МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ І. І. МЕЧНИКОВА

Odesa National University Herald

•

Вестник Одесского
национального университета

•

ВІСНИК ОДЕСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО УНІВЕРСИТЕТУ

Серія: *Біологія*

Науковий журнал
Виходить 2 рази на рік
Серія заснована у липні 2007 р.

Том 19, випуск 2(35) 2014

Одеса
ОНУ
2014

Засновник та видавець:
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова

Редакційна колегія журналу:
І. М. Коваль *(головний редактор)*, О. В. Запорожченко *(заступник головного редактора)*, В. О. Іваниця (*заступник головного редактора)*, С. М. Андрієвський, Ю. Ф. Ваксман, В. В. Глєбов, Л. М. Голубенко, Л. М. Дунаєва, В. В. Заморов, В. Є. Круглов, В. Г. Кушнір, В. В. Менчук, О. В. Сминтина, В. І. Труба, О. В. Тюрін, Є. А. Черкез, Є. М. Черноіваненко

Редакційна колегія серії:
В. О. Іваниця, д.б.н, професор; Б. М. Галкін, д.б.н, професор; Л. М. Карпов, д.б.н, професор; О. М. Слюсаренко, д.б.н, професор; В. П. Стойловський, д.б.н, професор; С. А. Петров, д.б.н, професор; Ф. П. Ткаченко, д.б.н, професор; В. М. Тоцький, д.б.н, професор; Т. О. Філіпова, д.б.н, професор; С. В. Чеботар, д.б.н., член-кор. НАНУ; І. Л. Вовчук, д.б.н.; Л. Б. Котлярова, к.філол.наук, доцент; Б. Г. Александров, д.б.н, професор *(науковий редактор)*; Г. В. Майкова, к.б.н., доцент – *(відповідальний секретар)*

Відповідно до постанови Президії ВАК України №1-05/6 від 14.06.2007 р.
науковий журнал «Вісник Одеського національного університету. Біологія»
входить до Переліку наукових фахових видань України

Українською, російською та англійською мовами

Свідоцтво про державну реєстрацію друкованого засобу інформації
Серія КВ № 11455-328Р від 7.07.2006 р.

Затверджено до друку Вченою радою
Одеського національного університету
імені І. І. Мечникова. Протокол № 8 від 22.04.2014 р.

Адреса редакції: 65082, м. Одеса, вул. Дворянська, 2
Одеський національний університет імені І.І. Мечникова,
Тел: (+380-48) 68-79-32
E-mail:gerald.biology.onu@gmail.ru

© Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, 2014

ЗМІСТ

БІОХІМІЯ

Єршова О. М., Топтіков В. А., Терлецька Я. О., Лавренюк Т. І., Каракис С. Г., Ковтун О. О.

АНТИОКСИДАНТНА АКТИВНІСТЬ ТКАНИН *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) З АКВАТОРІЙ ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОЇ ЧАСТИНІ ЧОРНОГО МОРЯ З РІЗНИМИ ЕКОЛОГІЧНИМИ УМОВАМИ 9

БОТАНІКА

Блінкова О. І.

СИНФІТОІНДИКАЦІЯ РЕКРЕАГЕННИХ ЗМІН ЕКОЛОГІЧНИХ УМОВ ЗАПОВІДНОГО УРОЧИЩА «БОРЖАВА» (ЗАКАРПАТСЬКА НИЗОВИННА ОБЛАСТЬ) 21

Попова О. М.

ГЕОГРАФІЧНИЙ АНАЛІЗ ДЕНДРОФЛОРИ НАЦІОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКУ «ТУЗЛОВСЬКІ ЛИМАНИ»..... 34

ГЕНЕТИКА ТА МОЛЕКУЛЯРНА БІОЛОГІЯ

Січняк О. Л., Васильєв О. А.

СТІЙКІСТЬ ДО БОРОШНИСТОЇ РОСИ ПШЕНИЧНО-ЧУЖОРІДНИХ ГІБРИДІВ ТА БАТЬКІВСЬКИХ ФОРМ 43

ГІДРОБІОЛОГІЯ ТА ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ

Варігін О. Ю., Рибалко О. А.

МІЖРІЧНА МІНЛИВІСТЬ МАКРОЗООБЕНТОСУ ПІВНІЧНОЇ ЧАСТИНИ СУХОГО ЛИМАНУ 53

Топтіков В. А., Тоцький В. М., Алексєєва Т. Г., Ковтун О. А.

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦІАЛУ ОСОБИН РАПАНИ (*RAPANA VENOSA* VALLENCIENNES, 1846) І МІДІЇ (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAMARK, 1819) З ОДНОГО БІОТОПУ..... 61

Тропівська Г. Г., Богатова Ю. І., Курдиш І. К.

РОЗПОДІЛ І МІНЛИВІСТЬ ФОСФАТМОБІЛІЗУВАЛЬНИХ БАКТЕРІЙ І СПОЛУК ФОСФОРУ НА УЗМОР'Ї ДУНАЮ 77

ЗООЛОГІЯ

Делі О. Ф.

ДЕЯКІ ОСОБЛИВОСТІ БІОЛОГІЇ *PARDOSA LUGUBRIS* (WALCKENAER, 1802) (ARANEI, LYCOSIDAE) В ОДЕСЬКІЙ ОБЛАСТІ..... 93

ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ ТА ТВАРИН

Редька І. В.

ОЦІНКА ДИНАМІЧНИХ СИСТЕМ ГОЛОВНОГО МОЗКУ ПРИ ЗОРОВИХ ДИСФУНКЦІЯХ НА ПІДСТАВІ ЕНТРОПІЇ КОЛМОГОРОВА-СІНАЯ 103

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ 112

СОДЕРЖАНИЕ

БИОХИМИЯ

Ершова О. Н., Топтиков В. А., Терлецкая Я. А., Лавренюк Т. И., Каракис С. Г., Ковтун О. А.

АНТИОКСИДАНТНАЯ АКТИВНОСТЬ ТКАНЕЙ *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) ИЗ АКВАТОРИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ С РАЗЛИЧНЫМИ ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ 9

БОТАНИКА

Блинкова Е. И.

СИНФИТОИНДИКАЦИЯ РЕКРЕАЦИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЗАПОВЕДНОГО УРОЧИЩА «БОРЖАВА», ЗАКАРПАТСКАЯ НИЗМЕННАЯ ОБЛАСТЬ 21

Попова Е. Н.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДЕНДРОФЛОРЫ НАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКА «ТУЗЛОВСКИЕ ЛИМАНЫ»..... 34

ГЕНЕТИКА И МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ

Сечняк А. Л., Васильев А. А.

УСТОЙЧИВОСТЬ К МУЧНИСТОЙ РОСЕ ПШЕНИЧНО-ЧУЖЕРОДНЫХ ГИБРИДОВ И РОДИТЕЛЬСКИХ ФОРМ 43

ГИДРОБИОЛОГИЯ И ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ

Варигин А. Ю., Рыбалко А. А.

МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАКРОЗООБЕНТОСА СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ СУХОГО ЛИМАНА 53

Топтиков В. А., Тоцкий В. Н., Алексеева Т. Г., Ковтун О. А.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ОСОБЕЙ РАПАНЫ (*RAPANA VENOSA* VALENCIENNES, 1846) И МИДИИ (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAMARK, 1819) ИЗ ОДНОГО БИОТОПА 61

Тропивская А. Г., Богатова Ю. И., Курдиш И. К.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОСФАТМОБИЛИЗУЮЩИХ БАКТЕРИЙ И СОЕДИНЕНИЙ ФОСФОРА НА ВЗМОРЬЕ ДУНАЯ 77

ЗООЛОГИЯ

Дели О. Ф.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ *PARDOSA LUGUBRIS* (WALCKENAER, 1802) (ARANEI, LYCOSIDAE) В ОДЕССКОЙ ОБЛАСТИ..... 93

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Редька И. В.

ОЦЕНКА ДИНАМИЧЕСКИХ СИСТЕМ ГОЛОВНОГО МОЗГА ПРИ ЗРИТЕЛЬНЫХ ДИСФУНКЦИЯХ НА ОСНОВАНИИ ЭНТРОПИИ КОЛМОГОРОВА-СИНАЯ 103

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ.....112

CONTENTS

BIOCHEMISTRY

Yershova O. M., Toptikov V. A., Terletska Ya. O., Lavrenyuk T. I., Karakis S. G., Kovtun O. O.

ANTIOXIDANT ACTIVITY OF TISSUE *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) FROM THE REGIONS OF THE NORTHWESTERN BLACK SEA DIFFERENT ENVIRONMENTAL CONDITIONS 9

BOTANY

Blinkova O. I.

SYNPHYTOINDICATION REKREATIONAL ECOLOGICAL CHANGES CONDITIONS OF PLANT FORMATION IN PROTECTED AREAS «BORZHAVA", ZAKARPATSKA LOWLAND 21

Popova O. M.

GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF THE NATIONAL PARK "TUZLOVSKIE LIMANY» DENDROFLORA 34

GENETICS AND MOLECULAR BIOLOGY

Sechnyak O. L., Vasiliev O. A.

RESISTANCE TO POWDERY MILDEW OF WHEAT-ALIEN HYBRIDS AND PARENTAL FORMS 43

HYDROBIOLOGY AND GENERAL ECOLOGY

Varigin A. Yu., Rybalko A. A.

INTERANNUAL CHANGEABILITY OF MACROZOOBENTHOS IN THE NORTHERN PART OF THE SUKHOI LIMAN 53

Toptikov V. A., Totsky V. M., Alekseeva T. G., Kovtun O. A.

COMPARATIVE ANALYSIS OF ADAPTIVE POTENTIAL OF RAPA (*RAPANA VENOSA* VALLENCIENNES, 1846) AND MUSSELS (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAMARK, 1819) POPULATIONS FROM ONE BIOTOPE 61

Tropivska G. G., Bogatova Yu. I., Kurdish I. K.

DISTRIBUTION AND VARIABILITY OF PHOSPHATE-MOBILIZING BACTERIA AND PHOSPHOROUS COMPOUNDS IN THE DANUBE COASTAL WATERS 77

ZOOLOGY

Deli O. F.

SOME BIOLOGICAL FEATURES OF *PARDOSA LUGUBRIS* (WALCKENAER, 1802) (ARANEI, LYCOSIDAE) IN ODESA REGION 93

PHYSIOLOGY HUMAN AND ANIMALS

Redka I. V.

EVALUATION OF DYNAMICAL SYSTEMS OF THE BRAIN DURING VISUAL DYSFUNCTIONS ON THE BASIS OF THE KOLMOGOROV-SINAI ENTROPY..... 103

INFORMATION FOR THE AUTHORS 112

БІОХІМІЯ

УДК 594.3(477.74)(262.5)

О. Н. Ершова, к.б.н., старший научный сотрудник
В. А. Топтиков, к.б.н., старший научный сотрудник
Я. А. Терлецкая, младший научный сотрудник
Т. И. Лавренюк, младший научный сотрудник
С. Г. Каракис, старший научный сотрудник
О. А. Ковтун, к.б.н., доцент
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул. Дворянская 2, Одесса 65082, Украина, e-mail: ershova_ok@mail.ru

АНТИОКСИДАНТНАЯ АКТИВНОСТЬ ТКАНЕЙ *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) ИЗ АКВАТОРИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ С РАЗЛИЧНЫМИ ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ

Исследовалось состояние антиоксидантной системы в лейблейновской железе особей *Rapana venosa,* собранных в двух акваториях северо-западной части Чёрного моря, отличающихся гидролого-гидрохимическими и трофическими условиями обитания (Одесский залив и район мыса Тарханкут). Определяли активность супероксиддисмутазы, каталазы, глутатионпероксидазы, глутатионредуктазы, содержание восстановленного глутатиона и малонового диальдегида. Установлено, что активность супероксиддисмутазы и глутатионпероксидазы, а также содержание восстановленного глутатиона и малонового диальдегида у рапан из Тарханкутской акватории были ниже аналогичных показателей моллюска из Одесского залива в 1,5; 1,4; 1,9 и 1,2 раза соответственно. Активности каталазы и глутатионредуктазы у особей из сравниваемых акваторий были практически на одном уровне. Антиоксидантная система рапан обладает значительной гибкостью, что обеспечивает адаптацию вида к разным условиям окружающей среды

Ключевые слова: Чёрное море, *Rapana venosa*, трофические условия, адаптация, антиоксидантная система.

Занесенный в середине прошлого века [5] с Дальнего Востока хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) оказался устойчивым к широкому диапазону изменений солености, температуры и концентрации кислорода [22], а также очень пластичен в отношении потребляемой пищи [24]. Эти особенности позволили ему успешно акклиматизироваться в Чёрном море. Довольно скоро новый вселенец нанес серьезный урон популяциям устриц и мидий [3, 9]. Из-за подрыва собственной кормовой базы численность рапаны в некоторых районах Чёрного моря существенно сократилась, и имеются данные о том, что этот брюхоногий моллюск пребывает в угнетенном состоянии, о чем свидетельствует измельчание особей, снижение темпов роста и ухудшение его физиологического состояния [1, 9, 8, 14, 13]. Такая ситуация, сложилась с по-

© О. Н. Ершова, В. А. Топтиков, Я. А. Терлецкая, Т. И. Лавренюк, С. Г. Каракис, О. А. Ковтун, 2014

пуляцией рапаны возле Крымского полуострова, в районе мыса Тарханкут [8]. Но, несмотря на то, что рапана, обитающая в этой акватории, постоянно находится в состоянии недоедания, ей удается адаптироваться даже к этим условиям.

Учитывая огромное влияние моллюска на экосистему Чёрного моря и его способность легко приспосабливаться к самым различным условиям, исследование адаптационных возможностей рапаны является одной из фундаментальных проблем, которая на данный момент мало исследована. Основным звеном адаптационных процессов считается антиоксидантная система (АОС), которая в последнее время все чаще используется как биомаркер состояния внешней и внутренней среды организма [7, 6, 12, 25].

В связи с этим, целью работы было определение активности основных ферментов антиоксидантной системы (супероксиддисмутазы, каталазы, глутатионредуктазы, глутатионпероксидазы), а также содержания малонового диальдегида и глутатиона восстановленного у особей брюхоногого моллюска *Rapana venosa*, собранных в двух разных акваториях Чёрного моря, отличающихся гидролого-гидрохимическими, экологическим и трофическими условиями обитания (Одесский залив и район мыса Тарханкут).

Материалы и методы исследования

Воды Одесского залива отличаются значительными сезонными и внесезонными колебаниями солености (от 2 до 17 ‰), частыми заморными явлениями, высокой концентрацией биогенных и различных загрязняющих веществ [4, 18]. При этом здесь для рапаны существует удовлетворительная кормовая база. Акватория в районе мыса Тарханкут характеризуется более стабильными и благоприятными для существования рапаны гидрологическими и гидрохимическими условиями. Однако, здесь значительно нарушена трофическая емкость для поддержания нормальной жизнедеятельности взрослых особей рапаны [8].

Моллюсков собирали в летний период 2013 года на каменистых субстратах с глубины 5–15 метров на расстоянии 50 м от берега. Площадь сбора рапаны составляла около 100 м^2 в каждой акватории.

Рапаны из исследуемых акваторий отличались по морфометрическим параметрам, в частности по высоте раковины. Эта величина у моллюсков в районе мыса Тарханкут колебалась в пределах 45–50 мм, у рапан из Одесского залива 70–80 мм. Возраст исследуемых моллюсков из обеих акваторий составлял 4–5 лет.

Определяли активность антиоксидантных ферментов – супероксиддисмутазы (СОД), каталазы, глутатионпероксидазы (ГП), глутатионредуктазы (ГР), а также содержание глутатиона восстановленного (GSH) и малонового диальдегида (МДА) у особей брюхоногого моллюска обоих полов, взятых в равном соотношении.

Рис. 1. Карта-схема северо-западной части Чёрного моря с районами отбора рапан. 1 – Одесский залив; 2 – мыс Тарханкут.

Для биохимического анализа использовали ткани пищеводной (лейблейновской) железы. Образцы тканей хранили в морозильной камере (–18 °С). Гомогенаты готовили согласно [11]. Размеры выборок для определения биохимических параметров колебались от 10 до 25 животных.

Активность СОД измеряли по степени ингибирования аутоокисления адреналина в щелочной среде путем спектрофотометрической регистрации оптической плотности при 347 нм [15]. Каталазную активность гомогенатов оценивали спектрофотометрически по снижению светопоглощения перекиси водорода при 240 нм в реакционной среде в течение 5 мин [23]. Активность ГП определяли при наличии в среде H_2O_2 в качестве субстрата. Интенсивность образования окисленного глутатиона оценивали по динамике изменения оптической плотности при 430 нм [10]. ГР-активность измеряли по скорости окисления НАДФН в реакционной среде. Реакцию инициировали окисленным глутатионом. Убыль НАДФН регистрировали по падению оптической плотности при 340 нм через 5 мин инкубации. Расчет активности производили согласно [11].

Содержание МДА в экстрактах пищеводной железы определяли с помощью тиобарбитуровой кислоты [16], содержание GSH – по реакции с реактивом Эллмана и образованию окрашенного продукта – 2-нитро-6-меркаптобензойной кислоты, который имеет максимум поглощения при 412 нм [2].

Полученные данные рассчитывали на грамм сырой массы ткани. Статистическую обработку результатов осуществляли с помощью приложения *Microsoft*

Office Excel. Достоверность различий исследуемых параметров определяли, используя t-тест Стьюдента для несопряженных совокупностей.

Результаты исследования и их обсуждение

Активация АОС рассматривается как универсальный отклик биоты на всевозможные изменения окружающей среды [6, 7, 12, 20,]. Инициация АОС обычно проявляется в стимуляции активности антиоксидантных ферментов (СОД, каталазы, ГП, ГР), блокирующих распространение свободных радикалов при стрессе [25]. Накапливающиеся в процессе ПОЛ свободные радикалы дисмутируются ферментом СОД в менее токсичную перекись водорода, и от активности этого фермента зависит дальнейшее развитие процесса ПОЛ в организме [19]. Проведенные исследования показали, что АОС рапаны, в зависимости от местообитания, обладает определенными особенностями.

Установлено, что активность СОД в лейблейновской железе у рапан, собранных в районе мыса Тарханкут, была в 1,5 раза ниже, чем у моллюсков из акватории Одесского залива (рис. 2а).

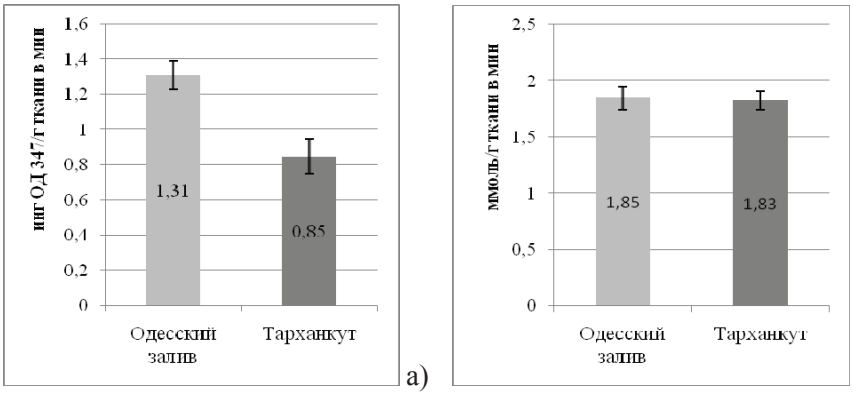
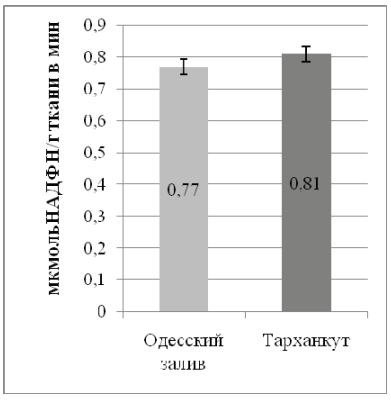


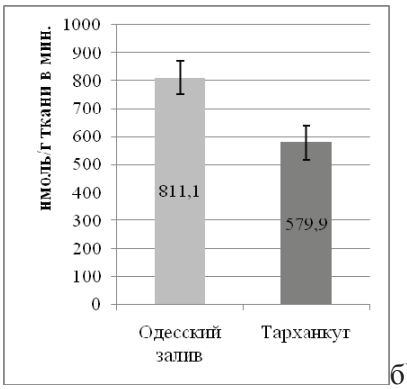
Рис. 2. Активность супероксиддисмутазы (а) и каталазы (б) в лейблейновской железе рапан из разных акваторий северо-западной части Чёрного моря

Активность каталазы была на одном уровне, как у рапан, собранных в Одесском заливе, так и у моллюсков, выловленных вблизи мыса Тарханкут, и составляла 1,85±0,1 и 1,83±0,08 ммоль/г ткани в минуту соответственно (рис. 2б).

Активность ГР у животных из исследуемых акваторий так же достоверно не различалась и составляла 0,77±0,021и 0,83±0,024 мкмоль/г ткани в минуту, соответственно (рис. 3а). Это подтверждает тезис о том, что данный фермент всегда находится в активном состоянии, независимо от изменяющихся условий как внутри самого организма, так и при изменениях условий окружающей среды [17].



а)



б)

Рис. 3. Активность глутатионредуктазы и глутатионпероксидазы в лейблейновской железе рапан из разных акваторий северо-западной части Чёрного моря

Фермент ГП наряду с каталазой преобразует перекись водорода до нетоксичных соединений – воды и молекулярного кислорода. Активность этого антиоксидантного фермента у рапан, собранных в районе мыса Тарханкут, была в 1,4 раза ниже по сравнению с активностью ГП у рапан, собранных в районе Одесского залива (рис. 3б).

Как отмечалось выше, активности СОД и ГП у рапаны, обитающей в Одесском заливе, были достоверно выше по сравнению с моллюсками из Тарханкутской акватории. Однако, отношение активности ГП к активности СОД было статистически одинаковым у рапан из двух сравниваемых акваторий (рис. 4).

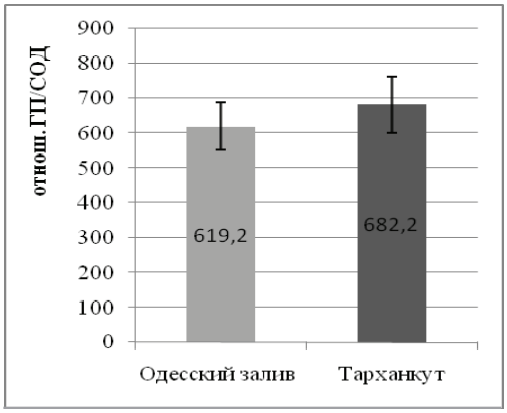


Рис. 4. Отношение ГП к СОД в лейблейновской железе рапан из разных акваторий северо-западной части Чёрного моря

Содержание GSH у рапан, собранных из акватории расположенной вблизи мыса Тарханкут, было в 1,9 раза меньше по сравнению с содержанием этого антиоксиданта у рапан из акватории Одесского залива (рис. 5а).

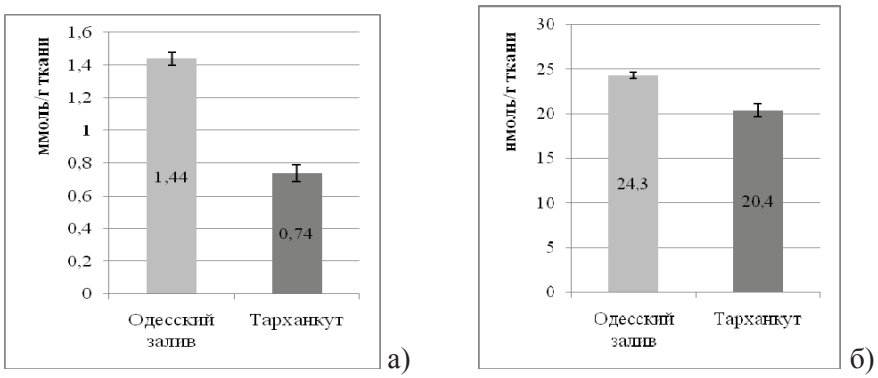


Рис. 5. Содержание GSH (а) и МДА (б) в лейблейновской железе рапан из разных акваторий северо-западной части Чёрного моря

Известно, что уровень глутатиона в печени уменьшается при голодании и что для синтеза восстановленного глутатиона необходим цистеин [21]. Можно предположить, что снижение содержания данного антиоксиданта у рапан из Тарханкутской акватории связано с довольно скудными трофическими условиями обитания. Содержание МДА является интегральным показателем баланса про- и антиокидантных процессов, развивающихся в организме. Проведенные исследования показали, что у рапан, выловленных вблизи мыса Тарханкут, содержание этого продукта было в 1,2 раза меньше, чем у моллюсков собранных в районе Одесского залива (рис. 5б).

Сравнивая показатели исследуемых компонентов АОС особей рапаны из разных акваторий можно прийти к следующему заключению. В зависимости от определенного комплекса условий среды обитания АОС рапаны может функционировать в разных режимах. Одни компоненты антиоксидантной защиты отличаются лабильностью. Так, активности СОД и ГП, а также содержание восстановленного глутатиона у особей моллюска из Одесского залива были выше, чем у рапаны из акватории мыса Тарханкут. Другие же компоненты АОС оставались стабильными, что было показано для каталазы и ГР, активности которых не различались у особей из разных мест обитания. СОД, обезвреживая супероксидные радикалы, продуцирует при этом менее активное производное кислорода – пероксид водорода. Последний элиминируется каталазой и ГП. Важно то, что несмотря на имеющиеся различия в активности СОД и ГП у особей из разных акваторий, соотношение их активности оставалось постоянным и не зависящим от условий окружающей среды (рис. 4). Возможно, что данное соотношение является у рапаны одним из важных для функционирования АОС. Следует также отметить то, что снижение активности ряда ферментов АОС (СОД и ГП) и уменьшение содержания GSH у рапаны из Тарханкутской акватории не приводит к потере эффективности антиоксидантной защиты. В пользу

этого свидетельствуют данные о более низком содержании МДА у моллюсков данной акватории. Вероятно, что в условиях дефицита пищевых ресурсов у рапаны формируется экономный режим функционирования АОС. Таким образом, можно заключить, что рапана обладает гибкой антиоксидантной системой, способной обеспечить выживание вида в разных условиях обитания.

Выводы

1. У рапаны, обитающей вблизи мыса Тарханкут, где отмечается скудная кормовая база, содержание GSH, активности СОД и ГП ниже по сравнению с особями моллюска из акватории Одесского залива в 1,9; 1,5 и 1,4 раза соответственно.

2. Активность каталазы и ГР у рапан, выловленных вблизи мыса Тарханкут, была на уровне активности данных ферментов у моллюсков из Одесского залива.

3. Содержание МДА было меньше у рапан, обитающих вблизи мыса Тарханкут, в 1,2 раза по сравнению с аналогичным показателем для рапан, обитающих в акватории Одесского залива.

4. АОС рапан обладает значительной гибкостью, что обеспечивает адаптацию вида к разным условиям окружающей среды.

Список использованной литературы

1. *Бондарев И. П.* Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1864) / И. П. Бондарев // Ruthenica. – 2010. – V. 20, № 2. – С. 69–90.
2. *Горячковский А. М.* Клиническая биохимия. 2-е изд. / А. М. Горячковский. – О.: Астропринт, 1998. – 608 с.
3. *Говорин И. А.* Оценка влияния хищного брюхоногого моллюска *Rapana venoza* (*Valenciennes, 1864*) на фильтрационный потенциал *Mytilus galloprovinialis* Lam. / И. А. Говорин, А. П. Куракин // Екол. безпека прибереж. та шельф. зон та комплекс використання ресусів шельфу: зб. Наук. Пр. – 2011. – 25, Т. 1. – С. 435–442.
4. *Доценко С. А.* Мінливість основних гідрологічних характеристик Одеського регіону північно-західної частини Чорного моря / С. А. Доценко. // Аатореф. дисертації, канд. географ. наук. – Одеса, 2003. – 20 с.
5. *Драпкин Е. И.* Новый моллюск в Чёрном море / Е. И. Драпкин // Природа. – 1953. – № 9. – С. 92–95.
6. *Ирейкина С.А.* Активность антиоксидантной системы и биотрансформации поллютантов у полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata* из Амурского и Уссурийского заливов (Японское море) / С. А. Ирейкина, О. Н. Лукьянова // Вопросы рыболовства. – 2012. – Т. 13, № 1-49. – С. 145–154.
7. *Карапетьян О. Ш.* Молекулярные биомаркеры антропогенного загрязнения в печени бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* из Таганрогского залива / О. Ш. Карапетьян, Н. И. Цема, С. И. Дудкин // Вопросы рыболовства. – 2011. – Т. 12, № 4–48. – С. 747–759.
8. *Ковтун О. А.* Сравнительная морфологическая характеристика *Rapana venoza* (*Gastropoda: Muricidae, Rapaninae*) из разных акваторий северной части Черного моря / О. А. Ковтун, В. А. Топтиков, В. Н. Тоцкий // Вестник ОНУ, Серия Биология. – 2014. – Т. 19. – Вып. 1(34) – С. 68–80
9. *Косьян А. Р.* Экологическое состояние популяций *Rapana venosa* в северо-западной части Черного моря / *А. Р. Косьян* // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія. – 2010, – № 3 (44). – С. 122–127.
10. *Ланкин В. З.* Возрастание изменения глутатион-S-трансферазной и глутатионпероксидазной активности цитозоля печени крыс / В. З. Ланкин, А. К. Тихадзе, А. Л. Ковалевская и др. // ДАН СССР. – 1981. – Т. 261, № 6. – С. 1467–1470.
11. *Методы биохимических исследований (липидный и энергетический обмен)* // Под ред. М. И. Прохоровой. – Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1982. – 271 с.

12. *Руднева И. И.* Применение биомаркеров рыб для экотоксикологической диагностики водной среды / И. И. Руднева // Рыбное хозяйство Украины. – 2006. – № 1. – С. 20–23.
13. *Саенко Е. М.* Динамика биохимических показателей тканей рапаны *(Rapana thomasiana)* в различные периоды годового цикла / Е. М. Саенко // Вопросы рыболовства. – 2008. – Том 9, № 4 (36). – С. 788–796.
14. *Саенко Е. М.* Современное состояние популяции рапаны в Азово-Черноморском бассейне / Е. М. Саенко, В. Н. Шевченко // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна: Сб. научных трудов (2007-2008 гг.) АзНИИРХ. Ростов на Дону: Диапазон, 2008. – С. 188–192.
15. *Сирота Т. В.* Новый подход в исследовании процесса автоокисления адреналина и использование его для измерения активности супероксиддисмутазы / Т. В. Сирота // Вопросы мед. химии. – 1999. – № 3. – С. 263–273.
16. *Стальная Д. И.* Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты / Д. И. Стальная, Т. Г. Гаришвили // Сб. Современные методы в биохимии. – М.: Медицина, 1977. – С. 66-68.
17. *Тарасевич И. С.* Активность глутатионпероксидазы, глутатионредуктазы и уровня глутатиона восстановленного в печени, мозге и эритроцитах крыс в возрастном аспекте / И. С. Тарасевич, О. Н. Ринейская, С. В. Глинник, К. Г. Прокопчик // Ключови въпроси в съвременната наука: материали за 7-а международна научна практична конференция. – София, 17-25 април, – 2011. – Т. 33. – Биология. – С. 105–106.
18. *Тучковенко Ю. С.* Влияние гидрологических условий на изменчивость гидрохимических и гидробиологических характеристик вод Одесского региона северо-западной части Черного моря / Ю. С. Тучковенко, С. А. Доценко, С. Е. Дятлов, и др. // Морський екологічний журнал. – 2004. – Т. III, № 4. – С. 75–86.
19. *Чеснокова Н. П.* Молекулярно-клеточные механизмы инактивации свободных радикалов в биологических системах / Н. П. Чеснокова, Е. В. Понукалина, М. Н. Бизенкова // Успехи современного естествознания. – 2006. – № 7. – С. 29–36.
20. *Шахматова А. А.* Отзыв гидробионтов на стрессовые факторы морских экосистем / А. А. Шахматова // Экосистемы, их оптимизация и охрана. –Симферополь: ТНУ. – 2012. – Вып. 7. – С. 98–113.
21. *Akerboom T.* Glutathione: metabolism and physiological functions / T. Akerboom, H. Sies. Ed. J. Vina. – Boston: GRG Press, 1990. – P.46–52.
22. *Mann R.* Salinity tolerance of larval *Rapana venosa:* implications for dispersal and establishment of an invading predatory gastropod on the North American Atlantic coast / R. Mann, J. M. Harding // Biol. Bull. – 2003. – Vol. 204. – P. 96–103.
23. *Murlund S.* Normal Cu, Zn superoxidedismutase, Mn- SOD, catalase and glutathione peroxidase in werner's syndrome / S. Murlund, J. Nordenson, O. Back // J. Gerontjl. – 1981. – V. 36, № 4. – P. 405–409.
24. *Savini D.* Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea / D. Savini, A. Occhipinti-Ambrogi // Helgol. Mar. Res. – 2006. – Vol. 60 – P. 153–159.
25. *Winstone G. W.* Prooxidant and antioxidant mechanisms in aquatic organisms / G. W. Winstone., R. T. Di-Giulio // Aquat. Toxicol. – 1991. – V. 19, № 2. – P. 137-161.

Статья поступила в редакцию 14.10.2014

О. М. Єршова, **В. А. Топтіков**, **Я. О. Терлецька, Т. І. Лавренюк**, **С. Г. Каракис**, **О. О. Ковтун**
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
кафедра генетики і молекулярної біології,
вул. Дворянська 2, Одеса, 65082, Україна, e-mail: ershova_ok @ mail.ru

АНТИОКСИДАНТНА АКТИВНІСТЬ ТКАНИН *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) З АКВАТОРІЙ ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОЇ ЧАСТИНИ ЧОРНОГО МОРЯ З РІЗНИМИ ЕКОЛОГІЧНИМИ УМОВАМИ

Резюме
Досліджувався стан антиоксидантної системи в лейблейновській залозі особин *Rapana venosa*, зібраних у двох акваторіях північно-західної частини Чор-

ного моря, що відрізняються гидролого-гідрохімічними і трофічними умовами мешкання (Одеська затока і район мису Тарханкут). Визначали активність супероксиддисмутази, каталази, глутатіонпероксидази, глутатіонредуктази, вміст відновленого глутатіону та малонового діальдегіду. Встановлено, що активність супероксиддисмутази і глутатіонпероксидази, а також вміст відновленого глутатіону та малонового діальдегіду у рапан з Тарханкутської акваторії були нижче аналогічних показників молюска з Одеської затоки в 1,5; 1,4; 1,9 і 1,2 рази відповідно. Активності каталази і глутатіонредуктази у молюсків з порівнюваних акваторій були практично на одному рівні. Рапана має гнучку АОС, що забезпечує адаптацію виду до різних змін навколишнього середовища

Ключові слова: Чорне море, *Rapana venosa*, трофічні умови, адаптація, антиоксидантна система.

