МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ, МОЛОДІ ТА СПОРТУ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ імені І. І. МЕЧНИКОВА

**Odessa National University Herald**

•

**Вестник Одесского национального университета**

•

# ВІСНИК ОДЕСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО УНІВЕРСИТЕТУ

***Серія: Біологія***

Науковий журнал
Виходить 4 рази на рік
Серія заснована у липні 2007 р.

**Том 17, випуск 1-2 (26-27) 2012**

Одеса
«Одеський національний університет»
2012

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

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

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

Українською, російською та англійською мовами

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

Затверджено до друку Вченою радою
Одеського національного університету
імені І. І. Мечникова
Протокол № 9 від 29 травня 2012 р.

**Адреса редколегії:** 65082, м. Одеса, вул. Дворянська, 2
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова
E-mail: visnikonu@list.ru
Факс: (0482) 37-50-23
Тел: (048) 726-35-17, (048) 726-35-13,

© Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, 2012

# БІОХІМІЯ

**УДК 575.224.2: 577.15:595.773.4**

**А. М. АНДРИЕВСКИЙ**, к.б.н., доцент
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова, кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина, e-mail: andriev_scar@mail.ru

# ЭКСПРЕССИЯ КАРБОКСИЭСТЕРАЗ У МУТАНТОВ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

С помощью реакции одновременного азосочетания определяли степень выраженности электрофоретически разделённых молекулярных форм карбоксиэстераз имаго *Drosophila melanogaster.* Материалом для анализа служили буферно-тритоновые экстракты тканей отдельно взятых самцов, отобранных из лабораторных популяций дрозофилы дикого типа и мутантных линий: *vermilion*, *vestigial*, *yellow*, *chocolate*, *curved*, *Bar*, *black*, *brown*, *cut*, *white*, *white apricot*, *cinnabar*, *sepia*, *ebony*. Показаны индивидуальные особенности экспрессии изоформ карбоксиэстераз у каждой мутантной линии. Обнаружены различия в уровне активности карбоксиэстераз у изучаемых мутантов и мух дикого типа.

**Ключевые слова:** карбоксиэстеразы, изменчивость, мутанты *Drosophila melanogaster*.

Проблема белкового полиморфизма находит широкое отражение в популяционно-генетических, эволюционных и селекционных исследованиях и, прежде всего, при установлении генетических связей между дивергирующими группами организмов, которые подвергаются действию различных форм отбора [6, 8, 9, 11]. Обнаружена связь белкового полиморфизма с внутрипопуляционной изменчивостью по ряду морфологических и физиологических признаков [2−5, 13−14].

Имеются сведения о корреляции между типами зиготности по белковым (энзимным) локусам у различных животных (моллюсков, рыб, млекопитающих) и размерно-массовыми показателями организмов, их жизнеспособностью и плодовитостью [2−5, 7]. Поэтому исследования в данной области имеют большую научную и практическую ценность.

© А. М. Андриевский

Работа посвящена изучению связи между некоторыми морфологическими мутациями и экспрессией карбоксиэстераз у плодовой мушки.

К сожалению, в доступной литературе не удалось обнаружить сведения о корреляции экспрессии форм карбоксиэстераз с детерминированными морфологическими признаками у различных генетических линий дрозофилы.

Целью исследования было определение индивидуальных и межлинейных различий в уровне экспрессии множественных молекулярных форм карбоксиэстераз у самцов имаго *Drosophila melanogaster*.

Основной задачей исследования было проведение сравнительного анализа активности карбоксиэстераз у мутантных линий и мух дикого типа.

**Материалы и методы исследования**

Экспериментальным материалом служили половозрелые самцы лабораторных популяций *Drosophila melanogaster* (Meigen) дикого типа (линия *Normal*), а также мутантных линий: *vermilion* (*v*, I хромосома), *vestigial* (*vg*, II хромосома), *yellow* (*y*, I хромосома), *chocolate* (*cho*, I хромосома), *curved* (*c*, II хромосома), *Bar* (*B*, I хромосома), *black* (*b*, II хромосома), *brown* (*bw*, III хромосома), *cut* (*ct*, I хромосома), *white* (*w*, I хромосома), *white apricot* ($w^a$, I хромосома), *cinnabar* (*cn*, II хромосома), *sepia* (*se*, III хромосома), *ebony* (*e*, III хромосома). Развитие особей в популяциях в течение жизни многих поколений проходило в стационарных условиях на простой питательной среде [10] при температуре +25 °*C*.

Каждое новое поколение дрозофил получали путём близкородственного скрещивания потомков, исключая репродуктивное перекрывание разных поколений.

Перед приготовлением проб одновозрастных мух наркотизировали диэтиловым эфиром и отделяли самцов от самок. Гомогенат суммарных тканей каждой отдельно взятой особи готовили в эппендорфе в объёме 10 *мкл* 0,1 *M* глицин-*NaOH* буфера *pH* 9,0, содержащего 1% тритона *X*-100. Полученные гомогенаты (28−30 проб в расчёте на один эксперимент) сразу же центрифугировали в течение 15 *мин* при 10 000 *g* на холоде (+4 °*C*). К отобранным экстрактам добавляли по 5 *мкл* 0,01% раствора бромфенолового синего, приготовленного на 60% растворе сахарозы. Образцы подвергали электрофоретическому разделению в системе вертикально-пластинчатого щелочного (трис-глициновый буфер, *pH* 8,3–8,9) 10% полиакриламидного геля. При силе тока 40 *мА* в

расчёте на два гелевых блока электрофорез проходил за 3 часа. После проведения электрофореза гелевые блоки отмывали дистиллированной водой до нейтрального значения *pH* и замачивали на 15 *мин* в 50 *мл* 0,1 *М* фосфат-фосфатного буфера *pH* 7,4. Далее инкубировали в 50 *мл* того же буфера с добавкой 25 *мг* $\alpha$-нафтилацетата, 25 *мг* $\beta$-нафтилацетата и 50 *мг* синего прочного *RR* (субстраты и диазоний предварительно растворяли в 10 *мкл* диметилформамида). Инкубация гелей в среде с субстратами длилась 20 *мин* при +25 °*C*, после чего реакционную смесь декантировали, а гели заливали кипящей дистиллированной водой, сканировали и анализировали путём компьютерной денситометрии, используя специальную лицензионную программу «*АнаИС*». Об уровне экспрессивности изучаемых ферментов судили по интенсивности окрашивания азокрасителем индивидуальных зон геля, совпадающих с местами специфического расположения карбоксиэстераз на момент завершения электрофореза.

Показатель вариабельности экспрессии (*Ve*), выраженный в процентах от общего числа исследованных особей отдельной линии, рассчитывали по формуле: $Ve = (n / N)\ 100\%$, где $n$ – число экземпляров с низким (ниже среднего значения по группе) уровнем экспрессии карбоксиэстераз, $N$ – общее число проанализированных особей одной линии.

Относительную активность (ОА), или экспрессию ферментов определяли по формуле:

$$\text{ОА} = \Delta Do \cdot V / v \cdot t \cdot k ,$$

где $\Delta Do$ — показатель оптической плотности ферментативной зоны (относительные единицы), $V$ — объём ферментативной зоны в гелевом блоке (0,028 *мл*), $v$ – объём анализируемой пробы экстракта (0,010 *мл*), $t$ — инкубационное время (20 *мин*), $k$ — коэффициент перевода относительных единиц оптической плотности в миллимоли конечного продукта реакции (0,021), находящегося в ферментативной зоне. Удельную активность (УА) ферментов определяли, используя формулу:

$$\text{УА} = \text{ОА} / [P],$$

где ОА — относительная активность фермента (относительные единицы в расчёте на 1 *мл* экстракта), $[P]$ — концентрация белка в экстракте (0,37 *мг*/*мл*), найденная по методу *Lowry et al*. [15].

