛЬБАЧКО, О. А. ДИДУР, А. Е. ПАХОМОВ АККУМУЛЯЦИЯ ЖЕЛЕЗА И НИКЕЛЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ПОДСТИЛКИ ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ РЕКИ САМАРЫ ДНЕПРОВСКОЙ	YU. L. KULBACHKO, O. A. DIDUR, O. Y. PAKHOMOV THE ACCUMULATION OF IRON AND NICKEL BY REPRESENTATIVES OF LEAF-LITTER INVERTEBRATES OF NATURAL FLOODED FORESTS OF THE SAMARA DNEPROVSKAYA	31
В. С. ТЕПЛУК ВПЛИВ ХИЖАКІВ ТА РИБ НА ДИНАМІКУ ПОПУЛЯЦІЙ ПРЕІМАГНАЛЬНИХ ФАЗ РОЗВИТКУ МОШОК	V. S. TEPLUK INFLUENCE OF PREDATORS AND FISHES IS ON DYNAMICS OF POPULATIONS IMMATURE STAGES DEVELOPMENT OF BLACKFLIES	37

БОТАНІКА. ЗБЕРЕЖЕННЯ БІОТИ І БІОРЕСУРСІВ

Б.Г. ПРОЦЬ, А. ДРЕШЕР РОЛЬ ЧИННИКІВ ПРИ ПОШИРЕННІ ІНВАЗІЙНОГО ВИДУ РОСЛИН <i>IMPATIENS GLANDULIFERA</i> ROYLE НА ЗАКАРПАТТІ	B. PROTS AND A. DRESCHER THE ROLE OF DISPERSAL AGENTS FOR THE SPREAD OF INVASIVE PLANT <i>IMPATIENS GLANDULIFERA</i> ROYLE IN THE TRANS-CARPATHIA	42
М.В. ВЕЛИЧКО АПОМІКТИЧНІ ВИДИ У ФЛОРИ ЧИВЧИНСЬКИХ ГІР (УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ)	M.V. VELICHKO APOMICTIC SPECIES IN THE FLORA OF CHYVCHYNSKI MOUNTAINS (UKRAINIAN CARPATHIANS)	47
С.В. ГУЦМАН, В.О. ВОЛОДИМИРЕЦЬ ЕКОЛОГІЧНИЙ І БІОМОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗИ ФЛОРИ МІСТ ПОЛІСЬКОЇ ЧАСТИНИ РІВНЕНСЬКОЇ ОБЛАСТІ	S.V. HUTSMAN, V.O. VOLODYMYRETS' ECOLOGICAL AND BIOMORPHOLOGICAL ANALYSES OF THE FLORA OF CITIES POLISKY PART RIVNE REGION	52
С.М. ЗИМАН, Н.Г. ДРЕМЛЮГА, О.В. БУЛАХ АНАЛІЗ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ З УЧАСТЮ ВИДІВ <i>CAMPANULA</i> L. В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ	S.M. ZIMAN, N.G. DREMLIUGA, O.V. BULAKH ANALYSIS OF THE PLANT COMMUNITIES WITH PARTICIPATION OF <i>CAMPANULA</i> L. SPECIES IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS	56
М.А. КАЗЕМІРСЬКА, І.І. ЧОРНЕЙ ВІКОВА ТА ПРОСТОРОВА СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ <i>FRITILLARIA MONTANA</i> HOPPE У ПРУТ-ДНІСТРОВСЬКОМУ МЕЖИРІЧчі	M.A. KAZEMIRSKA, I.I. CHORNEY THE AGE AND SPACE STRUCTURE OF POPULATIONS <i>FRITILLARIA MONTANA</i> HOPPE BETWEEN PRUT AND DNISTER RIVERS	62
О.А. КРЕЦУЛ, В.М. ДЖУРАН АНАЛІЗ ФЛОРИ УРОЧИЩА "ДІБРОВА", ЯК ПЕРСПЕКТИВНОЇ ТЕРИТОРІЇ ДЛЯ РОЗШИРЕННЯ НПП "БІЛООЗЕРСЬКИЙ"	O.A. KRETSUL, V.M. DGURAN ANALYSIS OF FLORA OF NATURAL BOUNDARY OF "DIBROVA", AS TO PERSPECTIVE TERRITORY FOR EXPANSION OF NPP "BELOOZERSKIY"	67
А. А. КУЗЕМКО, Ю. А. ВАШЕНЯК ПОДІЛЬСЬКИЙ РЕФУГІУМ БОРЕАЛЬНОЇ ФЛОРИ: СУЧАСНИЙ СТАН РОСЛИННОГО ПОКРИВУ ТА ЗАВДАННЯ ОХОРОНИ	A. A. KUZEMKO, YU. A. VASHENYAK REFUGIUM OF BOREAL FLORA IN PODILLIA: CURRENT STATE OF VEGETATION COVER AND THE TASKS OF CONSERVATION	73
А.І.ТОКАРЮК <i>HELLEBORUS PURPURASCENS</i> WALDST.& KIT. (<i>RANUNCULACEAE</i>) У ФЛОРИ ЧЕРНІВЕЦЬКОЇ ОБЛАСТІ	A.I.TOKARYUK <i>HELLEBORUS PURPURASCENS</i> WALDST.& KIT. (<i>RANUNCULACEAE</i>) IN THE FLORA ON THE CHERNIVTSI REGION	78
М.М. ФЕДОРОНЧУК ТАКСОНОМІЧНА ЗНАЧУЩІСТЬ ОЗНАК ТА ОСНОВНІ ТЕНДЕНЦІЇ МОРФОЛОГІЧНОЇ ЕВОЛЮЦІЇ РОДИНИ <i>CARYOPHYLLACEAE</i>	M.M. FEDORONCHUK TAXONOMIC SIGNIFICANCE OF THE SIGNS AND THE MAIN TRENDS OF MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF <i>CARYOPHYLLACEAE</i> FAMILY	83
Л. В. КРУЛЬКО, Ф. Ф. КУРТЯК БАТРАХОФАУНА НАЦІОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКУ "СИНЕВИР"	L. KRUL'KO, F. KURTYAK AMPHIBIOUS THE NATIONAL NATURAL PARK "SINEVIR" OF THE TRANS-CARPATHIAN REGION (UKRAINE).	87
В.К. РАКОЧИЙ ОНТОГЕНЕТИЧНІ ВІДМІННОСТІ КЛІТИННОГО СКЛАДУ ГЕМОЛІМФИ МОЛЮСКІВ РОДИНИ <i>HELICIDAE</i>	V.K. RAKOCHIJ ONTOGENETIC DISTINCTIONS OF HAEMOLYMPH <i>HELICIDAE</i> CELLULAR STRUCTURE	96