O. M. Yershova, V. A. Toptikov, Ya. O.Terletska, T. I. Lavrenyuk, S. G. Karakis, O. O. Kovtun
Odesa Mechnykov National University,
Department of Genetics and Molecular Biology,
2, Dvoryanska Str., Odesa, 65082, Ukraine, e-mail: ershova_ok@mail.ru

ANTIOXIDANT ACTIVITY OF TISSUE *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) FROM THE REGIONS OF THE NORTHWESTERN BLACK SEA DIFFERENT ENVIRINMENTAL CONDITIONS

Summary
It was investigated the antioxidant system in leybleynovsky gland specimens *Rapana venosa*, assembled in two waters of the north-western part of the Black Sea, there were different by hydrological and hydrochemical and trophic conditions of habitation (Odesa Bay and area of Cape Tarkhankut). It was measured the activity of superoxide dismutase, catalase, glutathione peroxidase, glutathione reductase, glutathione content and malondialdehyde. The activity of superoxide dismutase and glutationperoksidazy, as well as the content of reduced glutathione and malondialdehyde in rapan of the Tarkhankut waters were lower than those of the mollusc from the Odesa Bay 1.5; 1.4; 1.9 and 1.2 times, respectively. The activity of catalase and glutathione in specimens from the compared waters were at the same level. AOS of rapan has considerable flexibility, what allows which adaptation to the different kinds of environmental conditions

Keywords: the Black Sea, *Rapana venosa*, trophic conditions, adaptation, antioxidant system.

БОТАНІКА

УДК 504.73.03:630*

О. І. Блінкова, к.б.н., старший науковий співробітник
Інститут еволюційної екології НАН України,
вул. ак. Лебедева, 37, Київ, 03143, Україна,
e-mail: elena.blinkova@gmail.com

СИНФІТОІНДИКАЦІЯ РЕКРЕАГЕННИХ ЗМІН ЕКОЛОГІЧНИХ УМОВ ЗАПОВІДНОГО УРОЧИЩА «БОРЖАВА» (ЗАКАРПАТСЬКА НИЗОВИННА ОБЛАСТЬ)

На основі методів фітоіндикації на екосистемному рівні охарактеризовано наслідки впливу рекреаційної діяльності на рослинний покрив в заповідному урочищі «Боржава» Закарпатської низовинної області. Встановлено, що рослинний покрив чутливо реагує на зміну екологічних чинників і відбиває емерджентний характер змін властивостей лісової екосистеми за градієнтом рекреагенної трансформації.

Ключові слова: ясенево-заплавна діброва, синфітоіндикація, градієнт рекреаційної трансформації, екологічні чинники, деревостан, підріст, підлісок, трав'янисті рослини.

Рослинний покрив відіграє ключову роль у формуванні та функціонуванні наземних екосистем і є індикатором стану довкілля. Фітоценози чутливо реагують на зміну екологічних режимів та об'єктивно відображають зміни в структурі екосистем на різних рівнях організації. Залежно від рівня аналізу та предмету дослідження оцінка наслідків впливу рекреаційної діяльності на рослинний покрив часто відрізняється. Це певним чином гальмує процес пізнання природних явищ на синекологічному рівні та унеможливлює вироблення методів системного регулювання наслідків негативного впливу на навколишнє середовище [3, 5]. Загальновідомим є те, що вплив рекреаційної діяльності на лісові екосистеми проявляється перш за все у вигляді витоптування підстилки, механічного пошкодження підросту, підліску, трав'яного ярусу, ущільнення поверхневого шару ґрунту тощо. Наслідками такого рекреаційного впливу є погіршення санітарного стану насаджень, зрідження деревостану, зменшення зімкненості підросту й підліску, розмежування стежками нижніх ярусів, знищення трав'яного ярусу. Це у сукупності доволі часто призводить до змін екологічних режимів у лісовій екосистемі, які в свою чергу обумовлюють структурно-функціональні зміни рослинних угруповань, напрямки їх сукцесійного розвитку [12]. Оцінку негативних наслідків впливу рекреаційної діяльності для лісових екосистем необхідно здійснювати на синекологічному рівні з урахуванням явища емерджентності, враховуючи, перш за все, зміни системотвірних компонентів і чинників, кількісні і якісні зміни при порушеннях різних ієрархічних рівнів організації [5].

О. І. Блінкова, 2014

Закарпатська низовинна область – це багатий на біотичне та ландшафтне різноманіття регіон України. За загальними ботаніко-географічними рисами рослинного покриву вона належить до Карпатської підпровінції середньоєвропейської провінції Європейської широколистяної області [8, 10, 15]. Ключову роль при збереженні біотичного та ландшафтного різноманіття відіграють території природно-заповідного фонду. Водночас, ці території є привабливими центрами відпочинку. Тому великою екологічною загрозою для лісових екосистем територій природно-заповідного фонду Закарпатської низовинної області є рекреаційна діяльність, особливо поблизу берегів основних річок регіону, де в усі сезони року відбувається певний рекреаційний вплив на довкілля, що може призвести до порушення структурно-функціональної організації лісових екосистем, інших негативних змін природних екосистем в усіх компонентах ландшафтів, зокрема, до зниження ґрунтозахисної ролі лісу у вологих місцях рельєфу, що спричиняє деструктивні процеси та втрату біорізноманіття. Серед низки об'єктів природно-заповідного фонду Закарпатської низовинної області, що знаходяться під потужним рекреаційним впливом, слід відмітити заповідне урочище «Боржава» (площа 250 га), що входить до складу регіонального ландшафтного парку «Притиснянський», створеного на правому притоці р. Тиса для збереження та вивчення генетичного фонду реліктової рослинності.

Метою досліджень було оцінити на екосистемному рівні стан рослинного покриву лісової екосистеми заповідного урочища «Боржава» за градієнтом рекреаційної трансформації. Завданнями дослідження було оцінка стану: структурно-функціональних ланок фітоценозу (деревостан, підріст, підлісок, трав'яний ярус) та поверхні ґрунту; стадій рекреаційної дигресії у заповідному урочищі.

Матеріали та методи

Природний комплекс заповідного урочища «Боржава» має унікальне біорізноманіття: понад 237 видів флори та 117 видів фауни, з яких 22 видів флори та 21 вид фауни занесені до додатків Конвенції про охорону дикої флори і фауни, природних середовищ існування в Європі та до додатків Конвенції про міжнародну торгівлю видами дикої фауни і флори, що перебувають під загрозою зникнення (CITES) [8, 10, 13, 15]. Панівним типом лісу у заповідному урочищі є волога заплавно-ясенева діброва, яку підстеляють сірі лісові та заплавні лучні ґрунти (просторі незначні зниження серед загального рівнинного рельєфу низовини) [10]. Річка Боржава, що протікає в заповідному урочищі і є улюбленим місцем відпочинку, бере початок на південно-західному схилі полонини Боржава, яка розміщена на Полонинському хребті. Довжина річки – 112 км, площа водозбору 1450 км^2, гірський характер має тільки у верхній частині біля с. Довге, протікаючи по гірській V-подібній долині у південному напрямі. Швидкість течії 0,6–1,2 м/сек, середні витрати 10,1 м^3/сек [10]. Заплавні діброви за-

повідного урочища за агрокультурний період зазнавали істотних кількісних і якісних змін впродовж майже двох століть [8, 10, 15]. Згідно з Л. Фекете, в кінці минулого століття на цій території було 1,5 тис. га дубових лісів насіннєвого та 0,8 тис. га порослевого походження [16]. Сьогодні ці показники скоротилися майже в 3 рази. Слід зазначити також, що в останні роки XX ст. на освоєних територіях урочища «Боржава» бурхливо розвивається рекреаційна діяльність.

Для виявлення та оцінки рекреаційних змін рослинного покриву, відповідно до принципів порівняльної екології, в ідентичних за лісівничо-таксаційними показниками насадженнях, що вирізняються за градієнтом рекреаційної трансформації внаслідок різної інтенсивності впливу рекреаційної діяльності, було закладено екологічний профіль (екопрофіль) з трьох пробних площ (ПП): (ПП1 – контроль; ПП2 – середня зона; ПП3 – інтенсивна зона) в червні 2013 року (табл. 1).

Таблиця 1

Лісівничо-таксаційна характеристика пробних площ на екопрофілі

ПП	Квартал, виділ	Висота над рівнем моря, м	Відстань від р. Боржава, м	Формула деревостану	Порода	Середня висота, м ($H_{сер}$)	Середній діаметр, см ($D_{сер}$)	Щільність, шт./ га (N)	Сума площ перерізів стовбурів, м²/га (G)	Зімкненість крон деревного намету
1	281,3	150	250	7Дз2ЯВл1Гз	*Quercus robur* L.	32,2	77,3	420	380	0,88
					Fraxinus angustifolia Vahl.	30,5	58,1	220	172	
					Carpinus bétulus L.	22,1	24,5	101	120	
2	21,2	200	100	6Дз3ЯВл1Гз	*Quercus robur* L.	31,0	74,1	418	378	0,80
					Fraxinus angustifolia Vahl.	31,0	59,2	225	175	
					Carpinus bétulus L.	22,2	24,7	98	108	
3	281,4	280	15	6Дз4ЯВл	*Quercus robur* L.	30,5	72,9	392	301	0,68
					Fraxinus angustifolia Vahl.	30,2	57,8	112	79	

Оскільки непорушених ділянок у заповідному урочищі немає, контролем вважали найменш трансформовану пробну площу ПП1, яка найбільш віддалена від джерела екологічної загрози – місць відпочинку, пляжу на березі р. Боржава. Польові дослідження на ПП структурно-функціональних ланок фітоценозу (деревостан, підріст, підлісок, трав'яний ярус) проводили за допомогою загальноприйнятих у таксації та лісознавстві методів [1, 2, 4]. Визначали ви-

довий склад та проективне покриття (%) трав'янистих рослин на екопрофілі [7]. Із флористичного складу трав'яного ярусу виділяли види, які підлягають особливій охороні на території України. Ступінь фітоценотичної схожості ПП встановлювали за коефіцієнтом Г. Глізона [17]. Зміну екологічних умов виявляли за екологічною структурою трав'яного ярусу, використовуючи шкали Я. П. Дідуха [4]. Типи екологічних режимів описували методом середнього балу, який полягає в обчисленні середньої медіани всіх видів опису. Стадії рекреаційної дигресії (I–V) визначали за «Нормативно-справочными материалами для таксации лесов Украины и Молдавии» [6]. Стан поверхневого шару ґрунту характеризували за категоріями: 1 – ґрунт неушкоджений; 2 – підстилка розпушена (одиничні проходи); 3 – стежка в підстилці; 4 – стежка або дорога без підстилки; 5 – стежка або дорога з розмивами; 6 – наноси й розмиви, утворені при спуску рекреантів на крутих схилах. Визначали стадії дигресії: I – за якою 3, 4, 5 й 6 категорії порушеності займають до 2 % площі ділянки; II – від 2 до 10 % площі; III – від 10 до 25 % площі; IV – від 26 до 40 % площі; V – понад 40 % площі ділянки [9]. Механічно пошкодженими вважали дерева та чагарники, які мають зрубану або спиляну гілку, рану на стовбурі до камбію або виражені ознаки цих пошкоджень незалежно від часу їх нанесення. Комплексну оцінку стану деревостану на екопрофілі надавали відповідно до «Санітарних правил в лісах України …» [14]. Індекс стану деревостанів розраховували як суму добутків показника категорії стану на кількість дерев у наявній категорії, поділену на загальну кількість обстежених дерев. Здоровими (I) вважаються деревостани з індексом 1–1,5, ослабленими (II) – 1,51–2,50, дуже ослабленими (III) – 2,51–3,50, такими, що всихають (IV), – 3,51–4,50, «свіжим сухостоєм» (V), – 4,51–5,50, «старим сухостоєм» (VI) – 5,51–6,50. Щоб уникнути впливу на показник стану деревостану неоднакової інтенсивності лісогосподарських заходів, для кожної категорії стану розраховували середньозважений клас Крафта (СКК) як суму добутків кількості дерев кожного класу Крафта на його індекс (I–V), поділену на загальну кількість дерев певної категорії стану. Для цього дерева кожної категорії стану розділяли ще на 5 груп за СКК [5]. Класи V^a та V^b об'єднували в V клас, оскільки дерева цих категорій рідко зустрічаються в досліджуваних насадженнях. СКК відображає локалізацію зони пошкодження в деревному наметі: чим ближче значення СКК до I класу Крафта, тим вищий ступінь пошкодження, оскільки це свідчить, що стійкіші особини зазнають впливу негативних екологічних факторів. Таксаційні показники розраховували за Н. П. Анучиним [1]. Природне поновлення деревостанів оцінювали за галузевими нормативами [6].

Результати та їх обговорення

В липні 2013 р. встановлено, що основними наслідками рекреаційної трансформації рослинного покриву лісової екосистеми заповідного урочища «Бор-

жава» є зміна гідрологічного режиму екосистеми через витоптування підстилки та трав'яного ярусу, знищення підросту, підліску, засмічення заповідної території, механічне пошкодження стовбурів дерев (зламування та спилювання гілок, обдирання та обрізання кори), що разом призводить до ослаблення та зниження едифікаторного ярусу, який є регулятором гідрологічного режиму у ландшафті водозбору. Порівняльна оцінка пробних площ екологічного профілю показала, що з наближенням до р. Боржава територія заповідного урочища стає більш привабливою для рекреантів та зазнає інтенсивнішого рекреаційного впливу. Зімкненість крон деревного намету за градієнтом рекреаційної трансформації на екопрофілі знижується з 0,88 до 0,68 за рахунок зменшення частки дерев *Q. Robur* L. (табл. 1). Домінування дуба звичайного в середньому становить 0,7. На трохи піднесених ділянках помітну участь в будові деревостою бере *C. Betulus* L., який створює другий деревний під-ярус на ПП1 та ПП2. На ПП3 *C. betulus* відсутній. Місцями на всіх пробних площах відмічається значна домішка *F. excelsior*. Для всіх деревних порід встановлено зміни основних лісівничо-таксаційних характеристик за градієнтом рекреаційної трансформації (табл. 1). Підріст головних лісоутворювальних порід також краще розвинений у менш трансформованих деревостанах: на контрольній ділянці та у середній зоні таксаційні характеристики підросту *Q. robur* ($H_{сер}$=15,5-15,2 м; $D_{сер}$=11,5-11,0 см; G=3,8 м^3/га; N=59 шт./га), *F. angustifolia* ($H_{сер}$=16,0-15,7 м; $D_{сер}$=12,7-12,2 см; G=2,7 м^3/га; N=35 шт./га) та *C. betulus* ($H_{сер}$=12,2-11,7 м; $D_{сер}$=8,5-8,0 см; G=1,9 м^3/га; N=19 шт./га) є оптимальними для цих лісорослинних умов, тоді як у зоні інтенсивної трансформації підріст *Q. robur* є недостатнім ($H_{сер}$=14,8 м; $D_{сер}$=10,8 см; G=1,6 м^3/га; N=18 шт./га), а *F. angustifolia* відсутній. Погіршення лісорослинних умов за градієнтом рекреаційної трансформації на екопрофілі призвело до зниження у декілька разів здатності деревних рослин поновлюватися природним шляхом. На екопрофілі на всіх ПП доволі поширені і добре розвинені значні куртини підліску висотою 2,0–3,5 м, зімкненість намету 0,3–0,5: *Corylus avellana* (Syrena) (L.) H. Karst., *Cornus mas* L., *Swida alba* (L.) Opiz., *Euonymus europaea* L., *Sambucus nigra* L.

Важливим показником рекреаційних змін екологічних умов заповідного урочища є динаміка середнього приросту у висоту та діаметр дерев основної лісоутворювальної породи *Q. robur* (рис. 1). Встановлено, що чим більша інтенсивність рекреаційної діяльності, тим менше зростання дерев, зменшується (порушується) тіснота зв'язку між висотою та діаметром за градієнтом рекреаційної трансформації ($R^2_{пп1}$=0,93; $R^2_{пп2}$=0,89; $R^2_{пп3}$=0,74). У *F. angustifolia* на екопрофілі також спостерігаються зміни щодо рекреаційного пригнічення росту у висоту, проте, зв'язок висоти дерева з його діаметром не зменшується: ($R^2_{пп1}$=0,92;$R^2_{пп2}$=0,91;$R^2_{пп3}$=0,90). У *C. bétulus* зазначеного впливу рекреаційного навантаження на ріст дерев не виявлено. Загальний санітарний стан деревостанів на екопрофілі погіршується у міру наближення до пляжу (ПП3): від

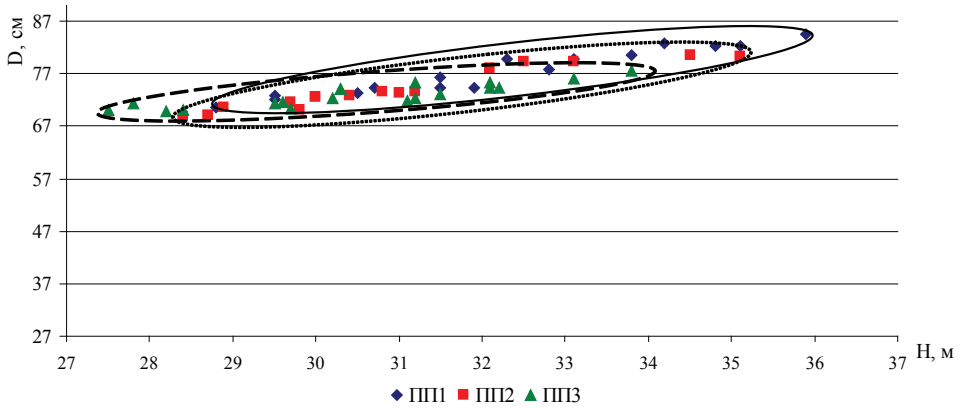


Рис. 1. Зв'язок висоти (H) та діаметру (D) дерев Quercus robur L. за градієнтом рекреаційної трансформації на пробних площах

здорових деревостанів на контролі (I_c=1,50) до ослаблених у зоні середнього (I_c=1,58) та інтенсивного (I_c=1,88) впливу (табл. 2).

Таблиця 2

Санітарний стан деревостанів на пробних площах екологічного профілю

ПП	Рівень аналізу	I		II		III		IV		V		Індекс стану
		СКК	%	СКК	%	СКК	%	СКК	%	СКК	%	
1	Q. robur	2,0	55,6	2,6	35,6	3,2	8,8	-	-	-	-	1,45
	F. angustifolia	2,7	41,5	2,8	50,0	4,0	7,7	4,0	0,8	-	-	1,51
	C. bétulus	3,1	33,9	2,4	49,0	2,5	16,1	3,5	1,0	-	-	1,54
	Разом	2,6	43,7	2,6	44,8	3,2	10,8	3,7	0,9	-	-	**1,50**
2	Q. robur	2,0	38,4	2,7	52,1	3,3	9,5	-	-	-	-	1,49
	F. angustifolia	2,2	44,2	2,9	37,8	3,1	12,5	3,9	5,5	-	-	1,60
	C. bétulus	2,9	35,5	2,3	45,5	2,6	15,5	3,8	3,5	-	-	1,62
	Разом	2,4	39,3	2,6	45,1	3,0	12,8	3,9	4,5	-	-	**1,58**
3	Q. robur	2,9	25,5	3,0	39,5	2,9	20,5	4,0	10,0	4,1	4,5	1,85
	F. angustifolia	3,1	35,5	3,0	34,5	3,2	15,8	3,5	9,5	4,0	4,7	1,90
	Разом	3,0	30,5	3,0	37,0	3,0	18,2	3,8	9,8	4,1	4,6	**1,88**

Примітка: ПП – пробна площа, ССК – середньозважений клас Крафта

Найбільша кількість здорових дерев *Q. robur* виявлена на контролі (55,6 %). На ПП2 здорові дерева *Q. robur* складають вже 38,4 %, суттєво зростає частка ослаблених дерев (52,1 %). Усихаючих, свіжого та старого сухостою *Q. robur* на ПП1 та ПП2 не зафіксовано. Тоді як на ПП3 усихаючих дерев дуба звичайного виявлено 10,0%, а свіжого сухостою – 4,5%, кількість здорових дерев порівняно з контролем знизилась в майже в 2 рази (25,5 %). Загалом, насадження *Q. robur* на ПП1 (I_c=1,45) та ПП2 (I_c=1,49) є здоровими, на ПП3 – ослабленими (I_c=1,85). Аналогічна тенденція щодо погіршення санітарного стану деревостанів за градієнтом рекреагенної трансформації простежується для *F. angustifolia*: зменшується частка здорових дерев з 41,5 % до 35,5 %, частка ослаблених дерев зменшується з 50,0 % до 34,5 %, але в той же час суттєво збільшується частка сильно ослаблених з 7,7 % до 15,8 %. На відміну від *Q. robur* на контролі та ПП2 присутні дерева *F. angustifolia*, що всихають – 0,8 % та 5,5 % відповідно. Санітарний стан *F. angustifolia* на екопрофілі змінюється з I_c=1,51 до I_c=1,90. Окрім того слід зауважити, що незважаючи на відсутність зв'язку «висота-діаметр» дерева за градієнтом рекреаційної трансформації, індекс стану деревостану *F. angustifolia* на екопрофілі має дещо гірші показники на відміну від *Q. robur*. Дерева *C. betulus* на екопрофілі загалом є ослабленими, індекс стану деревостану I_c=1,54–1,62. Середній індекс стану підросту за градієнтом рекреагенної трансформації на екопрофілі становить відповідно I_c=1,50, I_c=1,49, I_c=1,60. Серед підліску найбільш постраждали *C. avellana* та *C. mas*. Середній індекс стану підліску ПП складає 1,55; 1,49 та 2,15.

У зоні інтенсивного навантаження, поряд з обладнаним місцем для розведення багаття, виявлено найбільшу кількість механічно пошкоджених дерев на екопрофілі – 15 % (9 % – *Q. robur*, 4 % – *F. angustifolia*, 2 % – *C. bétulus*), які загалом мають механічні пошкодження середньою площею 50 см^2. На ПП2 дерева з пошкодженими стовбурами складають вже 5,5 % від всього деревостану і мають в середньому 2–3 рани площею 15 см^2. На контролі механічно пошкоджені дерева відсутні.

Стан поверхні ґрунту також погіршується за градієнтом рекреаційної трансформації. Так, ПП1 має 89 % не ушкодженої поверхні ґрунту, тоді як ПП3 цей показник становить 69 %. Лише на ПП3 присутня, хоч і в незначній кількості (2 %) V категорія стану поверхні ґрунту, що пов'язано з розташуванням на пробній площі несанкціонованого місця для розведення багаття (рис. 2). Найменш деградованою є контрольна ділянка, де одиничні проходи складають 7 %, а стежка в підстилці – 2 %. IV та V категорії стану поверхні ґрунту на контрольній ділянці відсутні. Загальний показник – 1 стадія дигресії поверхні ґрунту. На ПП2 суттєво зростає частка II категорії стану та з'являються III та IV категорії – 2 стадія дигресії. Пошкоджені ділянки на ПП3 займають 31 % від загальної площі пробної ділянки, з яких III, IV та V категорії стану поверхні ґрунту займають 15 %, що відповідає 3 стадії дигресії. На всіх пробних площах екопрофілю відсутні наноси й розмиви ґрунту.

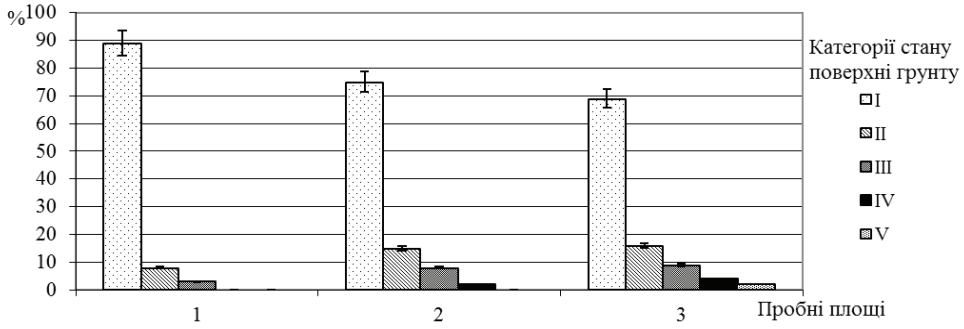


Рис. 2. Стан поверхні ґрунту на пробних площах

Рекреаційного навантаження зазнають і нижчі яруси рослинності. Трав'яний ярус відображає емерджентний характер змін властивостей лісової екосистеми залежно від рівня її організації за градієнтом рекреагенної трансформації. З одного боку, екологічна специфіка трав'янистих видів, які ростуть лише в певних межах зміни будь-якого екологічного чинника, а з іншого – тісний взаємозв'язок між біотичними й абіотичними складовими в екосистемі, що визначає характер її функціонування [2–4, 11]. У трав'яному ярусі ясеневозаплавної діброви урочища (загальне проективне покриття: ПП1 – 95,0 %; ПП2 – 81 %; ПП3 – 64 %) найчастіше домінують *Aegopodium podagraria* L., *Carex pilosa* Scop., *C. brizoides* Juslen., *Paris quadrifolia* L., *Asarum europaeum* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Stellaria nemorum* L., *Hepatica nobilis* Mill., *Galium odoratum* L. *Majanthemum bifolium* L., *Poa nemoralis* L. тощо. Характерною особливістю трав'яного ярусу цієї території ясенево-заплавної діброви є домінування *C. brizoides* Juslen., загальне проективне покриття якої становить 15–20 % покриву на екопрофілі. Загалом найповніше на екопрофілі репрезентовані родини *Rosaceae* (13,6 %), *Asteraceae* (11,5 %), *Ranunculaceae* (10,4 %). На *Liliaceae, Boraginaceae, Rubiaceae* припадає однакова частка – 8,7 % видів. Спектр всіх інших родин не перевищує 6 %. Коефіцієнт флористичної подібності трав'яного покриву (K_G) ПП2/ПП3 – 88,5 %; (K_G) ПП2/ПП1 – 75,0 %; (K_G) ПП1/ПП3 – 55,5 %. Ендеміків на екопрофілі не виявлено.

Зміни екотопів під впливом рекреаційної діяльності на екопрофілі характеризуються, насамперед, едафічними чинниками, які визначають розподіл рослинних угруповань у просторі. Пояснюється це зниженням повноти насаджень, цілісності деревного намету, витоптуванням поверхні грунту, що, в свою чергу, призводить до збільшення проникнення світла до поверхні ґрунту, посилення випаровування та зменшення його вологоємності унаслідок ущільнення. Аналіз розподілу гідроморф (Hd) на екопрофілі показав, що на контролі провідна роль належить гігромезофітам (45,5 %), з яких відповідно за широтою до екологічної амплітуди превалюють стенотопи – 54,5 %, гемістенотопи

та геміевритопи займають 27,3 % та 18,2 %. Гігрофіти та мезофіти на пробній площі мають майже однаковий розподіл: 27,2 % та 22,7 %, в обох групах превалюють гемістенотопи. У зоні середнього впливу вже з'являються подекуди субмезофіти на відкритих витоптаних ділянках, частка яких у пробі складає 7,7 %. Знизилась частка гігрофітів до 11,5 % та гігромезофітів до 42,3 %. Тоді як частка мезофітів збільшилася до 38,5%. На найбільш деградованій пробній площі (ПП3) зберігається тенденція щодо посилення внеску мезофітів, що майже в два рази більше в порівнянні з ПП1. Тоді як кількість гігрофітів порівняно з контролем зменшилася з 26,1 % до 4,2 % (табл. 3).

Таблиця 3

Розподіл видів трав'яних рослин на екопрофілі за екологічними групами

Екологічні групи	**Пробні площі, стадія дигресії поверхні ґрунту**		
	1	**2**	**3**
	I	**II**	**III**
Гідроморфи, Hd			
Пергігрофіти	4,5	-	-
Гігрофіти	27,2	11,5	4,2
Гігромезофіти	45,5	42,3	37,5
Мезофіти	22,7	38,5	41,6
Субмезофіти	-	7,7	16,7
Змінність зволоження, fH			
Гідроконтрастофоби	22,7	25,5	17,5
Гемігідроконтрастофоби	54,5	51,5	49,5
Гемігідроконтрастофіли	18,3	18,0	24,5
Гідроконтрастофіли	4,5	5,0	8,5
	Ацидоморфи, Rc		
Перацидофіли	4,5	4,5	-
Ацидофіли	9,0	10,2	10,2
Субацидофіли	59,0	48,5	51,0
Нейтрофіли	27,5	35,8	38,8
Сольовий режим, Sl			
Мезотрофи	36,0	20,0	36,0
Семевтрофи	64,0	68,0	52,0
Евтрофи	-	4,0	12,0
Нітроморфи, Nt			
Субанітрофіли	4,5	-	-
Гемінітрофіли	31,8	36,4	40,9
Нітрофіли	59,2	50,0	45,5
Еунітрофіли	4,5	13,6	13,6
Аероморфи, Ae			
Субаерофіли	13,6	22,7	18,2
Геміаерофоби	59,2	45,5	45,5
Субаерофоби	22,7	13,6	18,2
Аерофоби	4,5	18,2	18,2

Відомо, що однакова середня вологість ґрунту може забезпечуватися різними режимами її сезонного ходу, тому для характеристики коливань водного живлення рослинності ще Л. Г. Раменським [11] було введено поняття змінності зволоження, котре доповнює основну гідрологічну характеристику екотопу. На дослідженій території в межах ясенево-заплавної діброви р. Боржава, змінність зволоження є важливим показником розподілу видів. Тому було проаналізовано розподіл за екогрупами відносно змінності зволоження ґрунту (табл. 3). Простежується на екопрофілі чітка тенденція до збільшення внеску гемігідроконтрастофілів, які є характерними для свіжих лісолучних екотопів з помітно нерівномірним зволоженням кореневмісного шару ґрунту, від 18,3 % до 24,5 %. Важливим показником нерівномірності зволоження ґрунту на ПП3 є збільшення кількості гідроконтрастофілів до 8,5 %. Оскільки відомо, що саме ця екогрупа характерна для вологих екотопів з надзвичайно нерівномірним зволоженням ґрунту. В той же час за градієнтом рекреаційної трансформації зменшується внесок гідроконтрастофобів до 17,5 % на ПП3. Такий розподіл видів трав'яного ярусу за обома показниками свідчить про рекреагенне погіршення режиму водозабезпечення та посилення контрастності річного режиму зволоження ясенево-заплавної діброви р. Боржава, а також поступову зміну видового складу із розростанням видів, толерантних до сухих лісорослинних умов, переважно полі- та евріморфних екологічних груп (*Lactuca serriola* Torner., *Impatiens glandulifera* Royle., *Urtica dioica* L. тощо). Важливою складовою багатства ґрунтів є фактор їх кислотності, показники якого значною мірою корелюють із загальним сольовим режимом [4]. Кислотність, як і сольовий режим, залежить від структури ґрунту, водних властивостей і особливостей промивного режиму. Рекреагенна сукцесія на екопрофілі ацидоморфічного складу полягає у збільшенні частки нейтрофілів від 27,5 % до 38,5 %, відсутності перацидофілів на ПП3. За сольовим режимом (Sl) на екопрофілі переважають семевтрофи і мезотрофи, лише на ПП3 кількість евтрофів складає 12,0 %. Одним з найважливіших показників ґрунту є також показник вмісту в ньому засвоюваних форм азоту (Nt). Основна маса азоту ґрунту складається з різних органічних сполук рослинних решток та перегнійних речовин і перебуває в недоступному для живлення рослин стані. Лише близько 1 % азоту перебуває у мінеральних сполуках [4]. Саме відносну кількість доступного рослинам азоту і показують фітоіндикаційні шкали. За нітратним режимом (Nt) усі ґрунти дослідних ділянок належать до достатньо забезпечених мінеральним азотом. Розподіл екогруп за Nt показав, що на екопрофілі домінують нітрофіли (45,5–59,2 %) та гемінітрофіли (31,8–40,9 %). Кількість еунітрофілів на ПП2 та ПП3 є однаковою і складає 13,6 %. Спрямованої динаміки нітратного режиму за стадіями дигресії не виявлено. Аерація ґрунту є показником, який на рівні інших едафічних чинників регулює поширення рослин. Серед аероморф на екопрофілі геміаерофоби становлять: на ПП1 – 59,2 %, на ПП2 та ПП3 – 45,5 % відповідно. Закономірним також є збільшення кількості аерофонів за градієнтом

рекреаційної трансформації з 4,5 % на ПП1 до 18,2 % на ПП2 та ПП3. В цілому, аналіз показав, що найбільше змінюється залежність рослин від умов едафотопу, що спричинено різним ступенем рекреаційного навантаження на фітоценози. За градієнтом рекреаційної трансформації екопрофілю виявлено збільшення внеску еврибіонтів та геміеврибіонтів у формування трав'яного покриву на найбільш трансформованих ділянках. Відповідно до проведеної оцінки стану структурно-функціональних ланок фітоценозу (деревостан, підріст, підлісок, трав'яний ярус) та поверхні ґрунту на екопрофілі встановлено, для контролю (ПП1) I стадію рекреаційної дигресії, середньої зони (ПП2) – II стадію та для інтенсивної зони (ПП3) – III стадію рекреаційної дигресії території.

Висновки

1. Встановлено, що рослинний покрив чутливо реагує на зміну екологічних чинників і відбиває емерджентний характер змін властивостей лісової екосистеми за градієнтом рекреаційної трансформації: зміна лісівничо-таксаційних характеристик та погіршення санітарного стану деревостану, підросту, підліску; механічне пошкодження стовбурів деревних рослин; витоптування підстилки; засмічення заповідної території, погіршення стану поверхні ґрунту.
2. Виявлено, що особливості зміни трав'яного ярусу лісової екосистеми заповідного урочища характеризуються процесами зменшення рівня зволоження ґрунту та збільшенням рівня освітлення під наметом деревостану на найдеградованіших ділянках.
3. Показано, що рекреаційні зміни екологічних режимів обумовлюють зміну видового складу трав'яного покриву та домінування видів, які є більш толерантними до трансформованих лісорослинних умов.

Проведений аналіз на синекологічному рівні свідчить, що локальний рекреаційний вплив на лісову екосистему урочища веде до певного порушення цілісності та структури рослинного покриву, зниження екологічної ролі лісу у заплаві.

Список використаної літератури

1. *Анучин Н. П.* Лесная таксация / Н. П. Анучин. – М.: Лесн. пром-ть, 1982. – 552 с.
2. *Воробьев Д. В.* Методика лесотипологических исследований / Д. В. Воробьев. – К.: Урожай, 1967. – 388 с.
3. *Голубець М. А.* Екологічний потенціал наземних екосистем / М. А. Голубець, О. Г. Марискевич, Б. О. Крок. – Львів: Поллі, 2003. – 180 с.
4. *Дідух Я. П.* Фітоіндикація екологічних факторів / Я. П. Дідух, П. Г. Плюта. – К.: Наук. думка, 1994. – 280 с.
5. *Лавров В. В.* Синфітоіндикація рекреагенних змін екологічних умов реліктових ялівцевих фітоценозів Південного берега Криму / В. В. Лавров, О. І. Блінкова // Агроекологічний журнал. – 2011. – № 4. – С. 76–82.
6. *Нормативно-справочные* материалы для таксации лесов Украины и Молдавии / [Минлесхоз УССР]. – К.: Урожай, 1987. –560 с.