Статистическую обработку полученных данных проводили согласно [12], используя компьютерную программу «*Excel*». В работе применяли реактивы фирм «*Reanal*» (Венгрия) и «*Chemapol*» (Чехия), а также установку для электрофореза «*VE*-4» российского производства (г. Москва, МГУ, «*Helikon*»).

**Результаты исследования и обсуждение**

Предварительное изучение разнообразия карбоксиэстераз у *Drosophila melanogaster* показало, что в тканях этого насекомого содержится 4 основные, легко экстрагирующиеся формы эстеролитических ферментов со стабильным показателем относительной электрофоретической подвижности (*Rf*), чётко обособленных от других соседних фракций [1].

По сравнению с дрозофилой дикого типа, среди 14 исследуемых мутантов наиболее ярко выраженные различия в активности карбоксиэстеразы 1 (*β*-специфичная эстераза), 2 (димерная ацетилхолинэстераза) и 4 (тетрамерная ацетилхолинэстераза) выявлены у 8-ми, а именно: *v*, *vg*, *y*, *cho*, *c*, *B*, *b*, *bw* (табл. 1 и табл. 2). При этом у линий *v*, *y*, *c* наблюдался самый высокий показатель вариабельности экспрессии *Ve* – 33*%*.

В то же время, в популяциях мутантов *cho*, *B*, *b* обнаружены особи с максимальным уровнем экспрессии отдельных карбоксиэстераз (в частности *β*-эстеразы), доля которых из числа проанализированных составляла 46*%*, 53*%* и 60*%* соответственно.

Все исследованные особи мутантных линий, за исключением *cho*, оказались гомозиготными по локусу эстеразы 1, проявляющей *β*-нафтилацетазную активность, что указывает на гомогенность самих мутантных линий по данному биохимическому признаку. Обычно у имагодрозофилы дикого типа в зависимости от генотипа этот фермент представлен быстроподвижной молекулярной формой (*F*, *Rf* = 0,285), медленноподвижной (*S*, *Rf* = 0,280), либо той и другой — одновременно.

В целом средний показатель вариабельности экспрессии (*Ve*) по локусу карбоксиэстеразы 2 у исследуемых мутантных линий оказался выше, чем у линии *Normal* и составил 22,5*%* и 8*%*, соответственно.

Как видно из представленных в таблицах 1 и 2 данных, в экспрессии соответствующих эстераз наблюдаются достоверные межлинейные различия: при отсутствии быстроподвижной формы эстеразы 1 уровень относительной экспрессии аллозима 1*б* у мутантов *y*, *c*, *bw*, *b* оказался соответственно в 4,7, в 2,7, в 3,4 и в 2,3 раза ниже такового у линии *Normal*. Что касается карбоксиэстеразы 2, то показатели экспрессии этого фермента у самцов линии дикого типа значительно превосходят таковой у самцов мутантных линий *c*, *vg*, *y*, *v*, *b*, *bw*.

Таблица 1

**Экспрессия карбоксиэстераз самцов *Drosophila melanogaster* дикого типа и мутантных линий (M ± m; n = 14 – 15; (для *1а – n = 4*))**

| Линии | Молекулярные формы карбоксиэстераз | | | |
|---|---|---|---|---|
| | *1а* | *1б* | *2* | *4* |
| *N* | 0,847 ± 0,156 | 1,859 ± 0,379 | 1,650 ± 0,304 | 1,262 ± 0,030 |
| *y* | | 0,390 ± 0,069* | 0,670 ± 0,128* | 4,206 ± 0,680* |
| *v* | | 1,090 ± 0,170* | 0,868 ± 0,064* | 2,367 ± 0,214* |
| *vg* | | 1,174 ± 0,140* | 1,247 ± 0,344* | 4,714 ± 0,830* |
| *cho* | 0,803 ± 0,109 | 1,561 ± 0,187 | 1,660 ± 0,228 | 4,435 ± 0,716* |
| *c* | | 0,697 ± 0,066* | 0,562 ± 0,060* | 4,205 ± 0,364* |
| *B* | | 0,937 ± 0,132* | 2,200 ± 0,239* | 2,080 ± 0,947* |
| *b* | | 0,810 ± 0,011* | 0,510 ± 0,029* | 5,494 ± 0,665* |
| *bw* | | 0,552 ± 0,057* | 1,116 ± 0,216* | 4,195 ± 0,124* |

Примечание: 1*а* — быстроподвижный аллозим *β*-эстеразы, *1б* — медленноподвижный аллозим *β*-эстеразы, 2 — димерная ацетилхолинэстераза, 4 — тетрамерная ацетилхолинэстераза. Данные отражают оптическую плотность (Δ*Do*, относительные единицы) зон полиакриламидного геля, содержащих связанные с диазонием продукты гидролиза нафтилацетатов соответствующими формами карбоксиэстераз; «–» — молекулярная форма отсутствует; * — различия по сравнению с линией *N* достоверны при $P < 0,05$.

Исключение составляет линия *Bar,* у которой выраженность эстеразы 2 в 1,3 раза превышает уровень относительной экспрессии того же фермента у нормальной линии. Что касается эстеразы 4, то этот фермент оказался более активным у всех мутантных линий. Так, у линии *b* его активность в 4,3 раза превосходила таковую у линии *Normal*.

Полученные данные об изменчивости экспрессии ферментов карбоксиэстеразной системы у мутантных линий дрозофилы указывают на их гетерогенность, тогда как средние показатели уровня активности каждого из исследуемых энзимов могут отражать физиолого-биохимическое состояние репродуктивно-способных организмов, развивающихся в стационарных условиях.

Таблица 2

**Удельная активность карбоксиэстераз самцов *Drosophila melanogaster* дикого типа и мутантных линий (M ± m; n = 14 – 15; (для *1а – n = 4*))**

| Линии | Молекулярные формы карбоксиэстераз | | | |
|---|---|---|---|---|
| | *1а* | *1б* | *2* | *4* |
| *N* | 15,1 ± 0,16 | 33,2 ± 0,38 | 29,5 ± 0,30 | 22,4 ± 0,03 |
| *y* | | 7,0 ± 0,07* | 11,9 ± 0,13* | 74,9 ± 0,68* |
| *v* | | 19,5 ± 0,17* | 15,4 ± 0,06* | 42,2 ± 0,21* |
| *vg* | | 20,8 ± 0,14* | 22,2 ± 0,34* | 84,1 ± 0,83* |
| *cho* | 14,3 ± 0,11 | 27,8 ± 0,19 | 30,0 ± 0,23 | 79,2 ± 0,72* |
| *c* | | 12,4 ± 0,07* | 10,0 ± 0,06* | 75,1 ± 0,36* |
| *B* | | 16,8 ± 0,13* | 39,2 ± 0,20* | 37,0 ± 0,90* |
| *b* | | 14,1 ± 0,01* | 9,2 ± 0,03* | 98,1 ± 0,67* |
| *bw* | | 9,7 ± 0,06* | 20,0 ± 0,22* | 75,0 ± 0,12* |

Примечание: 1*а* — быстроподвижный аллозим *β*-эстеразы, 1*б* — медленноподвижный аллозим *β*-эстеразы, 2 — димерная ацетилхолинэстераза, 4 — тетрамерная ацетилхолинэстераза. Данные отражают удельную активность карбоксиэстераз, выраженную в относительных единицах в расчёте на 1 мг белка (за одну единицу ферментативной активности принимали количество фермента, расщепляющего миллимоль субстрата за 1 мин инкубации при +25 °С); «–» — молекулярная форма отсутствует; * — различия по сравнению с линией *N* достоверны при $P < 0,05$.

