

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова

Odessa National University Herald

•

**Вестник Одесского
национального университета**

•

**ВІСНИК
ОДЕСЬКОГО
НАЦІОНАЛЬНОГО
УНІВЕРСИТЕТУ**

ТОМ 12. Випуск 5

Біологія

2007

Редакційна колегія журналу: В. А. Сминтина (*головний редактор*), О. В. Запорожченко (*заступник головного редактора*), В. О. Іваниця (*заступник головного редактора*), Є. Л. Стрельцов (*заступник головного редактора*), Я. М. Біланчин, В. М. Білоус, А. С. Васильєв, Л. М. Голубенко, В. Г. Каретніков, І. М. Коваль, В. Є. Круглов, В. І. Нікітін, В. Н. Станко, В. М. Тоцький, Г. Г. Чемересюк, Н. М. Шляхова

Редакційна колегія випуску: Т. О. Філіпова, д-р біол. наук, професор; О. М. Слюсаренко, д-р біол. наук, професор; В. Д. Севастьяннов, д-р біол. наук, професор; С. А. Петров, д-р біол. наук, професор; В. О. Іваниця, д-р біол. наук, професор; Л. М. Карпов, д-р біол. наук, професор; В. М. Тоцький, д-р біол. наук, професор (*науковий редактор*); *відповідальний секретар* — Т. Г. Трочинська

Свідоцтво про державну реєстрацію друкованого засобу масової інформації: серія КВ №11455-328Р від 07.07.2006 р.

Мова видання: українська, російська

Рекомендовано до друку Радою біологічного факультету Одеського національного університету імені І. І. Мечникова.

Протокол № 1 від 09.09.2007 р.

Адреса редколегії:

65026, м. Одеса, вул. Дворянська, 2
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова

Зміст

БІОХІМІЯ

А. М. Андриевский, В. А. Кучеров, В. Н. Тоцкий	
Система карбоксіестераз <i>Drosophila melanogaster</i> в онтогенезе	7
А. К. Будняк, З. Е. Захарієва, А. В. Сорокин, С. А. Петров	
Состояние окислительно-восстановительной системы в органах	
черноморских мидий <i>Mytilus galloprovincialis</i> в присутствии солей	
цинка и меди в среде обитания	19
И. Л. Вовчук	
Активность катепсин-1-подобных протеиназ в тканях и новообразо-	
ваниях яичников женщин	26
Н. В. Мотрук, І. Л. Вовчук	
Активність матриксної металопротеїнази-2 в тканинах доброкісних	
та злоякісних новоутворень молочної залози	34

БОТАНІКА, ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

О. Ю. Бондаренко, Т. В. Васильєва	
Особливості флори соснових насаджень у пониззі межиріччя	
Дністер – Тилігул	43
Ю. С. Назарчук	
Лишайники заказника "Петрівський"	53
Е. Н. Попова, Г. А. Бальчева	
Флористическая ценность ландшафтного заказника "Березовский"	60

ГІДРОБІОЛОГІЯ І ЕКОЛОГІЯ

М. М. Джуртубаев, В. В. Заморов	
Зообентос озера Кагул. 2. Численность и биомасса	71
Е. Б. Мельникова	
Упитанность и сезонная изменчивость количественных соотношений	
веса и длины черноморского шпрота <i>Sprattus Sprattus phalericus</i> (Risso)	79
Е. В. Федоненко, Н. Б. Есипова	
Основные аспекты антропогенного влияния на ихтиофауну Запо-	
рожского водохранилища	88

ГЕНЕТИКА, МОЛЕКУЛЯРНА БІОЛОГІЯ, ЦИТОЛОГІЯ

Л. О. Дубініна, В. Л. Барановська	
Расовый склад популяції збудника борошнистої роси ячменю	
у зоні степу України	95
Л. Ф. Д'яченко, В. Н. Тоцкий, В. И. Файт, В. А. Топтиков	
Экспрессивность некоторых ген-энзимных систем в проростках	
различающихся по генам Vrd линий озимой мягкой пшеницы	
в процессе закаливания	103

I. С. Карпова, Е. О. Коваленко, Л. І. Пальчиковська, Н. В. Корецька, М. О. Платонов, С. Б. Зелений, К. І. Гетьман, О. В. Сашук, В. С. Підгорський	
Дослідження можливих механізмів дії лектину <i>Bacillus subtilis</i> з використанням композитних біорегуляторів — похідних феназин-1-карбонової кислоти	112
Н. Е. Кожухова, Ю. М. Сиволап	
ДНК-маркер стійкості кукурудзи до фузаріозних гнилей та роль мобільних елементів в стійкості до фітопатогенів	122
О. Л. Січняк, Т. А. Мандриченко, В. М. Тоцький	
Зміни спектра пероксидази аlopлазматичних ліній м'якої пшениці за гібридизації	131
Т. Г. Трочинська, Т. П. Бланковська	
Ознаки антиподального комплексу другого та третього поколінь пшенично-житніх гібридів у порівнянні з батьківськими формами	145
Н. Д. Хаустова, О. О. Колесник, Т. О. Філіпова, Б. М. Галкін	
Пристосованість <i>Drosophila melanogaster</i> за додавання в корм меланіну	152
ЗООЛОГІЯ	
Н. И. Беленкова, М. М. Джуртубаев, Ю. М. Джуртубаев	
Личинки стрекоз (Odonata) придунайських озер	159
О. С. Дятлова	
Фенологія бабок (Odonata) південного заходу України	167
В. В. Заброда, А. Г. Сіренко	
Про поширення <i>Tenthredinidae</i> (<i>Hymenoptera, Insecta</i>) у різних екотонах Українських Карпат	177
В. Р. Третяк, А. Г. Сіренко	
Порівняльний фенотиповий аналіз різних популяцій <i>Eristalis tenax</i> L. Івано-Франківської області	184
ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ	191

БІОХІМІЯ



УДК 577.152.31:591.3/.4/.8:595.773.4

А. М. Андриевский, канд. биол. наук, доц., докторант, **В. А. Кучеров**,
мл. науч. сотр., **В. Н. Топкий**, д-р биол. наук, проф., зав. каф.
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина, E-mail: andriev_scar@mail.ru

СИСТЕМА КАРБОКСИЭСТЕРАЗ *DROSOPHILA MELANOGASTER* В ОНТОГЕНЕЗЕ

Методом специфической гистохимической окраски гелевых блоков после электрофореза с последующей компьютерной денситометрией изучали качественные и количественные изменения ферментов подподкласса гидролаз эфиров карбоновых кислот в онтогенезе дрозофилы. Показано многообразие гидролаз эфиров карбоновых кислот на стадиях эмбрионального и постэмбрионального развития плодовой мушки. Установлена зависимость молекулярных форм различных эстераз и интенсивности их проявления на электрофореграммах от фазы онтогенеза.

Ключевые слова: гидролазы эфиров карбоновых кислот, онтогенез, дрозофила.

Согласно имеющимся в литературе данным, гидролазы эфиров карбоновых кислот (КФ: 3.1.1) у животных представлены различными группами ферментов: карбоксиэстеразами (КФ: 3.1.1.1), расщепляющими эфиры алифатических спиртов, арилэстеразами (КФ: 3.1.1.2), гидролизующими эфиры ароматических спиртов, ацетилэстеразами (КФ: 3.1.1.6), ацетилхолинэстеразами и холинэстеразами (КФ: 3.1.1.7 и 3.1.1.8), а также другими со сходной функцией ферментами [1–5].

Главная функция этих ферментов определяется непосредственным участием в метаболизме разнообразных эфиров карбоновых кислот в клетках, как пищеварительной, кровеносной, нервной, выделительной, половой и других систем. У некоторых видов насекомых обнаружены эстеразы, расщепляющие сложные эфиры карбоновых кислот, входящие в состав кормовой среды [6]; ацетилхолинэстеразы, регулирующие уровень ацетилхолина в постсинаптических структурах нервной ткани и контролирующие двигательную активность организма [7, 8]; эстеразы ювенильного гормона и феромонов, ответственные за метаморфоз и половые отношения в репродуктивный период [9, 10]; карбоксиэстеразы, расщепляющие инсектициды и другие токсические вещества сложноэфирной природы [11, 12]. От каталитической функции этих ферментов может зависеть степень приспособленности организма к факторам окружающей среды. К сожалению, роль гидролаз эфиров карбоновых кислот в формировании онтогенетических и филогенетических адаптивных реакций животных остаётся мало изученной.

Эстеразы могут существовать в виде множественных молекулярных форм, отражающих как генотипическую, так и паратипическую изменчивость организмов. Однако, если генотипическая изменчивость определяется разнообразием аллелей конкретного локуса, то паратипическая — главным образом посттрансляционной модификацией конечных генопродуктов. Немаловажную роль в этом модификационном процессе играют гидролитические ферменты, в частности протеиназы, осуществляющие реакции ограниченного и неограниченного протеолиза. Таким образом, отдельные биохимические признаки являются результатом экспрессии соответствующих аллельных генов и модификации их продуктов при определенных условиях внешней и внутренней среды [5, 13].

Как показано на биологических объектах разных систематических групп [14–21], аллельная детерминация и активность ряда ферментов претерпевают существенные изменения в ходе индивидуального развития организмов. При этом наблюдаемые изменения могут отражать процесс дифференциации клеток и тканей, а также адаптационную способность особей при переходе от одной стадии онтогенеза к другой. Наиболее интересными, на наш взгляд, являются возрастные перестройки функционирования гидролитических ферментов у насекомых с полным типом превращения, в частности у плодовой муки *D. melanogaster* [22]. Используя этот вид в качестве модельного объекта, мы исследовали многообразие форм гидролаз эфиров карбоновых кислот на всех этапах развития насекомого. В задачи исследования входило: 1) оптимизация условий экстрагирования из тканей различных молекулярных форм гидролаз эфиров карбоновых кислот; 2) компьютерная оценка интенсивности проявления на электрофорограммах отдельных эстераз в онтогенезе; 3) изучение некоторых физико-химических свойств исследуемых ферментов, включая субстратную специфичность, прочность связывания с мембранными структурами в разные возрастные периоды, относительную электрофоретическую подвижность.

Материалы и методы исследования

Объектом исследования служила линия *Normal* дрозофилы чернобрюхой (*Drosophila melanogaster* Meigen). Используемая линия представляет собой дикий тип муки, который характеризуется проявлением домinantных внешних признаков (красно-коричневые глаза, серое тело, длинные крылья и т. д.) и в течение многих поколений практически не даёт по ним расщепления.

Мух выращивали на простой четырёхкомпонентной питательной среде [23] при температуре 25°C. При этих условиях жизненный цикл мух от стадии яйца до стадии имаго осуществлялся за 12 суток.

Опытный материал, соответствующий каждой стадии развития, получали от одной популяции, особей которой скрещивали инбред-

но. С целью получения одновозрастного синхронизированного потомства молодых половой зрелых мух (25 самок и 25 самцов) выделяли на свежеприготовленном корме в течение 3–4 часов, после чего переводили на новую питательную среду того же состава. Материалом для исследования ферментов служили 18–20-часовые эмбрионы, 3-суточные личинки и куколки, а также имагинальные формы, достигшие полового созревания (3-й день после вылета из пупариума). С целью учёта половых различий в изоформах эстераз самцов и самок разделяли и анализировали отдельно. Взвешенный с точностью до 1 мг материал (массой 25, 50 и 100 мг) гомогенизировали в течение 2 мин в 0,1 М глицин-NaOH буфере (рН 9,0) и в том же буфере с добавкой тритона X-100 в конечной концентрации 1%. В ряде экспериментов в качестве экстрагентов использовали 0,01 М уксусно-аланиновый буфер (рН 4,5) и 0,1 М фосфат-fosfatный буфер (рН 7,4) отдельно либо с добавкой β-меркаптоэтанола в конечной концентрации 2,5%. Соотношение биологического материала и экстрагента во всех вариантах опытов составляло 1 : 6. Установлено, что экстракция щелочным буфером (рН 9,0) с 1%-ным тритоном X-100 является оптимальной для выявления множественных молекулярных форм изучаемых гидrolаз эфиров карбоновых кислот дрозофилы.

Свежеприготовленные гомогенаты центрифугировали в течение 15 мин при 10 000 g на холоде (4°C). Полученные экстракты переносили в эпандорфы, а осадки ресусPENDИРОвали в том же глицин-NaOH буфере с тритоном и без тритона и повторно центрифугировали при тех же условиях.

Компоненты всех полученных экстрактов одновременно подвергали электрофоретическому разделению в системе вертикально-плостинчатого щелочного (рН 8,3) 10% геля (размеры: 140 × 120 × 1 мм). Пробы в щели гелевого блока вносили в объём 10 мкл с добавкой 5 мкл 0,01% раствора бромфенолового синего, содержащего 60% сахараозы. В опыте с отдельно взятыми α-нафтилацетатом и β-нафтилацетатом (рис. 1, А и Б) объём анализируемых проб в расчёте на одну щель увеличивали в 2 раза. Электрофорез проводили в течение первых 10 мин при силе тока 10 mA; в течение следующих 20 мин — при 20 mA; далее, в течение 3 часов силу тока поддерживали на уровне 40 mA в расчёте на два гелевых блока. Поскольку в кишечнике личинок всегда содержится большое количество пищевой массы, в качестве контроля на возможное присутствие в ней эстераз была взята пробы экстракта питательной среды, разработанной личинками в течение трёх суток. Этот экстракт исследовали по той же схеме, что и экстракты тканей дрозофилы. Исследования показали, что экстракт переработанной питательной среды, содержащей специфическую микробиоту [24], не содержит даже следовых количеств гидролаз эфиров карбоновых кислот (первые два трека фореграмм, приведенных на рис. 1: В–Е, не содержат окрашенных полос). В связи с этим можно считать, что наблюдаемые на электрофореграммах окрашенные

зоны представляют собой множественные молекулярные формы ферментов, принадлежащих тканям дрозофилы.

О возможном неспецифическом эстеразном действии протеолитических ферментов, вероятно присутствующих в экстрактах тканей дрозофилы, судили по интенсивности расщепления используемых субстратов химотрипсином ("Reanal", Венгрия), трипсином ("Spofa", Чехия) и папаином ("Merck", Германия). Указанные ферменты вносили в щели гелевых блоков в количестве 20 мкг, предварительно растворяя их в 0,01 М уксусно-аланиновом буфере pH 4,5. Экспериментально установлено, что из трёх перечисленных выше протеиназ, обладающих эстеразной активностью, только химотрипсин проявлял невысокую активность исключительно по отношению к β -нафтилацетату, однако зона расположения этого фермента в геле после электрофореза не совпадала ни с одной из зон β -специфичных эстераз дрозофилы (рис. 1).

После электрофоретического разделения гели отмывали от щелочного рабочего буфера дистиллированной водой и выдерживали 10–15 мин в 0,1 М фосфат-фосфатном буфере pH 7,4. Нейтрализованные таким образом гелевые блоки помещали в инкубационные среды, содержащие отдельные субстраты: α -нафтилацетат, β -нафтилацетат и α -нафтилпропионат (по 50 мг на 50 мл фосфатного буфера), либо смеси α -нафтилацетата с β -нафтилацетатом (по 25 мг каждого на 50 мл фосфатного буфера). В отдельном эксперименте показано, что использование смеси α - и β -нафтилацетатов в указанных концентрациях не вызывает заметных изменений в проявлении полос на электрофорограммах.

Навески субстратов перед внесением в буфер растворяли в 100 мкл диметилформамида. Вслед за субстратами в среду инкубации вносили прочный синий RR в количестве 50 мг в расчёте на 50 мл используемого буфера или на один гелевый блок. Пробы инкубировали при температуре 25°C в течение 20 мин или 1 часа, после чего жидкость декантировали, а гели многократно промывали дистиллированной водой. С целью усиления окраски зон геля со следовым или низким содержанием некоторых форм эстераз, время инкубации в отдельных опытах увеличивали до 12 часов. В результате реакции одновременного азосочетания нафтоля с прочным синим RR в местах локализации эстераз образуется чрезвычайно стойкий азокраситель, который тут же выпадает в осадок, прокрашивая зоны геля в определённый цвет. Окраска зависит в основном от положения гидроксильной группы нафтоля — α или β . В первом случае участки геля окрашиваются в коричневый (или чёрный) цвет, во втором — в пурпурный. После гистохимического выявления молекулярных форм эстераз, гелевые блоки сканировали и анализировали с помощью компьютерной программы "АнаИС" (Поджарский М. А., Рыбалка Д. Г., 2004 г.). Об экспрессивности эстераз судили по уровню оптической плотности окрашенных зон геля после вычитания фонового показателя контрольного участка

Эстеразы дрозофилы в онтогенезе

соответствующего гелевого блока, находящегося вне поля разделения ферментов.

В работе использовали реагенты фирм "Reanal", "Chemapol" и "Ferak", а также установку для электрофореза марки "VE-4" производства ООО "Helicon" (Россия).

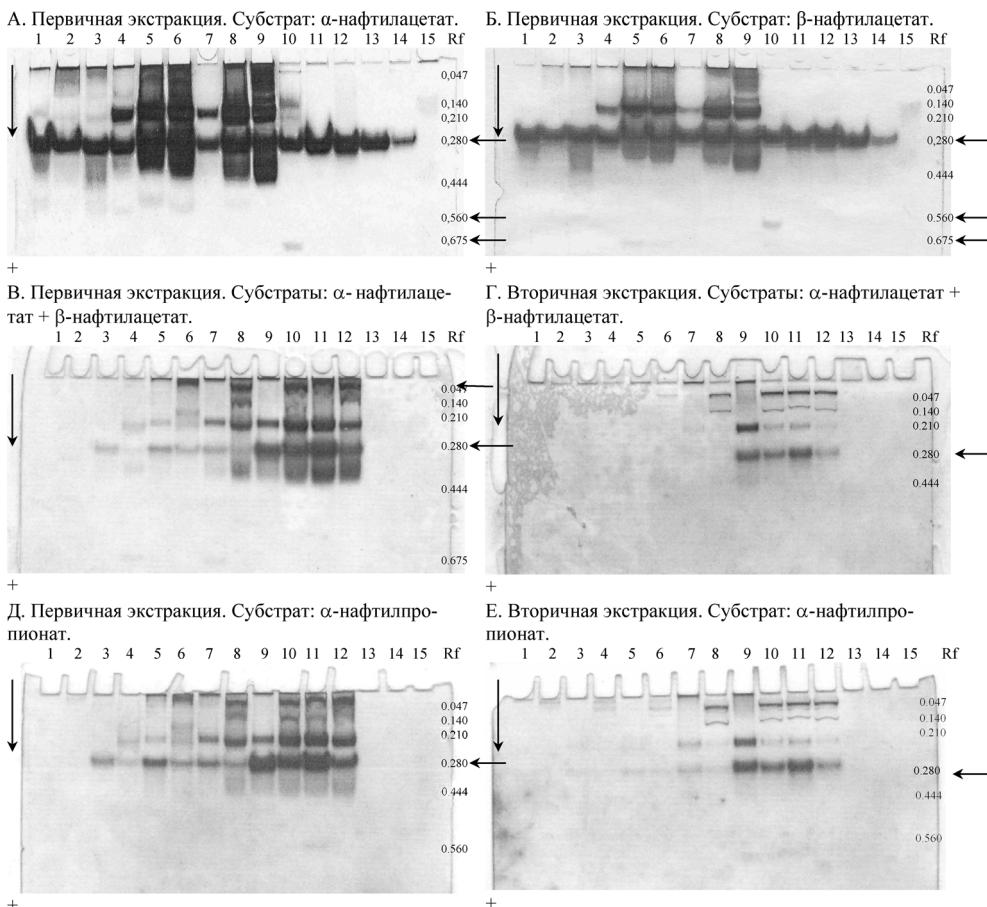


Рис. 1. Спектры гидролаз эфиров карбоновых кислот в онтогенезе *Drosophila melanogaster*:

Треки на фореграммах А и Б: экстракти личинок, куколок и имаго, соответственно приготовленные на буферных растворах с pH 4,5 (1, 4, 7), 7,4 (2, 5, 8), 9,0 (3, 6, 9), а также в присутствии 2,5% β-меркаптоэтанола (10–14); 15 — химотрипсин; инкубация 12 часов, 25°C. Треки на фореграммах В–Е: 1 — питательная среда; 2 — питательная среда + тритон 1%; 3 — яйца; 4 — яйца + тритон 1%; 5 — личинки; 6 — личинки + тритон 1%; 7 — куколки; 8 — куколки + тритон 1%; 9 — имаго; 10 — имаго + тритон 1%; 11 — имаго самцы + тритон 1%; 12 — имаго самки + тритон 1%; 13 — химотрипсин; 14 — трипсин; 15 — папаин; инкубация 1 час, 25°C. Горизонтальные стрелки — β-специфичные эстеразы; вертикальные стрелки — направление движения ферментов в гелевом блоке во время электрофореза.

Результаты исследования и обсуждение

Предварительно проведенные исследования показали, что подавляющее большинство электрофоретически выявленных молекулярных форм эстераз дрозофилы обладает способностью расщеплять отдельно взятые α - и β -нафтоловые эфиры уксусной и пропионовой кислот (рис. 1, А, Б, Д). Несмотря на то, что данные соединения довольно близки по химической природе, использование их в разных сочетаниях и соотношениях позволяет выявить явное предпочтение одних эстераз к α -нафтоловым эфирам, а других — к β -нафтоловым. При одновременном использовании α - и β -нафтилацетатов у одних изоформ ферментов проявляется специфичность к α -нафтилацетату, а у других изоформ — к β -нафтилацетату. Во многих других случаях один и тот же фермент может расщеплять оба типа субстратов, однако степень специфичности фермента к α - и β -субстратам может быть не одинаковой и изменяться в зависимости от стадий индивидуального развития муhi и других причин.

Учитывая эффект частичного перекрывания субстратной специфичности у отдельных эстераз, определяли количество молекулярных форм и выраженность окраски их полос при наличии в инкубационных средах отдельно взятых α - или β -субстратов, а также при совместном их применении. Такой подход дал возможность проследить за изменениями количества форм и функционального состояния этих ферментов в ходе индивидуального развития дрозофилы.

Как видно из рис. 1, А–Е, экстракция тканей дрозофилы буфером, содержащим тритон X-100, приводит к увеличению числа выявленных молекулярных форм эстераз, обладающих активностью в присутствии α -нафтоловых эфиров уксусной и пропионовой кислот ($R_f = 0,047, 0,140$ и $0,210$). Это особенно характерно для экстрактов эмбрионов, личинок, куколок и самцов имаго: их эстеразы наиболее активно гидролизуют α -нафтилпропионат. Оказалось, что независимо от объекта исследования после экстракции буфером, содержащим тритон X-100, заметно снижается интенсивность окраски полосы эстеразы с $R_f = 0,280$, предполагающей β -субстрат. Можно предположить, что снижение β -эстеразной активности в этих экспериментах вызвано слабым ингибирующим действием тритона X-100 на соответствующие ферменты. Как видно из рис. 1, Г и Е, повторная экстракция тканей не приводит к извлечению качественно новых молекулярных форм эстераз по сравнению с первичной экстракцией. Однако эффективность повторного экстрагирования на количественный выход ферментов в разные фазы развития муhi свидетельствует о дифференциальной прочности связывания мембранными структурами тех или иных молекулярных форм ферментов в зависимости от возраста и пола исследуемых мух. Так, например, оказалось, что у самцов при повторной экстракции щелочным буфером, не содержащим тритон, извлекается при-

мерно столько же тканевой эстеразы, специфичной к α -нафтилацетату, сколько и при первичной экстракции. Повторная экстракция α -специфичной эстеразы из тканей взрослых самок, а также куколок, дает выход лишь следовых количеств исследуемого фермента, что может быть результатом более прочного связывания его с мембранными у этих объектов.

Результаты проведенных исследований позволяют утверждать, что карбоксиестеразы плодовой мушки представлены четырьмя основными молекулярными формами, хорошо отличающимися по электрофоретической подвижности и проявлению эстеразной активности. Степень выраженности на электрофорограммах полос отдельных эстераз сильно зависит от стадии развития насекомого и возрастает в процессе развития мух, достигая максимального проявления у имаго (особенно у самцов).

Из представленных на рис. 2, а также в табл. 1 данных видно, что наибольшая оптическая плотность полос отдельных форм исследуемых ферментов наблюдается у имагинальных форм дрозофилы. Судя по оптической плотности наблюдаемых фракций, уровень каталитической выраженности молекулярных форм (1а и 1б) β -специфичной эстеразы взрослой мухи в 6–9 раз превосходит таковой у личинок и куколок. Нарастание активности в период от стадии личинки до стадии имаго характерно также и для форм эстераз, предлагающих α -нафтилацетат. При этом оптическая плотность некоторых полос на электрофорограммах в случае имаго значительно выше (в 3,7–4,3 раза), чем в опытах с куколками и личинками. В общих чертах эта закономерность сохраняется при исследовании эстераз вторичных экстрактов тканей разновозрастных объектов — эмбрионов, личинок, куколок и имаго. В этом случае наиболее показательными оказываются онтогенетические изменения функциональной активности эстераз, предлагающих β -субстрат (рис. 1, Г и Е). К тому же эти ферменты проявляют ярко выраженный половой диморфизм: при использовании смеси субстратов у 3-суточных самцов полосы β -специфичной эстеразы на электрофорограммах более интенсивно окрашены, чем в случае самок того же возраста.

Наблюдаемые в онтогенезе изменения (рис. 2 и табл. 1) свидетельствуют о том, что изучаемые гидролазы эфиров карбоновых кислот представляют собой группу весьма важных для процессов развития ферментов, качественные и количественные показатели которых отражают уровень экспрессии соответствующих генов на разных стадиях развития дрозофилы.

Наряду с главными формами в экстрактах тканей эмбрионов, личинок, куколок и имаго обычно присутствует небольшое число быстроподвижных ($Rf = 0,560$ и $0,765$) и слабо проявляющихся фракций эстераз (рис. 1). Как правило, они лучше выявляются по гидролизу α -нафтилпропионата, и их можно рассматривать как формы, сопутствующие основным мажорным компонентам. Кроме того, об-

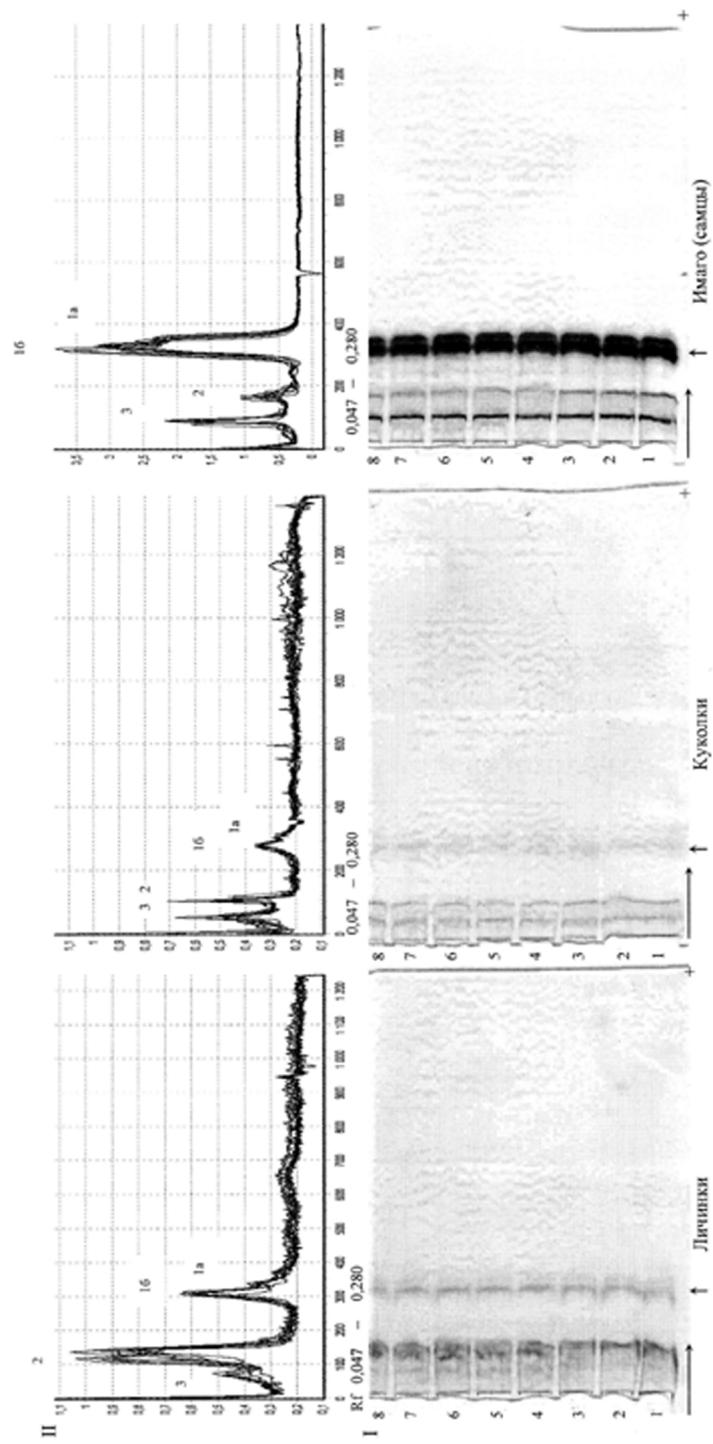


Рис. 2. Интенсивность проявления гидролаз эфиров карбоновых кислот в онтогенезе *Drosophila melanogaster*:

Первичная экстракция: 1 : 6, глицин-НаОН буфер pH 9,0 с 1% тритоном Х-100. Инкубация: pH 7,4, 20 мин, 25°C.
Субстраты: α-нафтилапетат + β-нафтилапетат. I — электрофореграммы: 1–8 — номера треков; горизонтальными стрелками указано направление движения ферментов в геле, вертикальными — локализации β-специфичных эстераз;
II — денситограммы: по оси x — длина треков (пиксели), по оси y — оптическая плотность (ΔD_0 , относительные единицы) ферментных фракций (1а, 16, 2 и 3) личинок, куколок и самцов имаго

ращает на себя внимание размытая лидирующая зона ($Rf \approx 0,444$), представленная плохо фокусирующими белковыми компонентами, обладающими довольно высокой α -эстеразной активностью. Эта эстеразная фракция практически полностью элюируется при первичной экстракции и может рассматриваться как результат модификации основной формы эстеразы ($Rf = 0,047$), обладающей высокой специфичностью к α -субстратам. Количество её может быть увеличено путём введения в гомогенат таких восстановителей, как β -меркаптоэтанол, дитиотреитол, глутатион восстановленный и угнетено с помощью окисленного глутатиона. Возможно, этот фермент является мономерным деградантом α -эстераз дрозофилы, представляющих собой белки с четвертичной структурой. Высказанное предположение может оказаться вполне оправданным, если учесть, что некоторые (а возможно и все) гидролазы данной группы (подобно ацетилхолинэстеразе высших организмов) исходно представляют собой олигомеры, состоящие из нескольких субъединиц, обладающих самостоятельной эстеразной активностью [4].

Таблица 1

Количественные изменения экспрессии основных форм гидролаз эфиров карбоновых кислот в онтогенезе *Drosophila melanogaster*

Молекулярные формы эстераз	Стадии развития		
	Личинка	Куколка	Имаго (самцы)
1а	$0,344 \pm 0,010$	$0,275 \pm 0,002$	$2,376 \pm 0,048$
1б	$0,556 \pm 0,027$	$0,351 \pm 0,004$	$3,220 \pm 0,112$
2	$0,838 \pm 0,038$	$0,510 \pm 0,020$	$0,807 \pm 0,064$
3	$0,447 \pm 0,020$	$0,520 \pm 0,020$	$1,900 \pm 0,076$

Примечание: 1а и 1б — молекулярные формы β -специфичной эстеразы; 2 и 3 — α -специфичные эстеразы; данные отражают средние значения оптической плотности ферментных фракций — $\overline{\Delta D_0}$ и их стандартные ошибки — m при $n = 8$.

Выводы

1. Гидролазы эфиров карбоновых кислот у дрозофилы представлены несколькими группами ферментов, различающимися электрофоретической подвижностью и избирательным проявлением активности в отношении α - и β -нафтоловых эфиров низших карбоновых кислот.
2. Наиболее полно спектр изучаемых α - и β -эстераз представлен в щелочных тритон-содержащих экстрактах тканей эмбрионов, личинок, куколок и имаго, однако β -эстеразная активность одной из главных эстераз после экстракции в присутствии тритона X-100 оказалась менее выраженной.

3. Максимальный выход в раствор большинства гидролаз эфиров карбоновых кислот наблюдается в процессе их первичной экстракции, что указывает на хорошую растворимость этих ферментов в водной среде и слабую ассоциированность их с мембранными.
4. В процессе онтогенетического развития у дрозофилы наблюдаются качественные и количественные изменения со стороны гидролаз эфиров карбоновых кислот, что, по-видимому, отражает дифференциальную активность генов и модификацию их продуктов в онтогенезе насекомого.

Литература

1. Диксон М., Уэбб Э. Ферменты. — М.: Мир, 1982. — Издание в 3-х томах. — Т. 1. — 389 с.
2. Берстон М. Гистохимия ферментов. — М.: Мир, 1965. — 464 с.
3. Лизосомы. Методы исследования / Под ред. Д. Дингла. — М.: Мир, 1980. — 342 с.
4. Фридрих П. Ферменты: четвертичная структура и надмолекулярные комплексы. — М.: Мир, 1986. — 374 с.
5. Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И. и соавт. Генетика изоферментов. — М.: Наука, 1977. — 275 с.
6. Характеристика кишечных липаз и новые сведения о механизме питания личинок златоглазки обыкновенной *Chrysopa carnea* / И. Г. Язловецкий, Е. И. Лупу, П. Б. Каплан, К. М. Аймерт // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. — 1993. — Т. 29, № 2. — С. 139–145.
7. Characterization and gene cloning of neurotactin, a *Drosophila* transmembrane protein related to cholinesterases / S. de la Escalera, E. O. Bockamp, F. Moya, M. Piovant, F. Jimenez / The EMBO J., 1990. — Vol. 9, № 11. — P. 3593–3601.
8. Hal L. M. C., Spierer P. The Ace locus of *Drosophila melanogaster*: structural gene for acetylcholinesterase with an unusual 5' leader / The EMBO J., 1986. — V. 5, № 11. — P. 2949–2954.
9. A novel protein that binds juvenile hormone esterase in fat body tissue and pericardial cells of the tobacco hornworm *Manduca sexta* L. / M. Shanmugavelu, A. R. Baytan, J. D. Chesnut, B. C. Bonning / The Journal of Biological Chemistry, 2000. — Vol. 275, № 3. — P. 1802–1806.
10. Корочкин Л. И. Клонирование, экспрессия, регуляция тканеспецифических генов у дрозофилы // Генетика. — 1995. — Т. 31, № 8. — С. 1029–1042.
11. Kinetic and molecular differences in the amplified and non-amplified esterases from insecticide-resistant and susceptible *Culex quinquefasciatus* Mosquitoes / S. H. P. P. Karunaratne, J. Hemingway, K. G. I. Jayawardena, V. Dassanayakai, A. Vaughan / The Journal of Biological Chemistry, 1995. — Vol. 270, N 52. — P. 31124–31128.
- 12 Overproduction of detoxifying esterases in organophosphateresistant *Culex* mosquitoes and their presence in other insects (immunology/insecticides/resistance/detoxification) / C. Mouchts, M. Magnint, J.-B. Bergo, M. De Silvestri, V. Beyssatt, N. Pasteurt, G. P. Georghiout / Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1987. — V. 84. — P. 2113–2116.
13. Балакирев Е. С., Айала Ф. Дж. Нуклеотидная изменчивость β-эстеразных генов в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Успехи соврем. биологии. — 2004. — Т. 124, № 4. — С. 378–389.
14. Estudio del proceso de extraccion de esterasa a partir de *Plexaura homomalla* y evaluacion de su actividad enzimatica / Rivas de la Vega Yaelis, Gonzales Lavaut Jose A., Avila Gonzalez Rizette, Ruiz Coballero Ritsie, Sordo Martinez Lisette, Castro Nodal Mayra // Acta farm. bonaerense. — 1999. — Vol. 18, N 3. — P. 165–170.

Эстеразы дрозофилы в онтогенезе

15. Экспрессивность ген-энзимных систем и показатели жизнеспособности в онтогенезе инбредных линий и гибридов дрозофилы / В. Н. Тоцкий, Н. Д. Хаустова, А. М. Андреевский, Н. Г. Гандирук, Г. И. Белова, Е. В. Есеркепова // Генетика. — 1990. — Т. 26, № 10. — С. 1791–1799.
16. Tavares Mara Garcia, de Azeredo-Oliveira Maria Tercilia Vilela, Ceron Carlos Roberto. Tissue-specific expression of esterases in *Triatoma infestans* (Triatominae, Heteroptera) // Genet. and Mol. Biol. — 1998. — Vol. 21, N 4. — P. 461–464.
17. Иванова Е., Стойкова Т., Вълчев И., Колева С., Мурлева П. Електрофоретично проучване на неспецифичните естерази при вида *Reticulitermes lucifugus*, разпространен в България // Науч. тр. Биол. / Пловдив. унив. — 1999. — Т. 35, № 6. — С. 99–103.
18. Есеркепова Е. В., Джан Зе Ук, Тоцкий В. Н. Регуляция экспрессии ген-энзимных систем эстераз в процессе развития разных линий *D. melanogaster* // Генетика развития растений и животных. Тез. докл. II Всесоюз. совещ. "Генетика развития". — Ташкент, 1990. — Т. 1, ч. 2. — С. 215–217.
19. Тоцкий В. Н., Джан Зе Ук. Регуляция экспрессии ген-энзимных систем в онтогенезе дрозофилы при неблагоприятных условиях её развития и существования // Генетика развития растений и животных. Тез. докл. II Всесоюз. совещ. "Генетика развития". — Ташкент, 1990. — Т. 1, ч. 2. — С. 260–262.
20. Есеркепова Е. В., Джан Зе Ук, Тоцкий В. Н. Аллозимы F и S эстеразы-6 и адаптация к повышенной температуре у *D. melanogaster* // Генетика насекомых. Тез. докл. I Всесоюз. конф. — М.: Наука, 1991. — С. 43.
21. Тоцкий В. Н., Есеркепова Е. В., Джан Зе Ук. Ген-энзимная система эстеразы-6 и устойчивость дрозофилы к повышенной температуре // Генетика. — 1994. — Т. 30, № 3. — С. 342–348.
22. Андреевский А. М., Катаненко С. В., Тоцкий В. Н. Онтогенетические особенности пептидгидролазной активности экстрактов тканей *Drosophila melanogaster* // Укр. біохим. журн. — 1982. — Т. 54, № 5. — С. 519–524.
23. Медведев Н. Н. Практическая генетика. — М.: Наука, 1966. — 240 с.
24. Андреевский А. М., Курьята Н. В., Елинская Н. А. Состав и характеристика микробиоты кишечника дрозофилы на отдельных стадиях её развития / Тез. докл. IV симпозиума "Биологические механизмы старения". — Харьков, 2000. — С. 104.

О. М. Андрієвський, В. О. Кучеров, В. М. Тоцький

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
кафедра генетики та молекулярної біології,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна, E-mail: andriev_scar@mail.ru

СИСТЕМА КАРБОКСИЕСТЕРАЗ *DROSOPHILA MELANOGASTER* В ОНТОГЕНЕЗІ

Резюме

Методом специфічного гістохімічного забарвлення гелевих блоків після електрофорезу з наступною комп'ютерною денситометрією вивчали кількісні та якісні зміни ферментів підпідкласу гідролаз ефірів карбонових кислот в онтогенезі дрозофіли. Виявлено молекулярний поліморфізм естераз на стадіях ембріонального та постембріонального розвитку плодової мушки. Встановлено залежність молекулярних форм різноманітних естераз та інтенсивності їх прояву на електрофорограммах від фази онтогенезу.

Ключові слова: гідролази ефірів карбонових кислот, онтогенез, дрозофіла.

A. M. Andrievsky, V. A. Koocherov, V. N. Totsky

Odessa National I. I. Mechnicov University,
Department of Genetics and Molecular Biology,
Dvoryanskaya St., 2, Odessa, 65026, Ukraine, E-mail: andriev_scar@mail.ru

THE CARBOXYESTERASES SYSTEM OF *DROSOPHILA MELANOGASTER* IN ONTOGENESIS

Summary

The quantitative and qualitative changes in the enzymes subsubclass of the ethers of carbonic acids hydrolases in drosophila ontogenesis were studied by the method of specific histochemical colouring of the gel blocks after the electrophoresis with the following computer densitometry. The variety of the ethers of carbonic acids hydrolases was revealed on the stages of embryonic and postembryonal development of drosophila. The dependence between the molecular forms of various esterases and intensity of their display on electrophorogramme upon the stage of ontogenesis were established

Keywords: ethers of carbonic acids hydrolases, ontogenesis, drosophila.

УДК 577.164.12.001.5:591

А. К. Будняк, канд. биол. наук, доц., **З. Е. Захарієва**, канд. биол. наук, доц., **А. В. Сорокін**, канд. биол. наук, доц., **С. А. Петров**, д-р биол. наук, проф.
Одесський національний університет ім. І. І. Мечникова,
кафедра біохімії,
ул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

СОСТОЯНИЕ ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ В ОРГАНАХ ЧЕРНОМОРСКИХ МИДИЙ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* В ПРИСУТСТВИИ СОЛЕЙ ЦИНКА И МЕДИ В СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

Изучено действие солей цинка и меди на некоторые показатели окисления-восстановления в органах черноморских мидий *Mytilus galloprovincialis*. Установлено, что ионы цинка вызывают увеличение содержание малонового диальдегида, общей оксидантной активности и уменьшают активность каталазы в органах мидий, а ионы меди влияют противоположным образом. Эффекты ионов исследованных металлов прямо зависят от способности соответствующих органов их накапливать

Ключевые слова: малновый диальдегид, общая антиоксидантная активность, оксидантная активность, каталаза.

Промышленные стоки и бытовые отходы привели к значительному загрязнению прибрежных вод Черного моря. В связи с неблагоприятной экологической ситуацией большое значение приобретает поиск и разработка новых высокочувствительных тест-объектов для биомониторинга загрязнения морских вод [1]. Моллюски довольно часто используются как виды-бионикаторы, что определяется их массовым распространением и резистентностью к токсическим веществам. Несмотря на то, что *Mytilus galloprovincialis* обладают высокой устойчивостью к влиянию негативных факторов, биохимические механизмы, обеспечивающие эту устойчивость, изучены недостаточно [3].

В связи с этим целью данной работы было оценить состояние некоторых показателей оксидантной и антиоксидантной системы в органах мидий при действии ионов цинка и меди в концентрациях, кратных их ПДК.

Материалы и методы

Черноморские мидии размером 3–4 см собирали в феврале–марте 2007 года в прибрежной части акватории Одесского залива. Их помещали в аквариумы из расчета 1 мидия на 1 дм³ морской воды,

адаптировали при искусственной аэрации на протяжении 2 суток. Животных делили на три группы: первая группа — контрольная, где мидии находились в морской аэрированной воде, вторая — мидии были в морской воде, содержащей ионы меди или цинка (в виде сульфатов) в концентрации 10 ПДК, третья — в морской воде с содержанием указанных солей, равном 100 ПДК. Время выдерживания мидий в присутствии солей — двое и семь суток (после акклиматизации к лабораторным условиям). После окончания сроков инкубации мидии использовали для биохимических исследований. В гомогенатах их органов определяли содержание малонового диальдегида (МДА) [8], общую оксидантную (ООА) и антиоксидантную (ОАА) активность [4], а также активность каталазы [7].

Результаты исследований

Накопление МДА в органах мидий в норме и при действии сульфата цинка и сульфата меди представлено соответственно в табл. 1 и 2.

Таблица 1
**Содержание МДА (мкмоль/г сырого веса ткани) в органах мидий
при наличии в воде сульфата цинка**

Условия опыта	ПДК	Органы			
		Жабры	Мантия	Гепатопанкреас	Нога
Контроль	0	108,3±10,5	106,7±10,5	75,4±7,4	39,5±3,8
Инкубация 2-е суток	10	116,6±11,6	115,1±11,5	88,3±8,5	42,3±4,2
	100	129,9±12,9	130,7±12,6	99,5±9,9	45,6±4,5
Инкубация 7 суток	10	140,6±13,9	135,6±13,5	115,5±11,5*	50,3±5,0
	100	162,8±16,2*	155,3±15,5*	127,4±12,7*	54,5±4,4*

Примечание: * — различия по сравнению с контролем достоверны, $p \leq 0,05$.

Таблица 2
**Содержание МДА (мкмоль/г сырого веса ткани) в органах мидий
при наличии в воде сульфата меди**

Условия опыта	ПДК	Органы			
		Жабры	Мантия	Гепатопанкреас	Нога
Контроль	0	108,3±10,5	106,7±10,5	75,4±7,4	39,5±3,8
Инкубация 2-е суток	10	103,5±10,3	103,6±10,3	73,9±7,3	38,3±3,8
	100	101,1±10,1	101,3±10,1	72,5±7,2	36,6±3,2
Инкубация 7 суток	10	94,2±9,4	98,5±9,8	71,4±7,3	35,6±3,5
	100	75,3±7,5*	89,5±8,9	61,6±6,1	34,5±3,4

Примечание: * — различия по сравнению с контролем достоверны, $p \leq 0,05$.

Наибольшими содержанием МДА, а, следовательно, и высокой интенсивностью ПОЛ в норме, характеризовалась мантия мидий, далее по убыванию содержания МДА следовали жабры, гепатопан-

Состояние окислительно-восстановительной системы в органах черноморских мидий

краеас и нога. Подобное распределение содержания МДА по органам вполне закономерно и отражает интенсивность ПОЛ в органах в условиях контроля. Действие ионов исследуемых тяжелых металлов на содержание МДА в органах моллюсков было прямо противоположным. Ионы цинка фактически стимулировали накопление МДА, особенно при 100 ПДК на 7 сутки опыта в отличие от ионов меди, при действии которых в жабрах содержание МДА снижается, что возможно обусловлено слабым антиоксидантным действием меди на организм мидии, но не исключает ее токсического воздействия. По всей видимости выявленный в жабрах эффект связан с тем, что жабры интенсивно накапливают медь [6], и тем самым защищают другие органы мидий от сверхвысоких концентраций меди [2, 9].

Если величина накопления МДА характеризует интенсивность ПОЛ, то ООА и ОАА характеризуют его ресурсную мощность и степень его гашения. Данные о влиянии солей цинка и меди на общую оксидантную активность в органах мидий представлены в таблицах 3 и 4.

Таблица 3
**Общая оксидантная активность (мкмоль МДА / г сырого веса ткани)
в органах мидий при наличии в воде сульфата цинка**

Условия опыта	ПДК	Органы			
		Жабры	Мантия	Гепатопанкреас	Нога
Контроль	0	456±45	368±36	309±29	194±18
Инкубация 2-е суток	10	495±49	392±39	386±38	203±20
	100	515±51	429±42	452±45*	227±22
Инкубация 7 суток	10	650±65*	555±55*	624±62*	255±25
	100	825±82*	650±65*	794±79*	295±29*

При меч ани е: * — различия по сравнению с контролем достоверны, $p \leq 0,05$.

Таблица 4
**Общая оксидантная активность (мкмоль МДА / г сырого веса ткани)
в органах мидий при наличии в воде сульфата меди**

Условия опыта	ПДК	Органы			
		Жабры	Мантия	Гепатопанкреас	Нога
Контроль	0	456±45	368±36	309±30	194±18
Инкубация 2-е суток	10	432±42	355±35	302±29	185±18
	100	420±42	346±34	284±27	180±17
Инкубация 7 суток	10	390±39	315±32	274±27	178±17
	100	332±33*	290±29	257±25	168±16

При меч ани е: * — различия по сравнению с контролем достоверны, $p \leq 0,05$.

В целом полученные данные подтверждают основные закономерности, полученные для прямого МДА-теста (табл. 1, 2). Ионы цин-

ка вызывают увеличение ООА, в то время как действие меди было незначительным и имело противоположную направленность, особенно в жабрах, где нами обнаружено достоверное снижение ООА. Таким образом, можно говорить о том, что тест на ООА для оценки влияния ионов цинка и меди является несколько более показательным, чем прямой МДА — тест.

Что касается влияния изучаемых ионов металлов на общую антиоксидантную активность, то нами обнаружено ее увеличение (табл. 5 и 6), и достоверные различия отмечены в гепатопанкреасе на 7 сутки при 100 ПДК ионов цинка.

Таблица 5
**Общая антиоксидантная активность (мкмоль МДА / г сырого веса ткани)
в органах мидий при наличии в воде сульфата цинка**

Условия опыта	ПДК	Органы			
		Жабры	Мантия	Гепатопанкреас	Нога
Контроль	0	275,3±26,8	224,2±22,0	219,3±21,5	173,5±17,0
Инкубация 2-е суток	10	283,8±27,9	232,2±23,0	244,8±24,0	185,4±18,0
	100	296,7±28,4	245,1±23,8	270,9±26,5	193,5±19,0
Инкубация 7 суток	10	309,6±29,5	248,8±24,0	283,0±28,0	198,4±19,3
	100	322,5±31,8	253,0±25,0	302,5±30,0*	208,4±20,0

Примечание: * — различия по сравнению с контролем достоверны, $p \leq 0,05$.

Таблица 6
**Общая антиоксидантная активность (мкмоль МДА / г сырого веса ткани)
в органах мидий при наличии в воде сульфата меди**

Условия опыта	ПДК	Органы			
		Жабры	Мантия	Гепатопанкреас	Нога
Контроль	0	275,3±26,8	224,2±22,0	219,3±21,5	173,5±17,0
Инкубация 2-е суток	10	309,6±29,5	233,3±24,0	225,8±22,1	167,7±16,5
	100	322,5±32,0	252,0±25,0	245,1±24,0	193,5±19,0
Инкубация 7 суток	10	348,5±33,7	262,3±26,0	250,3±25,0	180,6±18,0
	100	351,2±35,0	283,8±28,0	263,5±26,0	219,3±21,4

Примечание: * — различия по сравнению с контролем достоверны, $p \leq 0,05$.

Повышенная чувствительность гепатопанкреаса к цинку обусловлена тем, что цинк преимущественно накапливается в гепатопанкреасе [6].

В связи с тем, что поставщиком свободных радикалов в клетках может быть перекись водорода, мы решили проверить активность каталазы (табл. 7, 8). Нами обнаружено снижение активности фермента под действием ионов цинка, особенно на 7 сутки при 100 ПДК, в то время, как ионы меди, особенно в гепатопанкреасе, повышали ее уровень. Вероятно, продукты ПОЛ, возникающие при действии ионов цинка, оказывали ингибирующее влияние на каталазу.

Состояние окислительно-восстановительной системы в органах черноморских мидий

Таблица 7

Активность каталазы (мкмоль Н₂О₂/г сырого веса ткани) в органах мидий при наличии в воде сульфата цинка

Условия опыта	ПДК	Органы			
		Жабры	Мантия	Гепатопанкреас	Нога
Контроль	0	36,2±3,3	34,0±3,1	40,8±3,9	25,5±2,3
Инкубация 2-е суток	10	35,5±3,1	33,5±2,8	37,2±3,5	24,2±2,1
	100	34,8±2,9	32,2±2,5	36,5±3,2	23,4±1,9
Инкубация 7 суток	10	29,5±2,7	26,5±2,5	28,3±2,7*	21,2±1,9
	100	23,8±2,1*	21,6±2,0*	22,5±2,1*	18,5±1,7

Примечание: * — различия по сравнению с контролем достоверны, $p \leq 0,05$.

Таблица 8

Активность каталазы (мкмоль Н₂О₂/г сырого веса ткани) в органах мидий при наличии в воде сульфата меди

Условия опыта	ПДК	Органы			
		Жабры	Мантия	Гепатопанкреас	Нога
Контроль	0	36,2±3,6	34,0±3,3	40,8±3,9	25,5±2,5
Инкубация 2-е суток	10	38,3±3,8	36,5±3,6	44,3±4,4	26,7±2,5
	100	39,6±3,9	36,3±3,6	45,5±4,5	27,3±2,7
Инкубация 7 суток	10	41,5±4,1	40,2±4,0	49,3±4,9	27,8±2,7
	100	45,6±4,5	43,5±4,3	57,5±5,7*	30,1±3,0

Примечание: * — различия по сравнению с контролем достоверны, $p \leq 0,05$.

Что касается меди, то считается, что ее накопление прямо связано с физиологической потребностью в ней в составе гемоглобина, который осуществляет транспорт кислорода к тканям и углекислого газа — в обратном направлении [5].

Выводы

1. Сульфат цинка при содержании в морской воде, равном 10 и 100 ПДК вызывал увеличение содержания малонового диальдегида, общую оксидантную активность и уменьшал активность каталазы в органах мидий.
2. Сульфат меди при содержании, равном 100 ПДК, уменьшал содержание малонового диальдегида, общую оксидантную активность в жабрах и увеличивал активность каталазы в гепатопанкреасе.
3. Состояние окислительно-восстановительной системы органов мидий в присутствии ионов цинка и меди прямо зависит от способности соответствующих органов накапливать эти ионы.

Література

1. Александров Б. Г., Ходаков И. В. Изменения структуры и самоочищительной способности обрастания прибрежной зоны Черного моря в условиях антропогенного воздействия // Экологические проблемы Черного моря. — Одесса: ОЦНТИ, 1999. — С. 192–197.
2. Божков А. И. Три дозо-зависимые стадии действия ионов меди на функциональную активность биологических систем // Биохимия. — 1997. — Т. 62, № 2. — С. 176–186.
3. Брагинский Л. П., Линник П. Н. К методике токсикологического эксперимента с тяжелыми металлами на гидробионтах // Гидробиол. журн. — 2003. — 39, № 1. — С. 92–104.
4. Горячковський О. М. Клінічна біохімія: Довідковий посібник / Вид. 2-е, вип. I доп. — Одеса: Астропрінт, 1998. — 608 с.
5. Киричук Г. Е. Накопичення іонів важких металів прісноводним молюском *Viviparus viviparus* // Еколо-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища, 2004. — С. 72–75.
6. Киричук Г. Е. Особенности накопления ионов тяжелых металлов в организме двусторчатых моллюсков // Гидробиол. журн., 2003. — Т. 39, № 3. — С. 45–55.
7. Руководство к лабораторным занятиям по биологической химии / Под ред. Т. Т. Бerezova. — М.: Медицина, 1976. — 294 с.
8. Стальная И. Д., Гаришвили Т. Г. Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты / Современные методы в биохимии // Под ред. А. Б. Ореховича. — М.: Наука, 1976. — С. 66–68.
9. Столляр О. Б., Грубинко В. В., Михайлов Р. Л. Роль металлотионеинов в детоксикации ионов меди, цинка и марганца в тканях *Anodonta Cygnea* при их действии в отдельности и в смеси // Гидробиол. журн., 2004. — Т. 40, № 3. — С. 91–102.

А. К. Будняк, З. Е. Захарієва, А. В. Сорокін, С. А. Петров

Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова, кафедра біохімії,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

СТАН ОКИСЛЮВАЛЬНО-ВІДНОВЛЮВАЛЬНОЇ СИСТЕМИ В ОРГАНАХ ЧОРНОМОРСЬКИХ МІДІЙ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* В ПРИСУТНОСТІ СОЛЕЙ ЦИНКА ТА МІДІ В СЕРЕДОВИЩІ ІСНУВАННЯ

Резюме

Вивчена дія солей цинка і міді на деякі показники окиснення-відновлення в органах чорноморських мідій *Mytilus galloprovincialis*. Отримано, що іони цинка викликають підвищення вмісту малонового діальдегіду, загальної окислювальної активності і зменшують активність каталази в органах мідій, іони міді впливають протилемним чином. Ефекти іонів досліджених металів прямо залежать від спроможності відповідних органів їх накопичувати.

Ключові слова: малоновий діальдегід, загальна антиокислювальна активність, окислювальна активність, каталаза.

Состояние окислительно-восстановительной системы в органах черноморских мидий

A. K. Budnyak, Z. E. Zaharieva, A. V. Sorokin, S. A. Petrov

Mechnikov I. I. Odessa National University, Department of Biochemistry,
Dvoryanskaya St., 2, Odessa, 65026, Ukraine

**STATE OF OXIDIZING-RESTORATION SYSTEM IN ORGANS
OF THE BLACK SEA MUSSELS *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS*
IN PRESENCE OF ZINC AND COPPER SALTS IN DWELLING
ENVIRONMENT**

Summary

The action of zinc and copper salts on some indices of oxidization-renewal in the organs of the Black Sea mussels *Mytilus salloprovincialis* is studied. It was proved, that the ions of zinc caused the increasing the MDA, GOA maintenance and diminished activity of katalaza in the organs of mussels, the ions of copper possess the opposite influence. The effects of ions of investigated metals depend straightly on the ability of proper organs to accumulate them.

Keywords: malonic dialdehyd, general antyoksydant activity, oksydant activity, katalaza.

УДК 577.152.34:616.006

І. Л. Вовчук, канд. биол. наук, доцент
Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова,
кафедра биохимии,
ул. Дворянская 2, Одесса, 65026. Украина,
Тел: (0482) 68-78-75, e-mail: irvov@mail.ru

АКТИВНОСТЬ КАТЕПСИН-L-ПОДОБНЫХ ПРОТЕИНАЗ В ТКАНЯХ И НОВООБРАЗОВАНИЯХ ЯИЧНИКОВ ЖЕНЩИН

Исследована активность катепсин-Lподобных протеиназ (в дальнейшем катепсин L) в немалигнизированном яичнике и в тканях доброкачественных и злокачественных новообразований яичников. Установлено, что в доброкачественных новообразованиях активность катепсина L увеличивается в зависимости от пролиферативного потенциала трансформированных клеток яичника. Максимальное увеличение активности катепсина L обнаружено в злокачественной эпителиальной опухоли яичника — цисаденокарциноме.

Ключевые слова: катепсин L, яичник, опухоль.

Способность опухолевых клеток при инвазии в окружающие ткани вызывать частичную деградацию соединительнотканых структур реализуется за счет активности ряда протеиназ: цистеиновых, сериновых, аспарагиновых и металлопротеиназ. Известно, что трансформированные клетки синтезируют протеиназы, которые обеспечивают прогрессирование опухоли и инвазирование на различных этапах онкогенеза [1].

Состав ферментов в нормальных и опухолевых клетках отличается как по количественному так и по качественному (изоферментному составу), что связано с перераспределением генной экспрессии на определенных этапах жизни как нормальной, так и опухолевой клетки. При многих формах новообразований, происходят нарушения в системе клеточного протеолиза, которые проявляются повышением активности лизосомальных ферментов в тканях опухоли [2, 3, 4], что позволило назвать некоторые из этих ферментов опухолеассоциированными. Так как высокие уровни катепсинов и снижение содержания их эндогенных ингибиторов были установлены в злокачественных новообразованиях молочной железы, желудка и простаты [4], эти ферменты были предложены в качестве биологических маркеров злокачественности опухолей и как прогностические маркеры болезни [5].

Изменения уровня цистеиновых протеиназ, нарушения процессинга и клеточной локализации этих ферментов обнаружены в опухолевых тканях различных форм рака человека [2, 5]. При злокачественных опухолях различной локализации повышенный

уровень катепсина L в опухолевой ткани обычно связывают с плохим прогнозом [2, 5, 6].

Было также показано, что высокие уровни катепсина L в цитозоле опухолевых клеток карциномы, первичного рака молочной железы [4, 7] и опухолевой ткани рака яичников [8] положительно коррелируют с метастазированием в лимфатические узлы.

Цель исследования состояла в изучении активности катепсин-L-подобных протеиназ (катепсина L) в немалигнизированном яичнике и в тканях новообразований яичников женщин с учетом их возраста.

Материалы и методы

Исследовали гомогенаты немалигнизированного яичника и образцы тканей доброкачественных и злокачественных новообразований яичников, полученных операционном путем у женщин, которые не получали дооперационного медикаментозного лечения.