7. *Определитель* высших растений Украины / Д. Н. Доброчаева, М. И. Котов, Ю. Н. Прокудин и др. – К.: Наук. думка, 1987. – 548 с.
8. *Поварніцин В. О.* Ліси Закарпаття / В. О. Поварніцин // Ботан. журн. АН УРСР. – 1950. –7, № 3. – С. 66-79.
9. *Поляков А. Ф.* Лесные формации Крыма и их экологическая роль / А. Ф. Поляков, Ю. В. Плугатар. – Харьков: Новое слово, 2009. – 405 с.
10. *Природні* багатства Закарпаття / [уклад. В. Л. Бондар]. – Ужгород: Карпати, 1987. – 284 с.
11. *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель / Л. Г. Раменский. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.
12. *Рысин Л. П.* Мониторинг рекреационных лесов / Л. П. Рысин, Л. И. Савельева, Г. А. Полякова. – Москва: ОНТИ ПНЦ РАН, 2003. – 167 с.
13. *Сабадош В. І.* Деякі характеристики трав'яного ярусу лісів долини річки Латориці / В. І. Сабадош, І. М. Данилик, Р. Я. Кіш // Наук. Вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол. – 2006. – № 19. – С. 73–79.
14. *Санітарні* правила у лісах України / Постанова Кабінету Міністрів України № 555 від 27 липня 1995 р. – К., 1995. – 20 с.
15. *Стойко С. М.* Дубові ліси Українських Карпат та їх типологічна класифікація / С. М. Стойко // Природні умови та природні ресурси Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1968. – С. 21–33.
16. *Fekete L.* Die Verbreitung der forstlich wichtigen Тваume und Streucher in ungarischen Staate / L. Fekete, T. Blattny. – Selmecbanya, 1888. – 156 p.
17. *Gleason H.* The Individualistic Concept of the Plant Association / H. Gleason // American Midland Naturalist. – Notre Dame, Indiana, 1939. – Volume 21(1). – P. 92–110.

Стаття надійшла до редакції 25.09.2014

Е. И. Блинкова
Институт эволюционной экологии НАН Украины,
ул. ак. Лебедева, 37, Киев, 03143, Украина,
e-mail: elena.blinkova@gmail.com

СИНФИТОИНДИКАЦИЯ РЕКРЕАЦИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЗАПОВЕДНОГО УРОЧИЩА «БОРЖАВА», ЗАКАРПАТСКАЯ НИЗМЕННАЯ ОБЛАСТЬ

Резюме
На основе методов фитоиндикации на экосистемном уровне охарактеризованы последствия воздействия рекреационной деятельности на растительный покров в заповедном урочище «Боржава» Закарпатской низменной области. Установлено, что растительный покров чувствительно реагирует на изменения экологических факторов, отражая эмерджентный характер свойств лесной экосистемы по градиенту рекреационной трансформации.

Ключевые слова: ясеневая пойменная дубрава, синфитоиндикация, градиент рекреационной трансформации, экологические факторы, древостой, подрост, подлесок, травянистые растения.

O. I. Blinkova
Institute for Evolutionary Ecology, NAS of Ukraine,
37, Lebedeva str., 03143, Kyiv, Ukraine,
e-mail: elena.blinkova@gmail.com

SYNPHYTOINDICATION REKREATIONAL ECOLOGICAL CHANGES CONDITIONS OF PLANT FORMATION IN PROTECTED AREAS «BORZHAVA», ZAKARPATSKA LOWLAND

Summary
There were described the effects of recreational activities on plant formation in protected areas «Borzhava» Zakarpatska lowland region. Analysis applied ecosystem level and methods used phytoindication. It has been determined that plant formation substantially reacts to changes of ecological factors, reflecting the nature of emergent properties of the forest ecosystem on the gradient recreational transformation.

Keywords: ash-oak floodplain, synphytoindication, gradient of recreational transformation, ecological factors, stands, undergrowth, shrub stratum, herbal plants.

УДК 581.9(477.74)

О. М. Попова, к.б.н., доцент
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, кафедра ботаніки,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна

ГЕОГРАФІЧНИЙ АНАЛІЗ ДЕНДРОФЛОРИ НАЦІОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКУ «ТУЗЛОВСЬКІ ЛИМАНИ»

Проаналізована географічна структура дендрофлори національного природного парку «Тузловскі лимани», який розташований на чорноморському узбережжі в Одеській області. Виявлено 79 видів, для яких виділено 10 типів ареалів (за А. Л. Тахтаджяном). Дві третини рослин мають ареали у Циркумбореальній флористичній області, третина дико зростає, в основному, у Північній Америці та Центральній і Східній Азії. Аборигенна фракція представлена 17 видами, спонтанна – 22. Три види є понтичними ендеміками Східної Європи: *Artemisia trauttvetteriana* Besser, *Astragalus pallescens* M. Bieb., *Thymus x dimorphus* Klokov & Des.-Shost. Дендрофлора штучних лісонасаджень включає 63 види, з них 41 % рослин має природні ареали за межами Циркумбореальної області.

Ключові слова: дендрофлора, географічний аналіз, ендеміки, національний природний парк «Тузловські лимани».

Відповідно до Закону «Про природно-заповідний фонд України», національні природні парки (далі – НПП) створюються з метою збереження, відтворення і ефективного використання природних комплексів та об’єктів.

НПП «Тузловські лимани» розташований в Татарбунарському районі Одеської області. Землі району інтенсивно використовуються у сільськогосподарському виробництві (частка ріллі тут становить більше ніж 80,1 % від площі суходолу [7]). До складу парку входять акваторія і узбережжя 11 лиманів, а також піщана коса між лиманами та морем. Парк створений 1 січня 2010 року, його загальна площа – 27 865 га, у тому числі лісового фонду – 789,735 га [5]. Материкова берегова лінія лиманів має загальну протяжність 139 км (за [6]). До цього часу парк ще не має винесених «у натуру» меж, тому інколи неможливо чітко встановити, чи зростають деякі види рослин в межах парку, чи ні. Тому враховані території, що розташовані в межах 100-метрової охоронної зони узбережжя лиманів та інших ділянок, які точно входять до складу парку. Досі дендрофлора парку, як і флора загалом, детально не вивчалася [10].

Відповідно до сучасного геоботанічного районування України та суміжних територій [7], парк лежить в межах Дунайсько-Дністровського округу злакових та полиново-злакових степів і плавнів, що відноситься до Чорноморсько-Азовської степової підпровінції, Понтичної степової провінції, Степової підобласті (зони) Євразійської степової області.

© О. М. Попова, 2014

Клімат району посушливий, з нестійкою зимою та жарким літом, недостатніми опадами. За агрокліматичним районуванням України, територія відноситься до суворо посушливої агрокліматичної зони з гідротермічним коефіцієнтом 0,5–0,7, сумою активних температур 3000–3700 °С, кількістю опадів за теплий період року 200–280 мм, тривалістю періоду активної вегетації рослин 175–190 днів, тривалістю безморозного періоду на поверхні ґрунту 155–210 днів. Запаси продуктивної вологи у метровому шарі ґрунту на початку вегетації становлять 110–160 мм, наприкінці вегетації – 50–90 мм. При цьому повторюваність атмосферної помірної посухи становить 44–55 днів на рік, суворої – 20–40 днів, також спостерігаються суховії у кількості 1–20 днів за рік. Наслідком такого жорсткого кліматичного режиму є відсутність лісів природного походження [7]. У зв'язку з цим особливий інтерес представляє вивчення деревних життєвих форм, які зростають на узбережжі Тузловських лиманів.

Рослинний покрив суходільної частини парку представлений штучними лісонасадженнями, галофітними та степовими угрупованнями, псамофітною літоральною рослинністю. На узбережжі Тузловських лиманів розташовані лісові урочища Жовтий Яр, Тузлівське та Лебедівка, що перебувають у постійному користуванні Тузлівського лісництва державного підприємства «Саратське лісове господарство». Крім того, на узбережжі лиманів знаходяться лісосмуги, які перебувають у віданні сільських рад. Більшість з них вже вирубані і залишилися лише окремі дерева. За таксаційним описом земельних ділянок лісового фонду Тузлівського лісництва, у створенні штучних лісових насаджень на узбережжі Тузлівських лиманів використано 30 лісових порід.

Метою досліджень було виявлення ступеню природності дендрофлори національного природного парку «Тузловські лимани» на основі географічного аналізу її фракцій.

Методи досліджень

Дендрофлору розглядали як сукупність видів деревних та напівдеревних рослин території [2, 4]. Виділяли фракції спонтанної, аборигенної та дендрофлори штучних насаджень. Приналежність рослин до спонтанної та культигенної фракцій встановлювали у процесі маршрутних обстежень. Визначення рослин проведено за відповідною літературою [2, 8, 13, 14], назви рослин наводяться за відомим зведенням [15].

Первинні ареали видів встановлювались за літературними даними [2, 14, 15], їх аналіз здійснено за флористичним районуванням земної кулі А. Л. Тахтаджяна [12]. Перелік синантропних видів встановлено за матеріалами В. В. Протопопової [11], видів-трансформерів – за даними В. В. Протопопової та ін. [1, 3].

Результати досліджень

Всього у національному природному парку «Тузловські лимани» було зафіксовано 79 видів деревних та напівдеревних рослин з 49 родів, 29 родин, 19 порядків, 3 класів, 3 відділів. З них 41 вид дерев, 26 – кущів, 1 кущик, 1 напівкущ, 10 напівкущиків.

З застосуванням флористичного районування земної кулі А. Л. Тахтаджяна [12] види дендрофлори були розподілені за 10 географічними елементами, які об'єднали в 4 групи ареалів (табл. 1). Для трьох видів первинний ареал не встановлений через давність культури: це *Cerasus vulgaris* Mill. (вишня звичайна), *Malus domestica* Borkh. (яблуня домашня), *Prunus domestica* L. (слива домашня).

Таблиця 1

Географічна структура дендрофлори національного природного парку «Тузловські лимани» за первинними ареалами

Географічні елементи та групи ареалів	Загалом		Фракції дендрофлори					
			Спонтанна		Аборигенна		Штучних лісових насаджень	
	Кількість видів	Частка, %	Кількість видів	Частка, %	Кількість видів	Частка, %	Кількість видів	Частка, %
Циркумбореальна група ареалів	**52**	**65,8**	**17**	**77,3**	**17**	**100**	**37**	**58,7**
Циркумбореальний	25	31,6	8	36,4	8	46,7	18	28,6
Середземноморсько-циркумбореальний	11	13,9	1	4,5	1	6,7	11	17,5
Ірано-турансько-циркумбореальний	6	7,6	2	9,1	2	13,3	4	6,3
Середземноморсько-ірано-турансько-циркумбореальний	10	12,7	6	27,3	6	40	4	6,3
Північно-американська група ареалів	**12**	**15,2**	**2**	**9,1**	**0**	**0**	**11**	**17,5**
Атлантично-північноамериканський	10	12,7	1	4,5	0	0	10	15,9
Мадреанський	2	2,5	1	4,5	0	0	1	1,6
Азійська група ареалів	**11**	**13,9**	**2**	**9,1**	**0**	**0**	**11**	**17,5**
Східноазійський	3	3,8	1	4,5	0	0	3	4,8
Східноазійсько-ірано-туранський	4	5,1	1	4,5	0	0	4	6,3
Ірано-туранський	4	5,1	0	0	0	0	4	6,3
Середземноморсько-азійська група ареалів	**1**	**1,3**	**1**	**4,5**	**0**	**0**	**1**	**1,6**
Середземноморсько-ірано-туранський	1	1,3	1	4,5	0	0	1	1,6
Природний ареал невідомий	3	3,8	0	0	0	0	3	4,8
Всього	**79**	**100**	**22**	**100**	**15**	**100**	**63**	**100**

Географічний спектр дендрофлори узбережжя Тузловських лиманів свідчить, що дві третини видів (65,3 %) мають ареали, пов'язані з Циркумбореальною флористичною областю. При цьому власне в її межах зростає лише половина видів, інші рослини тяжіють до Середземноморської, Ірано-Туранської або до обох цих флористичних областей разом. Поза межами Циркумбореальної області розташовані ареали третини (34,2 %) видів. Серед останніх 84,6 % пов'язані з Північною Америкою та Азією в однаковому співвідношенні.

Якщо порівняти видовий склад дендрофлори національного парку «Тузловські лимани» зі складом дендрофлори Одеського регіону, виявляється, що аборигенними для Одеської області є 44 види (55,7 % дендрофлори парку), а у природних угрупованнях південно-західної частини степової підзони зростає 30 видів (38,8 %).

Особливий інтерес становить спонтанна дендрофлора – сукупність видів, що зростають без свідомого втручання людини. Вона налічує 22 види, з яких лише три чверті (77,3 %) мають ареали, приурочені до Циркумбореальної області. З цих видів половина розповсюджена цілком в її межах, майже половина – пов'язані з Середземномор'ям та Ірано-Туранською областю. Майже четверту частину (22,7 %) спонтанної фракції утворюють адвентивні види: 2 американських (*Amorpha fruticosa* L. – аморфа кущова та *Ribes aureum* Pursh – смородина золотиста), 2 азійських (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle – айлант найвищий, *Morus alba* L. – шовковиця біла) та один – середземноморсько-ірано-туранський (*Elaeagnus angustifolia* L. – маслинка вузьколиста).

Розподіл аборигенних видів за флористичними областями по А. Л. Тахтаджяну подібний такому у спонтанній фракції. Але за конфігурацією в межах Циркумбореальної області ареали цих видів різняться. При тому, що серед них переважають види з досить широкими ареалами: європейсько-азійським (*Artemisia santonica* L. – полин сантонінний, *Astragalus varius* S. G. Gmel. – астрагал мінливий, *Ephedra distachya* L. – ефедра двоколоскова, *Frankenia hirsute* L. – франкенія шорстка, *Kochia prostrata* (L.) Schrad. – віниччя сланке, *Rhamnus catnartica* L. – жостір проносний, *Rosa canina* L. – шипшина собача, *Rubus caesius* L. – ожина сиза, *Tamarix ramosissima* Ledeb. – тамарикс галузистий), європейсько-середземноморсько-азійським (*Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell. – галіміона бородавчаста, *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb. – сарсазан шишкуватий), європейсько-середземноморсько-малоазійським (*Teucrium chamaedrys* L. – самосил гайовий, *T. polium* L. – с. білоповстистий), європейським (*Crataegus monogyna* Jacq. – глід одноматочковий), три види мають понтичний ареал та є ендеміками Східної Європи [13, 14]. Це *Artemisia trauttvetteriana* Besser (полин Траутветтерів), широко розповсюджена на піщаному пересипу між лиманами та морем, *Astragalus pallescens* M. Bieb. (астрагал блідий) і *Thymus x dimorphus* Klokov & Des.-Shost. (чебрець двовидний), приурочені до степових ділянок на материковому узбережжі лиманів.

Найбільшою фракцією є дендрофлора штучних насаджень – 63 види (79,7 % всіх рослин). У ній також, як у дендрофлорі загалом, більшість утворюють циркумбореальні види (58,7 %), а серед інших видів переважають азійські та американські рослини (по 17,5 %).

З табл. 1 чітко видно, що різноманіття дендрофлори узбережжя Тузловських лиманів формується за рахунок штучних деревних насаджень, кількість видів у яких майже у 4 рази вище, ніж у природній флорі. При цьому різноманіття збільшується за рахунок як аборигенних (59 %), так і адвентивних для України (41 %) рослин. За виключенням *Crataegus monogyna* та *Rosa canina*, жоден вид природної флори не використовується у штучних лісонасадженнях. У той же час спонтанофітами в умовах узбережжя Тузловських лиманів стають такі лісові культури, як *Ailanthus altissima, Amorpha fruticosa, Elaeagnus angustifolia, Morus alba.*

Враховуючи природоохоронний статус території національного природного парку та значний антропогенний вплив на неї, була проаналізована інвазійна здатність деревних рослин. За даними В. В. Протопопової [11], 14 видів (17,7 % всієї дендрофлори та 22,2 % дендрофлори лісонасаджень) є синантропофітами, тобто у своєму розповсюдженні пов'язані з діяльністю людини, 12 видів (15,2 % всієї дендрофлори та 19,0 % дендрофлори лісонасаджень) є адвентофітами (занесені в Україну з інших територій); з останніх 11 є кенофітами (активно розповсюдились після XVI ст.). Серед них – 5 видів з високою інвазійною спроможністю: *Acer negundo* L. (клен ясенолистий), *Ailanthus altissima, Amorpha fruticosa, Elaeagnus angustifolia*, *Padus serotina* (Ehrh.) Agardh. (черемха пізня) [9]. Найбільшу небезпеку серед останніх становлять види-трансформери, які активно змінюють середовище – це *Amorpha fruticosa* та *Elaeagnus angustifolia* [1]. В умовах парку вони активно проявляють інвазійні властивості на піщаному пересипу між лиманами і морем. Такі види як *Acer negundo, Padus serotina*, що добре натуралізувалися в Україні, утримуються посеред масивів лісових насаджень, та не розповсюджуються активно на інші території, хоча в межах насаджень вони добре самовідновлюються.

Наявність інвазійних видів, особливо видів-трансформерів, вимагає, щонайменше, постійного цілеспрямованого моніторингу за станом їх популяцій та розповсюдженням в межах національного парку.

Висновки

1. На узбережжі Тузловських лиманів для 79 видів дендрофлори з врахуванням флористичного районування земної кулі А. Л. Тахтаджяна виділено 10 геоелементів та 4 групи ареалів. Для трьох видів рослин природні ареали не встановлені через давність культури.

2. Дендрофлора НПП «Тузловські лимани» – гетерогенне утворення, яке включає 65,8 % рослин з ареалами в Циркумбореальній флористичній облас-

ті та 34,2 % видів з ареалами, повністю розташованими за її межами. Серед останніх переважають північноамериканські та азійські види, частка яких однакова. Частка аборигенних видів становить всього 19,0 %.

3. Аборигенна дендрофлора на 82 % складається з широкоареальних (в основному, європейсько-азійських) видів. Також вона включає три ендеміки Східної Європи (з понтичними ареалами): *Artemisia trautvetteriana, Astragalus pallescens, Thymus x dimorphus.*

4. Дві третини спонтанної фракції дендрофлори утворені аборигенними рослинами, третина – адвентивними (*Ailanthus altissima, Amorpha fruticosa, Elaeagnus angustifolia, Morus alba, Ribes aureum*).

5. Штучні деревні насадження на узбережжі Тузловських лиманів на 58,7 % сформовані циркумбореальними видами, на 35,0 % – азійськими та північноамериканськими в однаковому співвідношенні.

6. Дендрофлора НПП «Тузловські лимани» містить 5 видів з високою інвазійною спроможністю. Особливої уваги заслуговують види-трансформери *Amorpha fruticosa, Elaeagnus angustifolia*, за розповсюдженням яких необхідний постійний моніторинг на території даного об'єкту природно-заповідного фонду.

Список використаної літератури

1. *Види-трансформери* у флорі північного Причорномор'я / В. В. Протопопова, М. В. Шевера, С. Л. Мосякін [та ін.] // Укр. ботан. журн. – 2009. – 66, № 6. – С. 770–783.
2. *Деревья* и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции: в 6 т. – М.; Л.: АН СССР, 1949 – 1962.
3. *Інвазійний* потенціал адвентивної фракції флори Причорномор'я / В. В. Протопопова, М. В. Шевера, С. Л. Мосякін [та ін.] – К.: Фітосоціоцентр, 2009. – 60 с.
4. *Кохно М. А.* Каталог дендрофлори України / М. А. Кохно. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 112 с.
5. *Літопис* природи національного природного парку «Тузловські лимани». Кн. 1. – 2012. – 412 с.
6. *Медвєдєв О. Ю.* Загальна характеристика і сучасні геологічні процеси на Тузлівській групі озеро-лиманів / О. Ю. Медвєдєв // Заповідна справа в Україні. – 2013. – Т. 19, вип. 1. – С. 74–78.
7. *Національний* атлас України. – Київ: ДНВП «Картографія», 2009. – 440 с.
8. *Определитель* высших растений Украины. – К.: Наук. думка, 1987. – 548 с.
9. *Оцінка* і напрямки зменшення загроз біорізноманіттю України. – К.: Хімджест, 2003. – 400 с.
10. *Попова О. М.* Історія вивчення фітобіоти району національного природного парку «Тузловські лимани» / О. М. Попова // Биоразнообразие и устойчивое развитие (матер. Междунар. науч.-практ. конф., Симферополь, 15–19 сент. 2014 г.). – Симферополь, 2014. – С. 280–282.
11. *Протопопова В. В.* Синантропная флора Украины и пути ее развития / В. В. Протопопова. – К.: Наук. думка, 1991. – 204 с.
12. *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли / А. Л. Тахтаджян. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
13. *Флора* Восточной Европы. Т. 10–11. – СПб. [б.и.] – 2001 – 2004.
14. *Флора* Европейской части СССР. Т. 1–8. – Л.: Наука, Л. отд-ние. – 1974 – 1994.
15. *Mosyakin S.* Fedoronchuk M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist / S. Mosyakin, M. Fedoronchuk. – Kiev: 1999. – 346 p.

Стаття надійшла до редакції 17.10.2014 р.

Е. Н. Попова
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
кафедра ботаники,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДЕНДРОФЛОРЫ НАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКА «ТУЗЛОВСКИЕ ЛИМАНЫ»

Резюме
Проанализирована географическая структура дендрофлоры национального природного парка «Тузловские лиманы», расположенного на черноморском побережье в Одесской области. Выявлено 79 видов, которые отнесены к 10 типам ареалов (по А. Л. Тахтаджяну). Две трети растений имеют ареалы в Циркумбореальной флористической области, треть видов дико растет, в основном, в Северной Америке и Центральной и Восточной Азии. Аборигенная фракция представлена 17 видами, спонтанная – 22. Три вида являются понтическими эндемиками Восточной Европы: *Artemisia trauttvetteriana* Besser, *Astragalus pallescens* M. Bieb., *Thymus x dimorphus* Klokov & Des.-Shost. Дендрофлора искусственных лесонасаждений включает 63 вида, из них 41 % растений имеют естественные ареалы за пределами Циркумбореальной области.

Ключевые слова: дендрофлора, географический анализ, эндемики, национальный природный парк «Тузловские лиманы».

O. M. Popova
Odesa National Mechnykov University, Department of Botany,
2, Dvoryanska Str., Odesa, 65082, Ukraine

GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF THE NATIONAL PARK «TUZLOVSKIE LIMANY» DENDROFLORA

Summary
The geographic structure of dendroflora of the National Park «Tuzlovskie limany» dedicated to the Black Sea coast in the Odessa region was analyzed. It was revealed 77 species which distributed over 10 types of areas (for A. L. Tahtadzhyan). Two-thirds of the plants are in the areas of Circumboreal floristic region, one-third of the wildly growing, mainly in North America, Central and Eastern Asia. Aboriginal fraction is represented by 17 species, spontaneous fraction – 22. Three species are pontian endemics of the Eastern Europe: *Artemisia trauttvetteriana* Besser, *Astragalus pallescens* M. Bieb., *Thymus x dimorphus* Klokov & Des.-Shost. Dendroflora of man-made forests includes 61 species, of which 41 % of the plants have natural areas outside the Circumboreal Region.

Keywords: dendroflora, geographical analysis, endemic, national park «Tuzlovskie limany».

ГЕНЕТИКА ТА МОЛЕКУЛЯРНА БІОЛОГІЯ

УДК 633.1.630*165.72.443

О. Л. Січняк[1], к.б.н., доцент
О. А. Васильєв[2], к.с.-г.н., провідний науковий співробітник
[1]Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, кафедра генетики та молекулярної біології, вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна
[2]Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення, відділ фітопатології та ентомології,
Овідіопольська дор., 3, Одеса, 65036, Україна, e-mail: sechnyak@ukr.net

СТІЙКІСТЬ ДО БОРОШНИСТОЇ РОСИ ПШЕНИЧНО-ЧУЖОРІДНИХ ГІБРИДІВ ТА БАТЬКІВСЬКИХ ФОРМ

Досліджували стійкість до борошнистої роси пшенично-чужорідних гібридів і батьківських форм. Високу стійкість показали неповні пшенично-пирійні амфіплоїди. За схрещування зі сприйнятливими до хвороби сортами пшениці гібриди виявилися гетерогенними за стійкістю до гриба – від середньо чутливих до стійких. Найбільш стійкі форми виявлені в комбінаціях схрещування Жатва Алтая х НАД 2 і НАД 1 х Жатва Алтая. Виявлено реципрокні ефекти щодо стійкості до борошнистої роси за схрещування пшениці Жатва Алтая з НАД 1. Стійкість до хвороби суттєво залежала від погодних умов року випробувань.

Ключові слова: пшениця, пшенично-чужорідні амфіплоїди, віддалена гібридизація, борошниста роса, резистентність.

Борошниста роса пшениці, яка викликається *Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* = *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *tritici*, є одним із найбільш шкодочинних захворювань м'якої пшениці, яке розповсюджене у багатьох регіонах, в тому числі Китаї, Німеччині, Японії, Росії, Великобританії, Південній та Західній Азії, Північній та Східній Африці, південному сході США [6] і в Україні [1]. Втрати врожаю через це захворювання сягають 13-34 % [8, 12]. Вирощування стійких сортів пропонує ефективний, економічно обґрунтований та екологічно безпечний підхід до припинення використання фунгіцидів і зниження втрат врожаю, викликаних борошнистою росою.

Існують два типи стійкості до борошнистої роси. Один з них – моногенна (вертикальна, або расоспецифічна) стійкість, яка ефективна лише для окремих ізолятів борошнистої роси. Стійкість здійснюється в основному через реакцію надчутливості листя за безпосередньої участі одного великого гена *R*, позначеного як *Pm* – ген (борошниста роса), у взаємодії ген на ген [6, 7]. Расоспецифічні гени стійкості проявляють свою дію як на стадії паростків, так і протягом всього вегетаційного періоду пшениці. Хоча цей тип стійкості широко використовується в селекційних програмах пшениці, тиск добору, що створюють сорти з генами расоспецифічної стійкості, призводить до швидкого нарощування ізо-

© О. Л. Січняк, О. А. Васильєв, 2014

лятів гриба з відповідними генами вірулентності. Отже, ця стійкість долається при зіткненні з ізолятами збудника з новими генами вірулентності.

Інший тип стійкості до борошнистої роси – стійкість дорослих рослин, який уповільнює інфікування, ріст і розмноження збудника у дорослих рослин, але не в паростках. Цей тип стійкості – часткову стійкість [9] – можна виявити у сортів з подоланою расоспецифічною стійкістю, або у сортів, які її взагалі не мали. Стійкість дорослих рослин до борошнистої роси більш довговічна, ніж расоспецифічна стійкість. Наприклад, пшениця сорту Нокс та її похідні залишалися ефективними проти борошнистої роси протягом 20 років [20]. Дотепер майже 41 локус (*Pm1–Pm45*, *Pm18=Pm1c, Pm22=Pm1e*, *Pm23=Pm4c*, *Pm31=Pm21*) з більш ніж 60 генами / алелями стійкості до борошнистої роси виявлені та локалізовані на різних хромосомах м'якої пшениці та її співродичів [10, 11, 15-17]. Проте, гени стійкості часто долаються новими ізолятами борошнистої роси, оскільки наявність та частота генів вірулентності в популяції збудника змінюються безперервно [13, 18, 14, 19].

Таким чином, пошук нових джерел стійкості до борошнистої роси залишається актуальним завданням. Тому метою представленої роботи є оцінка стійкості до борошнистої роси пшенично-чужорідних гібридів та їх батьківських форм.

Матеріали та методи досліджень

Для дослідження використовували пшенично-чужорідні 56-хромосомні неповні амфіплоїди НАД (*Triticum aestivum* L. × *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu и R.-C. Wang) (далі НАД 1), НАД (*Triticum aestivum* L. × *Thinopyrum* intermedium (Host) Barkworth & *D. R. Devey*) (далі НАД 2), Н 79/9-9 (*Triticum aestivum* L. × *Elymus* sp.) (далі Н79/9-9), *Triticum aestivum* L. сортів Альбатрос одеський, Фантазія одеська, Жатва Алтая та їх гібриди, F_2-F_4 (табл. 1).

Оцінку стійкості до борошнистої роси провадили протягом трьох років в польовому інфекційному розсаднику на провокаційному фоні. В якості накопичувачів інфекції використовували *Triticum aestivum* L. сортів Одеська 26, Одеська напівкарликова і *Triticum compactum* Host. Рівень ураження цих сортів сягає 100 % (відповідає 1–2 балам використовуваної шкали). Ступінь стійкості оцінювали за дев'ятибальною шкалою. Бали 6–9 характеризували різну ступінь стійкості, бали 1–5 різну ступінь сприйнятливості. Вони відповідали наступній кількості враження рослин в процентах: 1–100 %, 2–90 %, 3–65 %, 4–40 %, 5–25 %, 6–15 %, 7–10 %, 8–5 %, 9–0 % [2]. Статистичне опрацювання виконували методом двохфакторного дисперсійного аналізу без повторень [5] після попереднього перетворення процентної оцінки за формулою: $\varphi = 2\arcsin\sqrt{p}$.

Результати досліджень та їх обговорення

Сорти пшениці Альбатрос одеський і Фантазія одеська були помірно сприйнятливими до хвороби, однак у 2010 році, коли переважала посушлива сонячна погода ураження рослин борошнистою росою дещо знижувалося. Подібна картина спостерігалася і відносно сорту Жатва Алтая, але у 2010 році він продемонстрував помірну стійкість до борошнистої роси (табл. 1).

Таблиця 1

Ступінь ураження борошнистою росою батьківських форм та інтрогресивних гібридів пшениці

№ з/п	Сорт, амфіплоїд, гібрид	2009	2010	2011	Середнє
1	Альбатрос одеський	4	5	4	4,3
2	Фантазія одеська	4	5	4	4,3
3	Жатва Алтая	4	6	5	5,0
4	НАД 1	9	8	8	8,3
5	НАД 2	9	9	8	8,7
6	Н79/9-9	5	7	6	6,0
7	Жатва Алтая×НАД 1	4	7	4	5,0
8	Жатва Алтая×НАД 2	8	9	8	8,3
9	НАД 1×Жатва Алтая	6	9	7	7,3
10	НАД 1×Фантазія од.	4	7	6	5,7
11	Фантазія од.×НАД 1	4	7	6	5,7
12	Фантазія од.×НАД 2	4	4	5	4,3
13	Н79/9-9×Альбатрос одеський	7	8	6	7,0

Обидва пшенично-пирійних амфіплоїди, НАД 1 і НАД 2, були стабільно стійкими до хвороби, а пшенично-елімусний амфіплоїд Н79/9-9 в залежності від умов року був помірно сприйнятливим – слабко стійким.

Гібриди між пшенично-чужорідними амфіплоїдами виявилися гетерогенними за стійкістю до хвороби – від середньо чутливих до стійких.

Дисперсійний аналіз підтвердив достовірність відмінностей між дослідженими формами за стійкістю до хвороби (табл. 2).

Таблиця 2

Дисперсійний аналіз стійкості до борошнистої роси батьківських форм та інтрогресивних гібридів пшениці

Джерело варіювання	SS	Df	mS	$F_{факт}$	$F_{табл}$ при P=0,01
Загальне	7,94	38	–	–	–
Фактор А (ядерний геном)	6,57	12	0,548	32,21**	3,03
Фактор В (рік)	0,96	2	0,48	28,24**	5,61
Випадкові відхилення	0,41	24	0,017	–	–

** – відмінності достовірні при P≤0,01

Найбільш стійкі форми серед гібридів м'якої пшениці з неповними амфіплоїдами виявлені в комбінаціях схрещування Жатва Алтая х НАД 2 і НАД 1 х Жатва Алтая, хоча пшениця Жатва Алтая була досить сприйнятливою до патогену. Пшениця Фантазія одеська мала такий же рівень сприйнятливості, однак її гібриди не успадкували стійкість до борошнистої роси. Привертає увагу наявність реципрокних ефектів за схрещування пшениці Жатва Алтая з НАД 1. Це не можна пояснити безпосереднім впливом цитоплазми, адже неповні пшенично-пирійні амфіплоїди створювалися на цитоплазмі м'якої пшениці. Однак, як відомо [4], у стійкість рослини-хазяїна до грибних хвороб вносять вклад усі три клітинні субгеноми – ядерний, пластидний і мітохондріальний, а також їх взаємодія з геномом збудника хвороби. Функціонування пластидного та мітохондріального геномів суттєво залежить від ядерного геному, куди внаслідок тривалої еволюції мігрували певні гени пластому та хондріому. Ядерний геном рослини-хазяїна в даному випадку є гібридним, тому він міг модифікувати цитоплазматичні субгеноми, внаслідок чого і проявилися реципрокні ефекти. Інша причина наявності реципрокрих ефектів може бути обумовлена тим, що кожна гібридна комбінація є ізольованою популяцією, в якій відбувається розщеплення. Через обмеженість розмірів популяцій в них діятимуть генетико-статистичні процеси і загальна оцінка стійкості може суттєво відрізнятися.

Гібриди між пшеницею Альбатрос одеський і Н79/9-9 виявилися більш стійкими, ніж пшенично-чужорідний амфіплоїд і в 2010 та 2011 роках показали таку ж стійкість, як і пшениця, а у 2009 році суттєво перевершували пшеничного батька за стійкістю до борошнистої роси. Однак не викликає сумніву, що зазначений амфіплоїд не є донором стійкості до даної хвороби.

Стійкість до хвороби суттєво залежала від погодних умов року випробувань. У більш посушливому 2010 році спостерігалася краща стійкість усіх досліджуваних форм. У спеціальних дослідженнях показано, що у інтрогресивних гібридів стійкість до хвороб (борошнистої роси, бурої іржі, септоріозу, піренофорозу) спостерігається середній рівень взаємодії генетичних факторів з умовами

середовища [3], однак в нашому дослідженні визначаючу роль грали саме погодні умови, яки сприяли проростанню конідій гриба, а не самі взаємодії.

Висновки

1. Неповні пшенично-пирійні амфіплоїди є високостійкими до борошнистої роси. За схрещування зі сприйнятливими до хвороби сортами пшениці гібриди виявилися гетерогенними за стійкістю до гриба – від середньо чутливих до стійких.

2. Найбільш стійкі форми виявлені в комбінаціях схрещування Жатва Алтая х НАД 2 і НАД 1 х Жатва Алтая.