**Выводы**

1. Наиболее выраженная изменчивость в проявлении активности карбоксиэстераз выявлена у мутантных линий: *v*, *vg*, *y*, *cho*, *c*, *B*, *b*, *bw*.
2. Средний показатель полиморфности у мутантов *v*, *vg*, *y*, *cho*, *c*, *B*, *b*, *bw* (22,5%) значительно превосходит таковой у линии *Normal* (8%).
3. Наиболее выражено межлинейные различия у дрозофилы проявляются в активности карбоксиэстераз 1*б* и 4. Мутанты *v*, *vg*, *y*, *cho*, *c*, *B*, *b*, *bw* по экспрессивности эстеразы 4 в несколько раз превосходят линию *Normal*, в то же время, уступая ей в экспрессии эстеразы 1*б*.

**Список использованной литературы**


1. *Андриевский А. М. Чернов И. А.* Изменчивость карбоксиэстеразной системы у лабораторной популяции *Drosophila melanogaster* дикого типа / А. М. Андриевский // Вісник ОНУ, 2005. — Т. 10. — Вип. 3. — С. 19–27.
2. *Голубцов А. С.* Внутрипопуляционная изменчивость животных и белковый полиморфизм / А. С. Голубцов // М.: Наука, 1988. — 165 с.
3. *Ильин И. И.* Изучение биохимического полиморфизма в природной популяции ротана *Perccottus glehhi* / И. И. Ильин // Генетика. — 1982. — Т. 18, № 10. — С. 1645–1652.
4. *Касинская С. И.* Темп естественного отбора в экспериментальной популяции дрозофилы / С. И. Касинская // Отбор и мутационный процесс в популяции. — Минск: Наука и техника, 1985. — С. 11–25.
5. *Кирпичников В. С.* Селективный характер биохимического полиморфизма у камчатской нерки (*Oncothynchus nerka* Walb.) / В. С. Кирпичников // Основы классификации и филогении лососёвых рыб. — Л.: Зоологический институт АН СССР, 1977. — С. 53–60.
6. *Коваль Е. З.* Биохимический полиморфизм девяти видов камбал подсем. Pleuronectinae в заливе Петра Великого / Е. З. Коваль, Л. В. Богданов // Биохимическая и популяционная генетика рыб. — Л., 1979. — С. 99–105.
7. *Корешкова Н. Д.* Популяционная структура рыбца (*Vilba vilba*), выявленная на основании электрофоретического анализа мышечных эстераз / Н. Д. Корешкова, А. Н. Паюсова // Биохимическая и популяционная генетика рыб. — 1979. — 184 с.
8. *Костенко С. Г.* Полиморфизм белков украинского карпа и амурского сазана / С. Г. Костенко // Генетика, селекция, гибридизация рыб: Тез. 2-го Всесоюз. совещ., М., 1981. — С. 148–149.
9. *Куликова Н. И.* Электрофоретическое исследование мышечных белков амурской летней кеты (*Oncorhynchus keta*) и горбуши (*O. gorbuscha*) / Н. А. Куликова, Е. А. Салменкова // Биохимическая и популяционная генетика рыб. — Л., 1979. — С. 125–128.
10. *Медведев Н. Н.* Практическая генетика / Н. Н. Медведев. — М.: Наука, 1966. — 240 с.

11. *Омельченко В. Т.* Генетические различия гольцов арктической группы (*Salvelinus alpinus* L., *Salvelinus taranetzi* Kaganovsky) и тихоокеанской мальмы (*Salvelinus malma* Walbaum) / В. Т. Омельченко, Е. А. Салменкова // Генетика. — 1998. — Т. 34, № 11. — С. 1518–1522.
12. *Плохинский Н. А.* Алгоритмы биометрии / Н. А. Плохинский. — М.: Изд-во МГУ, 1980. — 150 с.
13. *Anxolabelere D.* Stabilite des polymorphisms morphologiques et emzymatique line population maturell de *Drosophila melanogaster* / D. Anxolabelere, P. Grard, L. Palabost, G. Periqiet // Arch. zool. exp. et gen. — 1976. — Vol. 177. — Fasc. 2. — P. 179.
14. *Aslund S. E.* Mating behaviour as a fitness comoneth in maintaining allozyme polymorphism in *Drosophila melanogaster* / S. E. Aslund // Hereditas. — 1977. — Vol. 87, № 2. — P. 261–270.
15. *Lowry O*. Protein measurement with the Folin phenol reagent / O. Lowry, N. Rosebrough, A. Farr, R. Randall // J. Biol. Chem. — 1951. — Vol. 193, № 1. — P. 265–275.

Стаття надійшла до редакції 28.02.2012

**О. М. Андрієвський**
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, кафедра генетики та молекулярної біології
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна

## ЕКСПРЕСІЯ КАРБОКСИЕСТЕРАЗ У МУТАНТІВ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

**Резюме**

За допомогою реакції одночасного азосполучення визначали ступінь вираженості електрофоретично розділених молекулярних форм карбоксиестераз імаго *Drosophila melanogaster.* Матеріалом для аналізу слугували буферно-тритонові екстракти тканин окремо взятих самців, відібраних з лабораторних популяцій дрозофіли дикого типу та мутантних ліній: *vermilion*, *vestigial*, *yellow*, *chocolate*, *curved*, *Bar*, *black*, *brown*, *cut*, *white*, *white apricot*, *cinnabar*, *sepia*, *ebony*. Показано індивідуальні особливості експресії ізоформ карбоксиестераз у кожної мутантної лінії; виявлено відмінності в рівні експресії карбоксиестераз у вивчених мутантів та мухи дикого типу.

**Ключові слова:** карбоксиестерази, мінливість, мутанти *Drosophila melanogaster*.

**A. M. Andrievskii**
Odessa National I. I. Mechnikov University, Deparment of Genetics and Molecular biology,
2, Dvoryanskaya Str., Odessa, 65082, Ukraine

## EXPRESSION OF CARBOXYLESTERASES IN MUTANTS OF *DROSOPHILA MELANOGASTER*

**Summary**

Using the reaction of the simultaneous azo coupling we have determined the degree of expressiveness of electrophoretically divided molecular forms of carboxylesterases in imago of *Drosophila melanogaster.* Buffer-tritone tissue extracts of separately treated males selected from common laboratory populations of wild type drosophila and mutant lines: *vermilion*, *vestigial*, *yellow*, *chocolate*, *curved*, *Bar*, *black*, *brown*, *cut*, *white*, *white apricot*, *cinnabar*, *sepia*, *ebony* have served as the material for our analysis. The individual peculiarities in expression of the carboxylesterases isoforms in mutant lines have been described. The variation of the variabitily in expression carboxylesterases of mutant lines and wild type drosophila have been shown.