ГРУНТОЗНАВСТВО

Ю.Л.ЦАПКО ВЗАЄМОДІЯ АЛЮМІНІЮ ІЗ ГУМУСОВИМИ КИСЛОТАМИ І КАЛЬЦІЄМ ТА ЇЇ ВПЛИВ НА ЗМІНУ pH ДЕРНОВО-ПІДЗОЛИСТОГО ҐРУНТУ	U.L.TSAPKO INTERACTION OF ALUMINIUM VIA HUMIC ACIDS AND CALCIUM AND ITS INFLUENCE UPON THE PH CHANGE IN SOD-PODZOLIC SOIL	102
КОРОТКІ ПОВІДОМЛЕННЯ		
БОРИС-ВСЕВОЛОД КОСТЯНТИНОВИЧ ТЕРМЕНА (24.03.1932 – 17.02.2010)	BORIS-VSEVOLOD KOSTJANTINOVICH TERMENA (24.03.1932 – 17.02.2010)	106
РЕЦЕНЗІЯ НА НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК МАРТИНЕНКО О.І. «МЕТОДИ МОЛЕКУЛЯРНОЇ БІОТЕХНОЛОГІЇ: ЛАБОРАТОРНИЙ ПРАКТИКУМ» ЗА НАУКОВОЮ РЕДАКЦІЄЮ ЧЛЕН-КОРЕСПОНДЕНТА НАН УКРАЇНИ ПРОФЕСОРА ГОВОРУНА Д.М.	THE REVIEW OF THE EDUCATIONAL BOOK MARTYNENKO O.I. «MOLECULAR BIOTECHNOLOGY METHODS: LABORATORY PROTOCOLS» SCIENTIFIC EDITOR GOVORUN D.M.	107

Свідоцтво про державну реєстрацію ДК №891 від 08.04.2002 р.

Підписано до друку 24.11.2010. Формат 60x84/8.
Папір офсетний. Друк різнографічний. Умов. друк. арк. 11,8.
Обл.-вид. арк. 12,7. Зам. 448. Тираж 100.
Друкарня Чернівецького національного університету
58012, Чернівці, вул. Коцюбинського, 2.