3. Виявлено реципрокні ефекти щодо стійкості до борошнистої роси за схрещування пшениці Жатва Алтая з НАД 1.

4. Стійкість до хвороби суттєво залежала від погодних умов року випробувань.

Список використаної літератури

1. *Бабаянц Л .Т.* Расовий склад Blumeria graminis (DC) Speer f. sp. tritici Em Marshal на півдні України в 1989-1998 роках / Л. Т. Бабаянц // Збірник наукових праць Селекційно-генетичного Іституту. – Одеса, 1999. – Вип. 1(41). – С. 100–108.
2. *Бабаянц Л. Т.* Выявление неаллельных известным генов устойчивости к *Tillietia caries* (DC) Tul. у линий пшеницы от межвидовой гибридизации (*Triticum aestivum* x *Aegilops cylindrica*) / Л. Т. Бабаянц, Л. А. Дубинина, Г. М. Ющенко // Цитология и генетика. – 2000. – Т. 34, № 4. – С. 32–40.
3. *Моцний І. І., Леонов О. Ю.* Взаємодія генотип х середовище у гібридів озимої пшениці, похідних *Ae. tauschii* / І. І. Моцний, О. Ю. Леонов // Зб. наук. пр. СГІ – НЦНС. – 2009. – Вип. 14(54). – С. 90–99.
4. *Палилова А. Н.* Фундаментальные и прикладные проблемы взаимодействия ядерной и цитоплазматических генетических систем у растений / А. Н. Палилова, П. А. Орлов, Е. А. Волуевич // Вестник ВОГиС. – 2005. – Т. 9, № 4. – С. 499–504.
5. *Седловский А. И.* Генетико-статистические подходы к теории селекции самоопыляющихся культур / А. И. Седловский, С. П. Мартынов, Л. К. Мамонов. – Алма-Ата: Наука, 1982. – 200 с.
6. *Bennett F. G. A.* Resistance to powdery mildew in wheat: A review of its use in agriculture and breeding programmes / F. G. A. Bennett // Plant Pathol. – 1984. – V. 33, N. 3. – P. 279–300.
7. *Chen Y.* Genes for resistance to wheat powdery mildew / Y. Chen, J. Chelkowski // J. Appl. Genet. – 1999. – V. 40, N. 4. – P. 317–334.
8. *Griffey C. A.* Effectiveness of adult-plant resistance in reducing grain yield loss to powdery mildew in winter wheat / C. A. Griffey, M. K. Das, E. L. Stromberg // Plant Dis. – 1993. – V. 77, N. 2. – P. 618–622.
9. *Hautea R. A.* Inheritance of partial resistance to powdery mildew in spring wheat / R. A. Hautea, W. R. Coffman, M. E. Sorrells, G. C. Bergstrom // Theor. Appl. Genet. – 1987. – V. 73, N. 4. – P. 609–615.
10. *He R.* Inheritance and mapping of powdery mildew resistance gene *Pm*43 introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat / R. He, Z. Chang, Z. Yang, Z. Yuan et al. // Theor. Appl. Genet. – 2009. – V. 118, N. 6. – P. 1173–1180.
11. *Hua W.* Identification and genetic mapping of *Pm*42, a new recessive wheat powdery mildew resistance gene derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*) / W. Hua, Z. Liu, J. Zhu, C. Xie et al // Theor. Appl. Genet. – 2009. – V. 119, N. 2. – P. 223–230.
12. *Leath S.* Effects of powdery mildew, triadimenol seed treatment, and triadimefon foliar sprays on yield of winter wheat in North Carolina / S. Leath, K. L. Bowen // Phytopathol. – 1989. – V. 79, N. 2. – P. 152–155.
13. *Leath S.* Virulence genes of the wheat powdery mildew fungus, *Erysiphe graminis* f. sp. *Tritici* in North Carolina / S. Leath, J. P. Murphy // Plant Dis. – 1985. – V. 69, N. 6. – P. 905.
14. *Limpert E.* Analysis of virulence in populations of wheat powdery mildew in Europe / E. Limpert, F. G. Felsenstein, D. Andrivon // J. Phytopathol. – 1987. – V. 120, N. 1. – P. 1–8.

15. *Luo P. G.* Characterization and chromosomal location of *Pm*40 in common wheat: a new gene for resistance to powdery mildew derived from *Elytrigia intermedium* / P. G. Luo, H. Y. Luo, Z. J. Chang, H. Y. Zhang et al // Theor Appl. Genet. – 2009. – V. 18, N. 6. – P. 1059–1064.
16. *Ma H.* Identification and mapping of a new powdery mildew resistance gene on chromosome 6D of common wheat / H. Ma, Z. Kong, B. Fu, N. Li, L. Zhang, H. Jia, Z. Ma // Theor. Appl. Genet. – 2011. – V. 123, N. 7. – P. 1099–1106.
17. *McIntosh R. A.* Catalogue of Gene Symbols for Wheat / R. A. McIntosh, Y. Yamazaki, J. Dubcovsky, J. Rogers, C. Morris, R. Appels, X. C. Xia // 12th International Wheat Genetics Symposium 8-13 September 2013 Yokohama, Japan. – [Електрон. ресурс]. – Режим доступу: http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2013/GeneCatalogueIntroduction.pdf;jsessionid=27DBA7D7FD0392235D423647EF770026.lb1
18. *Menzies J. G.* Virulence of *Erysiphe graminis* f. sp. *Tritici* in southern Ontario in 1983, 1984, and 1985 / J. G. Menzies, B. H. MacNeil // Can. J. Plant Pathol. – 1986. – V. 8, N. 3. – P. 338–341.
19. *Namuco L. O.* Virulence spectrum of the *Erysiphe graminis* f. sp. T*ritici* population in New York / L. O. Namuco, W. R. Coffman, G. C. Bergstrom, M. E. Sorrells, // Plant Dis. – 1987. – V. 71. – P. 539–541.
20. *Shaner G.* Evaluation of slow-mildewing resistance of Knox wheat in the field / G. Shaner // Phytopathology. – 1973. – V. 63. – P. 867–872.

Стаття надійшла до редакції 24.02.2014

А. Л. Сечняк[1], **А. А. Васильев**[2]
[1]Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина
[2]Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения, отдел фитопатологии и энтомологии,
Овидиопольская дор., 3, Одесса, 65036, Украина, e-mail: sechnyak@ukr.net

УСТОЙЧИВОСТЬ К МУЧНИСТОЙ РОСЕ ПШЕНИЧНО-ЧУЖЕРОДНЫХ ГИБРИДОВ И РОДИТЕЛЬСКИХ ФОРМ

Резюме
Исследовали устойчивость к мучнистой росе пшенично-чужеродных гибридов и родительских форм. Высокую устойчивость продемонстрировали неполные пшенично-пырейные амфиплоиды. Их гибриды от скрещивания с чувствительными к заболеванию сортами пшеницы оказались гетерогенными по устойчивости к грибу – от средне чувствительных до устойчивых. Наиболее устойчивые формы выявлены в комбинациях скрещивания Жатва Алтая х НАД 2 и НАД 1 х Жатва Алтая. Выявлены реципрокные эффекты по устойчивости к мучнистой росе при скрещивании пшеницы Жатва Алтая с НАД 1. Устойчивость к болезни значимо зависела от погодных условий года испытаний.

Ключевые слова: пшеница, пшенично-чужеродные амфиплоиды, отдаленная гибридизация, мучнистая роса, резистентность.

O. L. Sichnyak[1], **O. A.Vasiliev**[2]
[1]Odesa Mechnykov National University, Department of Genetics and Molecular Biology,
2, Dvoryanska Str., Odesa, 65082, Ukraine
[2]The Plant Breeding and Genetics Institute – National Center of Seed & Cultivar Investigation, Department of Phytopathology and Entomology,
3, Ovidiopolska dor., Odesa, 65036, Ukraine

RESISTANCE TO POWDERY MILDEW OF WHEAT-ALIEN HYBRIDS AND PARENTAL FORMS

Summary
The resistance to powdery mildew of wheat-alien hybrids and parental forms was investigated. High resistance was showed by incomplete wheat-wheatgrass amphiploids. Their hybrids from crossing with sensitive to disease wheat varieties were heterogeneous for resistance to the fungus (their resistance varied from medium sensitive to resistant). The most stable forms were found in crossing Zhatva Altaya x PA 2 and PA 1 x Zhatva Altaya. The reciprocal effects on resistance to powdery mildew in crossing of wheat Zhatva Altaya with PA 1 were revealed. Resistance to disease was significantly dependent on weather conditions in the year of tests.

Key words: wheat, wheat-alien amphyploids, wide crossing, powdery mildew, resistance.

ГІДРОБІОЛОГІЯ ТА ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ

УДК 951.524.11 (262.5)

А. Ю. Варигин[1], канд. биол. наук, старший научный сотрудник
А. А. Рыбалко[2], младший научный сотрудник
Одесский филиал Института биологии южных морей НАН Украины,
[1]отдел экологической интеграции биоциклов,
[2]отдел экологии краевых сообществ,
ул. Пушкинская, 37, Одесса, 65011, Украина

МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАКРОЗООБЕНТОСА СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ СУХОГО ЛИМАНА

Показан характер изменения параметров макрозообентоса северной части Сухого лимана в летний период 2003–2006 гг. Определена межгодовая изменчивость видового состава и количественных показателей этого сообщества. Выделены доминирующие виды и основные трофические группы макрозообентоса. Проведен анализ биоразнообразия сообщества с использованием индексного подхода. Определены нарушения в структуре сообщества мягких грунтов мелководной части Сухого лимана.

Ключевые слова: макрозообентос, видовой состав, количественные характеристики, Сухой лиман.

Сухой лиман расположен в 20 км к юго-западу от города Одессы. Более полувека назад он был отделен от моря песчаной косой и использовался как рыбохозяйственный водоем. Затем в южной, прилегающей к морю, части лимана были проведены дноуглубительные работы, а на берегах сооружены Ильичевский порт и судоремонтный завод. Северная часть лимана представляет собой вытянутый в северо-западном направлении мелководный водоем, отделенный от портовой зоны переправой в виде понтонного моста. Средняя глубина в этой части лимана составляет 0,8 м, максимальная – 1,5 м. Соленость воды лимана в период исследований в 2003, 2004, 2005 и 2006 гг. составляла 12,3; 11,8; 12,1; 10,9 ‰, соответственно. Донные отложения в основном были представлены черными илами с примесью песка и ракуши.

До настоящего времени особенности развития зообентоса его северной части остаются недостаточно изученными. В работах 60-х годов прошлого столетия для всего лимана указывается 44 вида зообентоса [1]. После соединения лимана с морем в его донной фауне обнаружено 46 видов [2]. В начале текущего столетия в составе макрозообентоса лимана и смежной части моря зарегистрировано 20 видов беспозвоночных [3].

Цель работы состоит в определении характера межгодовой изменчивости состояния макрозообентоса в северной мелководной части Сухого лимана за период 2003–2006 гг.

© А. Ю. Варигин, А. А. Рыбалко, 2014

Материал и методы

Материалом для работы послужили пробы зообентоса, собранные с 2003 по 2006 гг. в один и тот же период (июнь) на пяти постоянных станциях, расположенных равномерно в северной мелководной части Сухого лимана. Отбор проб осуществляли с помощью металлической рамки, размером 20×20 см, обтянутой мельничным газом. На каждой станции брали по четыре рамки. Пробы промывали через систему сит с минимальным размером ячеи 0,5 мм. Отобранных животных определяли до вида, подсчитывали и взвешивали. При выделении трофических групп использовали литературные данные [4].

Для анализа межгодовой изменчивости параметров зообентоса применяли индексный подход. Анализ биоразнообразия проводили с помощью индекса Симпсона [5]. Выравненность изучали по индексу Пиелу, видовое богатство – по индексу Маргалефа [6]. Показатель доминирования определяли с помощью индекса Берджер-Паркера [7]. Для индикации нарушений в структуре изучаемого сообщества применяли ABC-метод [8]. При этом в дополнение к графической информации определяли цифровой индекс W, предложенный Мейр и Доре [9].

Результаты исследований и их анализ

В результате проведенных работ в составе зообентоса северной части Сухого лимана за весь период исследований зарегистрировано 44 вида беспозвоночных. Однако общее количество видов, обнаруженных в тот или иной год, колебалось от 19 до 28. Среди таксонов, входящих в состав зообентоса в 2003 г., преобладали Polychaeta (35,7%) и Bivalvia (17,9%). В 2004 г. к преобладающим таксонам добавились Amphipoda (30,4%). Эти же группы доминировали и в последующие годы (табл. 1).

Таблица 1

Таксономическая структура макрозообентоса северной части Сухого лимана

Таксоны	2003		2004		2005		2006	
	S	%	S	%	S	%	S	%
Polychaeta	10	35,7	3	13,0	5	26,3	6	23,1
Cirripedia	1	3,6	1	4,4	–	–	–	–
Decapoda	–	–	–	–	–	–	1	3,9
Mysidacea	1	3,6	–	–	–	–	–	–
Cumacea	1	3,6	1	4,4	–	–	1	3,9
Isopoda	3	10,7	2	8,7	1	5,3	3	11,5
Amphipoda	3	10,7	7	30,4	5	26,3	5	19,2
Gastropoda	2	7,1	3	13,0	3	15,8	3	11,5
Bivalvia	5	17,9	5	21,7	5	26,3	5	19,2
Chironomidae	2	7,1	1	4,4	–	–	2	7,7
Всего	28	100,0	23	100,0	19	100,0	26	100,0

Примечание: S – число видов

В 2003 г. в составе макрозообентоса северной части Сухого лимана доминирующими были двустворчатые моллюски: по численности – *C. glaucum*, а по биомассе – *A. ovata*. Индекс Берджер-Паркера в первом случае составлял 0,59, а во втором – 0,38. В последующие годы доминирование по численности перешло к мелкому брюхоногому моллюску *H. acuta* (индекс Берджер-Паркера составлял от 0,59 до 0,69), тогда как, по биомассе доминирование осталось у *A. ovata* (2004 г.), *M. galloprovincialis* (2005 г.), *C. glaucum* (2006 г.). Среди червей наиболее высокого количественного развития в течение всего периода исследований достигал *H. diversicolor*, а среди ракообразных – *M. gryllotalpa* и *I. baltica basteri* (табл. 2).

Таблица 2

Количественные показатели доминантных и субдоминантных видов макрозообентоса северной части Сухого лимана

Виды	2003 г.		2004 г.		2005 г.		2006 г.	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Hediste diversicolor O.F. Muller	360±18	5,8±0,12	100±52	45,8±1,12	1550±84	68,4±1,60	906±43	46,4±4,20
Polydora cornuta Bosc	480±27	0,2±0,03	237±34	0,3±0,02	75±16	0,1±0,02	143±18	0,2±0,02
Capitella capitata (Fabricius)	545±32	0,5±0,04	50±8	0,1±0,01	75±12	0,2±0,03	–	–
Idotea baltica basteri Audoin	540±30	0,5±0,07	1750±185	10,6±0,35	1825±120	10±0,42	193±24	1,9±0,08
Gammarus aequicauda Mart	–	–	125±37	0,7±0,06	50±10	0,5±0,02	62±12	0,6±0,03
Dexamine spinosa (Montagu)	550±38	0,5±0,05	1775±178	1,2±0,04	225±35	0,3±0,02	112±22	0,1±0,02
Microdeutopus gryllotalpa Costa	750±46	1,1±0,08	4300±235	3,9±0,10	850±64	1,2±0,06	1375±135	1,4±0,07
Corophium volutator M.-Edwards	–	–	1250±135	0,7±0,05	100±24	0,1±0,02	68±22	0,1±0,02
Mohrensternia lineolata Michaud	115±17	0,4±0,06	4550±245	8,5±0,14	25±8	0,4±0,03	125±28	0,5±0,04
Setia valvatoides Milachevitch	750±46	0,8±0,07	1750±95	1,2±0,06	25±12	0,1±0,02	25±10	0,1±0,02
Hydrobia acuta (Draparnaud)	670±55	4,5±0,14	75350±632	111,5±2,65	16150±325	41,5±3,70	14581±285	33,0±2,72
Mytilaster lineatus (Gmelin)	40±12	0,5±0,05	175±25	0,8±0,04	75±23	1,6±0,07	175±18	14,5±0,22
Mytilus galloprovincialis Lamk	175±23	1,5±0,08	100±15	1,2±0,05	125±28	1321±34,50	12±8	27,1±1,82
Cerastoderma glaucum Poiret	5845±256	19,0±0,16	2612±145	137,2±2,55	475±42	291±11,60	1343±120	81,7±8,82
Abra ovata (Philippi)	170±26	20,2±0,18	11587±455	499,4±9,20	3275±243	248±10,80	400±45	29,7±2,32
Mya arenaria Linne	15±5	0,2±0,02	650±65	0,9±0,06	225±55	96,3±9,60	45±10	31,1±2,64

Примечание: N – численность, экз.·м$^{-2}$; B – биомасса, г·м$^{-2}$

Кроме видов, указанных в табл. 2, в состав макрозообентоса Сухого лимана входили редкие в наших сборах Polychata *Phyllodoce tuberculata* Bobretzky, *Harmothoë imbricata* (Linne), *Grubea clavata* (Claparede), *Neanthes succinea* (Leuckart), *Platynereis dumerilii* (Audouin et M.-Edwards), *Spio filicornis* (O. F. Muller), *Prionospio cirrifera* Wiren, *Fabricia sabella* (Ehrenberg). Среди Isopoda редкими были *Sphaeroma pulchellum* (Colosi), а среди Amphipoda – *Stenothoe monoculoides* (Montagu), *Apherusa bispinosa* (Bate), *Nototropis guttatus* (A. Costa), *Marinogammarus olivii* M. – Edwards, *Melita palmata* (Montagu), *Cardiophilus baeri* G. O. Sars, *Orchestia bottae* M. – Edwards, *Microprotopus minutus* Sowinsky, *Amphithoe vaillanti* Lucas, *Jassa ocia* (Bate), *Erichthonius difformis* M. – Edwards, *Corophium bonelli* M. – Edwards.

К числу случайных видов, встреченных в единичных экземплярах, можно отнести *Amphibalanus improvisus* Darwin (Cirripedia), *Rhithropanopeus harrisi tridentata* (Maitland) (Decapoda), *Gastrosaccus sanctus* (Van Beneden) (Mysidacea), *Eurydice racovitzai* Bacesco (Isopoda), *Iphinoe maeotica* (Sowinskyi) (Cumacea), *Thalassomyia frauenfeldi* (Shiner), *Chironomus salinarius* (Kieffer) (Chironomidae).

Среди трофических групп зообентоса в целом по количеству видов доминировали детритофаги и эврифаги. По численности в 2003 г. преобладали сестонофаги, а по биомассе – детритофаги. В последующие годы преобладание по численности перешло к детритофагам, а по биомассе – к сестонофагам (табл. 3).

Таблица 3

Трофическая структура макрозообентоса северной части Сухого лимана

Трофические группы	2003 г.			2004 г.			2005 г.			2006 г.		
	S	N	B	S	N	B	S	N	B	S	N	B
Сестонофаги	17,9	72,5	36,4	21,7	3,5	17,8	21,1	3,6	82,0	15,4	6,0	58,8
Детритофаги	32,1	15,4	47,4	47,8	87,5	74,1	47,4	81,5	14,0	30,8	64,0	21,1
Фитофаги	7,1	0,9	0,3	8,7	5,8	1,2	10,5	1,0	0,2	7,7	1,0	0,2
Плотоядные	10,7	3,6	0,3	–	–	–	5,3	0,4	0,2	11,5	0,6	3,1
Эврифаги	32,2	7,6	15,6	21,8	3,2	6,9	15,7	13,5	3,6	34,6	28,4	16,8

Примечание: S – число видов, %; N – численность, %; B – биомасса, %

Применение ABC-метода для выявления нарушений в структуре изучаемого сообщества показало тенденцию к ухудшению состояния макрозообентоса за период с 2003 по 2006 гг. (рис. 1). По взаимному расположению кривых накопленной численности и биомассы зообентоса можно судить о наличии изменений во взаимоотношении видов, относящихся в данном сообществе к K- и r-стратегам. Как видно из графиков, представленных на рис. 1, в 2003 г. состояние зообентоса можно назвать удовлетворительным, так как кривая для численности лежит ниже кривой для биомассы.

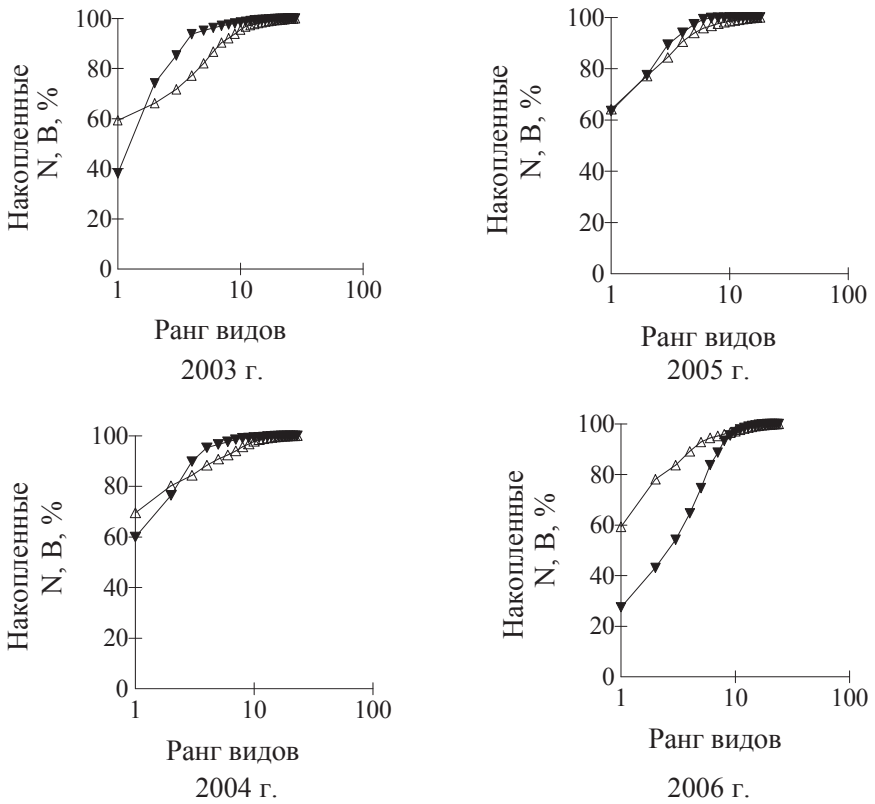


Рис. 1. Распределение накопленной численности (N, светлые треугольники) и биомассы (B, темные треугольники) макрозообентоса северной части Сухого лимана в 2003–2006 гг.

В данном случае преобладающими видами в сообществе были двустворчатые моллюски, которые являются K-стратегами с относительно высокой биомассой. Известно, что для ненарушенных сообществ характерно большее разнообразие численности организмов по сравнению с биомассой [8]. При изменениях параметров окружающей среды, связанных с загрязнением, преобладающими по численности становятся r-стратеги. При этом кривая для численности на соответствующем графике располагается выше кривой для биомассы. Так, в 2004–2005 гг. состояние зообентоса становится неустойчивым, так как обе кривые начинают сближаться. В 2006 г. стабильность изучаемого сообщества была явно нарушена, так как кривые поменялись местами (рис. 1). В этот период доминирование по численности переходит к мелким брюхоногим моллюскам, которые являются r-стратегами.

Об этом также свидетельствуют значения W (ABC-индекса), которые к 2006 г. стали отрицательными (табл. 4). Как известно, этот индекс является весьма чувствительным индикатором антропогенных нарушений среды и

может быть использован при мониторинге восстановления сообществ после стрессовых воздействий [9]. По-видимому, в данном случае прослеживается влияние крупных промышленных предприятий, расположенных на берегах лимана.

Таблица 4

Индексы разнообразия макрозообентоса северной части Сухого лимана

Годы	D_N	D_B	M_N	M_B	E_N	E_B	W
2003	0,6302	0,7187	2,9363	6,8007	0,5048	0,4554	0,052
2004	0,5007	0,5923	1,8975	3,2713	0,4063	0,4059	0,024
2005	0,5608	0,5601	1,6776	2,2248	0,4587	0,4128	0,032
2006	0,6051	0,8561	2,2749	4,0384	0,4518	0,6851	-0,137

Примечание: D – индекс Симпсона, M – индекс Маргалефа, E – индекс Пиелу, W – ABC-индекс (N –по численности, B – по биомассе)

Применение индексного подхода при анализе межгодовой изменчивости биоразнообразия зообентоса Сухого лимана подтвердило тенденцию, обнаруженную с помощью ABC-метода. Так, индекс Симпсона, который представляет собой меру разнообразия, был выше по численности в 2003 г., когда сообщество было в удовлетворительном состоянии. При ухудшении состояния сообщества к 2006 г. значение этого индекса по биомассе оказалось наивысшим (табл. 4). Индекс Маргалефа, показывающий биоразнообразие относительно видового богатства, которое определяется не только количеством видов, но и тем, как эти виды распределены относительно особей их представляющих, за исследуемый период снизился как по численности, так и по биомассе. Обычно значение этого индекса падает в случае ухудшения условий обитания, связанного с загрязнением среды. Индекс Пиелу, отражающий выравненность, показывает насколько биоразнообразие отличается от максимально возможного при данном числе видов. Чем ближе значение этого индекса к единице, тем выше выравненность. Данные, представленные в табл. 4, свидетельствуют о том, что выравненность за изученный период мало изменилась, так как значения индекса Пиелу оставались на среднем уровне.

Выводы

1. В результате проведенных исследований было установлено, что фауна северной части Сухого лимана носит морской характер.
2. Всего в период исследований в составе макрозообентоса северной части Сухого лимана зарегистрировано 44 вида. Количество видов колебалось по годам от 19 до 28.

3. В макрозообентосе преобладали Polychaeta (до 35,7 % от общего количества видов), Bivalvia (до 26,3 %) и Amphipoda (до 30,4 %).

4. Доминирующими видами макрозообентоса были представители Gastropoda (до 74,5 % по численности) и Bivalvia (до 53,1 % по биомассе).

5. Преобладающими трофическими группами макрозообентоса были детритофаги (до 87,5 % по численности) и сестонофаги (до 82,2 % по биомассе).

6. За период с 2004 по 2006 гг. стабильность сообщества макрозообентоса северной части Сухого лимана была нарушена, что подтверждается результатами, полученными с помощью АВС-метода, а также индексного подхода.

Список использованной литературы

1. *Гринбарт С. Б.* Зообентос лиманов северо-западного Причерноморья и смежных с ним участков моря / С. Б. Гринбарт // Автореф. дисс. …докт. биол. наук. – Одесса, 1967. – 52 с.
2. *Лосовская Г. В.* Об изменениях донной фауны Сухого лимана после его соединения с морем / Г. В. Лосовская // Биологические проблемы океанографии южных морей. – Киев.: Наук. думка, 1969. – С. 56–59.
3. *Синегуб И. А.* Макрозообентос Сухого лимана и смежной части Черного моря / И. А. Синегуб // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Сб. науч. тр. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2002. – вып. 1(6). – С. 338–345.
4. *Киселева М. И.* Бентос рыхлых грунтов Черного моря / М. И. Киселева – Киев: Наук. думка, 1981. – 168 с.
5. *Федоров В. Д.* Экология / В. Д. Федоров, Т. Г. Гильманов – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 464 с.
6. *Одум Ю.* Основы экологии / Ю. Одум – М.: Мир, 1975. – 743 с.
7. *Малзумян С. А.* Изменение разнообразия зообентоса рыхлых грунтов в районе юго-восточного Крыма (на примере бухты Лисья) / С. А. Малзумян Е. А. Болтачева, Н. А. Колесникова // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 229–238.
8. *Warwick R. M.* A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities / R. M. Warwick // Mar. Biol. – 1986. – 92. – P. 557–562.
9. *Meire P. M.* Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities / P. M. Meire, J. Dereu // J. Appl. Ecol. – 1990. – 27. – P. 210–223.

Статья поступила в редакцию 12.06.2014

О. Ю. Варігін[1], О. А. Рибалко[2]
Одеська філія Інституту біології південних морів НАН України,
[1]відділ екологічної інтеграції біоциклів,
[2]відділ екології крайових угрупувань,
вул. Пушкінська, 37, Одеса, 65011, Україна

МІЖРІЧНА МІНЛИВІСТЬ МАКРОЗООБЕНТОСУ ПІВНІЧНОЇ ЧАСТИНИ СУХОГО ЛИМАНУ

Резюме
Показано характер зміни параметрів макрозообентосу північної частини Сухого лиману в літній період 2003–2006 рр. Визначено міжрічну мінливість видового складу і кількісних показників цього угрупування. Виділено домінуючі види

та основні трофічні групи макрозообентосу. Проведено аналіз біорізноманіття угрупування з використанням індексного підходу. Визначено порушення в структурі угрупування м'яких ґрунтів мілководної частині Сухого лиману.

Ключові слова: зообентос, видовий склад, кількісні характеристики, Сухий лиман.

A. Yu. Varigin[1], A. A. Rybalko[2]
Odesa Branch of the Institute of Biology of the Southern Seas NAS of Ukraine,
[1]Department of Ecological Integration of Biocycles,
[2]Department of Ecology of Edged Communities,
37, Str. Pushkinska, Odesa, 65011, Ukraine

INTERANNUAL CHANGEABILITY OF MACROZOOBENTHOS IN THE NORTHERN PART OF THE SUKHOI LIMAN

Summary
The character of change of parameters of macrozoobenthos in the northern part of the Sukhoi Liman in summer period 2003–2006 is shown. The interannual changeability in species composition and quantitative characteristics of this community are defined. The dominant species and the major trophic groups of macrozoobenthos are determined. The analysis of biodiversity in the community using the index approach was carried out. The distortions in the community structure of the soft bottom in shallow part of the Sukhoi Liman are defined.

Keywords: zoobenthos, species composition, quantitative characteristics, the Sukhoi Liman.

УДК 591.044:[594.124+594.32]

В. А. Топтиков[1], к.б.н., старший научный сотрудник
В. Н. Тоцкий[1], д.б.н., профессор
Т. Г. Алексеева[1], к.б.н., доцент
О. А. Ковтун[2], к.б.н., доцент
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
[1]кафедра генетики и молекулярной биологии, e-mail: wat.22@mail.ru
[2]кафедра гидробиологии и общей экологии, e-mail: hydrobiostation@gmail.com
ул. Дворянская, 2, 65082, Одесса, Украина

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ОСОБЕЙ РАПАНЫ (*RAPANA VENOSA* VALENCIENNES, 1846) И МИДИИ (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAMARK, 1819) ИЗ ОДНОГО БИОТОПА

Определяли устойчивость к условиям безводной среды особей *R. venosa* и *M. galloprovincialis* по продолжительности их жизни. При одинаковых значениях минимального (двое суток) и максимального (семь суток) времени жизни в экстремальных условиях эксперимента особи исследуемых видов различались темпами гибели. Установлена связь устойчивости моллюсков к экстремальным условиям среды с их размерно-массовыми показателями. У рапаны максимальная адаптивная способность к заданным экстремальным условиям проявлялась на уровне мелкоразмерных и более молодых особей, у мидии более устойчивыми были крупноразмерные особи.

Ключевые слова: *Rapana venosa*, *Mytilus galloprovincialis*, адаптивный потенциал, размерно-массовые параметры.

Для Чёрного моря характерно наличие практически полного набора факторов, определяющих его высокую инвазибельность и способствующих внедрению видов-интродуцентов [30]. Это привело к появлению в экосистеме Черного моря значительного числа чужеродных видов [8, 30, 32]. Негативные последствия вселения ряда интродуцентов стали заметными сразу после инвазии. Одним из видов-вселенцев, существенно нарушивших сложившееся биологическое равновесие экосистемы Черного моря, является рапана (*Rapana venosa* Valenciennes, 1846) [50]. Данный брюхоногий моллюск обладает комплексом свойств, обеспечивающих ему успешную инвазию: 1) особенности биологии вида, способствующие ускоренному расселению, 2) быстрые темпы развития и достижения репродуктивного возраста, 3) малое количество врагов в новом местообитании; 4) высокая продуктивность [23, 48]. К этому перечню следует добавить то, что вселенец, как правило, занимает свободную экологическую нишу и обладает высокой адаптивностью [7]. О чрезвычайной приспособляемости и пластичности рапаны свидетельствует ее вселение в различные регионы Мирового океана [39]. Рапана характеризуется устойчивостью к ги-

© В. А. Топтиков, В. Н. Тоцкий, Т. Г. Алексеева, О. А. Ковтун, 2014

поксии и загрязнению среды [28, 50], эвригалинностью и эвритермностью [5, 8, 42, 50]. Кроме того, особи этого вида способны к длительному голоданию [8], очень устойчивы к паразитарным инвазиям [5] и обладают высокой пластичностью в отношении потребляемой пищи [29, 31, 46]. В северо-западной части Чёрного моря основным источником питания рапаны является мидия (*Mytilus galloprovincialis* Lamark, 1819) [16].

Имеется спорное, на наш взгляд, предложение об использовании мидийных марихозяйств для разведения рапаны [9]. Для оценки влияния рапаны на популяции промысловых двустворчатых моллюсков Черного моря существенный интерес представляет сопоставление экологических свойств указанных видов моллюсков, составляющих стыкующиеся звенья трофической цепи. Целью настоящей работы явилось сравнительное изучение адаптивного потенциала рапаны и мидии, а также зависимость устойчивости особей этих видов к неблагоприятным условиям среды от их размерно-массовых показателей.

Материал и методы исследования

Известно, что адаптивный потенциал вида как наследственно детерминированная способность его особей приспосабливаться к широкому спектру факторов среды определяется многими свойствами, в том числе биотическим потенциалом, экологической пластичностью и устойчивостью. Качественная и количественная оценка приспособительных возможностей особей данного вида может быть осуществлена путем изучения на биохимическом и физиологическом уровнях их ответных реакций на неблагоприятные (стрессовые) воздействия. Анализ ответных реакций организмов на загрязнение среды широко используется при мониторинге [40, 41, 45].

Адаптивный потенциал исследуемых моллюсков определяли в остром эксперименте по их устойчивости к условиям безводной среды [18]. Уровень устойчивости устанавливали по продолжительности жизни особей в экстремальных условиях эксперимента. Используемый тест на выживание, приводящий к гипоксии, нарушению водно-солевого баланса и голоданию, может адекватно отобразить общий адаптивный потенциал животных.

Моллюсков собирали вручную безвыборочным способом на каменной гряде Одесского залива в районе Малого Фонтана в 50 м от берега на глубине 5–7 м. Сбор производили 20 мая 2013 г. Температура воздуха в день сбора составляла +23 °С, температура поверхностного слоя воды – +17 °С, на глубине в месте расположения моллюсков – + 11 °С.