**Key words:** carboxylesterases, variability, mutants of *Drosophila melanogaster*.

**УДК 57.017.23+112.7:352.465:151.643**

**М. В. КУШКЕВИЧ**, аспірант
Інститут біології тварин НААН
вул. Стуса, 38, Львів, 79034, Україна, e-mail: m_kushkevych@ukr.net

# ІМУНОГІСТОХІМІЧНЕ ВИЯВЛЕННЯ ФІЗІОЛОГІЧНОГО ПРІОНА І АКТИВНІСТЬ $Na^+$–$K^+$ АТФ-ази У РІЗНИХ ТКАНИНАХ ЩУРІВ

Проведено імуногістохімічний аналіз тканин щурів, віком шість місяців. Виявлено фізіологічний пріон у лімфоїдних клітинах звивистих канальців нефронів, сполучній тканині печінки та стегнового м'яза, а також у сперматогенних клітинах та інтерстиціальній тканині сім'яників. Визначено активність $Na^+$–$K^+$ АТФ-ази, вміст іонів натрію та калію у пріон-реплікувальних органах щурів. Встановлено пряму середню кореляцію між кількістю фізіологічного пріона та активністю $Na^+$–$K^+$ АТФ-ази у тканинах нирок, печінки, сім'яників та стегнового м'яза.

**Ключові слова**: фізіологічний пріон, пріон-реплікувальні органи, $Na^+$–$K^+$ АТФ-аза, іони, натрій, калій.

Пріони — це білки нервових клітин, які відрізняється від відомих збудників (бактерій, вірусів) відсутністю клітинної організації та нуклеїнових кислот, що забезпечують їхню репродукцію. Найбільш важливим є те, що вони спричиняють ураження мозку людини і тварин з летальним наслідком. Ці захворювання є інфекційними, хоча можуть бути спадковими та спорадичними [2, 20].

Для реплікації патологічного пріона необхідний фізіологічний пріон. Він є поверхневим мембранним протеїдом, який виконує важливі функції, серед яких участь клітинній адгезії, трансмембранній взаємодії, транспорті деяких іонів, антиоксидантному захисті та ін. [17, 22].

За умов конверсії у патологічну форму фізіологічний пріон не здатний виконувати клітинну функцію, у результаті чого виникає порушення різних ланок метаболізму.

Показано, що за умов видалення гену пріон-протеїна ($Prnp_{0/0}$), миші ставали нечутливими до патологічного пріона і у них хвороба не виникала [14]. Отже, патологічний пріон спричиняє виникнення хвороби лише

© М. В. Кушкевич

за наявності фізіологічного. Очевидно, що поширення інфекції залежить від рівня продукції останнього в тканинах організму. Тобто визначення тканинної локалізації та кількості білка є важливим у вивченні патогенезу інфекції.

Важливим мембранним ферментом тканин є $Na^+$–$K^+$ АТФ-аза, який підтримує градієнти іонів натрію та калію, використовуючи енергію АТФ. $Na^+$–$K^+$ АТФ-аза складається з двох субодиниць. Альфа-субодиниця є ліпопротеїдом, перетинає мембрану кілька разів, утворюючи петлі. Активний центр ферменту локалізований всередині клітини і є доступним для АТФ. Центри зв'язування іонів $Na^+$ і $K^+$ розташовані між петлями [1].

Бета-субодиниця, як і фізіологічний пріон, є сіалоглікопротеїдом, що є вмонтований у мембрану на зовнішній поверхні клітини. Вважають, що ця субодиниця виконує регуляторні функції та визначає антигенні властивості [5].

Припускають залежність між активністю ферменту та вмістом фізіологічного пріона, оскільки обидва білки виконують подібні функції та мають подібну локалізацію в організмі.

Відомо, що пріони експресуються у клітинах центральної нервової системи та лімфоретикулярної тканини. Проте відсутні дані про їх локалізацію та вміст в інших тканинах організму.

Метою роботи було дослідити локалізацію та кількість фізіологічного пріона у різних тканинах щурів, використовуючи метод імуногістохімічного аналізу, а також визначити активність $Na^+$–$K^+$ АТФ-ази та вміст іонів натрію і калію.

**Матеріали і методи досліджень**

Дослідження проводили на самцях лабораторних щурів *Rattus norvegicus var*. *alba*, лінії *Wistar*, яких утримували у стандартних умовах віварію. Тварин, віком шість місяців, декапітували під ефірним наркозом, відбирали нирки, печінку, сім'яники та стегновий м'яз .

Маніпуляції з тваринами проводили з дотриманням принципів «Європейської конвенції про захист хребетних тварин, які використовуються для експериментальних і інших наукових цілей» (Страсбург, 1986) і Ухвали першого національного конгресу з біоетики (Київ, 2001).

Фіксування тканин, промивання, зневоднення та формування парафінових блоків проводили за стандартною методикою.

Зрізи, товщиною 7 мкм, нарізали на мікротомі *Microm HM* 340E. Відновлення антигену здійснювали за впливу мікрохвильового випромінювання у середовищі 10 мМ цитратного буферу, pH 6,0. Блокували ендогенну лужну фосфатазу 0,3 н розчином HCl.

Зрізи промивали у TBST, pH 7,6 (0,05 М Tpic, 150 мМ NaCl, 0,05% *Tween* 20, $H_2O$). У подальшому їх інкубували з моноклональними первинними антитілами (*Antibody mAB6H4*; *Prionics*, Швейцарія). Використовували набір реактивів для імуногістохімії фірми *Dako* (Данія), який містив полімер-імуноглобуліновий комплекс (*Rabbit mouse link*), полімер-ензимний комплекс (*AP Enzyme*), субстратний буфер та хромоген (*Permanent Red*). Після промивання зрізи фарбували гематоксиліном Майєра та поміщали у середовище (*Aqueous permanent mounting medium; Dako*, Данія). Гістологічні дослідження проводили на мікроскопі *Axioskop* 40 (*Carl Zeiss*, Німеччина). Контрольними вважали зрізи тканин, зафарбовані лише гематоксиліном.

Визначення кількості фізіологічного пріона проводили методом оцифрування фотографій тканин, використовуючи програму ВідеоТест 5.0 [23].

Для визначення активності $Na^+$–$K^+$ АТФ-ази тканини гомогенізували упродовж 1–2 хв на гомогенізаторі *Omni GLH*-220 у середовищі сахарози. У результаті повторного центрифугування отримували мембранну фракцію тканин [7, 13], в якій визначали досліджуваний показник.

Активність ферменту визначали в інкубаційному середовищі. Розраховували за різницею між активностями загальної та оуабаїннечутливої АТФ-ази, яку визначали у середовищі з 1 мМ оуабаїну. Мітохондріальну АТФ-азу блокували 1 мМ $NaN_3$. Мірою активності була концентрація неорганічного фосфату, яку виражали у мкмоль $Ф_н$ у перерахунку на 1 мг білка на 1 хв (мкмоль $Ф_н$/(мг білка×хв)) [21]. Визначення білка проводили методом Лоурі [18].

Вміст іонів натрію та калію визначали з використанням комерційних наборів фірми Фелісіт-Діагностика (Україна) [8].

Для оцінки вірогідної різниці між статистичними характеристиками альтернативних сукупностей даних, обраховували коефіцієнт Стьюдента. Вірогідною вважалася різниця за показника достовірності $P<0,05–0,001$ [3].

Статистичне опрацювання результатів проводили, використовуючи програми Excel та Origin [4].