Образцы тканей гомогенизировали в 0,9% растворе NaCl (в соотношении 1:10) и центрифугировали при 12000 об/мин при +4°C на протяжении 45 мин.

Патоморфологические диагнозы были верифицированы по международной классификации ВОЗ с определением морфологического состояния и степени дифференцировки трансформированных клеток опухолевой ткани [9].

В супернатанте образцов ткани яичников определяли активность катепсина L по гидролизу 1% азоказеина (pH 6,0) [10] и содержание белка — по методу Lowry [11].

Оптическую плотность определяли при длине волн 570 нм, относительную активность фермента выражали в ммолях тирозина на мг сырой массы ткани за мин инкубации при 37°C, удельную активность — в мкмолях тирозина на мг белка.

Статистическую обработку результатов проводили с помощью критерия Стьюдента [12].

Результаты исследования и их обсуждение

Установлено, что в онтогенезе человека реализуются переключения одних изоизимных систем на другие, что особенно заметно в процессе геронтогенеза.

Так, например, выяснилось, (табл. 1), что в тканях яичников без новообразований активность катепсин-L-подобных протеиназ максимальна у женщин позднего репродуктивного периода (41–50 лет).

Важно было выяснить, существуют ли общие и специфические закономерности количественных и качественных изменений функционирования систем протеолитических ферментов при доброкачественных и злокачественных заболеваниях репродуктивной системы женщин.

Наличия доброкачественных или злокачественных новообразований в тканях яичников характеризовались значительным увеличением активности катепсин-L-подобных протеиназ (табл. 1), что свидетельствует о неспецифической ответной реакции организма на процесс неотрансформации.

Таблица 1

Активность катепсина L в немалигнлизированной и опухолевых тканях яичников в разные физиолого-возрастные периоды женщин (мкмоль/мг белка в мин)

Физиолого-возрастные периоды	Немалигнлизированная ткань	Доброкачественная опухоль	Злокачественная опухоль
Репродуктивный период (31-40 лет)	0,41±0,03 (n = 25)	0,58±0,06* (n=11)	0,72±0,06* (n=11)
Поздний репродуктивный период (41-50 лет)	0,60±0,05* (n = 25)	0,45±0,04 (n=24)	0,63±0,06* (n=49)
Менопаузальный период (51-60 лет)	0,36±0,04 (n = 25)	0,44±0,04 (n=47)	0,46±0,04 (n=31)
Климатический период (61-70 лет)	0,37±0,03 (n = 25)	0,46±0,04 (n=41)	0,44±0,03 (n=11)

Причание: n — количество исследуемых женщин; * — достоверные ($P<0,05$) различия активности исследуемых ферментов по сравнению с показателями женщин в возрасте 51–60 лет.

Наличие доброкачественного процесса в ткани яичников сопровождалось высокой активностью катепсин-L-подобных протеиназ у женщин в репродуктивный период (31–40 лет). Наличие злокачественного процесса в тканях яичников сопровождалось максимальной активностью катепсин-L-подобных протеиназ в репродуктивный период и поздний репродуктивный периода, по мере дальнейшего увеличения возраста женщин активность этих протеиназ снижалась (табл. 1).

В тканях доброкачественных новообразований наибольшая активность катепсин-L-подобных протеиназ была установлена в склеротически измененном яичнике (рис. 1).

Активность катепсин-L-подобных протеиназ увеличивалась по мере снижения степени дифференциации опухолевых клеток цисаденокарциномы яичников (рис. 1).

Данный факт свидетельствует о существовании различных механизмов регуляции ферментов при развитии доброкачественных и злокачественных новообразований в тканях яичников, в частности о наличии ингибиторного контроля. Кроме того, изменение активности эндопептидаз в тканях репродуктивных органов по мере развития опухоли может быть связано с изменением скорости метаболических процессов в данных органах, нарастанием эндокринно-обменных нарушений, прогрессией иммуносупрессии и др. [13, 14, 15].

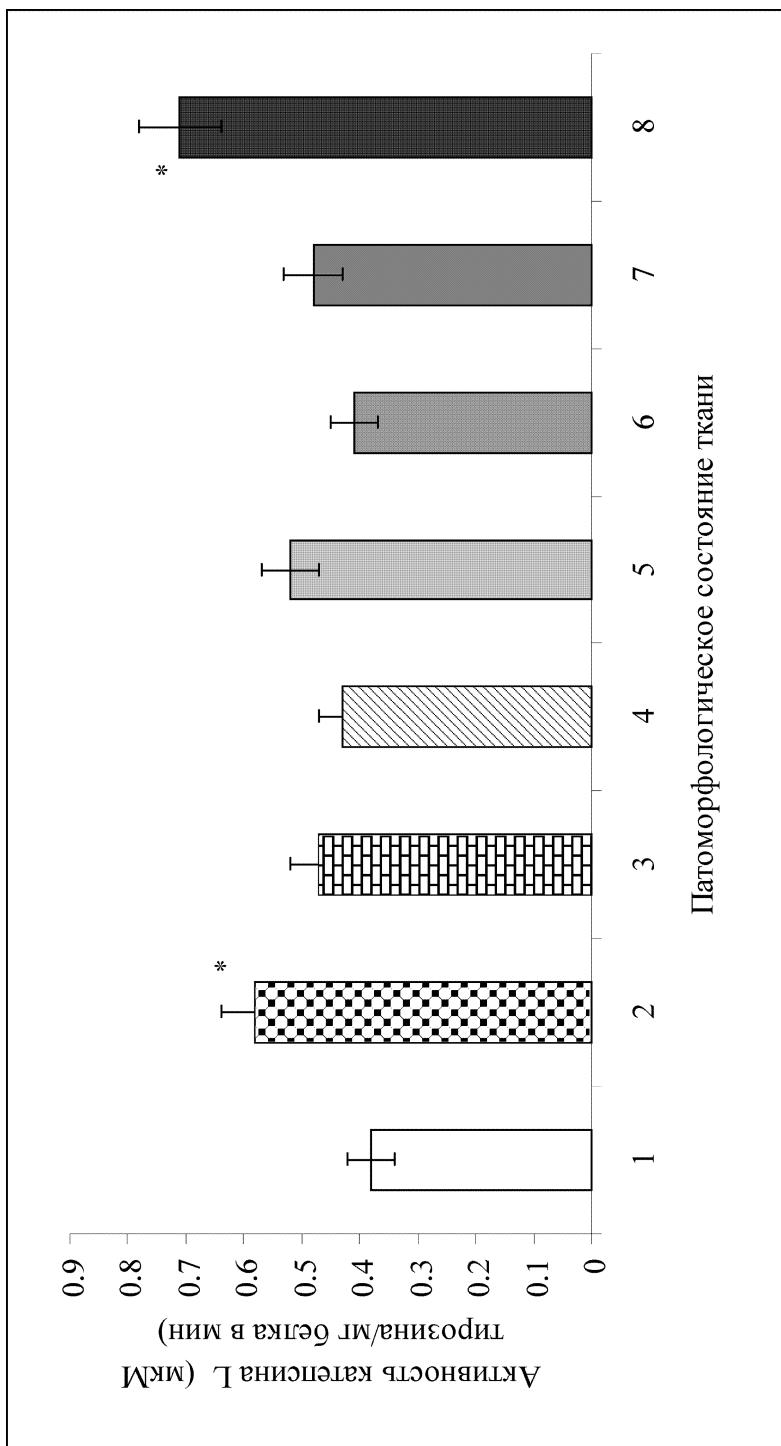


Рис. 1. Активность катепсина L-подобных протеиназ в ткани яичников

Причение: * — $P < 0,05$ по отношению к ткани без новообразований: 1 — ткань немалигнизованных яичника (n=100); 2 — рубцовый склероз (n=48); 3 — киста (n=21); 4 — рубцовые белые тела (n=22); 5 — доброкачественная опухоль (n=37); 6 — высокодифференцированная писаденокарцинома (n=17); 7 — умереннодифференцированная писаденокарцинома (n=46); 8 — низкодифференцированная писаденокарцинома (n=24).

Повышение активности катепсин-L-подобных протеиназ при развитии доброкачественного патологического процесса в ткани яичников может свидетельствовать о прогрессировании данного процесса, который сопровождается нарушением морфологии ткани, стабильности клеточных и лизосомальных мембран.

Увеличение активности исследуемой цистеиновой протеиназы можно объяснить нарушением регуляции ее эндогенными ингибиторами — стефинами и цистатином, а дисбаланс этих компонентов может быть ассоциирован с развитием малигнизированного фенотипа клеток.

Кроме того, нарастание активности катепсина L в ткани яичника может сопровождаться усилением биосинтеза изучаемых протеиназ в результате действия эндогенных эстрогенов [16, 17, 18], снижением биосинтеза их эндогенных ингибиторов, а также активацией протеиназ под действием метаболитов опухоли.

Полученные результаты совпадают с результатами других исследователей и еще раз показывают, что вне зависимости от локализации опухоли и ее гисто-морфологического строения наличие новообразований в яичнике и их развитие сопровождаются увеличением активности катепсин-L-подобных протеиназ [19, 20, 21, 22, 23, 24].

Обнаруженные нами изменения активности катепсин-L-подобных протеиназ вполне корректны относительно прогрессирующей карциномы яичника [25] и карциномы желудка [8, 20], но отличаются от данных, полученных при исследовании опухолей других органов, [8, 20], что может свидетельствовать о тканеспецифичности реагирования этих ферментов на опухолевый процесс.

Сравнительная оценка степени увеличения активности исследуемых протеиназ в тканях доброкачественных и злокачественных опухолей свидетельствует об участии данных протеолитических ферментов в процессе малигнизации и пролиферации трансформированных клеток.

Полученные данные позволяют предположить, что в низкодифференцированных, быстroredеляющихся, бластоматозных клетках злокачественных опухолей происходит нарушение функций данных ферментов, необходимых для нормального процесса дифференциации клеток и тканей.

В этом случае функция исследуемых протеиназ направлена в основном на распад тканевых белков и обеспечение клеток опухолей свободными аминокислотами. В то же время в интенсивно растущих, но малотрансформированных процессом малигнизации клетках протеазы, по-видимому, продолжают выполнять характерные для них физиологические функции.

Выводы

1. Наличие доброкачественного и злокачественного процесса в ткани яичников женщин сопровождается повышением активности катепсин-L-подобных протеиназ.
2. В доброкачественных новообразованиях яичников активность катепсин-L-подобных протеиназ увеличивается в зависимости от пролиферативного потенциала трансформированных клеток яичника.
3. Максимальное увеличение активности катепсин-L-подобных протеиназ наблюдается в клетках низкодифференцированной цисаденокарциномы яичников.

Литература

1. Nomura T., Katunuma N. Involvement of cathepsins in the invasion, metastasis and proliferation of cancer cells // J. Med. Invest. — 2005. — Vol. 52, N 1–2. — P. 1–9.
2. Cathepsin B and its endogenous inhibitors: the role in tumor malignancy / B. F. Sloane, K. Moin, E. Krepela, J. Rozhin // Cancer Metastasis Rev. — 1990. — Vol. 9, N 4. — P. 333–352.
3. Expression of cathepsins B and L in human lung epithelial cells is regulated by cytokines / A. Gerber, T. Welte, S. Ansorge, F. Buhling // Adv. Exp. Med. Biol. — 2000. — Vol. 477. — P. 287–292.
4. Significance of cathepsin B and D in physiologic and pathologic processes / D. Olszewska, T. Drewa, R. Makarewicz, J. Drewa, A. Wozniak, R. Maciak // Pol. Merkuriusz. Lek. — 2001. — Vol. 10, N 55. — P. 65–70.
5. Kos J., Lah T. T. Cysteine proteinases and their endogenous inhibitors: target proteins for prognosis, diagnosis and therapy in cancer (review) // Oncol. Rep. — 1998. — Vol. 5, N 6. — P. 1349–1361.
6. Lah T. T., Kos J. Cysteine proteinases in cancer progression and their clinical relevance for prognosis // Biol. Chem. — 1998. — Vol. 379, N 2. — P. 125–130.
7. Comparison of potential biological markers cathepsin B, cathepsin L, stefin A and stefin B with urokinase and plasminogen activator inhibitor-1 and clinicopathological data of breast carcinoma patients / N. Levcicar, J. Kos, A. Blejec, R. Golouh, I. Vrhovec, S. Frkovic-Grazio, T. T. Lah // Cancer Detect. Prev. — 2002. — Vol. 26, N 1. — P. 42–49.
8. Cathepsin B and L activities in gastric cancer tissue: correlation with histological findings / M. Watanabe, T. Higashi, A. Watanabe, T. Osawa, Y. Sato, Y. Kimura, S. Tominaga, N. Hashimoto, Y. Yoshida, S. Morimoto // Biochem. Med. Metab. Biol. — 1989. — Vol. 42, N 1. — P. 21–29.
9. Хмельницкий О. К. Патоморфологическая диагностика гинекологических заболеваний. — С.Пб.: Сотис, 1994. — С. 155–300.
10. Черная В. И., Рева А. Д. Активность катепсина Н в мозге и опухолях мозга человека // Укр. биохим. журн. — 1989. — Т. 61, № 5. — С. 47–50.
11. Protein measurement with the Folin phenol reagent / O. H. Lowry, N. I. Rosenbrough, A. Z. Fan, R. J. Randol // J. Biol. Chem. — 1951. — Vol. 193. — P. 265–275.
12. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа, 1967. — 326 с.
13. Дильтман В. М. Гормональные аспекты опухолей яичников // Эндокрино-логическая онкология. — Л.: Медицина, 1983. — С. 333–336.
14. Hansen L. J., Mangkornkanok/Mark M., Reddy J. Immunohistochemical localization of pancreatic exocrine enzymes in normal neoplastic pancreatic acinar epithelium of rat // J. Histochem. Cytochem. — 1981. — Vol. 29, N 2. — P. 309–313.
15. Matsumura Y., Maeda H., Kato H. Degradation pathway of kinins in tumor ascites and inhibition by kininase inhibitors: analysis by HPLC // Agents Actions. — 1990. — Vol. 29, N 3–4. — P. 172–180.

16. *Rochefort H.* Oestrogens, proteases and breast cancer. From cell lines to clinical application // Eur. J. Obster. Gynecol. Reprod.Biol. — 1999. — N 85. — P. 71–74.
17. *Rochefort H., Cavailles V., Augereau P.* Overexpression and hormonal regulation of procathepsin D in mammary and endometrial cancer // J. Steroid Biochem. — 1989. — N 32. — P. 177–182.
18. *Estrogen* regulated proteases and anti proteases in ovarian and breast cancer cells / H. Rochefort, D. Chalbos, S. Cunat, A. Lucas, N. Platet, M. Garcia // J. Steroid Biochem. Mol. Biol. — 2001. — Vol. 76, N 1–5. — P. 119–124.
19. *Prognostic impact of cysteine proteases cathepsin B and cathepsin L in pancreatic adenocarcinoma* / M. Niedergethmann, B. Wostbrock, J. W. Sturm, F. Willeke, S. Post, R. Hildenbrand // Pancreas. — 2004. — Vol. 29, N 3. — P. 204–211.
20. *Cysteine* and serine proteases in gastric cancer / M. Plebani, L. Herszenyi, R. Cardin, G. Roveroni, P. Carraro, M. D. Paoli, M. Rugge, W. F. Grigioni, D. Nitti, R. Naccarato // Cancer. — 1995. — Vol. 76, N 3. — P. 367–375.
21. *Cathepsin L* in glioma progression: comparison with cathepsin B / T. Strojnik, R. Kavalar, M. Trinkaus, T. T. Lah // Cancer Detect. Prev. — 2005. — Vol. 29, N 5. — P. 448–455.
22. *Cathepsins B and L* are markers for clinically invasive types of meningiomas / T. Strojnik, B. Zidanik, J. Kos, T. T. Lah // Neurosurgery. — 2001. — Vol. 48, N 3. — P. 598–605.
23. *Prognostic value of the cysteine proteases cathepsins B and cathepsin L* in human breast cancer / C. Thomassen, M. Schmitt, L. Goretzki, P. Oppelt, L. Pache, P. Dettmar, F. Janicke, H. Graeff // Clin. Cancer Res. — 1995. — Vol. 1, N 7. — P. 741–746.
24. *Cathepsins B and L* and their inhibitors stefin B and cystatin C as markers for malignant progression of benign meningiomas / M. Trinkaus, A. Vranic, V. Dolenc Vol., T. T. Lah // Int. J. Biol. Markers. — 2005. — Vol. 20, N 1. — P. 50–59.
25. *Determination of cathepsin B expression may offer additional prognostic information for ovarian cancer patients* / A. Scorilas, S. Fotiou, E. Tsiambas, J. Yotis, F. Kotsiandri, M. Sameni, B. F. Sloane, M. Talieri // Biol. Chem. — 2002. — Vol. 383, N 7–8. — P. 1297–1303.

I. Л. Вовчук

Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова, кафедра біохімії, вул. Дворянська 2, Одеса, 65026, Україна. Тел.: (0482) 68-78-75; e-mail: irvov@mail.ru.

АКТИВНІСТЬ КАТЕПСИН-L-ПОДІБНИХ ПРОТЕЇНАЗ В ТКАНИНАХ І НОВОУТВОРЕННЯХ ЯЄЧНИКІВ ЖІНОК

Резюме

Досліджено активність катепсин-L-подібних протеїназ (катепсина L) в неуражених тканинах, а також в доброкісних і злоякісних новоутвореннях яєчників. Встановлено, що в доброкісних новоутвореннях активність катепсіну L збільшується залежно від проліферативного потенціалу трансформованих клітин яєчника. Максимальне збільшення активності катепсіну L встановлено в злоякісній епітеліальній пухлині яєчника — цисаденокарциномі.

Ключові слова: катепсин L, яєчник, пухлина.

I. L. Vovchuk

Odessa National I. I. Mechnikov University, Department of Biochemistry
Dvoryanskaya str. 2, Odessa, 65026, Ukraine. Tel.: +38 0482 687875; e-mail:
irvov@mail.ru.

**CATEPSINE L ACTIVITY IN WOMEN'S OVARIAN AND TUMOUR
TISSUES**

Summary

Catepsine L activity in benign and malignant ovarian tumour tissues has been investigated. It is established that in benign tumours the activity of catepsine L increases depending on proliferative potential of transformed ovarian cells. The maximal increasing of catepsine L activity is established in ovarian epithelial malignant tumour — cysadenocarcinoma.

Keywords: catepsine L, ovary, tumour.

УДК 577.156:152.3.4*24`142

Н. В. Мотрук¹, молод. наук. співроб., **І. Л. Вовчук**², канд. біол. наук,
доц.

Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова,

¹ кафедра фізіології людини і тварин,

² кафедра біохімії,

вул. Дворянська 2, Одеса, 65026, Україна. Тел: (0482) 68-78-75

e-mail: irvov@mail.ru

АКТИВНІСТЬ МАТРИКСНОЇ МЕТАЛОПРОТЕЇНАЗИ-2 В ТКАНИНАХ ДОБРОЯКІСНИХ ТА ЗЛОЯКІСНИХ НОВОУТВОРЕНЬ МОЛОЧНОЇ ЗАЛОЗИ

Досліджена активність матриксної металопротеїнази-2 (ММП-2) тканин молочної залози з доброкісними та злоякісними пухлинами. Встановлено підвищення активності ММП-2 за наявності пухлинного процесу. В тканині доброкісних новоутворень підвищення активності ферменту прямопропорційне проліферативному потенціалу пухлинних клітин, а в тканині злоякісних пухлин — зворотньопропорційне ступеню диференціації клітин пухлини. Встановлені вікові особливості активності ММП-2 в немалігнізованій тканині молочної залози та за наявності доброкісного та злоякісного процесу.

Ключові слова: матриксна металопротеїназа-2, молочна залоза, пухлина.

Матриксна металопротеїназа-2 (ММП-2) або желатиназа А — (КФ 3.4.24.24) — Zn²⁺-залежна ендопептидаза, що належить до родини металопротеїназ позаклітинного матриксу (ММП) [1, 2].

Вона синтезується як препробілок з молекулярною масою 72 кДа і секретується в інтерстиційний простір у вигляді проферменту, що містить сигнальний пептид з 18–20 амінокислотних залишків, який руйнується під час секреції [1, 3].

Матриксна металопротеїназа-2 у звичайних умовах знаходиться в тканині у невеликих кількостях [1]. На рівні транскрипції синтез ММП-2 регулюється цитокінінами, гормонами, факторами росту й іншими біологічно активними сполуками [2, 3]. Основними фізіологічними активаторами цієї металопротеїнази в нормальніх та неопластичних клітинах є мембранозв'язані ММП (МЗ-ММП), головним чином МЗ1-ММП [1, 4]. Проформа ферменту, як звичайна ендопептидаза, активується аутокаталітично та під впливом синтетичного субстрату — 4-АРМА (4-амінофенілмеркуріацетату) і не активується протеїназами інших класів за каскадним механізмом активації [5]. У збереженні ферменту в латентній формі істотну роль відіграють ендогенні інгібтори. Ідентифіковано специфічний тканинний інгібітор цього ферменту — ТІМП-2, що може зв'язуватись із С-кінцевим доменом проММП-2 з утворенням неактивного комплексу [6, 7].

Матриксна металопротеїназа-2 характеризується досить поширенюю субстратною специфічністю стосовно природних і синтетичних субстратів. Вона може розщеплювати желатини, колагени I, IV, V, VII, X, XI типів, фібронектин, ламінін, аггрікан, еластин, вітронектин, про-МПМ-9, про-ММП-13, тенасцин-С-білок та ін. [1, 2, 8].

In vivo ММП-2 синтезується багатьма нормальними та пухлинними клітинами. Висока активність ферменту в нормальних тканинах людини встановлена в стромальних клітинах ендометрію, печінки, нирок, аорти, молочних залоз та ін. [2].

Підвищення експресії ММП-2 встановлено в клітинах карцином молочної залози [9], голови та шиї [10], прямої кишки [11], шлунку [12], яєчників [5] та в клітинах меланоми [13].

Однак, в науковій літературі відсутні результати досліджень активності ММП-2 в тканинах доброкісних новоутворень молочної залози, не досліджені вікові особливості прояву активності ММП-2 у тканинах молочної залози при пухлинному процесі. Незважаючи на те, що, за даними літератури, ММП-2 є одним із ключових ферментів у процесах інвазії й метастазування, до теперішнього часу не досліджена активність ММП-2 за доброкісної патології молочної залози та в злоякісних новоутвореннях з різним ступенем диференціації пухлинних клітин.

Мета роботи — дослідження активності матриксної металопротеїнази-2 в тканинах молочної залози за наявності доброкісних та злоякісних новоутворень з урахуванням вікових особливостей жіночого організму.

Матеріали і методи

Досліджували зразки немалігнізованих та пухлинних тканин молочної залози, вилучених операційним шляхом у жінок, які не отримували медикаментозного доопераційного лікування. Патоморфологічні діагнози були верифіковані за міжнародною класифікацією ВОЗ із визначенням морфологічного стану і ступеня диференціації трансформованих клітин пухлинної тканини [14].

Тканини гомогенізували в 0,9% розчині NaCl (у співвідношенні 1:10) і центрифугували (12000 обертів/хв при +4°C) протягом 45 хвилин.

У супернатанті визначали активність ММП-2 методом Bradshaw R. S. [15] по гідролізу 0,04%-го розчину желатини та вміст білка методом Lowry [16]. Оптичну щільність визначали при довжині хвилі 570 нм, відносну активність ферменту виражали в мкмоль гліцину на мг тканини за 1 хв інкубації при 37°C, питому активність — в нмоль гліцину на мг білка. Статистичну значимість відмінностей між вибірками визначали за допомогою t-критерія Ст'юдента [17].

Результати та їх обговорення

Нами встановлена значна зміна активності ферменту в тканинах доброкісних новоутворень молочної залози залежно від особливості

тей досліджуваного патологічного процесу (рис. 1). У порівнянні з показниками активності ММП-2 немалігнізованої тканини молочної залози максимальне збільшення відносної (в середньому в 1,5 рази) і питомої (в середньому в 2,2 рази) активностей ММП-2 встановлено в тканині проліферуючої ФКХ (фіброзно-кістозної хвороби), ускладненої папіломатозом, що може бути пояснено підвищеною секрецією ММП-2 за інтенсивних проліферативних процесів.

Навпаки, у зразках непроліферуючої ФКХ показники відносної й питомої активності ММП-2 були нижчими в 3,5 і 2,4 рази, ніж в немалігнізованій тканині, і в середньому в 5,8 рази нижчими, ніж у випадку проліферуючої форми ФКХ.

У тканинах інтраканалікулярної фіброаденоми (ФБА) показники відносної й питомої активності ММП-2 були також нижчими в середньому в 1,4 рази, ніж у тканині без патології. В порівнянні із проліферуючою ФКХ і відносна, і питома активність ферменту знижувалася в середньому в 3 рази.

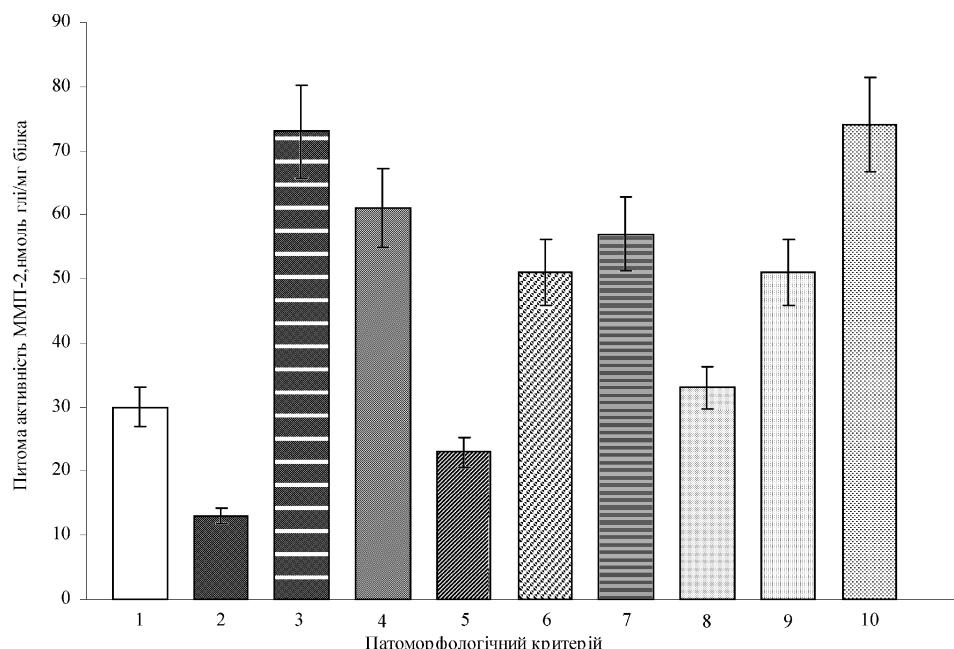


Рис. 1. Питома активність ММП-2 немалігнізованої та пухлинної тканини молочної залози

Примітки: 1. — немалігнізованана тканина молочної залози; 2 — фіброзно-кістозна хвороба непроліферуюча; 3 — фіброзно-кістозна хвороба проліферуюча; 4 — фіброзно-кістозна хвороба проліферуюча + папіломатоз; 5 — інтраканалікулярна ФБА; 6 — периканалікулярна ФБА; 7 — доброкісна листовидна пухлина; 8 — високодиференційована форма інфільтруючого протокового раку (І П Р); 9 — по-мірнодиференційована форма І П Р; 10 — низькодиференційована форма І П Р.

Імовірно, активність даного ферменту пригнічується його ендогенним інгібітором — ТІМР-2 або секреція ММР-2 при цих патологіях знижена у порівнянні з інтенсивно проліферуючими тканинами.

У тканинах інфільтруючого протокового раку молочної залози з різним ступенем диференціації пухлинних клітин спостерігається збільшення відносної і питомої активності ММР-2 в середньому вдвічі у порівнянні з тканинами без патології.

Нами встановлено, що зниження ступеня диференціації пухлинних клітин характеризується істотним зростанням відносної й питомої активності ММР-2. Цей факт можна пояснити його зв'язуванням з рецепторами вітронектину на поверхні клітин пухлини, що дозволяє регулювати ріст і диференціацію клітин, як було показано Turck J. з спів. [18] на клітинах нирок щурів. Крім того, можлива активація латентних форм цієї металопротеїнази під впливом ферментів, які секретуються клітинами сполучної тканини, залученими до процесу пухлиноутворення.

Слід зазначити, що високодиференційована форма інфільтруючого протокового раку характеризується зниженням активності ММР-2 у порівнянні як з немалігнізованими тканинами, так і з іншими формами злоякісних новоутворень.

У випадку низькодиференційованої форми ІПР активність досліджуваного ферменту в тканині була дещо вищою, ніж у тканинах проліферуючої ФКХ.

В табл. 1 наведені результати порівняльного аналізу активності ММР-2 в тканинах неураженої молочної залози та в зразках добробоякісних і злоякісних новоутворень у жінок різного віку.

В немалігнізований тканині молочної залози у жінок похилого віку відносна активність ММР-2 збільшувалась в 1,5–2,0 рази у порівнянні з активністю ферменту у немалігнізований тканині молочної залози жінок репродуктивного віку. Аналогічні дані були отримані щодо питомої активності ферменту, максимальні показники якої були у жінок похилого віку (більше 70 років).

В порівнянні з показниками немалігнізованої тканини у добробоякісних новоутвореннях молочної залози відносна та питома активність ММР-2 була вищою в 2,9 і 3,6 рази тільки у жінок віком від 41 до 50 років, а в інших вікових групах — вірогідно нижчою.

За наявності злоякісного процесу в межах однієї вікової групи активність ферменту практично не відрізняється від показників тканини без патології, але була в 2 рази вищою у жінок віком від 51 до 60 років.

У межах однієї вікової групи (41–50 років) активність ММР-2 в тканинах молочної залози максимальна за наявності добробоякісних пухлин. У жінок у віці від 51–70 років відносна й питома активність досліджуваного ферменту різко зростає (в середньому в 6,6 рази) в тканинах злоякісних новоутворень у порівнянні з добробоякісними пухлинами.

Таблиця 1
Активність ММП-2 у тканинах молочної залози жінок різного віку

Вік	n	Концентрація білка (г білка /г тканини)	Відносна активність ММП-2 (мкмоль глі/мг тканини)	Питома активність ММП-2 (нмоль глі/мг білка)
Немалігнізована тканина молочної залози				
21-30	—	—	—	—
31-40	12	0,055±0,006	2,0 ± 0,18	40,0 ± 3,8
41-50	15	0,061±0,007	1,0 ± 0,09	31,0 ± 2,9
51-60	17	0,069±0,007	2,8 ± 0,26	13,0 ± 1,1
61-70	15	0,060±0,007	3,0 ± 0,28	55,0 ± 5,2
71 і більше	17	0,048±0,005	2,9 ± 0,27	68,0 ± 6,5
Доброякісні новоутворення				
21-30	13	0,074±0,007	0,4 ± 0,37	56,0 ± 5,4
31-40	22	0,098±0,008	2,0 ± 1,80	21,0 ± 1,9
41-50	55	0,076± 0,007	5,0 ± 0,47↑	73,0 ± 7,1 ↑
51-60	12	0,077± 0,007	0,9 ± 0,08↓	12,0 ± 1,0↓
61-70	10	0,070± 0,006	1,0 ± 0,98↓	17,0 ± 1,5↓
71 і більше	—	—	—	—
Злоякісні пухлини				
21-30	5	0,065±0,007	5,0 ± 0,47	75,0 ± 7,3
31-40	—	—	—	—
41-50	14	0,064±0,007	3,0 ± 0,28 ↑	54,0 ± 5,2 ↑
51-60	38	0,087±0,009	7,0 ± 0,67↑*	75,0 ± 7,2 ↑*
61-70	15	0,080±0,009	4,4 ± 0,41*	56,0 ± 5,4 *
71 і більше	8	0,080±0,009	4,0 ± 3,7	13,0 ± 1,1

Примітки: * — вірогідне збільшення активності ферменту за патології у порівнянні з немалігнізованою тканиною; ↑ — вірогідна різниця між показниками тканин злоякісних пухлин молочної залози і тканинами доброякісних новоутворень у жінок однієї вікової групи.

Висновки:

- За доброякісних новоутворень молочної залози найбільша активність матриксної металопротеїнази-2 спостерігається в інтенсивно проліферуючій тканині.

2. В тканинах інфільтруючої протокової форми раку молочної залози активність ферменту змінюється зворотнопропорційно ступеню диференціації пухлинних клітин.
3. Найбільша питома активність ММП-2 у жінок з доброкісними патологіями молочної залози виявлена у преклімактеричний період (41–50 років), а за наявності злоякісних пухлин — в клімактеричному віці (51–60 років).

Література

1. Солов'єва Н. И. Матриксные металлопротеиназы и их биологические функции // Биоорг. химия. — 1998. — Т. 24, № 4. — С. 245–255.
2. Хасигов З. П., Подобед О. В., Кюоева С. А. и др. Металлопротеиназы матрикса нормальных тканей человека // Биохимия. — 2001. — Т. 66, № 2. — С. 167–179.
3. Солов'єва Н. И. Основные металлопротеиназы соединительно-тканного матрикса // Биоорг. химия. — 1994. — Т. 20, № 2. — С. 143–152.
4. Purification of progelatinase A and B by continuous-elution electrophoresis / A. G. Remacle, E. N. Baramova, U. H. Weidle, H. W. Krell, J. M. Foidart // Proteins. Purif. — 1995. — Vol. 6, N 4. — P. 417–422.
5. Schmalzfeldt B., Prechtel D., Harting K. et all. Increased expression of matrix metalloproteinases (mmp)- 2, (mmp)- 9, and the urokinase-type plasminogen activator is associated with progression from benign to advanced ovarian cancer // Clin. Cancer Res. — 2001. — Vol. 7, N 8. — P. 2396–2404.
6. Bode W., Maskos K. Structural basis of the matrix metalloproteinases and their physiological inhibitors, the tissue inhibitors of metalloproteinases // Biol. Chem. — 2003. — Vol. 268, N 19. — P. 863–872.
7. Miyazaki K., Funahashi K., Numata Y. et all. Purification and characterization of a two-chain form of tissue inhibitor of metalloproteinases (TIMP) type 2 and a low molecular weight TIMP-like protein // J Biol. Chem. — 1993. — Vol. 364, N 6. — P. 14387–14393.
8. Луценко С. В., Кисилев С. М., Северин С. Е. Молекулярные механизмы опухолевого ангиогенеза // Биохимия. — 2003. — Т. 68, № 3. — С. 349–365.
9. The influence of MMP-14, TIMP-2 and MMP-2 expression on breast cancer prognosis / B. Tetu, J. Brisson, C. S. Wang, H. Lapointe // Breast Cancer Res. — 2006. — Vol. 8, N 3. — P. R28.
10. Matrix metalloproteinase-2 concentrations in squamous cell carcinoma of the head and neck and its clinical significance / R. Kawata, T. Shinomiya, N. Yasuda, H. Takenaka, Y. Murakami // Nippon Jibinkoka Gakkai Kaiho. — 1996. — Vol. 99, N 2. — P. 299–305.
11. Pjulson R., Pignatelli M., Stetler-Stevenson W. G. Stromal expression of 72-kDa typeIV collagenase (MMP-2) and TIMP-2 mRNAs in colorectal neoplasia // Am. J. Pathol. — 1992. — N 141. — P. 389–396.
12. Allgayer H., Babic R., Beyer B. C. et all Prognostic relevance of MMP-2 (72-kDa collagenase IV) in gastric cancer // Oncology. — 1998. — Vol. 55, N 2. — P. 152–160.
13. Ray J. M., Stetler-Stevenson W. G. Gelatinase A activity directly modulates melanoma cell adhesion and spreading // EMBO J. — 1995. — Vol. 14, N 5. — P. 908–917.
14. Всесвітня Організація Здравоохранення // Матеріали єжегодних отчетов. — С.Пб., 1981. — 286 с.
15. Bradshaw R. S., et all. // Proc. Natl. Acad. Sci USA. — 1969. — Vol. 63. — P. 1389–1394.
16. Protein measurement with the Folin phenol reagent / O. H. Lowry, N. I. Rosenbrough, A. Z. Fan, R. J. Randol // J. Biol. Chem. — 1951. — Vol. 193. — P. 265–275.
17. Рокицкий П. Ф. Біологіческая статистика. — Минск: Вышп. Школа. — 1967. — 326 с.

18. Turck J., Pollock A. S., Lee L. K. et all. Matrix Metalloproteinase-2 (Gelatinase A) Regulates Glomerular Mesangial Cell Proliferation and Differentiation // J Biol. Chem. — 1996. — Vol. 271, N 25. — P. 15074–15083.

Н. В. Мотрук¹, И. Л. Вовчук²

Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова,

¹ кафедра физиологии человека и животных,

² кафедра биохимии,

ул. Дворянская 2, Одесса, 65026, Украина. Тел: (0482) 68-78-75 e-mail: irvov@mail.ru

АКТИВНОСТЬ МАТРИКСНОЙ МЕТАЛЛОПРОТЕИНАЗЫ-2 В ТКАНЯХ ДОБРОКАЧЕСТВЕННЫХ И ЗЛОКАЧЕСТВЕННЫХ НОВООБРАЗОВАНИЙ МОЛОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

Резюме

Исследована активность матриксной металлопротеиназы-2 (ММП-2) в тканях доброкачественных и злокачественных новообразований молочной железы. Установлено увеличение активности ММП-2 при наличии опухолевого процесса. В тканях доброкачественных новообразований повышение активности фермента прямо пропорционально пролиферативному потенциальну клеток опухоли молочной железы, а в тканях злокачественных новообразований — обратнопропорционально степени дифференциации опухолевых клеток. Установлены возрастные особенности активности ММП-2 в немалигнозированной ткани молочной железы и при наличии доброкачественного и злокачественного процесса.

Ключевые слова: матриксная металлопротеиназа-2, молочная железа, опухоль.

N. V. Motruk¹, I. L. Vovchuk²

Odessa National I. I. Mechnikov University,

¹ Department of Human and Animal Physiology,

² Department of Biochemistry,

Dvoryanskaya St., 2, Odessa, 65026, Ukraine. Tel: (0482) 68-78-75, e-mail: irvov@mail.ru

ACTIVITY OF MATRIX METALLOPROTEINASE-2 IN THE TISSUE OF BENIGNANT AND MALIGNANT BREAST TUMORS

Summary

The subject of investigation was metalloproteinases activity in the matrix of breast tissues with benignant and malignant pathology. It has been established that MMP-2 activity increases at tumor process. At the presence of benignant pathology in the breast tissue the enzyme activity changes depending on the proliferating potential of tumor cells, while in malignant tumors the activity is inversely proportional to the level of tumor cells differentiation. Age differences in MMP-2 activity were shown in the non-pathologic breast tissue and at the benignant and malignant tumors.

Keywords: matrix metalloproteinase-2, mamalian gland, tumor.

БОТАНІКА,
ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



УДК 581.9 (477.74)

О. Ю. Бондаренко, біолог, Т. В. Васильєва, канд. біол. наук, доц.
Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова, біологічний факультет,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

ОСОБЛИВОСТІ ФЛОРИ СОСНОВИХ НАСАДЖЕНЬ У ПОНИЗЗІ МЕЖИРІЧЧЯ ДНІСТЕР – ТИЛІГУЛ

В результаті флористичних досліджень степових схилів пониззя межиріччя Дністер – Тилігул на території Одеського геоботанічного округу злакових і полиново-злакових степів, засолених лук, солончаків та рослинності карбонатних відслонень в межах Одеської області, які у фітомеліоративних цілях були засаджені соснами *Pinus sylvestris* L. (сосна звичайна) та *Pinus pallasiana* D. Don. (сосна Палласова), було визначено 265 видів рослин з 194 родів, 56 родин. Наведено детальний аналіз їх життєвих форм, екобіоморф, ценотипової приуроченості, господарської цінності. Аналіз синантропних видів показав переважання апофітів. Виявлено 16 інвазійних видів з 15 родів та 7 родин. Більшість з них — трав'янисті моно- та полікарпики.

Ключові слова: флора, аналіз, особливості, степові схили, соснові насадження.

Вступ

Більшість сучасних деревно-чагарникових насаджень Одеського геоботанічного округу мають антропогенне походження. Природна дендрофлора представлена лише ділянками лісів в заплавах великих річок регіону та чагарниковими степовими ценозами родів *Caragana* Fabr. (карагана), *Crataegus* L. (глід), *Rosa* L. (шипшина) та ін. [1, 2]. Північніше лінії Роздільна — Березівка (межа Одеського геоботанічного округу) у балках появляються природні степові дубрави з *Quercus robur* L. (дуб звичайний) та *Acer tataricum* L. (клен татарський) і степових чагарників [2]. Однак, у доісторичний час дендрофлора півдня України була більш багатою [1].

Лісові насадження в Степу — це флорокомплекси, яким властиві особливі взаємовідносини корінної рослинності та деревних культур. На початку ХХ ст. їм приділяли увагу В. Г. Танфільєв, Г. М. Висоцький, І. К. Пачоський та інші, у другій половині ХХ ст. — Є. М. Лавренко, М. І. Котов та інші. [3]. Велика роль у виборі деревно-чагарниковых видів регіону і їх акліматизації належить Одеському ботанічному саду, створеному у 1819 р. Я. Десметом [4].

У посушливих умовах Степу трав'янисті види є конкурентами для молодих насаджень. Однак, і деревно-чагарниковий ярус завда-

ки мезофітизації і затіненню пригнічує і збіднює корінну рослинність. Насадження без чагарників мають більшу частку степових видів [5]. Тому, чагарники як складова насаджень необхідні для перетворення степових умов в лісові [6]. В результаті численних досліджень виявлено види, найбільш придатні для створення лісової насаджені у Степу, зокрема, для еродованих схилів півдня України серед яких — *Pinus sylvestris* [6, 7].

В пониззі межиріччя Дністер — Тилігул пошкодження рослинного покриву антропогенними (випас, рекреація тощо) та природними (ерозія на схилах, зсуви явища) чинниками проявляються досить чітко. Так, на степових ділянках відбуваються регресивні зміни — збільшується частка тим'янників, розповсюджуються петрофітні, ерозіофітні види, бур'яни [8, 9]. Для зменшення масштабів зсуvin степові схили регіону у 60-і роки частково були заліснені.

Степова флора межиріччя Дністер — Тилігул розцінюється як унікальна, оскільки поєднує риси двох флорокомплексів: молодого кальцефільного, характерного для території західніше р. Дністер, та давнього — силікофільного, який розміщується між річками Буг та Дніпро [10].

Метою роботи стало проведення систематичного аналізу, вивчення екобіоморфологічної структури, встановлення господарської цінності та визначення ступеня синантропізації флористичного складу степових схилів пониззя межиріччя Дністер — Тилігул, які з фітомеліоративною метою були засаджені сосновими *Pinus sylvestris* та *Pinus pallasiana*.

Матеріали і методи

Територія проведеного дослідження характеризується помірно-теплим кліматом із жарким посушливим літом та малосніжною зимою. Вегетаційний період триває 205–215 днів. Середньорічна кількість опадів становить 300–400 мм. Найбільш розповсюдженими ґрунтами в обстеженому регіоні є темно-каштанові і південні чорноземи, менше представлені солонцоваті ґрунти [8, 11].

Дослідження проводили на території Одеського геоботанічного округу злакових і полиново-злакових степів, засолених лук, солончаків та рослинності карбонатних відслонень, в межах Одеської області [12]. Флору соснових насаджень вивчали маршрутним методом протягом вегетаційного періоду у 2002–2005 рр. в околицях сіл Шеметово (р. Свинна), Нижній Куяльник, Іванівка (р. Великий Куяльник), Капітанівка (р. Балай), Алтестово, Єгорівка, Чеботарівка (Хаджибейський лиман), Копаклієво, Сербка.

Визначення видів і уточнення їх синоніміки проводили за [13, 14]. Ценотичну приуроченість аналізували згідно визначенням, прийнятим у багатотомному виданні "Екофлора України" [15]. Біоморфологію аналізували за І. Г. Серебряковим [16]. Гідроморфи визначали за [15]. Розподіл знайдених синантропних видів на

Особливості флори соснових насаджень у пониззі межиріччя Дністер-Тилігул

фракції здійснювали за В. В. Протопоповою [17]. Господарську характеристику видів оцінювали за довідником [18].

Адміністративні назви наведені згідно з топографічною картою Одеської області [20]. Поняття "дендрофлора" вживали за визначенням М. А. Кохна [19].

Одержані результати та їх обговорення

Обстежені насадження оцінені за віком нами за схемою О. Л. Бельгарда [21] як такі, що знаходяться між двома стадіями розвитку штучних насаджень — до змикання насаджень та в період їх найбільшого змикання, незважаючи на їх вік. Спонтанного зрідження насаджень ми не спостерігали; відбувалося лише часткове зрідження під впливом пожеж, випасу, вирубування.

Систематичний аналіз флори соснових насаджень виявив присутність тут видів лише двох відділів — *Magnoliophyta* (дводольні) та *Pinophyta* (голонасінні) (табл. 1). Отримані пропорції флори (1,0 : 3,3 : 4,7) свідчать про збіднення флористичного складу насаджень, оскільки суттєво відрізняються від пропорцій, встановлених для флори геокомплексів плавнево-літорального ландшафту Причорномор'я (1,0 : 4,1 : 11,5) [22] та синантропної флори України (1,0 : 5,4 : 13,4) [17], однак, вони подібні до пропорцій степової флори (1,0 : 5,0 : 8,0) [23]. Частка однодольних у насадженнях (співвідношення однодольних до дводольних — 1,0 : 6,7) більша, ніж у флорі України (1,0 : 4,3) [13].

Таблиця 1
**Систематичний розподіл видів соснових насаджень межиріччя
Дністер — Тилігул**

Відділ і клас	Загальна кількість					
	Родин		Родів		Видів	
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
<i>Magnoliophyta</i>	53	94,74	183	98,40	261	98,49
<i>Liliopsida</i>	7	12,28	26	14,00	34	12,83
<i>Magnoliopsida</i>	46	82,46	157	84,40	227	85,66
<i>Pinophyta</i>	3	2,36	3	1,60	4	1,51
<i>Pinopsida</i>	2	3,51	2	1,07	3	1,13
<i>Gnetopsida</i>	1	1,75	1	0,53	1	0,38
Загалом	56	100,00	186	100,00	265	100,00

Домінування родини *Asteraceae* Dumort. (Айстрові) у флорі соснових насаджень є типовим для природної та синантропної флор України, а також — для всієї Середньоєвропейської флористичної області [24]. Однак, високе положення за кількістю видів родини *Fabaceae* Lindl. (Бобові) наближує вивчену флору до флори Середземноморської області.

Різниця в положенні родини *Poaceae* Barnhart (Тонконогові) серед провідних родин соснових ділянок (четверте місце) і у спект-

рах природної та синантропної флор України, а також у флорі Північно-Західного Причорномор'я (друге місце), характеризує соснові насадження як особливий флорокомплекс степової зони України зі своєрідним флористичним складом. Про синантропізацію насаджень свідчить значна частка видів родини *Brassicaceae* Burnett (Капустяні). Від флори Північно-Західного Причорномор'я флора сосняків відрізняється відсутністю серед провідних родин *Caryophyllaceae* Juss. (Гвоздичні), *Chenopodiaceae* Vent. (Лободові), *Liliaceae* Juss. (Лілійні), *Cyperaceae* Juss. (Осокові) [13, 17, 22, 23].

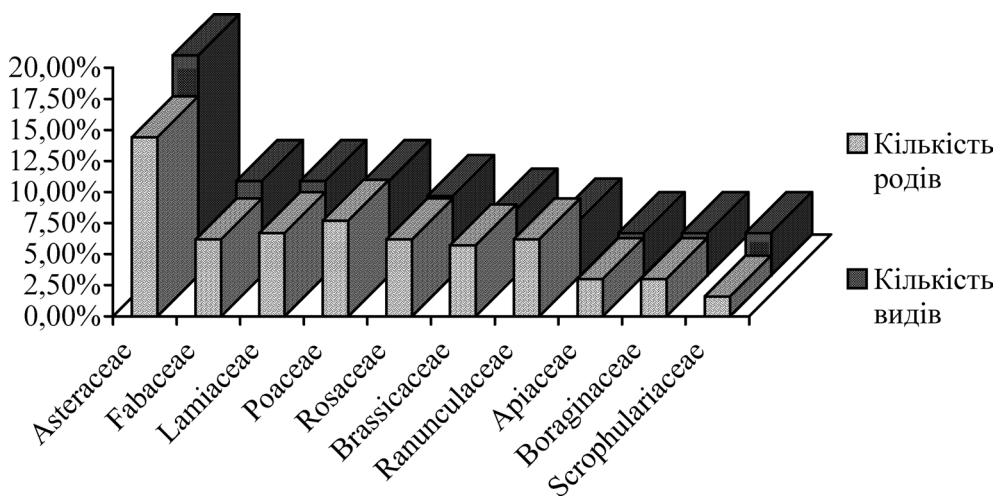


Рис. 1. Провідні родини досліджених соснових насаджень

Аналіз провідних, за кількістю видів, родів у флорі насаджень показав домінування родів *Potentilla* L. (перстач), *Centaurea* (волошка) (у природній флорі України він займає третє місце) та *Allium* L. (цибуля) (у природній флорі України входить до десяти провідних родів, але займає лише дев'яте місце), які мають по 5 видів (2,6%). Також домінують роди *Artemisia* (полин), *Astragalus* (астрагал), *Linum* (льон), *Medicago* (люцерна), *Salvia* (шавлія), *Veronica* (вероніка), *Viola* (фіалка) — вони мають по 4 види (2,1%). Загалом, провідні роди об'єднують 22,2% видів соснових насаджень. Склад провідних родів обстеженої флори більш подібний до спектру флори України — спільними є 4 роди [17]. Із синантропної флори України виявлено лише 2 роди.

Розподіл біоморф знайдених видів дозволив виявити, що у флорі насаджень частка трав'янистих полікарпиків майже на 6% більша, а частка однорічників — майже на 11% менша від аналогічних показників флори Північно-Західного Причорномор'я [23] (рис. 2). Трав'янисті багаторічники домінують і у флорі України в цілому [13]. Серед деревних форм у районі дослідження виявлено: 4,6% дерев, 3,8% чагарників та 3,0% напівчагарників.

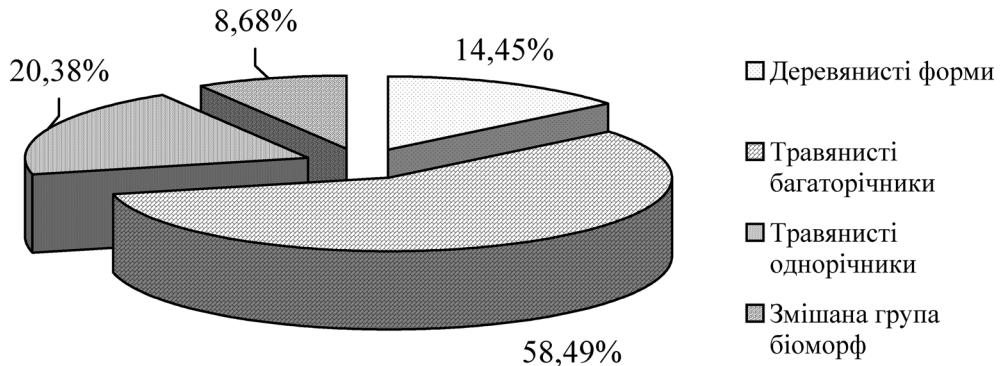


Рис. 2. Розподіл біоморф видів соснових насаджень

Рис. 2. Розподіл біоморф видів соснових насаджень

Панування однорічників є рисою синантропної флори України [17], тому можемо відзначити, що флора соснових насаджень є менш синантропізованою, ніж, наприклад, флора полезахисних смуг Лівобережного Степу України [5].

У дослідженій флорі найбільше ксеромезофітів (види сухуватих лісо-лучних екотопів з помірним промочуванням кореневмісного шару опадами і талими водами) — 37,0% [15]. На другому місці — ксерофіти (види сухих степових екотопів з дуже незначним промочуванням кореневмісного шару ґрунту) — 24,9% [15]. Мезоксерофіти становлять 21,1%, мезофіти — 16,2%, гігромезофіти — лише 0,8% загальної кількості видів. Загалом же, види, які тяжіють до сухих місцевростань (ксерофіти та мезоксерофіти), нараховують 46,0%; види вологих місцевростань (мезофіти, ксеромезофіти, гігромезофіти) — переважають і складають майже 54,0% оглянутої флори, що відповідає даним літератури про мезофітизацію умов існування у насадженнях [5].

Аналіз видів соснових насаджень за відношенням до освітленості, яка є одним з лімітуючих екологічних факторів поширення видів [15], засвідчив, що і після створення насаджень залишається багато видів, приурочених до відкритих місцевростань: 78% зареєстрованих видів притаманні відкритим місцям і витримують затінення до 40%. Набагато менше виявлено сциогеліофітів (блізько 20%), які здатні зростати у затіненні.

Оскільки досліджені насадження були створені на степових ділянках, закономірно, що значна частка видів тут є компонентами степових ценозів (табл. 2). Ці види складають 11,1% всіх видів степової флороценоекологічної групи України, яка становить 18,5% флори України загалом і є провідною [13].

Домінуючими за кількістю видів є також лучна та чагарникова ценотичні групи. Види, які пов'язані із дерев'янисто-чагарниковими насадженнями (лісові, чагарникові, узлісні), в сумі становлять

17,7%. Види, які є складовими флори трансформованих ділянок (вигонів, рудеральні, синантропні, сегетальні) загалом складають 17,0% визначених видів. Отримані результати подібні до таких для флори полезахисних насаджень Степу, оскільки трав'янистий покрив тут формується в результаті пристосування степових, лучних, бур'яністо-лісових та ін. видів до специфічних лісових умов: більшої зволоженості ґрунту та меншої освітленості. Оскільки ці екологічні характеристики є своєрідними лімітуючими факторами, то у штучних лісах залишаються лише толерантні до них види, а також є високою частка бур'янів [5, 25]. Наші попередні дослідження полезахисних смуг межиріччя Дністер — Тилігул також підтверджують ці дані.

Таблиця 2
Видовий склад ценозів у пониззі межиріччя Дністер — Тилігул

Тип ценозів	Кількість видів	
	Абс. число	%
Степовий	94	35,47
Лучний	34	12,83
Чагарникові	23	8,68
Синантропний	21	7,93
Відслонень	17	6,42
Лісовий	16	6,04
Петрофітні	16	6,04
Рудеральний	12	4,53
Псаммофітний	11	4,15
Узлісний	8	3,02
Вигонів	7	2,64
Сегетальний	5	1,89
Культурний	4	1,51
Прибережний	1	0,38
Загалом	265	100,0

Згідно з даними літератури, 75,85% видів, знайдених нами у соснових насадженнях, мають господарське значення. Лікарські рослини є найбільшою групою (39,3%), багато медоносів (29,4%), кормових (29,1%) та декоративних (28,3%) видів. На п'ятому місці за кількістю видів знаходитьться група бур'янів (блізько третини визначених нами видів). Більшість їх знайдено у насадженнях, які близькі до населених пунктів (сосняки в околицях сел Палієве, Алтестове). Відмічено високу частку отруйних видів — 10,9% (у флорі України їх більше — 12,0%) [13]. Інші групи господарсько цінних рослин (харчові, ефіроолійні, жироолійні тощо) становлять від 14,3% до 1,1% знайдених видів.

У соснових масивах виявлено 106 синантропних видів. Порівняно із синантропною флорою України [17], тут, внаслідок збільшення загальної кількості апофітів (їх 54,7%), збільшується і їх кількість у всіх групах за показниками адаптаційної здатності

(рис. 3). Серед інших груп апофітів має місце лише незначне переважання геміапофітів — їх на 4% більше, ніж видів інших груп.

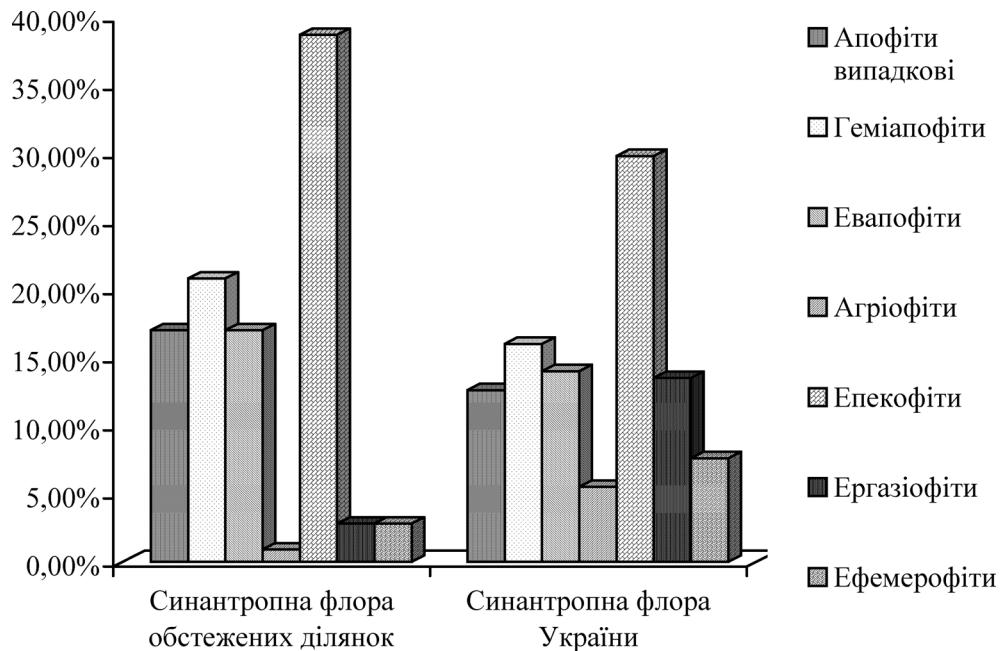


Рис. 3. Розподіл синантропних видів у соснових насадженнях та у флорі України

Серед адвентів домінують епекофіти, які, зазвичай, натурализуються на повністю трансформованих ділянках — їх 38,7% загальної кількості визначених заносних видів. Ця ж група презентує 85,4% адвентів досліджених насаджень. Інші групи представлені меншою часткою видів — 0,9–2,8%. В цілому, синантропні види соснових насаджень складають 16,1% заносних видів степової частини України та 9,4% видів синантропної флори України загалом [17].

В останній час важливого значення набуває інформація про інвазійні види [26]. Нами знайдено 16 таких видів з 15 родів і 7 родин. Більшість з них — трав'янисті моно- та полікарпики. Через інтродукційну здатність (вид може поширюватися за межі ділянок, де він був інтродуктований) за певних умов ці види є загрозою для природної флори [27].

В обстежених насадженнях знайдено лише 5 видів деревних рослин, а саме *Cotinus coggygria* Scop. (скумпія звичайна), *Robinia pseudoacacia* L. (робінія звичайна), *Gleditsia triacanthos* L. (гледичія колюча), *Malus sylvestris* Mill. (яблуня домашня), *Ligustrum vulgare* L. (бирючина звичайна), які рекомендовано для полезахисних лісових смуг Півдня України [7].

У соснових насадженнях визначено декілька типів антропопресингу на рослинний покрив. Найбільшої шкоди завдає рекреація, основною ознакою якої є витоптування, а також пожежі, що спричиняються недбалістю людей. У місцях, де соснові насадження межують із населеними пунктами, дерева часто мають сліди вирубування, характерного для передноворічних свят. В останній час стала помітною тенденція знищенння деревно-чагарниковых посадок для обігріву домівок, що особливо помітно в околицях с. Палієве (Хаджибейський лиман).

Таким чином, флора сосняків є унікальним утворенням для степової зони України. Порівняно із флорою природних степових схилів, флора соснових насаджень є збідненою — вона позбавлена видів, не здатних пристосуватися до новостворених умов (мезофітизації, затінення тощо). Вона відрізняється і від флори звичайних лісосмуг регіону, де, за нашими попередніми даними, значну роль відіграють бур'яни.