Всего в эксперимент было взято по 100 живых особей каждого вида, обитающих в одном биотопе. В ходе эксперимента контролировали температуру с помощью электронного термоиндикатора *LogTag*. Среднесуточная температура составляла +22,6 ±0,05 °С с колебаниями в интервале от 20,6 °С до 23,7 °С. Состояние мидий определяли по способности удерживать створки раковины

закрытыми, состояние рапан – по реакции мышц ноги на раздражение и удерживанию мягкого тела в раковине при встряхивании моллюска. Осмотр моллюсков производили раз в сутки. На основании результатов наблюдений строили кривые смертности. Отсчет времени эксперимента начинали на следующий день после вылова моллюсков и помещения их в безводную среду.

У погибших моллюсков определяли размерно-массовые параметры. Линейные размеры измеряли с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм, массу определяли на электронных весах с точностью до 0,1 г. У мидий измеряли длину раковины (L), общую массу ($M_{M-\Sigma}$), массу раковины (M_{M-P}) и сырую массу мягкого тела мидий (M_{M-MT}) У рапан определяли высоту (H) и ширину (диаметр) раковины (W), общую массу с раковиной ($M_{P-\Sigma}$), массу раковины (M_{P-P}) и сырую массу мягкого тела (M_{P-MT}). Для извлечения тела рапан из раковин использовали метод глубокой заморозки (до –28 °С), после чего моллюсков оттаивали и мягкое тело извлекали из раковины.

Для изучения габитуса мидий использовали следующие показатели: коэффициент упитанности ($K_{упит.}=100\times M_{M-MT}/L^3$, где масса мягкого тела в г, длина раковины – в см), отношение сырой массы мягкого тела к общей массе животного ($M_{M-MT}/M_{M-\Sigma}\times 100$ %), массивность раковины по отношению массы раковины к ее длине (M_{M-P}/L, где масса раковины в г, длина – в см). При анализе габитуса рапан определяли такие показатели, как отношение ширины раковины к ее высоте ($W/H\times 100$ %), отношение сырой массы мягкого тела к общей массе животного ($M_{P-MT}/M_{P-\Sigma}\times 100$ %), коэффициент упитанности ($K_{упит.}=100\times M_{P-MT}/H^3$, где масса мягкого тела в г, высота раковины – в см) и массивность раковины по отношению массы раковины к ее высоте (M_{P-P}/H, где масса раковины в г, высота – в см).

Возраст определяли по годовым нерестовым меткам на раковине [27, 28]. Так как первая нерестовая метка образуется в возрасте 2+, к определенному на раковине числу нерестовых меток прибавляли 2 года.

Сравнение кривых смертности исследуемых видов моллюсков и динамики изменений размерно-массовых показателей проводили на основании критерия χ^2 [1]. Сопряженность между морфометрическими и возрастными показателями особей и временем их экспозиции в безводной среде анализировали на основании расчета рангового коэффициента корреляции Спирмена с поправкой на наличие групп одинаковых рангов [22]. Нулевые гипотезы отклоняли на уровне 0,05.

Результаты исследования и их обсуждение

Видовые особенности устойчивости моллюсков в безводной среде. У обоих видов моллюсков минимальная и максимальная продолжительность жизни в заданных условиях были одинаковыми: 2 и 7 суток соответственно. Однако темпы гибели моллюсков разных видов были неодинаковыми, что проявилось

в достоверном различии кривых смертности рапаны и мидии (χ^2=13,22; *df*=6; *p*< 0,05). Так, на третьи сутки погибло 6 % мидий, тогда как смертность рапан на этот момент достигла 13 %. В последующие двое суток гибель мидий резко возросла и превысила таковую у рапан. На этапе массовой гибели (4–5 сутки) погибло 73 % особей рапаны, тогда как у мидии эта величина составила 90 %. В итоге, время гибели половины особей (LD_{50}) составило для мидии 3,8 суток, для рапаны – 4,1 (рис. 1).

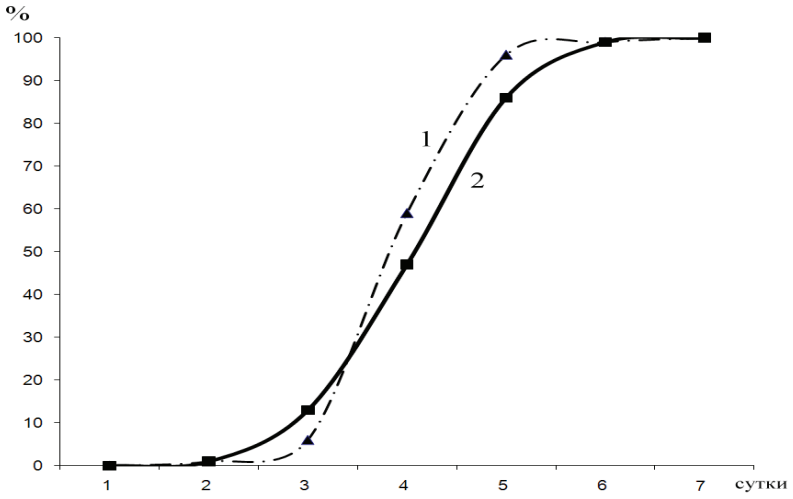


Рис. 1. Кривые смертности моллюсков в безводной среде:
1 – мидии, 2 – рапаны; на оси абсцисс – продолжительность экспозиции моллюсков в безводной среде (сутки), % – доля особей, погибших к определенному моменту эксперимента

Анализируя полученные результаты, следует отметить, что время жизни в безводной среде у мидии исследуемого биотопа незначительно и приходится на область минимальных значений (до 7 суток), полученных другими авторами [18, 36]. Это может быть связано как с повышенной загрязненностью Одесского залива, так и с неоптимальными температурными условиями эксперимента. Зависимость от загрязненности среды, физиологического состояния и устойчивости моллюсков к различным неблагоприятным условиям была показана многими авторами [13, 14, 18, 24, 36, 44, 49]. Оптимальная температура для роста и развития исследуемых моллюсков находится в пределах от 15 до 20 °С [19, 37, 38], а при температуре воды выше 20 °С происходит значительное подавление их физиологической активности, выражающееся, в частности, в угнетении процесса фильтрации [25, 33].

Зависимость смертности моллюсков в безводной среде от их размерно-массовых параметров. Соотношение полов в исходной выборке рапаны статистически соответствовало отношению 1:1 (58 самцов, 42 самки, χ^2= 2,64, *p*>

0,05). Исследованная совокупность особей рапаны оказалась довольно однородной по возрасту: моллюски возраста 4–4+ составляли 78 %, экземпляров возрастом 3–3+ и 5 лет было 4 % и 18 % соответственно. Это дает основание полагать, что выявленные зависимости в первую очередь определяются размерами моллюсков и являются в целом показательными для половозрелых особей.

Для выяснения сопряженности морфометрических параметров моллюсков с их выживаемостью проводили корреляционный анализ. Для этого определяли коэффициент корреляции исследуемых показателей особей всей исследуемой совокупности с продолжительностью жизни в безводной среде (табл. 1).

Таблица 1

Связь морфометрических параметров моллюсков с их выживаемостью в безводной среде

Морфометрический показатель	Значение коэффициента r_s	Уровень достоверности p
Рапана		
Общая масса тела	– 0,28	< 0,01
Масса мягкого тела	– 0,31	< 0,01
Доля мягкого тела от общей массы	– 0,23	< 0,05
Упитанность	– 0,23	< 0,05
Высота раковины	– 0,20	= 0,05
Ширина раковины	– 0,20	= 0,05
Отношение ширины раковины к высоте	+ 0,20	= 0,05
Массивность раковины	– 0,10	> 0,05, не достоверно
Мидия		
Длина раковины	+ 0,24	< 0,05
Общая масса тела	+ 0,15	> 0,05, не достоверно
Масса мягкого тела	– 0,01	> 0,05, не достоверно
Доля мягкого тела от общей массы	– 0,22	< 0,05
Упитанность	– 0,22	< 0,05
Массивность раковины	+ 0,15	> 0,05, не достоверно

Примечание: r_s – коэффициент Спирмена, p – вероятность нулевой гипотезы

Обнаруживалась слабая, но статистически достоверная связь ряда линейно-массовых параметров с устойчивостью моллюсков к безводной среде. Если уменьшение массы мягкого тела и упитанности можно объяснить истощением моллюсков, связанным с отсутствием питания, то корреляция размеров

раковины с высокой устойчивостью в безводной среде может свидетельствовать об адаптационных преимуществах особей с определенными размерно-массовыми характеристиками. Причем у рапаны прослеживалась отрицательная корреляционная связь размеров раковины с выживаемостью особей, у мидии, напротив, более высокая устойчивость к условиям безводной среды наблюдалась для более крупных особей. Многие исследователи отмечают адаптивное значение размерно-массовых показателей мягкого тела и раковины для разных видов двустворчатых и брюхоногих моллюсков [3, 4, 15, 17, 34, 35, 43].

Для подтверждения сделанных предположений, кроме корреляционного анализа, осуществляли сравнение вариационных рядов с помощью критерия χ^2 Пирсона. В соответствии с динамикой смертности, исследуемые совокупности рапаны были разбиты на три группы: 1 – особи, погибшие на начальных этапах эксперимента (2 и 3 сутки), 2 – особи в период массовой гибели (4 и 5 сутки), 3 – особи, погибшие в поздние сроки эксперимента (6 и 7 сутки).

На 4 и 5 сутки погибло подавляющее количество мидий (90 %), а группы особей погибших на начальных (2–3 сутки) и конечных этапах (6–7 сутки) слишком малочисленны (6 и 4 особи соответственно). В связи с этим для дальнейшего анализа исследуемую совокупность мидий разбили на две группы. В первую группу включили мидий, погибших в первой половине эксперимента (2–4 сутки), во вторую – погибших на 5–7 сутки.

Для всей исходной совокупности и каждой экспериментальной группы строили вариационные ряды. Достоверность различий между вариационными рядами устанавливали при попарном сравнении разных групп (табл. 2, 3).

Статистическая обработка вариационных рядов в целом подтвердила результаты корреляционного анализа. В группах более долгоживущих особей рапаны по большинству определяемых морфометрических параметров возрастала доля классов с минимальными значениями (табл. 2). По признаку отношения ширины раковины к ее высоте в группе более устойчивых рапан выросла частота класса с более уплощенными раковинами (отношение 85,1–90,0 %). Наибольшие отклонения показателей от модальных значений для всей исследуемой совокупности рапаны наблюдались в начальный период и, особенно, на конечных этапах гибели животных. Период массовой гибели особей охватывал все размерно-массовые группы примерно равномерно.

Анализ разных по устойчивости к условиям безводной среды мидий (табл. 3) показал, что наиболее значимые различия выявляются между экспериментально выделенными группами быстро погибающих и более долгоживущих особей. Достоверная связь устойчивости к неблагоприятным условиям среды была обнаружена с таким параметром как длина раковины, а также с относительными величинами, характеризующими массу тела (долей массы мягкого тела и упитанностью).

Таким образом, на основании полученных данных можно предположить, что моллюски с разными морфометрическими параметрами обладают нео-

Таблица 2

Вариационные ряды морфометрических показателей групп особей рапаны *R. venosa* с разной устойчивостью к условиям безводной среды

Общая масса тела (г)										
Классы	40,1–55,0	55,1–70,0	70,1–85,0	85,1–100,0	100,1–115,0	115,1–130,0	Сравниваемые группы особей			
							исходная и	1 и 2	1 и 3	2 и 3
Исходная совокупность	1,0	13,0	**45,0**	**33,0**	7,0	1,0				
1	0,0	7,7	**38,5**	**38,5**	**7,7**	**7,6**	8,38$^{=}$	10,33$^{=}$	**33,71*****	
2	1,4	11,0	**45,2**	**34,3**	8,2	0,0	1,34$^{=}$			**20,61*****
3	0,0	**28,6**	**50,0**	21,4	0,0	0,0	**17,59****			
Масса мягкого тела (г)										
Классы	10,1–20,0	20,1 – 30,0	30,1 – 40,0	40,1 – 50,0	50,1 – 60,0		Сравниваемые группы особей			
							исходная и	1 и 2	1 и 3	2 и 3
Исходная совокупность	1,0	25,0	**53,0**	19,0	2,0					
1	0,0	23,1	**38,5**	**30,8**	**7,6**		9,44$^{=}$	**15,68****	**37,01*****	
2	1,4	19,1	**58,9**	20,6	0,0		3,23$^{=}$			**32,69*****
3	0,0	**57,2**	**35,7**	7,1	0,0		**24,41*****			
Доля массы мягкого тела от общей массы (%)										
Классы	25,1 – 32,0	32,1 – 39,0	39,1 – 46,0	46,1 – 53,0	53.1 – 60.0		Сравниваемые группы особей			
							исходная и	1 и 2	1 и 3	2 и 3
Исходная совокупность	3,0	18,0	**67,0**	9,0	3,0					
1	0,0	7,7	**84,6**	7,7	0,0		**12,27***	**12,94***	**38,16*****	
2	2,7	16,4	**65,8**	11,0	4,1		2,02$^{=}$			**24,71*****
3	**7,1**	**35,7**	**57,2**	**0,0**	0,0		**20,27****			
Упитанность										
Классы	4,1 – 5,4	5,5 – 6,8	6,9 – 8,2	8,3 – 9,6	9,7 – 11,0	11,1 – 12,4	Сравниваемые группы особей			
							исходная и	1 и 2	1 и 3	2 и 3
Исходная совокупность	8,0	**35,0**	**40,0**	15,0	1,0	1,0				
1	0,0	**23,1**	**53,8**	**23,1**	0,0	0,0	**16,2****	**12,74***	**45,43*****	
2	6,8	**38,4**	**35,6**	**16,4**	1,4	1,4	0,68$^{=}$			**30,54*****
3	**21,4**	**28,6**	**50,0**	**0,0**	0,0	0,0	**24,89*****			

ISSN 2077-1746. Вісник ОНУ. Сер.: Біологія. 2014. Т. 19, вип. 2(35)

прподолжение таблицы 2

Высота раковины (мм)									
Классы	65,1–70,0	70,1–75,0	75,1 – 80,0	80,1 – 85,0	85,0 – 90,0	Сравниваемые группы особей			
						исходная и	1 и 2	1 и 3	2 и 3
Исходная совокупность	1,0	21,0	**45,0**	26,0	7,0				
1	0,0	23,0	**46,2**	**15,4**	**15,4**	6,97$^{=}$	**8,33**$^{=}$	**24,2*****	
2	0,0	17,8	**45,2**	**30,1**	6,8	1,56$^{=}$			**22,76*****
3	**7,7**	**30,7**	**46,2**	15,4	0,0	**16,71*****			

Ширина раковины (мм)								
Классы	55,1–60.0	60,1–65,0	65,1–70,0	70,1– 75,0	Сравниваемые группы особей			
					исходная и	1 и 2	1 и 3	2 и 3
Исходная совокупность	4,0	**38,0**	**43,0**	15,0				
1	0,0	**38,5**	**46,2**	15,3	4,12$^{=}$	4,20$^{=}$	**8,72***	
2	4,1	**37,0**	**43,8**	15,1	0,02$^{=}$			2,09$^{=}$
3	**7,1**	**42,9**	**35,7**	14,3	1,86$^{=}$			

Отношение ширины раковины к ее высоте (%)								
Классы	75,1 – 80,0	80,1 – 85,0	85,1 – 90,0	90,1 – 95,0	Сравниваемые группы особей			
					исходная и	1 и 2	1 и 3	2 и 3
Исходная совокупность	11,0	**49,0**	**38,0**	2,0				
1	15,3	**38,5**	**46,2**	0,0	4,76	**9,09***	2,64	
2	9,6	**54,8**	**32,9**	2,7	0,89			**18,36****
3	14,3	28,6	**57,1**	0,0	**11,63****			

Массивность раковины										
Классы	3,4 – 4,2	4,3– 5,1	5,2–6,0	6,1 – 6,9	7,0 – 7,8	7,9 – 8,7	Сравниваемые группы особей			
							исходная и	1 и 2	1 и 3	2 и 3
Исходная совокупность	4,0	13,0	**35,0**	**32,0**	11,0	5,0				
1	0,0	7,7	**30,8**	**38,5**	**15,4**	**7,7**	7,53$^{=}$	2,86$^{=}$	**11,24***	
2	4,1	13,7	**35,6**	**30,1**	12,3	4,1	0,24$^{=}$			**14,45***
3	**7,1**	**14,3**	**35,7**	**35,7**	0,0	7,1	**12,54***			

Примечание. Здесь и в табл. 3: при сравнении групп особей в соответствующих ячейках указаны полученные значения χ^2 и уровень достоверности при степени свободы $n - 1$; = – различий нет; *,**, *** – $p < 0{,}05$, 0,01 и 0,001 соответственно; количество особей в сравниваемых группах: исходная совокупность – 100, 1 группа – 13, 2 группа – 73, 3 группа – 14; жирным шрифтом отмечены модальные классы вариационных рядов, а также классы, демонстрирующие сдвиг распределения

Таблица 3

Вариационные ряды морфометрических показателей групп особей мидии *M. galloprovincialis* с разной устойчивостью к условиям безводной среды

Общая масса тела (г)								
Классы	7,1–11,1	11,1–15,0	15,0–19,0	19,1– 3,0	23,1–27,0	Сравниваемые группы особей		
Исходная совокупность	31,0	**41,0**	20,0	5,0	3,0	исходная и	1 и 2	
1	28,8	**42,1**	25,4	3,4	0,0	4,05=	**10,67***	
2	26,8	**46,3**	14,7	4,9	**7,3**	3,23=		
Масса мягкого тела (г)								
Классы	2,1 – 4,0	4,1 – 6,0	6,1 – 8,0	8,1 – 10,0	Сравниваемые группы особей			
Исходная совокупность	30,0	53,0	13,0	4,0	исходная и	1 и 2		
1	27,1	57,6	10,2	5,1	0,81=	4,77=		
2	34,2	46,3	17,1	2,4	1,69=			
Доля массы мягкого тела от общей массы (%)								
Классы	10,1–20,0	20,1–30,0	30,1–40,0	40,1–50,0	50,1–60,0	60,1–70,0	Сравниваемые группы особей	
Исходная совокупность	1,0	12,0	**63,0**	21,0	2,0	1,0	исходная и	1 и 2
1	1,7	11,9	**55,9**	25,4	3,4	1,7	1,57=	**12,04***
2	0,0	12,2	**73,2**	**14,6**	**0,0**	0,0	1,69=	
Упитанность								
Классы	1,0 – 1,7	1,8 – 2,6	2,7 – 3,4	3,5 – 4,2	4,3 – 5,0	5,1 – 5,8	Сравниваемые группы особей	
Исходная совокупность	16,0	**57,0**	24,0	1,0	1,0	1,0	исходная и	1 и 2
1	13,5	**45,8**	35,6	1,7	1,7	1,7	4,23=	**31,17****
2	19,5	**73,2**	**7,3**	**0,0**	0,0	0,0	**14,27***	

ISSN 2077-1746. Вісник ОНУ. Сер.: Біологія. 2014. Т. 19, вип. 2(35)

Продолжение таблицы 3

Длина раковины (мм)							
Классы	47,1–54,0	54,1–61,0	61,1–68,0	68,1–75,0	75,1–82,0	Сравниваемые группы особей	
Исходная совокупность	10,0	**51,0**	25,0	13,0	1,0	исходная и	1 и 2
1	**15,2**	**49,2**	27,1	**8,5**	**0,0**	3,13=	**16,76****
2	2,4	**53,7**	22,0	**19,5**	**2,4**	6,80=	

Массивность раковины					
Классы	0,7 – 1,3	1,4 – 2,0	2,1 – 2,7	Сравниваемые группы особей	
Исходная совокупность	49,0	46,0	5,0	исходная и	1 и 2
1	45,7	50,9	3,4	0,67=	3,64=
2	53,7	39,0	7,3	1,22=	

Примечание: количество особей в сравниваемых группах: исходная совокупность – 100, 1 группа – 59, 2 группа – 41

динаковой выживаемостью в безводной среде, т. е. разным адаптивным потенциалом.

В настоящее время под влиянием в первую очередь антропогенного фактора многие виды, в том числе моллюсков, претерпевают определенные преобразования. Так, главными проявлениями адаптации *R. venosa* к современным условиям Черного моря выступают замедление роста, уменьшение размеров особей и размеров, при которых наступает половозрелость [3, 21, 27, 28].

И. П. Бондарев [3] отмечает, что карликовая форма рапаны демонстрирует большую, чем типичная форма, способность к выживанию в нынешней экологической ситуации. Для черноморской мидии показано, что формой адаптации этого вида, которая прослеживается в последние десятилетия, является ускорение темпов роста и увеличение средней длины особей [34].

Выявленные в данной работе отличия морфометрических показателей у разных по устойчивости в безводной среде групп рапаны и мидии согласуются с данными литературы о наличии связи между морфометрическими параметрами и адаптивным потенциалом моллюсков в природных условиях. Примечателен установленный в данной работе факт, что в условиях эксперимента, как и в естественных условиях Черного моря, максимальная адаптивная способность у рапаны проявляется на уровне мелкоразмерных особей. Возможно, именно этим объясняется высокая инвазивность рапаны и выраженная депрессия других видов (устриц и мидий) в условиях Черного моря.

Известно, что равновесие в системах «хищник–жертва» не устанавливается мгновенно и автоматически. Оно устанавливается в результате длительной адаптации видов друг к другу и к среде своего обитания, таким образом, что естественные враги не уничтожают полностью популяцию своей жертвы. Когда в экосистеме появляются виды из других сообществ, равновесие между популяциями, зачастую, оказывается невозможным. Для установления равновесия между популяциями хищника и жертвы необходимо наличие различий хищников и жертв по плодовитости, адаптивной реактивности и скорости накопления инадаптивного груза [20]. Сопоставляя экологические свойства рапаны и мидии можно отметить следующее.

1) В своей экологической нише рапана как хищник не имеет в Черном море конкурирующих с ней видов; другие виды, питающиеся двустворчатыми моллюсками, существенно не влияют на пищевую базу рапаны.

2) Данный брюхоногий моллюск во взрослом состоянии не имеет в исследуемой акватории врагов (не учитывая человека); пелагическая стадия развития рапаны находится в практически равном положении с мидией.

3) Биотический потенциал рапаны сопоставим с таковым мидии. Одна самка рапаны продуцирует за сезон 180–400 тыс. яиц [5], плодовитость мидии составляет 2–10 млн. яиц [33]. Однако у рапаны оплодотворение внутреннее, у мидии – наружное, что значительно снижает его эффективность. В итоге, в северо-западной части Черного моря численность выживающей молоди мидии

от количества выметанных самками яиц составляет только 0,0005 % [33], т. е. не более 5000 особей от одной самки. Кроме того, яйца и личинки рапаны имеют защиту в виде пурпура [28].

4) Рапана, благодаря достаточно высокой подвижности, развитой мускулатуре для вскрытия створок двустворчатых, наличию парализующего яда и сверлящего аппарата, является весьма успешным охотником.

5) Рапана, в случае истощения основной трофической базы, способна легко переключаться на другие источники пищи.

6) Рапана, как и мидия, хорошо переносит значительные колебания солености. Как показано в настоящей работе, устойчивость к такому важному фактору в северо-западной части Черного моря как заморы у рапаны выше, чем у мидии. Все это свидетельствует о том, что в целом рапана не уступает мидии по своим адаптивным возможностям.

Формальный анализ известного уравнения Лотки-Вольтерры на основе вышеописанного соотношения свойств хищника и жертвы, показывает, что в такой системе невозможно стабильное равновесное состояние [2]. В системе с низким видовым разнообразием (а таковой является северо-западная часть Черного моря) при значительном биотическом потенциале и высокой приспособленности хищника возникают возмущения очень большой амплитуды и практически невозможно возвращение в стабильное состояние. Действительность подтверждает данное заключение. Появление в Черном море такого чужеродного вида как рапана не только привело к уничтожению во многих регионах аборигенных промысловых двустворчатых, но и явилось одной из важнейших причин нарушения донных биоценозов [6, 10, 11, 47].

Заключение

На основании изучения устойчивости черноморской рапаны к условиям безводной среды можно заключить, что этот интродуцент не только не уступает мидии по своему адаптивному потенциалу, но в некоторых отношениях и превосходит ее. Сочетание устойчивости к неблагоприятным условиям среды с высокой плодовитостью, прожорливостью и быстрой смене пищевых приоритетов делает *R. venosa* опасным вселенцем. Учитывая сказанное, маловероятно ожидать, что этот брюхоногий хищник может вступить в устойчивое равновесие с консументами низшего порядка. Вследствие этого вселение рапаны существенно нарушает существующие экосистемы [12, 26, 50].

Проведенные исследования показывают, что не только в случае недостатка пищевой базы [15], но и в неблагоприятных абиотических условиях окружающей среды генеральной адаптивной стратегией *R. venosa* выступает уменьшение размеров особей.

Список использованной литературы

1. *Атраментова Л. О.* Статистичні методи в біології / Л. О. Атраментова, О. М. Утєвська – Х: ХНУ імені В. Н. Каразіна, 2007. – 288 с.
2. *Базыкин А. Д.* Нелинейная динамика взаимодействующих популяций / А. Д. Базыкин. – Москва–Ижевск, 2003. – 368 с.
3. *Бондарев И. П.* Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1864) / И. П. Бондарев // Ruthenica. – 2010. – V. 20, № 2. – С. 69–90.
4. *Варигин А. Ю.* Изменение формы раковины в процессе адаптации к условиям среды обитания / А. Ю. Варигин // Екологічна безпека прибережної та шельфової зон та комплексне використання ресурсів шельфу: Зб. праць. НАН України, МП ОФ ІнБПМ. – Вип. 9. – Севастополь, 2003. – С. 277–283.
5. *Гаевская А. В.* Паразиты, болезни и вредители мидий (Mytilus, Mytilidae). II. Моллюски (Mollusca) / А. В. Гаевская. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 100 с.
6. *Гудимович П. К.* Новый моллюск «рапана» в Черном море / П. К. Гудимович // Природа. – 1950. – № 6. – С. 80–81.
7. *Дорст Ж.* До того как умрет природа / Ж. Дорст. – М.: Прогресс, 1968. – 415 с. – (*Dorst J.* Before the nature dies. 1965)
8. *Заика В. Е.* Вселенцы в донной макрофауне Черного моря: Распространение и влияние на сообщества бентали / В. Е. Заика, Н. Г. Сергеева, Е. А. Колесникова // Морський екологічний журн. – 2010. – Т. IX, № 1. – С. 5–7.
7. *Закурдаев В. И.* К вопросу о возможности культивирования рапаны (Rapana thomasiana) в Черном море / В. И. Закурдаев, О. И. Беляева // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны : Тезисы докладов Международной конференции, Азов, 15–18 июня, 2003. – Ростов на Дону, 2003. – С. 91–92.
10. *Золотарев П. Н.* Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки / П. Н. Золотарев, А. С. Терентьев // Океанология. – 2012. – Т. 52, № 2. – С. 251–257.
11. *Иванов Д. А.* Влияние вселенца рапаны (*Rapana venosa*) на донные биоценозы в восточной части Черного моря / Д. А. Иванов // Водні біоресурси та їх відтворення. – 2012. – № 2. – С. 3–7.
12. *Иванов Д. А.* Трансформация донных биоценозов Керченского пролива после вселения хищного молюска *Rapana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cunearca cornea* / Д. А. Иванов, И. А. Синегуб: Материалы III-й Междун. конф. [«Современ. пробл. Азово-Черноморского региона»], (Керчь 10–11 ноября 2007) / Керчь: ЮгНИРО, 2008. – С. 45–51.
13. *Истомина А. А.* Реакция антиоксидантной системы у массовых видов моллюсков залива Петр Великого в условиях дефицита кислорода и действия ионов Cu^{2+}: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. биол. наук : спец. 03.02.08 «Екологія» / А. А. Истомина. – Владивосток, 2012. – 16 с.
14. *Колючкина Г. А.* Биомаркеры воздействия загрязнений на двустворчатых моллюсков Северо-Кавказского побережья Черного моря: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. биол. наук: спец. 03.00.18 «Гідробіологія» / Г. А. Колючкина. – М., 2009. – 27 с.
15. *Косьян А. Р.* Экологическое состояние популяций *Rapana venosa* в северной части Черного моря / А. Р. Косьян // Наук. зап. Терноп. нац. пед. у-ту. Сер. Біол. – 2010. – № 3(44). – С. 122–127.
16. *Куракин А. П.* Интенсивность потребления мидий рапаной *Rapana venosa* в Северо-Западной части Черного моря / А. П. Куракин, И. А. Говорин // Гидробиол. журн. – 2011. – Т. 47, № 4. – С. 15–22.
17. *Максимова Т. И.* Морфологический и генетический анализ моллюсков семейства Bulinidae (Gastropoda, Pulmonata) фауны России и сопредельных территорий: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоологія» / Т. И. Максимова. – Смоленск, 1995. – 22 с.
18. *Панасюк Н. В.* Мидия (*Mytilus galloprovincialis* Lamark, 1819) в биоиндикации загрязнения Черного моря / Н. В. Панасюк, Н. В. Лебедева // Вестник Южного научного центра РАН. – 2008. – Т. 4, № 4. – С. 68–73.
19. *Промышленное* разведение мидий и устриц / [Ред.-сост. И. Г. Жилякова]. – М.: ООО «Издательство АСТ»; Донецк: Сталкер, 2004. – 110 с.
20. *Раутиан А. С.* Отношения хищник-жертва в филогенетическом масштабе времени. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Выпуск 4. / А. С. Раутиан, А. Г. Сенников. – М.: Издание Палеонтологического института, 2001. – С. 29–46.

21. *Саенко Е. М.* Внутрипопуляционные изменения рапаны российских прибрежных вод Черного моря / Е. М. Саенко, В. Н. Шевченко: Мат. 8 межд-ной конф [«Биологическое разнообразие Кавказа», Ч. 3. Экология, валеология, экономика], (Нальчик, 12–15 окт., 2006 г.). – Нальчик, 2006. – С. 66–67.
22. *Сидоренко Е. В.* Методы математической обработки в психологии / Е. В. Сидоренко. – СПб.: ООО «Речь», 2000. – 350 с.
23. *Сон М. О.* Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья / М. О. Сон. – Одесса: Друк, 2007. – 132 с.
24. *Сясина И. Г.* Морфофункциональная характеристика репродуктивной системы брюхоногих моллюсков *Littorina brevicula*, *L. mandshurica* и *Nuccella heyseana* из незагрязненных и загрязненных районов залива Петра Великого / И. Г. Сясина, А. В. Щеблыкина // Биология моря. – 2007. – Т. 33, № 6. – С. 440–445.
25. *Финенко Г. А.* Экологическая энергетика черноморской мидии / Г. А. Финенко, З. А. Романова, Г. И. Аболмасова // Биоэнергетика гидробионтов. – К.: Наукова думка, 1990. – С. 32–71.
26. *Фроленко Л. Н.* Характеристика зообентоса северо-восточной части Черного моря / Л. Н. Фроленко, С. П. Воловик, Е. И. Студеникина // Изв. вузов. Сев.-Кавк. регион. естеств. н. – 2000. – № 2. – С. 69–71.
27. *Чухчин В. Д.* Рост рапаны (*Rapana besoar* L.) в Севастопольской бухте / В. Д. Чухчин // Тр. Севастопольск. биол. ст. АН УССР. – 1961. – № 14. – С. 169–177.
28. *Чухчин В. Д.* Функциональная морфология рапаны / В. Д. Чухчин. – К.: Наукова думка, 1970. – 138 с.
29. *Чухчин В. Д.* Экология брюхоногих моллюсков Черного моря / В. Д. Чухчин. – К.: Наукова думка, 1984. – 176 с.
30. *Шадрин Н. В.* Дальние вселенцы в Черном и Азовском морях: экологические взрывы, их причины, последствия, прогноз / Н. В. Шадрин // Экология моря. – 2000. – № 51. – С. 72–78.
31. *Шадрин Н. В.* Питание и распределение *Rapana venosa* (Vallenciennes, 1846) в акватории Опукского заповедника (Восточный Крым, Черное море) / Н. В. Шадрин, Т. А. Афанасова // Морський екологічний журн. – 2009. – Т. 8, № 2. – С. 24.
32. *Шиганова Т. А.* Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии территорий: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. биол. наук: спец. 03.00.18 «Гідробіологія» / Т. А. Шиганова. – М., 2009. – 56 с.
33. *Шурова Н. М.* Структурно-функциональная организация популяции мидий *Mytilus galloprovincialis* Черного моря / Н. М. Шурова. – К.: Наукова думка, 2013. – 208 с.
34. *Шурова Н. М.* Изменение популяционных характеристик черноморской мидии в условиях эвтрофирования и гипоксии морских прибрежных вод / Н. М. Шурова, А. Ю. Варигин, С. В. Стадниченко // Экология моря. – 2004. – Вып. 65. – С. 94–99.
35. *Bailey R. C.* Within-basin variation in the shell morphology and growth rate of a freshwater mussel / R. C. Bailey, R. H. Green // Canadian Journal of Zoology. – 1988. – Vol. 66, N 7. – P. 1704–1708.
36. *Catsiki V. A.* Monitoring of the effects of pollution along the Saronicos gulf / V. A. Catsiki, C. Kozanoglou, E. Strogyloudi // Report. 2001–2002 NCMR. – 2003. – 51 p.
37. *Ecology* and distribution of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in Sinop peninsula (Southern central Black sea), Turkey / M. Culha, L. Bat, A. Dogan [et al.] // J. Anim. Vet. Adv. – 2009. – Vol. 8, No. 1. – P. 51–58.
38. *Harding J. M.* Influence of environmental factors and female size on reproductive output in an invasive temperate marine gastropod *Rapana venosa* (Muricidae) / J. M. Harding, R. Mann, C. W. Kilduff // Marine Biology. – 2008. – Vol. 155, No. 6. – P. 571–581.
39. *International* Council for the Exploration of the Sea. Alien Species Alert: *Rapana Venosa* (veined whelk) / [Ed. R Mann, A. Occhipinti, J. M. Harding]. – ICES Cooperative Research Report, 2004. – No. 264. – 14 p.
40. *Loddington R.* Marine invertebrates in hypoxia: developmental, behavioural, physiological and fitness responses / R. Loddington // The Plymouth Student Scientist. – 2011. – Vol. 4, No 2. – P. 267–277.
41. *Luoma S. N.* The developing framework of marine ecotoxicology: pollutans as a variable in marine ecosystems / S. N. Luoma // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1996. – Vol. 200. – P. 29–55.
42. *Mann R.* Salinity tolerance of larval *Rapana venosa*: implications for dispersal and establishment of an invading predatory gastropod on the North American Atlantic coast / R. Mann, J. M. Harding // Biol. Bull. – 2003. – N. 204. – P. 96–103.
43. *Müller D.* Growth and age structure of the swan mussel *Anodonta cygnea* (L.) at different depths in Lake Mattsee (Salzburg, Austria) / D. Müller, R. A. Patzner // Hydrobiologia. – 1996. – Vol. 341. – P. 65–70.