**Результати досліджень та їх обговорення**

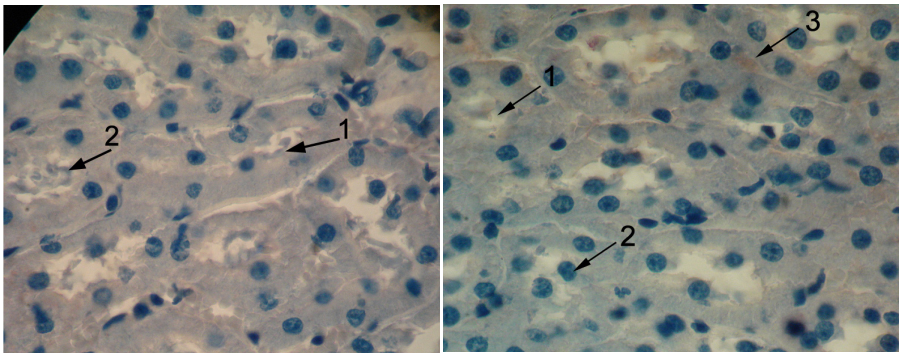
У патогенезі пріонних інфекцій важливим є вивчення поширення збудника в організмі та його проникнення у центральну нервову систему внаслідок дуже тривалого інкубаційного періоду [9].

Відомо, що спочатку збудник потрапляє до кишечника, де нагромаджується у лімфоретикулярній тканині, а тоді поширюється в інші органи організму (лімфатичні вузли, селезінку, мигдалики) [15].

Оскільки фізіологічний пріон є субстратом для утворення патологічного, то дослідження його локалізації у тканинах і органах, є важливим у поясненні механізму патогенезу пріонопатій. Тому нами було вивчено локалізацію фізіологічного пріона у тканині нирок, печінки, сім'яників та скелетних м'язів лабораторних тварин.

За результатами гістологічних досліджень було встановлено, що кіркова речовина містила тільця та звивисті канальці нефронів (рис. 1а), у клітинах яких виявлено незначні кількості фізіологічного пріона за великого збільшення мікроскопа (рис. 1б). Можливо, він локалізується на поверхні лімфоцитів. Тільця нефронів містили судинні клубочки, на поверхні яких були помітні вузькі щілини — порожнини капсули Боумена-Шумлянського. Мозкова речовина була утворена прямими проксимальними та дистальними, а також висхідними та нисхідними канальцями нефронів [6, 16], які не містили локусів досліджуваного білка.

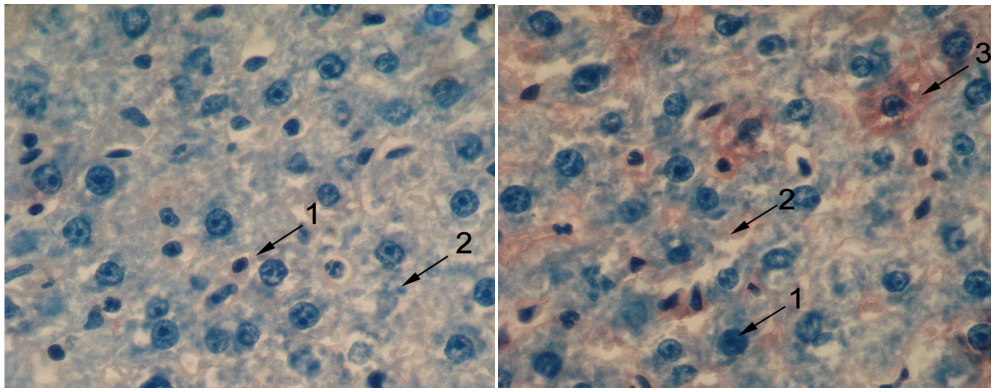
Отримані результати корелюють з даними літератури [19]. Так, в інфікованих хом'яках, а також, у хворих людей було показано наявність патологічного пріона у збірних трубках нирок і сечі. Тобто, можна припустити, що наявність фізіологічного пріона у нирках тварин пов'язано з чутливістю до інфекції.




а б

Рис. 1. Нирка щурів: а — контроль; б — імуногістохімія; 1 — кіркова речовина; 2 — звивисті канальці нефронів; 3 — фізіологічний пріон (Гематоксилін, ×1000)

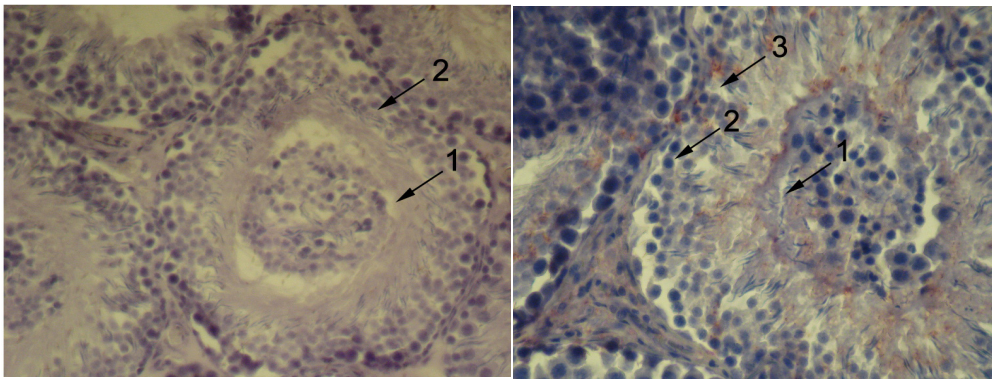
Під час імуногістохімічного аналізу зразків печінки встановлено нормальну структуру тканини. На гістопрепаратах були помітні печінкові часточки, що утворені радіальними рядами гепатоцитів – печінковими балками. Гепатоцити округлої форми містили ядро (рис. 2а). Кровоносні судини (вени та артерії) та жовчні протоки нормального наповнення утворювали тріади. Фізіологічний пріон виявили у лімфоїдних клітинах сполучної тканини (рис. 2б). Наявність фізіологічного пріона у тканині печінки мишей також було встановлено методом вестерн-блот аналізу [10].




а б

Рис. 2. Печінка щурів: а — контроль; б — імуногістохімія; 1 — гепатоцити; 2 — сполучна тканина; 3 — фізіологічний пріон (Гематоксилін, ×1000)

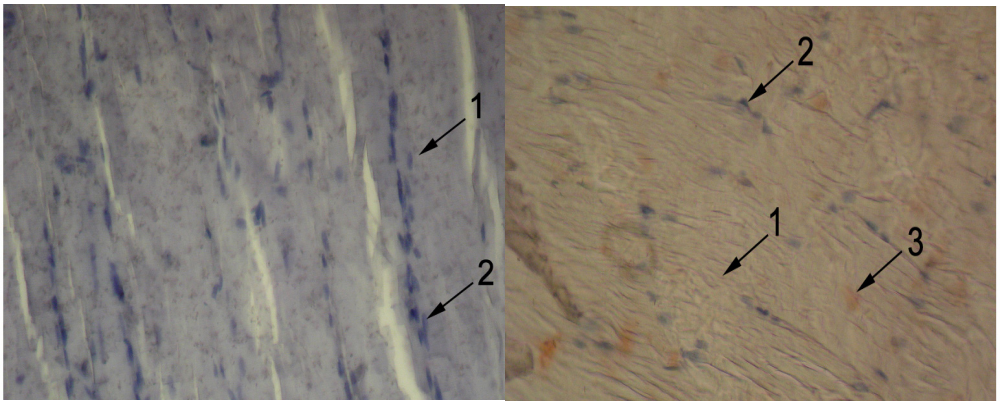
Проведені нами імуногістохімічні дослідження сім'яників щурів, показали нормальну структуру сім'яних трубочок, які були округлої форми та містили фолікулярні клітини (Сертоллі) та кілька рядів сперматогенних клітин – сперматогоній, сперматоцидів, сперматидів та сперматозоїдів, які розташовувалися у центрі (рис. 3а). Вони містили у своєму складі фізіологічний пріон (рис. 3б). В інтерстиціальній тканині були також помітні пріонвмісні клітини. Наявність досліджуваного білка у тканині сім'яників, можливо, пов'язане зі спадковими формами пріонних захворювань [20].