Висновки

1. Спектр провідних родів досліджуваної флори дуже подібний до спектра провідних родів у флорі України в цілому.
2. Флора соснових схилів за систематичним складом є збідненою. Відмічено меншу, ніж у флорі України, частку однодольних видів.
3. На обстежених ділянках переважають багаторічники, в той час як для лісосмуг степової зони більш характерне переважання однорічників. Підвищена частка деревно-чагарниковых рослин пояснюється штучним залісненням степових схилів.
4. У соснових насадженнях за посушливих умов Степу широкого розповсюдження набули види мезофітної фракції, їх майже 54%. Близько 78% видів притаманні відкритим місцям, затінення витримують 20% видів.
5. Близько 40% видів флори соснових насаджень є синантропними. Досліджена флора включає широкий спектр господарсько-цінних груп, відмічається значна частка бур'янів та отруйних видів.
6. Фітомеліоративні насадження з *Pinus sylvestris* та *Pinus pallasiana* поєднують риси природної (високе положення родин *Fabaceae*, *Rosaceae* та ін.) та синантропної (високе положення родини *Brassicaceae*) флор України.

Література

1. Ткаченко В. С., Артюшенко О. Т. Ретроспекція та прогноз змін степів півдня УРСР під впливом іригації // Укр. ботан. журн. — 1984. — Т. 41, № 4. — С. 1–5.
2. Посохов П. П. Особливості складу дібров Одеської області // Укр. ботан. журн. — 1965. — Т. XXII, № 3. — С. 60–67.

Особливості флори соснових насаджень у пониззі межиріччя Дністер-Тилігул

3. Афанасьев Д. Я. Наслідки та перспективи геоботанічних досліджень на Україні // Укр. ботан. журн. — 1947. — Т. IV, № 3 — 4. — С. 50–62.
4. Білоус І. І., Білоус Ір. І. Ботанічні сади — перші наукові центри плодового та декоративного садівництва на Україні // Укр. ботан. журн. — 1978. — Т. XXXV, № 2. — С. 204–211.
5. Єрмоленко К. Д. Еколого-фітоценологічний склад дикої флори полезахисних лісових насаджень Лівобережного Степу УРСР // Укр. ботан. журн. — 1960. — Т. XVII, № 4. — С. 54–61.
6. Сідельник М. А. Деякі зауваження щодо створення стійких лісонасаджень в Степу // Укр. ботан. журн. — 1954. — Т. XI, № 1. — С. 32–39.
7. Котов М. І., Гринь Ф. О. Добір деревних та чагарниковых порід для полезахисних лісових смуг Української РСР // Укр. ботан. журн. — 1953. — Т. X, № 1. — С. 3–22.
8. Крицкая Л. И. Флора степей и известняковых обнажений Правобережной злаковой степи. Автореф. дис... канд. биол. наук. — К., 1987. — С. 3–4.
9. Шеляг-Сосонко Ю. Р., Костильов О. В. Степова рослинність схилів Тилігульського лиману // Укр. ботан. журн. — 1981. — Т. XXXVIII, № 4. — С. 10–13.
10. Костильов О. В. Степові ділянки Правобережного Причорномор'я, що заслуговують на охорону // Укр. ботан. журн. — 1983. — Т. XL, № 1. — С. 93–97.
11. Природа Одесской области. Ресурсы, их рациональное использование и охрана. — К. — О.: Высшая школа, 1979. — 144 с.
12. Дідух Я. П., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Геоботанічне районування України та суміжних територій // Укр. ботан. журн. — 2003. — Т. 60, № 1. — С. 6–17.
13. Определитель высших растений Украины. — К.: Наук. думка, 1987. — 548 с.
14. Mosyakin S. L., Fedorovichuk M. M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclature Checklist. — Kiev, 1999. — 345 p.
15. Екофлора України. — Т. 1. — К.: Фітосоціоцентр, 2000. — С. 7–63.
16. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений — М.: Высшая школа, 1962. — 378 с.
17. Протопопова В. В. Синантропная флора Украины и пути её развития. — К.: Наук. думка, 1991. — 204 с.
18. Лукьянчук И. И., Попова Е. Н., Юргелайтис Н. Г. Дикорастущая полезная флора Юга Украины // Справочник. — О., 1996. — 110 с.
19. Кохно М. А. Каталог дендрофлори України. — К.: Фітосоціоцентр, 2001. — 72 с.
20. Топографическая карта. Украина. Одесская обл. — К.: Аспект, 1992.
21. Бельгард О. Л. Комплексне дослідження штучних лісів степової зони Української РСР // Бот. журн. АН УРСР. — 1953. — Т. 10, № 4. — С. 48–55.
22. Дубына Д. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Плавни Причерноморья. — К.: Наук. думка, 1989. — 272 с.
23. Тихомиров Ф. К., Демченко Н. И. Систематический, биоморфологический и экологогеографический анализ флоры северо-западного Причерноморья // Исследование флоры северо-западного Причерноморья. Сб. научн. трудов Одесского с/х института. — О., 1975. — Вып. 2. — С. 3–12.
24. Толмачёв А. И. Введение в географию растений. — Ленинград: Изд-во ЛГУ им. А. А. Жданова, 1974. — 245 с.
25. Альбицька М. О. Особливості травостою штучних лісів степової зони УРСР // Укр. ботан. журн. — 1960. — Т. XVII, № 2. — С. 61–70.
26. Протопопова В. В., Мосякін С. Л., Шевера М. В. Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманіттю: сучасний стан і завдання на майбутнє. — К.: Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, 2002. — 32 с.
27. Колісниченко О. М. Здатність інтродукованих деревних рослин до інвазій // Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. — 2005. — № 8. — С. 27–30.

Е. Ю. Бондаренко, Т. В. Васильева

Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина

**ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ В НИЗОВЬЯХ
МЕЖДУРЕЧЬЯ ДНЕСТР — ТИЛИГУЛ**

Резюме

В результате флористических исследований степных склонов низовий между-речья Днестр — Тилигул на территории Одесского геоботанического округа в пределах Одесской области, которые в фитомелиоративных целях были засажены соснами *Pinus sylvestris* та *Pinus pallasiana*, было определено 265 видов растений из 186 родов, 56 семейств. Приведён подробный анализ их жизненных форм, экобиоморф, ценотической принадлежности, хозяйственной ценности. Анализ синантропных видов показал преобладание апофитов. Выявлено 16 инвазионных видов из 15 родов и 7 семейств. Среди них преобладают травянистые моно- и поликарпики.

Ключевые слова: флора, анализ, особенности, степные склоны, сосновые насаждения.

O. Yu. Bondarenko, T. V. Vasyljeva

Odessa National I. I. Mechnikov University, Botany Department,
Dvoryanska Str., 2, Odessa, 65026, Ukraine

**PECULIARITY OF PINE PLANTING FLORA IN THE LOWER
DNIESTR-THILIGUL**

Summary

As a result of floristic investigations of the steppe slopes between two rivers Dniestr — Thiligul at the territory of Odessa geobotanical region of the cereals and wormwood-cereal steppes, saline meadows, alkali soiland carbon sediments in bounds of Odessa region where with *Pinus sylvestris* and *Pinus pallasiana* D.Don were planted as phytomiliarational trees, 265 species from 194 genera, 56 families have been identified. The detailed analysis of their life-forms, ecobiomorphes, cenoses, economic value is given. Synanthropic species analysis as showed the prevalence of apofits. 16 invasive species from 15 genera and 5 families were revealed. Among them 15 are grassy mono- and policarpics. And only one species *Elaeagnus angustifolia* L. is tree — shrub.

Keywords: flora, analysis, peculiarities, steppe slopes, pine plantations.

УДК 582.29:502.72

Ю. С. Назарчук

Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова, ПНДЛ-5,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна,
E-mail: bio_july@hotmail.com

ЛИШАЙНИКИ ЗАКАЗНИКА "ПЕТРІВСЬКИЙ"

Викладені результати дослідження ліхенофлори заказника "Петрівський" (Одеська обл.). Ідентифіковано 41 вид лишайників, які належать до 14 родин та 28 родів. Новими для північно-західного Причорномор'я є 15 видів, а для степової зони України — 2 види лишайників. Проаналізовано розподіл лишайників за типами субстрату.

Ключові слова: лишайники, заказник "Петрівський".

Проблема збереження біорізноманіття є однією з глобальних через антропогенний прес, що збільшується. Для збереження типових ландшафтів, рослинності, рідкісних видів тварин та рослин сформована мережа природно-заповідних об'єктів. Ліхенофлора багатьох заповідних територій України донині вивчена слабко і нерівномірно. Інвентаризація видового складу лишайників більшості заповідних територій далека від завершення, а на деяких, переважно в заказниках, ще й не розпочиналася [1]. Не є винятком і природно-заповідні об'єкти північно-західного Причорномор'я, інформація про ліхенофлору яких наявна лише для території Дунайського біосферного заповідника [2].

Загальнозоологічний заказник загальнодержавного значення "Петрівський" (організований відповідно до постанови Ради Міністрів Української РСР від 28 жовтня 1974 р., № 500) займає площу 340 га і розташований неширокою смugoю на схилах річки Балай на відстані 4 км західніше Тилігульського лиману біля с. Петрівка Одеської області. Територія заказника — це штучно створений ліс з насадженнями *Fraxinus excelsior* L., *Quercus robur* L., *Gleditschia triocanthos* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Chamaecyparis* sp. та ін. У підліску переважають *Cotinus coggygria* Scop., *Rosa* sp. та *Cerasus fruticosa* (Pall.) Woron., які створюють густі зарості. Кострицево-ковилові ценози із невеликою кількістю ксерофітного різновидів та ксерофітними напівчагарничками (наприклад, *Kochia prostrata* L.) зустрічаються на території заказника на підвищених ділянках лише невеликими плямами.

Мета роботи полягала у виявленні особливостей ліхенофлори заказника "Петрівський". До завдань роботи входило: визначення видового складу ліхенофлори, проведення таксономічного та еколо-го-субстратного аналізу.

Матеріали і методи

Об'ектом дослідження була флора лишайників загальнозоологічного заказника "Петрівський".

Обстеження території проводили експедиційно-маршрутним методом 12 — 14 липня 2005 р. Лишайники збирали з різних субстратів: кори форофітів, напівчагарничків, рослинних решток, вапняків та ґрунтових прошарків між вапняками.

Визначення видів провадили за допомогою ряду визначників [3–10]. Список лишайників складено за "The second checklist of lichen forming, lichenicolous and allied fungi of Ukraine" [11]. Зразки видів зберігаються у гербарії кафедри ботаніки Одеського національного університету ім. І. І. Мечникова (MSUD).

Результати та їх обговорення

В результаті ліхенологічних досліджень встановлено видовий склад лишайників заказника "Петрівський" (таблиця 1).

Таблиця 1
Розподіл лишайників заказника "Петрівський" по типах субстрату

№	Назва виду	<i>Quercus robur</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Gleditschia triocanthos</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i>	<i>Chamaecyparis</i> sp.	<i>Cerasus avium</i>	<i>Cerasus fruticosa</i>	<i>Rosa</i> sp.	<i>Kochia prostrata</i>	Рослинні рештки	Грунт	Вапник
1	* <i>Acrocordia conoidea</i> (Fr.) Körber												+
2	<i>Anaptychia ciliaris</i> (L.) A. Massal.	+											
3	* <i>Arthopyrenia persoonii</i> A. Massal.			+									
4	** <i>Arthothelium spectabile</i> (Flot.) Mass.	+											
5	<i>Aspicilia contorta</i> (Hoffm.) Kzempelh.												+
6	* <i>Bacidia bagliettoana</i> (A. Massal. et De Not.) Jatta										+	+	
7	* <i>Buellia epipolia</i> (Ach.) Mong.												+
8	* <i>Caloplaca cerinella</i> (Nyl.) Flagey	+											
9	* <i>Caloplaca cerinelloides</i> (Erichsen) Poelt									+			

Лишайники заказника "Петрівський"

Продовження таблиці 1

№	Назва виду	<i>Quercus robur</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Gleditschia triocanthos</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i>	<i>Chamaecyparis</i> sp.	<i>Cerasus avium</i>	<i>Cerasus fruticosa</i>	<i>Rosa</i> sp.	<i>Kochia prostrata</i>	Рослинні рептики	Грунт	Вапняк
10	<i>Caloplaca lactea</i> (A. Massal.) Zahlbr.												+
11	* <i>Caloplaca marmorata</i> (Bagl.) Jatta												+
12	<i>Caloplaca pyracea</i> (Ach.) Th. Fr.										+		
13	<i>Candelariella aurella</i> (Hoffm.) Zahlbr.												+
14	<i>Candelariella xanthostigma</i> (Ach.) Lettau					+							
15	* <i>Eopyrenula leucoplaca</i> (Wallr.) R.C. Harris			+	+								
16	<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.	+			+				+				
17	** <i>Hyperphyscia adglutinata</i> (Flörke) Mayrh. & Poelt					+							
18	* <i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Ach.				+				+				
19	* <i>Lecania erysibe</i> (Ach.) Mudd.												+
20	<i>Lecanora carpinea</i> (L.) Vain.	+	+	+					+				
21	<i>Lecanora dispersa</i> (Pers.) Sommerf.												+
22	<i>Lecanora hagenii</i> (Ach.) Ach.									+			
23	<i>Lecidella elaeochroma</i> (Ach.) Haszl.	+	+		+								
24	* <i>Melanelia subargentifera</i> (Nyl.) Essl.	+											
25	<i>Parmelia sulcata</i> T. Taylor	+							+	+			
26	<i>Phaeophyscia orbicularis</i> (Neck.) Moberg		+										
27	<i>Physcia adscendens</i> (Fr.) Oliv.		+			+	+	+					
28	* <i>Physcia aipolia</i> (Humb.) Furner		+										
29	<i>Physcia tenella</i> (Scop.) DC.	+											
30	<i>Physconia grisea</i> (Lam.) Zahlbr.	+											
31	<i>Pleurosticta acetabulum</i> (Neck.) Elix et Lumbsch	+							+				

Закінчення таблиці 1

№	Назва виду	<i>Quercus robur</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Glechischia triocanthos</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i>	<i>Chamaecyparis</i> sp.	<i>Cerasus avium</i>	<i>Cerasus fruiticosa</i>	<i>Rosa</i> sp.	<i>Kochia prostrata</i>	Рослинні рештки	Грунт	Вапник
32	* <i>Ramalina farinacea</i> (L.) Ach.	+							+				
33	<i>Rinodina pyrina</i> (Ach.) Arnold		+	+									
34	* <i>Scoliciosporum chlorococcum</i> (Stenh.) Vezda	+		+				+	+				
35	<i>Toninia sedifolia</i> (Scop.) Timdal											+	+
36	<i>Verrucaria fuscella</i> (Turner) Winch.												+
37	<i>Verrucaria muralis</i> Ach.												+
38	<i>Verrucaria nigrescens</i> Pers.												+
39	* <i>Verrucaria viridula</i> (Schrad.) Ach.												+
40	<i>Xanthoria parietina</i> (L.) Beltr.		+		+		+			+			
41	<i>Xanthoria polycarpa</i> (Hoffm.) Rieber		+		+			+					

П р и м і т к а: Зірочкою (*) позначені види лишайників, нові для північно-західного Причорномор'я, двома зірочками (**) — нові для степової зони України.

Виявлені лишайники представлені 5 порядками, 14 родинами, 28 родами. Провідними родинами є: Physciaceae (9 видів), Teloschistaceae (7 видів), Parmeliaceae та Lecanoraceae (по 5 видів). Серед родів провідне місце займають *Caloplaca* (5 видів), *Verrucaria* (4 види), *Lecanora* та *Physcia* (по 3 види). На формування видового складу ліхенофлори заказника значно впливають міграційні процеси, про що говорить кількість одновидових родів — 22 з 28.

Видовий склад лишайників, особливості їх поширення визначаються насамперед характером рослинності території [12]. Через те, що основним субстратом їх зростання у заказнику є кора форофітів, переважна кількість лишайників є епіфітами — 27 видів. Найбільша кількість видів виявлена у ясеневих гайках та посадках дуба (11 та 10 видів відповідно). Дуже цікавою виявилась знахідка *Arthothelium spectabile*, який досі був виявлений тільки у Закарпатті [11]. Ще один рідкісний вид — *Hyperphyscia adglutinata* — був зареєстрований у невеликому гайку *Chamaecyparis* sp., представники цього виду мешкали на корі дерев. Досі вказані лишайник був відомий у Закарпатті [11] та Криму [13, 14]. В Криму цей

Лишайники заказника "Петрівський"

вид був виявлений на деревах родини Cupressaceae, тому можна припустити, що він попав у заказник з завезеним посадковим матеріалом. Найбільш поширеними епіфітними видами у заказнику є *Lecanora carpinea*, *Physcia adscendens*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*, *Evernia prunastri*, *Parmelia sulcata*, *Lecidella elaeochroma*, *Xanthoria polycarpa*. Специфічними є угруповання лишайників, що зростають на степових напівчагарничках. Так, на *Kochia prostrata* були знайдені представники *Lecanora hagenii* та рідкісного для України виду *Caloplaca cerinelloides*, для якого досі були відомі місцезнаходження у Херсоні, Закарпатті та в Криму [2, 11, 15].

Вапнякові відслонення на території заказника невеликі, представлені лише поодинокими невеликими каменями, тому кількість епілітних видів (13) тут менша, ніж епіфітних. На вапняках зростали представники родів *Caloplaca*, *Verrucaria*, *Lecanora* та інші. Цікавими виявились знахідки *Acrocordia conoidea* — виду, який раніше був виявлений в Криму, на Лівобережному Поліссі, в Карпатах та в Тернопільській області [2, 7, 16], а також *Lecania erysibe* — виду, який був виявлений у Миколаївській області [2]. Звичайними для вапняків були *Aspicilia contorta*, *Candelariella aurella*, *Lecanora dispersa* та *Verrucaria nigrescens*, які присутні майже у всіх зразках та є широкопоширеними видами. На прошарках ґрунту між вапняками та на рослинних рештках зустрічалися представники видів *Toninia sedifolia*, *Bacidia bagliettoana* та *Caloplaca pyracea*.

Проведення інвентаризації природно-заповідного фонду передбає проведення інвентаризації ліхенофлори заповідних територій, особливо це стосується природоохоронних об'єктів рангу заказників, урочищ та парків садово-паркового мистецтва. Проведені дослідження ліхенофлори заказника "Петрівський" дозволили оцінити її сучасний стан: ідентифіковано 41 вид лишайників, з яких *Arthothelium spectabile* та *Hyperphyscia adglutinata* вперше виявлені у степовій зоні України. Взагалі ліхенофлора заказника досить бідна, що пояснюється відносно молодим віком деревних насаджень, а також незначною кількістю відслонень вапняків.

Висновки

В результаті дослідження ліхенофлори заказника "Петрівський" ідентифіковано 41 вид лишайників, які належать до 14 родин та 28 родів. Новими для північно-західного Причорномор'я є 15 видів, а для степової зони України — 2 види лишайників. У ліхенофлорі заказника переважають епіфітні види.

Автор висловлює щиру подяку д-ру біол. наук, зав. відділом ліхенології та бріології Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України Сергію Яковичу Кондратюку за допомогу та консультації на всіх етапах роботи.

Література

1. Кондратюк С. Я., Навроцька І. Л., Ходосовцев О. С. Сучасний стан вивченості лишайників на природно-заповідних територіях рівнинної частини України // Укр. ботан. журн. — 1998. — Т. 55, № 4. — С. 436–444.
2. Ходосовцев О. С. Лишайники причорноморських степів України. — К.: Фітосоціоцентр, 1999. — 236 с.
3. Кондратюк С. Я. Род *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr. // В кн.: Определитель лишайников России. — 2004. — Т. 9. — С. 302–323.
4. Кондратюк С. Я., Ходосовцев О. С., Окснер А. Н. Род *Caloplaca* Th. Fr. nom. cons. // В кн.: Определитель лишайников России. — 2004. — Т. 9. — С. 38–235.
5. Макаревич М. Ф. Род *Lecanora* (Ach.) Th. Fr. // В кн.: Определитель лишайников России. — 1971. — Т. 1. — С. 72–146.
6. Окснер А. М. Визначник лишайників УРСР. — К.: Вид-во АН УРСР, 1937. — 342 с.
7. Окснер А. М. Флора лишайників України. — К.: Наук. думка, 1956. — Т. 1. — 495 с.
8. Окснер А. М. Флора лишайників України. — К.: Наук. думка, 1968. — Т. 2, вип. 1. — 500 с.
9. Окснер А. М. Флора лишайників України. — К.: Наук. думка, 1993. — Т. 2, вип. 2. — 544 с.
10. *The lichen flora of Great Britain and Ireland* / O. W. Purvis, B. J. Coppins, D. L. Hawksworth, P. W. James et D. M. Moore. — London: Nat. Hist. Mus. Publ., 1992. — 710 p.
11. Kondratyuk S. Ya., Khodosovtsev A. Ye. et Zelenko S. D. The second checklist of lichen forming, lichenicolous and allied fungi of Ukraine. — Kiev.: Phytosociocentre, 1998.
12. Кондратюк С. Я. До питання про приуроченість лишайників до рослинності певних типів // Укр. ботан. журн. — 1987. — Т. 44, № 4. — С. 37–38.
13. New for Crimea and Ukraine species of the lichens / B. Coppins, S. Kondratyuk, A. Khodosovtsev, P. Wolseley & S. Zelenko // Ukr. Botan. Journ. — 2001. — Vol. 58, N 6 — P. 716–722.
14. Ходосовцев О. С., Редченко О. О. Анотований список лишайників заповідника "Мис Март'ян" (Україна) // Укр. ботан. журн. — 2002. — Т. 59, № 1. — С. 64–71.
15. Ходосовцев О. С. Нові та рідкісні для України види роду *Caloplaca* Th. Fr. (Teloschistaceae) з півдня України // Укр. ботан. журн. — 2002. — Т. 59, № 3. — С. 321–329.
16. Смеречинська Т. О. Нові та рідкісні для України види лишайників з природного заповідника "Медобори" // Укр. ботан. журн. — 2005. — Т. 62, № 2. — С. 175–182.

Ю. С. Назарчук

Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова, ПНИЛ-5
ул. Дворянская, 2, 65026, Одесса, Украина

ЛИШАЙНИКИ ЗАКАЗНИКА "ПЕТРОВСКИЙ"

Резюме

Изложены результаты исследования лихенофлоры заказника "Петровский" (Одесская обл.). Идентифицирован 41 вид лишайников, принадлежащих к 14 семействам и 28 родам. Новыми для северо-западного Причерноморья являются 15 видов, а *Arthothelium spectabile* и *Hyperphyscia adglutinata* — для степной зоны Украины. Проанализировано распределение лишайников по типам субстрата.

Ключевые слова: лишайники, заказник "Петровский".

Yu. S. Nazarchuk

Odessa National Mechnikov University,
Problem research laboratory — 5
Dvoryanskaja St., 2, Odessa, 65026, Ukraine

THE LICHENS OF THE "PETRIVSKIY" RESERVE

Summary

The results of studies of lichen flora of the "Petrivskiy zakaznik" (the Odessa region) studied. 41 species of lichens belonging to 14 families and 28 genera were identified. 15 species of lichens are new for north-west Prychornomorje, and *Arthothelium spectabile* and *Hyperphyscia adglutinata* are new for the steppe zone of Ukraine. Distribution of the lichens was analyzed by the substrate types.

Keywords: lichens, "Petrivskiy zakaznik", protected area.

УДК 581.9(477.74)

Е. Н. Попова, канд. биол. наук, доц., **Г. А. Бальчева**, магистр биологии
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова, кафедра
ботаники,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина

ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ ЛАНДШАФТНОГО ЗАКАЗНИКА "БЕРЕЗОВСКИЙ"

В заказнике "Березовский" выявлен 421 вид сосудистых растений из 264 родов и 69 семейств. Из них 18 видов подлежат охране: один вид включен в Европейский Красный список, один — в конвенцию CITES, четыре — в Красную книгу Украины, 14 охраняется в Одесской области. Флора заказника богата полезными растениями. Несмотря на значительную долю адвентивных видов, заказник характеризуется значительной флористической ценностью.

Ключевые слова: флора, заказник "Березовский", Одесская область.

В настоящее время актуальным является изучение биоразнообразия заповедных территорий с целью определения их нынешней ценности и дальнейшего мониторинга. Познание разнообразия организмов особо охраняемых территорий важно и с точки зрения формирования экологической сети любого (глобального или местного) ранга. Одним из компонентов биологического разнообразия является флора. Особое внимание должно уделяться ее раритетной составляющей — редким и исчезающим видам растений, поскольку они выпадают из состава фитоценозов в первую очередь.

Данная статья посвящена одному из наиболее крупных ландшафтных заказников на границе лесостепной и степной зон Украины — "Березовскому". Этот заказник местного значения создан 30 декабря 1980 г. решением Одесского исполнительного комитета [1]. Он представляет собой лесной массив площадью 1534 га, располагается в кварталах 76 — 106 Кодымского лесничества государственного предприятия "Кодымское лесное хозяйство" вблизи с. Федоровка Кодымского р-на Одесской области [2, 3]. Согласно физико-географическому районированию Украины, заказник расположен в Южно-Подольской возвышенной области Лесостепной зоны [4]. В соответствии с последним геоботаническим районированием, он находится в Южноподольском округе дубовых лесов и луговых степей Украинской лесостепной подпровинции Восточноевропейской провинции дубовых лесов, остеопренных лугов и луговых степей Лесостепной подобласти Евразийской степной области [5]. По ботанико-географическому районированию, принятому во "Флоре Украины", данная территория относится к Западной Лесостепи [6].

Флористическая ценность заказника "Березовский"

В литературе имеются некоторые данные о редких растениях лесных массивов, расположенных рядом с изучаемым урочищем, однако для "Березовского" таких данных нет, как нет и сведений о его биологическом разнообразии. Не определялась его ценность и с точки зрения флоры. В связи с этим целью данной работы явился анализ современной значимости заказника "Березовский" на флористическом уровне. Были поставлены такие задачи: установить разнообразие флоры заказника; выявить редкие и исчезающие растения; определить народнохозяйственное значение видов.

Материалы и методы исследований

Для оценки флористической значимости заказника "Березовский" использована система критериев, предложенная А. Л. Андриенко и др. [7]. Авторы в качестве приоритетных критериев ботанической ценности природно-заповедных территорий предлагают рассматривать типичность (репрезентативность) растительного покрова и флоры, редкость (уникальность) растительного покрова и флоры, народнохозяйственную значимость растительного мира данной территории.

Флористическая репрезентативность может быть оценена по абсолютному количеству видов, произрастающих на природно-заповедной территории, относительно флористического разнообразия более обширной территории (геоботанического округа, административной области, государства в целом).

Флористическую ценность и уникальность можно оценить по представленности видов, занесенных в красные списки разного ранга.

Народнохозяйственную ботаническую значимость можно охарактеризовать по наличию генофонда и запасов полезных растений. При оценке генофонда основное значение имеет общее количество видов, перспективных для применения в различных отраслях, прежде всего в медицине.

Выявление видового состава и сбор растений для гербаризации [по 8] проводили в процессе обследования территории заказника маршрутным методом. Названия растений в работе приведены в соответствии с последним номенклатурным справочником сосудистых растений Украины [9].

Полезные свойства растений устанавливали по многочисленным литературным данным, поскольку каждый отдельно взятый источник не содержит исчерпывающей информации по данному вопросу [10–15 и др.].

Результаты исследований и их обсуждение

Разнообразие флоры заказника. На данный момент на обследованной территории нами идентифицирован 421 вид сосудистых растений, которые относятся к двум отделам: *Magnoliophyta* и

Polypodiophyta, 69 семействам и 264 родам. 86,5% *Magnoliophyta* входит в состав *Magnoliopsida* и 13,0% относится к *Liliopsida*. Соотношение этих двух классов составляет 6,6. Первый класс отдела *Magnoliophyta* представлен 220 родами и 366 видами, второй — 43 родами и 63 видами.

Отдел *Polypodiophyta* представлен одним классом *Polypodiopsida*, одним родом и двумя видами — *Dryopteris carthusiana* (Vill.) N. P. Fuchs и *D. filix-mas* (L.) Schott.

Отмеченные виды составляют 18,7% флоры Одесской области и 7,0% флоры Украины [16, 17]. По сравнению с другими лесными урочищами севера Одесской области, которые мы также исследовали, это не очень высокий показатель. Данный факт объясняется, вероятно, меньшим разнообразием экологических условий в урочище "Березовское". Уровень биоразнообразия данной территории, по сравнению с подобными, может быть оценен как средний.

Анализ качественного состава флоры свидетельствует, что синантропная флора (виды, распространённые на антропогенных местообитаниях) составляет 49,6% всего видового состава, а adventивные растения (заносные виды, область распространения которых находится за пределами Украины) — 20,5%. Это выше, чем в среднем по Украине (14,2%) [18]. Среди этих растений в урочище произрастает 20 видов с высокой инвазионной способностью, которые в первую очередь внедряются в состав естественных фитоценозов и вытесняют аборигенные виды: *Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Amaranthus retroflexus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Artemisia absinthium*, *Ballota nigra*, *Capsella bursa-pastoris*, *Cardaria draba*, *Centaurea diffusa*, *Conium maculatum*, *Echinochloa crusgalli*, *Elaeagnus angustifolia*, *Galinsoga parviflora*, *Grindelia squarrosa*, *Iva xanthifolia*, *Papaver rhoeas*, *Setaria glauca*, *Sinapis arvensis*, *Torilis arvensis*, *Xanthium albinum* [по 16].

Высокая степень биологического загрязнения флоры лесного массива "Березовский" adventивными видами свидетельствует о том, что лесные массивы подобной площади и конфигурации при существующем способе хозяйственной деятельности не выполняют функцию сохранения естественного биоразнообразия. Поэтому должны быть предприняты специальные меры по предотвращению дальнейшего антропогенного преобразования флоры.

Охраняемые виды. При исследовании флоры заказника "Березовский" особое внимание было уделено раритетным видам — тем, которые подлежат охране в соответствии с документами различного уровня: международного, государственного, местного. На международном уровне охраняются виды, включённые в Красный список Международного Союза Охраны природы (МСОП) [19, 20], Европейский Красный список [21], Конвенцию о международной торговле видами дикой фауны и флоры (CITES) [22] и другие международные документы. На государственном уровне охраняются растения, занесённые в Красную книгу Украины [23]. На местном уровне

Флористическая ценность заказника "Березовский"

охраняются все растения, которые не занесены в эти документы, но являются исчезающими в области и включены в специальное постановление областного Совета народных депутатов.

Во время исследования флоры заказника "Березовский" выявлены редкие и исчезающие растения, включенные в Конвенцию о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения (*Adonis vernalis* [22, 24]), Европейский красный список (*Crataegus ucrainica* [21]) а также в Красную книгу Украины и Красный список Одесской области (табл. 1). Ранее нами дана характеристика частоты встречаемости раритетных видов [25].

Таблица 1
Охраняемые растения заказника "Березовский"

Вид	Красная книга Украины [40]	Красный список Одесской обл.
1. <i>Adonis vernalis</i> L.	–	+
2. <i>Asparagus tenuifolius</i> Lam.	–	+
3. <i>Amygdalus nana</i> L.	–	+
4. <i>Convallaria majalis</i> L.	–	+
5. <i>Corydalis solida</i> (L.) Clairv.	–	+
6. <i>Campanula persicifolia</i> L.	–	+
7. <i>Crataegus ucrainica</i> Pojark.	–	+
8. <i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	+	+
9. <i>Gladiolus imbricatus</i> L.	–	+
10. <i>Iris graminea</i> L.	–	+
11. <i>I.hungarica</i> Waldst. et Kit	–	+
12. <i>Leopoldia tenuiflora</i> (Tausch) Heldr.	–	+
13. <i>Lilium martagon</i> L.	+	+
14. <i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	+	+
15. <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	+	+
16. <i>Scilla bifolia</i> L.	–	+
17. <i>Valeriana stolonifera</i> Czern.	–	+
18. <i>Veratrum nigrum</i> L.	–	+
Всего	4	18

Таким образом, на территории заказника происходит значительное число охраняемых видов растений, некоторые из них встречаются не так уж редко. Это делает целесообразным изменение

категории данного заказника с "ландшафтного" на "ботанический". Присутствие видов из Красной книги Украины свидетельствует о том, что ему может быть присвоен более высокий статус — "заказника государственного значения".

Хозяйственная ценность флоры. На основании данных литературы [10–15 и др.] удалось установить народнохозяйственное значение 394 видов, или 93,6% от всего видового состава (рис. 1). Была использована классификация, учитывающая максимальное число вариантов применения растений в деятельности человека [11].

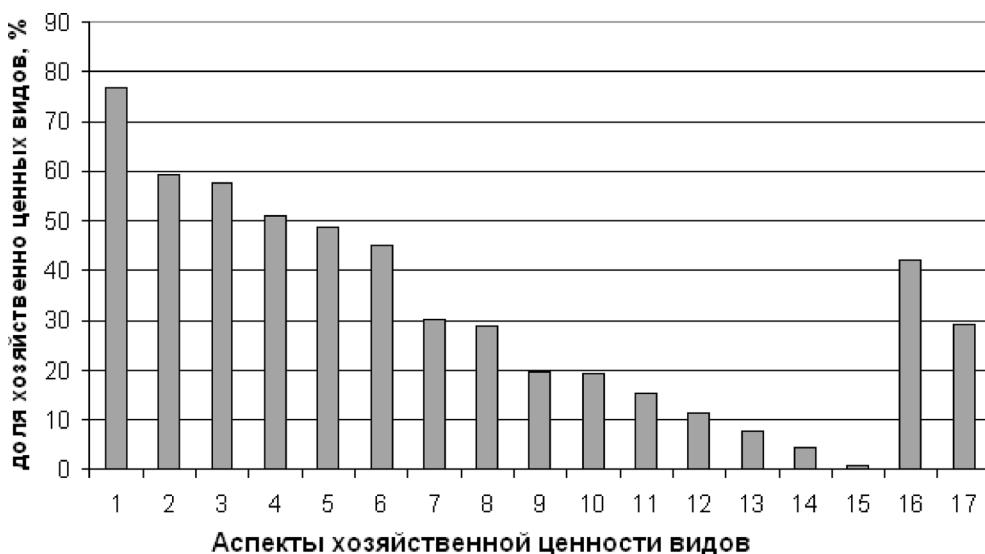


Рис. 1. Хозяйственная структура флоры заказника "Березовский"

Условные обозначения: 1 — лекарственные; 2 — кормовые; 3 — медоносные; 4 — декоративные; 5 — пищевые; 6 — витаминные; 7 — красильные; 8 — жиромасличные; 9 — дубильные; 10 — эфиромасличные; 11 — фитомелиоративные; 12 — волокнистые; 13 — инсектициды; 14 — смолоносные; 15 — камеденоносные; 16 — сорные; 17 — ядовитые.

Из рис. 1 видно, что преобладающими являются лекарственные растения: их насчитывается 324 вида, что составляет 77,0% от общего числа. Среди них известны *Adonis vernalis*, *Hypericum perforatum* L., *Matricaria perforata* Merat., *Origanum vulgare* L., *Taraxacum officinale* Webb. и др.

Сравнительно много во флоре кормовых растений — 250 (59,4%), а также медоносных — 243 вида (57,7%). Особенно ценными в кормовом отношении являются: *Coronilla varia* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Lathyrus niger* (L.) Bernh., *Lathyrus vernus* (L.)

Флористическая ценность заказника "Березовский"

Bernh. и др. Ко второй группе относятся: *Adonis vernalis*, *Prunus spinosa* L., *Tilia cordata* Mill., *Acer campestre* L., *Betonica officinalis* L. и др.

На четвёртом месте находятся декоративные растения — 214 видов (50,8%). Среди них наибольший интерес представляют *Iris graminea*, *Anemone ranunculoides* L., *Adonis vernalis*, *Lilium martagon*, *Epipactis helleborine* и др.

Пятое и шестое место занимают пищевые и богатые витаминами растения, соответственно 205 (48,7%) и 189 видов (44,9%). Как пищевые заслуживают внимания *Corylus avellana* L., *Cornus mas* L., *Cerasus avium* (L.) Moench. К витаминным растениям относят *Tilia cordata*, *Rubus idaeus* L., *R. caesius* L., *Cerasus avium*, *Fraxinus excelsior* L. и др.

Красильными являются 128 видов растений (30,4%), например *Acer platanoides* L., *Artemisia absinthium* L., *Carpinus betulus* L.; жиромасличными — 123 вида (29,2%): *Arctium lappa* L., *Cichorium intybus*, *Origanum vulgare* L.; эфиромасличными — 82 вида (19,5%), например *Achillea setacea* Waldst. et Kit., *Asarum europaeum* L., *Daucus carota* L., *Fraxinus excelsior*, *Sambucus nigra* L., дубильными — 83 (19,7%): *Swida sanguinea* (L.) Opiz., *Quercus robur* L., *Ulmus suberosa* Moench. Перечисленным группам количественно уступают инсектицидные растения (например, *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris* L., *Consolida regalis* S. F. Gray, *Linaria vulgaris* Mill.), фитомелиоративные (*Acer campestre*, *Astragalus glycyphyllos* L., *Daucus carota* L. и др.), смолоносные (*Acer platanoides* L., *A. pseudoplatanus* L., *Humulus lupulus* L.), волокнистые (*Arctium lappa* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Ligustrum vulgare* L. и др.) и камеденоносные растения (*Cerasus avium*).

Многие виды могут быть использованы в разных направлениях, что делает их особенно ценными. Это, в частности, *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Thalictrum minus* L., *Sambucus nigra* L., *Plantago major* L., *Achillea setacea* Waldst. et Kit., *Coronilla varia* L. и многие другие.

Выявлено, что наибольшим числом полезных свойств характеризуется *Tanacetum vulgare*. Чуть меньше аспектов полезного использования имеют такие виды, как *Betula verrucosa*, *Corylus avellana*, *Humulus lupulus*, *Ligustrum vulgare*, *Melilotus officinalis*, *Origanum vulgare*, *Artemisia absinthium*, *Betonica officinalis*, *Hypericum perforatum*, *Sambucus nigra*, *Amygdalus nana*.

Таким образом, генофонд полезных растений заказника "Березовский" довольно значителен. В настоящее время многие виды могут быть использованы как технические растения, как заменители чая, кофе, как пищевые добавки и т. п. Разнообразие полезных растений наряду с другими аргументами свидетельствует о флористической значимости заказника.

Выводы

1. Во флоре заказника "Березовский" идентифицирован 421 вид из 69 семейств и 264 родов, что соответствует среднему уровню биоразнообразия. Последнее составляет 18,7% флоры Одесской области и 7,0% флоры Украины.
2. На обследованной территории обнаружено 18 охраняемых видов растений. Из них в Красную книгу Украины занесено 4 вида, на местном уровне охраняется 14 видов. Кроме того, имеется два вида, охраняемые на международном уровне, что свидетельствует о целесообразности изменения категории заказника на "ботанический". Присутствие во флоре урочища "Березовский" видов из Красной книги Украины дает основание для повышения его статуса до уровня "заказника государственного значения".
3. Изученная флора богата полезными растениями, среди 17 хозяйственных групп преобладают лекарственные (77,0%), медоносные (57,7%), кормовые (59,3%). В то же время достаточно много сорных растений (42,0%), что свидетельствует о значительном антропогенном воздействии.
4. Несмотря на значительное биологическое загрязнение территории заказника адвентивными видами, полученные данные подтверждают его ботаническую ценность как составляющей природно-заповедного фонда Одесской области. Очевидна необходимость принятия мер по предотвращению дальнейшего распространения видов с высокой инвазионной способностью.

Литература

1. Леоненко В. Б., Стеценко М. П., Возний Ю. М. Додаток до атласу об'єктів природно-заповідного фонду України. — К.: Видавничо-поліграфічний центр "Київський університет", 2003. — 142 с.
2. Одеська область // Природно-заповідний фонд Української РСР. — К.: Урожай, 1986. — С. 107–111.
3. Реестр территорий и объектов природно-заповедного фонда Одесской области. — Одесса, 1988. — 39 с.
4. Природа Одесской области. Ресурсы, их рациональное использование и охрана. — К.; Одесса: Вища школа, 1979. — 143 с.
5. Дидух Я. П., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Геоботаническое районирование Украины и смежных территорий // Укр. ботан. журн. — 2003. — Т. 60, № 1. — С. 6–17.
6. Флора УРСР: в 12 т. — К.: Вид-во АН УРСР. Т. 1–12. — 1936–1965.
7. Социально-экологическая значимость природно-заповедных территорий Украины / Т. Л. Андриенко, П. Г. Плюта, Е. И. Прядко, Г. Н. Каркушиев — К.: Наук. думка, 1991. — 160 с.
8. Скворцов А. К. Гербарий. Пособие по методике и технике. — М.: Наука, 1977. — 198 с.
9. Mosyakin S., Fedorovichuk M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. — К.: 1999. — 346 р.
10. Губанов И. А. Дикорастущие полезные растения СССР. — М: Мысль, 1976. — 360 с.
11. Еремина Н. К. Основные дикорастущие полезные растения Таджикистана. — Душанбе, 1983. — 521 с.

Флористическая ценность заказника "Березовский"

12. Землинский С. Е. Лекарственные растения СССР. — М.: Наука, 1940. — 508 с.
13. Лукьянчук И. И., Попова Е. Н., Юргелайтис Н. Г. Дикорастущая полезная флора юга Украины. Справочник. — Одесса: Бахва, 1996. — 110 с.
14. Растительные ресурсы СССР. — М.; Л.: Наука, 1985–1991. — Т. 1–6.
15. Чопик В. И., Дудченко Л. Г., Краснова А. Н. Дикорастущие полезные растения Украины. Справочник. — К.: Наук. думка, 1983. — 395 с.
16. Оцінка і напрямки зменшення загроз біорізноманіттю України // К.: Хімджест, 2003. — 400 с.
17. Попова Е. Н., Кузнецов В. А. Состояние изученности флоры Одесской области (Украины) // Тезисы докладов международной конференции (Санкт-Петербург, 23–28 мая 2005 г.). — М.; С.Пб.: Тов. научных изданий КМК, 2005. — С. 67–68.
18. Протопопова В. В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. — К.: Наук. думка, 1991. — 204 с.
19. Мосякін С. Л. Рослини України у світовому Червоному списку // Укр. ботан. журн. — 1999. — Т. 56, № 1. — С. 76–88.
20. 1997 IUCN Red List of Treated Plants // Edrs. Walter K. S. & H.G.Gilett. — Gland (Switzerland) and Cambridge (UK), 1998. — 862 pp.
21. Європейский Красный список животных и растений, находящихся под угрозой исчезновения во всемирном масштабе. — Нью-Йорк: ООН, 1992. — 167 с.
22. Конвенція про міжнародну торгівлю видами дикої фауни і флори, що перебувають під загрозою зникнення // Збірник законодавчих актів України про охорону навколошнього природного середовища. — Т.4. — Чернівці: Зелена Буковина, 1999. — С. 293–312.
23. Червона книга України. Рослинний світ. — К.: Наук. думка, 1996. — 608 с.
24. Appendices I, II and III // www.cites.org
25. Попова Е. Н., Бальчева Г. А. Охраняемые виды заказника "Березовский" (Одесская область) // Фальцфейнівські читання. Збірник наукових праць. — Херсон: ПП Вишевирський, 2007. — С. 248–250.

О. М. Попова, Г. П. Бальчева

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, кафедра ботаніки,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

ФЛОРИСТИЧНА ЦІННІСТЬ ЛАНДШАФТНОГО ЗАКАЗНИКА "БЕРЕЗІВСЬКИЙ"

Резюме

У заказнику "Березівський" знайдено 421 вид судинних рослин з 264 родів та 69 родин. З них 18 видів підлягають охороні: один включене до Європейського Червоного списку, один — до Конвенції CITES, чотири — до Червоної книги України, 14 охороняються в Одеській області. Флора заказника багата на корисні рослини. Незважаючи на значну долю адвентивних видів, заказник характеризується значною флористичною цінністю.

Ключові слова: флора, заказник "Березівський", Одеська область.

O. M. Popova, G. A. Balcheva

Odessa National University, Department of Botany,
Dvoryanskaya St., 2, Odessa, 65026, Ukraine

FLORISTIC VALUE OF PROTECTED AREA "BEREZOVSKY"

Summary

It was found out 421 vascular plants species from 264 genera and 69 families on the protected area "Berezovsky". 18 species are protected: 1 species is included to European Red List, 1 — to CITES, 4 — to Red Data Book of Ukraine, 14 are protected in the Odessa Region. The flora of this area is abundant of useful plants. Inspite of many adventive species this area is valuable protected territory.

Keywords: flora, protected area "Berezovsky", Odessa region.

**ГІДРОБІОЛОГІЯ
І ЕКОЛОГІЯ**



УДК 574.526

М. М. Джуртубаев, канд. биол. наук, доц., В. В. Заморов, канд. биол.

наук., доц., зав. каф.

Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
кафедра гидробиологии и общей экологии
Шампанский переулок, 2, Одесса, 65026, Украина**ЗООБЕНТОС ОЗЕРА КАГУЛ. 2. Численность и биомасса**

Изучена количественная характеристика зообентоса озера Кагул. Значения численности и биомассы уменьшаются от верховья к низовью озера. Численность зообентоса достигает 2000 экз./м² и более, биомасса — 42,2 г/м². Наибольший вклад в численность бентоса вносят олигохеты и личинки насекомых, в биомассу — моллюски.

Ключевые слова: озеро Кагул, зообентос, численность, биомасса.

Озеро Кагул — одно из крупнейших придунайских озёр. Его площадь составляет, в зависимости от уровня воды, 87–105 км², объём оценивается в 180–250 млн м³, максимальная глубина в период паводка — до 7,0 м [1, 2]. По гидрохимическим показателям Кагул — наиболее благополучное среди всех крупных придунайских озёр, расположенных в Одесской области [3].

Во второй половине XX века, вследствие сооружения дамб, каналов, шлюзов с целью создания управляемого уровенного режима придунайских водоёмов, заметно уменьшилась их связь с Дунаем, что привело к значительным изменениям их лимнологических характеристик. Процесс перестройки озёрных экосистем продолжается и в настоящее время [4, 5].

Ранее нами [6] был рассмотрен таксономический состав зообентоса озера Кагул, распределение видов по его акватории. Было обнаружено 36 видов, в том числе: кольчатых червей — девять видов, ракообразных — семь, насекомых, личинок насекомых — восемь, брюхоногих моллюсков — семь, двустворчатых моллюсков — пять видов.

Цель настоящей работы — дать количественную оценку макро-зообентоса (далее — зообентоса) озера Кагул. Изучали численность и биомассу зообентоса, их распределение по акватории озера.

Объект исследования — жизнь в бентали континентальных водоёмов северо-западного Причерноморья. Предмет исследования — зообентос озера Кагул.

Материалы и методы исследования

Зообентос собирали в июле — августе 2004–2005 гг. на шести станциях прибрежного мелководья и на семи — за его пределами (рис. 1).

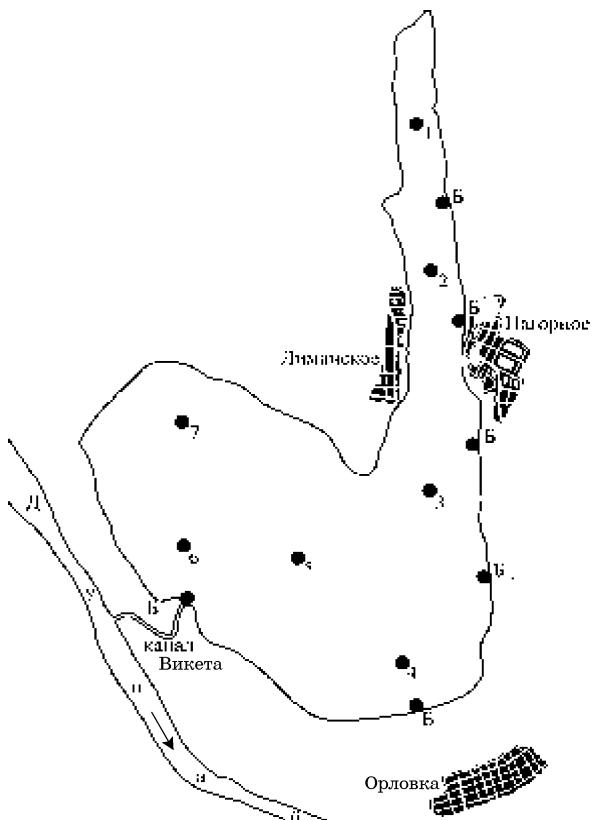


Рис. 1. Схема расположения бентосных станций на озере Кагул
Б1...Б6 — прибрежные станции; 1...7 — станции за пределами прибрежного
мелководья

Пробы собраны по стандартной методике [7] штанговым дночерпательем (площадь захвата $0,02 \text{ м}^2$); на мелководье, кроме того, скребком (ширина 0,3 м) и сачком (диаметр 0,3 м). Грунт на прибрежных станциях — ил, илистый песок, обычно с зарослями макрофитов, глубина — до 0,5 м. Вне мелководья пробы собраны на илистом, илисто-ракушечном грунте, на глубине 1,6–2,5 м. Всего собрано 60 проб, в том числе на мелководье — 40.

В качестве верховья озера рассматривалась его узкая северная часть (станции 1, 2, Б1, Б2), в средней части озера расположены станции 3, 5, 6, 7, Б3, Б4; в низовье — станции 4, Б5, Б6.

Результаты исследования и их обсуждение

Количественные показатели зообентоса летом 2004 и 2005 гг. оказались весьма сходными. Поэтому мы рассматриваем величины

Зообентос озера Кагул

численности и биомассы, средние за два летних сезона, стремясь выявить общее состояние зообентоса и главные тенденции в изменении его количественных показателей, а не второстепенные детали.

На прибрежном мелководье численность зообентоса составляла от 1320 экз./м² до 1980 экз./м², постепенно возрастаая от низовья озера к верховью. Наибольшая биомасса, напротив, была зафиксирована в низовье — 42,2 г/м². В верховье она составила 36,6 г/м², однако различие статистически недостоверно. В средней части озера, из-за отсутствия в пробах относительно крупных двустворчатых моллюсков и небольшого количества брюхоногих, биомасса составляла лишь 12,5 г/м² (табл. 1).

Таблица 1
Численность (экз./м²) и биомасса (г/м²) зообентоса на прибрежном мелководье озера Кагул летом 2004 — 2005 гг.

Таксоны	Верховье		Средняя часть озера		Низовье	
	экз./м ² г/м ²	%*	экз./м ² г/м ²	%*	экз./м ² г/м ²	%*
Кольчатые черви	$\frac{1080 \pm 28}{9,20 \pm 0,25}$	$\frac{54,5}{25,1}$	$\frac{570 \pm 15}{2,00 \pm 0,06}$	$\frac{36,5}{16,0}$	$\frac{490 \pm 12}{3,20 \pm 0,09}$	$\frac{37,1}{7,6}$
Ракообразные	$\frac{270 \pm 6}{2,10 \pm 0,06}$	$\frac{13,6}{5,7}$	$\frac{390 \pm 11}{2,60 \pm 0,085}$	$\frac{24,9}{20,8}$	$\frac{150 \pm 5}{2,00 \pm 0,06}$	$\frac{11,4}{4,7}$
Насекомые, личинки насекомых	$\frac{510 \pm 15}{2,80 \pm 0,08}$	$\frac{25,7}{7,7}$	$\frac{570 \pm 17}{1,50 \pm 0,04}$	$\frac{36,5}{12,0}$	$\frac{550 \pm 16}{2,50 \pm 0,07}$	$\frac{41,6}{5,9}$
Брюхоногие моллюски	$\frac{80 \pm 2}{13,50 \pm 0,36}$	$\frac{4,2}{36,9}$	$\frac{30 \pm 1}{6,40 \pm 0,17}$	$\frac{2,1}{51,2}$	$\frac{82 \pm 2}{14,50 \pm 0,39}$	$\frac{6,3}{34,4}$
Двустворчатые моллюски	$\frac{40 \pm 2}{9,00 \pm 0,25}$	$\frac{2,0}{24,6}$	-	-	$\frac{48 \pm 2}{20,00 \pm 0,60}$	$\frac{3,6}{47,4}$
Всего	$\frac{1980 \pm 55}{36,60 \pm 1,00}$	$\frac{100,0}{100,0}$	$\frac{1560 \pm 40}{12,50 \pm 0,33}$	$\frac{100,0}{100,0}$	$\frac{1320 \pm 35}{42,20 \pm 1,14}$	$\frac{100,0}{100,0}$

* в числителе — % от общей численности зообентоса; в знаменателе — % от общей биомассы зообентоса

В численности зообентоса прибрежной зоны озера доминируют кольчатые черви, а также насекомые и личинки насекомых (табл. 1). Их доля составляет, в среднем, соответственно 42,7% и 34,6%. В верховье озера кольчатые черви образуют и значительную часть общей биомассы — более 25%. Среди кольчатых червей наиболее многочисленны олигохеты. Например, численность *Potamotrix hammoniensis* (Michael.) в верховье и низовье озера составляет в среднем 600 экз./м², а биомасса — 1,6 г/м². Численность полихеты *Nypania invalida* (Grube) — около 60 экз./м² по всей зоне мелководья; пиявок *Glossiphonia complanata* (Linnaeus) и *Erpobdella*

ostoculata (Linnaeus) — по 15 экз./м², биомасса же этих относительно крупных животных достигала 1,2–1,5 г/м².

Численность насекомых, личинок насекомых по всей зоне мелководья была стабильной: 510–570 экз./м², биомасса колебалась от 1,5 г/м² (средняя часть озера) до 2,8 г/м² в верховье (табл. 1). Наиболее многочисленны личинки хирономид *Chironomus plumosus* Linnaeus — в среднем, около 350 экз./м², в отдельных случаях — до 600 экз./м²; средняя биомасса *Ch. plumosus* — 0,7 г/м².

Численность встречающегося по всему мелководью у дна среди растений гладыша *Notonecta glauca* Linnaeus, в среднем, составляла 30 экз./м², биомасса — 0,5 г/м². В верховье и низовье озера в единичных экземплярах попадался второй вид полужесткокрылых — ранатра *Ranatra linearis* Linnaeus, биомасса которой достигала 0,5 г/м². Весьма немногочисленными были личинки подёнок *Cloëon dipterum* Linnaeus — до 30 экз./м² с биомассой 0,1 г/м². Биомасса личинок стрекоз и жука-плавунца, найденных в единичных экземплярах в низовье озера, составляла до 2,0 г/м².

Ракообразных больше всего было в центральной части озера — в среднем около 400 экз./м². В верховье их численность составляла 270 экз./м², в низовье — 150 экз./м². Их средняя биомасса колебалась от 2,0–2,1 г/м² (низовье и верховье озера) до 2,6 г/м² в центральной части. Стабильной численностью и биомассой характеризовались изоподы — водяные ослики *Asellus aquaticus* Linnaeus, соответственно около 120 экз./м² и 0,6–0,7 г/м². Численность амфипод колебалась в широких пределах: от 60 экз./м² (*Dikerogammarus haemobaphes* Sow.) до 600 экз./м² (*Pontogammarus robustoides* G. Sars). Биомасса амфипод составляла, в среднем, от 1,2 г/м² в низовье до 2,0 г/м² в центральной части озера. Численность и биомасса мизид на порядок меньше, чем амфипод.

Значение брюхоногих и двустворчатых моллюсков в общей численности зообентоса мелководья невелико: доля брюхоногих колеблется от 2,1% (центральная часть озера) до 6,3% в низовье, т. е., соответственно, 30 экз./м² и 82 экз./м². Доля двустворчатых не превышает 3,6% (низовье). Но, благодаря относительно большой индивидуальной массе, доля моллюсков в общей биомассе зообентоса наибольшая (табл. 1). На большей части акватории в биомассе доминировали брюхоногие: от 34,4% общей биомассы зообентоса в низовье до 51,2% — в средней части озера. Обнаруженные в верховье и низовье двустворчатые моллюски составляли, соответственно, 24,6% и 47,4% общей биомассы.

Среди брюхоногих более многочисленны мелкие моллюски: *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus), *Lithoglyphus naticoides* Pfeiffer, *Bithynia tentaculata* Linnaeus и др. На отдельных станциях численность особей каждого вида достигает 60 экз./м², биомасса — до 0,7 г/м²; средняя численность и биомасса названных видов составляют соответственно 20–30 экз./м² и 0,3 г/м². Численность крупных живородок, прудовиков, катушек составляла в среднем 2–3 экз./м²;

Зообентос озера Кагул

биомасса живородок — около 4,5 г/м², прудовиков — до 3,0 г/м², катушек — до 3,5 г/м².

Среди двустворчатых крупные перловицы *Unio pictorum* (Linnaeus) и беззубки *Anodonta cygnea* (Linnaeus) попадались единично; биомасса составляла 4,0–6,0 г/м². Численность образующей плотные поселения *Dreissena polymorpha* (Pallas) в среднем составляла около 40 экз./м², биомасса — от 24,5 г/м² в верховье до 47,4 г/м² в низовье озера.

За пределами прибрежного мелководья средняя численность зообентоса возрастает от низовья к верховью, где превышает 2000 экз./м². Такая же тенденция наблюдается в отношении биомассы, которая от 16,2 г/м² в низовье возрастает вдвое в верховье озера (табл. 2).

Таблица 2
Численность (экз./м²) и биомасса (г/м²) зообентоса озера Кагул за пределами прибрежного мелководья летом 2004–2005 гг.

Таксоны	Верховье		Средняя часть озера		Низовье	
	экз./м ² г/м ²	%*	экз./м ² г/м ²	%*	экз./м ² г/м ²	%*
Кольчатые черви	$\frac{890 \pm 25}{4,50 \pm 0,13}$	$\frac{44,3}{13,8}$	$\frac{890 \pm 25}{4,80 \pm 0,14}$	$\frac{54,6}{19,1}$	$\frac{800 \pm 21}{2,00 \pm 0,05}$	$\frac{63,3}{12,3}$
Ракообразные	$\frac{430 \pm 12}{3,50 \pm 0,09}$	$\frac{21,4}{10,7}$	$\frac{150 \pm 4}{0,60 \pm 0,02}$	$\frac{9,2}{2,4}$	-	-
Личинки хирономид	$\frac{570 \pm 15}{1,10 \pm 0,03}$	$\frac{28,3}{3,4}$	$\frac{470 \pm 12}{0,50 \pm 0,01}$	$\frac{28,8}{2,0}$	$\frac{300 \pm 8}{0,60 \pm 0,02}$	$\frac{23,7}{3,7}$
Брюхоногие моллюски	-	-	$\frac{60 \pm 2}{1,20 \pm 0,04}$	$\frac{3,7}{4,8}$	$\frac{90 \pm 3}{1,30 \pm 0,04}$	$\frac{7,1}{8,1}$
Двустворчатые моллюски	$\frac{121 \pm 3}{23,50 \pm 0,705}$	$\frac{6,0}{72,1}$	$\frac{61 \pm 2}{18,00 \pm 0,49}$	$\frac{3,7}{71,4}$	$\frac{75 \pm 2}{12,30 \pm 0,37}$	$\frac{5,9}{75,9}$
Всего	$\frac{2011 \pm 52}{32,60 \pm 0,96}$	$\frac{100,0}{100,0}$	$\frac{1631 \pm 40}{25,10 \pm 0,75}$	$\frac{100,0}{100,0}$	$\frac{1265 \pm 34}{16,20 \pm 0,49}$	$\frac{100,0}{100,0}$

* в числителе — % от общей численности зообентоса; в знаменателе — % от общей биомассы зообентоса

Как и в прибрежной зоне, здесь наиболее многочисленны кольчатые черви. На их долю приходится от 44,3% общей численности зообентоса в верховье озера до 63,3% в низовье. Доля в биомассе

составляет 12,3–19,1% (табл. 2). Наибольшей численностью характеризуются олигохеты. Например, численность *P. hammoniensis* в низовье достигает 800 экз./м² при биомассе около 2,0 г/м². В центральной части озера численность этого вида, в среднем, 300 экз./м², а в верховье — 240 экз./м²; биомасса, соответственно, составляла 1,3 г/м² и 0,6 г/м². Столь же многочислен *Psammodrystides barbatus* (Grube), ему несколько уступает *Ophidonaia serpentina* (O. F. Müller).