44. *Characterization* of *Rapana thomassiana* as a indicator of environmental quality of the Black Sea coast of Bulgaria / J. Namiesnik, P. Szefer, S. Moncheva [et al.] // Environmental Thechnology. – 2012. – Vol. 33, N 2. – P. 201–209.
45. *Salazar M. H.* Mussels as bioindicators: effects of TBT on survival, bioaccumulation, and growth under natural conditions / M. H. Salazar, S. M. Salazar // Organotin. – London, Chapman and Hall. – 1996. – P. 305–330.
46. *Savini D.* Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea / D. Savini, A. Occhipinti-Ambrogi // Helgol. Mar. Res. – 2006. – Vol. 60. – P. 153–159.
47. *Rapa* welk controls demersal community structure off Zmiinyi Island, Black Sea / S. Snigirov, V. Medinets, V. Chichkin [et al.] / Aquatic Invasions. – 2013. – Vol. 3, I. 3. – P. 289–297.
48. *Stohlgren T. J.* Risk analysis for biological hazards: what we need to know about invasive species / T. J. Stohlgren, J. L. Schnase // Risk analysis. – 2006. – Vol. 26, N. 1. – P. 163–173.
49. *Vaquer-Sunyer R*. Sulfide exposure accelerates hypoxia-driven mortality / R. Vaquer-Sunyer, C. M. Duarte / Limnol. Oceanogr. – 2010. – 55 (3). – P. 1075–1082.
50. *Zolotarev V.* The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusk species / V. Zolotarev // PSZNJ: Mar. Ecology. – 1996. – Vol. 17 (1–3). – P. 227–236.

Статья поступила в редакцию 15.05.2014

В. А. Топтіков[1], В. М. Тоцький[1], Т. Г. Алексєєва[1], О. А. Ковтун[2]
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова
[1]кафедра генетики та молекулярної біології, e-mail: wat.22@mail.ru,
[2]кафедра гідробіології та загальної екології,
e-mail: hydrobiostation@gmail.com
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦІАЛУ ОСОБИН РАПАНИ (*RAPANA VENOSA* VALLENCIENNES, 1846) І МІДІЇ (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAMARK, 1819) З ОДНОГО БІОТОПУ

Резюме
Визначали стійкість до умов безводного середовища особин *R. venosa* і *M. galloprovincialis* за ознакою тривалості життя. За однакових значень мінімальної (дві доби) і максимальної (сім діб) тривалості життя досліджувані види розрізнялись темпами життя. Встановлено зв'язок стійкості молюсків до екстремальних умов із їх розмірно-масовими показниками. В рапани максимальна адаптивна здатність проявлялась на рівні дрібних особин, у мідії стійкішими були великорозмірні особини.

Ключові слова: *Rapana venosa*, *Mytilus galloprovincialis*, адаптивний потенціал, розмірно-масові параметри.

V. A. Toptikov[1], V. M. Totsky[1], T. G. Alekseeva[1], O. O. Kovtun[2]
Odesa Mechnykov National University,
[1] Department of Genetics and Molecular Biology, wat.22@mail.ru,
[2]Department of Hydrobiology and General Ecology, hydrobiostation@gmail.com,
2, Dvoryanska Str, Odesa, 65082, Ukraine

COMPARATIVE ANALYSIS OF ADAPTIVE POTENTIAL OF RAPA (RAPANA VENOSA VALLENCIENNES, 1846) AND MUSSELS (MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAMARK, 1819) POPULATIONS FROM ONE BIOTOPE

Summary
The steadiness of individuals *R. venosa* and *M. galloprovincialis* to anhydrous environmental conditions were determined by the duration of their lives. Under the same values of the minimum (two days) and maximum (seven days) of lifetime the specimens of the studied species differed in pace of life. The connection between the stability of molluscs to extreme environmental conditions with their size and weight indicators were shown. For Rapana the maximum of adaptive capacity to the extreme conditions manifested at the level of small-sized and younger individuals, in the case of mussels the large-sized specimens were more stable.

Keywords: *Rapana venosa*, *Mytilus galloprovincialis*, adaptive capacity, size and mass parameters

УДК 579.26:579.222.4

А. Г. Тропивская[1], ведущий инженер
Ю. И. Богатова[1], к.геогр.н., старший научный сотрудник
И. К. Курдиш[2], д.б.н., зав. отделом
[1]Одесский филиал Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины, ул. Пушкинская, 37, Одесса, 65011, Украина,
e-mail: anna.pavlova99@gmail.com
[2]Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины, ул. Ак. Заболотного, 154, Киев, Д03680, Украина

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОСФАТМОБИЛИЗУЮЩИХ БАКТЕРИЙ И СОЕДИНЕНИЙ ФОСФОРА НА ВЗМОРЬЕ ДУНАЯ

В 2010–2012 гг. на взморье Дуная проанализирован характер распределения и изменчивость содержания соединений фосфора, а также гетеротрофных и фосфатмобилизующих бактерий. Выявлены корреляционные взаимосвязи между количеством бактерий, содержанием соединений фосфора, насыщением воды кислородом. Отмечена ведущая роль «микробиальной петли» в биологическом круговороте фосфора в экосистеме взморья.

Ключевые слова*:* фосфатмобилизующие бактерии, «микробиальная петля», соединения фосфора, абиотические параметры, взморье Дуная.

Фосфор, как биогенный элемент, имеет большое значение в формировании продуктивности водных экосистем, а его недостаточное количество может лимитировать процесс создания первичной продукции. Соединения растворенного минерального в виде ортофосфата ($P_{МИН}$) и органического фосфора ($P_{ОРГ}$) проходят через все звенья пищевой цепи (фито- и зоопланктон, рыбы), образуются гидробионтами в процессе прижизненного выделения, отмирания и их последующего разложения. В водных экосистемах происходит постоянный круговорот фосфора из органической формы в минеральную, и наоборот. Скорость рециклинга зависит от соотношения интенсивности процессов фотосинтеза и биохимического окисления органического вещества [3, 4].

Микробиальному сообществу в водных экосистемах, которое образует отдельный трофический уровень (т. н. «микробиальная петля»), принадлежит ключевая роль в рециклинге фосфора [2]. Хорошо изучена группа бактерий, способных мобилизовать фосфат из труднорастворимых форм и делать его доступным для усвоения другими организмами [5, 6, 8–10, 18]. Эти фосфатмобилизующие бактерии широко распространены в разных типах почв и в настоящее время активно используются в сельском хозяйстве. Роль фосфатмобилизующих бактерий в водных экосистемах изучена недостаточно. В основном, эти исследования проводились в лабораторных условиях *in vitro* [18], и

© А. Г. Тропивская, Ю. И. Богатова, И. К. Курдиш, 2014

только недавно появились работы, где связь количественных показателей бактериопланктона и абиотических параметров среды изучалась в естественных условиях [16, 19]. На взморье Дуная, несмотря на многочисленные исследования качественных и количественных характеристик бактериопланктона [12–14], роль фосфатмобилизующих бактерий в трансформации и круговороте соединений фосфора не рассматривалась.

Цель работы – оценить характер распределения гетеротрофных и фосфатмобилизующих бактерий на взморье Дуная, провести сравнительный и корреляционный анализ изменчивости взаимосвязей количественных показателей гетеротрофных и фосфатмобилизующих бактерий с содержанием соединений фосфора и другими абиотическими параметрами среды.

Материалы и методы исследования

В работе использованы результаты исследований бактериопланктона и гидрохимического режима взморья Дуная, проводившихся в 2010–2012 гг. Пробы воды отбирались в поверхностном и придонном слоях батометром Молчанова, по стандартной схеме станций (рис. 1). Всего обработано 88 гидрохимических и микробиологических проб.

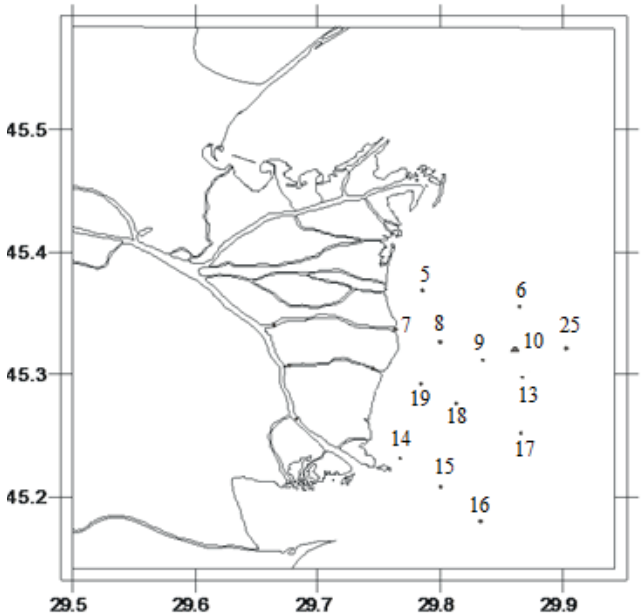


Рис. 1. Схема станций мониторинга на взморье Дуная в 2010–2012 гг.

Определение численности бактерий, мобилизующих фосфат из труднорастворимых соединений фосфора, определяли по образованию зон растворения ортофосфата кальция после посева проб воды на элективную питательную

среду Муромцева [6]. Количество гетеротрофных микроорганизмов определяли по общей численности колоний на чашках Петри на той же среде [7]. Численность бактерий, способных минерализовать органические соединения фосфора, определяли на агаризованной среде Менкиной [8]. Посевы инкубировали при температуре 28 °С в течение 3–5 сут.

При изучении гидролого-гидрохимического режима взморья определяли: температуру и соленость воды, насыщение воды кислородом (%), содержание растворенного ортофосфата ($P_{МИН}$), органических форм фосфора ($P_{ОРГ}$) и их сумму – валовый фосфор ($P_{ВАЛ}$). Все гидрохимические определения проводили стандартными, принятыми в международной практике методами [11].

Статистическую обработку полученных данных проводили в пакете MS Office – Microsoft Excel.

Результаты исследования

Украинский участок взморья Дуная охватывал район от края Килийской дельты до границы морских вод с соленостью около 17 ‰. Это зона постоянного взаимодействия речных и морских вод. Для взморья Дуная характерна широкая вариабельность и мозаичность в распределении гидрохимических и биологических параметров. Это связано как с сезонной изменчивостью поступления стока Дуная – основного источника минеральных и органических соединений на взморье, так и с сезонным развитием продукционно-деструкционных процессов, в которых бактериям отведена ключевая роль в переработке аллохтонного и автохтонного органического вещества (ОВ).

Следует отметить, что для взморья большую часть года характерна двухслойная структура вод, связанная с плотностной стратификацией водных масс. По характеру распределения солености в поверхностном слое выделяются три зоны, которые отличаются по уровню развития продукционно-деструкционных процессов [3, 4]. Первая зона – фронтальная, с соленостью < 8 ‰, которую называют геохимическим барьером «река-море». Здесь за счет флокулляции и интенсивного осаждения органических и минеральных веществ происходит основная разгрузка твердого и биогенного стока Дуная. Зона характеризуется максимальными концентрациями соединений фосфора, однако развитие продукционных процессов здесь затруднено, т.к. соленость 5–8 ‰ является критической для их существования. Вторая зона – гидрофронтальная, с соленостью 10–12 ‰, занимает, как правило, небольшой участок взморья и характеризуется максимальными горизонтальными градиентами солености. Третья зона – заключительная, с соленостью 12–17 ‰, где в теплый период года активно развиваются продукционные процессы. В этой зоне уровень соединений фосфора за счет биоассимиляции, биоаккумуляции и биофильтрации снижается и поддерживается благодаря микробной деструкции автохтонного живого и мертвого ОВ [3].

Анализ средних значений гидрохимических параметров за 2010–2012 гг. показал, что на взморье сохранялась двухслойная термохалинная структура вод. Поверхностный слой во все сезоны занимали трансформированные пресные воды с соленостью 8,3–13,1 ‰, придонный – более плотные водные массы с соленостью 13,2–16,0 ‰ (табл. 1). Средний уровень $P_{МИН}$ и $P_{ОРГ}$ в поверхностном слое был выше, чем в придонном, что связано с постоянным поступлением этих соединений со стоком Дуная (табл. 1).

Таблица 1

Изменчивость средних значений некоторых гидролого-гидрохимических параметров на взморье Дуная в 2010–2012 гг.

Дата	Слой	T, °C	S, ‰	O_2, % насыщ.	$P_{МИН}$, мг·дм$^{-3}$	$P_{ОРГ}$, мг·дм$^{-3}$	$P_{ВАЛ}$, мг·дм$^{-3}$
12.2010	поверхностный	11,2	8,25	94,2	0,102	0,057	0,159
	придонный	11,8	13,15	88,7	0,075	0,041	0,116
06.2011	поверхностный	18,5	8,41	102,9	0,051	0,021	0,071
	придонный	13,7	15,21	85,3	0,041	0,035	0,076
10.2011	поверхностный	17,8	13,07	104,1	0,043	0,088	0,132
	придонный	17,8	16,01	99,8	0,037	0,035	0,072
11.2012	поверхностный	14,6	9,83	93,8	0,138	0,105	0,243
	придонный	16,4	15,26	80,7	0,095	0,085	0,179

Анализ численности гетеротрофных и фосфатмобилизующих бактерий в этот же период показал их значительную вариабельность (табл. 2). Их средние значения в поверхностном слое были выше, чем в придонном. Количество бактерий, мобилизующих фосфат из труднорастворимых соединений, составляло 29–78 % от численности гетеротрофных бактерий в поверхностном слое и 44–85 % – в придонном. Численность бактерий, минерализующих органические соединения фосфора, в поверхностном слое была также выше, чем в придонном (табл. 2).

По мере удаления от края дельты содержание соединений фосфора в поверхностном слое снижалось от фронтальной к заключительной зоне, а численность бактерий, как правило, возрастала (рис. 2). Только летом 2011 г. из-за высокой динамичности вод района количество гетеротрофных бактерий в промежуточной, гидрофронтальной, зоне в 2,6 раза превышало их содержание в заключительной. С ростом глубин в придонном слое взморья отмечено закономерное снижение содержания соединений фосфора и равномерное по численности распределение бактерий (рис. 3). Лишь летом 2011 г. отмечали повышение численности бактерий на глубине > 20 м, а осенью 2011 г., наоборот, снижение количества бактерий на глубине > 10 м (рис. 3).

Таблица 2

Диапазон и средние значения численности некоторых групп бактерий на взморье Дуная в 2010–2012 гг.

Дата	Слой	A	B	C, %	D
		10^3 КОЕ·см$^{-3}$			10^3 КОЕ·см$^{-3}$
12.2010	поверхностный	9,9–225 / 118,5	5,6–182,5 / 90,6	76,4	8,8–200 / 101,9
	придонный	9,1–175 / 89,5	7,3–135 / 70,2	78,5	9,0–155 / 71,4
06.2011	поверхностный	0,2–50 / 13,7	0,2–20 / 3,9	28,5	0,05–20 / 6,2
	придонный	0,05–3,5 / 1,0	0,04–3,0 / 0,8	84,5	0,01–3,0 / 0,6
10.2011	поверхностный	6,5–350 / 86,8	5,5–250 / 67,6	77,9	0,5–75 / 21,0
	придонный	0–65 / 12,0	0–55 / 7,4	61,6	0–2,8 / 0,3
11.2012	поверхностный	0,4–24 / 5,9	0,2–10 / 2,8	46,8	0,4–22 / 5,2
	придонный	0,2–1,6 / 0,6	0,05–0,7 / 0,3	44,1	0,15–1,5 / 0,55

Примечание: A – гетеротрофные бактерии; B – бактерии, мобилизующие фосфат из труднорастворимых неорганических соединений; C – процент бактерий, мобилизующих фосфат из труднорастворимых неорганических соединений от общего количества гетеротрофных бактерий; D – бактерии, минерализующие органические соединения фосфора

Линейный корреляционный анализ средних значений численности фосфатмобилизующих бактерий и содержания соединений фосфора показал наличие связей с высоким уровнем значимости (табл. 3). Положительные корреляционные связи отмечали между численностью бактерий, минерализующих органические соединения фосфора и уровнем $P_{мин}$ (июнь 2011 г.), а для гетеротрофных микроорганизмов и бактерий, способных мобилизовать фосфат из труднорастворимых неорганических соединений, с содержанием всех форм фосфора (2011 г.).

Отрицательные корреляционные зависимости отмечали только в придонном слое взморья в ноябре в 2012 г. между средними значениями численности фосфатмобилизующих бактерий и содержанием соединений фосфора (табл. 3).

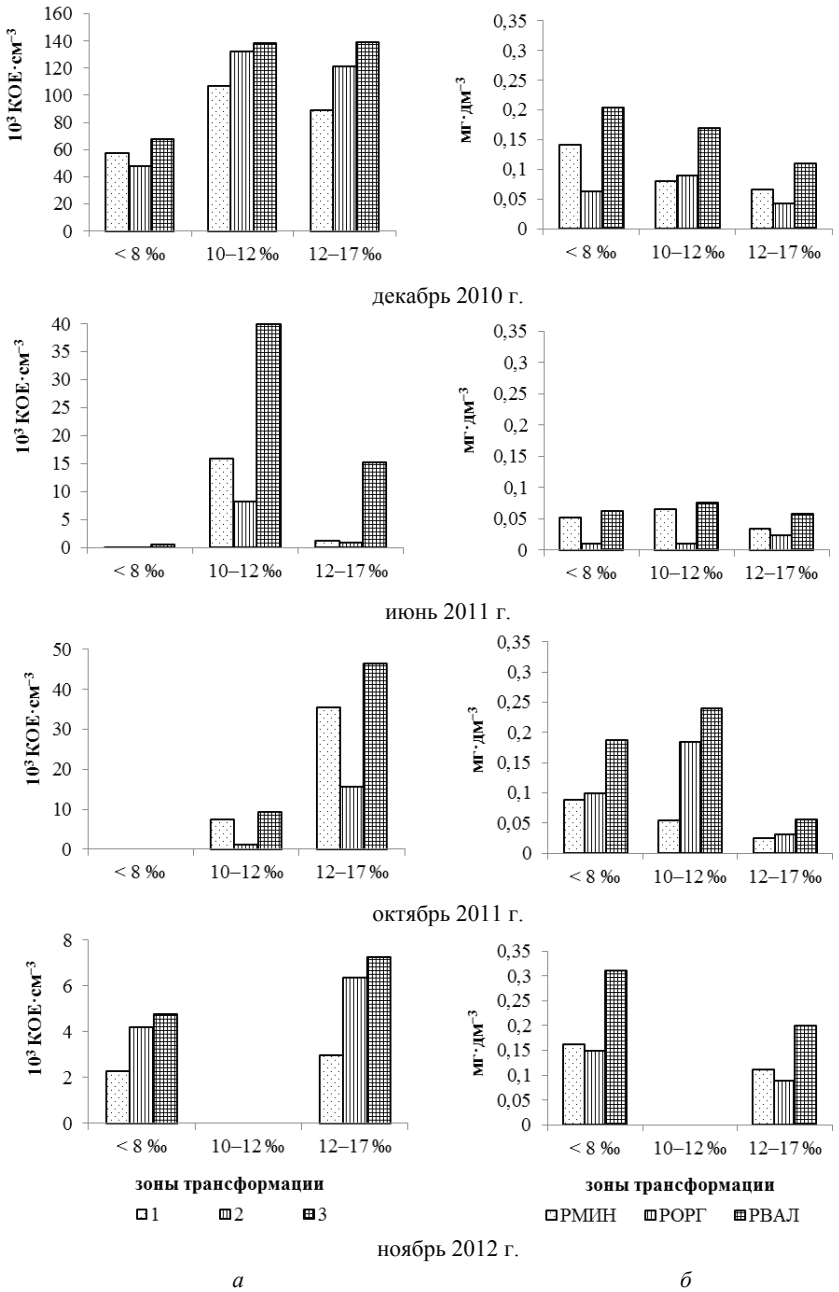


Рис. 2. Количество бактерий (а, 10^3 КОЕ·см$^{-3}$:
1 – мобилизующих фосфат из труднорастворимых неорганических соединений,
2 – минерализующих органические соединения фосфора, 3 – гетеротрофных) и содержание соединений фосфора (б, мг·дм$^{-3}$) в зонах трансформации на взморье Дуная в 2010–2012 гг.

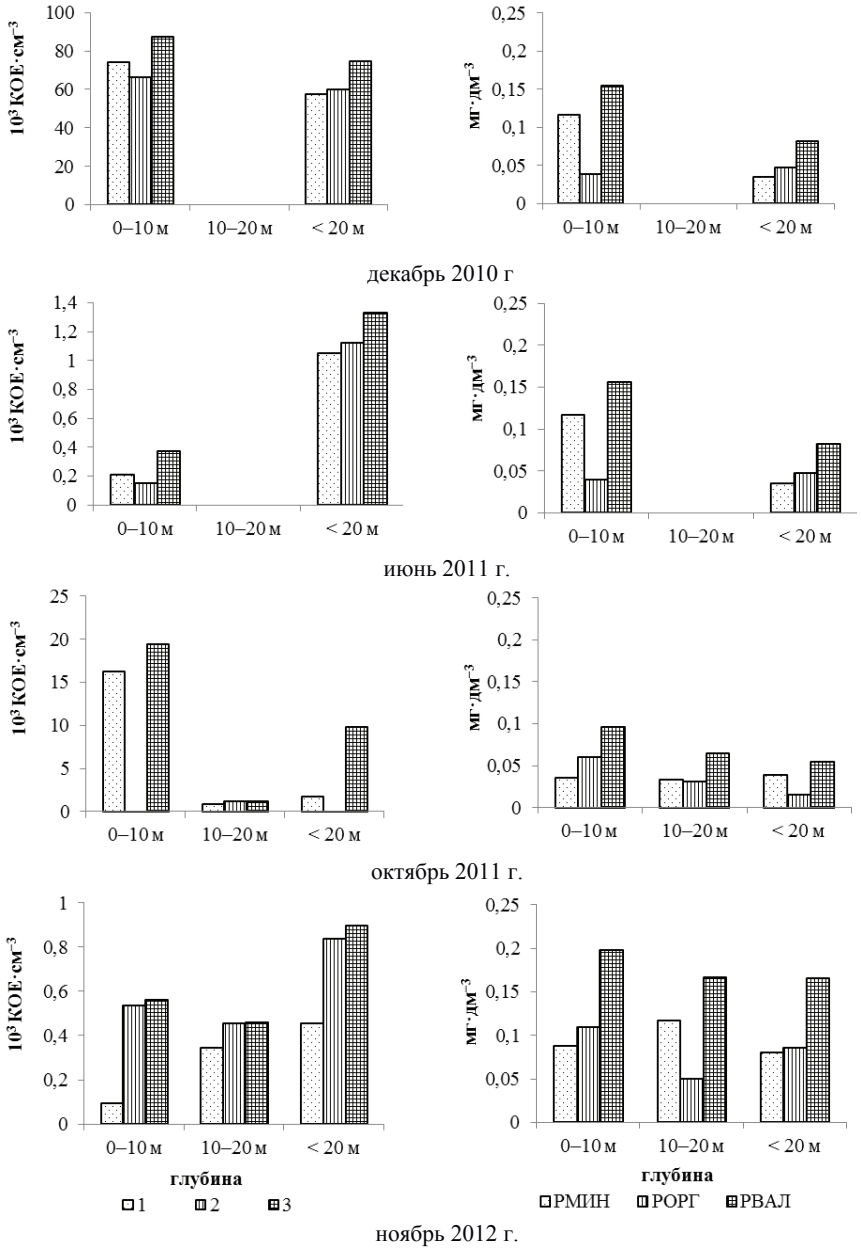


Рис. 3. Количество бактерий (а, 10^3 КОЕ·см$^{-3}$:
1 – мобилизующих фосфат из труднорастворимых неорганических соединений,
2 – минерализующих органические соединения фосфора, 3 – гетеротрофных) и содержание соединений фосфора (б, мг·дм$^{-3}$) в придонном слое взморья Дуная в 2010–2012 гг.

Такие абиотические параметры среды как соленость и насыщение воды кислородом коррелировали с численностью гетеротрофных и фосфатмобилизующих бактерий, однако, с температурой воды корреляционных зависимостей не отмечено (табл. 3).

Таблица 3

Корреляция гидролого-гидрохимических параметров с количественными показателями некоторых групп бактерий на взморье Дуная в 2010–2012 гг.

Дата	Слой	Параметры	Коэффициент корреляции		
			A	B	C
12.2010	поверхностный (n=11)	O_2, % насыщ.	0,578*	–	0,582*
	придонный (n=11)	O_2, % насыщ.	0,628**	0,534*	–
06.2011	поверхностный (n=11)	S, ‰	–	–	−0,560*
		O_2, % насыщ.	–	–	−0,601*
		$P_{МИН}$	–	–	0,606*
	придонный (n=11)	$P_{МИН}$	–	–	0,537*
		$P_{ОРГ}$	–	0,737*	0,515*
		$P_{ВАЛ.}$	0,814**	0,856**	0,669**
10.2011	поверхностный (n=10)	S	−0,813***	−0,758***	−0,719***
		O_2, % насыщ.	−0,894****	−0,876	−0,916****
		$P_{МИН}$	0,664**	0,655**	–
	придонный (n=10)	$P_{ОРГ.}$	0,758***	0,917****	–
		$P_{ВАЛ.}$	0,709**	0,861****	–
11.2012	придонный (n=10)	$P_{МИН}$	–	–	−0,602**
		$P_{ВАЛ.}$	–	−0,648**	–

Примечание: A – гетеротрофные бактерии; B – бактерии, мобилизующие фосфат из труднорастворимых неорганических соединений; C – бактерий, минерализующие органические соединения фосфора; n – количество станций; * − уровень значимости p<0,1; **p<0,05; ***p<0,01; ****p<0,001

Для зон трансформации дунайской воды на взморье отмечены положительные корреляционные связи между средними значениями численности бактерий и содержанием соединений фосфора во фронтальной и в заключительной зонах, а также корреляционные связи различной направленности с соленостью воды и насыщением ее кислородом (табл. 4).

Таблица 4

Корреляция гидролого-гидрохимических параметров с количественными показателями некоторых групп бактерий в зонах трансформации дунайской воды на взморье в 2010–2012 гг.

Дата	Зона	Параметры	Коэффициент корреляции		
			A	B	C
12.2010	фронтальная (n=4)	O_2, % насыщ.	0,954**	0,979**	0,969**
		$P_{ОРГ}$	0,993***	0,989***	0,978**
06.2011	фронтальная (n=4)	S	–	–	–0,983***
		O_2, % насыщ.	–	–	–0,941**
		$P_{МИН}$	–	–	0,891*
10.2011	заключительная (n=7)	$P_{ОРГ}$	0,845***	0,731**	–

Примечание: A – гетеротрофные бактерии; B – бактерии, мобилизующие фосфат из труднорастворимых неорганических соединений; C – бактерий, минерализующие органические соединения фосфора; n – количество станций; * – уровень значимости p<0,1; **p<0,05; ***p<0,01; ****p<0,001

Для придонного слоя взморья отмечена положительная корреляционная связь численности бактерий и $P_{ОРГ}$ и $P_{ВАЛ}$ по мере возрастания глубин (табл. 5).

Таблица 5

Корреляция гидролого-гидрохимических параметров с количественными показателями некоторых групп бактерий в придонном слое взморья Дуная в 2010–2012 гг.

Дата	Глубина, м	Параметры	Коэффициент корреляции		
			A	B	C
06.2011	> 20м (n=7)	$P_{ВАЛ.}$	–	0,924*	0,734**
10.2011	0–10 м (n=4)	$P_{ОРГ.}$	0,992***	0,994***	–
		$P_{ВАЛ.}$	0,977**	0,979**	–
	> 20м (n=5)	S	–0,920**	–	–
		O_2, % насыщ.	–	0,832*	–
11.2012	0–10 м (n=4)	S	–0,988***	–0,955**	–0,954**
		$P_{ОРГ.}$	–	–0,954**	0,956**
		$P_{ВАЛ.}$	0,982***	-0,970**	0,969**

Примечание: A – гетеротрофные бактерии; B – бактерии, мобилизующие фосфат из труднорастворимых неорганических соединений; C – бактерий, минерализующие органические соединения фосфора; n – количество станций; * – уровень значимости p<0,1; **p<0,05; ***p<0,01; ****p<0,001

Отрицательные корреляционные связи были зафиксированы для средних значений численности бактерий, мобилизующих фосфат из труднорастворимых неорганических соединений и $P_{ОРГ}$ и $P_{ВАЛ}$ на глубине 0–10 м в ноябре 2012 г. Абиотические параметры среды (соленость, % насыщения воды кислородом) придонного слоя взморья также коррелировали с количественными показателями бактерий (табл. 5).

Обсуждение результатов

Рассматривая корреляционные зависимости численности фосфатмобилизующих бактерий и содержания соединений фосфора на взморье Дуная, следует отметить, что для этого участка северо-западного шельфа Черного моря характерно нарушение баланса основных биогенных элементов азота и фосфора. Экосистема взморья испытывает недостаток биодоступных соединений фосфора, что связано с избыточным поступлением с водосборного бассейна Дуная соединений азота [3]. В связи с этим роль фосфатмобилизующих бактерий в поддержании баланса соединений фосфора в экосистеме становится особо значимой.

Высокая численность бактерий в поверхностном слое, по сравнению с придонным, объясняется трансформацией на взморье распресненных водных масс, обогащенных ОВ и их взаимодействием с водами морского генезиса. В зонах трансформации минимум численности бактерий отмечался в фронтальной зоне, максимум – в гидрофронтальной. В гидрофронтальной зоне вследствие резкого изменения солености происходит отмирание пресноводных и морских организмов, а большое скопление детрита в районе гидрофронта является важнейшей предпосылкой для массового развития микроорганизмов [14]. Высокая численность бактерий в заключительной зоне, вероятно, связана со стабильными, благоприятными условиями среды и объясняется экотонным эффектом [1].

Численность бактерий в придонном слое взморья Дуная на всех исследованных глубинах во все сезоны года была, в основном, равномерной.

Отсутствие связи между температурой воды и количеством бактерий летом и осенью можно расценивать как индифферентное отношение морских микроорганизмов к колебаниям температуры в пределах 12–24 °С, в то время как низкие температуры угнетают развитие микробиоты, замедляют темпы их размножения [14].

Отрицательные коэффициенты корреляции численности бактерий и солености воды в поверхностном слое фронтальной зоны (< 8 ‰) в летний и осенний период связаны с осмотической адаптацией пресноводных микроорганизмов в зоне смешения речных и морских вод. Этот вывод согласуется с утверждением А. В. Цыбань [14] о стохастической связи между численностью бактерий и соленостью воды. Соленость воды не влияет на численный состав гетеротрофных микроорганизмов, она лишь указывает на распространение речных вод,

обогащенных ОВ. Отсутствие обратной связи между соленостью воды в заключительной зоне трансформации на взморье и количеством бактерий в различные периоды года связано с адаптацией морских бактерии к колебаниям солености в диапазоне 12–17 ‰.

Выявленные отрицательные коэффициенты корреляции между численностью бактерий и процентом насыщения кислородом в летний и осенний период говорят об активной микробной деградации ОВ. Это связано с тем, что бактериальный метаболизм активно влияет на содержание кислорода в водной толще, т.к. микробная деградация мертвого взвешенного ОВ – первичный потребитель кислорода. В холодный период года, при замедлении процессов деструкции, отмечаются положительные корреляционные взаимосвязи, либо их отсутствие.

Преимущественно положительные корреляционные взаимосвязи установлены между численностью бактерий и содержанием всех форм фосфора. Это связано с тем, что процессы биологического превращения $P_{МИН}$ в $P_{ОРГ}$ и наоборот взаимосвязаны и происходят на всех уровнях трофической сети, в которых микробному сообществу («микробиальная петля») отводится основная роль. Морские бактерии и фитопланктон поглощают фосфор из раствора в форме ортофосфата ($P_{МИН}$), который затем ассимилируется фитопланктоном и превращается в органические соединения фосфора. Большая часть органического фосфора, поглощенного зоопланктоном, экскретируется в виде минерального и органического фосфора. Еще одним источником поступления этих соединений является лизис клеток фитопланктона. Гетеротрофные бактерии способны к гидролитическим превращениям органического фосфора и переводу его обратно в неорганическую форму. Эти трансформации происходят во всей водной толще [2, 17].

Положительные корреляционные взаимосвязи установлены между концентрацией $P_{МИН}$ и численностью фосфатмобилизующих бактерий, а в отдельных случаях и для гетеротрофных бактерий, в поверхностном слое взморья. Такая взаимосвязь объясняется способностью гетеротрофных бактерий в условиях лимитирования ортофосфата мобилизовать фосфор из труднорастворимых неорганических и органических соединений.

Положительная связь между бактериями и $P_{ОРГ}$ и $P_{ВАЛ}$ установлена для придонного слоя взморья. Это связано с превалированием процессов деструкции автохтонного и аллохтонного ОВ на дне.

Отрицательные коэффициенты корреляции между численностью бактерий и $P_{МИН}$ и $P_{ВАЛ}$ отмечены ($p < 0,05$) только для придонного слоя в ноябре 2012 г. Возможно, это обусловлено полной утилизацией соединений фосфора бактериями и его накоплением в клетках.

Таким образом, фосфатмобилизующие бактерии как растворяющие труднорастворимые соединения фосфора и минерализующие органические фосфорсодержащие вещества выполняют важную роль в увеличении концентра-

ции ортофосфата в воде, необходимого для жизнедеятельности гидробионтов. Выявленные корреляционные зависимости расширяют представление о путях трансформации соединений фосфора в водной толще и роли бактерий в этих процессах.

Выводы

1. Численность гетеротрофных и фосфатмобилизующих бактерий в поверхностном слое взморья превышает значения в придонном слое и возрастает по мере удаления от края дельты. В придонном слое на различных глубинах распределение этих бактерий, в основном, равномерное.

2. Содержание соединений фосфора, в основном, положительно коррелирует с количественными показателями гетеротрофных и фосфатмобилизующих бактерий, что объясняется ведущей ролью «микробиальной петли» в биологическом круговороте фосфора в экосистеме.

3. Абиотические параметры среды – температура и соленость воды не оказывают значительного воздействия на численность бактерий. Микробная деструкция органического вещества связана с насыщением воды кислородом и характеризуется обратной взаимосвязью с численностью бактерий в теплый период года и прямой – в холодный.