а б

Рис. 3. Сім'яники щурів: а — контроль; б — імуногістохімія; 1 — сім'яні трубочки; 2 — сперматогенні клітини; 3 — фізіологічний пріон (Гематоксилін, ×400)

Імуногістохімічний аналіз тканини стегнового м'яза лабораторних тварин показав посмугованість м'язових волокон із овальними ядрами (рис. 4а). Між волокнами розташовувалися клітини сполучної тканини, що містили незначні кількості фізіологічного пріона (рис. 4б), порівняно з іншими тканинами. Тобто, припускаємо, що за наявності інфекції нагромадження патологічного пріона буде незначним. Це підтверджують дані, що вказують на відсутність патологічного пріона у м'язах корів, заражених цим збудником [11, 12].



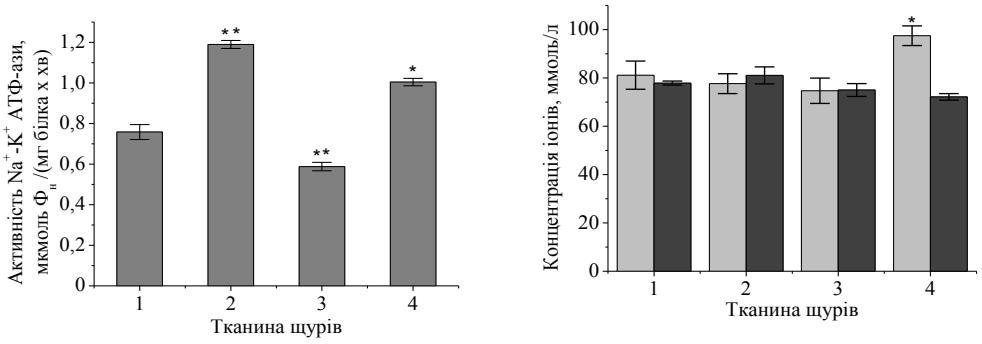

а б

Рис. 4. Стегновий м'яз щурів: а – контроль; б – імуногістохімія; 1 – м'язові волокна; 2 – ядра міоцитів; 3 – фізіологічний пріон (Гематоксилін, ×400)

Тобто поширення інфекції по периферичних органах залежить від активності клітин та вмісту в них фізіологічного пріона. Особливу роль у цьому процесі, вірогідно, відіграють В-лімфоцити. Так, у трансгенних мишей, яким інгібували продукцію В-лімфоцитів, було встановлено зниження розвитку хвороби після внутрішньочеревинного введення збудника [14]. Отже, клітинний пріон-протеїн, розташований у лімфоїдних клітинах, бере важливу участь у розвитку пріонної інфекції в організмі.

Найбільший вміст фізіологічного пріона серед досліджуваних тканин був виявлений у печінці та сім'яниках (383,21±4,63 та 330,75±3,51 умовних одиниць). У нирках та м'язі стегна вміст фізіологічного пріона становив 325,19±4,43 та 297,61±5,84 умовних одиниць відповідно.

Найбільша активність $Na^+$–$K^+$ АТФ-ази в органах пріон-реплікувальної системи лабораторних тварин була встановлена у печінці (1,19±0,02 мкмоль $Ф_н$/(мг білка×хв)), а найменша – у сім'яниках (0,59±0,02 мкмоль $Ф_н$/(мг білка×хв)), що у два рази менше, порівняно з тканиною печінки (рис. 5а).




а б

Рис. 5. Активність $Na^+$–$K^+$ АТФ-ази (а) та вміст іонів (б) натрію (-■-) та калію (-■-) у тканинах щурів: 1 — нирки; 2 — печінка; 3 — сім'яники; 4 — м'яз стегна (M ± m, n = 3; * P < 0,05; ** P < 0,01, порівняно з тканиною нирок)

Під час визначення вмісту $Na^+$ та $K^+$, встановлено неоднаковий їх розподіл у тканинах щурів (рис. 5б). Найвищий вміст іонів натрію виявили у м'язі стегна — 74,71±5,25 ммоль/л, а калію — у печінці — 81,04±3,52 ммоль/л.

Проведення кореляційного аналізу даних, які характеризують вміст фізіологічного пріона та активність $Na^+$–$K^+$ АТФ-ази у тканинах щурів, дозволило виявити позитивну залежність (коефіцієнт кореляції становив 0,45) (табл. 1).

Таблиця 1

**Вміст фізіологічного пріона та активність $Na^+$–$K^+$ АТФ-ази у пріон-реплікувальних органах щурів**

| **Орган** | **Вміст фізіологічного пріона,умовні одиниці** | **Активність $Na^+$–$K^+$АТФ-ази, мкмоль $Ф_н$/ (мг білка×хв)** | **Коефіцієнт кореляції** |
|---|---|---|---|
| Нирки | 325,19±4,43 | 0,76±0,04 | 0,45 |
| Печінка | 383, 21±4,63 | 1,19±0,02 | |
| Сім'яники | 330,75±3,51 | 0,59±0,02 | |
| Стегновий м'яз | 297,61±5,84 | 1,00±0,02 | |

Можна стверджувати про взаємозв'язок між кількістю фізіологічного пріона та активністю $Na^+$–$K^+$ АТФ-ази у досліджуваних тканинах.

**Висновки**

1. Методом імуногістохімічного аналізу вперше виявлено фізіологічний пріон у клітинах нирок, печінки, сім'яників та м'язів стегна лабораторних тварин.
2. Встановлено, що у нирках фізіологічний пріон локалізований у лімфоцитах звивистих канальців нефронів та поблизу судинних клубочків. У печінці та стегновому м'язі він виявлений у клітинах сполучної тканини. У сім'яниках встановлено фізіологічний пріон у сперматогенних клітинах, зокрема сперматоцитах, сперматидах і сперматозоїдах.
3. Визначено активність $Na^+$–$K^+$ АТФ-ази у пріон-реплікувальних органах щурів. Найбільшу активність ферменту встановлено у печінці, порівняно з іншими тканинами.
4. Визначено вміст іонів натрію та калію у тканинах пріон-реплікувальної системи лабораторних тварин. Найбільший вміст іонів натрію встановлено у стегновому м'язі, тоді як калію — у печінці щурів.

5. У досліджуваних органах щурів кількість фізіологічного пріона позитивно корелює з активністю $Na^+$–$K^+$ АТФ-ази.