Личинки хирономид на большей части акватории озера составляют более 28% общей численности зообентоса (табл. 2). Их средняя численность в верховье — 570 экз./м², в центральной части озера — 470 экз./м² и в низовье — 300 экз./м². Наиболее многочисленны личинки *Ch. plumosus* — до 600 экз./м² на отдельных станциях в верховье. Биомасса личинок хирономид в верховье в среднем составляла 1,1 г/м², в центральной части и в низовье была вдвое меньше — соответственно 0,5 г/м² и 0,6 г/м² (табл. 2).

Остальные группы зообентоса уступают в численности кольчатым червям и личинкам хирономид. Численность ракообразных, которые здесь представлены амфиподами и мизидами [6], составляет в среднем по озеру около 190 экз./м², а биомасса — около 1,4 г/м², причем уменьшение биомассы от верховья к центральной части озера заметнее по сравнению с численностью (табл. 2). Средняя численность брюхоногих моллюсков в низовье составляла 90 экз./м², в центральной части озера — 60 экз./м²; биомасса практически одинакова, соответственно 1,3 г/м² и 1,2 г/м². Из двух найденных за пределами прибрежной зоны видов брюхоногих более многочислен *L. naticoides* — до 120 экз./м² и 1,5 г/м² на некоторых станциях. Численность *B. tentaculata* — до 60 экз./м², биомасса — до 1,2 г/м².

Численность крупного двустворчатого моллюска *U. pictorum* составляет в местах находок (ст. 1, 4, 5) 1–2 экз./м² при биомассе до 15,0 г/м². Средняя численность относительно мелких *D. polymorpha*, *Nypanis pontica* (Eichw.), *Sphaerium corneum* (Linnaeus) составляет в верховье 120 экз./м² при сильном доминировании дрейссены (75% численности двустворок); биомасса — около 16,0 г/м². В центральной части озера средняя численность двустворчатых составляла 90 экз./м², биомасса — 11,1 г/м², в том числе дрейссены — около 50 экз./м² и 5,5 г/м². В низовье из мелких двустворчатых в прорвах встречается только *N. pontica*, чья средняя численность и биомасса составляют, соответственно 60 экз./м² и 10,0 г/м².

Таким образом, вырисовывается следующая общая закономерность распределения численности и биомассы зообентоса в озере Кагул. Как на прибрежном мелководье, так и за его пределами численность уменьшается от верховья озера к низовью (табл. 3).

Из табл. 3 видно, что выявленное уменьшение численности происходит достаточно равномерно и в процентном отношении очень сходно в обеих экологических зонах — на прибрежном мелководье и вне его. Такая же картина наблюдается в отношении биомассы

Зообентос озера Кагул

за пределами прибрежной зоны: в средней части она составляет 77,0% биомассы бентоса в верховье, в низовье — около 50,0%.

Таблица 3

**Численность и биомасса зообентоса озера Кагул
(А — на прибрежном мелководье; Б — за его пределами)**

Участки озера	Численность				Биомасса			
	А		Б		А		Б	
	экз./м ²	%	экз./м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%
Верховье	1980	100,0	2011	100,0	36,6	100,0	32,6	100,0
Средняя часть	1560	78,8	1631	81,1	12,5	34,1	25,1	77,0
Низовье	1320	66,7	1265	62,9	42,2	113,3	16,2	49,7

При мечани е: количественные характеристики зообентоса в верховье озера принимаются за 100%.

Лишь в зоне прибрежного мелководья биомасса в низовье на 13% больше, чем в верхней части озера, за счет наличия в пробах двустворчатых моллюсков.

Выводы

1. Численность зообентоса на прибрежном мелководье озера Кагул летом 2004–2005 гг. составляла от 1320 экз./м² (низовье) до 1980 экз./м² (верховье); вне прибрежной зоны — от 1265 экз./м² (низовье) до 2011 экз./м² (верховье).
2. Наибольший вклад в общую численность зообентоса в большинстве случаев вносят олигохеты (до 54,5% на мелководье и до 63,8% за его пределами), а также личинки насекомых (до 41,6% на мелководье и более 28% — за его пределами).
3. Биомасса зообентоса на прибрежном мелководье составляла от 12,5 г/м² в средней части озера до 42,2 г/м² в низовье; вне прибрежной зоны — от 16,2 г/м² (низовье) до 32,6 г/м² (верховье).
4. Наибольший вклад в общую биомассу зообентоса вносят моллюски: до 81,8% — на прибрежном мелководье, в низовье озера и до 84,0% — в низовье за пределами мелководья.
5. В целом, численность и биомасса зообентоса уменьшается от верховья к низовью озера.

Авторы искренне благодарны И. И. Радионову (Измаильский морской порт) за помощь в сборе бентосных проб, а также старшему преподавателю кафедры гидробиологии и общей экологии ОНУ И. Л. Рыжко за помощь в подготовке рукописи к печати.

Література

1. Владимирова К. С., Зеров К. К. Физико-географический очерк придунайских лиманов // Труды Ин-та гидробиологии АН УССР. — 1961. — № 36. — С. 185–193.
2. Швебс Г. І., Ігошин М. І. Каталог річок і водойм України. — Одеса: Астропрінт, 2003. — 389 с.
3. Деньга Ю. М., Медінец В. І. Гидрохимический режим и качество вод Придунайских озёр // Вісник Одеськ. нац. ун-ту. — 2002. — Т. 7, вип. 2 Екологія. — С. 17–25.
4. Ляшенко А. В., Воликов Ю. Н. Сапробиологическая характеристика экологического состояния озера — лимана Ялпуг по организмам макрозообентоса // Гидробиол. журн. — 2001. — Т. 37, № 3. — С. 74–81.
5. Джуртубаев М. М., Ковтун О. А. Зообентос Придунайских озер // Вісник Одеськ. нац. ун-ту. — 2002. — Т. 7, вип. 2. Екологія. — С. 107–114.
6. Джуртубаев М. М., Заморов В. В., Пенева О. В. Зообентос озера Кагул. 1. Таксономический состав и распределение видов // Вісник Одеськ. нац. ун-ту. — 2006. — Т. 11, вип. 9. Біологія. — С. 95–101.
7. Мониторинг макрозообентоса // Eco Grade. — 2001. — 12 с.

М. М. Джуртубаев, В. В. Заморов

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
кафедра гідробіології та загальної екології,
Шампанський провулок, 2, Одеса, 65058, Україна

ЗООБЕНТОС ОЗЕРА КАГУЛ. ЧИСЕЛЬНІСТЬ ТА БІОМАСА

Резюме

З'ясована кількісна характеристика зообентосу озера Кагул. Значення чисельності і біомаси зменшуються від верхів'я до низов'я озера. Чисельність зообентосу досягає 2000 екз./м² та більше, біомаса — до 42,2 г/м². Найбільший вклад у чисельність бентосу вносять олігохети та личинки комах, в біомасу — молюски.

Ключові слова: озеро Кагул, зообентос, чисельність, біомаса.

M. M. Dzhurtubaev, V. V. Zamorov

Odessa National I. I. Mechnikov University,
Department of Hydrobiology and General Ecology
Shampansky St., 2, Odessa, 65058, Ukraine

ZOOBENTOS OF THE LAKE KAGUL. NUMBER AND BIOMASS

Summary

The quantitative characteristic of the lake Kagul zoobenthos is investigated. Decrease in the number and biomass is observed from the upper to the lower reaches off the lake. The number of zoobentos attain 2000ex/m² and more, biomass — 42,2 g/m². the greatest contribution in to the number have oligohet and larvae insects, in biomass — molluscum. Olygocheta and larvae of insects make the highest value in benthos number, and mollusks in biomass.

Keywords: the lake Kagul, zoobenthos, number, biomass.

УДК 597.553.1:577.73(262.5)

Е. Б. Мельникова, мл. научн. сотр.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины,
Отдел ихтиологии,
Пр. Нахимова, 2, Севастополь, 99011 Украина, E-mail: vfjuck@mail.ru

УПИТАННОСТЬ И СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ СООТНОШЕНИЙ ВЕСА И ДЛИНЫ ЧЕРНОМОРСКОГО ШПРОТА *SPRATTUS SPRATTUS* *PHALERICUS* (RISSO)

Определены количественные соотношения между весом и длиной черноморского шпрота и приведена их помесчная изменчивость. Показано, что коэффициенты степенной зависимости, характеризующей взаимосвязь между весом и длиной, можно использовать для определения коэффициента упитанности рыб. Приведен характер изменения коэффициента упитанности шпрота для различных месяцев года.

Ключевые слова: упитанность, шпрот, вес, длина.

Количественные показатели, характеризующие длину и упитанность рыб, связь веса с длиной и возрастом, параметры роста рыб и т. д., являются предметом многих исследований. Это связано с решением таких фундаментальных биологических проблем как формообразование, микроэволюционные процессы и др. Эти исследования имеют и прикладное, практическое значение, связанное с определением величины рыбных запасов, динамикой развития популяций и планированием объемов промысла.

При проведении биологических исследований обычно измеряется только один из размеров рыбы — ее длина. Однако другие размеры в процессе развития (роста) рыб не остаются неизменными и их сезонная и годовая изменчивость содержит важную информацию о процессах роста.

В последние годы черноморский шпрот является одним из наиболее массовых в Черном море видов рыб [1]. Он занимает важное место в его экосистеме и является одним из основных промысловых видов рыб причерноморских государств. По вопросам биологии шпрота и его пространственной дифференциации имеется достаточно большое количество публикаций [2, 3, 4, 5, 6], однако вопросам исследования процессов сезонного роста продольного и поперечного размеров и изменчивости коэффициента упитанности черноморского шпрота уделено недостаточно внимания.

Целью работы является исследование изменчивости сезонного роста продольного и поперечного размеров у черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Pisces: Clupeidae), а также изучение сезонной и возрастной изменчивости коэффициента упитанности.

Материал и методы исследований

Известно, что имеется степенная зависимость между весом тела и длиной у рыб [7, 8]:

$$P = aL^b, \quad (1)$$

где P — вес рыбы, L — длина рыбы, a и b — постоянные коэффициенты.

Кроме этого показано [8], что взаимосвязь между весом и длиной у отдельно взятой рыбы может быть описана следующим выражением:

$$P = \rho A L_x^3, \quad (2)$$

где ρ — плотность тела, A — коэффициент пропорциональности, характеризующий форму тела рыбы, L_x — размер тела вдоль оси x (длина тела).

Размер тела вдоль оси x (обозначенный символом L_x в уравнении (2), используемый в [8]), соответствует общепринятым обозначениям длины тела рыбы L (см. формулу (1)), обычно используемому другими авторами, например [7, 9], (то есть $L_x = L$).

Коэффициент A в уравнении (2) характеризует вытянутость тела по оси x . Если тело вытянуто вдоль оси x , то есть размер по оси x превышает размеры вдоль других осей, то $A < 1$, если тело вытянуто вдоль оси y или z , то константа $A > 1$. Если форма тела имеет вид куба, то $A = 1$.

Анализ выражений (1) и (2) позволяет определить взаимосвязь коэффициентов в аналитическом выражении, представленном в виде степенной зависимости между весом и длиной, с параметрами развития рыбы.

Для коэффициента a можно получить следующее выражение

$$A = \rho A, \quad (3)$$

Отсюда следует, что коэффициент a в уравнении (1) характеризует не только вытянутость тела рыбы (определенную коэффициентом A), но и его плотность. Характер изменения коэффициента a в процессе роста рыбы может характеризовать особенности биологического развития с учетом влияния факторов среды обитания, состояния кормовой базы и т. д.

В [3] показано, что если в процессе развития происходит рост тела по всем трем направлениям (осям x , y и z) равномерно, то коэффициент b в уравнении (1) будет равен 3. Если один из поперечных размеров тела во время роста увеличивается быстрее длины, то коэффициент $b > 3$; если поперечные размеры увеличиваются медленнее длины, то $b < 3$. Таким образом фактически коэффициент b показывает, как будут изменяться относительные размеры рыбы в процессе ее развития.

Считая, что закономерности роста каждой отдельной рыбы популяции в среднем соответствуют среднестатистической закономерности изменения размеров и веса рыб в зависимости от длины различных экземпляров рыб этой популяции, можно на основе анализа характеристик общего стада моделировать процессы развития отдельной особи популяции.

С учетом этого был проведен анализ процессов роста черноморского шпрота в различные сезоны года.

Статистической обработке подвергались пробы, полученные в 2004 и 2005 годах из траловых уловов промысловых судов с юго-западного шельфа Крыма (от м. Херсонес до м. Лукулл). Лов проводили на глубине от 50 до 80 м. Всего за указанный период было исследовано 42 траловых улова.

Из тралового улова отбирали случайные выборки (пробы) в количестве от 90 до 100 экземпляров рыб. Длину тела определяли с точностью до 0.1 см, вес — 0.01 г.

Результаты исследований и их обсуждение

Статистическую обработку полученных данных и моделирование зависимости между весом и длиной шпрота проводили для каждой пробы в отдельности с использованием пакетов прикладных программ Statistica, MathCAD и Excel.

Моделирование проводилось в следующей последовательности.

Вначале экспериментальные данные, полученные при обработке пробы, откладывали в координатной системе вес-длина.

Затем на основе использования программного обеспечения указанных пакетов прикладных программ проводили регрессионный анализ экспериментальных данных. При этом использовали регрессию степенной зависимостью вида (1). Для каждой из всех 42 исследованных проб были получены регрессионные уравнения и определены коэффициенты a и b .

Типичная зависимость веса от длины шпрота для одной из февральских проб 2005 года изображена на рис. 1. Крестиками на этом графике отмечены экспериментально измеренные значения. На рис. 1 изображен график и полученное для данной пробы регрессионное уравнение.

Видно, что для данной пробы коэффициенты a и b степенной зависимости между весом и длиной имеют следующие значения: $a = 6.8 \cdot 10^{-3}$; $b = 3.14$.

После статистической обработки всех проб, относящихся к одному месяцу, определяли среднемесячные значения коэффициентов a и b по формулам

$$a = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n a_i, \quad (4)$$

$$b = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n b_i, \quad (5)$$

где a , b — среднемесячное значение коэффициентов, n — количество проб в данном месяце, a_i , b_i — значение коэффициента a или b в i -ой пробе данного месяца.

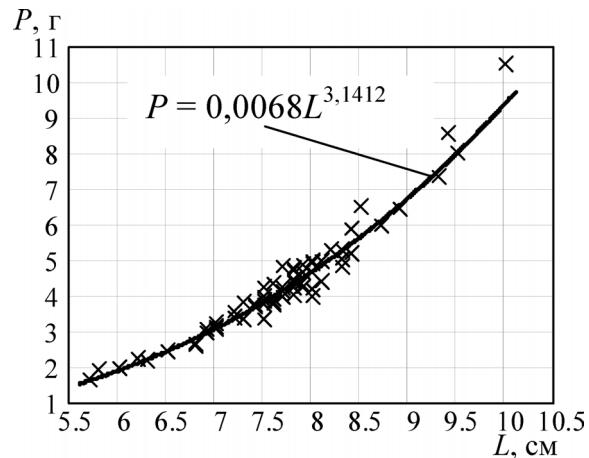


Рис. 1. Типичная зависимость веса от длины шпрота

На рис. 2 и 3 изображены соответственно зависимости коэффициентов a и b используемых в уравнении (1), описывающим взаимосвязь между весом и длиной черноморского шпрота, для различных месяцев года. Кружочками на рисунках обозначены среднемесячные значения коэффициентов, рассчитанные с использованием выражений (4) и (5).

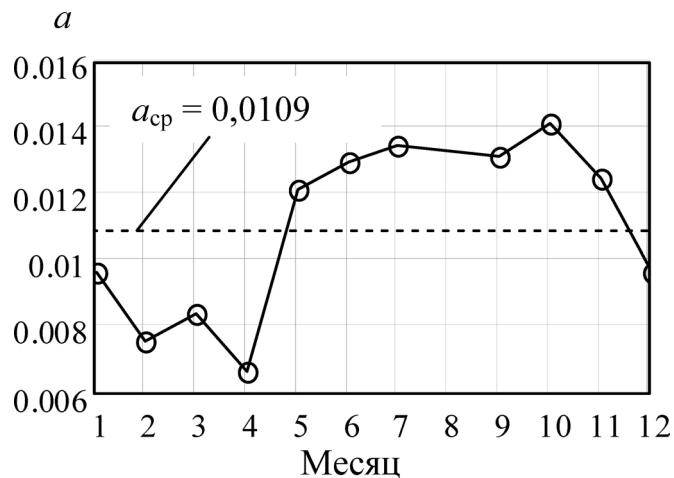


Рис. 2. Значения коэффициента a для различных месяцев года

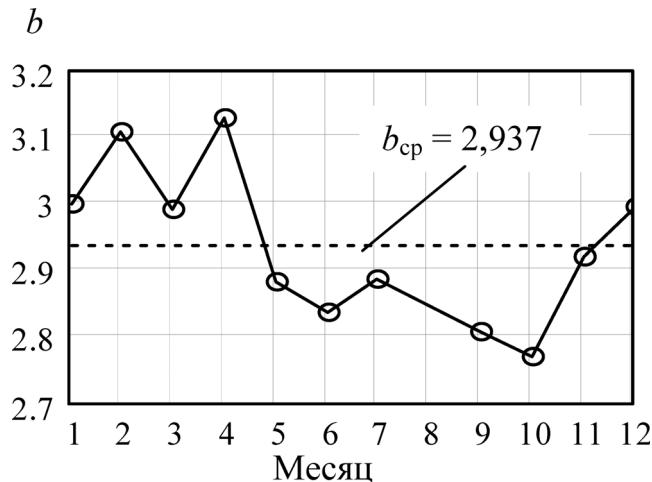


Рис. 3. Значения коэффициента b для различных месяцев года

Пунктирная линия на этих рисунках соответствует среднегодовым значениям коэффициентов. Эти значения обозначены соответственно a_{cp} и b_{cp} .

Значения коэффициента a , как отмечено выше, характеризуют форму тела рыбы. Анализ изменения коэффициента a в течение года (см. рис. 2) показывает, что его среднегодовое значение равно $a_{cp} = 10.9 \cdot 10^{-3}$. В холодные месяцы (с декабря по апрель включительно) значения коэффициента a меньше среднегодовых значений ($a < a_{cp} = 10.9 \cdot 10^{-3}$), следовательно, тело шпрота имеет более вытянутую форму, а в теплые месяцы (май — ноябрь) — толщина тела рыбы увеличивается и тело приобретает менее вытянутую форму ($a > a_{cp} = 10.9 \cdot 10^{-3}$).

Значения коэффициента b , приведенные на рис. 3, позволяют сопоставить относительное увеличение продольного размера (длины) шпрота и его поперечных размеров в процессе годового роста. Из рис. 3 видно, что в отдельные месяцы года относительные поперечные размеры и длина шпрота изменяются неравномерно. Среднегодовое значение коэффициента $b_{cp} = 2.937$. Так как $b_{cp} < 3$, то это свидетельствует о том, что в целом за год длина шпрота в процессе развития увеличивается несколько быстрее, чем его поперечные размеры, то есть более крупные рыбы имеют более вытянутую форму.

На рис. 4 приведены сезонные изменения коэффициентов a и b , нормированные на свои среднегодовые значения. Прослеживается явно выраженная взаимосвязь формы тела рыбы и сезонного относительного изменения поперечных и продольных размеров шпрота. В те месяцы, когда значения коэффициента b превышают свои среднегодовые значения ($b/b_{cp} > 1$), значения коэффициента a меньше своего среднегодового значения ($a/a_{cp} < 1$) и наоборот.

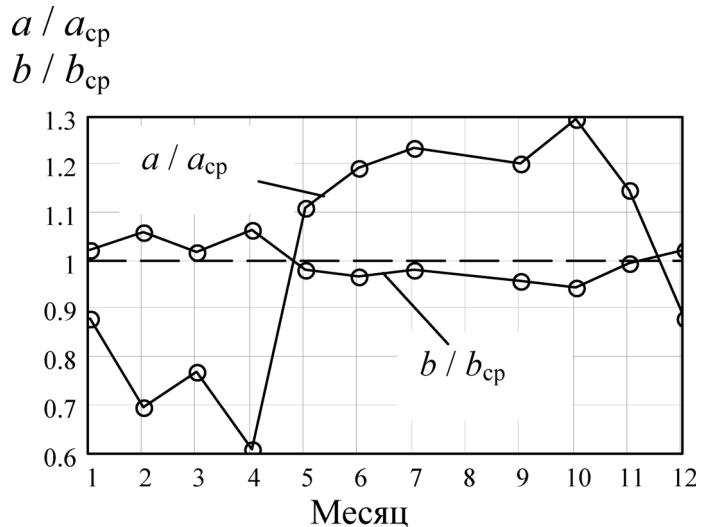


Рис. 4. Нормированные значения коэффициентов a и b для различных месяцев года

В качестве одного из показателей роста рыб в различных условиях обитания в ихтиологии часто используют коэффициент упитанности, представляющий отношение веса рыбы к кубу ее длины. Вычисление коэффициента производится по формуле [3]

$$K = \frac{100P}{L^3}, \quad (6)$$

где K — коэффициент упитанности, P — вес рыбы в граммах, L — длина в см.

Если в выражении (1) правую и левую части разделить на величину, равную длине рыбы L в третьей степени, и умножить на постоянный коэффициент равный 100, то в соответствии с выражением (6) можно получить выражение для расчета коэффициента упитанности с использованием коэффициентов a и b степенной зависимости между весом и длиной рыбы

$$K = 100aL^{(b-3)}, \quad (7)$$

где K — коэффициент упитанности, a и b — коэффициенты уравнения (1) степенной зависимости между весом и длиной рыбы.

Величина коэффициента упитанности K прямо пропорционально зависит от коэффициента a , характеризующего форму тела рыбы и его плотность. Для фиксированной длины рыбы L численное значение коэффициента a может служить критерием, определяющим величину коэффициента упитанности.

В общем случае в процессе роста рыбы ее коэффициент упитанности изменяется.

Анализ выражения (7) показывает, что если коэффициент b , характеризующий особенности роста рыбы, принимает значение $b > 3$, то длина рыбы L возводится в положительную степень ($b - 3 > 0$). В этом случае с увеличением длины рыбы происходит увеличение ее коэффициента упитанности K . Наоборот, если $b < 3$, то длина рыбы L в выражении (7) возводится в отрицательную степень ($b - 3 < 0$). В этом случае в процессе роста рыбы с увеличением ее длины коэффициент упитанности уменьшается. Наконец, если коэффициент $b = 3$, то в процессе роста рыбы ее коэффициент упитанности K остается неизменным.

Анализ графика изменения коэффициента a в течение года (см. рис. 4) и выражения (7) показывают, что среднегодовое значение коэффициента a может служить уровнем, определяющим степень вариабельности сезонной упитанности. Видно, что с мая по ноябрь коэффициент упитанности шпрота превышает свои среднегодовые значения, а с декабря по апрель шпрот характеризуется низкой упитанностью.

По иному влияет на коэффициент упитанности сезонное изменение коэффициента b . Анализ выражения (7) и графика, изображенного на рисунке 3, показывает, что с декабря по апрель (то есть в те месяцы года, когда $b \geq 3$), рыбы большего размера характеризуются большим значением коэффициента упитанности. В теплые месяцы года (май-октябрь) коэффициент $b < 3$. Следовательно, в эти месяцы года рыбы большего размера характеризуются меньшим значением коэффициента упитанности.

На рис. 5 приведены графики значений коэффициента упитанности для февральских и июльских проб 2005 года. При построении графика учтено, что для февральских проб среднемесячные значения коэффициентов a и b составляют: $a = 0.008$; $b = 3.11$, а для июльских проб — $a = 0.013$; $b = 2.88$.

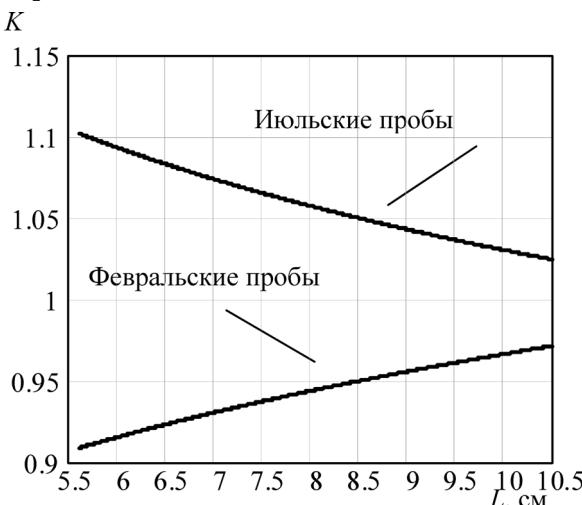


Рис. 5. Зависимость коэффициента упитанности от длины шпрота

Видно, что в февральских пробах с увеличением длины шпрота коэффициент упитанности возрастает. В июльских пробах с увеличением длины шпрота его коэффициент упитанности уменьшается. Июльские пробы характеризуются более высоким значением коэффициента упитанности.

Выводы

1. Использование коэффициентов степенной зависимости, характеризующей взаимосвязь между весом и длиной, позволяет легко определить коэффициент упитанности рыб. Поперечные размеры, вес и длина шпрота в процессе годового развития изменяются неравномерно, что приводит к сезонной и возрастной изменчивости коэффициента упитанности.
2. Анализ показывает, что в мае-ноябре шпрот имеет менее вытянутую форму тела и коэффициент упитанности достигает своих наибольших значений. В декабре-апреле форма тела шпрота имеет более вытянутую форму, и он характеризуется низким значением коэффициента упитанности.

Благодарность. Автор выражает благодарность д. б. н., профессору Г. В. Зуеву за идею написания статьи, постоянное внимание к работе, помошь и ценные замечания, высказанные в процессе обсуждения работы.

Литература

1. Чащин А. К. Основные результаты исследований пелагических ресурсов Азово-Черноморского бассейна // Основные результаты комплексных исследований ЮГНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане (юбилейный выпуск): Тр. ЮГНИРО: — 1997. — Вып. 43 — С. 60–67.
2. Ваганов Е. А. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1978. — 137 с.
3. Зотина Р. С., Зотин А. И. Количественные соотношения между весом и длиной, возрастом, размерами яиц и плодовитостью у животных // Журнал общей биологии. — 1967. — Т XXVIII, № 1. — С 82–92.
4. Зуев Г. В., Мельникова Е. Б. Внутривидовое разнообразие черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* (Risso) и экологические механизмы его формирования // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія. Спеціальний випуск "Гідроекологія". — 2005. — № 4 (27). — С. 99–101.
5. Зуев Г. В., Мельникова Е. Б., Пустоварова Н. И. Биологическая дифференциация и структура запаса черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) // Морск. экол. журн. — 2005. — IV. — № 1. — С. 55–65.
6. Черноморский шпрот / Г. С. Минюк, Г. Е. Шульман, В. Я. Щепкин, Т. В. Юнева — Севастополь, 1997. — 137 с.
7. Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1979. — С. 408.
8. Стоянов С. А. Черноморски шпрот *Sprattus sprattus sulinus* (Antipa). — София: издание на българската академия на науките, 1953. — 108 с.
9. Анисимова И. М., Лавровский В. В. Ихтиология. — М.: Выш. школа, 1983. — 255 с.

О. Б. Мельникова

Інститут біології південних морів ім. О. О. Ковалевського НАН України, Відділ
іхтіології,
Пр. Нахімова, 2, Севастополь, 99011 Україна E-mail: vfjuck@mail.ru

**УГОДОВАНІСТЬ І СЕЗОННА МІНЛІВІСТЬ КІЛЬКІСНИХ
СПІВВІДНОШЕНЬ ВАГИ Й ДОВЖИНИ ЧОРНОМОРСЬКОГО
ШПРОТУ *SPRATTUS SPRATTUS PHALERICUS* (RISSO)**

Резюме

Досліджено мінливості сезонного росту поздовжнього й поперечного розмірів чорноморського шпроту *Sprattus sprattus phalericus* (Risso). Наведено чисельні значення коефіцієнтів рівняння, яке зв'язує вагу й довжину шпроту різних місяців року. Запропоновано метод розрахунку коефіцієнта вгодованості з використанням коефіцієнтів рівняння залежності вага — довжина. Наведено характер зміни коефіцієнта вгодованості шпроту для різних місяців року.

Ключові слова: угодованість, шпрот, вага, довжина.

E. B. Melnikova

Institute of Biology of the Southern Seas, by A. O. Kovalevsky of Ukrainian National Academy of Sciences,
2, Nakhimov Avenue, Sevastopol 99011, Ukraine E-mail: vfjuck@mail.ru

FATNESS AND SEASONAL CHANGEABILITY OF QUANTITATIVE CORRELATIONS BETWEEN WEIGHT AND LONG OF BLACK SEA SPRAT *SPRATTUS SPRATTUS PHALERICUS* (RISSO)

Summary

The research results seasonal growth changeability of longitudinal and transversal sizes of Black Sea sprat *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) are expounded. The numeral values of coefficients of equalization linking weight and length of the calculation of coefficient of fatness using the coefficients of equalization weight-length dependence was suggested. The character of change of sprat fatness coefficient for different months of year is resulted.

Keyword: fatness, sprat, weight, length.

УДК 574:597.08

Е. В. Федоненко, канд. с.-х. наук, зав. кафедрой, **Н. Б. Есипова**, канд. биол. наук, доц.

Днепропетровский национальный университет,
кафедра ихтиологии, гидробиологии и экологии
49050, г. Днепропетровск, ул. Научная, 13, корп. 17,
тел. 8-(0562)-46-92-43, E-mail: Hydro-DNU@mail.ru

ОСНОВНЫЕ АСПЕКТЫ АНТРОПОГЕННОГО ВЛИЯНИЯ НА ИХТИОФАУНУ ЗАПОРОЖСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Представлены результаты многолетних исследований морфо-физиологических, биохимических и паразитологических изменений у рыб промыслового комплекса Запорожского водохранилища, обитающих в зонах с повышенным антропогенным влиянием. Выявлены деградационные изменения в структуре ихтиоценозов, снижение массы тела и относительной массы печени, селезенки и гонад, падение углеводных запасов и уровня белка в тканях и изменение качественных и количественных показателей паразитофагии у рыб из токсичных зон.

Ключевые слова: антропогенное загрязнение, промысловые рыбы, физиолого-биохимические показатели, паразитофауна.

Запорожское водохранилище было образовано в 1932 году и является одним из старейших в каскаде днепровских водохранилищ. Большая часть его расположена на территории густонаселенной промышленной Днепропетровской области, что обуславливает высокую степень антропогенного влияния на данный водоем.

Многолетние мониторинговые исследования, проведенные сотрудниками Днепропетровского национального университета, показали, что в акватории водохранилища имеются стойкие экологически неблагополучные участки, которые характеризуются повышенной минерализацией воды, загрязнением нефтепродуктами, тяжелыми металлами и пестицидами [1].

Особого внимания заслуживает усиливающаяся с каждым годом антропогенная эвтрофикация водоема, результатом которой является "цветение" воды ранней весной и летом вследствие массового развития диатомовых и синезеленых водорослей.

Под прессом антропогенных факторов заметно изменилась структура ихтиоценозов: снизилась численность ряда ценных промысловых видов рыб (сазана, судака, щуки, леща) и увеличилась численность популяций малоценных краткоциклических рыб, таких как тюлька и верховка. Результаты контрольных и промысловых уловов последних 10 лет свидетельствуют о стойком доминировании в Запорожском водохранилище плотвы — до 40%, в то время как доля ценных видов рыб в общих уловах не превышает 15–20%.

Целью комплексных ихтиологических исследований, которые вот уже более 80-ми десяти лет проводятся на кафедре ихтиологии, гидробиологии и экологии ДНУ, является всестороннее изучение ихтиофауны Запорожского водохранилища в условиях масштабного антропогенного влияния.

Материалы и методы

Объектами исследования были следующие виды рыб: лещ, сазан, плотва, густера, карась, судак, окунь, щука, чехонь, красноперка, жерих, белый и пестрый толстолобики. Отбор проб проводили посезонно во время контрольных и промысловых ловов в различных по антропогенной нагрузке зонах Запорожского водохранилища

В ходе исследований изучали линейно-весовые показатели и возрастной состав популяций по общепринятым в ихтиологии методикам [2, 3]. Физиологическое состояние рыб оценивали по их упитанности, жирности, индексам внутренних органов (отношение массы органа к массе тела рыбы, выраженное в процентах), а также химическому составу тканей [4]. Паразитофауну рыб изучали классическим методом полного паразитологического вскрытия [5].

Результаты исследований и их анализ

По данным морфометрического анализа практически у всех видов рыб, обитающих в зонах антропогенного загрязнения, за исключением серебряного карася, линейно-весовые показатели были ниже по сравнению с рыбами из экологически благополучных зон. Так, у плотвы и густеры средняя масса была ниже на 52% и 58%, у судака — на 32%. У рыб из загрязненных зон отмечались более низкие коэффициенты упитанности и сниженная жирность.

Кроме того, в тканях рыб отдельных участков водохранилища выявлены повышенные концентрации некоторых тяжелых металлов. В мышцах плотвы из Самарского залива содержание меди и цинка почти вдвое превышает ПДК для пищевых продуктов. У карася отмечается превышение ПДК в мышцах по никелю и железу соответственно на 16% и 20% [6].

При изучении физиолого-биохимических показателей было установлено, что в токсичных зонах у рыб снижается относительная масса печени и селезенки на 40–82%, а относительная масса сердца, наоборот, повышается — в среднем на 60% по сравнению с экологически благополучными зонами.

Другим важным показателем антропогенного воздействия на рыб является снижение относительной массы гонад, что свидетельствует о замедленном половом созревании. У рыб из загрязненных участков водохранилища этот показатель был на 23–68% ниже.

Биохимический анализ тканей рыб из загрязненных участков водохранилища выявил примерно одинаковые химические измене-

ния, которые характеризовались падением углеводных запасов и накоплением жира в печени на фоне угнетения синтеза белка и липидов в мышцах. Подобную закономерность при изучении рыб, обитающих в зонах токсического действия сточных вод, отмечают и другие авторы [7, 8].

Среди проблем, связанных с экологическим неблагополучием водных экосистем, особого внимания заслуживает изучение паразитофауны рыб, поскольку видовой состав и количество паразитов, как известно, являются эффективными показателями стабильности ихтиоценозов и водных экосистем в целом.

Необходимо учитывать, что в сложившейся системе "паразит — хозяин" патогенное воздействие паразита на хозяина незначительно и редко приводит к летальному исходу. По данным Н. А. Изюмовой [9], процесс формирования и становления паразитофауны рыб в водохранилище идет одновременно с формированием его флоры и фауны и длится около 15 лет. В связи с этим, Запорожское водохранилище можно считать сложившейся экосистемой во всех отношениях. Однако под влиянием постоянно действующих антропогенных факторов может произойти дестабилизация в отношениях "паразит — хозяин", в результате чего паразитоносительство может перерости в эпизоотию и привести к массовой гибели рыб.

Благодаря фундаментальным работам ученых Днепропетровского национального университета, Л. М. Анцышкиной и А. М. Чаплиной [10, 11] были изучены особенности формирования паразитофауны рыб Запорожского водохранилища в начальный период его существования и последующего становления в условиях каскадности днепровских водохранилищ (1950–1970-е годы). Основным направлением современных ихтиопатологических исследований является изучение паразитологической ситуации в водохранилище на участках с различной антропогенной нагрузкой.

При проведении паразитологических исследований нами была выявлена высокая зараженность плотвы и густеры личинками trematod r. *Diplostomum* на участках водохранилища со стойким загрязнением органическими и минеральными веществами. Так, в Самарском заливе зараженность плотвы и густеры метацеркариями trematod в летний период достигала 100% при интенсивности инвазии до 620 паразитов на рыбью. Опираясь на данные паразитологических исследований прошлых лет [10], можно сделать вывод, что зараженность диплостомами рыб в Запорожском водохранилище за последние 25–30 лет возросла почти вдвое.

Распространению данного паразита во многом способствует обилие мелководий, заросших водной растительностью, где создались благоприятные условия для развития промежуточных и конечных хозяев trematod — моллюсков и рыбоядных птиц.

Другим эпизоотически опасным паразитом в Запорожском водохранилище является нематода *Philometroides lusiana*. Ее появление в водоеме явилось результатом акклиматизационных меропри-

ятий, проводимых с целью пополнения ихтиофауны бентофагами и увеличения рыбопродуктивности водохранилища. В результате ежегодного зарыбления водохранилища посадочным материалом карпа из прудовых хозяйств, где филометра была широко распространена, этот паразит проник и быстро прижился в водохранилище. Следует отметить, что доминирование в планктоне нижней части водохранилища копеподитных раков — промежуточных хозяев филометры также способствует распространению данного паразита.

В настоящее время в водохранилище филометрой заражены сазан, карась и лещ. Причем, максимальная зараженность этим паразитом отмечается у леща — 70% при интенсивности инвазии 2–48 экз./рыбу.

Выводы

Многолетний мониторинг экологической ситуации в Запорожском водохранилище позволяет среди первоочередных проблем выделить проблему хозяйственного загрязнения прибрежных участков акватории. Неудовлетворительное экологическое состояние мелководных зон и заливов водохранилища привело к непригодности значительной площади естественных нерестилищ и стало причиной ухудшения эпизоотической ситуации в водоеме. Для сохранения и увеличения рыбных запасов в Запорожском водохранилище необходимо, наряду с рыбоводно-мелиоративными мероприятиями, осуществлять комплексные меры по экологическому оздоровлению этого ценного в народнохозяйственном значении водоема.

Литература

1. *Запорожское водохранилище* /А. И. Дворецкий, Ф. П. Рябов, Г. П. Емец и др. — Д.: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2000. — 172 с.
2. *Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных)*. — М.: Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
3. *Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод* / О. М. Арсан, О. А. Давидов, Т. М. Дьяченко та ін. — К.: ЛОГОС, 2006. — 408 с.
4. *Инструкция по физиолого-биохимическим анализам рыбы* / В. В. Лиманский, А. А. Яржомбек, Е. Н. Бекина и др. — М.: ВНИИПРХ, 1984. — 60 с.
5. *Быховская-Павловская И. Е. Паразитологические исследования рыб*. — Л.: Наука, 1969. — 108 с.
6. *Федоненко Е. В., Шарамок Т. С., Есипова Н. Б. Экологическая характеристика рыб Запорожского водохранилища* // Актуальні проблеми аквакультури та раціонального використання водних біоресурсів: матеріали Міжнар. наук.-прак. конф., К., 2005. — С. 277–278.
7. *Валушкене В. Т., Оверкайте Т. М., Пашкявичюте А. С. Последствия загрязнения окружающей среды для физиологического состояния рыб Куршского залива* // V Всес. конф. по водной токсикологии, Одесса, 18–12 апреля, 1988. — М. — 1988. — С. 156–157.
8. *Герман А. В., Козловская В. И. Гепатосоматический индекс и биохимический состав печени леща Abramis brama Шекспинского плеса Рыбинского водохранилища при различных уровнях накопления органических токсикантов* // Вопр. ихтиологии. — 2001. — Т. 41, № 2. — С. 249–252.

9. Изюмова Н. А. Основные закономерности формирования паразитофауны рыб в водохранилищах // Известия ГосНИОРХ. — 1976. — Т. 105. — С. 44–52.
10. Чаплина А. М., Анцышкина Л. М. Паразитофауна рыб системы среднего течения Днепра на участке Кременчуг — Днепродзержинск // Вестник Днепропетр. НИИ гидробиологии. — Т. XII. — С. 241–252.
11. Анцышкина Л. М. Фауна паразитов рыб Запорожского водохранилища и её особенности // Биологические аспекты охраны и рационального использования окружающей среды. — Днепропетровск, 1977. — С. 59–70.

О. В. Федоненко, Н. Б. Єсіпова

Дніпропетровський національний університет, Біологіко-екологічний факультет
49050, м. Дніпропетровськ, вул. Наукова, 13

ОСНОВНІ АСПЕКТИ АНТРОПОГЕННОГО ВПЛИВУ НА ІХТІОФАУНУ ЗАПОРІЗЬКОГО ВОДОСХОВИЩА

Резюме

У риб із токсичних зон Запорізького водосховища виявлено зниження маси тіла на 32–58%, відносної маси печінки і селезінки на 40–82% та гонад на 23–68%, що свідчить про певні функціональні порушення в організмі. Риbam із забруднених дільниць властиве падіння вуглеводних запасів і накопичення жиру в печінці на фоні пригнічення синтезу білка та ліпідів у м'язах. Антропогенний вплив на екосистему Запорізького водосховища супроводжується суттєвими змінами у паразитофауні риб. Епізоотичного значення за останні роки набули паразити родів *Diplostomum* та *Philometrodes*.

Ключові слова: антропогенне забруднення, промислові риби, фізіологічно-біохімічні показники, паразитофауна.

E. V. Fedonenko, N. B. Yesipova

Dnepropetrovsk National University, Biological-Ecological Faculty
49050, Dnepropetrovsk, 13, Nauchnaya str.

BASIC ASPECTS OF ANTHROPOGENIC INFLUENCE ON ICHTHYOFaUNA OF ZAPOROZHSKOYE RESERVOIR

Summary

The reduction of body mass at fishes from toxic areas of Zapozhskoye reservoir is exposed on 32–58%, relative mass of liver and spleen — on 40–82% and that of gonads — on 23–68%, that testifies to certain functional violations in an organism. Biochemical composition of tissues of fish from contaminated areas was characterized by falling of carbohydrate supplies and accumulation of fats in liver on background of synthesis oppression of proteins and lipids in muscles. Anthropogenic influence on Zapozhskoye reservoir ecosystem is reflected in substantial changes in fish parasitofauna. Parasites of genus *Diplostomum* and *Philometrodes* have got the epizootic value in the last few years.

Keywords: anthropogenic contamination, food fish, physiological-biochemical indexes, parasitofauna.

ГЕНЕТИКА,
МОЛЕКУЛЯРНА БІОЛОГІЯ,
ЦИТОЛОГІЯ



УДК 632.4:582.112.633.16.

Л. О. Дубініна, канд. с.-г. наук, вед. наук. співроб., **В. Л. Барановська**,
мол. наук. співроб.

Селекційно-генетичний інститут УААН, (СГІ)
Овідіопольська дорога 3, Одеса, 65036, Україна.

РАСОВИЙ СКЛАД ПОПУЛЯЦІЇ ЗБУДНИКА БОРОШНИСТОЇ РОСИ ЯЧМЕНЮ У ЗОНІ СТЕПУ УКРАЇНИ

Викладено результати вивчення расового складу популяції, частоти стрівальності рас збудника борошнистої роси ячменю у зоні степу України у 2000–2005 рр. Наведено дані багаторічних досліджень популяції патогену до 2000 р. Дано оцінку ефективності домінантних *Mla* і рецесивних *mlo*-генів стійкості до ідентифікованих рас.

Ключові слова: ячмінь, борошниста роса, раса, стійкість, сорти.

Борошниста роса ячменю (*Blumeria graminis* (DC) Speer, sin. *Erisiphe graminis* (DC) f. sp. *hordei* Marchal) є одним з найпоширеніших і найшкідливіших захворювань ячменю на півдні України. Більшість сортів ярого і озимого ячменю, що вирощуються у степової зоні України, є сприйнятливими до збудника борошнистої роси.

Метою наших досліджень було вивчення структури популяції патогена в степової зоні України.

Для досягнення цієї мети ставили наступні завдання: провести аналіз складу природної популяції збудника борошнистої роси та постійний контроль за появою рас з новими вірулентними властивостями. Результати цих досліджень є складовою частиною програм створення стійких сортів.

Однією з причин швидкої втрати стійкості районованих сортів є значна мінливість та пристосованість паразита, постійна поява рас з новими вірулентними властивостями. Крім того, озимий та ярій ячмінь доволі часто вирощуються на сусідніх полях, що є однією з причин активації захворювання. Гриб зимує на посівах озимого ячменю, а навесні переходить на ярій, після чого через сходи падалиці знову потрапляє на озимі посіви. Таким чином, патоген вражає рослини ячменю протягом усього вегетаційного періоду.

Зазначені причини значною мірою ускладнюють селекцію на стійкість до захворювання й пояснюють необхідність постійного моніторингу генетичного складу популяції патогену, що є однією із складових створення стійких сортів. Цей процес нерозривно пов'язаний з особливостями внутрішньовидової диференціації збудника хвороби.

Вперше фізіологічні раси борошнистої роси ячменю були встановлені в Америці в 1930 році [1]. На європейському континенті дослідження диференціації збудника хвороби було розпочато у 1934 р., і тоді ж було показано неприйнятність для європейських умов тест-сортименту, що використовувався в Америці [2]. Зараз в багатьох країнах ідентифікація рас борошнистої роси ячменю проводиться з використанням європейського набору сортів-диференціаторів [3]. Зареєстровано більше 200 рас [4]. Встановлено, що раси поділяються на 4 групи: А, В, С, Д. З них найбільш агресивні відносяться до групи С, за частотою стрівальності раси груп А та С найбільш чисельні, раси із груп В та Д трапляються рідше [5].

Расовий склад популяції борошнистої роси ячменю Причорноморського степу України вивчається у відділі фітопатології та ентомології СГІ з 1975 р. до теперішнього часу [6]. Дослідження, результати яких представлені у даній публікації, проведено у співпраці з відділом селекції ячменю інституту.

Матеріали і методи дослідження

Інфекційний матеріал (клейстокарпії борошнистої роси на ураженому листі) збирали на посівах районованих і перспективних сортів ярого та озимого ячменю. Аналіз складу природної популяції патогену вивчали за методикою Кривченко В. І. [7]. З кожного інфекційного зразка вилучали моноспорові ізоляти. Ідентифікацію рас здійснювали, використовуючи стандартний європейський набір сортів-диференціаторів (3, табл. 1) на ізольованих відрізках листя ячменю, розміщених у розчині бензимідазолу [8]. У польових умовах оцінку стійкості рослин ячменю до збудника борошнистої роси проводили за уніфікованою шкалою [8]. Ступінь ураження оцінювали у балах. Бали 6–9 характеризували різний ступінь стійкості, 1–5 — сприйнятливості. При цьому бал 9 (відсутність ураження) характеризував дуже високу стійкість, бал 1 (значна інтенсивність ураження листя, листових піхв, колосся) — дуже високу сприйнятливість.

Таблиця 1
Європейський набір сортів-диференціаторів для ідентифікації рас борошнистої роси ячменю

№	Сорти-диференціатори	Тип розвитку	Гени стійкості	Європейські коди [5]
1	Weihenstephan CP 127422	ярий	Mlg+Ml (CP)	We
2	Weihenstephan 37/136	озимий	Mlh	Ha
3	Weihenstephan 41/145	озимий	Mlra	Ra
4	Voldagsen 8141/44	ярий	Mla6	Sp
5	Gatersleben Mut.511	озимий	Mln	
6	Gatersleben Mut.501	озимий	Mlh, 2 dom	Ha

Закінчення таблиці 1

№	Сорти-диференціатори	Тип розвитку	Гени стійкості	Європейські коди [5]
7	Hor.1063	озимий	Mlk	Kw
8	Hor.1657	озимий	Mla22	
9	Hor.1036	озимий	Mla3	Ri
10	Algerian	ярий	Mla1 + Mlat	Al, At
11	Hor. 1104	ярий	Mlat + Mlh	Al, Ha
12	Hor.1402	ярий	Mla23	
13	Amsel	ярий	Mlg + Mla7	We, Zy
14	Emir	ярий	Mla12	
15	Monte Cristo	ярий	Mla9 + Mlk	Mc, Kw

Результати дослідження

За всі роки досліджень у степовій зоні України виявлено 114 рас (табл. 2). З них — 25 рас групи А, що становить 22% від загальної кількості зафікованих рас, 20 — групи В (17%), 52 — групи С (46%), 17 — групи D (15%). У групі В нами ідентифіковано усі 20 рас, що зареєстровані у наборі сортів-диференціаторів; у групі С також усі, крім раси C45. У країнах Західної Європи виявлено 134 раси (табл. 2). Ми порівняли у кількісному співвідношенні раси півдня України і Західно-Європейські за групами. Виявилося, що популяції відрізняються лише за групою D. За групами А, В та С відмінності незначні, отже можна припустити, що у кількісному співвідношенні за цими групами популяція півдня України і європейського континенту суттєво не відрізняється.

Частоту зустрічальності рас у 2000–2005 рр. представлено у таблиці 3. Основними расами за роки досліджень у середньому за частотою стрівальності були C46 — 57%, раси C35, C5, D31, A3, A20, A24, A27, B21, C10, C31, C42, A9, A14, B16, C12, C29, C32, C34, C53 — від 30 до 4%. Інші раси були супутніми основним і траплялися дуже рідко. Раса C46 в середньому становить половину популяції патогену.

Суттєву роль у формуванні популяції гриба відіграють імунологічні особливості сорту рослини, які визначають вірулентні властивості збудника захворювання. У результаті вивчення спеціалізації рас по сортах виявлено, що кількість рас на сортах, з яких збиралася інфекція, неоднакова.

Для більшості ідентифікованих фізіологічних рас характерною є широка сортова спеціалізація. Так, з сортів озимого ячменю Росава, Основа, Тамань, Метелиця, якого ячменю Сталкер, Галактик, Чудовий, Чарівний, які у польових умовах показують себе як сприйня-

тливі до борошнистої роси (бал 3–4), виділена найбільша кількість моногамічних вірулентних рас групи С. Для сортів, які віднесені до групи стійких — Оболонь, Вакула, Манас, Казковий, Селеніт, Палладум 107 — визначено нижній рівень ураження (бал 6–8). Більшість рас, які паразитують на цих сортах, відносяться до слабко вірулентних груп А та В.

Таблиця 2
Расовий склад популяції збудника борошнистої роси ячменю у степовій зоні України

Група	Раса	Раси півдня України		Раси країн Західної Європи	
		Кількість	%	Кількість	%
A	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 23, 24, 26, 27, 28, 29	25	22	31	23
B	0, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21	20	17	20	15
C	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54	52	46	53	40
D	3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 15, 18, 19, 20, 21, 27, 29, 30, 31, 32	17	15	30	22
Усього		114	100	134	100

Таблиця 3
Частота стрівальності рас збудника борошнистої роси ячменю у степовій зоні України в 2000–2005 рр. (%)

Рік дослідження	0,1-1,0	1,1-2,0	2,1-4,0	4,1-6,0	6,1-8,0	30,1-36,0	36,1-65,0 і вище
2000	A7, B6, C6, C52	C10, C29, C47, C48	C5	C42	C35	-	C46, 77%
2001	A1, A3, A4, C20, C34, C42, C43, C47, D18, D31	C31	C53	A24, A27, C10	C5	-	C46 67%
2002	A5, A6, A7, A19, A23, B4, B5, B8, C17, C26, C27, C42, C43	A27, C10, C19, C48	A24, B16, C12, C34, D31	C31	C5	C35	C46 43%

Расовий склад популяції збудника борошнистої роси ячменю

Закінчення таблиці 3

Рік вивчення	0,1-1,0	1,1-2,0	2,1-4,0	4,1-6,0	6,1-8,0	30,1-36,0	36,1-65,0 і више
2003	A1, A2, A6, A12, A15, A23, A28, B3, B16, C2, C4, C10, C11, C12, C16, C24, C27, C28, C44, D20, D27, D29, D30	A4, A9, C31, C33, D31	A24, C5, C35	A20	-	-	C46 61%
2004	A5, A6, A7, A8, A19, A21, A23, A27, B8, B15, C2, C3, C9, C10, C11, C14, C17, C24, C36, C42, C48, D9, D29	A3, A9, C53	A20, B16, C29, C31, C32	A24, B21, D31	C5	-	C46 40%
2005	A0, A1, A6, A29, B16, B20, C3, C6, C10, C12, C29, C31, C34, D29	A7, A19, A20, A27, B21, C43, C47	A9, A14, A24	A3, C5	D31	-	C46 53%

Ефективним способом характеристики генетичної структури популяції патогену є визначення частоти генів вірулентності й ефективності генів стійкості до рас збудника борошнистої роси. У табл. 4 представлено показники ефективності домінантних *Mla* та рецесивних *mlo*-генів стійкості до рас з усіх чотирьох груп популяції. Ця робота починалася ще до 2000 р. Вивчення ізогенної серії з рецесивними генами *mlo* на основі шведського сорту Ingrid показало дуже високу ефективність цих генів, які зменшують ступінь враження рослин расами патогену. Тому у відділі селекції ячменю СГІ було розпочато селекційну програму передачі *mlo*-генів кращими сортами ярого ячменю, які несуть гени *mlob* і *mlo10* [9].

Низька частота вірулентності спостерігалася у носіїв генів *Mla1*, *Mla13*, *Mla16*, *Mla19*, *Mlat*, *mlo1-mlo11*, а також у генів сортів Вакула, Казковий, Арех, Salome, які в польових умовах обумовлюють стійкість рослин до захворювання. Встановлено високий ступінь вірулентності у рослин-носіїв генів *Mla6*, *Mla18*, *Mla22*, *Mlg*, *Mlh*, *Mln*, *Mlr* (табл. 4).

Таблиця 4
Ефективність домінантних Мла та рецесивних мло-генів стійкості
до рас збудника боронистої роси ячменю в степовій зоні України
в 2000–2005 pp.

Рід	Мла -гени												мло- гени						
	1	3	6	9	12	13	16	17	18	19	22	23	g	h	k	n	r	t	1-11
A1gerian	R	R	R	S	R	R	S	S	R	S	R	R	S	S	R	S	R	R	R
A3	R	R	R	S	R	R	S	S	R	S	R	R	R	R	S	S	R	R	R
A5	R	R	S	R	R	R	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	R	R	R
A6	S	R	R	R	R	R	R	R	S	R	S	S	R	R	R	R	R	R	R
A7	R	R	R	S	R	R	R	S	R	S	R	R	R	R	R	R	S	R	R
B8	R	S	R	R	R	R	R	S	R	S	R	S	S	R	S	R	R	R	R
B15	R	R	R	S	S	R	R	R	S	R	S	S	R	S	R	S	R	R	R
B16	R	R	S	S	R	R	R	R	S	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R
C3	R	R	R	R	R	R	R	R	S	R	R	S	S	S	R	S	R	R	R
C9	R	R	R	R	R	R	R	R	S	R	R	S	S	R	R	S	R	R	R
C35	R	R	S	S	R	R	R	R	S	R	S	R	S	R	S	S	S	R	R
C46	R	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	R
D9	S	S	S	R	R	R	R	S	S	R	R	R	R	S	S	S	S	S	R
D20	R	R	S	R	R	R	R	R	S	R	S	R	R	S	R	S	R	S	R
D27	R	R	S	S	R	R	R	R	S	R	S	R	R	S	S	S	S	R	R

Висновки

1. У степовій зоні України расовий склад збудника борошнистої роси ячменю відрізняється значним різноманіттям.
2. У популяції домінують високовірулентні раси групи С (С46 — найбільш розповсюджена з них). Слабовірулентні раси мають низьку частоту зустрічаемості.
3. Спеціалізація патогену відбувається чітко до певного генотипу хазяїна. Ефективність джерела стійкості визначається за кількістю вірулентних до нього клонів збудника.
4. Для практичної селекції важливою є характеристика популяції патогену, що одержана при вивчені джерел стійкості, які використовуються у селекції.

Література

1. Mains E. B., Dietz S. M. Physiologic forms of barley mildew *Erysiphe graminis hordei* Marchal. — Phytopathology. — Vol. 20, N 3. — 1930. — P. 229.
2. Honecker L. Über die Modifizierbarkeit des Befalles an das Austraten verschiedener physiologischer Formen beim Mehltau der Gerste *Erysiphe graminis hordei* Marchal. — Z. Pflanzenzucht. — 1934. — 19. — P. 577.
3. Frauenstein K., Meyer H., Wolfarm H. Pathotypen von *Erysiphe graminis* DC f. sp. *tritici* Marchal und E. *graminis* DC f. sp. *hordei* Marchal in Europa // Arch. Phytopathol. u. Pflanzenschut. — Berlin, 1979. — 15. — N 6. — P. 391–399.
4. Курдогло Е. К. Устойчивость ячменя к возбудителям инфекционных заболеваний // Результаты и перспективы селекции. Зб. научowych праць СГІ. — Вип. 4 (44). — Одеса, 2003. — С. 106–120.
5. Структура та динаміка вірулентності популяції збудника борошнистої роси ячменю в західному регіоні України / Г. О. Косилович, О. Т. Вронська, З. М. Копчик, А. Я. Марухняк. — Науково-технічний бюллетень Інституту землеробства і біології тварин. Вип. I (1). — Львів, 1999. — С. 30–36.
6. Бабаянц Л. Т., Дубинина Л. А., Резвецов В. Н. Расовый состав мучнистой росы пшеницы и ячменя Причерноморской степи Украины и некоторые вопросы сортостойчивости // Генетические основы болезнеустойчивости полевых культур. — Рига, 1977. — С. 91–98.
7. Кривченко В. И. Методические указания по устойчивости злаковых культур к мучнистой росе. — Л.: ВИР, 1975. — С. 56.
8. Бабаянц Л. Т. и др. Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя. — Прага, 1988. — С. 267–293.
9. Линчевський А. А., Дубініна Л. О., Гаврилюк Т. К. Створення селекційного матеріалу ярого ячменю на основі ізогенної серії за рецесивними генами мло стійкості до збудника борошнистої роси // Цитология и генетика. — 1998. — 32. — № 6. — С. 42–47.

Л. А. Дубинина, В. Л. Барановская

Селекционно-генетический институт УААН, СГИ
Овидиопольская дорога 3, Одесса, 65036, Украина

РАСОВЫЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИИ ВОЗБУДИТЕЛЯ МУЧНИСТОЙ РОСЫ ЯЧМЕНЯ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ УКРАИНЫ

Резюме

Расовый состав популяции, частоту встречаемости рас возбудителя мучнистой росы ячменя (*Blumeria graminis* (DC) Speer, sin. *Erysiphe graminis* (DC) f. sp. *hordei* Marchal) изучались в 2000–2005 гг. Приведены результаты многолетних исследований популяции патогена до 2000 г. Идентифицировано 114 рас, из них доминирующими и наиболее вирулентными являются расы группы С. Наиболее распространена раса C46. Даны оценка эффективности домinantных Mla и рецессивных mlo-генов устойчивости к идентифицированным расам.

Ключевые слова: ячмень, мучнистая роса, раса, устойчивость, сорта.

L. A. Dubinina, V. L. Baranovskaya

Plant Breeding and Genetics Institute UAAN, SGI
Ovidiopol'skaya st., 3, Odessa, 65036, Ukraine

THE RACIAL COMPOSITION OF PATHOGEN POPULATION OF BARLEY POWDERY MILDEW IN THE UKRAINIAN STEPPE ZONE

Summary

The racial composition and frequency occurrence of pathogenic races barley powdery mildew (*Blumeria graminis* (DC) Speer, sin. *Erysiphe graminis* (DC) f. sp. *hordei* Marchal) in the Ukrainian steppe zone were studied during 2000-2005 period. The results of pathogen population studing until 2000 year have been presented. 114 races were identified, races of the group C turned to be the most virulent. The most distributed race was C46. Evaluation of efficiency Mla dominant and mlo recessive genes resistance to identified races are shown.

Keywords: barley, powdery mildew, race, resistance, varieties.

УДК 633:11.+577.151.64

Л. Ф. Дьяченко¹, канд. бiol. наук, вед. научн. сотр., В. Н. Тоцкий¹,
д-р бiol. наук, проф., зав. каф., В. И. Файт², канд. бiol. наук, зав.