Список использованной литературы

1. *Александров Б. Г.* Влияние Дуная на формирование мезозоопланктона Черного моря / Б. Г. Александров // Экосистема взморья украинской дельты Дуная: Сб. науч. тр. – Одесса: Астропринт. – 1998. – С. 245–261.
2. *Алимов А. Ф.* Введение в продукционную гидробиологию / А. Ф. Алимов – Л.: Гидрометеоиздат, 1989. – 152 с.
3. *Богатова Ю. И.* Гидрохимический режим украинского участка взморья Дуная / Ю. И. Богатова // Водные ресурсы. – 2013. – Т. 40, № 3. –С. 295–305.
4. *Большаков В. С.* Трансформация речных вод в Черном море / В. С. Большаков. – К.: Наук. думка, 1970. – 328 с.
5. *Курдиш І. К.* Інтродукція мікроорганізмів у агроекосистеми / І. К. Курдиш – К.: Наук. думка, 2010. – 253 с.
6. *Муромцев Г. С.* К вопросу об использовании воднонерастворимых фосфатов почвенными микробами / Г. С. Муромцев // Доклады ВАСХНИЛ, 1955. – Вып. 5. – С. 35 – 41.
7. *Методические* указания по выделению микроорганизмов, растворяющих труднодоступные минеральные и органические соединения фосфора. – Л.: Всесоюзный науч.-исслед. ин-т с/х микробиологии, 1981. – 19 с.
8. *Менкина Р. А.* Бактерии, минерализующие органические соединения фосфора / Р. А. Менкина // Микробиология. – 1950. – Т. 19, № 4. – С. 308–315.
9. *Мишустин Е. Н.* Мобилизация минеральных фосфатов почвы и удобрений в процессе жизнедеятельности микроорганизмов / Е. Н. Мишустин, И. Т. Геллер, М. Синха // Изв. ТСХА. – 1972. – Вып. 4. – С. 116 – 121.
10. Рой А. А. Новые штаммы почвенных бацилл, минерализующие органические соединения фосфора / А. А. Рой, Л. В. Булавенко, И. К. Курдиш // Мікробіол. журн. – 2001. – Т. 63, № 4. – С. 9 – 14.
11. *Руководство* по химическому анализу морских вод РД 52.10.243-92. – Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат, 1993. – 263 с.

12. *Теплинская Н. Г.* Бактерии пелагиали и бентали / Н. Г. Теплинская, Н. В. Ковалева. – В кн.: Северо-западная часть Чёрного моря: (биология и экология); под ред. Ю. П. Зайцева. – К: Наук. думка, 2006. – С. 146–174.
13. *Теплинская Н. Г.* Микробиологическая характеристика Придунайского взморья в районе строительства судового хода Дунай – Черное море / Н. Г. Теплинская, Л. М. Нидзвецкая // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. – Севастополь, 2007. – № 15. – С. 567–574.
14. *Цыбань А. В.* Бактериопланктон и бактерионейстон шельфовой области Черного моря. – К: Наукова думка, 1970. – 272 с.
15. *Kobori H.* Extracellular alkaline phosphatase from marine bacteria: purification and properties of extracellular phosphatase from a marine Pseudomonas sp. / H. Kobori, N. Taga // Can. J. Microbiol. – 1980. – 26, N 7. – P. 833–838.
16. *Mamatha S. S.* Phosphate Solubilizing Bacteria and Alkaline Phosphatase Activity in Coastal Waters off Trivandrum / S. S. Mamatha, A. Gobika, P. Janani // Jour. Coast. Env. – 2012. – Vol. 3, No. 1. – P. 89–100.
17. *Paytan A.* The Oceanic Phosphorus Cycle / A. Paytan, K. McLaughlin // Chem. Rev.–2007.–V. 107.– P. 563– 576.
18. *Rodrigues H.* Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion / H. Rodrigues, R. Fraga // Biotech. Advances. – 1999. – V. 17. – P. 319–339.
19. *Surajit Das*. Biogeochemical processes in the continental slope of Bay of Bengal: I. Bacterial solubilization of inorganic phosphate / *Das Surajit*, P. S. Lyla, Khan Ajmal // Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol). – 2007. – Vol. 55 (1): 1–9. – P. 1–9.

Статья поступила в редакцию 20.07.2014

Г. Г. Тропівська[1], Ю. І. Богатова[1], І. К. Курдиш[2]
[1]Одеський філіал Інституту біології південних морів ім. О. О. Ковалевського НАН України, вул. Пушкінська, 37, Одеса, 65011, Україна
[2]Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України, вул. Ак. Заболотного, 154, Київ, Д03680, Україна

РОЗПОДІЛ І МІНЛИВІСТЬ ФОСФАТМОБІЛІЗУВАЛЬНИХ БАКТЕРІЙ І СПОЛУК ФОСФОРУ НА УЗМОР'Ї ДУНАЮ

Резюме
В 2010–2012 рр. на узмор'ї Дунаю проаналізовано характер розподілу і мінливість вмісту сполук фосфору, гетеротрофних і фосфатмобілізувальних бактерій. Виявлено кореляційні взаємозв'язки між бактеріями і кількістю сполук фосфору, насиченням води киснем. Відзначена провідна роль «микробіальної петлі» в біологічному колообігу фосфору в екосистемі узмор'я.

Ключові слова: фосфатмобілізувальні бактерії, «микробіальна петля», сполуки фосфору, абіотичні параметри, узмор'я Дунаю.

G. G. Tropivska[1], Yu. I. Bogatova[1], I. K. Kurdish[2]
[1]Odesa Branch A. O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine, 37, Pushkinska Str., Odesa, 65011, Ukraine
[2]D. K. Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine, 154, Ac. Zabolotny Str., Kyiv, D03680, Ukraine

DISTRIBUTION AND VARIABILITY OF PHOSPHATE-MOBILIZING BACTERIA AND PHOSPHOROUS COMPOUNDS IN THE DANUBE COASTAL WATERS

Summary
The nature of distribution and variability of phosphorus compounds, heterotrophic and phosphate-mobilizing bacteria have been analyzed in the Danube coastal waters in 2010–2012. The correlations between bacteria and content of phosphorus compounds, water oxygen have been observed. The leading role of «microbial loop» in the biological cycle of phosphorus in the coast ecosystem has been revealed.

Keywords: phosphate-mobilizing bacteria, «microbial loop», phosphorus compounds, abiotic parameters, the Danube coastal waters.

ЗООЛОГІЯ

УДК 595.44

О. Ф. Дели, ассистент
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина, e-mail: delijka@mail.ru

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ *PARDOSA LUGUBRIS* (WALCKENAER, 1802) (ARANEI, LYCOSIDAE) В ОДЕССКОЙ ОБЛАСТИ

Впервые получены данные по фенологии паука *Pardosa lugubris* (Walkenaer, 1802) на территории Одесской области (период встречаемости половозрелых самок, размер коконов, количество яиц в коконе). Установлены различия абсолютных величин общегабитуальных параметров (веса и длины тела) *P. lugubris*. Различия в изменчивости отдельных морфометрических признаков единичны.

Ключевые слова: Lycosidae, *Pardosa lugubris*, коконы, фенология, Одесская область.

В настоящее время существуют многочисленные данные, раскрывающие распространение, временную динамику фаунистического состава пауков различных территорий. В литературе хорошо представлены данные по биотопическому и пространственному распределению, идентификации и классификации пауков [17, 19, 22].

Фенология, биология и изменчивость видов пауков зависит от множества факторов [1, 10, 18, 24]. Вклад каждого из этих факторов, на сегодняшний день, недостаточно изучен. Для уточнения этого вопроса, был выбран в качестве модельного вида паук *Pardosa lugubris* семейства Lycosidae, одного из наиболее крупных семейств в мире [21].

Целью работы явилось определение особенностей биологии *Pardosa lugubris* в условиях Одесской области.

Материалы и методы исследований

Сбор материала проводился в апреле-октябре 2008-2010 гг. в Измаильском и Беляевском районах Одесской области. Отлов пауков проводили в одни и те же календарные сроки по стандартным методикам [5, 6].

Всего собрано 240 самок и 60 самцов *Pardosa lugubris*. Отлов пауков *Pardosa lugubris* проводили на трех биотопах: участок № 1 – окрестности с. Богатое – искусственное лесонасаждение шириной 70 метров с изреженным невысоким травостоем, незначительным (фрагментарным) присутствием кустарниковой растительности вблизи о. Катлабух. В летний период характерно выгорание растительности. Участок № 2 – в окрестностях с. Маяки – пойменный лес

© О. Ф. Дели, 2014

р. Днестр. Основные структурообразующие древесные породы представлены ивой, тополем, кленом. В нижнем ярусе характерно развитие густой кустарниковой растительности, низкого травостоя. Вдоль кромки леса со стороны р. Днестр отмечены фрагментарные участки тростника *Phragmites australis*. Участок № 3 – с. Дачное – искусственное лесонасаждение шириной около 100 метров, сформированные белой акацией, тополем, ивой, травянистый ярус высокий. Этот биотоп характеризуется высокой захламленностью отмершими ветками деревьев и кустарников.

Исследуемые участки в соответствие с геоботаническим районированием, предложенным Д. В. Дубыной и Ю. Р. Шеляг-Сосонко [2] относятся к Дунайской (участок № 1) и Днестровской (участки № 2–3) степным подобластям.

Все измерения проведены с помощью окуляр-микрометра на бинокуляре МБС–9 и приведены в миллиметрах. Сегменты ног и пальп измерялись после отделения их от головогруди по дорзальной стороне сегментов. Длину и ширину головогруди и брюшка измеряли после их разделения. Длину тела измеряли от переднего края наличника до конца брюшка (без паутинных бородавок). Хелицеры не отделяли и измеряли по переднему краю. При выборе параметров остановились на тех, которые отражают функциональные анатомо-морфологические особенности пауков: вес тела (Р, мг), длина тела (L), длина головогруди ($Д_{гол}$), ширина головогруди ($Ш_{гол}$), длина основного членика хелицер ($Д_х$), длина бедра (Б), длина колена (К), длина голени (Г), длина предлапки (П), длина лапки каждой пары ног (Л). Номер конечности обозначали индексом ($К_1$, $К_2$); сокращениями $Б_п$, $К_п$, $Г_п$, $Л_п$ обозначены соответствующие сегменты педипальп. Взвешивание пауков проводили на торсионных весах (перед взвешиванием лишнюю влагу убирали фильтровальной бумагой).

Статистическая обработка материала включала процедуру проверки результатов измерения на соответствие закону нормального распределения с помощью критерия Шапиро-Уилки, как одного из наиболее адекватных методов в решении этой задачи [23]. В последующем это определяло выбор параметрических (критерий Стьюдента) или непараметрических (критерий Манна-Уитни, Краскела-Уоллиса) методов анализа. При попарном сравнении исследуемых групп вычисляли критерий Стьюдента с обязательной проверкой однородности дисперсий (критерий Левена) или критерий Манна-Уитни (U).

Абсолютную изменчивость оценивали по среднему квадратическому отклонению (стандартному отклонению — σ), а относительную — по коэффициенту вариации (CV) [3]. Для проведения статистического анализа использован пакет прикладных программ Stadia 7.0.

Результаты и обсуждение

В Украине отмечено 79 видов пауков семейства Lycosidae [19]. Одним из наиболее распространенных видов этого семейства является *P. lugubris*.

Изучению биологии, фенологии этого вида посвящено немало статей в мире [4, 7, 20].

Представителям рода Pardosa для полного развития необходимо от 7 до 9 месяцев [24]. В исследуемом регионе самцы регистрировались в мае-июле, самки появлялись в апреле и отмечались по сентябрь. Такие же пики активности (с апреля по сентябрь) отмечают и румынские исследователи [11]. По нашим данным в Одесской области у *P. lugubris* наблюдались два пика сезонной активности, которые были отмечены в мае и сентябре. В Крыму пик активности был отмечен в мае-июне для самцов, а в июне-июле – для самок [20]. Пауки *P. lugubris* из Дунайской степной подобласти появляются на неделю раньше, чем пауки из Днестровской степной подобласти.

По нашим данным, самки *P. lugubris* с коконами на территории Одесской области регистрировались в июне и сентябре, а в Румынии [11] самки с коконами были отмечены в июне–июле. В осенних кладках района исследования количество яиц в коконе меньше – 30 ± 1,0.

В Румынии [11] диаметр коконов *P. lugubris* был равен 4 мм, а количество яиц – 25–30 шт. Диаметр кокона *P. lugubris* в исследуемом нами регионе приблизительно такой же, как и в Румынии, а количество яиц на 26 больше. Диаметр кокона составлял 4,01 ± 0,08 мм, вес – 18,2 ± 0,91 мг, количество яиц – 56 ± 2,0 (табл. 1).

Таблица 1

Размерно-весовые характеристики кокона самок *P. lugubris* (n=20) в исследуемом регионе

Вид	Статистические Показатели	Вес кокона (мг)	Диаметр кокона (мм)	Количество яиц (шт.)
P. lugubris	M±m	18,2±0,91	4,01±0,08	56±2,0
	Cv	22,0	9,2	26,5

Примечание: Cv – коэффициент изменчивости.

Среднее число яиц в коконе в различных частях ареала *P. lugubris* достаточно широко варьирует (табл. 2).

Таблица 2

Плодовитость *P. lugubris* в различных частях их ареалов

Источник	Регион	Количество яиц *P. lugubris*
Kessler, 1973	Нидерданды	33,9 ± 6,1
Graefe, 1964	Германия	24
Funh, Niculescu-Burlacu, 1971	Румыния	25–30
Наши данные	Исследуемый регион	56 ± 2,0

В результате наших исследований установлено, что у пауков *P. lugubris* проявляется половой диморфизм не только в отношении структурных элементов, образующих отдельные части тела, но и соматических показателей (веса и длины тела).

Самки *P. lugubris* характеризуются более крупными размерами тела (интервал коэфициента вариации 2,8–5,0) и в свою очередь в целом имеют более длинные ноги, чем особи противоположного пола (t= 3,28 – 9,02 при P < 0,05 – 0,001). При этом последовательный ряд, отсортированный по мере уменьшения длины ног, как у самцов, так и у самок, может быть представлен структурной формулой вида 4>1>3>2. Большие размеры всех ходильных ног у самок определяются длиной 3-х из 5-ти сегментов, исключая лапку и колено (Л, К). Структурные элементы конечности у самок имеет статистически значимо большие размеры на всех ногах по сравнению с самцами (U_1=98, U_2=96, U_3=99 и U_4=104 при P = 0,02 – 0,004). Такая длина ног, возможно, связана с образом жизни. Пауки-волки не строят ловчих сетей, они догоняют свою жертву, самка носит кокон на себе и ухаживает за потомством.

Обобщая имеющиеся данные за весь период исследования по всему региону, можно говорить о колебании длины тела самок от 5,5 до 9 мм. Изменчивость длины тела самцов – 4,5–5 мм. Следует отметить, что пауки Дунайской степной подобласти достоверно отличаются (P < 0,05) по размерно-весовым характеристикам от пауков Днестровской степной подобласти.

Молодые пауки до взрослой стадии растут минимум 15 дней при температуре 22 °C [24]. При наступлении такой температуры, паук проходит определенное количество линек. Если температура воздуха не достигает 22 °C, то вероятно паук может пропустить одну из линек или она наступит позже.

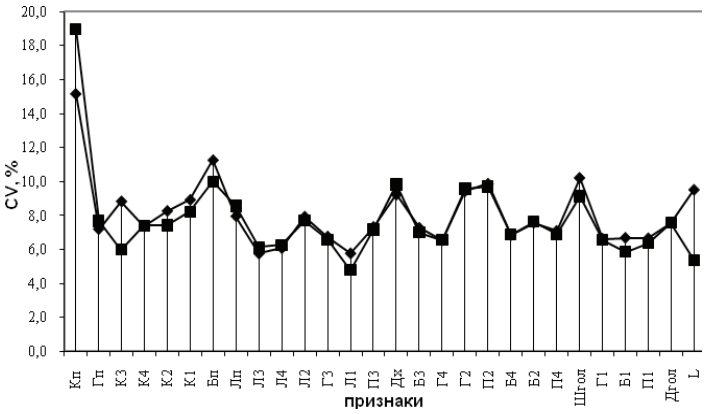
Возможно, пауки из Дунайской степной подобласти проходят линьку раньше, так как температура воздуха там на 3–4 °C выше, чем в Днестровской. Ранее Lang [18] показал, что на каждом этапе развития между линьками формируется определенный уровень изменчивости. С другой стороны количество линек зависит от внешних факторов среды, например, температуры и влажности [1, 8, 10]. Одним из важнейших факторов роста является наличие кормовой базы. Возможно, в Дунайской степной подобласти для исследуемых группировок *P. lugubris* кормовая база более богатая, что в комплексе с температурными показателями приводит к более быстрым темпам роста.

Анализ результатов, полученных с использованием метода Краскела-Уоллиса, показывает на определенное влияние (при P < 0,01–0,001) условий местообитания на морфометрические параметры самок. Это возможно, следует связывать с различным качеством местообитаний Дунайской и Днестровской степных подобластей. Наибольшие различия отмечаются среди элементов конечностей, прежде всего длина колена ($К_2$ – $К_4$, $\chi^2_{2\text{-}4}$ = 9,5–40,6 при P < 0,01–0,001).

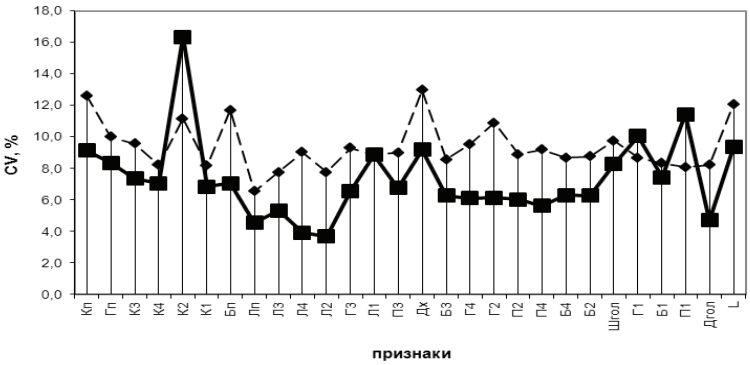
В Дунайской степной подобласти (участок № 1) статистические различия в уровне выраженности изучаемых признаков единичны (май – $Б_1$, $К_1$,$Б_3$, $К_3$, $Б_4$, $К_4$; июнь – Р, $К_1$, $Г_1$, $К_3$, $Б_3$; при $P < 0,05$).

Устойчивые различия морфологических признаков во всех сопоставляемых парах участков Днестровской подобласти в этот период характерны для веса и длины тела, несколько реже самки различаются по длине колена ($К_3$), ширине и длине головогруди ($Ш_{гол}$ – $Д_{гол}$).

Характер и величина варьирования линейных признаков пауков на участке № 1 (Дунайская степная подобласть) существенно различается от участка № 3 (Днестровская степная подобласть) (рис. 1). Наиболее стабилен участок № 2, здесь существенных различий морфометрических параметров не обнаружено.



А



Б

Рис. 1. Относительная изменчивость морфометрических параметров самок P. lugubris в различных районах Одесской области: А) – Дунайская степная подобласть (с. Богатое – участок №1); Б) – Днестровская степная подобласть (с. Дачное – участок № 3); ♦ – май; ■ – июнь.

Изменчивость признаков на участках Днестровской степной подобласти проявляется сильнее. Особенно это становится заметно в июне, когда увеличивается число статистически значимых различий **σ** морфометрических параметров самок *P. lugubris* из участка № 3.

Межгрупповые различия абсолютной изменчивости Дунайской и Днестровской степных подобластей в наибольшей степени проявляются между пауками участков № 1 и 3. Прежде всего, это относится к лапкам ходильных ног ($Л_1$, $Л_3$, $Л_4$). У самок *P. lugubris* в районе с. Дачное (участок № 3) варьирование элементов первой ноги пауков, за исключением колена ($К_1$), существенно отличается от изменчивости аналогичных элементов у пауков южных районов (участок № 1). Примерно 2/3 этих различий формируется за счет элементов первой и третьей ходильных ног. Разная изменчивость линейных показателей может быть связана с их вкладом в обеспечение движения паука и механизмом разгибания ноги.

Из 26 морфометрических параметров пауков *P. lugubris*, с точки зрения изменчивости, наиболее стабильны: длина хелицер и предлапки. Наиболее подвержены влиянию изменчивости: вес и длина тела, а также отдельные элементы конечностей (бедро, колено, лапка).

Выводы

Установлено, что самки *P. lugubris* с коконами на территории Одесской области встречаются исключительно в июне и сентябре. В осенних кладках количество яиц в коконе 30 ± 1,0. Диаметр кокона *P. lugubris* составляет 4,01 ± 0,08 мм, вес кокона 18,2 ± 0,91 мг, количество яиц 56 ± 2,0. *P. lugubris* делает две кладки летом и осенью. Установлены различия абсолютных величин общегабитуальных параметров (веса и длины тела). Вариабельность величины изменчивости признаков слабее выражена на участке № 2.

Список использованной литературы

1. *Дели О. Ф.* Изменчивость *Linyphia triangularis* (Clerck, 1758) (Aranei, Linyphiidae) степной зоны крайнего юго-запада Украины / О. Ф. Дели, Ю. Н. Олейник // Вісті Харьківського ентомологічного товариства. – 2013. – Вип. 2. – С. 45–56.
2. *Дубына Д. В.* Плавни Причерноморья / Д. В. Дубина, Ю. Р. Шеляг-Сосонко. – К.: Наукова думка, 1989. – 269 с.
3. *Емельянов И. Г.* Количественные методы в зооэкологии / И. Г. Емельянов, В. А. Межжерин, О. А. Михалевич // Вестник зоологии. – 1986. – № 3. – С. 46–57.
4. *Зюзин А. А.* Таксономическое изучение палеарктических пауков рода Pardosa C.L. Koch (Aranei, Lycosidae). 1 Таксономическая структура рода / А. А. Зюзин // Энтомологическое обозрение. – 1979. – Т. LVIII, вып. 2. – С. 431–447.
5. *Марусик Ю. М.* Пауки Сибири и Дальнего Востока России / Ю. М. Марусик, Н. М. Ковблюк. – Москва: KMK Scientific Press, 2011. – 352 с.
6. *Тыщенко В. П.* Определитель пауков европейской части СССР / В. П. Тыщенко. – М.: Наука, 1971. – 280 с.
7. *Edgar W. D.* The life cycle of the wolf spider Pardosa lugubris in Holland / W. D. Edgar // J. Zool., London. – 1972. – 168. – P. 1–7.

8. *Elgar M. A.* Sexual dimorphism in leg length among orb-weaving spiders: a possible role for sexual cannibalism / M. A. Elgar, N. Ghaffar, A. F. Read // Journal of Zoology. – 1990. – № 222. – P. 455–470.
9. *Framenau V. W.* Gender specific differences in activity and home range reflect morphological dimorphism in wolf spider (Araneae, Lycosidae) / V. W. Framenau // Journal of Zoology. – 2005. – № 33. – P. 334–346.
10. *Framenau V. W.* Cohort dependent life history traits in a wolf spider (Araneae, Lycosidae) with bimodal life cycle / V. W. Framenau, M. A. Elgar // Journal of Zoology. – 2005. – № 265. – P. 179–188.
11. *Fuhn E.* Fauna Republicii Socialiste România. Arachnida. Vol. 5. Fasc. 3. Fam. Lycosidae / E. Fuhn, F. Niculescu-Burlacu. – Bucuresti, 1971. – P. 256.
12. *Fujii Y.* Ecological studies on wolf spiders (Araneae: Lycosidae) in a northwest area of Kanto plain, Central Japan: diel activity and habitat preferens observed by pitfall trapping / Y. Fujii // Acta arachnol. – 1997. – V. 46, № 1. – P. 5–18.
13. *Gasnier T. R.* Adult size of eight hunting spider species in central Amazonia: temporal variations and sexual dimorphism / T. R. Gasnier, Azevedo de C. S., M. P. Torres-Sanchez // Journal of Arachnology. – 2002. – № 30. – P. 146–154.
14. *Graefe G.* Die Brutfürsorge bei *Pardosa lugubris* (Walk.) (Aranei, Lycosidae) / G. Graefe. – München, 1964. – P. 54–56.
15. *Gunnarsson B.* Melanism in the spider *Pityohyphantes phrygianus* (C. L. Koch): the genetics andthe occurrence of different color phenotypes in a naturalpopulation / B. Gunnarsson // Heredity (London), 1987. – №. 59. – P. 55–61.
16. *Kessler A.* A comparative study of production of eggs in eight Pardosa species in the field (Aranea: Lycosidae) / A. Kessler // Tijd. Entomol. – 1973. – № 116. – P. 23–41.
17. *Kovblyuk N. M.* [Catalogue of spiders (Arachnida:Aranei) of the Crimea. Ver.1.0.] 2011. online at http://arachnology.kz/Crimea/mainCrimea.htm
18. *Lang Gary H. P.* Sexual size dimorphism and juvenile growth rate in Linyphia triangularis (Linyphiidae, Araneae) / Gary H. P. Lang // Journal of Arachnology. – 2001. – 29. – P. 64–71.
19. *Mikhailov K. G.* The spiders (Arachnida: Aranei) of Russia and adjacent countries: a non-annotated checklist / K. G. Mikhailov // Arthropoda Selecta. – Moscow: KMK Scientific Press, 2013. – Supplement № 3. – 264 p.
20. *Nadolny A. A.* Members of Pardosa amentata and *P. lugubris* species groups in Crimea and Caucasus with notes on *P. abagensis* (Aranei: Lycosidae) / A. A. Nadolny, N. M. Kovblyuk // Arthropoda Selecta. – 2012. – Vol. 21, No. 1. – P. 67–80.
21. *Platnick N. L.* The World Spider Catalog. Version 14.5. American Museum of Natural History. 2014. [Электронный ресурс] Available on the Internet: http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog/
22. *Polchaninova N. Yu.* Catalogue of the spiders (Arachnida:Aranei) of Left-Bank Ukraine / N. Yu. Polchaninova, E. V. Procopenko // Arthropoda Selecta. – Moscow: KMK Scientific Press, 2013. – Supplement № 2. – 268 p.
23. *Razali N. M.* Power comparisons of Shapiro-Wilk, Kolmogorov-Smirnov, Lilliefors and Anderso-Darling tests / N. M. Razali, Y. B. Wah // J. of Statistical Modeling and Analytics. – 2011. – Vol. 2. – № 1. – P. 21–33.
24. *Samu F.* Are two cohorts responsible for bimodal life history pattern in the wolf spider Pardosa agrestis in Hungary / F. Samu, J. Ne´meth, F. To´th, E´. Szita, B. Kiss & C. Szineta´r // Proceedings 17th European Colloquium of Arachnology. – 1998. – P. 215–221.

Статья поступила в редакцию 15.06.2014

О. Ф. Делі
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
кафедра зоології,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна

ДЕЯКІ ОСОБЛИВОСТІ БІОЛОГІЇ *PARDOSA LUGUBRIS* (WALCKENAER, 1802) (ARANEI, LYCOSIDAE) В ОДЕСЬКІЙ ОБЛАСТІ

Резюме
Вперше отримані дані з фенології павука *Pardosa lugubris* (Walkenaer, 1802) на території Одеської області (період зустрічальності статевозрілих самок, розмір коконів, кількість яєць у коконі). Встановлені відмінності абсолютної мінливості загальногабітуальних параметрів (вага і довжина тіла) *P. lugubris*. Відмінності в окремих показниках несуттєві.

Ключові слова: Lycosidae, *Pardosa lugubris*, кокони, фенологія, Одеська область.

O. F. Deli
Odesa National Mechnykov University,
Department of Zoology,
2, Dvoryanska Str., Odesa, 65082, Ukraine

SOME BIOLOGICAL FEATURES OF *PARDOSA LUGUBRIS* (WALCKENAER, 1802) (ARANEI, LYCOSIDAE) IN ODESA REGION

Summary
For the first time there were obtained data on the phenology of *Pardosa lugubris* (Walkenaer, 1802) in Odesa region (the period of activity, size of cocoons, number of eggs). The essential different in absolute value of general habit characters (weight and body length) is established for *P. lugubris*. The differences in the variability of the individual characters, with a few exceptions are unessential.

Keywords: Lycosidae, *Pardosa lugubris*, cocoons, phenology, Odesa region.

ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ ТА ТВАРИН

УДК 612.82: 617.751.9 – 053

І. В. Редька, к.б.н., докторант
Харківський національний університет ім. В. Н. Каразіна, кафедра фізіології людини і тварин, пл. Свободи, 4, Харків, 61007, Україна

ОЦІНКА ДИНАМІЧНИХ СИСТЕМ ГОЛОВНОГО МОЗКУ ПРИ ЗОРОВИХ ДИСФУНКЦІЯХ НА ПІДСТАВІ ЕНТРОПІЇ КОЛМОГОРОВА-СІНАЯ

Використано ентропійний підхід до аналізу ЕЕГ осіб з вродженими та набутими зоровими дисфункціями в умовах спокійного неспання з закритими очима. Порівняння ентропії Колмогорова-Сіная при зорових дисфункціях з контролем виявило: 1) зниження рівня хаотичності у передньо-скроневій області в осіб чоловічої статі з вродженими та набутими зоровими дисфункціями; 2) збільшення рівня хаотичності у правій центральній області у осіб жіночої статі з набутими зоровими дисфункціями. Ці результати можуть бути інтерпретовані як стан підвищеної слухової уваги та посилення обробки пропріоцептивної аферентації відповідно.

Ключові слова: зорові дисфункції, ЕЕГ, ентропія Колмогорова-Сіная.

Унікальною властивістю головного мозку є його пластичність, що дозволяє адаптуватися до змін оточуючого середовища, а також до фізіологічних чи патологічних станів організму. Відхилення від нормальної траєкторії розвитку, наприклад, внаслідок сенсорної депривації, може призвести до значних змін як у функціональних реакціях головного мозку, так і у структурі його мережевої організації, особливо на ранніх етапах онтогенезу. Прогресивний розвиток методів нейровізуалізації призвів до запуску нового циклу досліджень ефектів зорової депривації у людини, спрямованого на з'ясування: структурних особливостей різних відділів головного мозку; характеру їх взаємозв'язків; участі зорової кори в обробці подразників інших модальностей [2, 7, 10]. Відправною точкою у цих дослідженнях є стан спокійного неспання, який використовують для контролю активності головного мозку за відсутності явного виконання задач або сенсорної стимуляції. Дослідженнями функціональної магнітно-резонансної томографії (фМРТ) доведено, що головному мозку притаманні спонтанні флуктуації активності в стані спокійного неспання, які мають просторово-впорядкований характер у часовому вимірі, що дозволило відокремити мережі спокою (*resting-state networks*). Однак, відзначається принципова структурна подібність базових мереж спокою у сліпих та зрячих [2].

Електрофізіологічними корелятами цих мереж є мікростани ЕЕГ – короткі (~ 80-120 мс) квазі-стабільні періоди спонтанної електричної активності головного мозку. За умов спокійного неспання ці мікростани швидко змінюються,

© І. В. Редька, 2014

що дозволяє розглядати їх як елементарні блоки інформаційних процесів у головному мозку [13].

фМРТ характеризується високою просторовою, але низькою часовою роздільною здатністю, що дозволяє вивчати стан нейродинамічних систем головного мозку, але не їх динаміку. У той же час ЕЕГ притаманна висока часова роздільна здатність, але низька просторова, що створює передумови для дослідження на підставі ЕЕГ-сигналів динаміки систем головного мозку. Однак, традиційний спектральний аналіз ЕЕГ-сигналів нехтує цією перевагою, дозволяючи вивчати лише стан системи. Одним із підходів, що враховує еволюцію нейродинамічної системи у часі є динамічний ентропійний підхід до аналізу ЕЕГ-сигналів. В узагальненому вигляді ентропія являє собою одну з мір хаосу, тобто відображає ступінь безпорядку системи та її поведінки у часі: чим меншими є значення ентропії, тим більшою впорядкованістю та стабільністю у часі характеризується дана система [5, 12].

Ентропійний підхід до аналізу ЕЕГ-сигналів виявив свою інформативність за різних патологічних станів [5], але нами не знайдено робіт щодо аналізу нейродинаміки головного мозку при зорових дисфункціях (ЗД), що й визначило мету даного дослідження.

Мета дослідження – розкрити особливості нейродинаміки головного мозку при зорових дисфункціях периферичного ґенезу в умовах спокійного неспання на підставі ентропії Колмогорова-Сіная.

Матеріали та методи дослідження

Аналізували 220 суб'єктів з вродженими (n = 100) і набутими (n = 120) зоровими дисфункціями (ЗД) периферичного ґенезу та 125 нормальнозорих практично здорових осіб (контроль) віком від 8 до 20 років. Коригована гострота зору при вроджених ЗД становила 0,12±0,01 і 0,12±0,02 для лівого і правого очей, при набутих ЗД – 0,65±0,02 і 0,64±0,03 відповідно.

Дослідження проводилося у звукоізольованій затемненій кімнаті у стані спокійного неспання з закритими очима. ЕЕГ-потенціали відводили монополярно у відведеннях відповідно до міжнародної системи «10–20» з усередненим референтним електродом D. Goldman (1950) з 8 симетричних областей. Нелінійний аналіз 35–45 с безартефактних фрагментів ЕЕГ-сигналів проведено за допомогою пакету прикладних програм «NeuroResearcher®» (програмний модуль Chaos-Multi-Dimensional Non-Linear Analysis, м. Харків).

Для цього здійснено відновлення аттрактора у фазовому просторі методом затримки. Визначання часу затримки проводилося на основі оцінки «форми» аттрактора, що реконструюється [1]. Максимальна величина розмірності реконструкції дорівнювала 10.

Після реконструкції аттрактора у фазовому просторі на підставі алгоритму A. Wolf et al. (1985) і J. P. Eckmann et al. (1986) та метода аналога [5] визначали

спектр показників Ляпунова, а на підставі суми усіх позитивних показників Ляпунова розраховували ентропію Колмогорова-Сіная (метрична, динамічна ентропія, еКС, біт/с) [5].

Дані оброблялися загальноприйнятими методами варіаційної статистики та представлені у вигляді $\bar{x} \pm m$. Для порівняння груп з різним станом зорової функції використовувався непараметричний U-критерій Вілкоксона-Манна-Уітні.

Результати дослідження та їх обговорення

Встановлено, що в контролі діапазон варіювання індивідуальних значень еКС у різних коркових областях становить 0,5–9,2 біт/с, а в осіб з вродженими та набутими ЗД – 0,6–8,4 біт/с і 0,6–11,5 біт/с відповідно. Тобто у осіб з вродженими ЗД нейродинаміка головного мозку, порівняно з контролем, є більш впорядкованою та передбачуваною, тоді як у осіб з набутими ЗД – більш хаотичною.

Виявлені певні особливості еКС при ЗД в залежності від їх походження та віку досліджуваних. Так, у період другого дитинства (8–12 років) на фоні загальної тенденції до більш низьких, порівняно з контролем, значень еКС у більшості (у 13 з 16) коркових областей (рис. 1) хлопчики з вродженими та набутими ЗД характеризувалися достовірно нижчими значеннями еКС у лівій передньо-скроневій області (T3 на 12 %, P≤0,05).