**Список використаної літератури**


1. *Болдырев А. А.* $Na^+$–$K^+$ АТФ-аза как олигомерный ансамбль / А. А. Болдырев // Биохимия. — 2001. — Т. 66, № 8. — С. 1013–1025.
2. *Вербицький П. І.* Губчастоподібна енцефалопатія великої рогатої худоби та інші пріонні інфекції / П. І. Вербицький. — К.: Ветінформ, 2005. — 240 с.
3. *Лакин Г. Ф.* Биометрия / Г. Ф. Лакин. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
4. *Лапач С. И.* Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel / С. И. Лапач, А. В. Губенко, П. П. Бабич. — Киев: Морион, 2000. — 319 с.
5. *Лопина О. Д.* Взаимодействие каталитической субъединицы Na/K-АТФазы с клеточными белками и другими эндогенными регуляторами / О. Д. Лопина // Биохимия. — 2001. — Т. 66, № 10. — С. 1389–1400.
6. *Новак В. П.* Цитологія, гістологія, ембріологія: Навч. посібник / В. П. Новак, А. П. Мельниченко. — Біла Церква: Видавництво Білоцерківського державного аграрного університету, 2005. — 256 с.
7. *Остапченко Л. І.* Біологічні мембрани: методи дослідження структури та функцій / Л. І. Остапченко, І. В. Михайлик. — К.: Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2006. — 215 с.
8. *Тица Н.* Энциклопедия клинических лабораторных тестов / Н. Тица. – Москва: Лабинформ, 1997. – С. 225–226.
9. *Шкундина И. С.* Прионы / И. С. Шкундина, М. Д. Тер-Аванесян // Успехи биологической химии. — 2006. — № 46. — С. 385–423.
10. *A cell* line infectible by prion strains from different species / M. Courageot, N. Daude, R. Nonno, S. Paquet, M. Di Bari, A. Le Dur, et al. // J Gen Virol.— 2008. — P. 341–348.
11. *Distribution* of PrPSc in cattle with bovine spongiform encephalopathy slaughtered at abattoirs in Japan / N. Iwata, Y. Sato, Y. Higuchi, K. Nohtomi, N. Nagata, H. Hasegawa, et al. // Jpn J Infect Dis. — 2006. — Vol. 59. — P. 100–107.

12. *Espinosa JMM.* Progression of prion infectivity in asymptomatic cattle after oral bovine spongiform encephalopathy challenge / JMM Espinosa, JRM Castilla, J. Torres // J Gen Virol. — 2007. — Vol. 88. — P. 1379–1383.
13. *Jorgensen P. L.* Purification of $Na^+$–$K^+$ ATPase: enzyme sources, preparative problems, and preparation from mammalian kidney / P. L. Jorgensen // Methods in enzymology. — 1988. — Vol. 156. — P. 29–43.
14. *Kingsbury D. T.* Evidence for normal cell-mediated immunity in scrapie-infected mice / D. T. Kingsbury // Infect. Immun. — 1981. — Vol. 32. — P. 1176–1180.
15. *Kovacs G.* Prion Diseases: From Protein to Cell Pathology / G. Kovacs, H. Budka // The American Journal of Pathology. — 2008. — Vol. 172, № 3. — P. 555–565.
16. *Kuehnel W.* Color Atlas of Cytology, Histology and Microscopic Anatomy / W. Kuehnel // New York: Thieme Stuttgart, 2003. — 534 p.
17. *Linden R.* Physiology of the Prion Protein / R. Linden // Physiol Rev. — 2008. — Vol. 88. — P. 673–728.
18. *Lowry O. N.* Protein measurement with the Folin phenol reagent / O. N. Lowry, N. I. Rosenbrough, A. R. Forr et al. // J. Biol. Chem. — 1951. — Vol. 193, № 1. — P. 265–275.
19. *Peralta O.* Quantitative and qualitative analysis of cellular prion protein ($PrP^C$) expression in bovine somatic tissues / O. Peralta, W. Eyestone // Prion. — 2009. — Vol. 3. — P. 161–170.
20. *Prusiner S. B.* Genetic and infectious prion diseases // S. B. Prusiner. – Arch. Neurol. — 1993. — Vol. 50. — P. 1129–1153.
21. *Rathbun W.* Estimation of enzymically produced orthophosphate in the presence of cysteine and adenosine triphosphate / W. Rathbun, V. Betlach // Anal. Biochem. — 1969. — Vol. 28. — P. 436–447.
22. *Westergard L.* The cellular prion protein ($PrP^C$): its physiological function and role in disease / L. Westergard, H. Christensen, D. Harris // Biochim. Biophys. Acta. — 2007. — Vol. 1772. — P. 629–644.
23. *www.videotest.ru.*

Стаття надійшла до редакції 26.12.2011

**М. В. Кушкевич**,
Институт биологии животных НААН,
ул. Стуса, 38, Львов, 79034, Украина, e-mail: m_kushkevych@ukr.net

## ИММУНОГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ВЫЯВЛЕНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ПРИОНА И АКТИВНОСТЬ $Na^+$–$K^+$ АТФазы В РАЗЛИЧНЫХ ТКАНЯХ КРЫС

**Резюме**

Проведен иммуногистохимический анализ тканей крыс в возрасте шести месяцев. Обнаружен физиологический прион в лимфоидных клетках извитых канальцев нефронов, соединительной ткани печени и бедренного мышцы, а также в сперматогенных клетках и интерстициальной ткани семенников. Определены активность $Na^+$–$K^+$ АТФазы и содержание ионов натрия и калия в прион-реплицирующих органах крыс. Установлена прямая корреляция между количеством физиологического приона и активностью $Na^+$–$K^+$ АТФазы в тканях почек, печени, семенников и бедренного мышцы.

**Ключевые слова**: физиологический прион, прион- реплицирующие органы, $Na^+$–$K^+$ АТФаза, ионы, натрий, калий.

**M. V. Kushkevych**
Institute of Animal Biology NAAS,
38, Stus str., Lviv, 79034, Ukraine, e-mail: m_kushkevych@ukr.net

## THE IMMUNOHISTOCHEMICAL DETECTION OF PHYSIOLOGICAL PRION AND $Na^+$–$K^+$ ATPase ACTIVITY IN DIFFERENT RATS TISSUES

**Summary**

The immunohistochemical analisis of rats tissues aged six months was performed. The physiological prion was founded in the lymphoid cells of the convoluted tubules of nephrons in connective tissue of liver and femoral muscle and in spermatogenous cells and interstitial testicular tissue. The activity of $Na^+$–$K^+$ ATPase and content of sodium and potassium ions in rats prion-replicating organs was determined. The direct correlation between the number of physiological prion and activity of $Na^+$–$K^+$ ATPase was established in the tissues of kidneys, liver, testis and femoral muscle.

**Key words:** physiological prion, prion-replicating organs, $Na^+$–$K^+$ ATPase, ions, sodium, potassium.

**УДК 577.156:577.15.072**

**Г. П. ЛАБУНЕЦ[1],** соискатель**,**
**Н. А. ОРЕЛ[2],** зав. лаборатории патоморфологии,
**И. Л. ВОВЧУК[1]**, к.б.н., доцент,
[1]Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова, кафедра биохимии,
ул. Дворянская 2, Одесса, 65082, Украина. тел: +38 (0482) 68-78-75,
e-mail: irvov@mail.ru;
[2]Одесский областной онкологический диспансер, лаборатория патоморфологии, ул. Неждановой, 32, Одесса, 65055, Украина,
тел: +38 (0482) 23-43-87

# РОЛЬ КАТЕПСИНА *Н* В НЕОПЛАЗИИ ЧЕЛОВЕКА

В обзоре обобщены данные относительно роли катепсина Н в патогенезе онкопроцесса. Установлено, что активность катепсина Н увеличена в опухолевых тканях различных форм рака человека. Показано, что соотношение катепсина Н и его эндогенных ингибиторов имеет важное значение в прогнозе возможной безрецидивности болезни и выживаемости пациентов.