отделом, В. А. Топтиков¹, канд. бiol. наук, ст. научн. сотр.,

¹ Одесский национальный университет,
кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина

² Селекционно-генетический институт УААН, отдел генетики
Овидиопольская дор., 3, Одесса, 65036, Украина

ЭКСПРЕССИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ГЕН-ЭНЗИМНЫХ СИСТЕМ В ПРОРОСТКАХ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ГЕНАМ *Vrd* ЛИНИЙ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В ПРОЦЕССЕ ЗАКАЛИВАНИЯ

Изучены электрофоретические спектры множественных молекулярных форм пероксидазы (КФ 1.11.1.7), супероксиддисмутазы (КФ 1.15.1.1), полифенолоксидазы (КФ 1.10.3.1), цитохромоксидазы (КФ 1.9.3.1) и эстераз (КФ 3.1.1.-) в проростках почти изогенных по генам *Vrd* линий озимой мягкой пшеницы сортов Мироновская 808 и Эритроспермум 604. Установлено наличие корреляционной зависимости между экспрессивностью отдельных форм исследованных ферментов и продолжительностью закаливания проростков при +2°C. Показано влияние генов *Vrd* и генофона рекуррентного родителя на величину и направление указанной зависимости.

Ключевые слова: множественные молекулярные формы ферментов, экспрессивность изоформ ферментов, почти изогенные линии.

Среди воздействующих на растения экологических факторов особое место занимает температурный [1, 2]. При действии низких температур у высоко устойчивых к морозу растений в большей степени, по сравнению с чувствительными, возрастает активность ряда ферментов. В частности, отмечено изменение активности катализы [3], пероксидазы [4], α-амилазы [5], цитохромоксидазы, полифенолоксидазы [6], инвертазы [7] и других ферментов. Можно полагать, что генетически обусловленный уровень морозостойкости растений связан с неодинаковой эффективностью функционирования многих ген-энзимных систем в условиях низкой температуры. Ферменты определяют интенсивность и направленность метаболизма растений при меняющихся условиях внешней среды благодаря наличию механизмов регуляции количественного и качественного состава их множественных молекулярных форм. В силу этого реакции генотипов на уровне ген-энзимных систем лежат в основе онтогенетической адаптации растений к неблагоприятным фактам, в частности к низкой температуре.

Удобным материалом для изучения эффектов генов, контролирующих определенные адаптивные признаки, являются почти изоген-

ные линии растений [8–10]. Большой интерес представляют линии озимой пшеницы, изогенные по генам *Vrd*. Генетическая система *Vrd* (*vernalization requirement duration*) контролирует различия озимых мягких пшениц по продолжительности яровизации [11]. Ген *Vrd1* обладает более выраженным фенотипическим эффектом и обуславливает колошение растений озимой пшеницы после 20–35 суток яровизации в зависимости от различий генотипов по другим генетическим системам скорости развития [12]. Ген *Vrd2* обеспечивает колошение растений после 40–45 суток яровизации, а наличие рецессивных аллелей *vrd1* и *vrd2* — после 50–60 суток.

Цель данной работы — исследовать электрофоретические спектры и активность некоторых оксидоредуктаз у почти изогенных по генам *Vrd* линий озимой мягкой пшеницы сортов Мироновская 808 и Эритроспермум 604 и установить степень корреляции между этими показателями и длительностью закаливания растений при низкой положительной температуре.

Материалы и методы исследования

В качестве исходного материала использовали почти изогенные по доминантным генам *Vrd1* или *Vrd2* линии сортов Мироновская 808 (далее Мироновская 808-*Vrd1* и Мироновская 808-*Vrd2*) и Эритроспермум 604 (Эритроспермум 604-*Vrd1* и Эритроспермум 604-*Vrd2*, соответственно) [13]. Оба рекуррентных родителя — сорта Мироновская 808 и Эритроспермум 604 — являются носителями только рецессивных аллелей генов *Vrd* (генотип *vrd1vrd1 vrd2 vrd2*) [14]. Генотип линий Мироновская 808-*Vrd1* и Эритроспермум 604-*Vrd1* может быть обозначен как *Vrd1Vrd1 vrd2vrd2*, а линий Мироновская 808-*Vrd2* и Эритроспермум 604-*Vrd2* — как *vrd1vrd1Vrd2Vrd2*.

Семена указанных генотипов пшеницы проращивали в кюветах с песком при комнатной температуре. Пятидневные проростки подвергали первой фазе закаливания при температуре +2°C в камере КНТ-1 при освещении интенсивностью 3000 люкс (день 16 ч — ночь 8 ч) на протяжении 26 суток. Перед постановкой материала в камеру (контроль) а также на 7, 14, 21 и 26 сутки закаливания отбирали по 5–7 проростков для анализа электрофоретических спектров и экспрессивности ферментов.

Экстрагирование ферментов (использовали только листовой материал, без корня), разделение их в полиакриламидном геле и выявление множественных молекулярных форм ферментов после их разделения проводили согласно методике [15]. Для анализа электрофореграмм использовали компьютерную программу АнаИС, с помощью которой для каждой изоформы исследованных ферментов определяли величину относительной электрофоретической подвижности (Rf) и экспрессивность (площадь и интенсивность окраски соответствующих полос на электрофореграммах в условных единицах). Статистический и корреляционный анализ данных проводили по Доспехову [16].

Результаты исследования и их анализ

При электрофоретическом разделении множественных молекулярных форм исследованных ферментов не наблюдали видимых качественных различий (наличия дополнительных или отсутствия определенных полос на электрофореграмме) между изогенными по гену *Vrd1* или *Vrd2* линиями и соответствующими рекуррентными родителями — сортами Мироновская 808 и Эритроспермум 604. Вместе с тем отмечались количественные изменения экспрессивности отдельных изоформ ферментов в процессе закаливания растений, о чем свидетельствует изменение интенсивности окрашивания отдельных полос на электрофореграммах при исследовании растений, подвергавшихся закалке (рис. 1). В зависимости от исследуемого

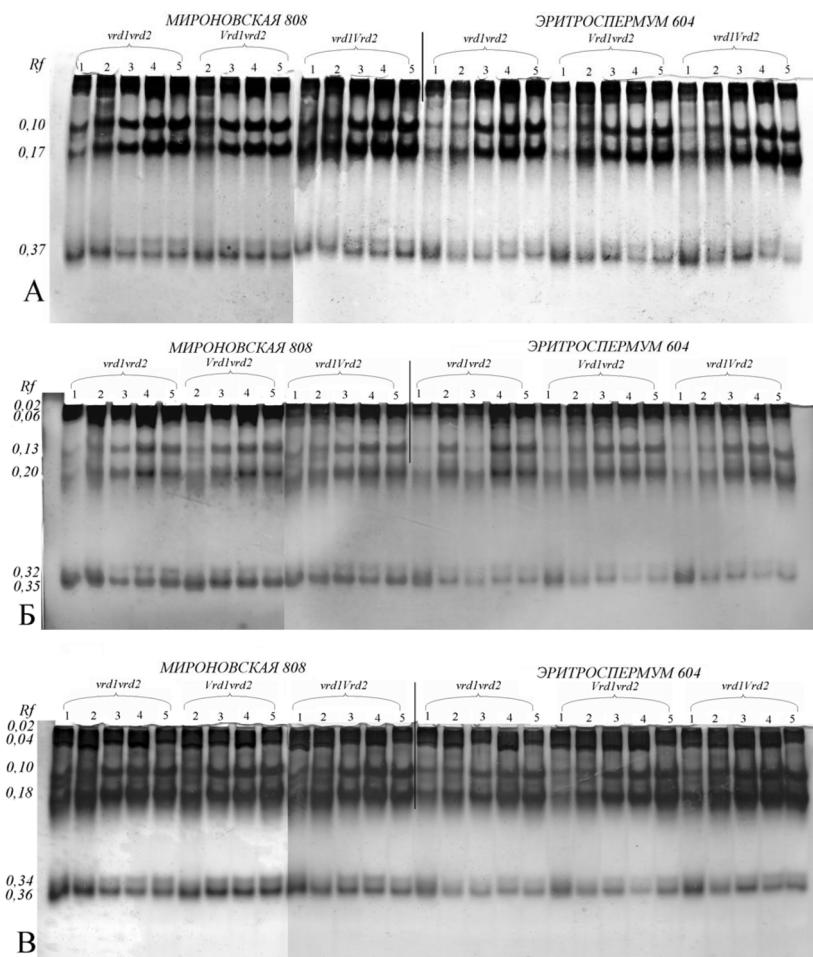


Рис. 1. Электрофореграммы пероксидазы (А), фенолоксидазы (Б) и цитохромоксидазы (В) в процессе закаливания растений. 1 — до закаливания (контроль), 2–7-е; 3–14-е; 4–21-е; 5–26-е сутки закаливания

генотипа существенные изменения экспрессивности ферментов наблюдали на 7–21 день содержания растений пшеницы при +2°C.

Для пероксидазы характерно повышение экспрессивности изоформ с Rf 0,10; 0,17 и снижение данного показателя у формы с Rf 0,37. Суммарная экспрессивность пероксидазы проростков сорта Мироновская 808 в процессе закалки растений повышается.

Уровень корреляции экспрессивности отдельных изоформ исследованных ферментов с продолжительностью закалки растений Мироновской 808 и ее линий представлены в таблице 1.

Таблица 1

Коэффициенты корреляции экспрессивности множественных форм ферментов с продолжительностью закаливания проростков почти изогенных линий сорта Мироновская 808

Фермент, Rf	Мироновская 808 (рецессив)	Мироновская 808-Vrd1	Мироновская 808-Vrd2
Пероксидаза, 0,10	0,97**	0,95*	0,83
Пероксидаза, 0,17	0,95*	0,97**	0,96*
Пероксидаза, 0,37	- 0,87	- 0,95*	- 0,90*
Σ	0,97**	0,95*	0,93*
Фенолоксидаза, 0,02-0,06	0,08	- 0,16	0,43
Фенолоксидаза, 0,13	0,14	0,98**	0,87
Фенолоксидаза, 0,20	0,69	0,92*	0,53
Σ	0,17	0,51	0,59
Супероксиддисмутаза, 0,10	0,95*	0,13	0,85
Супероксиддисмутаза, 0,15	0,14	- 0,95*	- 0,79
Супероксиддисмутаза, 0,20	0,97**	0,59	0,82
Σ	0,95*	0,71	0,93*
Цитохромоксидаза, 0,02-0,04	- 0,68	- 0,89*	- 0,53
Цитохромоксидаза, 0,10	0,08	- 0,10	0,70
Цитохромоксидаза, 0,18	- 0,54	0,01	- 0,09
Цитохромоксидаза, 0,34-0,36	- 0,90*	- 0,60	- 0,92*
Σ	- 0,82	- 0,87	- 0,33
Эстераза, 0,02-0,08	- 0,14	0,23	- 0,15
Эстераза, 0,12-0,18	- 0,69	- 0,86	- 0,58
Σ	- 0,42	- 0,64	0,66

* здесь и в таблице 2 значения достоверны: * — при $P \leq 0,05$; ** — при $P \leq 0,01$;
Σ — суммарная экспрессивность всех визуализированных на электрофорограмме форм фермента

Экспрессивность некоторых ферментов в проростках мягкой пшеницы...

Из представленных данных видно, что среди исследованных ферментов на продолжительность действия низкой плюсовой температурой наиболее заметно реагирует пероксидаза. В проростках сорта Мироновская 808 повышение экспрессивности формы фермента с Rf 0,10 при закаливании растений наблюдается с достоверностью $P \leq 0,01$, так же достоверно увеличивается при этом суммарная экспрессивность фермента. Экспрессивность изоформы пероксидазы с Rf 0,17 также коррелирует с продолжительностью закалки растений, но с меньшей степенью достоверности ($P \leq 0,05$).

Кроме пероксидазы, у сорта Мироновская 808 с продолжительностью закаливания коррелирует экспрессивность двух изоформ супероксиддисмутазы с Rf 0,10 ($P \leq 0,05$), Rf 0,20 ($P \leq 0,01$) и суммарная экспрессивность этого фермента ($P \leq 0,05$). У формы цитохромомоксидазы с Rf 0,34–0,36 экспрессивность в процессе закаливания снижается с вероятностью $P \leq 0,05$. У остальных изоформ цитохромомоксидазы, а также фенолоксидазы и эстераз не наблюдается достоверных корреляционных зависимостей между их экспрессивностью и длительностью содержания при низкой положительной температуре проростков сорта Мироновская 808.

Замена рецессивного аллеля *vrd1* сорта Мироновская 808 на ее доминантный аллель *Vrd1* почти изогенной линии Мироновская 808-*Vrd1* приводит к изменению величины корреляции между экспрессивностью отдельных изоформ и продолжительностью воздействия низкой температуры. Так, в отличие от рекуррентного родителя, у линии Мироновская 808-*Vrd1* с продолжительностью закаливания достоверно коррелирует экспрессивность изоформы пероксидазы с Rf 0,37 и двух изоформ фенолоксидазы с Rf 0,13 и 0,20. Кроме того, наблюдаются изменения экспрессивности отдельных изоформ супероксиддисмутазы и цитохромомоксидазы. Практически неизменной в процессе закаливания у всех генотипов остается экспрессивность эстераз.

У линии Мироновская 808-*Vrd2* реакция пероксидазы на длительное воздействие температуры +2°C остается фактически такой же, как и в проростках линии Мироновская 808-*Vrd1*. В то же время по сравнению с контролем (Мироновская 808, генотип *vrd1vrd1 vrd2vrd2*) у линии Мироновская 808-*Vrd2* не изменяется экспрессивность фенолоксидазы, цитохромомоксидазы, эстераз.

Сорт Эритроспермум 604 характеризуется более низкой морозостойкостью [17]. Длительное закаливание растений этого сорта вызывает менее значительные изменения экспрессивности пероксидазы и супероксиддисмутазы, чем в случае сорта Мироновская 808 (табл. 2). Важно то, что в проростках Эритроспермум 604 с продолжительностью закаливания коррелирует экспрессивность иной, чем в проростках Мироновской 808, изоформы цитохромомоксидазы (с Rf 0,10). Кроме того, прослеживается корреляционная связь продолжительности закаливания с экспрессивностью изоформы фенолоксидазы (Rf 0,13), чего не наблюдали у Мироновской 808.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции экспрессивности множественных форм ферментов с продолжительностью закаливания проростков почты изогенных линий сорта Эритроспермум 604

Фермент, R_f	Эритроспермум 604 (рецессив)	Эритроспермум 604-Vrd1	Эритроспермум 604-Vrd2
Пероксидаза, 0,10	0,78	0,87	0,99**
Пероксидаза, 0,17	0,90*	0,94*	0,99**
Пероксидаза, 0,37	- 0,82	- 0,82	- 0,80
Σ	0,80	0,83	0,88
Фенолоксидаза, 0,02-0,06	0,81	0,19	0,94*
Фенолоксидаза, 0,13	0,89*	0,94*	0,96*
Фенолоксидаза, 0,20	0,86	0,34	0,98**
Σ	0,80	0,17	0,95*
Супероксиддисмутаза, 0,10	0,76	0,57	0,03
Супероксиддисмутаза, 0,15	0,15	0,19	- 0,60
Супероксиддисмутаза, 0,20	0,92*	0,91*	- 0,61
Σ	0,85	0,71	- 0,62
Цитохромоксидаза, 0,02-0,04	- 0,43	0,02	0,74
Цитохромоксидаза, 0,10	0,97*	0,98**	0,94*
Цитохромоксидаза, 0,18	0,73	0,49	0,60
Цитохромоксидаза, 0,34-0,36	- 0,62	- 0,55	0,32
Σ	0,40	0,81	0,78
Эстераза, 0,02-0,08	0,11	- 0,78	- 0,90*
Эстераза, 0,12-0,18	- 0,17	- 0,77	- 0,90*
Σ	- 0,15	- 0,83	- 0,96*

Наличие в генотипе сорта Эритроспермум 604 доминантных аллелей гена *Vrd1* вместо рецессивных *vrd1* не приводило к изменениям экспрессивности исследованных ферментов в ответ на закаливание растений. Вместе с тем отчетливая реакция наблюдается у растений, имеющих разные аллели гена *Vrd2*. Проростки линии Эритроспермум 604-Vrd2 в условиях закаливания обнаруживают различия экспрессивности фенолоксидазы по сравнению с исходным сортом. Соответствующие показатели всех трех изоформ и суммарной экспрессивности фермента с высокой степенью достоверности возрастают при закаливании. Одновременно достоверно снижается экспрессивность эстераз.

Экспрессия генов является быстрым ответом на воздействие стрессовых факторов. Как уже отмечалось, в ответ на низкую тем-

пературу происходит повышение экспрессивности отдельных изоформ исследованных ферментов в проростках почти изогенных линий сортов Мироновская 808 и Эритроспермум 604.

У более морозостойкого сорта Мироновская 808 такое повышение более выражено, особенно относительно пероксидазы. Это вполне согласуется с данными литературы: в условиях гипотермии у холодаустойчивых растений активность пероксидазы повышается, а у менее зимостойких остается неизменной или снижается [4]. Авторы (Кучеренко, Капустян, 2004) показали, что степень зимостойкости сортов и линий пшеницы коррелирует с количеством мРНК, кодирующей пероксидазу — *рох 3* и *рох 4*. Именно за счет повышения экспрессии этих генов у зимостойких сортов возрастает суммарная активность пероксидазы.

Вышеизложенное позволяет сделать следующие выводы:

1. В процессе закаливания растений в условиях холодильной камеры на 7–21 день экспрессивность отдельных форм исследованных ферментов изменяется в сторону повышения, особенно у морозоустойчивого сорта Мироновская 808.

2. Среди исследованных ферментов наиболее заметно на низкую плюсовую температуру реагирует пероксидаза, затем в порядке уменьшения — супероксиддисмутаза, цитохромоксидаза, фенолоксидаза и эстеразы.

3. Коэффициенты корреляции между экспрессивностью отдельных изоформ с продолжительностью закаливания растений в искусственных условиях различны у гомозиготных рецессивов и доминантов по генам *Vrd1* или *Vrd2*.

4. Влияние аллеля *Vrd2* на экспрессивность отдельных изоформ ферментов сильнее проявляется в генотипе Эритроспермум 604 по сравнению с генотипом Мироновской 808.

Литература

1. Григорюк И. А., Ткачев В. И., Савинский С. В. и др. Методы исследования и способы оценки устойчивости растений к засухе и высокой температуре. — К.: Знание, 1999. — 90 с.
2. Мусиенко М. М. Фізіологія рослин : Підручник. — К.: Фітосоціоцентр, 2001. — 392 с.
3. Schmidt M., Feierabend J. Characterization of cDNA nucleotide sequences encoding two differentially expressed catalase isozyme polypeptides from winter rye (*Secale cereale*) // Plant Physiol. — 2002. — Vol. 122. — P. 1457–1465.
4. Кучеренко В. П., Капустян А. В. Фермент пероксидаза і зимостійкість рослин. Монографія. — К.: Фітосоціоцентр, 2004. — 116 с.
5. Барашкова Э. А. Динамика компонентного состава легкорастворимых белков и изоформ некоторых ферментов озимых пшениц после промораживания // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. — 1979. — Т. 64, № 3. — С. 147–153.
6. Сергеева К. А. Физиологические и биохимические основы зимостойкости растений. — М. : Наука, 1971. — 174 с.
7. Колупав Ю. А., Борисенко Л. Р., Рябчун Н. И. Особенности проявления активности инвертаз в условиях гипотермии в связи с морозостойкостью озимых злаков // Физиология и биохимия культ. раст. — 1993. — Т. 25, № 4. — С. 387–392.

8. Крупнов В. А. Методические указания по созданию и использованию наборов изогенных линий у растений // М.: ВАСХНИЛ. — 1984. — 15 с.
9. Стельмак A. Ф. Генетика типа развития и продолжительности вегетационного периода мягких пшениц // Селекция и семеноводство. — К.: Урожай. — 1981. — С. 8–15.
10. Файт В. И. Проблемы генетического анализа зимо-морозостойкости // Физ. и биохим. культ. раст. — 2004. — Т. 36, № 5. — С. 371–382.
11. Stelmakh A., Zolotova N., Fayt V. Genetic analysis of differences in duration vernalization requirement of winter bread wheat // Cereal Research Communications. — 2005. — Vol. 33, N 4. — P. 713–718.
12. Файт В. И. Генетическая система контроля различий по продолжительности яровизации у озимой пшеницы // Цитология и генетика. — 2003. — Т. 37, № 5. — С. 69–76.
13. Файт В. И. Создание почти изогенных и конгенных линий озимой мягкой пшеницы по генам контроля продолжительности яровизационной потребности — Vrd // Збірник наукових праць Селекційно-генетичного інституту. — Одеса. — 2002. — № 2. — С. 37–46.
14. Стельмак A. Ф., Золотова Н. А. Генетические различия по продолжительности яровизационной потребности у озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. — 1993. — Т. 27, № 3. — С. 3–7.
15. Топтиков В. А., Миросян С. Л., Дьяченко Л. Ф. и др. Сопряженность устойчивости озимых мягких пшениц к Fusarium graminearum Schwabe и множественных молекулярных форм некоторых ферментов // Цитология и генетика. — 2002. — Т. 36, № 3. — С. 3–11.
16. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. — М.: Колос, 1979. — 415 с.
17. Pilipenko M. V., Chebotar S. V., Fayt V. I. et. al. Microsatellite markers analysis of winter hardness varieties // Abstracts the 13th International EWAC Workshop. — Prague, Czech Republic, 2005. — Р. 15.

Л. Ф. Дьяченко¹, В. М. Тоцкий¹, В. И. Файт², В. А. Топтиков¹

¹ Одеський національний університет,
кафедра генетики і молекулярної біології
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

² Селекційно-генетичний інститут УААН, відділ генетики
Овидиопольська дор., 3, Одеса, 65036, Україна

ЕКСПРЕСІВНІСТЬ ДЕЯКИХ ГЕН-ЕНЗИМНИХ СИСТЕМ В ПАРОСТКАХ РІЗНИХ ЗА ГЕНАМИ VRD ЛІНІЙ ПШЕНИЦІ В ПРОЦЕСІ ЗАГАРТОВУВАННЯ

Резюме

Проведено аналіз електрофоретичних спектрів множинних молекулярних форм пероксидази (КФ 1.11.1.7), супероксиддисмутази (КФ 1. 15.1.1), фенолоксидази (КФ 1.10.3.1), цитохромоксидази (КФ 1.9.3.1) і естерази (КФ 3.1.1-) в паростках майже ізогенних по генах Vrd ліній озимої м'якої пшеници сортів Миронівська 808 і Еритроспермум 604. Встановлено зростання експресивності окремих множинних молекулярних форм досліджуваних ферментів при загартовуванні рослин в умовах холодильної камери при +2°C. Коєфіцієнти кореляції між експресивністю окремих ізоформ і тривалістю загартування рослин в штучних умовах різні у гомозиготних рецесивів і домінантів по генах Vrd1 і Vrd2. Вплив алеля Vrd2 на експресивність окремих ізоформ ферментів сильніше виявляється в геномі Еритроспер-

мум 604 порівняно з геномом Миронівська 808, отже прояв ефекту гена *Vrd2* залежить від генного оточення.

Ключові слова: множинні молекулярні форми ферментів, експресивність ізоформ ферментів, майже ізогенні лінії пшениці.

L. F. Diachenko¹, V. N. Totsky¹, V. I. Fait², V.A. Toptikov¹

¹ Odessa National University, Department of Genetics and Molecular Biology
Dvoryanskaya St., 2, Odessa, 650026, Ukraine

² Plant Breeding and Genetics Institute,
Ovidiopolskaya St., 3, Odessa, 650036, Ukraine

**SOME GENE-ENZYME SYSTEMS EXPRESSION OF DIFFERENT
WHEAT LINES WITH *VRD1* AND *VRD2* GENES SEEDLINGS IN
ADAPTATION TO LOW TEMPERATURE**

Summary

The electrophoretic spectra of multiple molecular forms of peroxidase, superoxide desmutase, phenoloxidase, cytochromoxidase and esterase in epy shoots of some winter nearisogenic to genes *Vrd* lines of varieties Mironovskaya 808 and Erytrospermum 604 have been studied. The increasing of some enzyme isoforms expression was picking up under the low temperature (+2°C). The correlation coefficient between isoforms expression and length of hardening are differentiated in homozygote recessive and dominant genes *Vrd1* and *Vrd2*. The allele effect *Vrd2* was more strong in Erytrospermum 604 genome in comparison with Mironovskaya 808.

Keywords: multiple molecular enzyme forms, expression of enzyme isoforms, almost isogenic wheat lines.

УДК:577.57.021+577.1

I. С. Карпова¹, д-р біол. наук, ст. наук. співроб., Е. О. Коваленко², д-р біол. наук, ст. наук. співроб., Л. І. Пальчиковська¹, канд. біол. наук, ст. наук. співроб., Н. В. Корецька¹, канд. біол. наук, наук. співроб., М. О. Платонов¹, наук. співроб., С. Б. Зелений¹, наук. співроб., К. І. Гетьман², О. В. Сашук², асп., В. С. Підгорський², акад., д-р біол. наук

¹ Інститут молекулярної біології і генетики НАН України,
вул. Академіка Зabolотного, 150, Київ, 03143, Україна;

² Інститут мікробіології і вірусології ім. Д. К. Зabolотного НАН України,
вул. Академіка Зabolотного, 154, Київ ГСП, Д03680, Україна.

ДОСЛІДЖЕННЯ МОЖЛИВИХ МЕХАНІЗМІВ ДІЇ ЛЕКТИНУ *BACILLUS SUBTILIS* З ВИКОРИСТАННЯМ КОМПОЗИТНИХ БІОРЕГУЛЯТОРІВ — ПОХІДНИХ ФЕНАЗИН-1-КАРБОНОВОЇ КИСЛОТИ

Показана спроможність лектинів модулювати цитостатичну дію біорегуляторів. Модулюючий ефект рослинних лектинів в системі *B. subtilis* виявлений у штаму з непошкодженою системою репарації/рекомбінації, але відсутній у мутанта, котрий не продукує власний лектин. За даними автофокусування препарат екзолектину *B. subtilis* містив дві молекулярні форми, які відрізнялися за фізико-хімічними та біологічними характеристиками. Лужна форма лектину в умовах *in vitro* повністю інгібувала процес транскрипції за участі ДНК-залежної РНК-полімерази фага T7.

Ключові слова: *Bacillus subtilis*, мутанти, лектин, ізолектини, автофокусування.

Загальною характеристикою більшості білків є їх властивість специфічно взаємодіяти з різноманітними речовинами. Відомими прикладами можуть слугувати антитіла, що зв'язують антигени, ферменти, що взаємодіють з субстратами та інгібіторами, а також біологічно активні білки — лектини, які здатні вибирково та зворотньо зв'язувати вуглеводи та вуглеводмісні біополімери без порушення їх хімічної структури. У всіх живих організмів біологічні реакції за участю лектинів поділяються на два типи: перший — безпосередня взаємодія з відповідними вуглеводними залишками, котра призводить до реакції аглютинації, адгезії або преципітації; другий — опосередкований сигнальний вплив, який індукує складний ланцюг метаболічних перетворень [1–5].

Порівняно із значним прогресом у дослідженні лектинів патогенних мікроорганізмів лектини сaproфітних мікроорганізмів на сьогодні вивчені недостатньо. Встановлена їх участь у процесах міжклітинного розпізнавання, адгезії та регуляції росту на клітин-

ному та популяційному рівнях [3, 6]. Дані щодо механізмів дії лектинів непатогенних мікроорганізмів відсутні.

В останній час увагу вчених привертають представники сапрофітних бактерій роду *Bacillus*, у яких відкрито здатність до синтезу позаклітинних лектинів з різноманітними медико-біологічними властивостями [3, 6, 7]. Метою даної роботи був пошук невідомих клітинних мішеней, чутливих до дії згаданих лектинів, з використанням в якості інструментів нового класу синтетичних біорегуляторів, сконструйованих на основі феназин-1-карбонової кислоти.

Матеріали і методи

Тест-культурами у дослідженні сумісного впливу лектинів та синтетичних біорегуляторів слугували два ізогенних штами *B. subtilis*: біохімічний мутант SB25(*rec⁺*) за геном *hisH* (гістидин-фосфат-аміотрансферази) і геном *trpC2* (індол-гліцерол-фосфатсинтетази), а також штам *recP* (*rec⁻*), що додатково має мутацію *rec149*, яка впливає на процес рекомбінації та репарації. Умови вирощування та стандартизації тест-культур, склад розчинів та ростових середовищ, а також послідовність додавання реагентів були описані раніше [8]. В роботі була досліджена дія комерційних лектинів рослинного походження ("ЛЕКТИНОТЕСТ", Львів, Україна), а також препарат власного екзолектину *B. subtilis* штаму B-7014 [3, 6]. В якості інструментів (індикаторів) були використані синтетичні біорегулятори: феназин, феназин-1-карбонова кислота (ФКК-1) та сконструйовані на основі ФКК-1 кон'югати з 6-азацитозином та 6-азаурацилом.

Сумісну дію лектинів та феназину і його похідних досліджували *in vivo* дифузним методом [9]. Свіжі розчини лектинів у стерильному 0,15 М NaCl доводили до концентрації 200 мкг/мл і з'єднували з рівним об'ємом (100 мкл) стандартизованої культури бактерій в епендорфі, струшували 30 секунд, інкубували протягом 30 хв при 37°C та висівали по 100 мкл на чашки Петрі з повноцінним агаризованим середовищем. В контроль замість лектину додавали відповідний об'єм 0,15 М NaCl. Стокові розчини синтетичних біорегуляторів у диметилсульфоксиді (ДМСО) розводили стерильною водою до концентрації 1 мг/мл, наносили крапельно самплером по 10 мкл на поверхню щойно засіяного бактеріями агару. Чашки інкубували при 37°C протягом 24 годин та визначали діаметри зон інгібування росту за допомогою мікрометра. Мірою впливу лектинів на бактеріостатичний ефект композитів слугувала різниця між діаметром зон пригнічення росту необробленої культури (контроль) та культури, яка оброблена лектином. Отримані результати виражали в абсолютних значеннях (мкм) та процентах. Дані незалежних експериментів у трьох повторностях обробляли з використанням комп'ютерної програми Qauttro Pro для Windous.

Схема одержання бактеріального екзолектину описана раніше [3, 6]. Подальшу очистку та характеристику гемаглютинуючої субстан-

ції провадили за допомогою електрофокусування без додавання амфолітів за методом, що одержав назву автофокусування [10] з нашими модифікаціями. Частково очищений за допомогою ступінчастого висолювання сульфатом амонію та ліофілізований препарат лектину (1 г) розчиняли в 600 мл 0,015 М NaCl. За умов режиму стабілізації напруги — 220 В створювався стартовий струм 7–10 мА, котрий у ході експерименту поступово знижувався до 2 мА. Автофокусування проводили у два етапи. На першому етапі в комірчастій камері невеликого об'єму (120 мл) протягом 3–5 год формували градієнт pH в діапазоні від кислих (pH = 1,0 – 1,2) до лужних (pH = 10,0 – 12,0) значень. На другому етапі автофокусування в кожну комірку аналогічної камери більшого об'єму (500 мл) вносили по 5 мл матеріалу з різними значеннями pH, одержанного на першому етапі автофокусування, і заповнювали камеру рештою вихідного розчину. При цьому розділення та очистка компонентів відбувалися значно швидше, ніж за використанням авторської методики. По закінченню автофокусування досліджували гемаглютинуючу активність (ГАА) [2] та загальну кількість білка в кожній фракції спектрофотометричним методом.

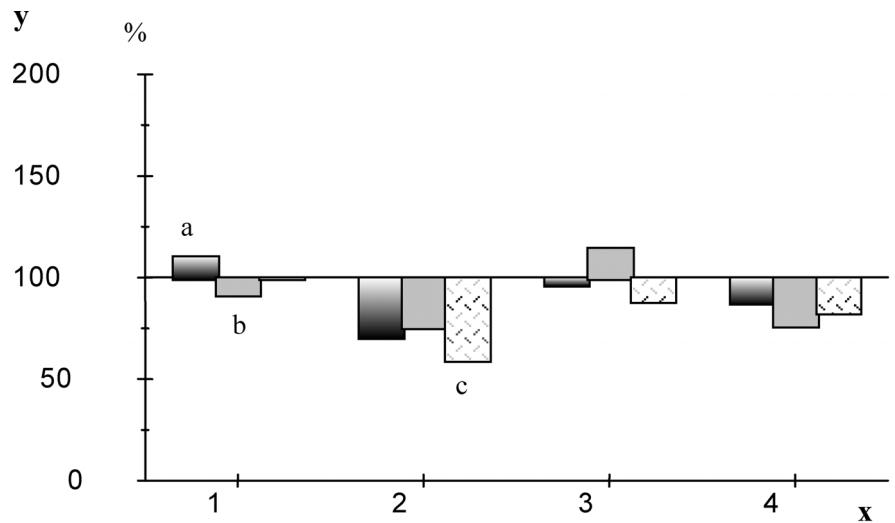
Експерименти по визначенням впливу екзолектину *B. subtilis* на процес транскрипції *in vitro* провадили із застосуванням ДНК-залежної РНК-полімерази бактеріофага T7 [11–13]. До лінеаризованої ДНК плазміди *pTZ19R*, котра слугувала матрицею, додавали буфер з трис-HCl та MgCl₂ (MDTT) pH 7,5, інгібітор РНКаз, нуклеозидтрифосфати (ATP, GTP, CTP, TTP) та РНК-полімеразу фага T7 (FERMENTAS, Литва). Лектиномісну фракцію після визначення концентрації білка розчиняли у воді до концентрації 10 мкг/мл та вводили перед додаванням РНК-полімерази фага T7. Кінцеву реакційну суміш (20 мкл) інкубували протягом 1 год при температурі 37°C. Реакцію транскрипції зупиняли заморожуванням при -20°C. Отримані продукти транскрипції візуалізували за допомогою електрофорезу в 1% агарозному гелі з додаванням 0,5 мкг/мл бромистого етидію.

Кількісну оцінку синтезованих РНК-продуктів здійснювали з використанням програмних пакетів "Sigma Plot 5.0" і "Origin 5.0" для Windows.

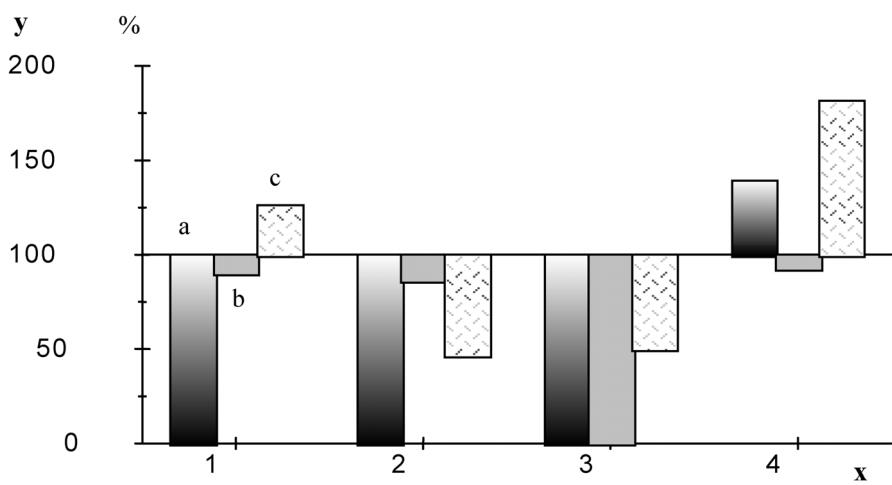
Результати та їх обговорення

Використані лектини рослинного походження належали до представників трьох найбільш поширеніх структурних класів, а саме: лектинів бобових — ConA, хітинзв'язувальних лектинів — WGA та лектинів — інгібіторів білкового синтезу типу RIP-2 — SNA [13]. Структура власного позаклітинного лектину *B. subtilis* досі невідома.

Як видно з даних рис. 1, після обробки лектинами результат сумісної дії з композитними біорегуляторами змінювався і для



a



b

Рис. 1. Вплив рослинних лектинів на прояв цитостатичної дії композитних біорегуляторів в залежності від генотипу тест-культури:
А — rec⁺ (SB25), В — rec⁻ (recP).

Лектини: а — ConA; б — WGA; с — SNA. х — біорегулятори: 1 — феназин; 2 — ФКК-1; 3 — кон'югат ФКК-1 і азаурацилу; 4 — кон'югат ФКК-1 і азацитозину; у — зона пригнічення росту у % до контролю

кожного лектину мав певні особливості. Манозоспецифічний лектин ConA повністю блокував дію феназину, в той час як інші два використаних лектини (WGA і SNA) суттєво не впливали на бактеріостатичні властивості феназину.

Щодо дії феназин-1-карбонової кислоти (ФКК-1), то слід відмітити, що досліджені лектини проявляли вірогідне (ConA) або слабке (SNA) блокування її бактеріостатичного ефекту.

Утворення кон'югату ФКК-1 з 6-азаурацилом привело до втрати цитостатичної дії препарату на штам *rec⁺*, оброблений всіма дослідженими лектинами. В разі клітин штаму *rec⁻* подібний антагоністичний ефект лектинів не спостерігався.

При застосуванні іншого кон'югату ФКК-1 — з 6-азацитозином — направленість дії лектинів ConA та SNA змінилась в бік підсилення його цитостатичного ефекту у штаму *rec⁺*. Щодо мутанта *rec⁻*, то він також виявився нечутливим до сумісної дії лектину з кон'югатом.

Раніше нами було показано, що штам *rec⁻*, на відміну від штаму *rec⁺* та штаму *B. subtilis* B-7014 не синтезує власний лектин [7]. Проте яким чином може впливати цей лектин на досліджувані процеси, залишилося не з'ясованим.

Враховуючи одержані дані стосовно здатності ФКК-1 та ії похідних пригнічувати процес транскрипції *in vitro*, в подальших дослідах з'ясовували, чи може власний лектин *B. subtilis* також впливати на цей процес [11, 12].

Для цього було проведено фракціонування препарата лектину за допомогою методу автофокусування. Як видно з даних рис. 2, препарат екзолектину містить як мінімум дві різні молекулярні форми, що відрізняються за сумарним зарядом: кислу форму, яка рухається до аноду, локалізується при значеннях pH близько 3,0 і співпадає з максимальним вмістом загального білка в досліджуваних пробах (рис. 3), та лужну, що рухається до катоду і зосереджується в діапазоні pH 7,5. Перша форма аглютинує еритроцити кроля і в більшій мірі еритроцити барана. Друга молекулярна форма аглютинує виключно еритроцити кроля. Одержані результати, як і наші попередні досліди, свідчать про множинність молекулярних форм позаклітинних лектинів бактерій *Bacillus* [8] та узгоджуються з даними літератури відносно спектра різних молекулярних форм лектинів, ізольованих з інших природних джерел [4, 5].

Вивченю впливу екзолектину *B. subtilis* на процес транскрипції передувало дослідження дії різних концентрацій комерційних рослинних лектинів на синтез РНК *in vitro* (рис. 4). В ході експерименту вдалося встановити, що всі три використані рослинні лектини при концентрації 1 мкг/мл та WGA в концентрації 10 мкг/мл не впливали на синтез мРНК, а в концентрації 10–100 мкг/мл неспецифічно стимулювали процес транскрипції.

Враховуючи виявлені нами відмінності у фізико-хімічних та біологічних характеристиках різних молекулярних форм екзолектину

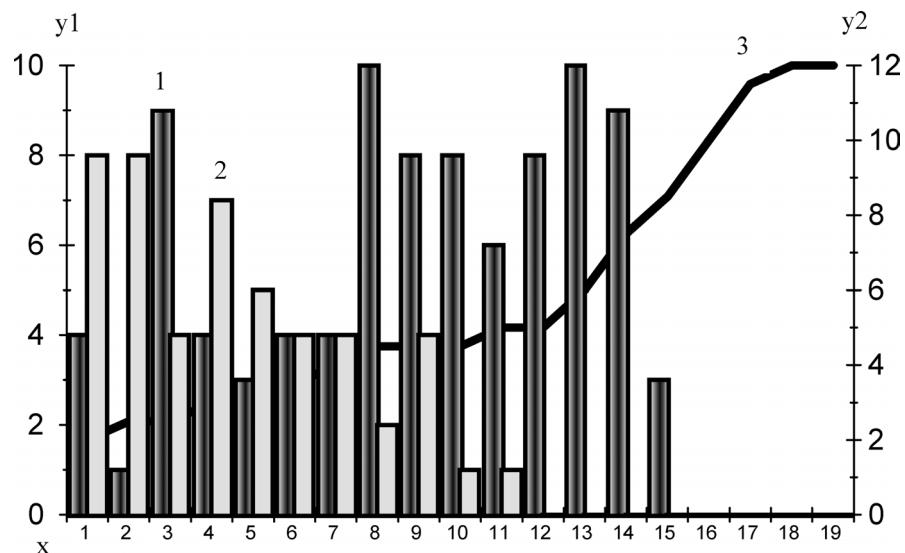


Рис. 2. Гемаглютинуюча активність фракцій екзолектину *B. subtilis*, що сформувалися в процесі автофокусування за відсутності комерційних амфолітів-носіїв

1 — реакція з еритроцитами кроля; 2 — реакція з еритроцитами барана; 3 — градієнт pH; x — № фракції; y1 — ГАА, log₂ титру; y2 — pH.

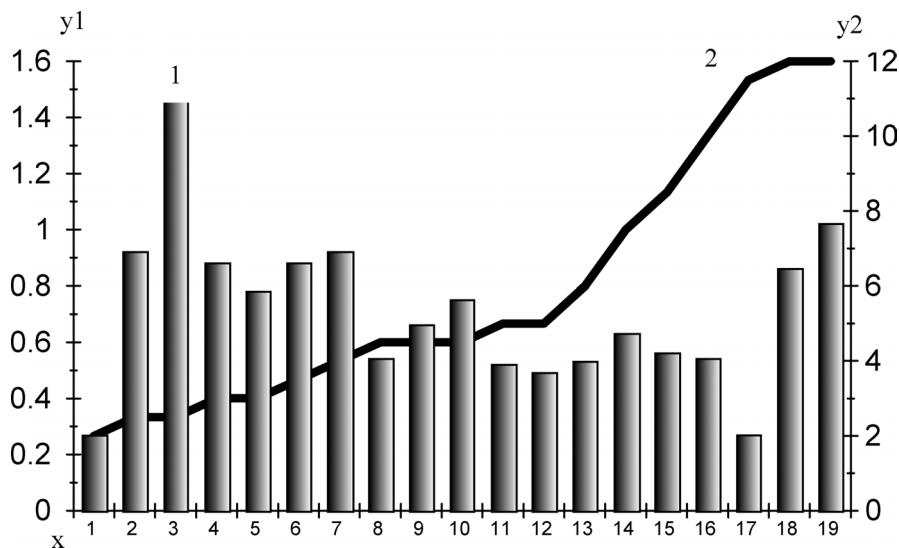


Рис. 3. Вміст білка у фракціях екзолектину *B. subtilis*, що сформувалися за умов автофокусування

1 — УФ абсорбція при 280 nm; 2 — градієнт pH; x — № фракції; y1 — УФ абсорбція при 280 nm; y2 — pH.

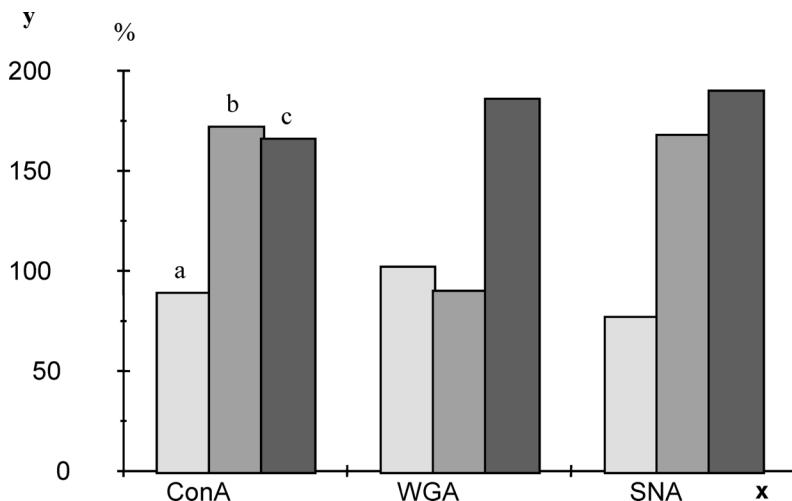


Рис. 4. Вплив рослинних лектинів у концентрації 1 мкг/мл (а), 10 мкг/мл (б) та 100 мкг/мл (с) на синтез мРНК *in vitro*

х — лектини; у — продукт транскрипції *in vitro* у % до контролю

B. subtilis, а саме: розподіл в електричному полі, рівень їх гемаглютинуючої активності та спорідненість до еритроцитів різної видової належності, обидві форми — кисла та лужна — були дослідженні окремо в реакції інгібування транскрипції *in vitro*. Для порівняння була вивчена також проміжна слабокисла форма, що в однаковому ступені аглютинувала як еритроцити кроля, так і еритроцити барана.

Виявилось, що одержані молекулярні форми лектину по-різному впливають на вихід РНК-продукту транскрипції *in vitro* (рис. 5). Кисла форма виявляла тенденцію до незначної активації (на 10%) утворення транскриптів, слабокисла форма не мала вірогідного впливу на даний процес, в той час як лужна форма повністю блокувала процес транскрипції з плазмідного промотора.

Одержані дані дають можливість стверджувати, що структурна множинність молекулярних форм лектинів *B. subtilis* є основою різнонаправленої регуляторної дії на важливі внутрішньоклітинні процеси, зокрема на процес транскрипції.

Висновки

- Показано спроможність лектинів різного походження модулювати цитостатичну дію біорегуляторів — похідних феназину, що залежить як від структури лектину, так і від структури низькомолекулярного партнера.
- Модулюючий ефект лектинів рослинного походження в системі *B. subtilis* спостерігається лише у штаму з неушкодженою

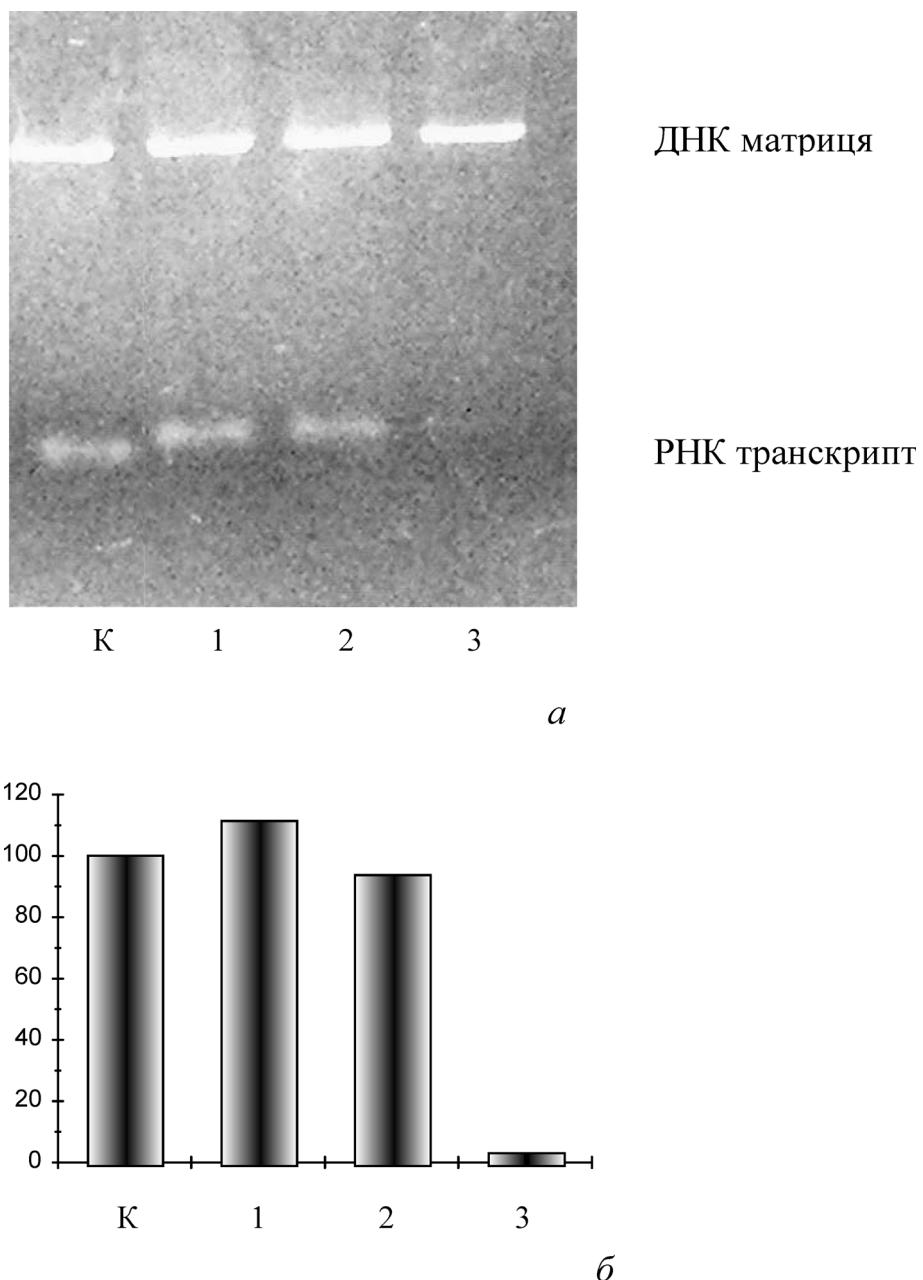


Рис. 5. Електрофореграма (а) та денситограма (в) продуктів транскрипції *in vitro* за наявності у середовищі різних молекулярних форм лектину *B. subtilis*.

Молекулярні форми лектину: 1 — кисла (рН 3,0); 2 — слабокисла (рН 4,5); 3 — лужна (рН 7,5); К — (контроль) — повний транскрипт, отриманий за відсутності лектину

- системою репарації/рекомбінації і втрачається у мутанта, котрий не продукує власний лектин.
3. Препарат власного екзолектину *B. subtilis* містить як мінімум дві різні молекулярні форми (кислу та лужну), які відрізняються фізико-хімічними та біологічними характеристиками.
 4. Одна з цих молекулярних форм (а саме лужна) *in vitro* повністю інгібує процес транскрипції РНК-полімеразою фага T7.
 5. Екзолектин *B. subtilis* можна вважати можливим модулятором та посередником впливу рослинних лектинів на клітини бактерій. Зазначені впливи, ймовірно, здійснюються на рівні транскрипції.

Література

1. Голынская Е. Л., Погорелая Н. Ф., Макаренко В. И. Изучение и применение лектинов., Т. 2. Лектины в биологии и медицине. // Уч. зап. Тарт. ун-та. — 1989. — Вып. 870. — С. 212–217.
2. Луцік М. Д., Панасюк Е. Н., Луцік А. Д. Лектини. — Львов: Вища школа, 1981. — 152 с.
3. Подгорский В. С., Коваленко Э. А., Симоненко И. А. Лектини бактерий. — К.: Наук. думка, 1992. — 202 с.
4. Lis H., Sharon N. Lectins. — Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.-2003. — 440 р.
5. Handbook of plant lectins: properties and biomedical applications / J. M. Van Damme, W. J. Peumans, A. Pustai, S. Bardocz. — Chichester etc.: John Wiley and Sons. — 1998. — 451 р.
6. Коваленко Е. О. Позаклітинні лектини бактерій роду *Bacillus*: Автореф. дис... док. біол. наук. — К., 1999. — 36 с.
7. Участь лектинів сапрофітних бактерій *Bacillus subtilis* у репаративних процесах / В. С. Підгорський, І. С. Карпова, Е. О. Коваленко, Н. В. Корецька, К. І. Гетьман, С. Ю. Римар // Доповіді НАНУ — 2005. — № 1. — С. 154–158.
8. Карпова І. С., Корецька Н. В., Кочубей Т. О. Здатність лектинів модулювати дію антибіотиків на ріст мутантів *Bacillus subtilis* // Укр. біохім. журн. — 2005. — Т. 77, № 3. — С. 136–141.
9. Kada T., Sadaie Y., Sakamoto Y. Handbook of mutagenicity test procedures // Ed. by B. J. Kilbey, M. Legator, W. Nichols, C. Ramel. — Amsterdam; New York; Oxford: Elsevier. — 1984. — Р. 13–31.
10. Sova O. Autofocusing — a method for isoelectric focusing without carrier ampholytes // J. of Chromatography. — 1985. — 320. — Р. 15–22.
11. Костіна В. Г., Алексєєва І. В., Пальчиковська Л. Г. Синтез нових 2',3'-дидезоксиопохідних 6-азацитидину — потенційних інгібіторів репродукції ретровірусів // Біополімери і клітина. — 2001. — Т. 17, № 6. — С. 560–564.
12. N1-глікозидні аналоги 6-азацитидину. Цитотоксична дія та вплив на транскрипцію *in vitro* / Л. Г. Пальчиковська, Л. В. Гарманчук, І. В. Алексєєва, Л. С. Усенко, Т. С. Шестакова, Г. І. Соляник, А. Д. Швед, В. Ф. Чехун // Біополімери і клітина. — 2005. — Т. 21, № 5. — С. 433–439.
13. Inhibition of bacteriophage T7 RNA polymerase *in vitro* transcription bu DNA-binding pyrrolo[2,1-c][1,4]benzodiazepines / M. S. Puuvada, S. A. Forrow, J. A. Hartley, P. Stephenson, I. Gibson, T. C. Jenkins, D. E. Thurston // Biochem. — 1997. — Vol. 36, N 3. — Р. 2478–2484.

**И. С. Карпова¹, Э. А. Коваленко², Л. Г. Пальчиковская¹,
Н. В. Корецкая¹, М. А. Платонов¹, С. Б. Зеленый¹, Е. И. Гетьман²,
Е. В. Сашук², В. С. Подгорский²**

¹ Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины,
ул. Академика Заболотного, 150, Киев, 03143, Украина;

² Институт микробиологии и вирусологии
им. Д. К. Заболотного НАН Украины,
ул. Академика Заболотного, 154, Киев ГСП, Д03680, Украина.

**ИССЛЕДОВАНИЕ ВОЗМОЖНЫХ МЕХАНИЗМОВ ДЕЙСТВИЯ
ЛЕКТИНА BACILLUS SUBTILIS С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ
КОМПОЗИТНЫХ БИОРЕГУЛЯТОРОВ — ПРОИЗВОДНЫХ
ФЕНАЗИН-1-КАРБОНОВОЙ КИСЛОТЫ**

Резюме

Показана способность лектинов модулировать цитостатическое действие биорегуляторов. Модулирующий эффект растительных лектинов в системе *B. subtilis* выявлен у штамма с неповрежденной системой репарации/рекомбинации, но отсутствовал у мутанта, который не синтезирует собственный лектин. По данным автофокусирования препарат экзолектина *B. subtilis* содержал две молекулярные формы, которые отличались по физико-химическим и биологическим показателям. Щелочная форма полностью ингибировала процесс транскрипции *in vitro* при участии ДНК-зависимой РНК-полимеразы фага T7.

Ключевые слова: *Bacillus subtilis*, мутанты, лектин, изолектины, автофокусирование.

**I. Karpova¹, E. Kovalenko², L. Palchikovska¹, N. Koretska¹,
M. Platonov¹, S. Zeleny¹, K. Getman², O. Sashchuk², V. Pidgorsky²**

¹ Institute of Molecular Biology and Genetics,
National Academy of Science of Ukraine,
Kyiv;

² Zabolotny Institute of Microbiology and Virology,
National Academy of Science of Ukraine,
Kyiv

**INVESTIGATION OF POSSIBLE ACTION MECHANISMS
OF BACILLUS SUBTILIS LECTIN WITH COMPOSITE
BIOREGULATORS, PHENAZINE-1-CARBOXYLIC ACID DERIVATIVES**

Summary

It was shown the ability of lectins to modulate the cytostatic action of bioregulators. Ascertained modulatory effect of plant lectins was observed in strains with intact reparation/recombination system, and it was absent in the mutant strain in system *B. subtilis* not synthesized its own lectin. *B. subtilis* exolectin preparation contains two molecular forms in accordance with auto focusing data. These lectin forms differ in physical-chemical and biological signs from each other. It is discovered the alkaline forms inhibit transcription *in vitro* with bacteriophage T7 DNA-dependent RNA-polymerase completely.

Keywords: *Bacillus subtilis*, mutants, lectin, isolectins, autofocusing.

УДК 633.15+575.22

Н. Е. Кожухова, канд. біол. наук, заст. директора, **Ю. М. Сиволап**, д-р біол. наук, проф., академік УААН

Південний біотехнологічний центр в рослинництві УААН

Овідіопольська дор., 3, Одеса, 65036, Україна; (0482) 395-274; e-mail: natavolk@rambler.ru

ДНК-МАРКЕР СТИЙКОСТІ КУКУРУДЗИ ДО ФУЗАРІОЗНИХ ГНИЛЕЙ ТА РОЛЬ МОБІЛЬНИХ ЕЛЕМЕНТІВ В СТИЙКОСТІ ДО ФІТОПАТОГЕНІВ

За допомогою ДНК-технології виявлений кодомінантний маркер RGA11 локусу, що відповідає за стійкість кукурудзи до *Fusarium spp.*, локалізований на короткому плечі хромосоми 1 на відстані 18,3 сМ. Проведене секвенування 240 п.н.-алеля, характерного для стійких генотипів. Нуклеотидна послідовність є комплементарною ретротранспозону Grande (ZDGRANDE1). Показаний можливий вплив мобільних елементів на прояв ознаки стійкості до фітопатогенів.

Ключові слова: ДНК-маркер, стійкість, кукурудза, *Fusarium*, мобільні елементи.

Мігруючі (транспозонні) генетичні елементи (МГЕ) складають більше 60% геномної ДНК еукаріот [1]. Найчисленнішим і широко поширеним класом транспозонів є ретропозони або ретротранспозони [2]. Ретротранспозони використовуються деякими РНК-вірусами і еукаріотними об'єктами як проміжний етап життєвого циклу копіювання своєї РНК за допомогою зворотної транскрипції і ферменту РНКази Н в копію ДНК, яка вбудовується в ДНК хазяїна за допомогою інтеграції IN. МГЕ розповсюджені по всьому геному і знаходяться у всіх хромосомах.

Ретротранспозони класифіковані в три групи: ретровірус-подібні елементи, що містять довгі кінцеві повтори (Long Terminal Repeats, LTR), не-LTR-ретротранспозони — довгі дисперговані повтори (Long Interspersed Elements) і короткі дисперговані повтори (Short Interspersed Elements).

Нові ретротранспозиції в геномі хазяїна, залежно від локалізації можуть приводити до змін активності генів [3, 4] і навіть індукувати хромосомні зміни. LTR ретротранспозонів несуть регуляторні сайти, що розпізнаються деякими хімічними компонентами ядра [5].

До сімейств ретротранспозонів у кукурудзи відносять наступні: *Cin* [6], *Bs1* [7], *Huck*, *Kake*, *Fourf*, *Milt*, *Reina*, *Victim*, *Ji* [8], *Magellan* [9], *Zeon-1* [10], *Opie-1* [11], *PREM* [12], *Grande-1* [12], *Stonor* [13], *Cinful-1* [14], *Tekay* [15], *ISAAC-CACTA* [16]. В таблиці 1 наведені властивості деяких ретротранспозонів геному кукурудзи. Значний

ДНК-маркер стійкості кукурудзи до фузаріозу

вміст ретропозуючих елементів в геномі дозволяє широко використовувати їх послідовності як молекулярні маркери [17].