Серед осіб чоловічої статі у підлітковому та юнацькому віці (рис. 1) вроджені ЗД характеризувалися тенденцією до більш низьких значень еКС у більшості коркових областей (у 9 і 10 відповідно), тоді як набуті ЗД, навпаки, – до більш високих значень еКС (у 7 і 8 відповідно). Достовірні відмінності з контролем серед хлопців-підлітків виявлені тільки при набутих ЗД і полягали у більш низьких значеннях еКС у правій нижньо-лобовій області (F8 на 17 %, P≤0,05).

Юнаки з вродженими ЗД характеризувалися більш низькими значеннями еКС у правій передньо-скроневій області (T4 на 28 %, P≤0,05) та більш високими значеннями у правій тім'яній області (P4 на 19 %, P≤0,05). Юнакам з набутими ЗД притаманні більш низькі значення еКС в правій нижньо-лобовій та лівій передньо-скроневій (F8 на 24 %, T3 на 6 %, P≤0,05) областях.

Отже, спільною рисою нейродинаміки головного мозку в умовах спокійного неспання з закритими очима серед осіб чоловічої статі в період другого дитинства та юнацького віку є зниження еКС у передньо-скроневих областях, що свідчить про зниження рівня хаотичності системи та підвищення інформаційної значимості нервових процесів. Іншими словами, спостерігається збільшення регулярності та впорядкованості в динаміці системи внаслідок посилення синхронізації між компонентами динамічної системи. Чисельні експериментальні дослідження вказують, що в нормі зниження ентропії пов'язано з активізацією процесів уваги.

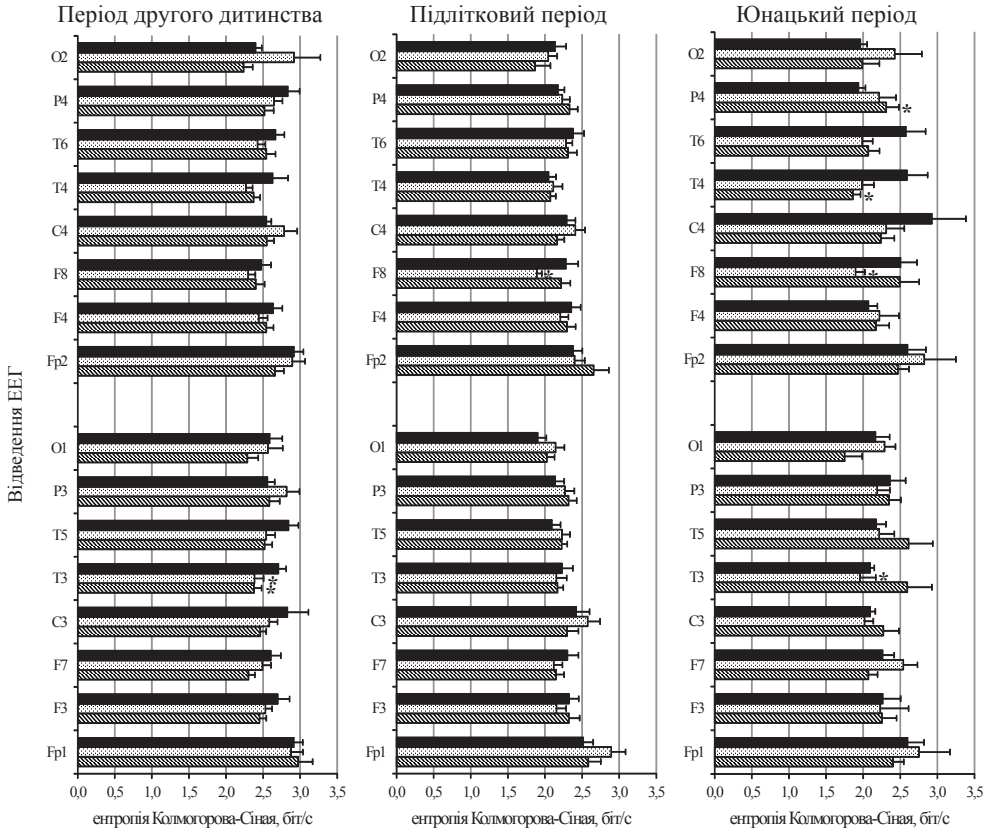


Рис. 1. Значення ($\bar{x} \pm m$) ентропії Колмогорова-Сіная у осіб чоловічої статі з різним станом зорової функції

Примітки: ■ – контроль, ▨ – набуті зорові дисфункції, ▧ – вроджені зорові дисфункції; * – вірогідні відмінності з контролем на рівні P≤0,05.

Оскільки у передньо-скроневій області локалізовані проекційні зони слухового аналізатора [9], то більш низькі значення еКС можуть відображати стан підвищеної уваги до слухових подразників при ЗД в умовах спокійного неспання. Зазначене разом з переважною локалізацією змін у лівій півкулі, яка має переваги в аналізі не лише тональності звукових подразників, але й мови [9], дозволяє припускати підвищену готовність головного мозку юнаків з набутими ЗД до сприйняття мовленнєвої інструкції.

Крім того, у юнаків з вродженими ЗД також спостерігалося збільшення ступеня хаотичності у правій тім'яній області. Враховуючи, що до тім'яної області надходить інформація від інших вторинних проекційних зон [3], то більш високі значення еКС у цій області можуть вказувати на посилення гнучкості

обробки різномодальної (тактильної, кінестетичної, вестибулярної, слухової, зорової) інформації.

У юнаків з набутими ЗД, як і у хлопців-підлітків, додатково спостерігалося зниження рівня хаосу у вентролатеральній префронтальній корі правої півкулі, яка реагує на складні акустичні сигнали [11] та є важливим компонентом вентральної системи уваги [4]. Враховуючи зазначене та той факт, що подібні зміни еКС спостерігалися у лівій передньо-скроневій області, пов'язаній з мовою, можемо припускати, що у юнаків з набутими зоровими дисфункціями, порівняно з контролем, спостерігалося зміщення уваги до ендогенної словесної інформації («внутрішні» думки).

Особам жіночої статі з ЗД (рис. 2) в період з 8 до 20 років притаманні більш високі значення еКС у більшості коркових областей (9–16 в залежності від віку), однак достовірні відмінності з контролем виявлені тільки при набутих ЗД в період другого дитинства та юнацького віку.

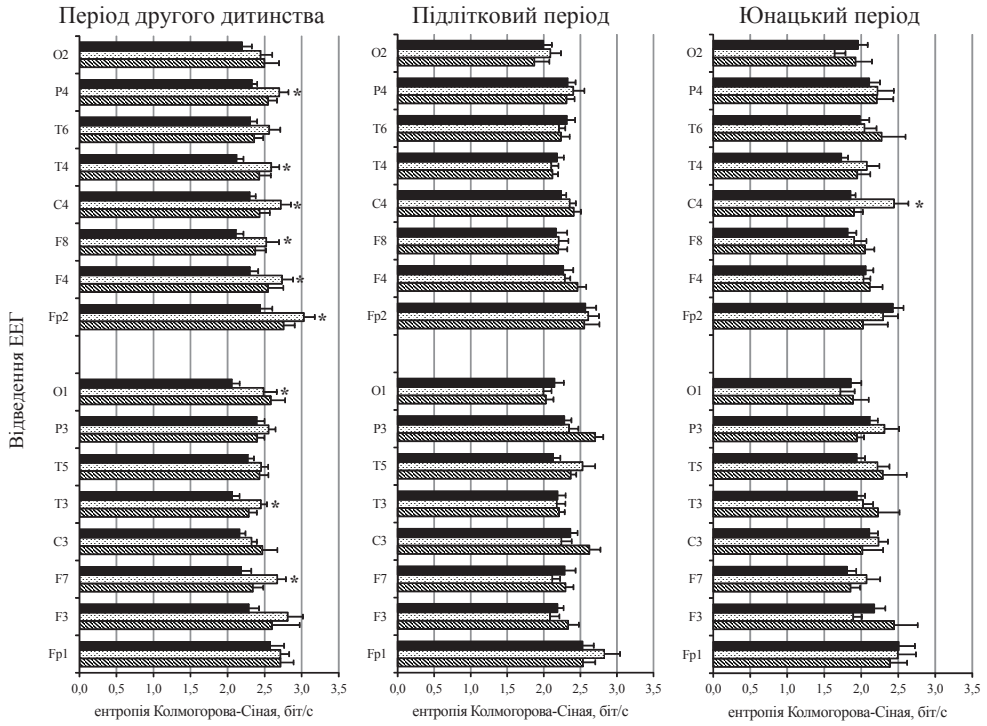


Рис. 2. Значення ($\bar{x} \pm m$) ентропії Колмогорова-Сіная у осіб жіночої статі з різним станом зорової функції

Примітки: ■ – контроль,, ▨ – набуті зорові дисфункції, ▧ – вроджені зорові дисфункції; * – вірогідні відмінності з контролем на рівні P≤0,05.

Дівчаткам з набутими ЗД притаманні більш високі значення еКС у лобових (Fp2 на 24 %; F4 на 19 %; F7 на 22 %; F8 на 19 %, P≤0,05), передньо-скроневих (T3 на 19 %; T4 на 22 %, P≤0,01), правих центральній (C4 на 18 %, P≤0,05) і тім'яній (P4 на 16 %, P≤0,05) областях.

Дівчатам юнацького віку з набутими ЗД властиві більш високі, порівняно з контролем, значення еКС в правій області (C4 на 31,6 %, P≤0,01, відповідно).

Виявлене генералізоване збільшення рівня хаотичності в електричній активності головного мозку дівчаток з набутими ЗД в умовах спокійного неспання, імовірно, необхідно розглядати як індикатор підвищеної готовності головного мозку досягати різних станів обробки інформації за однакових початкових умов. Це стає можливим внаслідок збільшення числа ступенів свободи у поведінці нейродинамічної системи, що надає переваги для самоорганізації у разі появи нових умов діяльності, тобто сприяє швидкому формуванню нових адаптивних дисипативних систем.

У дівчат юнацького віку з набутими ЗД спостерігався більш високий, порівняно з контролем, рівень хаотичності у правій центральній області. Відомо, що на центральні ЕЕГ-відведення проектується електрична активність соматосенсорної та первинної моторної кори. Однак, враховуючи низьку просторову роздільну здатність ЕЕГ, виявлені зміни нелінійної динаміки можуть бути розглянуті як ознаки посилення активності: 1) сомато-сенсорної кори; 2) первинної моторної кори; 3) сомато-сенсорної та первинної моторної кори одночасно.

Збільшення еКС порівняно з контролем може вказувати на низьку інформаційну значимість нервових процесів, що може бути зумовлено генералізованим підвищенням тонусу скелетної мускулатури. Такий стан в умовах спокійного неспання є корелятом емоційного напруження [8], що узгоджується з нашими даними про дещо вищий рівень особистісної тривожності у дівчат юнацького віку з набутими ЗД порівняно з контролем (P=0,10).

Аргументом щодо зв'язку виявлених змін нелінійної динаміки у центральній області з посиленням активності первинної моторної кори у дівчат юнацького віку з набутими зоровими дисфункціями можуть бути дані про більшу активність кортико-спінального тракту у рано осліплих людей [14].

Загальновідомими є проекції сомато-сенсорної кори на первинну моторну кору. З іншого боку, сучасні теорії управління рухами передбачають інтенсивні двосторонні взаємодії між моторними та сомато-сенсорними областями: кожна рухова команда, що спрямовується до органу також надходить до сомато-сенсорної кори у вигляді еферентної копії, забезпечуючи перетворення внутрішніх рухових моделей на очікувані сенсорні наслідки [6]. Однак, наші досліджувані знаходилися у стані спокійного неспання, який не передбачав виконання будь-яких цілеспрямованих рухів. Крім того, ми спостерігали більш високі значення еКС, що вказує на явища іррадіації нервових процесів та не може бути нейрофізіологічним субстратом для виконання цілеспрямованого руху, адже останній потребує формування нервової домінанти (за О.О. Ухтом-

ським). Зазначене більшою мірою вказує на більший приток пропріоцептивної інформації до сомато-сенсорної кори, аніж на активацію первинної моторної кори.

На користь цього можна навести результати фМРТ дослідження, яким встановлено, що сліпі (переважно з вродженою сліпотою), порівняно зі зрячими, характеризуються більш низькою глобальною ефективністю та більшими значеннями довжини найкоротшого шляху від функціонального вузла з центром у правій прецентральній звивині до іншого вузла, що свідчить про більш низьку швидкість передачі інформації та підключення більшої кількості вузлів у цей процес [7].

Відсутність достовірних відмінностей за величиною еКС у підлітковому віці, імовірно, зумовлена значними структурно-функціональними перебудовами головного мозку та тимчасовим дисбалансом корково-підкоркової взаємодії, що лежать в основі значної індивідуальної варіабельності електричної активності головного мозку підлітків. Ці процеси підвищують рівень фізіологічних «шумів», до яких чутливі значення еКС, що згладжує відмінності у нейродинаміці за різного стану зорової функції.

Висновки

Сталими змінами ентропії Колмогорова-Сіная при ЗД в стані спокійного неспання з закритими очима, що виявляються в період другого дитинства та юнацькому віці, є: 1) зниження рівня хаотичності у передньо-скроневій корковій області осіб чоловічої статі як з вродженими, так і набутими зоровими дисфункціями; 2) збільшення рівня хаотичності у центральних областях конвекситальної поверхні головного мозку у осіб жіночої статі з набутими ЗД.

Ці результати можуть бути інтерпретовані відповідно як стан підвищеної слухової уваги та посилення обробки пропріоцептивної аферентації.

З методологічної точки зору ентропія Колмогорова-Сіная може розширити сучасні уявлення щодо пластичності головного мозку при зоровій депривації в контексті еволюції нейродинамічної системи у часі.

Список використаної літератури

1. *Майоров О. Ю.* Реализация метода смещения с помощью оценки размеров осей аттрактора динамической системы мозга / Майоров О. Ю., Глухов А. Б., Фенченко В. Н. // Кибернетика и вычислительная техника. – 2007. – Вып. 153. – С. 3 – 11.
2. *Boldt R.* Spatial variability of functional brain networks in early-blind and sighted subjects / Robert Boldt, Mika Seppä, Sanna Malinen et al. // NeuroImage. – 2014. – Vol. 95. – P. 208–216.
3. *Cappe C.* Multisensory anatomical pathways / C. Cappe, E. M. Rouiller, and P. Barone // Hearing Research. – 2009. – Vol. 258 (1-2). – P. 28–36.
4. *Corbetta M.* Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain / Corbetta M., Shulman G. L. // Nature Reviews Neuroscience. – 2002. – Vol. 3 (3). – P. 201–215.
5. *Kantz H.* Nonlinear Time Series Analysis / Holger Kantz, Thomass Schreiber. – Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 2003. – 2 edition. – 388 p.

6. *Kawato M.* Internal models for motor control and trajectory planning / Kawato M. // Curr. Opin. Neurobiol. – 1999. – Vol. 9 (6). – P. 718–727.
7. *Li J.* Age of Onset of Blindness Affects Brain Anatomical Networks Constructed Using Diffusion Tensor Tractography / Jiajia Li, Yong Liu, Wen Qin et al. // Cerebral Cortex. – 2013. – Vol. 23. – P. 542–551.
8. *Lundberg U.* Psychophysiological stress and EMG activity of the trapezius muscle / Lundberg U., Kadefors R., Melin B. et al. // Int. J. Behav. Med. – 1994. – Vol. 1(4). – P. 354–370.
9. *Moerel M.* An anatomical and functional topography of human auditory cortical areas / Michelle Moerel, Federico De Martino and Elia Formisano // Front Neurosci. – 2014. – Vol. 8, article 225. – 14 p.
10. *Noppeney U*. The effects of visual deprivation on functional and structural organization of the human brain / Uta Noppeney // Neuroscience and Biobehavioral Reviews. – 2007. – Vol. 31 (8). – P. 1169–1180.
11. *Romanski L.M.* Representation and integration of auditory and visual stimuli in the primate ventral lateral prefrontal cortex / Romanski L. M. // Cereb. Cortex. – 2007. – Vol. 17, Suppl. 1. – P. 161–169.
12. *Stam C.J.* Nonlinear dynamical analysis of EEG and MEG: Review of an emerging field / C. J. Stam // Clinical Neurophysiology. – 2005. – Vol. 116. – P. 2266–2301.
13. *Van De Ville D.* EEG microstate sequences in healthy humans at rest reveal scale-free dynamics / Dimitri Van De Ville, Juliane Britz, Christoph M. Michel // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2010. – Vol. 107 (42). – P. 18179–18184.
14. *Yu C.* Plasticity of the corticospinal tract in early blindness revealed by quantitative analysis of fractional anisotropy based on diffusion tensor tractography / Yu C., Shu N., Li J., Qin W., Jiang T., Li K. // Neuroimage. – 2007. – Vol. 36 (2). – P. 411–417.

Стаття надійшла до редакції 03.09.2014

И. В. Редька
Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина, кафедра физиологии человека и животных,
пл. Свободы, 4, Харьков, 61007, Украина

ОЦЕНКА ДИНАМИЧЕСКИХ СИСТЕМ ГОЛОВНОГО МОЗГА ПРИ ЗРИТЕЛЬНЫХ ДИСФУНКЦИЯХ НА ОСНОВАНИИ ЭНТРОПИИ КОЛМОГОРОВА-СИНАЯ

Резюме
Использован энтропийный подход к анализу ЭЭГ лиц с врожденными и приобретенными зрительными дисфункциями в условиях спокойного бодрствования с закрытыми глазами. Сравнение значений энтропии Колмогорова-Синая при зрительных дисфункциях с контролем выявило: 1) снижение уровня хаотичности в передне-височной области у лиц мужского пола с врожденными и приобретенными зрительными дисфункциями; 2) увеличение уровня хаотичности в правой центральной области у лиц женского пола с приобретенными зрительными дисфункциями. Эти результаты могут быть интерпретированы как состояние повышенного слухового внимания и усиление обработки проприоцептивной афферентации соответственно.

Ключевые слова: зрительные дисфункции, ЭЭГ, энтропия Колмогорова-Синая

I. V. Redka
V. N. Karazin Kharkiv National University, Depar]tment of Human and Animals Physiology,
4, Svobody Sq., 61022, Kharkiv, Ukraine

EVALUATION OF DYNAMICAL SYSTEMS OF THE BRAIN DURING VISUAL DYSFUNCTIONS ON THE BASIS OF THE KOLMOGOROV-SINAI ENTROPY

Summary
The entropy approach was used to the analysis of the EEG of the persons with congenital and acquired visual dysfunction in the resting-state with closed eyes. The comparison of the Kolmogorov-Sinai entropy at visual dysfunction with the control revealed: 1) the decrease of chaos level in the anterior temporal area in males with congenital and acquired visual dysfunction; 2) the increase of chaos level in the right central brain region in females with acquired visual dysfunction. These results can be interpreted as a state of heightened auditory attention and increased processing of proprioceptive afferent respectively.

Keywords: visual dysfunction, EEG, Kolmogorov-Sinai entropy

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ

1. ПРОФІЛЬ ЖУРНАЛУ

1.1. «Вісник Одеського національного університету» (серія «Біологія») здійснює такі публікації:

1. Наукові статті
2. Короткі повідомлення
3. Бібліографія.
4. Матеріали конференцій.
5. Рецензії
6. Матеріали з історії науки та університету

1.2. У певному конкретному випуску один автор має право надрукувати тільки одну самостійну статтю

1.3. Мова видання — українська, російська, англійська)

1.4. До редакції «Вісника...» подається відредагований і погоджений з редколегією текст статті, записаної на електронному носії у форматі *.doc (гарнітура Times New Roman (Cyr), кегль 14, відстань між рядками 1,5 інтервали; поля: ліве — 2,5 см, праве — 1,5 см, верхнє — 2 см, нижнє — 2 см), набраний без застосування функції «Розстановка переносів» та два екземпляри «роздруківки» з неї.

Резюме двома додатковими мовами (зразок оформлення публікації наведено наприкінці Правил).

Рекомендація кафедри або наукової установи до друку

2. ПІДГОТОВКА СТАТТІ — ОБОВ'ЯЗКОВІ СКЛАДОВІ

Оригінальна стаття має включати:

2.1. Вступ, в якому обговорюють актуальність проблеми, формулюють мету та основні завдання дослідження

2.2. Матеріали і методи дослідження

2.3. Результати дослідження

2.4. Аналіз результатів або їх обговорення

2.5. Висновки

2.6. Список літератури

2.7. Анотація (мовою оригіналу статті) і резюме

2.8. Ключові слова

3. ОФОРМЛЕННЯ РУКОПИСУ, ОБСЯГ. ПОСЛІДОВНІСТЬ ТА РОЗТАШУВАННЯ ОБОВ'ЯЗКОВИХ СКЛАДОВИХ СТАТТІ

3.1. Обсяг рукопису наукової статті (з урахуванням малюнків, таблиць і підписів до них. анотацій, резюме, списку літератури) — 8 — 12 сторінок друкованого тексту, оглядів — до 20 сторінок, рецензій — до 3 сторінок, коротких повідомлень — до 2 сторінок. Рукописи більшого обсягу приймаються до журналу тільки після попереднього узгодження з редколегією.

3.2. Послідовність друкування окремих складових наукової статті має бути такою:

1. УДК — в лівому верхньому кутку першого аркуша

2. Прізвище та ініціали автора (авторів) мовою статті, вчений ступінь та посада (скорочено)

3. Назва наукової установи (в тому числі відділу, кафедри, де виконано працю).

4. Повна поштова адреса (за міжнародним стандартом), телефон та електронна адреса (e-mail) для співпраці з авторами.

5. Назва статті. Вона повинна точно відбивати зміст праці, бути короткою (в межах 9 повнозначних слів), містити ключові слова.

6. Анотація мовою оригіналу друкується перед початком статті з відступом 20 мм від лівого поля.

7. Під анотацією друкуються ключові слова.

8. Далі йде текст статті, список літератури.

9. Таблиці та малюнки разом з підписами та необхідними поясненнями до них розміщуються у тексті статті.

10. На окремому аркуші подаються резюме (російською та англійською мовами для україномовних статей: українською та англійською — для російськомовних), оформлених таким чином: прізвище та ініціали автора (авторів), назва наукової установи, повна поштова адреса установи, назва статті, слово «Резюме» («Summary»), текст резюме, ключові слова.

3.3 Стаття повинна бути підписана автором (авторами).

4. МОВНЕ ОФОРМЛЕННЯ ТЕКСТУ: ТЕРМІНОЛОГІЯ. УМОВНІ СКОРОЧЕННЯ, ПОСИЛАННЯ. ТАБЛИЦІ, СХЕМИ, МАЛЮНКИ

4.1. Автори несуть повну відповідальність за бездоганне мовне оформлення тексту, за правильну українську наукову термінологію (її слід звіряти за фаховими термінологічними словниками).

4.2. Латинські біологічні терміни (назви видів, родів) подаються обов'язково латиницею і курсивом. За першого вживання латинської назви у дужках слід обов'язково подати український відповідник назви.

4.3. Якщо часто повторювані у тексті словосполучення автор вважає за потрібне скоротити, то такі абревіатури за першого вживання наводять у дужках. Наприклад: селекційно-генетичний інститут (далі СГІ).

4.4. Посилання на літературу подаються у тексті статті, обов'язково у квадратних дужках, цифрами. Цифра в дужках позначає номер праці у «Списку літератури». Назви праць у списку літератури розташовуються у алфавітному порядку і оформлюються за правилами ВАК (див. «Бюлетень ВАК України, 2009, № 5, с. 26-30).

4.5. Цифровий матеріал, по можливості, слід зводити у таблиці і не дублювати у тексті. Таблиці повинні бути компактними, мати порядковий номер; графи, колонки мають бути точно визначеними логічно і графічно. Цифровий матеріал таблиць слід обробити статистично. Матеріал таблиць (як і малюнків) повинен бути зрозумілим незалежно від тексту статті.

При об'єднанні декількох рисунків або фотографій в один рисунок рекомендується позначати кожен з них прописними літерами знизу. Наприклад:

а *б*

Рис. Підпис рисунку

4.6. Рисунки виконуються у програмах «Діаграма Microsoft Graph» або «Діаграма Microsoft Excel» та вставляються у текст. Кожна крива на рисунку повинна мати номер, зміст кривих пояснюється у підписах під рисунком. На осях абсцис і ординат рисунка зазначається лише величина, що вимірюється, і розмірність в одиницях СІ (%, мм, г і т.п.).

4.7. У розділі «Результати досліджень» (якщо цей розділ не поєднаний з «Аналізом результатів», див. 2.4) необхідно викласти лише виявлені ефекти без коментарів — всі коментарі та пояснення подаються в «Аналізі результатів». При викладі результатів слід уникати повторення змісту таблиць та рисунків, а звертати увагу на найважливіші факти та певні закономірності, що з них випливають. Математичні (хімічні) формули виконуються засобами внутрішнього редактора формул «Microsoft Equal» і, при потребі, нумеруються.

4.8. У розділі «Аналіз результатів» необхідно показати причинно-результативні зв'язки між встановленими ефектами, порівняти отриману інформацію з даними літератури і наголосити на виявлених нових даних. При аналізі слід посилатися на ілюстративний матеріал статті. Аналіз має закінчуватися відповіддю на питання, поставлені у вступі.

5. ЛІТЕРАТУРА

Список літератури друкується мовою оригіналу відповідної праці. Назви праць у списку літератури розташовуються у алфавітному порядку і оформлюються за правилами ВАКу.

Приклади бібліографічних описань

Книги, монографії, атласи, словники

Горячковский А. М. Клиническая биохимия в лабораторной диагностике: [справочное пособие] / *А. М. Горячковский*. — Одесса: Екология, 2005. — 616 с.

Эккерт Р. Физиология животных. Механизмы и адаптация / Р. Эккерт, Д. Рэнделл, Дж. Огастин; пер. с англ. Н. Н. Алипова, М. И. Харченко. — М.: Мир, 1992. — 344 с. — (Т. 2)

Поздеев О. К. Медицинская микробиология: учебник для ВУЗов / под ред. В. И. Покровского. — М.: ГЭОТАР-МЕД, 2002. — 786 с.

Определитель высших растений Украины / Д. Н. Доброчаева, М. И. Котов, Ю. Н. Прокудин и др. — К.: Наукова думка, 1987. — 548 с.

Анатомія пам'яті: атлас схем і рисунків провідних шляхів і структур нервової системи, що беруть участь у процесах пам'яті: посіб. для студ. та лікарів / О. Л. Дроздов, Л. А. Дзяк, В. О. Козлов, В. Д. Маковецький. — 2-ге вид, розшир. та доповн. – Дніпропетровськ: Пороги, 2005. — 218 с.

Українсько-німецький тематичний словник / [уклад. Н. Яцко та ін.]. — К.: Карпенко, 2007. — 219 с.

Статті із журналів

Андриевский А. М. Онтогенетические особенности пептидгидролазной активности экстрактов тканей Drosophila melanogaster / А. М. Андриевский, С. В. Катаненко, В. Н. Тоцкий // Укр. биохим. журн. — 1982. — Т.5 4, № 5. — С. 519–524.

Zhou S. Drug bioactivation, covalent binding to target proteins and toxicity relevance / S. Zhou, E. Chhan, W. Duan, F. Newmen // Drug Metab Rev. — 2005. — Vol. 37 (1) — P. 41–213.

Збірки

*Андриевский А. М.*Спектр тканевых карбоксиэстераз в онтогенезе суслика крапчатого (*Spermophilus suslicus* Guld.) / А. М. Андриевский, Ю. Н. Олейник, В. А. Кучеров, А. С. Асманская // Генетика в современном обществе: науч. конф., 3–5 окт. 2004 г.: тезисы докл. — Харьков, 2004. — С. 12.

Селекция in vitro генотипов пшеницы с комплексной устойчивостью к фузариозу злаков / Е. А. Клечковская, С. А. Игнатова, А. И. Слепченко и др. // Биология клеток растений in vitro, биотехнология и сохранение генофонда: VII междунар. симп.: труды. — Москва, 2001. — С. 372.

De Man J. C. Cell transfer and Interferon Studies / J. C. De Man, M. Rogosa, M. E. Sharpe // Abstracts of the V International symposium of immunopharmacology,17–21 May 2004: proc. of conf, Quebec, 2004. — P. 31.

Дисертації, автореферати дисертації

Олярник О. О. Дослідження процесів перекисного окислення ліпідів та активності ферментів антиоксидантного захисту при цукровому діабеті: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня, канд. біол. наук: 03.00.04 «Биохимия» / О. О. Олярник. — К., 2007. — 17 с.

Олярник О. О. Дослідження процесів перекисного окислення ліпідів та активності ферментів антиоксидантного захисту при цукровому діабеті: дис… канд. біол. наук: 03.00.04 / Олексій Олексійович Орляник. — Київ, 2007. — 117 с.

Депоновані наукові роботи, патенти, авторськи свідотства

Рябушко Л. И. Микрофитобентос Филлофорного поля Зернова. – Севастополь: Деп. в ВИНИТИ 11.07.91 г., № 2981. — В91, 1991. — 28 с.

Патент України СО7Д 243/24 ФС № 953812. Способ отримання 3-окси-7-бром-5(орто-хлор)-бенздиазепина / И. И. Иванов; заявитель и патентообладатель Физико-химический институт им. А. В. Богатского. – № 19803; Заявл. 09.04.90; опубл. 22.06.92; НКИ 355/68. — 3 с.

Скорочення назв міст при вказівці міста видання: Київ – К.; Львів – Л.; Одеса – О.; Харків – Х.; Москва – М.; Ленінград – не скорочується; Санкт-Петербург – С.Пб.; Сімферополь – Сімф.; Дніпропетровськ – Д.; Ростов на Дону – Ростов н/Д.

6. АНОТАЦІЯ. РЕЗЮМЕ. КОЛОНТИТУЛИ

Анотація (коротка стисла характеристика змісту праці) подається мовою оригіналу статті, містить не більше 50 повнозначних слів і передує (окремим абзацом) основному тексту статті.

Резюме (короткий висновок з основними положеннями праці) подається російською та англійською мовами, містить не більше 50 повнозначних слів та друкується на окремому аркуші. Якщо стаття написана російською мовою, то резюме подається українською та англійською.

Колонтитул (скорочений заголовок статті для друкування зверху на кожній сторінці тексту праці) подається мовою оригіналу статті разом з прізвищем та ініціалами автора на окремому аркуші.

Редколегія має право редагувати текст статей, рисунків та підписів до них, погоджуючи відредагований варіант з автором, а також відхиляти рукописи, якщо вони не відповідають вимогам «Вісника ОНУ». Рукописи статей, що прийняті до публікування, авторам не повертаються.

7. ЗРАЗОК ОФОРМЛЕННЯ ПУБЛІКАЦІЇ

УДК 576.315:575.222.73:633.1

Т. Г. Трочинська, к.б.н., доцент
Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова,
кафедра генетики і молекулярної біології,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна

ЕКСПРЕСІЯ ТА КОРЕЛЯЦІЙНІ ЗВ'ЯЗКИ ЦИТОМЕТРИЧНИХ ОЗНАК КЛІТИН ЧОЛОВІЧИХ ГЕНЕРАТИВНИХ СТРУКТУР ПШЕНИЦІ, ЖИТА ТА ЇХ ГІБРИДІВ В ОНТОГЕНЕЗІ РОСЛИН

За допомогою комп'ютерної цитометрії визначено показники оптичної щільності ядерець і цитоплазми клітин чоловічих генеративних структур пшениці, жита та міжродових гібридів першого покоління за забарвлення на сумарний білок. Виявлено суттєвий видовий та сортовий поліморфізм у прояві досліджуваних кількісних ознак у батьківських форм. Встановлено наявність високого кореляційного зв'язку між вмістом білків у ядерці і цитоплазмі

досліджуваних клітин усіх використаних злаків протягом мікроспорогенезу. Показано зміни кореляційних зв'язків між об'ємом ядерець і вмістом білків у ядерці і цитоплазмі в процесі мікроспорогенезу.

Ключові слова: мінливість, каріометричні ознаки, цитохімічні ознаки, кореляція, пшениця, жито, пшенично-житні гібриди

... Текст вступу до статті
Матеріали та методи
Текст матеріалів та методів роботи
Результати та їх обговорення
Викладення результатів та їх аналіз
Висновки
Список літератури

1. *Анатомія* пам'яті: атлас схем і рисунків провідних шляхів і структур нервової системи, що беруть участь у процесах пам'яті: посіб. для студ. та лікарів / О. Л. Дроздов, Л. А. Дзяк, В. О. Козлов, В. ДМаковецький. – 2-ге вид, розшир. та доповн. – Дніпропетровськ: Пороги, 2005. – 218 с.
2. …

Т. Г. Трочинская
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина

ЭКСПРЕССИЯ И КОРРЕЛЯЦИОННЫЕ СВЯЗИ ЦИТОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КЛЕТОК МУЖСКИХ ГЕНЕРАТИВНИХ СТРУКТУР ПШЕНИЦІ, РЖИ И ИХ ГИБРИДОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Резюме
С помощью компъютерной цитофотометрии определены показатели оптической плотности ядрышек и цитоплазмы клеток мужских генеративных структур пшеницы, ржи и межродовых гибридов первого поколения при окрашивании на суммарный белок. Установлен существенный видовой и сортовой полиморфизм в проявлении изученных количественных признаков родительских форм. Показана высокая корреляционная связь между содержанием белков в ядрышках и цитоплазме изученных клеток всех использованных злаков на протяжении микроспорогенеза. Выявлены изменения корреляционных связей между объемом ядрышек и содержанием белков в ядрышках и цитоплазме в процессе микроспорогенеза.

Ключевые слова: изменчивость, кариометрические признаки, цитохимические признаки, корреляция, пшеница, рожь, пшенично-ржаные гибриды.

T. G. Trochinskaya
Odesa National Mechnykov University,
Department of Genetics and Molecular Biology,
2, Dvoryanska Str., Odesa, 65082, Ukraine

EXPRESSION AND CORRELATION OF CYTOMETRICAL CHARACTERS OF WHEAT, RYE AND WHEAT-RYE HYBRIDS F_1 MALE GENERATIVE STRUCTURES CELLS

Summary
The optical density indices of nucleolei and cytoplasm of male generative structures cells of wheat, rye and F_1 intergeneric hybrids, stained for the detection of total protein have been estimated. The essential differences depending on the species and cultivar have been determined for investigated characters of parental forms cells. The close correlation between protein content in the nucleolei and cytoplasm of all studied cereals cells have been shown during microsporogenesis. The dynamics of correlation between nucleolei volumes and protein content of nucleolei and cytoplasm have been observed for cells of male generative structures in microsporogenesis

Keywords: changeability, cariometrical characters, cytochemical characters, correlation, wheat, rye, wheat-rye hybrids.

Підписано до друку 30.01.2015 р. Формат 70×108/16.
Ум. друк. арк. 9,8. Тираж 100 прим. Зам. № 1105.

Видавець і виготовлювач
Одеський національний університет імені І.І. Мечникова
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 4215 від 22.11.2011 р.
65082, м. Одеса, вул. Єлісаветинська, 12, Україна
Тел.: (048) 723 28 39
e-mail: druk@onu.edu.ua