Таблиця 1
Характеристика деяких ретротранспозонів кукурудзи

Ретротранспозон	Розмір, тис. п.н.	Кількість копій	Локалізація	РНК-транскрипт	Коментарі
LTR-ретротранспозони					
<i>copia</i> -подібні					
<i>Bs1</i>	3,2	0,302	1-5	-	Не містять послідовностей зворотної транскріпту; мають придбані консервативні трансмембральні домени цефлюлярного плазматичного мембраниого протона гена АТФази.
<i>Opie-1</i>	8,7	1,256	понад 3000	міжгенний розподіл	коріння, листя, волоть Активні останні 2-6 млн. років; переважно вбудовуються в LTR інших ретропозонів.
PREM-2	9,5	1,307	понад 10000	дисперговані	мікроспори Активні в найближчому минулому; інсерції в 5'-фланкуючих регіонах <i>polgal</i> -генів; складають близько 5 % генома.
<i>gypsy</i> -подібні					
<i>Cinful-1</i>	8,6	0,586	20000	-	листя Містять envelope-подібні послідовності.
<i>Grande-1</i>	13,5	0,600	понад 1300	дисперговані	- Містять значний по довжині 3'-регіон (більше 7 тис. п. н.), ймовірно, який захищає приданий цефлюлярний ген, який продукує 900 п.н.-транскрипт у всій тканині.
<i>Zeon-1</i>	7,3	0,648	понад 1250	-	ендосперм Не містить послідовностей зворотної транскріпту; продуктує gag-білок, який детектується антитілами.
He-LTR-ретротранспозони					
<i>Cin4</i>	1-6,8	-	50-100	-	- Містять сімейство обрізаних 5'-кінців.

Рослини використовують різні типи генів стійкості до хвороб і шкідників, по-перше, для детекції присутності патогена і, по-друге,

для індукції відповідних захисних реакцій. На даний час для багатьох видів рослин ідентифіковані численні гени стійкості (R-гени) до різних патогенних організмів — бактерій, грибів, вірусів, комах і нематод. Завдяки досягненням молекулярної генетики (зокрема, повному секвенуванню ДНК модельних рослин — гірчиці і рису) досягнуто величезного прогресу у вивчені структури і функцій R-генів, їх класифікації та визначені кодованих продуктів [18].

ДНК-технології, зосновані на методі полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР), — ефективний засіб виділення генів стійкості. Більшість R-генів кодують обмежене число консервативних регіонів, і ці регіони можуть бути використані для проектування вироджених праймерів, щоб ампліфікувати будь-які невідомі аналоги генів стійкості (R-gene analogs, RGAs). Виділення і картування аналогів генів стійкості за допомогою ДНК-технологій здійснене для багатьох рослин, в тому числі для кукурудзи [19, 20].

За допомогою ПЛР-підходу нами виявлений кодоміантний ДНК-маркер RGA11 до локусу, що відповідає за стійкість кукурудзи до фузаріозної гнилі, картування якого дозволило локалізувати його на короткому плечі хромосоми 1 на відстані 18,3 см дистальніше від маркера RGA11 [21].

Мета даного дослідження — вдосконалення ДНК-маркера RGA11 локусу стійкості до фузаріозної гнилі. Для досягнення поставленої мети виконували наступні задачі: оцінка ідентифікуючої здатності маркера RGA11, визначення послідовності фрагментів ампліфікації локусу RGA11; оцінка ступеня гомології даного фрагменту з відомими послідовностями кДНК рослин, конструкція праймерів, оцінка ідентифікуючої здатності розробленого маркера та порівняння її з такою попереднього маркера.

Матеріал і методи дослідження

Рослинний матеріал. 52 інbredні лінії, що різняться стійкістю до фузаріозної гнилі: стійкі лінії — ГК26, ОК124, ДК277-10, П343, ОК104-4, ОК109-6, БК440, Одеська 329, W59, HMv2/75, П502, Одеська 386, ХЛГ100, F2, Ік107-1, Ух562, F564, R1-2, W401, С103, П346, П149, Одеська 221, Одеська 308, ДК429, Одеська 139; сприйнятливі лінії — DC10/3, BIP27, Одеська 222, ОК39, T135, Бс0135, ХЛГ457, T22TB, T22, R221, ХЛГ1360, EA2087, Дк66, Дк322, ІкT235, Bip27/7, ЮВ3, T13, DC103, W275, W374, Чк62, СА33, Одеська 109, DC9MB, Одеська 306.

Виділення ДНК здійснювали з 7-добових етіольованих паростків за модифікованою методикою [22].

Полімеразну ланцюгову реакцію проводили в 0,5 мкл-мікропробирках в термоциклері "Терцик" ("ДНК-технологія", Росія). Реакційна суміш об'ємом 20 мкл містила буфер (0,05 М KCl; 0,02 М Tris-HCl pH 8,4; 0,002 М MgCl₂; 0,01% Твін-20); по 0,2 мМ ко-

жного dATP, dCTP, dTTP, dGTP; 0,25 мкМ праймера; 20 нг ДНК; 2 одиниці ДНК-полімерази Таq. На реакційну суміш нашаровували 20 мкл мінерального масла. Температурний режим ампліфікації наступний: перша денатурація 94°C 2 хв; фінальна елонгація 72°C 3 хв; 30 основних циклів: денатурація 94°C 1 хв; відпалювання праймерів 52°C 1 хв; елонгація 72°C 2 хв.

Електрофоретичне розділення продуктів ампліфікації. Продукти ПЛР (5 мкл-аліквоти ПЛР-суміші) фракціонували в 10,0% поліакриламідном (ПАА) гелі в ТВЕ-буфері при постійній напрузі 500 В і температурі 60°C 3 год в апараті для вертикального гель-електрофорезу. Продукти ампліфікації візуалізували фарбуванням нітратом срібла.

Документування. Відеозображення електрофоретичних профілів ампліфікованої ДНК та оцінку довжини продуктів ампліфікації одержували за допомогою системи документації і аналізу гелів "Image Master VDS" ("AmershamPharmaciaBiotech", ОКВ) згідно з керівництвом користувача обладнання.

Результати досліджень та їх обговорення

Маркер RGA11, локалізований на відстані 18,3 см від локусу стійкості до фузаріозної гнилі, розроблений для попереднього скринінгу генотипів кукурудзи на стійкість: амплікон довжиною 240 п. н., характерний для стійких генотипів; амплікон довжиною 265 п. н. — для сприйнятливих. Для перевірки ідентифікуючої здатності даного маркера провели ПЛР-аналіз локусу RGA11 у вибірці 50 ліній кукурудзи, що різняться за стійкістю до фузаріозної гнилі. На рис. 1 наведено електрофореграму розподілу продуктів ампліфікації локусу RGA11.

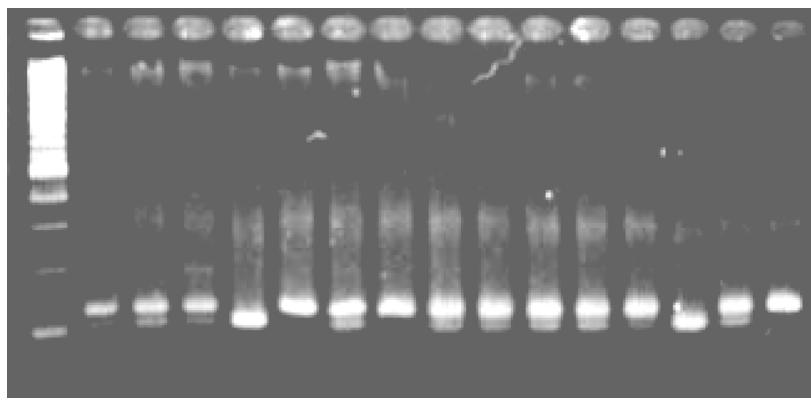


Рис. 1. Електрофореграма продуктів ампліфікації локусу RGA11 ліній кукурудзи 1 — ДС10/3, 2 — ВІР27, 3 — Одеська 222, 4 — ГК26, 5 — ДС9МВ, 6 — Одеська 308, 7 — ХЛГ457, 8 — ОК39, 9 — Т135, 10 — Бс0135, 11 — Т22ТВ, 12 — Т22, 13 — Ік107-1, 14 — ХЛГ1360, 15 — Одеська 306

З 25 ліній, оцінених фенотипово як стійкі, у 19 відмічена наявність фрагмента ампліфікації довжиною 240 п. н. При ПЛР-аналізі локусу RGA11 25 ліній, сприйнятливих до фузаріозної гнилі, у 18 був присутній фрагмент розміром 265 п. н. У 13 випадках виявлено невідповідність між алельним складом генотипу за локусом RGA11 і стійкістю/сприйнятливістю до фузаріозу. Шість ліній за даним локусом проявили гетерозиготність. RGA11-маркер ефективний в 74% порівнянь.

Для підвищення ідентифікуючої здатності маркера RGA11 провели секвенування алеля локусу RGA11 довжиною 240 п. н., що маркує стійкі генотипи. Даною роботою складалася з наступних етапів. Продукти ампліфікації ДНК стійких генотипів з праймером RGA11 напрацьовували в препаративних кількостях і проводили електроелюцію 240 п.н.-амплікону з агарозного геля. Гомогенність виділеного фрагмента перевіряли за допомогою електрофорезу в 10% ПАА гелі. Секвенування амплікона довжиною 240 п. н. люб'язно здійснено к. б. н., доцентом Р. М. Календарем (Institute of Biotechnology, University of Helsinki, Гельсінкі, Фінляндія). Нуклеотидну послідовність аналізували за допомогою комп'ютерної програми "FastPCR" для оцінки ступеня гомології даного фрагмента з відомими ділянками кДНК рослин і ядерних білків, що синтезуються, а також для прогнозування наявності зон екзонів, інtronів, промоторів.

Нуклеотидна послідовність 240 п. н.-RGA11-алеля виявилася комплементарною ретротранспозону Grande (ZDGRANDE1) (рис. 2).

```
aactcgagagagcaagagggaaaggaccgaggccgcggagaaggaaaggggcgt  
tagatcacggactcatgggtatcccttatcgggacagtgaccccatggcaaatc  
cgccaagagcagagctccctcgggggagaagaaccccgcatggacacgcaggatgg  
aagagttcgggctcgagatgacagacatgtggttaccttgcgaaaggcaactgt  
gttgggccttccttgcgtctcgagtt
```

Рис. 2. Послідовність (5'>3') клонованого і секвенованого фрагмента ампліфікації 240 п.н.-алеля локусу RGA11. Жирним курсивом відмічені місця комплементарності секвенованого фрагмента ретротранспозону Grande (ZDGRANDE1).

Дані про нуклеотидну послідовність використовували для конструювання пар праймерів до кінцевих ділянок даного фрагмента ДНК за допомогою комп'ютерної програми "OLIGO". Послідовності (5' > 3') праймерів наступні: прямого — AACTCGAGAGAGCAAGA-GGAAGGCC і зворотного — GGCCTTCCTTGCTCTCGAATT.

За допомогою ПЛР з розробленими праймерами, які позначили RGA11/1, протестували генотипи кукурудзи, контрастні за стійкістю до фузаріозної гнилі, а саме: батьківські інбредні лінії Одеська 139 і R221, які використано для створення популяції, що розшиплюється, для маркування стійкості, суміші ДНК гомозиготних рос-

ДНК-маркер стійкості кукурудзи до фузаріозу

лин; 50 інбредних ліній, що різняться за стійкістю до фузаріозної гнилі. При ампліфікації ДНК "стійких" генотипів отримано фрагмент довжиною 198 п.н., "сприйнятливих" — розміром 215 п. н. У таблиці 2 наведено дані порівняльного аналізу результатів ампліфікації локусу RGA11.

Таблиця 2

Порівняння фенотипової оцінки стійкості ліній з даними ПЛР-аналізу за праймерами RGA11 і RGA11/1

Характеристика ліній за стійкістю (кількість ліній)	Кількість ліній, для яких детектовано					
	алелі, характерні для «стійких» генотипів		алелі, характерні для «сприйнятливих» генотипів		обидва фрагменти	
	RGA11 (240 п.н.)	RGA11/1 (198 п.н.)	RGA11 (265 п.н.)	RGA11/1 (215 п.н.)	RGA11 (240 п.н., 265 п.н.)	RGA11/1 (198 п.н., 215 п.н.)
Стійкі (25)	19	21	6	3	2	0
Сприйнятливі (25)	7	4	18	22	4	0

Маркер RGA11/1 має певні переваги порівняно з первісним маркером RGA11, а саме проявляє меншу кількість невідповідностей у порівнянні маркер-ознака; має менші розміри ампліфікованих алелів. Даний маркер може бути використаний в селекції при доборі генотипів кукурудзи, стійкість яких регулюється даним геном. До переваг виявленого маркера можна віднести його кодомінантність, що дозволяє тестувати як стійкі, так і сприйнятливі генотипи кукурудзи.

Згідно з даними літератури, мобільні елементи можуть змінювати довжину генів стійкості і їх експресію, вбудовуючись в структурну або регуляторну частину гена, навіть до повної його інактивації [23]. Наприклад, транспозон довжиною 315 п. н. гена *Hm1* стійкості кукурудзи до *Cochiobolus carbonum*; транспозонні елементи в двох мутантних генах L6 стійкості льону до *Melampsso lini* [24]. Мобільні елементи є одним з основних чинників варіабельності сімейства Xa21-генів рису: 17 транспозонів детектовано в Xa21-локусі, з яких два формували нову відкриту рамку зчитування в кодуючих регіонах, що приводило до зміни експресії кодованих білків і відповідно до зниження стійкості [25, 26]. Показано, що інокуляція різними вірусними, бактеріальними або грибними патогенами активує транскрипцію ретротранспозонів [27]. Прикладом може бути активування промотора *Tnt1* ретротранспозону в томаті після інокуляції його грибним патогеном *Cladosporium fulvum* [28]. Можливо, ретротранспозон у складі розробленого нами маркера формує нову відкриту рамку зчитування R-гена, що приводить до зміни експресії кодованих білків і відповідно до зниження стійкості.

Висновки

Просеквеновано алель RGA11 локусу, що є маркером гена стійкості кукурудзи до *Fusarium spp.*, характерного для стійких генотипів. Нуклеотидна послідовність є комплементарною ретротранспозону Grande (ZDGRANDE1). Вдосконалено маркер RGA11 і розроблено маркер RGA11/1, що має певні переваги. Показаний можливий вплив мобільних елементів на стійкість до фітопатогенів.

Література

1. Kumar A., Bennetzen J. Plant retrotransposons // Annu. Rev. Genet. — 1999. — Vol. 33, N 3. — P. 479–532.
2. Тоцький В. М. Генетика: Підручник // Одеса: Астропрінт. — 2002. — 712 с.
3. Genome evolution of wild barley (*Hordeum spontaneum*) by BARE-1 retrotransposon dynamics in response to sharp microclimatic divergence / R. Kalendar, J. Tanskanen, S. Immonen, E. Nevo, A. Schulman // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2000. — Vol. 97, N 12. — P. 6603–6607.
4. Clegg M., Durbin M. Flower color variation: A model for the experimental study of evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2000. — Vol. 97, N 13. — P. 7016–7023.
5. Tikhonov A., Bennetzen J., Avramova Z. The Plant Cell. — 2000. — Vol. 12, N 2. — P. 249–264.
6. Cin4, an insert altering the strucrure of the A1 gene of Zea mays, exhibits properties of nonviral retrotransposons / Z. Schwarz-Sommer, L. Leclercq, E. Gobel, H. Saedler // EMBO J. — 1987. — Vol. 6. — P. 3873–3880.
7. Jin Y., Bennetzen J. Structure and coding properties of Bs1 a maize retrivirus-like transposon // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1989. — Vol. 86. — P. 6235–6239.
8. Peterson P. Transposons in Maize and Their Role in Creating Variability // In: International Crop Science I. — 1993. — P. 641–645.
9. Purugganan M., Wessler S. Molecular evolution of magellan, a maize Ty3/gypsy-like retrotransposon // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1994. — Vol. 91. — P. 11674–11678.
10. Hu W., Das O., Messing J. Zeon-1, a member of a new maize retrotransposon family // Mol. Gen. Genet. — 1995. — Vol. 248. — P. 471–480.
11. Nested retrotransposons in the intergenic regions of the maize genome / P. SanMiguel, A. Tikhonov, Y. Jin, N. Motchoulskaia, D. Zakharov et al. // Science. — 1996. — Vol. 274. — P. 765–768.
12. PREM-2, a copia-type retroelement in maize is expressed preferentially in early microspores / M. Turcich, A. Bokharririza, D. Hamilton, C. He, W. Messier et al. // Sexual Plant Reprod. — 1996. — Vol. 9. — P. 65–74.
13. Martinez-Izquierdo J., Garcia-Martinez J., Vicent C. What makes Grande1 retrotransposon different? // Genetica. — 1997. — Vol. 100. — P. 15–28.
14. Marillonnet S., Wessler S. Retrotransposon insertion into maize waxy gene results in tissue-specific RNA processing // Plant Cell. — 1997. — Vol. 9. — P. 967–978.
15. SanMiguel P., Bennetzen J. Evidence that a recent increase in maize genome size was caused by the massive amplification of intergene retrotransposons // Ann. Bot. — 1998. — Vol. 81. — P. 37–44.
16. Isaac-CACTA transposons: new genetic markers in maize and sorghum / J. Lee, S. Kwon, K. Park, N. Kim // Genome. — 2005. — Vol. 48, N 3. — P. 455–460.
17. Genetic mapping of the Isaac-CACTA transposon in maize / J. Lee, K. Park, J. Kim, S. Kwon, J. Shin, S. Hong, H. Min, N. Kim // Theor. Applied Genet. — 2006. — Vol. 113, N. 1. — P. 16–22.

18. *Genome-wide isolation of resistance gene analogs in maize (*Zea mays* L.)* / X. Wenkai, M. Xu, J. Zhao, F. Wang, J. Li, J. Dai // *Theor. Appl. Genet.* — 2006. — Vol. 113, N 1. — P. 63–72.
19. *The isolation and mapping of disease resistance gene analogs in maize* / N. Collins, C. Webb, S. Seah, J. Ellis, S. Hulbert, A. Pryor // *Mol. Plant-Microbe Interact.* — 1998. — Vol. 11, N 10. — P. 968–978.
20. *Mapping of genome-wide resistance gene analogs (RGAs) in maize (*Zea mays* L.)* / X. Wenkai, Z. Jing, F. Shengci, L. Lin, D. Jinrui, X. Mingliang // *Theor. Appl. Genet.* — 2007. — Vol. 115, N 4. — P. 501–508.
21. *Маркування локусів, що детермінують стійкість кукурудзи до фузаріозних гнилей* / Н. Е. Кожухова, Ю. М. Сиволап, Б. Ф. Вареник, В. М. Соколов // *Цитологія і генетика*. — 2007. — № 2. — С. 37–41.
22. *Сиволап Ю. М., Календарь Р. Н. Генетический полиморфизм ячменя, детектируемый ППР с произвольными праймерами* // *Генетика*. — 1995. — Т. 31, № 10. — С. 1358–1364.
23. *Yu J. Structure and evolution of resistance genes in plant* // *Proceedings of International Agro-biotechnology Conference*. — China. — 2005. — P. 37–42.
24. *The L6 gene for flax rust resistance is related to the Arabidopsis bacterial resistance gene RPS2 and tobacco viral resistance gene* / G. Lawrence, E. Finnegan, M. Ayliffe, J. Ellis // *Plant Cell*. — 1995. — Vol. 7, N 8. — P. 1195–1206.
25. *Evolution of the rice Xa21 disease resistance gene family* / W. Song, L. Pi, G. Wang, J. Gardner, T. Holsten, P. Ronald // *Plant Cell*. — 1997. — Vol. 9. — P. 1279–1287.
26. *Xa21 D encodes a receptor-like molecule with a leucinerich repeat domain that determines race-specific recognition and is subject to adaptive evolution* / G. Wang, D. Ruan, W. Song, S. Sideris, L. Chen et al. // *Plant Cell*. — 1998. — Vol. 10. — P. 765–779.
27. *Pouteau S., Grandbastien M., Boccardo M. Microbial elicitors of plant defense response activate transcription of a retrotransposon* // *Plant J.* — 1994. — Vol. 5. — P. 535–542.
28. *Mhiri C., De Wit P., Grandbastien M. Activation of the promoter of the Tnt1 retrotransposon in tomato after inoculation with the fungal pathogen *Cladosporium fulvum** // *Mol. Plant-Microbe Interact.* — 1999. — Vol. 12. — P. 592–603.

Н. Э. Кожухова, Ю. М. Сиволап

Южный биотехнологический центр в растениеводстве УААН,
Овидиопольская дор. 3, Одесса, 65036, Украина

**ДНК-МАРКЕР УСТОЙЧИВОСТИ КУКУРУЗЫ К ФУЗАРИОЗНЫМ
ГНИЛЯМ И РОЛЬ МОБИЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В УСТОЙЧИВОСТИ
К ФИТОПАТОГЕНАМ**

Резюме

С помощью ДНК-технологии выявлен кодоминантный маркер RGA11 локуса, отвечающего за устойчивость кукурузы к *Fusarium* spp., на коротком плече хромосомы 1 на расстоянии 18,3 см. Проведено секвенирование 240 п.н.-аллеля, характерного для устойчивых генотипов. Нуклеотидная последовательность комплементарна ретротранспозону Grande (ZDGRANDE1). Показано возможное влияние мобильных элементов на устойчивость к фитопатогенам.

Ключевые слова: ДНК-маркер, устойчивость, кукуруза, *Fusarium*, мобильные элементы.

N. E. Kozhukhova, Yu. M. Sivolap

South Plant Biotechnology Center UAAN,
Ovidiopol'skaya Dor. 3, Odessa, 65036 Ukraine

**DNA-MARKER OF MAIZE RESISTANCE TO FUSARIUM ROT AND
MOBILE ELEMENTS ROLE IN RESISTANCE TO
PHYTOPATHOGENES**

Summary

By DNA-technology codominant marker of RGA11 locus for maize resistance to Fusarium spp., on the short shoulder of chromosome 1 in the distance 18,3 cM. 240 bp-allele, characteristic for resistance genotypes, was sequenced. The sequence was complement to Retrotransposon Grande (ZDGRANDE1). Possible effect of mobile elements on resistance to phytopathogene is discussed.

Keywords: DNA-marker, resistance, maize, Fusarium, mobile elements.

УДК 633.11: 575.2: 581.19

О. Л. Січняк, канд. біол. наук, доц., **Т. А. Мандриченко**, лаб.,
В. М. Тоцький, д-р. біол. наук, проф., зав. каф.
Одесський національний університет ім. І. І. Мечникова,
каф. генетики та молекулярної біології,
Шампанський пров. 2, Одеса, 65058, Україна, e-mail: caphgen@ukr.net

ЗМІНИ СПЕКТРА ПЕРОКСИДАЗИ АЛОПЛАЗМАТИЧНИХ ЛІНІЙ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ГІБРИДИЗАЦІЇ

Досліджували ізозимні спектри пероксидази у аlopазматичних ліній м'якої пшеници та їх гібридів з *Elytricum fertile* та пшеницею Степняк 2К. Найбільш варіабельними виявилися електрофоретичні фракції ферменту з Rf 0,22 та Rf 0,10. Встановлено позитивний вплив цитоплазми *Ae. ventricosa* на експресію ізоформ з Rf 0,65, 0,22 та 0,18, що іноді супроводжувалося збільшенням частки відповідної фракції в спектрі. Аlopазматичні лінії Донської напівінтенсивної реагували на гібридизацію переважно зменшеннем частки та/або експресивності окремих фракцій пероксидази. В протилежність цьому у гібридів аlopазматичних ліній Миронівської 808 ці показники у порівнянні з материнськими формами зростали.

Ключові слова: пероксидаза, ізозими, аlopазми, м'яка пшениця, віддалена гібридизація.

Внаслідок інтенсивної селекції пшеници досягнута майже максимальна потенційна врожайність. На перший план все більше висуваються проблеми стійкості до біотичних та абіотичних чинників. Дикі співродичі пшеници є цінним джерелом генів стійкості до несприятливих умов середовища. Останнім часом чимало уваги в проблемах стійкості надається аlopазмам споріднених видів. Дослідження аlopазматичних ліній м'якої пшеници показали, що перспективними для селекції на адаптивність є плазмони *Aegilops variabilis*, *Ae. cylindrica*, *Ae. squarrosa var. strangulata*, *Triticum dicoccoides* [1].

Наявність багатьох молекулярних форм (ММФ) ферментів значно збільшує адаптивну здатність організмів. Одним із ферментів, що широко використовується як маркерний показник адаптивності, є пероксидаза [2]. Це поліморфний фермент, що виконує регуляторні й захисні функції в рослинах завдяки мінливості його молекулярних форм.

За дослідження спектра пероксидаз та параметрів адаптивності у аlopазматичних ліній м'якої пшеници з'ясувалося, що найбільш варіабельними є середньо рухливі (Rf 0,10–0,24) фракції ферменту, а за мінливістю параметра гомеостатування колоса лінії виявляють певну аналогію з мінливістю середньо рухливої фракції пероксидази [3].

Вивчення спектра пероксидази в залежності від геном-плазмоніх поєднань у гібридів алоплазматичних ліній пшеници складає мету представленої роботи.

Матеріали та методи

Як матеріал для досліджень використовували лінії м'яких пшениць Донська напівінтенсивна і Миронівська 808 з алоплазмами від *Aegilops cylindrica*, *Ae. variabilis*, *Ae. ventricosa*, *Triticum dicoccoides* та з еуплазмою (від *Triticum aestivum* cv. Chinese Spring). Досліджувались також їх гібриди з пшенично-чужорідним амфіплоїдом *Elytricum fertile* (пшениця х *Elymus sibiricus*) і короткостебловим аналогом сорту Степняк 2 (Степняк 2К) (табл. 1, 2).

Екстракцію ферментів здійснювали з 7-денних етіолованих пастоків буфером (0,05 М трис-HCl, pH = 6,8, 0,1% дитіотреітол, 0,1% аскорбінова кислота, 15% сахароза, 1% тритон X-100) у співвідношенні тканина : буфер — 1 : 1. Для більш повної екстракції гомогенат залишали на ніч у холодильнику та центрифугували лише перед електрофорезом. Надосадова рідина містила легкорозчинні та мембранозв'язані форми ферментів.

Електрофоретичний розподіл ферментів проводили у 10% поліакриламідному гелі в системі Девіса [4] у варіанті електрофорезу без використання геля, що концентрує. Як субстрат за виявлення пероксидази використовували бензидин. Інтенсивність забарвлення та площа смуг оцінювали та математично обраховували за допомогою програми АНАІС. Кожний пік розглядали як окрему фракцію. Частка фракції у спектрі пероксидази оцінювалася у відсотках за відношенням площі піка до сумарної площини всіх піків. Інтенсивність забарвлення смуг обумовлена кількістю молекул у фракції та/або їх питомою активністю. Оскільки ми не мали змоги розділити вплив активності та кількості молекул на забарвлення смуг, то для позначення сумісної оцінки площини та інтенсивності забарвлення (у пікселях) кожного піку використовували термін "експресивність".

Результати та обговорення

У батьківських форм і гібридів виявлено по 8 фракцій пероксидази, які відрізнялися шириною та інтенсивністю забарвлення смуг. Зазначені показники варіювали в залежності від походження певного ядерного геному та плазмону. Ми розглядали окремо вплив гібридизації (тобто комбінації певних ядерних геномів) та різних алоплазм на спектр пероксидази. Для статистичного аналізу було сформовано двохфакторний дисперсійний комплекс без повторень [5].

Найбільш рухлива фракція з Rf 0,65 (табл. 1) була і найбільш виразною за інтенсивністю забарвлення і за площею. Її частка

Таблиця 1
Площа піків* спектра пероксидази (субстрат бензидин) у аlopазматичних ліній пшениці та їх гібридів з
Elytricium fertile та пшеницею Степняк 2К

	Донецька напівінтенсивна	Донецька напівінтенсивна \times <i>Elytricium fertile</i>	(Донецька напівінтенсивна \times <i>Elytricium fertile</i>) \times Степняк 2К	Миронівська 808	Миронівська 808 \times <i>Elytricium fertile</i>	(Миронівська 808 \times <i>Elytricium fertile</i>) \times Степняк 2К	Середня	HCP _{0,05}
Пік1								
<i>Aegilops cylindrica</i>	27,6	38,7	27,3	28,3	31,1	36,2	31,5(1,191)	
<i>Aegilops variabilis</i>	21,7	19,5	23,1	23,8	30,1	34,6	26,5(1,078)	
<i>Aegilops ventricosa</i>	23,1	35,4	34,9	31,0	24,6	32,3	30,2(1,162)	
<i>Triticum dicoccoides</i>	27,1	28,3	26,2	27,4	27,7	23,2	26,7(1,085)	
<i>Triticum aestivum</i>	29,7	30,5	28,9	33,5	26,8	39,0	31,4(1,188)	
Середня	27,0(1,093)	30,5(1,165)	28,1(1,115)	28,8(1,132)	28,1(1,116)	33,1(1,122)	—	0,130
				HCP _{0,05}	0,118	—		
Пік2								
<i>Aegilops cylindrica</i>	19,2	7,5	16,2	14,1	12,9	4,0	12,8(0,772)	
<i>Aegilops variabilis</i>	21,1	18,2	15,8	15,6	14,5	12,8	16,3(0,830)	
<i>Aegilops ventricosa</i>	8,8	10,3	16,5	13,8	17,2	17,3	14,0(0,761)	
<i>Triticum dicoccoides</i>	8,7	15,9	16,0	13,2	23,0	19,1	16,0(0,815)	
<i>Triticum aestivum</i>	11,4	18,2	10,0	17,4	17,1	16,8	15,2(0,796)	
Середня	13,8(0,750)	14,0(0,758)	14,9(0,790)	14,8(0,790)	16,9(0,845)	14,6(0,775)	—	0,164
				HCP _{0,05}	0,150	—		
Пік3								
<i>Aegilops cylindrica</i>	10,1	4,7	7,0	8,3	7,1	7,2	7,4(0,548)	
<i>Aegilops variabilis</i>	9,1	7,2	5,3	8,0	8,4	8,0	7,6(0,560)	
<i>Aegilops ventricosa</i>	13,6	7,1	7,0	8,4	14,2	12,6	10,5(0,653)	
<i>Triticum dicoccoides</i>	9,7	5,9	6,3	8,5	7,1	9,6	7,8(0,566)	
<i>Triticum aestivum</i>	9,4	10,0	6,5	8,6	5,7	8,7	8,1(0,577)	
Середня	10,4(0,655)	6,9(0,531)	6,4(0,512)	8,4(0,595)	8,5(0,584)	9,2(0,614)	—	0,080
				HCP _{0,05}	0,070	—		

Продовження таблиці 1

	Донська напівнічен-сивна	Донська напівнічен-сивна \times <i>Elytricum fertile</i>	(Донська напівнічен-сивна \times <i>Elytricum fertile</i>) \times Степняк 2К	Миронівська 808	Миронівська 808 \times <i>Elytricum fertile</i>	(Миронівська 808 \times <i>Elytricum fertile</i>) \times Степняк 2К	Середня	HCP _{0,05}
Пік 4								
<i>Aegilops cylindrica</i>	8,5	4,9	4,8	10,3	6,7	5,3	6,8(0,520)	
<i>Aegilops variabilis</i>	7,9	5,3	5,5	8,4	6,9	9,1	7,2(0,540)	
<i>Aegilops ventricosa</i>	8,7	6,7	4,6	7,5	11,6	9,3	8,1(0,571)	
<i>Triticum dicoccoides</i>	6,3	6,4	6,6	6,0	7,2	6,5	6,5(0,516)	
<i>Triticum aestivum</i>	8,0	7,9	9,1	8,1	5,1	8,3	7,8(0,562)	
Середня	7,9(0,568)	6,2(0,503)	6,1(0,496)	8,1(0,574)	7,5(0,550)	7,7(0,560)	—	0,082
							HCP _{0,05}	0,075
Пік 5								
<i>Aegilops cylindrica</i>	13,5	7,3	8,3	7,2	6,4	4,9	7,9(0,564)	
<i>Aegilops variabilis</i>	5,4	12,6	13,5	9,1	4,7	8,4	9,0(0,538)	
<i>Aegilops ventricosa</i>	10,4	8,2	3,8	6,0	8,7	7,2	7,4(0,515)	
<i>Triticum dicoccoides</i>	11,9	7,2	6,5	5,7	8,6	7,0	7,8(0,0563)	
<i>Triticum aestivum</i>	12,4	6,9	6,2	6,4	9,1	6,2	7,9(0,564)	
Середня	10,7(0,660)	8,4(0,586)	7,7(0,549)	6,9(0,529)	7,5(0,551)	6,7(0,523)	—	0,123
							HCP _{0,05}	0,112
Пік 6								
<i>Aegilops cylindrica</i>	7,6	6,3	6,5	10,5	9,9	8,1	8,2(0,532)	
<i>Aegilops variabilis</i>	6,5	9,9	11,2	11,5	8,4	5,9	8,9(0,602)	
<i>Aegilops ventricosa</i>	10,4	7,3	7,6	8,8	8,1	5,7	8,0(0,571)	
<i>Triticum dicoccoides</i>	9,5	7,6	5,2	10,3	6,4	10,7	8,3(0,580)	
<i>Triticum aestivum</i>	7,6	4,8	4,6	7,3	8,1	6,2	6,4(0,511)	
Середня	8,3(0,585)	7,2(0,540)	7,0(0,530)	9,7(0,631)	8,2(0,579)	7,3(0,544)	—	0,082
							HCP _{0,05}	0,075

Закінчення табл.ці 1

	Донська напівін-сивна	Донська напівін-сивна × <i>Elytricu-um fertile</i>	(Донська напівін-сивна × <i>Elytricu-um fertile</i>) × Степняк 2К	Миронівська 808	Миронівська 808 × <i>Elytricu-um fertile</i>	(Миронівська 808 × <i>Elytricu-um fertile</i>) × Степняк 2К	Середня	HCP _{0,05}
Пік 7								
<i>Aegilops cylindrica</i>	6,1	15,5	10,9	9,7	10,2	11,4	10,6(0,659)	
<i>Aegilops variabilis</i>	10,2	14,0	9,8	10,1	9,9	7,2	10,2(0,647)	
<i>Aegilops ventricosa</i>	11,1	10,6	11,2	13,5	6,4	6,4	9,9(0,633)	
<i>Triticum dicoccoides</i>	9,5	12,1	9,4	13,1	7,9	12,8	10,8(0,667)	
<i>Triticum aestivum</i>	6,4	10,2	11,5	9,1	13,9	7,4	9,8(0,630)	
Середня	8,7(0,593)	12,5(0,720)	10,6(0,661)	11,1(0,677)	9,7(0,627)	9,4(0,605)	—	0,108
						HCP _{0,05}	0,099	—
Пік 8								
<i>Aegilops cylindrica</i>	13,5	15,2	18,9	11,6	15,7	19,9	15,8(0,815)	
<i>Aegilops variabilis</i>	12,2	13,3	15,9	13,5	17,2	14,1	14,4(0,776)	
<i>Aegilops ventricosa</i>	13,9	14,5	14,3	11,1	9,3	9,3	12,1(0,707)	
<i>Triticum dicoccoides</i>	17,4	16,7	23,8	15,8	12,2	11,0	16,2(0,822)	
<i>Triticum aestivum</i>	15,1	11,6	23,2	9,3	14,2	7,5	13,5(0,741)	
Середня	14,4(0,778)	14,3(0,773)	19,2(0,904)	12,3(0,713)	13,7(0,755)	12,4(0,709)	—	0,112
						HCP _{0,05}	0,103	—

* — відсоток від загальної площин всіх смуг пероксидази; для середніх величин площ піків у дужках вказані значення, розраховані після перетворення формулою: $\varphi = 2 \arcsin \sqrt{p}$; значення HCP вказані також для розрахунків після перетворення через акринус.

в спектрах ферментів різних форм складала 19,5–39,0%. Однак, незважаючи на досить широке варіювання цих показників, виявлялася їх певна залежність від конкретного поєднання в клітинах ядерних та цитоплазматичних геномів. Обрахунок площі піків у пікселях, якій відображає активність даних фракцій в умовних одиницях, привів до висновку, що за гібридизації алоплазматичних ліній пшениці Миронівська 808 з *Elytricum fertile* та з пшеницею Степняк 2К (табл. 2) зростає експресивність зазначеного високорухливої форми ферменту. Це зростання особливо помітне в комбінації схрещування (Миронівська 808 × *Elytricum fertile*) × Степняк 2К. При цьому спостерігається достовірні відмінності між гібридами (Донська напівінтенсивна × *Elytricum fertile*) × Степняк 2К та (Миронівська 808 × *Elytricum fertile*) × Степняк 2К, хоч між алоплазматичними лініями на основі пшениць Донська напівінтенсивна та Миронівська 808 вірогідних відмінностей не було виявлено. Аналіз ефектів алоплазм на експресію швидкорухливої фракції пероксидази виявив вірогідні ($P < 0,05$) відмінності у випадку поєднання генотипів з цитоплазмами від *Ae. ventricosa* та *T. dicoccoides*. Алоплазма від *Ae. ventricosa* сприяла більш високій експресивності зазначененої форми пероксидази у порівнянні з алоплазмою *T. dicoccoides*, хоч і та, і інша за їх впливом на експресію пероксидази мало відрізнялися від впливу еуплазми ($P > 0,05$).

Наступна фракція (пік 2, табл. 1) утворена смугами з Rf 0,29, її частка в спектрах пероксидази складає від 7,0 до 23,0%. Жодних ефектів за зміни ядерного геному шляхом гібридизації або за зміни цитоплазми виявити не вдалося. Обчислення із врахуванням експресивності ферменту на ензимограмах (табл. 2) свідчить про вірогідні відмінності лише між лініями пшениці Миронівська 808 та їх гібридами з *Elytricum fertile*. Включення в гібридизацію амфіплоїда збільшувало експресивність зазначененої фракції пероксидази. Інших відмінностей на електрофорограмах в залежності від ядерного геному або від джерела цитоплазми не виявлено.

Третя фракція (пік 3, табл. 1) утворена смугами з Rf 0,22; її частка в спектрах пероксидази складає 5,3–14,2%. Залежність експресії від ядерних геномів виявлялася лише при порівнянні гібридів алоплазматичних ліній з батьківськими формами та між собою. Так, алоплазматичні лінії пшениці Донська напівінтенсивна мали вірогідно ($P < 0,05$) більшу частку цієї фракції в спектрі пероксидази, ніж гібриди Донська напівінтенсивна × *Elytricum fertile* та (Донська напівінтенсивна × *Elytricum fertile*) × Степняк 2К. Останні мали вірогідно ($P < 0,05$) меншу частку даної фракції на ензимограмах, ніж гібриди (Миронівська 808 × *Elytricum fertile*) × Степняк 2К. В зазначеній фракції ферменту виявлено також відмінності в залежності від наявної у форми цитоплазми. Так, форми злаків з цитоплазмою від *Ae. ventricosa* мали значно більшу частку цієї фракції в спектрі пероксидази ($P < 0,05$), ніж форми, створені на основі цитоплазм *Ae. cylindrica*, *Ae. variabilis*, *T. dicoccoides*.

Зміни спектра пероксидази аlopазматичних ліній м'якої пшениці за гібридизації

Таблиця 2

**Площа піків (в умовних одиницях) спектра пероксидази (субстрат бензидин) у аlopазматичних ліній
пшениці та їх гібридів з *Elytricium fertile* та пшеницею Степняк 2К**

	Донська напівінтенсивна	Донська напівінтенсивна \times <i>Elytricium fertile</i>	(Донська напівінтенсивна \times <i>Elytricium fertile</i>) \times Степняк 2К	Миронівська 808 \times <i>Elytricium fertile</i>	Миронівська 808 \times <i>Elytricium fertile</i> \times Степняк 2К	Середня	HCP _{0,05}
Пік 1							
<i>Aegilops cylindrica</i>	60,4	96,6	64,6	44,2	82,0	73,0	40,1
<i>Aegilops variabilis</i>	57,4	53,9	61,5	52,5	87,1	112,2	70,8
<i>Aegilops ventricosa</i>	62,7	93,4	91,8	68,9	75,7	131,0	87,3
<i>Triticum dicoccoides</i>	70,2	68,1	53,6	54,0	83,9	62,2	65,3
<i>Triticum aestivum</i>	59,9	80,6	57,5	71,5	64,6	81,9	69,3
Середня	62,1	78,5	65,8	58,2	78,7	92,1	—
				HCP _{0,05}	18,1	—	19,8
Пік 2							
<i>Aegilops cylindrica</i>	42,0	18,7	38,5	22,0	33,9	14,0	28,2
<i>Aegilops variabilis</i>	43,7	50,4	41,9	34,3	41,9	41,6	42,3
<i>Aegilops ventricosa</i>	23,9	27,1	43,4	30,6	53,0	70,1	41,4
<i>Triticum dicoccoides</i>	22,4	38,3	32,8	26,1	69,7	51,1	40,1
<i>Triticum aestivum</i>	23,0	48,0	20,0	37,2	41,3	35,2	34,1
Середня	31,0	36,5	35,3	30,0	48,0	42,4	—
				HCP _{0,05}	15,3	—	16,8
Пік 3							
<i>Aegilops cylindrica</i>	22,0	11,7	16,6	13,0	18,7	14,6	16,1
<i>Aegilops variabilis</i>	18,8	19,8	14,0	17,5	24,3	26,1	20,1
<i>Aegilops ventricosa</i>	37,1	18,7	18,4	18,6	43,7	51,3	31,3
<i>Triticum dicoccoides</i>	25,1	14,1	12,8	16,8	21,4	25,7	19,3
<i>Triticum aestivum</i>	19,0	26,5	12,9	18,4	13,7	18,2	18,1
Середня	24,4	18,2	14,9	16,9	24,4	27,2	—
				HCP _{0,05}	8,0	—	8,7

Продовження таблиці 2

	Донська напівінтенсивна	Донська напівінтенсивна \times <i>Elytricum fertile</i>	(Донська напівінтенсивна \times <i>Elytricum fertile</i>) \times Степняк 2К	Миронівська 808	Миронівська 808 \times <i>Elytricum fertile</i>	(Миронівська 808 \times <i>Elytricum fertile</i>) \times Степняк 2К	Середня	HCP _{0,05}
Пік 4								
<i>Aegilops cylindrica</i>	18,5	12,2	11,4	16,1	17,8	10,7	14,5	
<i>Aegilops variabilis</i>	16,3	14,7	14,6	18,5	20,0	29,6	19,0	
<i>Aegilops ventricosa</i>	23,8	17,8	12,2	16,6	35,6	37,7	24,0	
<i>Triticum dicoccoides</i>	16,2	15,3	13,6	11,8	21,7	17,4	16,0	
<i>Triticum aestivum</i>	16,1	20,8	18,1	17,3	12,3	17,4	17,0	
Середня	18,2	16,2	14,0	16,1	21,5	22,6	—	7,0
						HCP _{0,05}	6,4	—
Пік 5								
<i>Aegilops cylindrica</i>	16,3	18,1	19,7	11,3	16,9	9,8	15,4	
<i>Aegilops variabilis</i>	11,1	34,8	36,0	20,3	13,5	27,1	23,8	
<i>Aegilops ventricosa</i>	28,2	21,7	10,1	13,2	26,8	29,1	21,5	
<i>Triticum dicoccoides</i>	30,9	17,2	13,3	11,3	26,1	18,8	19,6	
<i>Triticum aestivum</i>	25,0	18,2	12,4	14,4	22,0	13,0	17,5	
Середня	22,3	22,0	18,3	14,1	21,1	19,6	—	9,8
						HCP _{0,05}	9,0	—
Пік 6								
<i>Aegilops cylindrica</i>	16,5	15,7	15,4	16,4	26,1	16,3	17,7	
<i>Aegilops variabilis</i>	13,5	27,4	29,8	25,3	24,3	19,1	23,2	
<i>Aegilops ventricosa</i>	28,3	19,3	20,4	19,6	24,8	23,1	22,6	
<i>Triticum dicoccoides</i>	24,7	18,2	10,6	20,4	19,3	28,7	20,3	
<i>Triticum aestivum</i>	15,2	12,6	9,1	15,6	19,7	13,0	14,2	
Середня	19,6	18,6	17,1	19,5	22,8	20,0	—	5,8
						HCP _{0,05}	6,4	—

Зміни спектра пероксидази аlopазматичних ліній м'якої пшениці за гібридизації

Закінчена табл.ци 2

	Донська напівінтенсивна	Донська напівінтенсивна \times <i>Elytricum fertile</i>	(Донська напівінтенсивна \times <i>Elytricum fertile</i>) \times Степняк 2К	Миронівська 808	Миронівська 808 \times <i>Elytricum fertile</i>	(Миронівська 808 \times <i>Elytricum fertile</i>) \times Степняк 2К	Середня	HCP _{0,05}
Пік 7								
<i>Aegilops cylindrica</i>	13,3	38,8	25,9	15,2	26,8	23,0	23,8	
<i>Aegilops variabilis</i>	21,2	38,7	25,9	22,2	28,6	23,2	26,6	
<i>Aegilops ventricosa</i>	30,2	28,0	29,5	29,9	19,8	25,9	27,2	
<i>Triticum dicoccoides</i>	24,6	29,2	19,3	25,7	23,9	34,3	26,2	
<i>Triticum aestivum</i>	12,8	26,8	22,9	19,5	33,6	15,5	21,9	
Середня	20,4	32,3	24,7	22,5	26,5	24,4	—	7,8
Пік 8								
<i>Aegilops cylindrica</i>	24,9	37,8	44,7	18,1	41,4	40,0	35,2	
<i>Aegilops variabilis</i>	25,4	36,7	42,4	29,8	49,7	45,8	38,3	
<i>Aegilops ventricosa</i>	37,9	38,3	37,6	24,6	28,7	37,8	34,2	
<i>Triticum dicoccoides</i>	45,1	40,1	48,8	31,1	37,1	29,4	38,6	
<i>Triticum aestivum</i>	30,6	30,5	46,3	19,8	34,4	15,7	29,6	
Середня	33,7	36,7	44,0	24,7	38,3	33,7	—	9,0
					HCP _{0,05}	8,3	—	

та *T. aestivum*. Аналіз фракції з урахуванням експресивності ферменту (табл. 2) також підтверджив позитивний ефект аlopазми від *Ae. ventricosa*. Ефекти ядерних геномів щодо експресивності зазначененої фракції пероксидази у цьому випадку співпадали з їх ефектами на долю фракції в спектрах пероксидази. За дослідження ліній пшеници Донська напівінтенсивна та їх гібридів з *Elytricum fertile* істотних відмінностей в експресії даної фракції пероксидази (в пікселях) не виявлялося, бо зменшення площі смуг на електрофорограмах супроводжувалося збільшенням інтенсивності їх забарвлення.

Четверта фракція (пік 4, табл. 1) утворена смугами з Rf 0,18. Її частка в спектрах пероксидази складає 4,8–11,6%, і цей показник (доля в спектрі) мало змінюється за зміни геномів ядра чи цитоплазми. Аналіз фракції з урахуванням експресивності ферменту (в пікселях) (табл. 2) виявив позитивний ефект аlopазми від *Ae. ventricosa* ($P < 0,05$) у порівнянні з еуплазмою (*T. aestivum*) та аlopазмами від *Ae. cylindrica* та *T. dicoccoides*. Виявлено також вірогідні ($P < 0,05$) відмінності між гібридами (Донська напівінтенсивна \times *Elytricum fertile*) \times Степняк 2К та (Миронівська 808 \times *Elytricum fertile*) \times Степняк 2К. Останній варіант схрещувань виявився більш прийнятним для збільшення експресивності досліджуваної фракції пероксидази.

П'ята фракція (пік 5, табл. 1) утворена смугами з Rf 0,14; її частка в спектрах пероксидази складає 3,8–13,5%. Ефекти аlopазми у відношенні частки цієї фракції в загальному спектрі не виявлено. Щодо впливу ядерного геному, то аlopазматичні лінії на основі пшеници Донська напівінтенсивна мали вірогідно ($P < 0,05$) більшу частку цієї фракції, ніж лінії на основі пшеници Миронівська 808. Наступна гібридизація нівелювала ці відмінності. Аналіз експресивності фракції (табл. 2) не виявив жодних відмінностей в залежності від цитоплазми або ядерного геному. Однак можна припустити, що активність даної фракції у аlopазматичних ліній на основі Миронівської 808 вища, ніж у ліній на основі Донської напівінтенсивної. Про це свідчить той факт, що у лінії Миронівської 808 зазначена фракція ферменту на електрофорограмах займала меншу площину (табл. 1), а оптична щільність відповідних фракцій у зазначених ліній була приблизно однаковою.

Фракція, яка утворила 6-й пік (табл. 1) мала Rf 0,10 і частку в загальному спектрі форм від 4,6 до 11,5%. В цій фракції виявлено варіацію розмірів смуг в залежності як від ядерного геному, так і від аlopазми. Форми на основі аlopазм від *Ae. cylindrica* і *Ae. variabilis* мали вірогідно ($P < 0,05$) більшу частку цієї фракції в загальному спектрі пероксидази, ніж форми, створені на основі еуплазматичних ліній. Виявлено більша ($P < 0,05$) частка цієї фракції у аlopазматичних ліній з ядерним геномом пшеници Миронівська 808 у порівнянні з гібридами (Миронівська 808 \times *Elytricum fertile*) \times Степняк 2К. Аналіз експресивності фракції

Зміни спектра пероксидази аlopлазматичних ліній м'якої пшениці за гібридизації

(табл. 2) не виявив жодних відмінностей в залежності від ядерного геному. Враховуючи зменшення частки фракції у спектрі пероксидази у гібридів (Миронівська 808 × *Elytricum fertile*) × Степняк 2К у порівнянні з лініями Миронівської 808, можна припустити, що у гібридів зросла активність ферментів даної фракції. Експресивність зазначених ізозимів у форм на основі еуплазми (*T. aestivum*) була нижчою ($P < 0,05$), ніж у форм на основі аlopлазм від *Ae. variabilis*, *Ae. ventricosa* та *T. dicoccoides*. Враховуючи дані щодо варіації розміру фракції, можна припустити, що аlopлазма від *Ae. cylindrica* негативно впливає на активність ферментів даної фракції, а аlopлазми від *Ae. ventricosa* та *T. dicoccoides* — позитивно.

Наступна фракція (пік 7, табл. 1) утворена смугами з R_f 0,07. Її частка в спектрі пероксидази у різних форм становила 6,1–15,5%. Для цієї фракції вдалося виявити вірогідне ($P < 0,05$) збільшення її частки лише у випадку гібридизації аlopлазматичних ліній м'якої пшениці Донська напівінтенсивна з *Elytricum fertile*. Аналіз експресивності фракції (табл. 2) виявив таку ж закономірність. Тому більш ймовірно, що гібридизація аlopлазматичних ліній Донської напівінтенсивної з амфіплоїдом *Elytricum fertile* призводить до збільшення кількості молекул ферменту, а не до підвищення їх активності.

Найменш рухливу фракцію складали білки з R_f 0,03. Частка цієї фракції від загальної кількості виявленої пероксидази коливалася, в залежності від генотипу, у межах 7,5–23,8% (табл. 1). Основні відмінності залежали від ядерного геному. Так, у випадку комбінації ядерних геномів (Донська напівінтенсивна × *Elytricum fertile*) × Степняк 2К спостерігали вірогідно ($P < 0,05$) більшу частку цієї фракції у спектрі пероксидази, ніж в усіх інших. Залежність від аlopлазм була виражена набагато менше. Виключення складають лише лінії на основі аlopазми від *Ae. ventricosa*, у яких частка зазначеної фракції пероксидази була достовірно меншою, ніж у ліній з цитоплазмою від *Ae. cylindrica* та *T. dicoccoides*. Аналіз експресивності фракції (табл. 2) показав, що гібриди (Донська напівінтенсивна × *Elytricum fertile*) × Степняк 2К виявляли вірогідно ($P < 0,05$) більшу оптичну щільність цієї фракції, ніж аlopлазматичні лінії Донської напівінтенсивної та гібриди (Миронівська 808 × *Elytricum fertile*) × Степняк 2К, а гібриди Миронівська 808 × *Elytricum fertile* — більшу, ніж лінії Миронівської 808 ($P < 0,05$). Враховуючи результати аналізу площ цієї фракції у різних форм, можна припустити, що більша сумарна активність фракції у гібриді (Донська напівінтенсивна × *Elytricum fertile*) × Степняк 2К обумовлена її кількісною перевагою, а у гібридів Донська напівінтенсивна × *Elytricum fertile* та Миронівська 808 × *Elytricum fertile* можна припустити більшу активність ферментів цієї фракції. Крім того, виявлені позитивні ефекти ($P < 0,05$) цитоплазм *Ae. variabilis* та *T. dicoccoides* на активність ферментів фракції у порівнянні з еуплазмою (*T. aestivum*).

Таким чином, найбільш варіабельними як за розмірами фракцій, так і за їх експресивністю виявилися фракції 3 (Rf 0,22) та 6 (Rf 0,10). У найбільш рухливих (1, 3) та середньорухливій (4) фракціях виявився позитивний вплив алоплазми *Ae. ventricosa* на експресивність ферментів, що інколи (3 фракція) супроводжувалося збільшенням частки фракції в загальному спектрі пероксидази. Малорухливі фракції (6 та 8) у випадку еуплазми (*T. aestivum*) виявляють менш численні або менш активні ізоформи. Цікаво відмітити, що при вивчені лише алоплазматичних ліній середньорухливі фракції були найменш виражені у лінії з алоплазмами *Ae. cylindrica* та *Ae. ventricosa* [3]. Ці алоплазми відносяться до плазматипу D, цитоплазми видів *Ae. variabilis*, *T. dicoccoides* та *T. aestivum* відносяться до плазматипу S [6]. Алоплазми типу D за даними літератури поєднувалися і з іншими ядерними геномами, і в цих випадках спостерігали позитивну для клітин взаємодію. Так, лінії пшениці Selkirk з алоплазмами від *Ae. cylindrica* та *Ae. ventricosa* значно збільшували врожай зерна у порівнянні з іншими алоплазматичними лініями сорту Selkirk на низькому агрофоні [7].

Враховуючи наявність видової [8] та внутрішньоклітинної специфічності розподілу ізопероксидаз [9], зокрема локалізацію їх у хлоропластах та мітохондріях, а також роль комплексу Гольджі у глікозуванні ферменту [10], можна вважати, що у форм з чужорідними цитоплазмами порушуються сталі ядерно-плазматичні зв'язки. Це вимагає певних компенсаторних ефектів, що відображується у збільшенні синтезу певних ізоферментів. Не виключено, що у цитоплазмі *Ae. ventricosa* детерміновані генами пшениці ізоформи піддаються модифікаціям, які збільшують їх активність. Мабуть, не випадково один з найбільш відомих сортів м'якої пшениці, створених внаслідок віддаленої гібридизації, — Roazon, який характеризується стійкістю до несприятливих чинників середовища, має цитоплазму від *Ae. ventricosa* [11–13].

Алоплазматичні лінії пшениці Донська напівінтенсивна у переважній більшості випадків реагували на гібридизацію зменшеннем частки та/або експресивності окремих фракцій пероксидази, в той час як у гібридів алоплазматичних ліній пшениці Миронівська 808 ці показники у порівнянні з материнськими формами зростали. Можливо, ядерні геноми Миронівської 808 та Донської напівінтенсивної забезпечують різну ефективність функціонування ген-ензимної системи пероксидази в хлоропластах та мітохондріях, внаслідок чого лініям на основі Миронівської 808 властиві більш інтенсивні окислювально-відновні процеси, що певним чином впливає на їх адаптивний потенціал.

Висновки

1. Електрофоретичні фракції пероксидази з Rf 0,22 та Rf 0,10 у досліджуваних форм виявилися найбільш варіабельними.

Зміни спектра пероксидази алоплазматичних ліній м'якої пшениці за гібридизації

2. Встановлено позитивний вплив цитоплазми *Ae. ventricosa* на експресію ізоформ з Rf 0,65, 0,22 та 0,18.
3. Алоплазматичні лінії Донської напівінтенсивної реагують на гібридизацію переважно зменшенням частки та/або експресивності окремих фракцій пероксидази. В протилежність цьому у гібридів алоплазматичних ліній Миронівської 808 ці показники у порівнянні з материнськими формами зростають.

Література

1. Симоненко В. К., Хангильдин В. В., Власенко В. А. Влияние генома сорта на адаптивные особенности алоплазматических линий озимой пшеницы // Цитология и генетика. — 2000. — Т. 34, № 3. — С. 21–27.
2. Андреева В. А. Фермент пероксидаза: Участие в защитном механизме растений. — М.: Наука, 1988. — 128 с.
3. Мандриченко Т. А., Сечняк А. Л., Дьяченко Л. Ф. Спектр пероксидазы у алоплазматических линий мягкой пшеницы с различной адаптивностью // Адаптивная селекция растений. Теория и практика / Сб. тез. междунар. конф. — Харьков: УААН, Ин-т растениевод. им. В. Я. Юрьева, 2002. — С. 108–109.
4. Davis B. I. Disk-electrophoresis. 2. Method and application to human serum protein// Ann. N.- J. Acad. Sci. — 1964. — 121. — Р. 404–427.
5. Седловский А. И., Мартынов С. П., Мамонов Л. К. Генетико-статистические подходы к теории селекции самоопыляющихся культур. — Алма-Ата: Наука, 1982. — 200 с.
6. Tsunewaki K. Genetic diversity of the cytoplasm in *Triticum* and *Aegilops*. — Tokyo: Jap. Soc. Prom. Sci., 1980. — 290 р.
7. Jones P., Keane E. M., Osborne B. A. Effects of alien cytoplasmic variation on carbon assimilation and productivity in wheat // J. Exp. Bot. 1998. — Vol. 49, N 326. — Р. 1519–1528.
8. Папковская А. А., Латыпов А. З., Богданов А. В. Результаты электрофоретического изучения пероксидазы у видов и индуцированных мутантов пшениц // Весн. АН БССР. Сер. біял. н. — 1974. — Т. 1. — С. 33–34.
9. Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. Физиология и биохимия дыхания растений. — М.: Изд-во МГУ, 1974. — 512 с.
10. Griphover B., Morre D. J. Boss W. F. Fractionation of suspension cultures of wild carrot and kinetics of membrane labeling // Protoplasma. — 1984. — Vol. 123, N 1. — P. 213–217.
11. <http://genbank.vurv.cz/wheat/pedigree/>
12. Breeding wheat for yield and resistance to Fusarium Head Blight / S. Tomasovic, B. Palaversic, R. Mlinar, I. Ikic // Abstr. 9th European Fusarium Seminar. — Wageningen (Netherlands), 2006. — Р. 117.
13. Strausbaugh, C. A., Murray, T. D. Use of epidermal cell responses to evaluate resistance of winter wheat cultivars to *Pseudocercosporella herpotrichoides* // Phytopathology. — 1989. — Vol. 79, N 10. — P. 1043–1047.

А. Л. Сечняк, Т. А. Мандриченко, В. Н. Тоцкий

Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова,
каф. генетики и молекулярной биологии,
Шампанский переул. 2, Одесса, 65058, Украина, e-mail: caphgen@ukr.net

**ИЗМЕНЕНИЯ СПЕКТРА ПЕРОКСИДАЗЫ
АЛЛОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ
ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ**

Резюме

Исследовали изоизимные спектры пероксидазы у аллоплазматических линий мягкой пшеницы и их гибридов с *Elytricum fertile* и пшеницей Степняк 2К. Наиболее вариабельными оказались электрофоретические фракции фермента с Rf 0,22 и Rf 0,10. Установлено положительное влияние цитоплазмы *Ae. ventricosa* на экспрессию изоформ с Rf 0,65, 0,22 и 0,18, что иногда сопровождалось увеличением доли соответствующей фракции в спектре. Аллоплазматические линии Донской полуйнтенсивной реагировали на гибридизацию преимущественно уменьшением доли и/или экспрессивности отдельных фракций пероксидазы. В противоположность этому у гибридов аллоплазматических линий Мироновской 808 эти показатели по сравнению с материнскими формами возрастали.

Ключевые слова: пероксидаза, изоизимы, аллоплазмы, мягкая пшеница, отдаленная гибридизация.

A. L. Sechnyak, T. A. Mandrichenko, V. N. Totsky

Odessa National University, Department of Genetics and Molecular Biology,
Dvoryanskaya St. 2, Odessa, 65026, Ukraine, e-mail: caphgen@ukr.net

**THE PEROXIDASE SPECTRA VARIATION IN ALLOPLASATIC
LINES OF COMMON WHEAT AT HYBRIDIZATION**

Summary

The isozyme spectra of peroxidase at alloplasmatic lines of common wheat and their hybrids with *Elytricum fertile* and wheat Stepnyak 2K were investigated. The electrophoretic fractions of enzyme with Rf 0,22 and Rf 0,10 appeared most variability. The positive influence of *Ae. ventricosa* cytoplasm on expression of isoforms with Rf 0,65, 0,22 and 0,18 is established, that was sometimes accompanied by increasing in a share of corresponding fraction in a spectrum. Alloplasmatic lines of Donskaya poluiintensivnaya reacted to hybridization mainly reduction of a share and / or expressivity separate fractions of peroxidase. As opposed to this at hybrids alloplasmatic lines of Mironovskaya 808 these parameters in comparison with parent forms grew.

Keywords: peroxidase, isozymes, alloplasms, common wheat, wide crosses.

УДК 576.315:575.222.73:633.1

Т. Г. Трочинська, ст. лаб., Т. П. Бланковська, д-р біол. наук, проф.
Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова,
кафедра генетики та молекулярної біології,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

ОЗНАКИ АНТИПОДАЛЬНОГО КОМПЛЕКСУ ДРУГОГО ТА ТРЕТЬОГО ПОКОЛІНЬ ПШЕНИЧНО-ЖИТНІХ ГІБРИДІВ У ПОРІВНЯННІ З БАТЬКІВСЬКИМИ ФОРМАМИ

Проведено порівняльний аналіз генетико-статистичних параметрів клітин антиподального комплексу пшеници, жита та пшенично-житніх гібридів другого та третього поколінь. Встановлено, що кількість клітин-антипод, об'єм їх ядер та ядерець в зародковому мішку пшеници, жита та пшенично-житніх гібридів носять формоспецифічний характер. Найбільш стабільними ознаками антиподального комплексу досліджених злаків є сумарні об'єми ядер і ядерець його клітин. У ряді поколінь пшенично-житні гібриди за ознаками антиподального комплексу наближаються до материнської форми
Ключові слова: антиподальний комплекс, пшениця, жито, пшенично-житні гібриди.

Роль, яку відіграє антиподальний комплекс у функціонуванні зародкового мішка і розвитку зернівки у цілому, є дуже важливою; свідченням цього є функції, які виконують клітини антиподального комплексу, його положення у насіннєвому зачатку, різна кількість клітин і час їх повної дегенерації [1, 2]. Антиподи функціонують як метаболічний центр поглинання, трансформації, синтезу та транспорту живильних речовин до зародкового мішка [2–4]. Особливості функціонування антиподального комплексу обумовлені процесами, що відбуваються під час розвитку жіночих генеративних структур. Число і форма антипод у зрілому зародковому мішку злаків варіює як у різних видів та сортів, так і в межах одного колоса [3, 4, 5]. В сформованому зародковому мішку їх звичайно буває три, в зрілому — комплекс антипод у більшості представників родини *Poaceae* складається з 30–60 клітин [1, 2, 6]. Роботами ряду дослідників [2–5] показано видо- та сортоспецифічність варіювання форми клітин антиподального комплексу, їх кількості та особливостей розвитку.

Метою даної роботи було дослідити генотипові особливості будови антиподального комплексу пшенично-житніх гібридів другого та третього поколінь у порівнянні з батьківськими формами. На жаль, ми не маємо змоги продемонструвати варіювання цієї кількісної ознаки у рослин першого покоління, тому що вони, як правило, стерильні [7, 8].

Матеріали та методи

Антиподальний комплекс досліджували в зрілих зародкових мішках на постійних мікротомних препаратах зав'язей м'якої пшениці сорту Безоста I, жита сорту Одеське 1 та другого і третього поколінь гібридів між ними. Зафіксовані за Навашиним зав'язі пшенично-житніх гібридів та батьківських форм доводили до парафіну за загальноприйнятою методикою. Зрізи товщиною 10–15 мкм виготовляли на санному мікротомі; препарати забарвлювали бромфеноловим синім по Мезія (цитохімічна реакція на сумарні білки) [9, 10].

Препарати вивчали під світловим мікроскопом МБІ-3 (об'єктив — 8 \times та 40 \times , окуляр — 15 \times). Кількість клітин підраховували на всіх послідовних зразках зародкового мішка, діаметри ядер та ядерець вимірювали за допомогою гвинтового окуляр-мікрометра МОВ — I — 15 \times при об'єктиві 40 \times та за допомогою комп'ютерної програми PhotoM 1.21.

Об'єм ядер та ядерець визначали в мкм³ за формулою: $V = \pi \cdot a \cdot b^2$, де a — велика, b — маленька напіввісі. Ядерно-ядерцеве співвід-

ношення (ЯЯС) обчислювали за формулою ЯЯС = $\frac{V_{\text{ядра}} - V_{\text{ядерца}}}{V_{\text{ядерца}}}$ [11].

Про ступінь політенізації хромосом судили за об'ємом ядер антипод.

Результати лабораторних досліджень обробляли варіаційно-статистичними методами [12]. Визначали такі статистичні параметри: середне арифметичне \bar{x} та помилку середнього $S\bar{x}$, розмах значень — Lim, середнє квадратичне відхилення σ , що дозволяє оцінити ступінь мінливості ознаки, коефіцієнт мінливості CV, який дозволяє порівнювати між собою ступінь варіювання ознаки та є безрозмірною величиною. Середнє квадратичне відхилення визначали

за формулою $\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n-1}}$, коефіцієнт мінливості $CV = \frac{\sigma \cdot 100}{\bar{x}}$ —

[12]. Рослини вирощували в однакових умовах, що дозволяє не враховувати вплив середовища на обрані ознаки.

Результати та їх обговорення

За аналізу наведених у таблиці 1 даних стає очевидним, що кількість антипод у зріому зародковому мішку варіє у досить значно-му ступені як у батьківських форм, так і у гібридних рослин. Досліджувані сорти пшеници і жита за середньою кількістю клітин антиподального комплексу значно розрізняються ($P < 0,001$).

Середня кількість антипод у пшенично-житніх гібридів другого покоління значно менша, ніж у пшеници ($P < 0,001$) та жита ($P < 0,01$), а у третього покоління займає середнє положення між батьківськими сортами ($P < 0,01$).

Пшенично-житні гібриди другого покоління являють собою організми зі складом геному AABBDDRR з певним ступінем анеуплойдії. Саме наявність усіх або більшості гомологічних хромосом робить можливим розвиток генеративних структур, і зокрема, проходження макроспорогенезу. Тим не менш, певна генетична нестабільність у рослин другого покоління існує, і вона є причиною відхилень у розвитку зародкового мішка [6]. Цим же пояснюється і менша кількість антипод у зародковому мішку другого покоління.

Пшенично-житні гібриди третього покоління за кількістю клітин в антиподальному комплексі мають тенденцію наближення до материнської форми — пшениці внаслідок елімінації генетичного матеріалу жита. Рослини F_5 – F_6 цих гібридів фенотипово не відрізняються від м'якої пшениці (неопубліковані результати досліджень на кафедрі генетики та дарвінізму ОДУ в 70–80 роках минулого сторіччя).

Відомо, що за об'ємами компонентів клітини і, особливо, за співвідношенням між ними можна точніше, ніж за лінійними розмірами уявити спрямованість метаболічних процесів [13–15]. Внаслідок морфометричного дослідження ядер і ядерець клітин антиподального комплексу виявлено, що жито та F_2 гібридіу за середнім об'ємом ядра вірогідно відрізняються від інших досліджуваних форм злаків ($P < 0,001$), а пшениця Безоста 1 та F_3 пшенично-житніх гібридів за цим показником не мають вірогідних відмінностей. Порівняння середніх об'ємів ядерець показало вірогідну відмінність цих показників у пшениці та жита ($P < 0,001$). Об'єм ядерець пшениці та F_3 розрізняються за першим порогом ($P < 0,05$) вірогідності, а показники ядерець F_2 та жита вірогідно не розрізняються.

З огляду на те, що житній ядерцеутворюючий організатор не функціонує в оточенні пшеничних хромосом [16–17], можна висувати багато припущень про причини змін у стратегії функціонування антиподального комплексу амфідиплоїдів у порівнянні з батьківськими формами. Серед них певну роль можуть відігравати такі явища, як сепарація геномів батьківських форм, певні епігенетичні процеси модифікування ДНК в процесі онтогенезу, зміна просторової конформації ядра, а також розбалансування і можливі перебудови генетичного апарату гібридів [19–24]. Тим не менш, складається враження, що в ряді поколінь відбувається поступова стабілізація генетичного апарату гібридів. Опосередковано це підтверджує відсутність значних відмінностей показників ядерно-ядерцевого співвідношення у досліджуваних форм злаків.

Ефективність роботи антиподального комплексу найбільш інформативно визначається за сумарним об'ємом ядер і ядерець усіх антипод зародкового мішка [5]. Наші дослідження продемонстрували, що показники суммарних об'ємів ядер і ядерець антиподального комплексу жита менші, ніж у пшениці ($P < 0,001$), а у F_2 менші, ніж у жита. Гібриди F_3 за цими показниками не відрізняються від пшениці. Це ще раз свідчить про те, що у ряді поколінь пшенично-житні гібриди наближаються до материнської форми.

Таблиця 1

**Генетико-статистичні параметри ознак антиподального комплексу
батьківських сортів та F_2 і F_3 пшенично-житніх гібридів**

Параметри	Ознака антиподального комплексу					
	Кіль- кість антипод	Середній об'єм, мкм ³		Я ЯС	Сумарний об'єм, тис. мкм ³	
		ядер	ядерець		ядер	ядерець
Пшениця Безоста 1						
$\bar{x} \pm S_x$	29,16 ± 1,21	4375,57 ± 225,56	350,42 ± 18,63	12,55 ± 0,39	142,21 ± 11,58	10,78 ± 0,46
Lim	24 - 36	842,63 – 21753,29	49,38 - 1507,66	4,22 – 25,84	109,80 – 174,99	9,72 – 12,45
σ	4,20	2706,71	223,57	4,67	25,90	1,02
CV, %	14,39	61,86	63,80	37,22	18,22	9,44
Жито Одеське 1						
$\bar{x} \pm S_x$	19,26 ± 1,41	3136,03 ± 211,51	215,90 ± 11,90	14,07 ± 0,71	61,15 ± 3,78	4,21 ± 0,18
Lim	6 - 32	589,52 – 10308,07	70,401-573,2653	4,44 - 33,05	52,65 – 6,842	3,71 – 4,52
σ	7,98	1867,99	105,0641	6,282163	7,56	0,37
CV, %	60,30	59,57	48,66	44,63414	12,36	8,71
F_2 Безоста 1 x Одеське 1						
$\bar{x} \pm S_x$	13,24 ± 1,94	1820,14 ± 177,82	132,17 ± 12,66	13,22 ± 0,77	22,93 ± 1,12	1,67 ± 0,14
Lim	5 - 31	220,28 – 6119,32	16,28 – 541,75	4,95 – 44,81	19,230 – 25,447	1,34 - 2,12
σ	7,99	1411,46	100,49	6,17	2,53	0,32
CV, %	60,29	77,558	76,03	46,67	11,04	19,11
F_3 Безоста 1 x Одеське 1						
$\bar{x} \pm S_x$	24,41 ± 1,46	4747,30 ± 479,89	517,62 ± 70,64	15,07 ± 0,85	116,54 ± 6,78	11,00 ± 0,62
Lim	18 - 35	634,28 – 15974,95	52,78 – 2109,29	5,92 - 18,62	104,3 - 131,50	9,31 – 12,01
σ	5,91	3482,97	420,71	5,08	13,56	1,24
CV, %	24,21	73,23	93,71	44,81	11,63	11,23

Таким чином, показники кількості клітин антипод та об'ємів їх ядер і ядерець носять формо- та сортоспецифічний характер. Очевидно, що вони залежать від генотипу рослин.

видно, що у різних форм злаків необхідний рівень активності антиподального комплексу (який, вочевидь, залежить від геномного складу та константності форми) досягається комбінацією певної кількості клітин та розміру їх ядер і ядерець.

Усі досліджувані нами ознаки антиподального комплексу — кількість клітин, що входять до його складу, та їх каріометричні показники — є кількісними. Відомо, що найважливішими генетико-статистичними показниками варіабельності організмів за кількісними ознаками є середнє квадратичне відхилення (σ), коефіцієнт мінливості (CV) та інші [9, 25]. Коефіцієнт мінливості надає можливість порівнювати мінливість ознак й встановлювати різницю у ступіні мінливості (у однородному біологічному матеріалі він вкладається у 5–10%).

Аналіз генетико-статистичних параметрів ознак антиподального комплексу досліджуваних форм і сортів злаків виявив їх значну неоднорідність, про що свідчить розмах значень. Середнє квадратичне відхилення, і особливо коефіцієнт мінливості кількості антиподальних клітин в зародковому мішку значно варіє як у батьківських сортів, так і у гібридів різних поколінь (CV від 14 до 60%). Причому F_2 за варіюванням цієї ознак наближаються до батьківської форми, а F_3 — до материнської. Середні об'єми ядер і ядерець антипод мають дуже високі показники коефіцієнту мінливості, що, вочевидь, є характерним для антиподального комплексу з огляду на процеси політенізації хромосом в різних його клітинах. У F_2 , як вже відмічалось, процеси політенізації хромосом і транскрипції рДНК пригнічені, а у F_3 , навпаки, спостерігається гетерозисний ефект. Що стосується коефіцієнта мінливості ЯЯС, то у пшениці він дещо менший, ніж у інших досліджуваних форм, у яких він майже одинаковий. Але у F_3 , як свідчить ліміт, ця ознака варіє в менших межах, ніж у F_2 , жита і навіть у пшениці.

Коефіцієнти мінливості сумарних об'ємів ядер та ядерець досліджуваних форм злаків були значно менші, ніж такі у середніх об'ємів. Коефіцієнт мінливості сумарного об'єму ядер досліджуваних форм і сортів варіював від 11 до 18%, а сумарного об'єму ядерець у батьківських форм складав менш ніж 10%, що є свідченням певної постійності цього важливого показника для оцінювання активності антиподального комплекса. Сумарний об'єм ядерець гібридів обох поколінь характеризувався дещо більшим коефіцієнтом варіації — від 11 до 19%.

Таким чином, можна засвідчити, що, хоча антиподальні клітини зародкового мішка в силу їх функціональних особливостей дуже різноманітні за досліджуваними кількісними ознаками, тим не менш, є можливим виділити певний генетичний базис їх формування.

Висновки

1. Кількість клітин-антипод, об'єм їх ядер та ядерець в зародковому мішку пшениці, жита та пшенично-житніх гібридів носять формоспецифічний характер.

2. Найбільш стабільними ознаками антиподального комплексу пшениці, жита і пшенично-житніх гібридів є сумарні об'єми ядер і ядерець його клітин.
3. У ряді поколінь пшенично-житні гібриди за ознаками антиподального комплексу наближаються до материнської форми.

Література

1. Ивановская Е. В. Цитоэбриологическое исследование дифференцировки клеток растений. — М.: Изд-во МГУ, 1983. — 152 с.
2. Цитоэмбриология основных хлебных злаков / Я. С. Модилевский, П. Ф. Оксюк, М. И. Худяк, Л. К. Дзюбенко, Ф. А. Бейлис-Выровая. — К.: Изд-во АН УССР, 1958. — 336 с.
3. Бланковська Т. Ф., Шестопал О. Л. Кількість та розміри антипод шестиriadного та дворядного ячменю // Вісник ОДУ. — 2002. — Т. 7, № 1. — С. 249–253.
4. Шараев И. Г. Ультраструктура антипод зародышевого мешка *Triticum aestivum* L. в связи с их функцией // Тез. докл. XIII делегат. съезда ВБО "Актуальн. вопросы ботан. в СССР". — Алма-Ата. — 1988. — С. 372–373.
5. Антиподальний апарат злаків та продуктивність рослин / Т. П. Бланковська, О. Л. Шестопал, Т. Г. Трочинська, В. Л. Давиденко // Біологічні науки та проблеми рослинництва. — Умань. — 2003. — С. 332–336.
6. Бланковська Т. П., Трочинська Т. А. Розвиток зародкового мішка у другого та третього поколінь пшенично-житніх гібридів // Вісник ОНУ. — 2002. — Т. 7, № 1. — С. 243–248.
7. Бланковська Т. П., Трочинська Т. Г. Розвиток генеративних структур пшенично-житніх гібридів першого покоління // Вісник Одеського національного університету. — 2001. — Т. 6. — Вип. 1. Біологія. — С. 205–208.
8. Трочинская Т. Г. Развитие генеративных структур у первого поколения пшенично-житных гибридов // Генетика в XXI столетии: Современное состояние и перспективы развития: Мат. III съезда. — М. — 2004. — Т. 2. — С. 423.
9. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. — 271 с.
10. Паламарчук И. А., Веселова Т. Д. Учебное пособие по ботанической гистохимии. — М.: Изд-во МГУ, 1965. — 108 с.
11. Хесин Я. Е. Размеры ядер и функциональное состояние клеток. — М.: Медицина, 1967. — 427 с.
12. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. — Минск: Выш. школа, 1973. — 319 с.
13. Цитология / А. С. Трошин, А. Д. Браун, Ю. Б. Вахтин, Л. Н. Жилкин, К. Н. Суханова. — М.: Просвещение, 1970. — 302 с.
14. Челидзе П. В. Ультраструктура и функции ядрашка интерфазной клетки. — Тбилиси: Мецниереба, 1985. — 119 с.
15. Соболь М. А. Роль ядрашка в реакциях растительных клеток на действие физических факторов окружающей среды // Цитология и генетика. — 2001. — Т. 35, № 3. — С. 72–84.
16. Reprogramming of rye rDNA in triticale during microsporogenesis / M. Silva, A. Queiroz, N. Neves, A. Barao, A. Castilho, L. Morais-Cecilio, W. Viegas // Chromosome Res. — 1995. — Vol. 3. — P. 492–496.
17. Neves N., Heslop-Harrison J. S., Viegas W. rRNA gene activity and control of expression mediated by methylation and imprinting during embryo development in wheat x rye hybrids // Theor. Appl. Genet. — 1995. — Vol. 91. P. 529–533.
18. Nucleolar dominanace in triticales: control by unlinked genes / N. Neves, M. Silva, J. S. Heslop-Harrison, W. Viegas // Chromosome Res. — 1997. — Vol. 5. — P. 125–131.
19. Щапова А. И., Кравцова Л. А. Цитогенетика пшенично-ржаных гибридів. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. — 164 с.
20. Chen Z. J., Piikaard C. S. Transcriptional analysis of nucleolar dominance in polyploid plants: Biased expression/silencing of progenitor rRNA genes is developmentally regulated in Brassic / Proc. Natl. Acad. Sci. — 1997a. — Vol. 94. — P. 3442–3447.

21. Parental genomes are separated throughout the cell cycle in a plant hybrid / A. R. Leitch, T. Schwarzacher, W. Mosgoller, M. D. Bennett, J. S. Heslop-Harrison // Chromosoma. — 1991. — Vol. 101. — P. 206–213.
22. Leitch A. R., Heslop-Harrison J. S. Ribosomal RNA gene expression and localization in cereals // Chromosomes Today. — 1993. — № 11. — P. 91–100.
23. Lewis M. S., Piakaard C. S. Restricted chromosomal silencing in nucleolar dominance // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2001. — Vol. 98, № 25. — P. 14536–14540.
24. Nucleolar Dominance: A 'David and Goliath' Chromatin Imprinting Process / W. Viegas, N. Neves, M. Silva, A. Caperta, L. Morais-Cecilio // Cur.Gen. — 2002. — Vol. 3, № 6. — P. 563–576.
25. Тоцький В. М. Генетика. Одеса: Астропрінт, 2002. — 712 с.

Т. Г. Трочинская, Т. Ф. Бланковская

Одесский национальный университет,
кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина

ПРИЗНАКИ АНТИПОДАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ВТОРОГО И ТРЕТЬЕГО ПОКОЛЕНИЙ ПШЕНИЧНО-РЖАНЫХ ГИБРИДОВ В СРАВНЕНИИ С РОДИТЕЛЬСКИМИ ФОРМАМИ

Резюме

Проведен сравнительный анализ генетико-статистических параметров клеток антиподального комплекса пшеницы, ржи и пшенично-ржаных гибридов второго и третьего поколений. Установлен формоспецифический характер как для количества клеток антиподального комплекса исследованных форм злаков, так и для объемов ядер и ядрышек антипод. Наиболее стабильными признаками антиподального комплекса являются суммарные объемы ядер и ядрышек антипод одного зародышевого мешка. В ряду поколений пшенично-ржаные гибриды по признакам антиподального комплекса приближаются к материнской форме.

Ключевые слова: антиподальный комплекс, пшеница, рожь, пшенично-ржаные гибриды.

T. G. Trochinskaya, T. Ph. Blankovskaya

Odessa National University, Department of Genetics and Molecular Biology,
Dvoryanskaya St. 2, Odessa, 65026, Ukraine

THE ANTIPODAL COMPLEX CELLS FEATURES OF THE SECOND AND THIRD WHEAT-RYE HYBRIDS GENERATIONS IN COMPARISON WITH THE PARENTAL FORMS

Summary

The comparative analysis of antipodal cells genetical-statistic axes has been made among the second and third generations of wheat-rye hybrids and the parental forms. The cereal has been shown the dependence on form of such axes as quantity of antipodes and volumes of nuclei and nucleolei. The most stability was peculiar to "the total volume of nuclei" and "the total volume of nucleolei" of the embryo sac. The features of anti podal complex of wheat-rye hybrids were approximating to the maternal form in the number of generations.

Keywords: antipodal complex, wheat, rye, wheat-rye hybrids.

УДК 577.222:595

Н. Д. Хаустова, канд. біол. наук, доц., **О. О. Колесник**, студ.,
Т. О. Філіпова, д-р біол. наук, проф., **Б. М. Галкін**, д-р біол. наук, проф.
Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова,
кафедра генетики та молекулярної біології,
кафедра мікробіології і вірусології,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

ПРИСТОСОВАНІСТЬ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ЗА ДОДАВАННЯ В КОРМ МЕЛАНІНУ

З метою встановлення впливу меланіну на пристосованість дрозофіли аналізували мух, культивованих на середовищі з додаванням препарату, визначаючи плодючість і життєздатність особин в стандартних та екстремальних (голодування, старіння) умовах. Отримані результати свідчать про стрес-протекторну та геропротекторну дію меланіну.

Ключові слова: пристосованість, дрозофіла, меланін.

Вивчення показників пристосованості і залежності їхнього прояву від генетичних і негенетичних факторів є актуальною проблемою генетики. Відомо, що пристосованість може модифікуватися під впливом найрізноманітніших мутацій, але окремі показники пристосованості мух також залежать від складу корму, щільноті заселення, температурного режиму та дії біологічно активних сполук [1, 2]. Увагу багатьох дослідників приваблюють імуно-фармакологічні властивості біологічно активних сполук природного походження. Меланінові пігменти займають серед них особливе положення, оскільки зустрічаються у всіх тваринних організмів. Однак, незважаючи на свою високу біологічну активність, меланінові пігменти залишаються маловивченими як у відношенні структури, так і у відношенні механізмів їхньої дії, що не дозволяє повною мірою оцінити біологічне значення цих пігментів і можливості їхнього практичного використання. Усе вищезазначене вказує на доцільність досліджень, направлених на з'ясування можливостей застосування меланінів у медицині та тваринництві.

Метою даної роботи було дослідження впливу меланіну на пристосованість дрозофіли.

Матеріали і методи досліджень

Як матеріал досліджень використовували *Drosophila melanogaster*. Аналізу піддавали лінійних мух дикого типу *Canton-S* (*C-S*).

Мух з контрольного варіанта утримували в склянки посудинах (200 мл) на стандартному поживному середовищі при температурі 25°C. Досліджуваних мух утримували за тих самих умов, але на

поживному середовищі з добавками меланіну. Меланін використовували у вигляді препарату еномеланіну рослинного походження, синтезованому в лабораторії Фізико-хімічного інституту ім. Богатського м. Одеси. До корму додавали спиртовий розчин (0,05 мл на 1мл корму) меланіну. В контролі до корму додавали такий самий об'єм етанолу, як і в експерименті.

Плодючість мух визначали, поміщаючи в пробірки з поживним середовищем по одній самиці й одному самцю. Через 3 дні батьків видаляли, а пробірки з відкладеними яйцями залишали до вилуплювання нащадків (10–14 діб). Вік мух, у яких визначали плодючість, складав 15 і 30 діб.

Виживаність мух визначали, поміщаючи в пробірки з поживним середовищем по 10 особин кожної статі. Облік мух, що вижили, проводили на 15-у і 30-у добу і виражали у відсотках відносно вихідної кількості особин.

Стійкість мух до голодування визначали, поміщаючи в пробірки без корму по 10 самиць і 10 самців 5-денного віку. Облік мух, що вижили в умовах голодування, вели протягом 24 годин. Стійкість виражали у відсотках особин, що вижили.

Результати досліджень та їх обговорення

Відомо, що механізм дії меланіну полягає в уловлюванні вільних радикалів, захищі геному і підвищенні стійкості організму. У той же час меланіни у високих концентраціях призводять до нагромадження семихіонних радикалів, які в свою чергу можуть самі викликати утворення міжмолекулярних зшивок [3].

Прийнявши до уваги той факт, що концентрація досліджуваного препарату має вирішальне значення щодо ефективності його дії, і спираючись на результати попередніх експериментів, вивчали пристосованість мух при додаванні в корм меланіну в оптимальній концентрації 2 мкг на 1мл середовища.

Під пристосованістю дрозофіли розуміють ознаки плодючості і життєздатності особин. Життєздатність в свою чергу включає тривалість життя, виживаність за екстремальних умов (тепlostійкість, стійкість до голодування) і т. ін. Безпосередньо характеристикою пристосованості дрозофіли є плодючість, тобто число нащадків, отримане за певний проміжок часу.

Результати визначення плодючості 15-денних і 30-денних мух контрольного і дослідного варіантів наведені в таблиці 1.

Як вітікає з представлених даних меланін не впливає на плодючість 15-денних мух на відміну від 30-денних. Згідно з літературними даними вік 30 днів є для дрозофіли похилим. У середньому в лабораторних умовах тривалість її життя дорівнює 3–4 тижням [4]. Як показують результати дослідження, плодючість 30-денних мух за стандартних умов знижується у 2,7 рази в порівнянні з 15-денними мухами. Разом з тим, додавання меланіну до корму старіючих мух збільшує їх плодючість у 1,8 рази.

**Плодючість дрозофіли при додаванні в корм меланіну,
кількість нащадків однієї пари**

n = 8–10

Умови експерименту	Вік особин, дні	
	15	30
Контроль	109,3 ± 9,2	40,7 ± 4,4*
Додавання меланіну	106,0 ± 8,5	73,0 ± 5,0* **

* відмінності достовірні в порівнянні з 15-денними мухами; ** відмінності достовірні в порівнянні з контролем.

Життєздатність мух досліджували за показниками виживаності в стандартних умовах і за дії екстремального фактору — голодування.

Виживаність дрозофіли в експерименті визначали через 15 і 30 діб культивування мух на середовищі з додаванням меланіну; контрольних мух утримували на стандартному середовищі (табл. 2).

Виживаність дрозофіли різної статі при додаванні в корм меланіну, %
n = 10–13

Умови експерименту	Вік особин, дні			
	15		30	
	♀	♂	♀	♂
Контроль	95,0 ± 3,0	94,3 ± 2,8	70,0 ± 3,0*	68,0 ± 4,3*
Додавання меланіну	95,0 ± 2,9	90,0 ± 2,1	77,5 ± 4,2*	70,0 ± 5,3*

* відмінності достовірні в порівнянні з 15-денними мухами відповідної статі.

Аналізуючи дані, представлені в таблиці 2, можна констатувати, що меланін не впливає на життєздатність досліджуваних мух за стандартних умов культивування. При цьому не визначено достовірної різниці між показниками виживаності мух різної статі. В той же час показники виживаності 15-денних і 30-денних особин істотно розрізняються, достовірно зменшуючись в герантогенезі як у самиць, так і у самців.

Результати дослідження стійкості до голодування (протягом 24 годин) мух, культивованих на середовищі з меланіном, представлені в таблиці 3.

Як видно з наведених даних самиці дрозофіли набагато краще переносять голод, ніж самці, що цілком згоджується з даними літератури [5–7].

Кількість самиць, що вижили без корму, у 2,4 рази перевищує кількість самців за тих самих умов. У випадку попереднього культивування мух на середовищі з меланіном виживаність самців

Пристосованість Drosophila melanogaster...

збільшилася у 2,6 рази. На самиць меланін чинив менш виражений стимулюючий вплив, ніж на самців, підвищуючи їхню виживаність при голодуванні в 1,3 рази.

Таблиця 3

Стійкість дрозофіли до голодування при попередньому культивуванні мух на середовищі з меланіном, %

n = 10

Умови експерименту	Стійкість до голодування, %	
	♀	♂
Контроль	76,0 ± 4,9	32,0 ± 4,4**
Додавання меланіну	96,4 ± 2,4*	83,0 ± 4,4* **

* відмінності достовірні в порівнянні з контролем; ** відмінності достовірні в порівнянні із самками.

Як випливає з представлених вище даних меланін по різному діє на різні ознаки пристосованості дрозофіли, до того ж ефект препарату залежить від статі та віку досліджуваних особин. Стрес-протекторна дія меланіну проявляється у підвищенні виживаності мух в екстремальних умовах (голодування), а геропротекторна — у збільшенні плодючості старих мух, культивованих на середовищі з меланіном.

Таким чином, отримані в експериментах дані свідчать про високу біологічну активність меланіну.

Висновки

1. За додавання в корм меланіну значно зростає пристосованість дрозофіли в екстремальних умовах (голодування, плодючість у пізньому віці).
2. Ефективність дії меланіну залежить від віку і статі дрозофіли.

Література

1. Барабой В. А. Біологічна дія рослинних фенольних сполук. — К.: Знання, 1968. — С. 14–15.
2. Частота рекомбинаций как показатель генного баланса и приспособленности дрозофилы / Н. Д. Хаустова, Алшибиля Насер, В. Н. Тоцкий, Е. В. Блажнова // Вісник Одеського національного університету. — 2003. — Т. 8, вип. 1. — С. 86–92.
3. Влияние энномеланина на генотоксические эффекты диоксида азота / Н. Я. Головенко, Б. Н. Галкин, Н. Д. Хаустова, В. Н. Тоцкий и др. // Современные проблемы токсикологии. — 1999. — Т. 1. — С. 12–14.
4. Медведев Н. Н. Практическая генетика. — Москва: Наука, 1968. — С. 22–47, 139–140.
5. Частота рекомбинаций и приспособленность дрозофилы при структурных перестройках генотипа / Н. Д. Хаустова, В. Н. Тоцкий, М. Ю. Нассер, Н. А. Стрельцова // Вісник Одеського національного університету. — 2004. — Т. 9, вип. 1. — С. 142–151.

6. *Хаустова Н. Д., Білоконь С. В., Дьяченко Л. Ф.* Виживаність мутантів *Drosophila melanogaster* за умов гіпертермії та голодування // Довкілля і здоров'я (Тернопіль, 2006). Тез. докл. — 2006. — С. 70–71.
7. *Хаустова Н. Д., Белоконь С. В., Тоцкий В. Н.* Продолжительность жизни мутантов сп и vg *Drosophila melanogaster* в зависимости от условий среды и генотипа особей // Тез. докл. VII Междунар. симп. "Биологические механизмы старения" (Харьков, 2006). — Харьков, 2006. — С. 62.

Н. Д. Хаустова, О. О. Колесник, Т. О. Філіпова, Б. М. Галкін
Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова,
кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина

ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ПРИ ДОБАВЛЕНИИ В КОРМ МЕЛАНИНА

Резюме

С целью изучения влияния меланина на приспособленность дрозофилы анализировали мух, культивированных на среде с добавлением препарата, определяя их плодовитость и жизнеспособность в стандартных и экстремальных (голодание, старение) условиях. Полученные результаты свидетельствуют о стресспротекторном и геропротекторном действии меланина.

Ключевые слова: приспособленность, дрозофилы, меланин.

N. D. Khaustova, O. O. Kolesnik, T. O. Filipova, B. N. Galkin
Odessa National I. I. Mechnikov University,
Department of Genetics and Molecular Biology,
Dvoryanskaya Str., 2, Odessa, 65026, Ukraine.

THE FITNESS OF *DROSOPHILA MELANOGASTER* IN CONDITION OF ADDING MELANIN INTO FEED

Summary

Flies were analyzed to study the effect of melanin on the fitness of *Drosophila*. They were cultivated on the nutritious environment with the addition of the preparation to determine their viability and fertility in standard and extreme (hunger, aging) conditions. The gained results showed the stress-protective and aging-protective action of melanin.

Keywords: fitness, *Drosophila*, melanin.

ЗООЛОГІЯ



УДК 595.733:574.5(282.243.7.05)(285.2)

Н. И. Беленкова, ст. преподаватель, М. М. Джуртубаев, канд. биол. наук, доц., Ю. М. Джуртубаев, мл. науч. сотр.
Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова,
кафедра гидробиологии и общей экологии
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина

ЛИЧИНКИ СТРЕКОЗ (ODONATA) ПРИДУНАЙСКИХ ОЗЕР

Приведены данные о таксономическом составе, распределении, численности и биомассе личинок стрекоз (Odonata) придунайских озер, их сезонной динамике; выявлены доминирующие виды.

Ключевые слова: личинки стрекоз, придунайские озера.

Придунайские озера Ялпуг, Кугурлуй, Котлабух, Кагул, Китай и другие — уникальный природный комплекс, расположенный на юге Одесской области. По площади и объему вод эта группа озер является крупнейшей в Украине и на юго-востоке Европы [9]. Велика их роль в экономическом развитии и "экологическом здоровье" Придунавья. Здесь издавна ведется активный рыбный промысел, вода используется для орошения, водоснабжения и других нужд населения [1].

Личинки стрекоз — одна из важнейших групп донной фауны озер и других пресноводных водоемов [3]. Личинки многих видов стрекоз можно рассматривать как удобные тест-объекты экологического состояния водоема [2, 6]. Они также являются важным кормовым объектом рыб — бентофагов. У многих хищных рыб они составляют до 25% всей поглощаемой пищи [7].

За последние 50 лет вследствие масштабных работ по строительству дамб и других гидротехнических сооружений произошли серьезные изменения в гидролого — гидрохимическом режиме придунайских водоемов. Это повлекло за собой заметные изменения в фауне озер. Она стала беднее и все более превращается в типично озерную [8, 4].

Целью данных исследований было изучение личинок стрекоз Odonata придунайских озер в современных условиях. Задачи исследования: изучить таксономический состав и распределение видов по акватории озер, их численность и биомассу, а также сезонную динамику этих показателей. Объект исследования — жизнь в бентали придунайских озер. Предмет исследования — личинки стрекоз Odonata придунайских озер.

Материал и методы исследований

В течение 2006 года было проведено 5 экспедиций на придунайские озера, охватившие все сезоны года. Бентос собирали на

45 станциях (рис. 1). Было собрано 139 проб макрозообентоса, в том числе в Ялпуге — 40, в Кугурлуе — 29, в Котлабухе — 32, в Кагуле — 25, в Китае — 13. Для сравнительного анализа данных собрано дополнительно 6 проб в небольшом озере Лунг. В дночерпательных и дражных пробах, собранных вне прибрежного мелководья, личинки стрекоз не обнаружены. В ходе предыдущих исследований, проведенных как по программе TACIS, так и по плану научных исследований кафедры гидробиологии и общей экологии ОНУ, наблюдалась весьма сходные закономерности. Поэтому на рис. 1 показаны только станции, расположенные на прибрежном мелководье, — на глубине до 0,7 м. В местах расположения станций доминировали илистые, илисто-песчаные грунты, где во многих случаях наблюдалось обилие макрофитов. Пробы отобраны по стандартной методике [5] сачком диаметром 30 см и скребком с шириной захвата 30 см. Пробы фиксировали 4% раствором формалина и обрабатывали по общепринятой методике [5].



Рис. 1. Карта приудинайских озёр

Б1 — Б11 — бентосные станции на прибрежном мелководье озер

Результаты исследований и их обсуждение

В зообентосе приудинайских озер Ялпуг, Кугурлуй, Котлабух, Кагул, Китай и Лунг были обнаружены личинки 16 видов стрекоз: 11 равнокрылых (п/отр. Zygoptera) из семи родов и четырех семейств и пять разнокрылых (п/отр. Anisoptera) из пяти родов и двух семейств (табл. 1).

Личинки стрекоз (*Odonata*) придунайских озер

Таблица 1
Таксономический состав личинок стрекоз зообентоса придунайских озер (1 — верховье, 2 — центральная часть озера, 3 — низовье; в — весна, л — лето, о — осень, з — зима)

Таксоны	Озеро					
	Ялпуг	Кукурдуй	Кагул	Китай	Коглабух	Лунг
<u>II/орп Zygoptera</u>	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3
<i>Calopterygidae</i>	- - -	- Л -	- - -	- - -	- - -	- - -
<i>Calopteryx splendens</i> (Harris, 1782)	- - -	- Л -	- - -	- - -	- - -	- - -
<i>Leptidae</i>	- - -	- Л -	- - -	- - -	- - -	- - -
<i>Leistes sponsa</i> (Hanssemann, 1823)	- - -	- - -	- - -	- - -	Л Л Л	- - -
<i>Sympetrum fuscum</i> (Vander Linden, 1823)	В - -	0 - -	- - -	- - -	- - -	- - -
<i>S. annulatum</i> Selys, 1887	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -
<i>Coenagrionidae</i>	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -
<i>Pyrrhosoma nymphula</i> (Sulzer, 1776)	Л, О Л О	Л, З Л, О, З	- - 0,3	- - -	Л, О, З	- - -
<i>I. elegans</i> (Vander Linden, 1823)	Л, О Л О	Л, З Л, О, З	- - 0,3	- - -	Л, З	- 3, Л 3
<i>I. pumilio</i> (Charpentier, 1825)	Л Л	Л Л	- - -	- - -	Л Л	- Л
<i>Coenagrion scitulum</i> (Rambur, 1842)	- - -	- - -	- - -	- 0	- - -	- - -
<i>C. puella</i> (Vander Linden, 1823)	- - -	- - -	- - -	- 0	- - -	- - -
<i>C. puella</i> (Linnaeus, 1758)	- - -	- - -	- - -	- - -	В	- - -
<i>Platycnemididae</i>	- - -	- - -	В -	- -	- -	- - -
<i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas, 1771)	- - -	- - -	В -	Л -	- -	- - -
<u>II/орп Anisoptera</u>						
<i>Aeschnidae</i>						
<i>Anax imperator</i> Leach, 1815	Л Л	Л, З	3 -	- - 0,3	- - -	Л - -
<i>Aeschna grandis</i> (Linnaeus, 1758)	- - -	- - -	- - -	- 0	- - -	- - -
<i>Libellulidae</i>						
<i>Libellula quadrimaculata</i> , Linnaeus, 1758	Л, В Л	Л Л	- - 0	Л -	- - -	- - -
<i>Leucorrhinia caudalis</i> (Charpentier, 1840)	- - -	- - -	- - -	- - -	Л -	- - -
<i>Sympetrum flaveolum</i> (Linnaeus, 1758)	- - -	3 3	- - -	- - -	- - -	- - -

Как видно из табл. 1, количество видов личинок стрекоз колеблется от четырех в Кагуле до одиннадцати в Кугурлуе. Меньше всего видов, а именно три, было обнаружено зимой: *I. elegans*, *A. imperator*, *S. flaveolum*. Пять видов встречались весной: *S. fusca*, *P. nymphula*, *C. puella*, *P. pennipes*, *L. quadrimaculata*. Наибольшее количество видов личинок стрекоз найдено летом и в первой половине осени — пятнадцать. Виды, встречающиеся во все сезоны, не обнаружены. Большую часть года, за исключением весны, в пробах попадались личинки *I. elegans*, а также *A. imperator*.

Чаще всего в пробах встречалась *I. elegans*; частота встречаемости этого вида достигала 60%. Часто попадались *S. fusca*, *L. quadrimaculata*, *A. imperator*, частота встречаемости этих видов от 16 до 22%. Остальные виды попадались значительно реже, частота их встречаемости не превышала 12%.

Наиболее обычный, часто встречающийся вид, а именно *I. elegans* из сем. Coenagrionidae, весьма неприхотлив в выборе местообитаний, его личинки живут в разнообразных водоемах — как со стоячей водой, так и при относительно сильном течении, в местах, богатых водной растительностью, на глубинах до 0,4 м [7]. В наших пробах личинки *I. elegans* обычно встречались на глубине до 0,7 м на участках дна с илистым и илисто-песчаным грунтом. *S. fusca*, *A. imperator* и *L. quadrimaculata* предпочитают те же биотопы, часто с макрофитами. Личинки *S. fusca* найдены на глубине 0,3–0,6 м, личинки *A. imperator* попадались на глубине 0,2–0,7 м, а *L. quadrimaculata* — на глубине 0,7 м. Длина личинок указанных видов, включая жаберные пластиинки, показана в табл. 2.

Таблица 2

**Длина личинок наиболее обычных видов стрекоз приудайских озер
(числитель: минимальная — максимальная длина, мм; знаменатель — средняя длина, мм)**

Виды	Ялпуг	Кугурлуй	Котлабух	Кагул	Китай	Лунг
<i>I. elegans</i>	15 – 22 19,9	12 – 23 22,4	15 – 22 19,2	20 – 28 19,0	17 – 25 20,9	15 – 23 19,2
<i>S. fusca</i>	18 – 23 20,5	—	11 – 21 18,0	—	—	8 – 12 10,0
<i>A. imperator</i>	45 – 50 47,5	28 – 40 38,0	34 – 46 38,4	35 35,0	—	—
<i>L. quadrimaculata</i>	18 – 20 20,7	16 – 26 22,4	—	17 – 20 18,5	22 – 24 23,0	—

Ряд видов в наших сборах можно считать редкими; это представители сем. Coenagrionidae: *C. scitulum*, *C. pulchellum*, *C. puella*. Личинки этих видов предпочитают стоячие водоемы с глинистым дном, избегают рек с сильным течением и отсутствуют в наиболее загрязненных водоемах [7]. Таким образом, судя по литературным

данным, условия обитания для личинок Coenagrionidae в придунайских озерах вполне благоприятные. Несмотря на это, частота встречаемости этих видов в исследуемых озерах достигала лишь 3%. Находили их на илистом и илисто-песчаном грунте. Длина *C. scitulum* осенью в озере Китай составляла 12–14 мм; *C. pulchellum* — 16–18 мм. Длина *C. puella* в Котлабухе весной колебалась от 14 до 18 мм, в Ялпуге — от 18 до 22 мм.

Как видно из табл. 1 и 3, весной личинки отсутствовали в пробах, собранных в центральной части и, в большинстве случаев, в низовьях озер. Это связано, по-видимому, с паводковым режимом этих водоемов. В остальные сезоны наблюдалась обратная закономерность — увеличение численности личинок стрекоз в низовьях озер, где складываются благоприятные гидрологические и гидродинамические, условия для их существования.

Численность и биомасса личинок стрекоз в придунайских озерах представлены в табл. 3. В большинстве крупных озер максимальная численность и биомасса личинок стрекоз зафиксированы летом: в Кугурлуе, соответственно, до 77 экз/м² и 4,44 г/м²; в Котлабухе — до 96 экз/м² и 5,07 г/м². В Ялпуге пик численности и биомассы пришелся на осень, когда в низовье насчитывалось более 80 экз/м² с биомассой 2,40 г/м². В озере Кагул наибольшие количественные показатели отмечены зимой: численность превышала 60 экз/м², а биомасса составляла около 2,80 г/м² (табл. 3).

Индивидуальные массы наиболее часто встречающихся видов в среднем составляли для *I. elegans* — 0,023 г; *S. fusca* — 0,034 г; *A. imperator* — 0,450 г; *L. quadrimaculata* — 0,230 г.

Небольшой по объему материал, полученный при исследовании озера Лунг, позволяет говорить, что летом численность и биомасса личинок в этом озере уступает, нередко значительно, этим показателям в остальных, крупных озерах. Осенью же они вполне соизмеримы (табл. 3).

Летом, когда личинки стрекоз представлены в озерах небольшим количеством видов, в большинстве озер наиболее многочисленны: *I. elegans* — от 50 экз/м² в Котлабухе до 90 экз/м² в Китае, а также *P. nymphula*, *L. sponsa*, численность которых составляет от 20 до 35 экз/м². На долю названных видов приходилось от 15,3 до 53,8% общей численности личинок. В биомассе наибольший удельный вес обычно имели *Ae. grandis* (от 60,3% в Кугурлуе до 73% в Китае) и *A. imperator* (от 58,5% в Ялпуге до 85% в Кугурлуе).

Наблюдаемые в ряде случаев небольшие значения биомассы — от 1,7 г/м² до 2,76 г/м² — при высокой численности — от 40 экз/м² до 65 экз/м² (табл. 3) — объясняются доминированием в пробах личинок стрекоз *I. elegans*, *L. sponsa*, *P. pennipes* с небольшой индивидуальной массой. Присутствие крупных личинок с большой индивидуальной массой — *Ae. grandis* и *A. imperator* — увеличивает биомассу на 1–2 порядка.

Таблица 3
Численность (экз/м²) и биомасса (г/м²) личинок стрекоз в приудинайских озерах в 2006 г.

Озера	Январь	Кутурулай	Катул	Коптабух	Китай	Лугн
Сезоны года	Экз/м ²	Г/м ²	Экз/м ²	Г/м ²	Экз/м ²	Г/м ²
Весна						
Верховье	8	0,66	-	5	0,10	2
Центральная часть озера	-	-	-	-	-	-
Низовье	-	5	0,12	-	-	-
Лето	7	0,33	77	4,44	-	49
Верховье			40	1,70	-	84
Центральная часть озера	13	1,06	65	2,76	-	96
Низовье	10	0,27	2	0,04	-	8,93
Осень	2	0,04				95
Верховье			-	7	0,13	-
Центральная часть озера	-	-	-	-	-	-
Низовье	84	2,42	-	12	0,64	-
Зима	-	-	9	1,44	-	-
Верховье			8	5,40	-	-
Центральная часть озера	-	-	-	63	2,76	13
Низовье	-	-	-	0,28	7	0,13
					8	0,21

Выводы

1. В придунайских озерах Ялпуг, Кугурлуй, Котлабух, Кагул, Китай, Лунг обнаружены личинки 16 видов стрекоз из 12 родов и 6 семейств. Во всех озерах встречается *Ischnura elegans*; только в Кугурлуе найдены *Sympetrum annulata*, *Calopteryx splendens*, *Sympetrum flaveolum*; только в Котлабухе — *Leucorrnia caudalis*; только в Китае — *Coenagrion scitulum* и *C. pulchellum*.
2. Наибольшей частотой встречаемости (до 60%) характеризуется *I. elegans*. К числу наиболее обычных относятся также *Sympetrum fusca*, *Anax imperator* и *Libellula quadrimaculata*, частота встречаемости которых составляет 16–22%.
3. Летом и осенью в пробах встречаются 15 видов, весной — пять, зимой — три вида, а именно *I. elegans*, *A. imperator*, *S. flaveolum*.
4. Весной личинки, как правило, отсутствовали в пробах, собранных в низовьях и центральной части озер. В остальные сезоны личинки стрекоз здесь обычны и более многочисленны по сравнению с верховьем, что объясняется гидрологическими характеристиками этих экологических участков водоемов.
5. В большинстве придунайских озер максимальная численность и биомасса личинок стрекоз наблюдается летом: до 95–96 экз./м² и 5,07–8,93 г/м², соответственно, в низовьях Китая и Котлабуха. Наиболее многочисленны представители следующих видов: *I. elegans* — 92 экз./м² в Китае, *P. nymphula* — 34 экз./м² в Котлабухе и *L. sponsa* — 22 экз./м² в Кугурлуе. Наибольшая биомасса отмечена: *I. elegans* — 4,92 г/м² летом в Китае, *A. imperator* — 4,77 г/м² зимой в Кугурлуе.

Авторы искренне благодарны И. И. Радионову (Измаильский морской порт) за помощь в сборе материала.

Литература

1. Гидроэкология украинского участка Дуная и сопредельных водоемов / Под. ред. В. Д. Романенко. — К.: Наукова думка, 1993. — 329 с.
2. Горб С. М., Павлюк Р. С., Спуріс З. Д. Бабки (*Odonata*) України: фауністичний огляд // Вестн. зоології. — 2000. — Отд. вып. 15. — 155 с.
3. Липин А. Н. Пресные воды и их жизнь. — М.: Учпедгиз, 1950 — 347 с.
4. Ляшенко А. В., Воликов Ю. Н. Сапробиологическая характеристика экологического состояния озера — лимана Ялпуг по организмам макрозообентоса // Гидробиол. журн. — 2001. — Т. 37, № 3. — С. 74–81.
5. Мониторинг макрозообентоса // Eco Grade. — 2001. — 12 с.
6. Матушкіна Н. О., Хрокало Л. А. Визначник бабок (*Odonata*) України: личинки та екзуївій. Учбовий посібник для студентів біологічних спеціальностей. — К.: "Фіто-соціоцентр", 2002. — 72 с.
7. Попова А. Н. Личинки стрекоз фауны СССР (*Odonata*). — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. — 235 с.
8. Харченко Т. А., Воликов Ю. Н. Макрозообентос левобережных водоемов нижнего Дуная в условиях их комплексного хозяйственного использования // Гидробиол. журн. — 1977. — Т. 33, № 5. — С. 37–45.

9. Швебс Г. І., Ігошин М. І. Каталог річок і водойм України. — Одеса: Астропrint, 2003.
— 389 с.

Н. И. Беленкова, М. М. Джуртубаев, Ю. М. Джуртубаев
Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова,
кафедра гідробіології та загальної екології,
Шампанський провулок, 2, Одеса, 65058, Україна

ЛИЧИНКИ БАБОК (ODONATA) ПРИДУНАЙСЬКИХ ОЗЕР

Резюме

З'ясовано таксономічний склад, розподіл, чисельність і біомасу личинок бабок (Odonata) придунайських озер. Всього виявлено 16 видів. Найбільша частота стрівальності властива *Ischnura elegans*, *Sympetrum fusca*, *Anax imperator* та *Libellula quadrimaculata*. В більшості озер максимальна чисельність і біомаса личинок спостерігається літом.

Ключові слова: личинки бабок, придунайські озера.

N. I. Belenkova, M. M. Djurtubaev, Yu. M. Djurtubaev

Odessa National I. I. Mechnikov University,
Department of Hydrobiology and General Ecology
Dvoryanskaya 2, Odessa, 65058, Ukraine

THE DANUDE LAKES DRAGONFLY LARVAE (ODONATA)

Summary

We have been determined taxonomy, distribution, numbers and biomass of the Danube lakes dragonfly larvae (Odonata). 16 species have been found. The most frequency are *Ischnura elegans*, *Sympetrum fusca*, *Anax imperator* and *Libellula quadrimaculata*. The maximum larvae numbers and biomass in the most lakes is found in summer.

Keywords: dragonfly larvae, the Danube lakes.

УДК 595.733(477)

О. С. Дятлова, асп.

Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова, кафедра зоології,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

ФЕНОЛОГІЯ БАБОК (ODONATA) ПІВДЕННОГО ЗАХОДУ УКРАЇНИ

Для 38 видів бабок фауни південного заходу України встановлена приналежність до шести груп за періодами льоту: 53% відносяться до літньої, 18% — до літньо-осінньої, 13% — до весняної, 5% — до весняно-літньо-осінньої, 8% — до весняно-літньої групи та 3% — до таких, що зимують на стадії имаго. Для двох підвідів (*Calopteryx splendens ancilla* i *Orthetrum coerulescens anceps*) та одного виду (*Erythromma lindenii*) дані про фенологію наводяться нами вперше для України. Для десяти видів розширені описані в літературі фенологічні спектри бабок для інших регіонів України. Найбільша кількість видів бабок, представники яких знаходяться у повітрі, відмічена у другій декаді червня.

Ключові слова: бабки, південний захід України, фенологія, Odonata.

Спостереження за життєвими циклами комах та вивчення впливу на них кліматичних та сезонних змін у природі лежать в основі зоофенології, яка набуває у нинішній час небувалої актуальності у зв'язку з процесом поступового збільшення середньорічної температури атмосфери Землі і Світового океану — "глобальним потеплінням клімату".

Відомості про сезонну динаміку льоту бабок на території України узагальнені в роботах таких авторів: для центральних та західних областей — в монографії С. М. Горба та ін. [1]; для південно-східної України — у статті А. І. Олігера [2], для північного сходу України — в роботі Л. А. Хрокало і П. М. Шешурака [3], для Закарпатської низовини на підставі вивчення фауни рівнокрилих бабок (*Zygoptera*) — в статті В. Добея та С. Бондарчука [4]. Дані про фенологію деяких видів бабок південного заходу наводяться в роботі А. А. Браунера [5].

У згаданих дослідженнях міститься інформація про перші фенологічні дослідження бабок кінця XIX — початку XX ст., яка має значну історичну цінність, а також дані про сезонну динаміку льоту бабок, що були отримані на підставі сучасних польових спостережень та обробки колекційного матеріалу.

Так склалося історично, що південний захід — самобутній та багатий в одонатологічному відношенні регіон — є найменш вивченим в Україні. Не викликає сумніву той факт, що фауністичний вигляд цього регіону зазнав великих змін у другій половині XX ст. у зв'язку із значною реконструкцією гідрологічної мережі, появою

штучних водойм, зрошуваного землеробства та ін. Не можна відкидати й глобальні кліматичні зміни, що відбуваються на нашій планеті на рубежі століть.

Регулярні фенологічні спостереження на південному заході України проводяться нами вперше з 2002 р. Метою даного дослідження було встановити та проаналізувати фенологію бабок південного заходу України у порівнянні з даними, що отримані дослідниками в інших регіонах країни.

Матеріал і методи

Матеріалом для виконання дослідження слугували представники ряду бабок (*Insecta: Odonata*). Дослідження проводили у 2002–2006 рр. в ході щодекадних експедиційних виїздів в Одеській, Херсонській, Миколаївській областях у 48 точках спостережень з першої декади квітня до третьої декади жовтня (рис. 1). У випадках, коли для деяких видів власних зборів було недостатньо, ми залучали сучасні дані інших авторів, які працювали на південному заході України, що дозволило уточнити терміни льоту для деяких видів бабок [6–8].

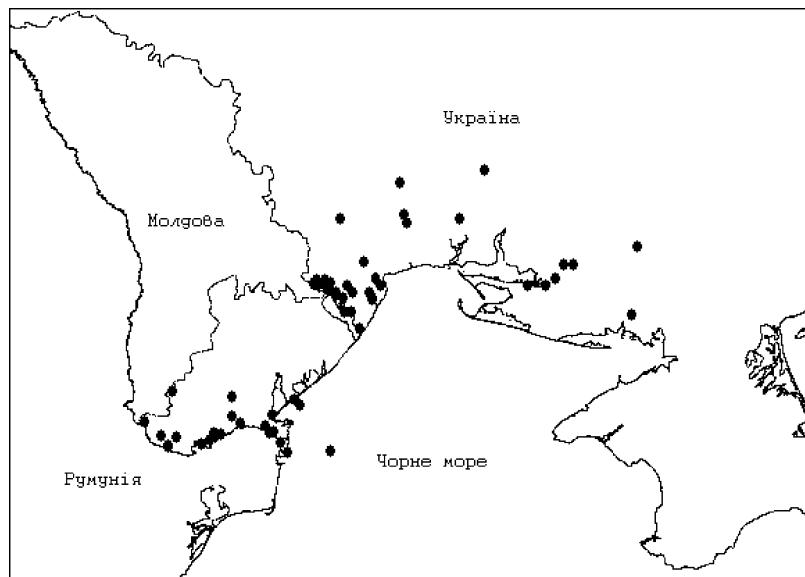


Рис. 1. Стационарні точки спостережень за сезонною динамікою льоту бабок на південному заході України

Результати дослідження та їх обговорення

Імагінальний етап життєвих циклів бабок в районі наших досліджень тривав шість місяців — з третьої декади квітня до третьої декади жовтня (табл. 1).

Таблиця 1

Фенологічні спектри льоту бабок на південному заході України

Родина, вид	Місяць						
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Calopterygidae							
<i>Calopteryx splendens</i> (Harris, 1782)							
<i>Calopteryx splendens ancilla</i> (Selys)							
Lestidae							
<i>Lestes parvidens</i> Artobolevskii, 1929							
<i>Lestes barbarus</i> (Fabricius, 1798)							
<i>Lestes dryas</i> Kirby, 1890							
<i>Lestes macrostigma</i> (Eversmann, 1836)*							
<i>Lestes sponsa</i> (Hansemann, 1823)							
<i>Sympetrum fusca</i> (Vander Linden, 1820)							
Platycnemidae							
<i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas, 1771)							
Coenagrionidae							
<i>Coenagrion ornatum</i> (Sélys, 1850)							
<i>Coenagrion puella</i> (Linnaeus, 1758)							
<i>Coenagrion pulchellum</i> (Vander Linden, 1825)							
<i>Coenagrion scitulum</i> (Rambur, 1842)							
<i>Enallagma cyathigerum</i> (Charpentier, 1840)							
<i>Erythromma lindenii</i> (Sélys, 1840)							
<i>Erythromma najas</i> (Hansemann, 1823)							
<i>Erythromma viridulum</i> (Charpentier, 1840)							
<i>Ischnura elegans</i> (Vander Linden, 1823)							
<i>Ischnura pumilio</i> (Charpentier, 1825)							
Aeshnidae							
<i>Aeshna affinis</i> Vander Linden, 1823							

Продовження таблиці 1

Родина, вид	Місяць						
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Aeshna isosceles</i> (Müller, 1767)							
<i>Aeshna mixta</i> Latreille, 1805							
<i>Anax imperator</i> Leach, 1815							
<i>Anax parthenope</i> (Sélys, 1839)							
<i>Brachytron pratense</i> (Müller, 1764)*							
<i>Anax ephippiger</i> (Burmeister, 1839)*							
Gomphidae							
<i>Gomphus flavipes</i> (Charpentier, 1825)							
Libellulidae							
<i>Crocothemis erythraea</i> (Brullé, 1832)							
<i>Libellula depressa</i> Linnaeus, 1758							
<i>Libellula fulva</i> Müller, 1764							
<i>Libellula</i> <i>quadrimaculata</i> Linnaeus, 1758							
<i>Orthetrum albistylum</i> (Sélys, 1848)							
<i>Orthetrum brunneum</i> (Fonscolombe, 1837)							
<i>Orthetrum cancellatum</i> (Linnaeus, 1758)							
<i>Orthetrum coerulescens</i> <i>anceps</i> (Schneider, 1845) [= <i>O.ramburi</i> (Sélys, 1848)]							
<i>Sympetrum</i> <i>depressiusculum</i> (Sélys, 1841)							
<i>Sympetrum flaveolum</i> (Linnaeus, 1758)							
<i>Sympetrum</i> <i>fonscolombii</i> (Sélys, 1840)							
<i>Sympetrum meridionale</i> (Sélys, 1841)							
<i>Aeshna isosceles</i> (Müller, 1767)							

Закінчення таблиці 1

Родина, вид	Місяць						
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Sympetrum pedemontanum</i> (Müller, 1766)							
<i>Sympetrum sanguineum</i> (Müller, 1764)							
<i>Sympetrum striolatum</i> (Charpentier, 1840)							
<i>Sympetrum vulgatum</i> (Linnaeus, 1758)							

* — пояснення в тексті

У відповідності до класифікації, що наведена у літературі [1], бабок фауни України можна поділити на шість основних груп за періодами льоту. За нашими даними, у фауні південного заходу України для кожної з цих груп характерні певні види бабок (рис. 2):

1 — види, які зимують на стадії імаго; 2 — ранньовесняні види, представники яких появляються в травні і літають тільки весною, або такі, основна частина періоду льоту яких приходиться на весну і закінчується на початку літа, не досягши його середини; 3 — весняно-літні види, у яких приблизно половина періоду льоту приходиться на весну, а половина — на літо; 4 — літні види, які появляються наприкінці весни чи на початку літа і літають усе літо; 5 — весняно-літньо-осінні види з довгим періодом льоту — появляються у травні, але ще зустрічаються в жовтні; 6 — літньо-осінні види, які літають влітку та восени. Деякі можуть появлятися наприкінці травня.

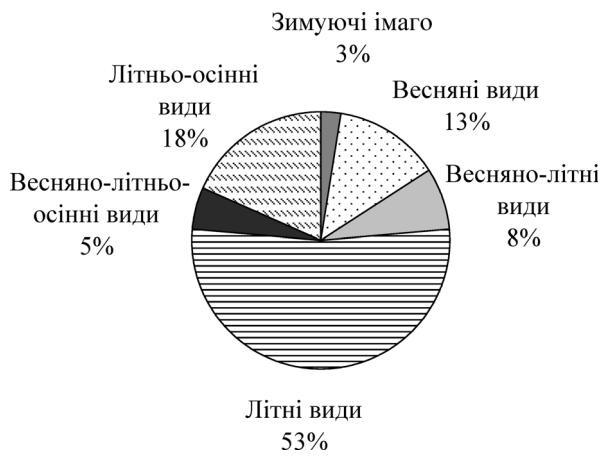


Рис. 2. Співвідношення основних груп бабок південного заходу України, що виділені за періодами льоту

У першу групу включений представник родини Lestidae *Sympetrum fusca* (Vander Linden, 1820). У фауні України два види бабок проводять зимовий період на стадії імаго: *S. fusca* і *S. paedisca* (Brauer, 1877). Імаго одного з них — *S. fusca*, що мешкає на південному заході України, ми виявляли з початку травня до середини жовтня.

Другу групу складають п'ять видів: *Coenagrion ornatum* (Sélys, 1850), *Brachytron pratense* (Müller, 1764), *Libellula depressa* Linnaeus, 1758, *L. fulva* Müller, 1764, *L. quadrimaculata* Linnaeus, 1758.

До третьої групи ми віднесли три види: *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758), *C. pulchellum* (Vander Linden, 1825) і *Aeshna isosceles* (Müller, 1767).

Вісімнадцять видів і два підвиди бабок фауни південного заходу України відносяться до четвертої групи за періодами льоту: *Calopteryx splendens* (Harris, 1782), *C. splendens ancilla* (Selys), *Lestes parvidens* Artobolevskii, 1929, *Lestes dryas* Kirby, 1890, *L. sponsa* (Hansemann, 1823), *Enallagma cyathigerum* (Charpentier, 1840), *Erythromma lindenii* (Selys, 1840), *E. najas* (Hansemann, 1823), *E. viridulum* (Charpentier, 1840), *Ischnura pumilio* (Charpentier, 1825), *Aeshna affinis* Vander Linden, 1823, *Anax imperator* Leach, 1815, *A. parthenope* (Selys, 1839), *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771), *Crocothemis erythraea* (Brullé, 1832), *Orthetrum albistylum* (Selys, 1848), *O. brunneum* (Fonscolombe, 1837), *O. cancellatum* (Linnaeus, 1758), *Orthetrum coerulescens anceps* (Schneider, 1845) і *Gomphus flavipes* (Charpentier, 1825).

П'яту групу складають два види: *Lestes barbarus* і *Ischnura elegans* (Vander Linden, 1823).

До останньої, шостої, групи, ми віднесли 8 видів: *Aeshna mixta* Latreille, 1805, *Sympetrum flaveolum* (Linnaeus, 1758), *S. fonscolombii* (Selys, 1840), *S. meridionale* (Selys, 1841), *S. sanguineum* (Müller, 1764), *S. striolatum* (Charpentier, 1840) і *S. vulgatum* (Linnaeus, 1758).

Періоди льоту деяких рідкісних видів треба ще з'ясувати. До них відносяться: *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836), *Coenagrion scitulum* (Rambur, 1842), *Anax ephippiger* (Burmeister, 1839), *Sympetrum depressiusculum* (Selys, 1841) і *S. pedemontanum* (Müller, 1766). З наведеного переліку в сучасній літературі є інформація про терміни реєстрації на південному заході України тільки двох із зазначених видів, а саме *A. ephippiger* [7] і *L. macrostigma* [7, 8]. Крім того, в колекції зоологічного музею ОНУ ми знайшли інформацію про найбільш ранній термін реєстрації одного самця *A. ephippiger* в м. Херсоні — 19.04.1962 (leg. I. В. Мальцев, det. С. Я. Блінштейн). Ці одиничні спостереження дозволили розширити уявлення про періоди льоту двох рідкісних для регіону видів.

Враховуючи, що для південного сходу України період льоту *L. macrostigma* був визначений з середини липня до початку серпня [2], цей вид може бути віднесений до літніх видів.

За нашим даними, *Brachytron pratense* реєструвався на південному заході України з початку травня до середини липня.

В. В. Мартинов і О. В. Мартинов [6] знайшли особин *B. pratense* наприкінці квітня, що дозволило розширити фенологічний спектр цього виду.

Таким чином, для південного заходу України вдалося визначити періоди льоту 43 видів бабок, з них 38 видів віднести до шести основних груп за періодами їх льоту. Подальші дослідження дадуть можливість уточнити та розширити інформацію про фенологію деяких рідкісних видів.

Зазвичай, початок льоту ранньовесняних видів в регіоні реєструється наприкінці квітня (в аномально холодні роки — на початку травня). Загальною багаторічною умовою початку льоту ранньовесняних видів є досягнення нічної температури повітря $+9^{\circ}\text{C}$, а денної температури — $+18^{\circ}\text{C}$.

За період спостережень з початку травня до середини липня кількість видів бабок різко зростала з максимумом видової різноманітності в середині червня, коли одночасно можна було побачити у польоті імаго 36 видів. Надалі кількість видів поступово зменшувалася, а останні імаго були виявлені у другій декаді жовтня (рис. 3).

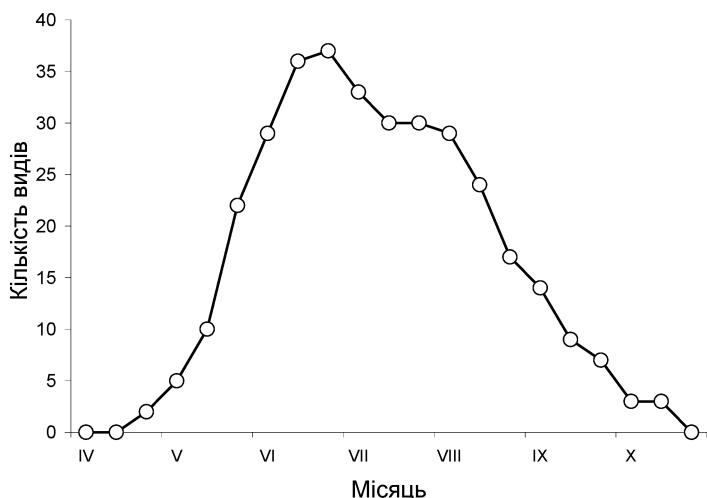


Рис. 3. Розподіл чисельності видів бабок по місяцях року для південного заходу України

Дані про фенологію трьох видів і двох підвидів бабок (*Coenagrion scitulum*, *Erythromma lindenii*, *Anax ephippiger*, *Orthetrum coerulescens anceps* і *Calopteryx splendens ancilla*) наведені нами вперше. Досі така інформація була відсутньою у зв'язку з тим, що зазначені види та підвиди бабок є дуже рідкісними в інших регіонах України.

Знахідки представників *Coenagrion scitulum* і *A. ephippiger* в південно-західному регіоні є одиничними, і накопичених даних

недостатньо для того, щоб віднести ці два види до певної фенологічної групи.

Для зарахування того чи іншого виду до фенологічної групи за періодами льоту у конкретній місцевості дуже важливо мати інформацію про місця виплоду імаго.

Відомо, що *A. ephippiger* є афро-азіатським видом, який здатний здійснювати далекі міграції з Африки до Європи [1]. Цей вид, вірогідно, розмножується без перерви цілий рік, хоч і в різних місцях [9]. В Середземномор'ї імаго виявляють протягом всього року. В північних регіонах *A. ephippiger* зустрічається в основному з липня по вересень, хоч також може спостерігатися протягом року [10].

В літературі є вказівки на масовий виплід *A. ephippiger* в Україні, де він був виявлений на одному з озер в околицях м. Львова [11]. Фенологію *A. ephippiger*, личинки якого розвиваються в межах України, ще треба вивчити. Походження виявлених окремих особин цього виду на південному заході України не встановлено, личинки та екзувії не знайдені.

Для деяких видів на півдні виявлено більш ранній виліт імаго порівняно з північними регіонами України: це торкається *L. parvidens*, *L. barbarus*, *L. dryas*, *Orthetrum brunneum*, *Sympetrum meridionale*.

Для *Orthetrum albistylum* і *Sympetrum fonscolombii* на південному заході України нами відмічені більш пізні терміни льоту, ніж ті, що наведені в літературі.

В цілому нами розширені фенологічні спектри для трьох видів бабок: *Ischnura elegans* (25.IV–21.IX), *Anax parthenope* (25.V–22.VIII) і *Crocothemis erythraea* (15.V–21.VIII).

Висновки

1. Вперше в Україні отримані оригінальні дані про фенологію *Erythromma lindenii*, *Calopteryx splendens ancilla* і *Orthetrum coerulescens anceps*.
2. Для десяти видів бабок розширені фенологічні спектри порівняно з іншими регіонами України — до них відносяться *Lestes parvidens*, *L. barbarus*, *L. dryas*, *Orthetrum brunneum*, *O. albistylum*, *Sympetrum meridionale*, *S. fonscolombii*, *Ischnura elegans*, *Anax parthenope* і *Crocothemis erythraea*.
3. За періодами льоту представники фауни бабок південного заходу України розподілені таким чином: літню групу складають 53%, до літньо-осінньої відносяться 8%, до весняної — 13%, до весняно-літньої — 8%, до весняно-літньо-осінньої групи — 5%, до бабок, що зимують на стадії імаго, — 3%.
4. Найбільша кількість видів бабок (36), представники яких одночасно літають у повітрі, виявляється у другій декаді червня.

Література

1. Горб С. Н., Павлюк Р. С., Спурис З. Д. Стрекозы (Odonata) Украины: фаунистический обзор // Вестн. зоол. — 2000. — Отд. вып. № 15. — 155 с.
2. Олигер А. И. Фенология и суточная активность стрекоз (Odonata) в юго-восточной части Украины // Зоол. журн. — 1980. — Т. 59, № 9. — С. 1425–1427.
3. Kholokalo L. A., Sheshurak P. M. Flight seasonality of dragonflies (Insecta, Odonata) in Northeastern Ukraine // Вестн. зоол. — 2006. — Т. 40, № 2. — С. 145–154.
4. Добей В., Бондарчук С. Фенологія рівнокрилих бабок (Odonata, Zygoptera) в умовах Закарпатської низовини // Науковий вісник Ужгородського університету. Біологія. — Т. 5. — 1998. — С. 137.
5. Brauner A. A. Заметки о стрекозах Херсонской губернии и Крыма // Зап. Новорос. об-ва естествоисп. — 1902. — Т. 24, № 2. — С. 73–102.
6. Мартынов В. В., Мартынов А. В. Интересные находки стрекоз (Insecta, Odonata) на территории Украины // Вестн. зоол. — 2004. — Т. 38, вып. 5. — С. 38.
7. Gorb S. N., Ermolenko V. M. Odonata of Danube Delta // Notulae Odonatologicae. — 1996. — Vol. 4, № 8. — P. 125–127.
8. Matushkina N. New records of rare Odonata in Ukraine (Insecta) // Праці зоологічного музею Київського національного університету імені Тараса Шевченка. — 2006. — Т. 4. — С. 155–161.
9. Corbet P. S. Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. — Great Horkesley: Harley Books, 1999. — 830 p.
10. Field Guide to the Dragonflies of Britain and Europe / Ed. by Dijkstra, K-D. — British Wildlife Publishing, 2006. — 320 p.
11. Горб С. Н., Павлюк Р. С. Появление стрекозы *Hemianax ephippiger* Burmeister (Odonata, Aeshnidae) на Украине // Acta Hydroentomol. Latv. — 1993. — 2. — С. 18–21.

Е. С. Дятлова

Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова, кафедра зоологии, ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина

ФЕНОЛОГИЯ СТРЕКОЗ (INSECTA: ODONATA) ЮГО-ЗАПАДА УКРАИНЫ

Резюме

Для 38 видов стрекоз фауны юго-запада Украины установлена принадлежность к шести группам по периодам лёта: 53% относятся к летней группе, 18% — к летне-осенней, 13% — к весенне-летней группе, 5% — к весенне-летне-осенней, 8% — к весенне-летней группам и 3% — к зимующим на стадии имаго. Для двух подвидов (*Calopteryx splendens ancilla* и *Orthetrum coerulescens anceps*) и одного вида (*Erythromma lindenii*) данные о фенологии приводятся впервые в Украине. Для десяти видов расширены фенологические спектры по сравнению с данными литературы, поступившими из других регионов Украины. Наибольшее количество видов стрекоз, представители которых одновременно летают в воздухе, отмечено во второй декаде июня.

Ключевые слова: Стрекозы, юго-запад Украины, фенология, Odonata.

E. S. Dyatlova

Odessa National I. I. Mechnikov University, Department of Zoology,
Dvoryanskaya St., 2, Odessa, 65026, Ukraine

**PHENOLOGY OF DRAGONFLIES (INSECTA: ODONATA) IN THE
SOUTH-WESTERN UKRAINE**

Summary

38 species of dragonflies from the south-western Ukrainian fauna have been distributed into six groups according to their flying periods: 53% belong to the summer group, 18% — to the summer-autumnal group, 5% — to spring-summer-autumnal group, 8% — to spring-summer group; 3% — to overwintering species on the adult stage. Data on phenology for two subspecies (*Calopteryx splendens ancilla* and *Orthetrum coerulescens anceps*) and one species (*Erythromma lindenii*) published for the first time in Ukraine. In comparison to the literary data obtained from other parts of Ukraine phenological spectrums have been enlarged for ten species. The most number of species flying in the air simultaneously has been observed in the second half of June.

Keywords: Dragonflies, South-Western Ukraine, phenology, Odonata.

УДК 595.793.2

В. В. Заброда, асп., А. Г. Сіренко, канд. біол. наук., доц.
Прикарпатський національний університет імені Василя Стефаника,
Інститут природничих наук,
вул. Галицька, 201, м. Івано-Франківськ, 76000, Україна

ПРО ПОШИРЕННЯ *TENTHREDINIDAE (HYMENOPTERA, INSECTA)* У РІЗНИХ ЕКОТОНАХ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Метою проведеної роботи було дослідження *Tenthredinidae* найтипівіших екотонів Українських Карпат. За допомогою загально прийнятих методів зоологічних досліджень встановлено видові комплекси *Tenthredinidae* різних екотонів регіону. Визначені фауністичні відстані для *Tenthredinidae* різних екотонів даного регіону з використанням критерію Жаккара. Найбільшим видовим багатством відрізняється екотон гірських прирічкових луків хвойних лісів. Найспорідненішими за видовими комплексами *Tenthredinidae* виявилися екотони рівнинних прирічкових лук і рівнинних лісових лук мішаних лісів.

Ключові слова: *Tenthredinidae, Hymenoptera, Insecta, фауна.*

Дослідження фауни *Справжніх пильщиків (Tenthredinidae, Hymenoptera, Insecta)* Українських Карпат і оточуючих територій розпочали ще в кінці XIX століття Nowicki M., 1864 [1]; Niezabitovski, 1896–1897 і 1898–1899 [2]; Mocsary, 1897 і продовжували на початку ХХ століття Gregor, 1927; Kapuscinski, 1936; Бокотей, 1956 (цит. за [3]). Починаючи з 1947 р., еколого-фауністичні дослідження *Tenthredinidae* Українських Карпат проводив Єрмоленко В. М. [3–9] та Zombory L. [10–12]. Ці ж автори почали дослідження видових комплексів фауни *Tenthredinidae (Hymenoptera, Insecta)* різних біотопів Українських Карпат [5, 7, 9] і вказували на *Tenthredinidae* як на типових мешканців екотонів — ділянок, розташованих на стику різних біотопів [10–12]. Проте вказані автори проводили свої дослідження в основному на території Закарпаття. Північний макросхил Східних Карпат і Передкарпаття залишилися недостатньо вивченими з точки зору біотопічного розподілу видів, екології і висотного градієнту.

Об'єкт та методи дослідження

Дослідження проводили протягом 2001–2006 рр. у 15 різних стаціонарах Українських Карпат (включаючи Передкарпаття), охоплюючи всі основні монтанні й рівнинні біотопи і екотони Українських Карпат. Було досліджено видові комплекси *Tenthredinidae* наступних екотонів:

А — екотон луків на верхній межі лісу. Дослідження проводили на гірських хребтах Чорногора (1800 м над рівнем моря —

далі н. р. м.), Чивчини (1500 м н. р. м.), Горгани (г. Ігровець, г. Довбушанка та ін.) (1500–1600 м н. р. м.);

В — екотон прирічкових гірських луків темнохвойних лісів. Досліджувався в долинах р. Зубрівка (Горгани, 750–800 м н. р. м.), р. Женець (Горгани, 730 м н. р. м.), р. Жонка (Горгани, 700–740 м н. р. м.), р. Ситний (Горгани, 1200 м н. р. м.), р. Погорілець (870 м н. р. м.) та ін.;

С — екотон прирічкових гірських луків букових лісів. Дослідження вели в долині р. Уголька (Закарпаття, 350 м н. р. м.);

Д — екотон сухих лісових гірських луків мішаних лісів на околицях с. м. т. Яремче (1100 м н. р. м.);

Е — рівнинні лісові луки мішаних лісів. Дослідження проводили на території заказника "Козакова долина" — околиці м. Івано-Франківська, 305 м н. р. м.;

F — рівнинні прирічкові луки широколистяних лісів в долині р. Бистриця Надвірнянська — околиці м. Івано-Франківська (256 м н. р. м.).

Відлов, препарування і визначення видів здійснювали за загальноприйнятими методиками. Видові назви і класифікація подаються згідно [13]. Визначення видів проводили відповідно до рекомендацій [14, 15]. Для статистичної обробки результатів і побудови дендrogram використані програми "Microsoft Office Excel-2003" та "Statistica 6.0 ru".

Результати дослідження та їх обговорення

В результаті проведених досліджень у різних екотонах і біотопах Українських Карпат було виявлено 53 види *Tenthredinidae*. З них 52 види були знайдені в різних екотонах і тільки один вид — *Stethomostus funereus* (Klug, 1816) — в агроценозі. Видові комплекси деяких з досліджуваних екотонів Українських Карпат наведені в табл. 1. Згідно з отриманими результатами, найбільшим видовим багатством володіють екотони гірських прирічкових луків темнохвойних лісів (виявлено 28 видів *Tenthredinidae*). Не виключено, що це в першу чергу свідчить про мінімальний антропогенний тиск, оскільки багато видів *Tenthredinidae* дуже чутливі до антропогенних факторів.

Таблиця 1
Видові комплекси *Tenthredinidae* різних екотонів Українських Карпат,
виявлені в результаті власних досліджень

№ п/п	Вид	Екотони					
		A	B	C	D	E	F
Subfamilia <i>Nematinae</i>							
1	<i>Dineura virididorsata</i> (Retzius, 1783)			+			
2	<i>Dineura stilata</i> (Klug, 1816)						+
3	<i>Nematinus fuscipennis</i> (Serville, 1823)		+				
4	<i>Croesus varus</i> (Schrank, 1828)						+

Tenthredinidae у різних екотонах Українських

Продовження таблиці 1

№ п/п	Вид	Екотони					
		A	B	C	D	E	F
Subfamilia Selandriinae							
5	<i>Selandria serva</i> (Fabricius, 1793)		+			+	+
Subfamilia Dolerinae							
6	<i>Dolerus gonager</i> (Fabricius, 1781)						+
7	<i>Dolerus puncticollis</i> Thomson, 1871					+	
8	<i>Dolerus uliginosus</i> (Klug, 1818)		+				
9	<i>Dolerus germanicus</i> (Fabricius, 1775)						+
10	<i>Loderus eversmanni</i> Kirby, 1882						+
11	<i>Loderus vestigialis</i> (Klug, 1818)		+				
Subfamilia Athaliinae							
12	<i>Athalia colibri</i> (Christ, 1836)		+			+	+
13	<i>Athalia glabricollis</i> Thomson, 1870		+				
14	<i>Athalia cordata</i> Servill, 1882						+
Subfamilia Blennocampinae							
15	<i>Eutomostethus luteiventris</i> (Klug, 1816)						+
16	<i>Stethomostus funereus</i> (Klug, 1816)						
17	<i>Monostegia abdominalis</i> (Fabricius, 1798)						+
18	<i>Taxonus agrorum</i> (Falls, 1808)		+				
19	<i>Allantus cinctus</i> (Linnaeus, 1758)						+
20	<i>Eriocampa ovata</i> (Linnaeus, 1761)		+				
21	<i>Eriocampa umbratica</i> (Klug, 1816)						+
Subfamilia Tenthredininae							
22	<i>Tenthredopsis litterata</i> (Geoffroy, 1785)	+	+				+
23	<i>Tenthredopsis sordida</i> (Klug, 1817)			+			+
24	<i>Pachyprotasis rapae</i> (Linnaeus, 1758)		+			+	+
25	<i>Macrophya annulata</i> (Geoffroy, 1785)	+	+		+	+	+
26	<i>Macrophya rufipes</i> (Linnaeus, 1758)		+				+
27	<i>Macrophya duodecimpunctata</i> (Linnaeus, 1758)						+
28	<i>Macrophya montana montana</i> (Scopoli, 1763)					+	+
29	<i>Sciapteryx consobrina</i> (Klug, 1816)						+
30	<i>Tenthredo omissa</i> Först, 1834					+	+
31	<i>Tenthredo koehleri</i> Klug, 1816		+			+	
32	<i>Tenthredo mesomela</i> Linnaeus, 1758		+				+
33	<i>Tenthredo flavicornis</i> Fabricius, 1792	+	+	+		+	+
34	<i>Tenthredo albicornis</i> Fabricius, 1792	+	+				
35	<i>Tenthredo olivacea</i> Klug, 1817		+				+
36	<i>Tenthredo temula</i> Scopoli, 1763						+
37	<i>Tenthredo arcuata</i> Förster, 1771		+	+		+	+
38	<i>Tenthredo rossii</i> Panzer, 1805		+			+	
39	<i>Tenthredo velox</i> Fabricius, 1794	+	+				+
40	<i>Tenthredo trabeata</i> Klug, 1817		+				
41	<i>Tenthredo bipunctula</i> Klug, 1817		+				
42	<i>Tenthredo obsoleta</i> Klug, 1817		+				
43	<i>Tenthredo livida</i> Linnaeus, 1758						+
44	<i>Tenthredo costata</i> Klug, 1816						+
45	<i>Tenthredo balteata</i> Klug, 1817					+	+

Закінчення таблиці 1

№ п/п	Вид	Екотони					
		A	B	C	D	E	F
46	<i>Tenthredo solitaria</i> Scopoli, 1763		+				
47	<i>Tenthredo scrophulariae</i> Linnaeus, 1758		+				
48	<i>Tenthredo zonula</i> Klug, 1817					+	
49	<i>Tenthredo devia</i> Konow, 1900				+		
50	<i>Tenthredo viridis</i> Linnaeus, 1758					+	+
51	<i>Tenthredo punctulata</i> Klug, 1816		+				
52	<i>Tenthredo scalaris</i> Klug, 1817	+					

П р и м і т к а . Екотони Українських Карпат: А — луки на верхній межі лісу (в т. ч. субальпійського поясу); В — прирічкові гірські луки темнохвойних лісів; С — прирічкові гірські луки букових лісів; D — лісові гірські луки мішаних лісів; Е — рівнинні лісові луки мішаних лісів; F — рівнинні прирічкові луки широколистяних лісів.

Таблиця 2
Порівняльний аналіз фауни *Tenthredinidae* (Hymenoptera, Insecta)
різних екотонів Українських Карпат з використанням критерію
Жаккара, (%)

	A	B	C	D	E	F
A	-	17,86	14,29	16,67	21,05	14,28
B		-	6,90	3,45	21,05	25,00
C			-	0	10,53	11,11
D				-	5,26	3,57
E					-	27,77
F						-

П р и м і т к а . Позначення екотонів — як у таблиці 1.

Велике видове багатство багативе також екотону рівнинних прирічкових луків посеред широколистяних лісів (було виявлено 27 видів). Найменшу кількість видів було виявлено на сухих гірських луках мішаних лісів (виявлено 2 види).

Нами проведено аналіз фауністичної подібності фауни *Tenthredinidae* різних екотонів з використанням критерію Жаккара (табл. 2) і на основі отриманих результатів була побудована дендрограма фауністичних дистанцій (рис. 1).

Найбільш близькими у фауністичному відношенні виявилися видові комплекси *Tenthredinidae* рівнинних лісових луків і прирічкових рівнинних лісових луків. Монтанні екотони щодо видових комплексів *Tenthredinidae* виявилися між собою менш спорідненими, проте більш спорідненими з рівнинними (рис. 1). У першу чергу це пояснюється великою різноманітністю природних умов різних монтанних екосистем.

Серед виявленіх видів 14 нами було виявлено виключно в монтанних екосистемах, 19 видів ми виявили виключно в рівнинних екосистемах. Жоден із виявленіх видів не зустрічався в усіх до-

сліджених екотонах, 32 виявленіх види зустрічалися лише в одному з досліджених екотонів, що пояснюється досить вузькою еколо-гічною спеціалізацією багатьох видів *Tenthredinidae* (серед представників цієї родини чимало оліго- та монофагів).

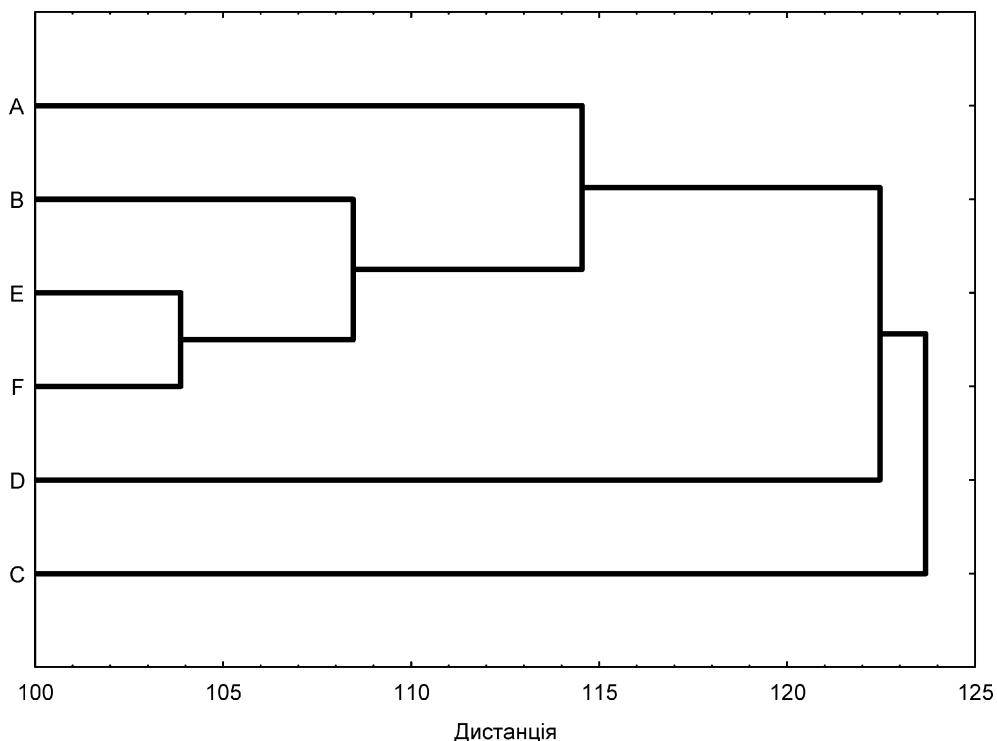


Рис. 1. Дендрограма фауністичних відстаней між різними екотонами Східних Карпат стосовно видових комплексів *Tenthredinidae*. Позначення екотонів — як в табл. 1

Висновки

1. Видові комплекси *Tenthredinidae* різних екотонів Прикарпаття суттєво відрізняються видовим складом
2. Найвищим видовим багатством серед досліджених екотонів Прикарпаття характеризується екотон гірських прирічкових луків хвойних лісів — найменш ушкоджений діяльністю людини.
3. Найбільш спорідненими за видовим складом є видові комплекси *Tenthredinidae* рівнинних екотонів, гірські екотони більш різноманітні і віддалені фауністично, що, можливо, пояснюється висотним градієнтом і більшою різноманітністю умов середовища в монтанних екосистемах.

Література

1. Nowicki M. Przyczynek do owadniczej fauny Galicji. 2. *Hymenoptera* // Insecta Haliciae Muzei Dzieduszyckiani. — Krakow, 1864. — 86 p.
2. Niezabitowski F. L. Materiały do fauny rosłiniastek (*Phytophaga*) Galicyi // Spawozdanie Komisyi Fizjograficznej. — 1899. — Vol. 34, N 2. — P. 3–18.
3. Єрмоленко В. М. Дендрофільна фауна рогохвостів та пильщиків (*Hymenoptera*, *Sympyta*) гірських лісів Українських Карпат // Комахи Українських Карпат і Закарпаття. Республіканський міжвидомчий збірник. — К.: Наукова думка, 1966. — С. 55–76.
4. Єрмоленко В. М. Зоогеографические комплексы в составе фауны рогохвостов и пильщиков (*Chalastogastra*, *Hymenoptera*) Советских Карпат и Закарпатья // Материалы к совещанию по вопросам зоогеографии суши. — Львов: Изд-во Львовского университета, 1957. — С. 40–41.
5. Єрмоленко В. М. Экологические группировки рогохвостов и пильщиков (*Hymenoptera*, *Sympyta*) Предкарпатья // Экология насекомых и других наземных беспозвоночных Советских Карпат. Материалы межвузовской конференции. — Ужгород, 1964. — С. 32–34.
6. Єрмоленко В. М. Рогохвости та пильщики (*Chalastogastra*, *Hymenoptera*) Радянських Карпат та Притиссенської рівнини // Науковий щорічник за 1956 р. Біологічний факультет. — К.: Вид-во КДУ, 1957. — 741 с.
7. Єрмоленко В. М. Еколо-зоогеографічна характеристика рогохвостів та пильщиків (*Hymenoptera*, *Chalastogastra*) Радянських Карпат та Притиссенської рівнини // Наукові записки Київського державного університету ім. Т. Г. Шевченка. Труди зоологічного музею. — 1959. — Т. XVIII, вип. I. — С. 119–136.
8. Єрмоленко В. М. Рогохвости та пильщики. Тентредоподібні пильщики. Аргіди. Тендрініди. Fauna України. Т. 10, вип. 3. — К.: Наукова думка. — 1972. — 374 с.
9. Єрмоленко В. М. Еколо-фауністична характеристика пильщиків (*Hymenoptera*, *Sympyta*) субальпійської смуги Східних Карпат // Проблеми ентомології на Україні. — К.: В-во Академії наук УРСР, 1959. — С. 38–39.
10. Zombory L., Ermolenko V. M. The history of the symphyta fauna of the Carpathian Basin (*Hymenoptera*). Part I // Folia entomol. Hungarica. — LX. — 1997. — P. 221–225.
11. Zombory L., Ermolenko V. M. The history of the symphyta fauna of the Carpathian Basin (*Hymenoptera*). Part III / 1 // Folia entomol. Hungarica. — Vol. LX. — 1999. — P. 239–250.
12. Zombory L., Ermolenko V. M. The history of the symphyta fauna of the Carpathian Basin (*Hymenoptera*). Part III / 2 // Folia entomol. Hungarica. — Vol. LXII. — 2001. — P. 65–75.
13. Taeger A., Blank S., Liston A. European Sawflies (*Hymenoptera: Sympyta*) — A species checklist for the countries // Recent Sawfly Research: Synthesis and Prospects. — Goecke & Evers, Keltern, 2006. — P. 406–460.
14. Медведев Г. С. (ред.) Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепотчатокрылые. Ч. 1. — Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1988. — 286 с.
15. Benson R. B. Hymenoptera. 2. *Sympyta* // Identification book of British Insects. — 1952. — Vol. 6. — P. 2–32.

В. В. Заброда, А. Г. Сиренко

Прикарпатский национальный университет имени Василия Стефаника, Институт естественных наук,
ул. Галицкая, 201, г. Ивано-Франковск, 76000, Украина

О РАСПРОСТРАНЕНИИ *TENTHREDINIDAE (HYMENOPTERA, INSECTA)* В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОТОНАХ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Резюме

Проведено исследования *Tenthredinidae* типичных экотонов Украинских Карпат. При помощи общепринятых методик зоологических исследований установлено состав видовых комплексов *Tenthredinidae* различных экотонов региона. Определены фаунистические расстояния для *Tenthredinidae* различных экотонов данного региона с использованием критерия Жаккара. Наибольшим видовым богатством отличался экотон горных пойменных лугов хвойных лесов. Наиболее близкими по видовым комплексам *Tenthredinidae* оказались экотоны равнинных пойменных лугов и равнинных лесных лугов мешанных лесов.

Ключевые слова: *Tenthredinidae, Hymenoptera, Insecta, фауна.*

V. V. Zabroda, A. G. Sirenko

Precarpathian national university after Vasyl Stefanyk, Natural department,
Galytska street, 201, Ivano-Frankivsk city, 76000, Ukraine

THE SPREADING OF THE *TENTHREDINIDAE (HYMENOPTERA, INSECTA)* IN DIFFERENT ECOTONS OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

Summary

The aim of our research was to investigate the distribution of the Tenthredinidae in the most typical ecotones in the territory of the Ukrainian Carpathians. With the help of common methods of zoological research we have determined the specific complexes of the Tenthredinidae of the region. We have determined the faunistic distances for the Tenthredinidae of different ecotons of the region using the criterium of Jaccard. The majority of species was found on the river meadows of the coniferous mountain forests. The most related turned to be the ecotons of the flat river meadows and the forest meadows on plains.

Keywords: *Tenthredinidae, Hymenoptera, Insecta, fauna.*

УДК 57.087.1

В. Р. Третяк, асп., А. Г. Сіренко, канд. біол. наук., доц.Прикарпатський національний університет імені Василя Стефаника,
Інститут природничих наук,
вул. Галицька, 201, м. Івано-Франківськ, 76000, Україна

ПОРІВНЯЛЬНИЙ ФЕНОТИПОВИЙ АНАЛІЗ РІЗНИХ ПОПУЛЯЦІЙ *ERISTALIS TENAX* L. ІВАНО-ФРАНКІВСЬКОЇ ОБЛАСТІ

Метою роботи було дослідження мікроеволюційних процесів в популяціях сирфід Прикарпаття. Проведено популяційно-фенотиповий аналіз двох популяцій дзюрчалки *Eristalis tenax* L., зібраних на території Івано-Франківської області з використанням методів фенетики. Виділено 14 основних фенотипів (морф) та 19 фенотипових ознак, які мають різну відносну частоту стрівальності в популяціях і серед особин різних статей. Проведений порівняльний аналіз внутрішньопопуляційної і міжпопуляційної фенотипової мінливості.

Ключові слова: *Syrphidae*, *Eristalis*, популяція.

Бейтсовий міміст бджоли медоносної (*Apis mellifera*) — *Eristalis tenax* Linnaeus, 1758 (поширений вид з триваючими мікроеволюційними процесами) характеризується значним ступенем поліморфізму та широкою екологічною пластичністю. Одним з рушійних чинників цих процесів (як і в будь-якого іншого Бейтсового міміста) є його коеволюційна імітація моделі [1, 2]. Крім того, очевидний вплив має синантропізація виду і прив'язка його до людських поселень [3, 4]. Питання поліморфності популяцій сирфід цікавило генетиків, популяційних біологів та еволюціоністів ще з початку минулого століття, і з цього питання було опубліковано ряд фундаментальних праць [5–8]. Для досліджень поліморфізму популяцій сирфід ми обрали космополітичний вид *Eristalis tenax*, імаго якого є поліонектарофагом і характеризується досить високою чисельністю в період масового лету.

Об'єкт та методи дослідження

Збір матеріалу проводили з 2001 по 2006 рік (для популяції північної частини міста Івано-Франківська) та в 2001–2002, 2004–2006 роках (для популяції урочища Ільми — гірський масив Горгани, Українські Карпати). Відлов імаго проводили на рослинах *Tagetes signata*, *Arnica montana*, *Bellis perennis* та *Senecio squalidus*.

Досліджуваний вид характеризується значним ступенем статевого диморфізму — у самців і самок частота розподілу фенотипових зразків була різною (самці в основному представлени більш

Фенотиповий аналіз популяції *Eristalis tenax* L

світлими зразками, тоді як самки більш темні). Саме тому дані відносно кожної статі подаються окремо.

Для визначення фенотипових ознак використовували стандартну методику [9, 10]: спочатку розглядали повний малюнок на черевці мухи, потім відбирали форми, що відрізнялися декількома елементами малюнка, ці форми замальовували і класифікували. Ознаки другого тергіту були об'єднані в групу А, а ознаки третього — в групу В. Кожна ознака в групі мала свій індекс (рис. 1). Для характеристики мінливості популяції використовували показник внутрішньопопуляційної різноманітності μ (середня кількість морф популяції) та частки рідкісних морф h . За порівняння між собою частот фенотипів в різних популяціях використовували показник подібності популяцій r , на його основі для оцінки ступеня подібності використовувався критерій ідентичності I [11].

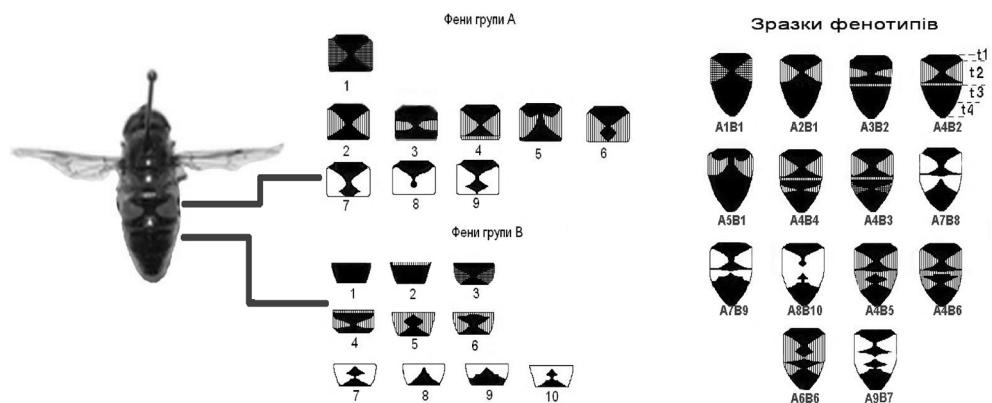


Рис. 1. Варіанти забарвлення другого та третього тергіту абдомену у *Eristalis tenax*. Густа штриховка — темно-коричневий, вертикальна — помаранчевий, біла частина — жовтий колір

Результати дослідження та їх обговорення

При описанні абдомінальних зразків забарвлення *Eristalis tenax* можна використовувати декілька підходів. Фенотипові ознаки у нашому випадку — це малюнок кожного з тергітів. Згідно сучасних уявлень забарвлення більшості міметичних видів сирфід визначається дією супергена, що впливає як на забарвлення абдомена, так і на забарвлення волосків тораксу [12], тому фенотип в цілому в нашому випадку буде являти собою дискретність другого порядку [13]. За наявності 19 зазначених фенотипових ознак теоретично можлива величезна кількість фенотипів, проте нами було виявлено лише 14. Кореляційний аналіз частот фенотипових ознак підтвердив гіпотезу про те, що на забарвлення в цілому впливає, крім супергена, певний фактор середовища (можливо, температура розви-

тку лялечки) [15]. Тому в даній статті описується порівняльний фенотиповий аналіз композицій ознак у особин природних популяцій *Eristalis tenax* як практично найбільш зручний і доцільний з точки зору вивчення еволюції захисного міметичного забарвлення.

Таблиця 1

Значення відносних частот фенотипів (морф) популяції *Eristalis tenax* м. Івано-Франківська

№	Морфи	2001		2002		2003		2004		2005		2006	
		♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
1	A1B1	0,151	0,090	0,071	0,071	0,088	0,043	0,156	0,010	0,106	0,090	0,092	0,062
2	A2B1	0,063	0,000	0,017	0,000	0,041	0,014	0,041	0,000	0,053	0,000	0,061	0,000
3	A3B2	0,025	0,000	0,005	0,000	0,005	0,000	0,020	0,000	0,035	0,000	0,092	0,000
4	A4B2	0,519	0,090	0,574	0,081	0,617	0,043	0,583	0,037	0,522	0,090	0,429	0,049
5	A5B1	0,063	0,000	0,017	0,030	0,041	0,014	0,041	0,000	0,000	0,014	0,041	0,000
6	A4B4	0,151	0,000	0,197	0,081	0,123	0,130	0,000	0,214	0,142	0,014	0,163	0,024
7	A4B3	0,000	0,212	0,059	0,112	0,047	0,123	0,135	0,000	0,080	0,117	0,061	0,074
8	A7B8	0,000	0,000	0,000	0,030	0,000	0,028	0,000	0,009	0,000	0,021	0,000	0,037
9	A7B9	0,000	0,015	0,000	0,010	0,000	0,021	0,000	0,046	0,000	0,021	0,000	0,037
10	A8B10	0,000	0,015	0,000	0,030	0,000	0,036	0,000	0,028	0,000	0,069	0,000	0,049
11	A4B5	0,000	0,136	0,000	0,030	0,000	0,079	0,000	0,046	0,000	0,159	0,000	0,198
12	A4B6	0,063	0,439	0,053	0,397	0,035	0,413	0,020	0,514	0,080	0,269	0,061	0,272
13	A6B6	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	0,007	0,000	0,000	0,000	0,007	0,000	0,000
14	A9B7	0,000	0,000	0,000	0,030	0,000	0,043	0,020	0,018	0,000	0,131	0,000	0,198

Загалом для самців виявлено повний спектр фенотипів, тоді як для самок у дослідженіх популяціях були виявлені тільки перші шість та дванадцятий фенотипи. Також плями на абдомені у самиць були більш трикутними, а у самців мали більш прямокутну форму. Відносні частоти фенотипів подані у таблицях 1 і 2.

Таблиця 2

Значення відносних частот фенотипів (морф) популяції *Eristalis tenax* урочища Ільми (гірський масив Горгани)

№	Морфи	2001		2002		2004		2005		2006	
		♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
1	A1B1	0,075	0,063	0,067	0,014	0,046	0,038	0,051	0,017	0,095	0,021
2	A2B1	0,094	0,016	0,027	0,000	0,037	0,005	0,038	0,000	0,031	0,000
3	A3B2	0,038	0,000	0,013	0,000	0,009	0,000	0,051	0,000	0,031	0,000
4	A4B2	0,509	0,063	0,560	0,041	0,648	0,052	0,679	0,098	0,365	0,072
5	A5B1	0,018	0,016	0,000	0,000	0,000	0,009	0,013	0,000	0,019	0,000
6	A4B4	0,170	0,110	0,160	0,021	0,157	0,062	0,102	0,046	0,222	0,052

*Фенотиповий аналіз популяції *Eristalis tenax* L*

Закінчення таблиці 2

№	Морфи	2001		2002		2004		2005		2006	
		♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
7	A4B3	0,057	0,087	0,053	0,048	0,046	0,047	0,038	0,029	0,111	0,062
8	A7B8	0,000	0,047	0,000	0,014	0,000	0,024	0,000	0,012	0,000	0,021
9	A7B9	0,000	0,008	0,000	0,021	0,000	0,009	0,000	0,012	0,000	0,021
10	A8B10	0,000	0,063	0,000	0,130	0,000	0,128	0,000	0,052	0,000	0,113
11	A4B5	0,000	0,039	0,000	0,144	0,000	0,090	0,000	0,081	0,000	0,114
12	A4B6	0,038	0,394	0,120	0,349	0,055	0,355	0,026	0,410	0,126	0,299
13	A6B6	0,000	0,016	0,000	0,007	0,000	0,009	0,000	0,052	0,000	0,021
14	A9B7	0,000	0,079	0,000	0,212	0,000	0,171	0,000	0,191	0,000	0,175

Проаналізовані популяції *Eristalis tenax* візуально є досить подібними між собою, незважаючи на те, що популяція Ільми знаходиться на висоті 960 м. над рівнем моря і відрізняється від популяції м. Івано-Франківська (256 м. н. р. м.) як часом масового лету, так і більш стисливим життєвим циклом в чергуванні поколінь. Тоді як перші імаго в популяції міста Івано-Франківська спостерігалися уже наприкінці березня, перші екземпляри дорослих мух популяції Ільма з'являлися тільки наприкінці квітня. Період масового лету у рівнинній популяції припадає на кінець вересня — середину жовтня, а у монтанної починається з кінця липня і тільки при достатньо високих температурах триває до кінця вересня.

Таблиця 3

Різноманітність фенотипів *Eristalis tenax* популяції міста Івано-Франківська протягом дослідженіх років

Роки	Кількість проаналізованих екземплярів імаго		Середня кількість морф μ		Частка рідкісних фенотипів h	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
2001	79	66	7,07±0,79	4,84±0,82	0,50±0,06	0,65±0,06
2002	167	90	6,36±0,54	7,59±0,74	0,55±0,04	0,46±0,05
2003	170	138	6,54±0,54	8,24±0,59	0,53±0,04	0,41±0,04
2004	96	99	6,78±0,71	4,75±0,66	0,52±0,05	0,66±0,05
2005	113	145	7,06±0,66	7,79±0,58	0,50±0,05	0,44±0,04
2006	98	81	7,85±0,70	6,67±0,78	0,44±0,05	0,52±0,06

Якщо проаналізувати популяції за показником середньої кількості морф, то треба відзначити досить високий рівень внутрішньопопуляційної різноманітності (табл. 3, 4). Середнє значення μ для

популяції Івано-Франківська становить 6,94 для самок і 6,64 для самців, для популяції Ільми — 6,7 і 7,06 відповідно.

Таблиця 4
Різноманітність фенотипів *Eristalis tenax* популяції урочища Ільми
протягом досліджених років

Роки	Кількість проаналізованих екземплярів імаго		Середня кількість морф, μ		Частка рідкісних фенотипів h	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
2001	53	127	7,37±0,96	8,85±0,60	0,47±0,07	0,37±0,04
2002	75	146	6,27±0,80	5,95±0,57	0,55±0,06	0,58±0,04
2004	108	211	5,77±0,66	7,58±0,48	0,59±0,05	0,46±0,03
2005	78	173	6,25±0,79	6,02±0,53	0,55±0,06	0,57±0,04
2006	63	97	7,85±0,88	6,88±0,71	0,44±0,06	0,51±0,05

Ці дані дозволяють говорити про те, що виду властива висока екологічна пластичність, що дає можливість заселяти будь-які фітоценози, в тому числі і повністю штучні, про що свідчить розповсюдженість особин для популяції Івано-Франківська. Більша варіабельність морфологічних ознак самок популяції Івано-Франківська вказує на кращу адаптивність популяції.

На основі показника h можна говорити про стабільність популяції (табл. 3, 4). Середні значення цього показника для популяції Івано-Франківська становлять 0,51 для самок і 0,52 для самців, для Ільми — 0,52 і 0,5 відповідно. Загальні показники h свідчать про відсутність очевидної різниці у стабільності двох популяцій, хоча ці показники значно коливались із року в рік.

Таблиця 5
Попарне порівняння вибірок *Eristalis tenax* за показником подібності фенотипових груп (r) у самок

Вибірки	2001	2002	2004	2005	2006
Подібність фенотипових груп (r)	0,97±0,016	0,97±0,012	0,86±0,026	0,98±0,014	0,97±0,018
Критерій ідентичності (I)	3,749	7,092	33,264	7,257	7,921

Таблиця 6
Попарне порівняння вибірок *Eristalis tenax* за показником подібності фенотипових груп (r) у самців

Вибірки	2001	2002	2004	2005	2006
Подібність фенотипових груп (r)	0,81±0,037	0,82±0,037	0,82±0,034	0,93±0,020	0,95±0,022
Критерій ідентичності (I)	52,699	73,617	93,695	41,24	15,707

Порівняльний аналіз досліджених популяцій по вибіркам різних років показав, що в загальному за фенотиповими ознаками самки є більш подібними між собою, ніж самці. Тільки у 2004 році популяції самок статистично відрізнялися між собою за частотою фенотипових ознак ($d.f. = 13$, $P > 0,005$; критерій ідентичності розподіляється як χ^2). Самці досліджуваних популяцій за кількістю виявлених морф відрізнялися у всі досліджувані роки, крім 2006 р. ($P > 0,1$, $d.f. = 13$, табл. 5–6). Те, що статистично фенотипи самок практично не відрізняються між собою, незважаючи на значну географічну віддаленість популяцій, неоднаковий вплив абіотичних та біотичних факторів та антропогенне навантаження, свідчить про більшу пристосованість самиць до умов середовища.

Висновки

1. Популяції виду *Eristalis tenax* є поліморфними по забарвленню 2-го та 3-го тергітів abdomenу. Виділено 14 фенотипів та 19 фенотипових ознак щодо забарвлення та форми плям тергітів.
2. Показники середньої кількості морф та частки рідкісних морф популяції вказують на високий рівень фенотипової мінливості досліджених популяцій та на значну екологічну пластичність виду.
3. Як і для решти видів-мімістів, для самок *Eristalis tenax* характерна більша фенотипова подібність і менша кількість фенотипових форм.

Література

1. Joron M., Mallet J. L. B. Diversity in mimicry: paradox or paradigm? // TREE. — 1998. — Vol. 13, N 11. — P. 461–466.
2. Johnstone R. A. The evolution of inaccurate mimics // Nature. — 2002. — Vol. 418. — P. 524–526.
3. Atkins E. L. Mimicry between the drone fly, *Eristalis tenax* and the honeybee, *Apis mellifera*. Its significance in ancient mythology and present-day thought // Annls Entomol. — 1948. — Vol. 41. — P. 387–392.
4. Штакельберг А. А. Отряд Diptera — двукрилые. Введение // Определитель насекомых европейской части СССР. — Л.: Наука, 1969. — Т. 5, ч. 1. — С. 7–34.
5. Brower J. Z., Brower, L. P. Experimental studies of mimicry. 6. The reaction of toads (*Bufo terrestris*) to honeybees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Eristalis vitellina*) // American Naturalist — 1962. — Vol. 96. — P. 297–307.
6. Brower J. Z., Brower, L. P. Experimental studies of mimicry. 8. Further investigations of honeybees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Eristalis spp.*) // American Naturalist. — 1965 — Vol. 99. — P. 173–187.
7. Mostler G. Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry // Zeitschrift fur Morphologie und Ökologie der Tiere. — 1935. — N 29. — P. 381–454.
8. Conn D. L. T. The genetics of mimetic colour polymorphism in the large narcissus bulb fly, *Merodon equestris* Fab. (Diptera, Syrphidae) // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. — 1972. — Vol. 264 — P. 353–402.
9. Климец Е. П. Дискретные вариации рисунка на дорзальной стороне тела колорадского жука // Популяционная фенетика. — М.: Наука, 1997. — С. 45–58.

10. Ларина Н. И. Общие проблемы и методы фенетических исследований // Физиология и популяционная экология животных. — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. — 1978. — С. 12–22.
11. Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. — М.: Наука. — 1982. — С. 38–44.
12. Heal J. R. Colour patterns of *Syrphidae*. 4. Mimicry and variation in natural populations of *Eristalis tenax* // Heredity. — 1982. — N 49. — P. 95–110.
13. Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. — М.: Высшая школа, 1985. — С. 236–249.
14. Сиренко А. Г., Третяк В. Р. *Eristalis tenax* Linnaeus, 1758 (*Syrphidae, Diptera, Insecta*) як новий модельний об'єкт дослідження стабільності та гомеостазу популяцій // Науковий вісник Волинського державного університету імені Лесі Українки. — 2007. — № 5. — С. 138–141.

В. Р. Третяк, А. Г. Сиренко

Прикарпатский национальный университет имени Василия Стефаника, Институт естественных наук,
ул. Галицкая, 201, г. Ивано-Франковск, 76000, Украина

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ФЕНОТИПИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАЗЛИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *ERISTALIS TENAX* L. ИВАНО-ФРАНКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Резюме

Целью работы было исследование микроэволюционных процессов в популяциях сирфид Прикарпатья. Произведен популяционно-фенотипический анализ двух популяций журчалки *Eristalis tenax* L. 1758, собранных на территории Ивано-Франковской области с применением методов фенетики. Выделено 14 базовых фенотипов (морф) и 19 фенотипических признаков, которые имеют различную частоту встречаемости в популяциях и среди особей разного пола. Проведен сравнительный анализ внутрипопуляционной и межпопуляционной фенотипической изменчивости.

Ключевые слова: *Syrphidae, Eristalis*, популяция.

V. R. Tretiak, A. G. Sirenko

Precarpathian national university named Vasyl Stefanyk, Natural department,
Galytska street, 201, Ivano-Frankivsk city, 76000, Ukraine

COMPARATIVE PHENETYC ANALYSIS OF DRONEFLY *ERISTALIS TENAX* L. POPULATIONS IN IVANO-FRANCIVSK REGION

Summary

The results of population-phenetyc analysis of two *Eristalis tenax* populations, collected on territory of the Ivano-Frankivsk area are introduced in the article. It was selected 14 basic phenotypes (morph) and 19 phens which they are from and are inherent for this territory. The comparative analysis of intrapopulations and interpopulations phenotypical variability was conducted.

Keywords: *Syrphidae, Eristalis*, population.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ

1. ПРОФІЛЬ ЖУРНАЛУ

1.1. “Вісник Одеського національного університету” (випуск “Біологія”) здійснює такі публікації:

1. Наукові статті.
2. Короткі повідомлення.
3. Матеріали конференцій.
4. Бібліографія.
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 (в окремих випадках — російська або англійська).

1.4. До редакції “Вісника...” подається:

1. Відрядагований і погоджений з редколегією текст статті, записаної на дискеті у форматі Word 6.0 або Word 97 (розмір аркуша — А4, 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), та один екземпляр “роздруківки” з неї.
2. Рекомендація кафедри або наукової установи до друку.
3. Експертний висновок установи про можливість опублікування.
4. Резюме двома додатковими мовами (див. п. 2.7, п. 3.2, 10).
5. Колонтитул.

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 (можливе поєднання розділів 2.3 і 2.4).
- 2.5. Висновки.
- 2.6. Список літератури.
- 2.7. Анотація (мовою оригіналу статті) і резюме.
- 2.8. Ключові слова.
- 2.9. Колонтитул.

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) — не більше 8 сторінок друкованого тексту (див. 1.4, 2), оглядів — до 10 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 (не більше п'яти).
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), оформлені 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 відповіальність 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 порядку цитування в тексті і оформлюються за правилами ВАК (див. “Бюлєтень ВАК України, 1997, № 2, с. 29–31).

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:



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 рисанком. На осіх абсцис і ординат рисунка зазначається лише величина, що вимірюється, і її 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 порядку цитування в тексті і оформлюються за правилами ВАКу.

Приклади бібліографічних описань

Книги, монографії

1. Горячковский А. М. Клиническая биохимия. — О.: Астропринт, 1998. — 608 с.
2. Лизосомы. Методы исследования / Под ред. Д. Дингла. — М.: Мир, 1980. — 342 с.
3. Определитель высших растений Украины. — К.: Наук. думка, 1987. — 546 с.
4. Флора УРСР: В 12 т. Т. 10 / АН УРСР. — К., 1965. — 126 с.

Статті з журналів

1. Андриевский А. М., Катаненко С. В., Тоцкий В. Н. Онтогенетические особенности пептидгидролазной активности экстрактов тканей *Drosophila melanogaster* // Укр. біохим. журн. — 1982. — Т. 54, № 5. — С. 519–524.
2. Zhou S., Chhan E., Duan W. Drug bioactivation, covalent binding to target proteins and toxicity relevance // Drug Metab Rev. — 2005. — Vol. 37(1). — P. 41–213.

Збірки

1. Спектр тканевых карбоксиэтераз в онтогенезе суслика крапчатого (*Spermophilus suslicus* Guld.) / А. М. Андриевский, Ю. Н. Олейник, В. А. Кучеров, А. С. Асманская // Генетика в современном обществе: Тез. докл. конф. — Х., 2004. — С. 12.
2. 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: Тез. докл. VII Междунар. конф. — М., 1997. — С. 372.
3. De Man J. C., Rogosa M., Sharpe M. E. Cell transfer and Interferon Studies // Abstracts of the V International symposium of immunopharmacology. — Quebec, 2000. — Р. 31.

Дисертації, автореферати дисертацій

1. Олярник О. О. Дослідження процесів перекисного окислення ліпідів та активності ферментів антиоксидантного захисту при цукровому діабеті: Автореф. дис... канд. біол. наук: 03.00.04 / Ін-т біохімії ім. О. В. Палладіна НАН України. — К., 1998. — 17 с.
2. Олярник О. О. Дослідження процесів перекисного окислення ліпідів та активності ферментів антиоксидантного захисту при цукровому діабеті: Дис... канд. біол. наук: 03.00.04. — К., 1998. — 117 с.
3. Скороход Л. С. Комплексообразование кобальта (II), никеля (II), меди (II) с производными нафтилинсульфокислот: Автореф. дис... канд. хим. наук. — О., 1991. — 217 с.

Депоновані наукові роботи, патенти, авторські свідомства

1. Рябушко Л. И. Микрофитобентос Филлофорного поля Зернова. — Севастополь, 1991. — 28 с. — Деп. в ВИНТИ 11.07.91 г., № 2981-В91.
2. Патент України СО7Д 243/24 ФС № 953812. Способ отримання 3-окси-7-бром-5(ортопор)-бенздиазепина. — № 19803; Заявл. 09.04.90; Опубл. 22.06.92; НКИ 355/68. — 3 с.
3. Чеботарев А. Н., Малахова Н. М. Активизация мыслительной деятельности студентов в процессе обучения аналитической химии. — О., 1987. — Деп. НИИ ПВШ № 161.

Правила для авторів

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 і друкується на окремому аркуші. Якщо стаття написана російською мовою, то резюме подається українською та англійською.

Колонтитул (короткий або скорочений чи видозмінений 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 редактувати текст статей, рисунків та підписів до них, погоджуючи відредагований варіант з автором, а також відхилити рукописи, якщо вони не відповідають вимогам “Вісника ОНУ”. Рукописи статей, що прийняті до публікування, авторам не повертаються.

Odessa National University Herald

•
Вестник Одесского национального университета

•
**ВІСНИК
ОДЕСЬКОГО
НАЦІОНАЛЬНОГО
УНІВЕРСИТЕТУ**

Том 12 • Випуск 5 • 2007

Біологія

Українською та російською мовами

Технічний редактор Г. О. Куклєва

Підписано до друку 17.09.2007. Формат 70×108/16.
Папір офсетний. Гарнітура SchoolBook. Друк офсетний. Ум. друк. арк. 17,15.
Тираж 100 прим. Зам. № 28.

Надруковано у друкарні видавництва “Астропрінт”
65091, м. Одеса, вул. Разумовська, 21.
Тел.: 37-14-25, 37-24-26, 33-07-17
www.astropprint.odessa.ua