**Ключевые слова**: катепсин Н, ингибиторы, цистеиновая протеиназа, протеолиз, опухоль.

**Катепсин Н** [КФ 3.4.22.16] был впервые выделен Kirschke с соавторами в 1977 году из печени крысы, а затем идентифицирован в печени, почках, селезенке и головном мозге многих млекопитающих [12]. В физиологических условиях катепсин Н практически не секретируется из клеток и обнаруживается внутриклеточно, преимущественно в лизосомах.

Роль катепсина Н в неоплазии человека изучена еще недостаточно. С помощью иммуногистохимических исследований было показано, что катепсин Н принимает участие в деструкции компонентов внеклеточного матрикса и базальной мембраны, тем самым способствуя пролиферации и метастазированию опухолевых клеток [6, 8, 10]. Однако в современной литературе не обобщены результаты экспериментальных и клинических исследований относительно не только роли катепсина Н в пролиферации

© Г. Н. Лабунец, И. Л. Вовчук, Н. А. Орел

и метастазировании опухолей, но и о прогностическом значении определения активности катепсина Н.

В связи с этим, целью работы было обобщить и проанализировать имеющуюся литературу относительно прогностического значения определения активности катепсина Н в сыворотке и опухолевых тканях различных гистологических типов опухолей.

***Прогностическое значение определения активности катепсина Н в сыворотке крови.*** К сожалению, проблема прогностического значения определения активности катепсина Н, как в сыворотке, так и в опухолевой ткани в современной научной литературе освещена недостаточно. Увеличение активности и экспрессия фермента обнаружены в сыворотке крови у больных с меланомой, колоректальным раком, раком легкого [4, 6], опухолями головы и шеи [4, 13]. Так, активность лизосомального катепсина Н обнаружена в плазме и сыворотке крови больных с плоскоклеточными карциномами головы и шеи до и после комбинированного лечения, но не выявлена в плазме здоровых людей [2, 3, 5]. Содержание катепсина Н в сыворотке крови снижалось после операции, причем у больных с отсутствием признаков метастазирования, резекция основного очага опухоли сопровождалась достоверным снижением активности катепсина Н в плазме [2, 3]. Некоторые авторы отмечают, что содержание катепсина Н в сыворотке крови отрицательно коррелирует с гистологическим типом опухоли [2, 3, 5].

Высокое содержание катепсина Н в сыворотке крови больных после операции имело негативное прогностическое значение в анализе безрецидивного и общего выживания больных плоскоклеточной карциномой головы и шеи [2, 5]. Эти результаты свидетельствуют о специфичной роли катепсина Н в процессах инвазии и метастазировании плоскоклеточной карциномы головы и шеи.

***Прогностическое значение определения активности катепсина Н в опухолевой ткани.*** Активность катепсина Н в астроцитомах человека, глиомах и глиобластомах значительно выше, чем в нормальном мозге и глиомах с низким уровнем злокачественности [20]. Увеличение в опухоли мозга активности лизосомального цистеинового катепсина Н может быть вызвано увеличением экспрессии энзима на уровне транскрипции и трансляции, изменениями в процессинге, субклеточной локализации или нарушениями регуляции эндогенным ингибитором [17].

В 1990 г. Guinec с соавторами на примере аденокарциномы яичника женщины продемонстрировали, что наиболее высокая активность катепсина Н в тканях опухоли наблюдается в диапазоне pH 5,0–7,0 [9].

Было установлено, что у больных раком легких активность катепсина Н в опухолевой ткани аденокарциномы легких выше, чем у пациентов с доброкачественными заболеваниями легких и эта разница увеличивается у курящих пациентов [4, 18].

***Исследование активности катепсина Н в клеточных культурах опухолей.*** В клеточных культурах опухоли простаты у мышей отмечена высокая активность катепсинов В, L, Н и увеличение отношения катепсины/ингибиторы по сравнению с культурой нормальных клеток [4, 8].

Увеличение экспрессии и секреции цистеиновых протеаз в опухолевых тканях может быть обусловлено изменениями на транскрипционном, трансляционном или посттрансляционном уровнях этих ферментов при злокачественной трансформации [6].

Некоторые опухолевые клетки способны секретировать лизосомальные ферменты во внеклеточную среду в виде предшественников, которые значительно более стабильны и менее подвержены действию эндогенных ингибиторов, чем зрелые ферменты [4].

***Ингибиторы цистеиновых катепсинов.*** В нормальных условиях незначительное количество каталитически активных протеаз, высвобождающихся из лизосом поврежденных и умирающих клеток, эффективно блокируется их эндогенными ингибиторами [4, 11]. Увеличение секреции протеиназ опухолевой тканью происходит на фоне ослабления синтеза или функционирования эндогенных ингибиторов, что вызывает неконтролируемый протеолиз [4, 19]. В настоящее время хорошо изученными являются внеклеточные ингибиторы протеиназ: α1-антитрипсин, α1-антихимотрипсин, С1-инактиватор, которые обеспечивают 70–90% антипротеолитической активности плазмы крови млекопитающих [1, 4].

Среди ингибиторов, регулирующих активность цистеиновых протеиназ, наиболее изучены 3 основных семейства: стефины, цистатины, кининогены, которые являются низкомолекулярными белками [4, 14]. У человека наиболее распространенным и сильным ингибитором цистеиновых протеиназ является цистатин С [4, 25].

Некоторые авторы отмечают, что гиперсекреция протеиназ при новообразованиях сопровождается также нарушением соотношения протеиназы/ингибиторы протеиназ и снижение содержания последних ведет к неконтролируемому росту опухоли [4, 25]. Так, у пациентов с раком прямой кишки обнаружена обратная корреляция между уровнем мРНК цистатина С и мРНК катепсина В и Н в опухолевой ткани [4, 7, 24].

В эксперименте на животных показано, что развитие мышиной НА-1-гепатомы, LS-лимфосаркомы и аденокарциеномы Льюиса легких сопровождалось снижением содержания ингибиторов — цистатина С и стефина А как в опухолевых клетках, так и в сыворотке крови. Под влиянием противоопухолевой терапии содержание цистатина С увеличивалось в сыворотке крови экспериментальных животных, а стефина А в тканях опухоли, а также в органах, которые не были вовлечены в опухолевый процесс [4, 16].

На культуре клеток показано, что в опухолевой линии эмбриональных фибробластов крыс, по сравнению с неопухолевыми фибробластами, наблюдается значительное, в 4–15 раз, снижение содержания ингибиторов цистеиновых протеиназ [4, 21].

Более того, опухолевые клетки с различным метастатическим потенциалом содержат неодинаковое количество ингибиторов. Так, опухолевые клетки молочной железы крыс с низким метастатическим потенциалом содержали почти в 5 раз больше ингибиторов, чем клетки с высоким потенциалом [4, 15].

Роль эндогенных ингибиторов катепсинов — стефинов А и В наиболее изучена в исследованиях прогрессии плоскоклеточной карциномы головы и шеи [2, 5, 22, 23].

Установлено, что содержание стефина А было значительно выше в опухоли, по сравнению с нормальной слизистой оболочкой. Высокие концентрации стефинов А и В также положительно коррелировали с более запущенной стадией развития опухоли и наличием метастазов в лимфоузлах [2, 22, 23]. Риск рецидива и онкологическая смертность были значительно выше у пациентов с низкими концентрациями этих ингибиторов в опухоли, по сравнению с группой пациентов с высоким уровнем стефинов в опухоли. В одномерном анализе выживания стандартизированные значения стефинов коррелировали обратно пропорционально с интенсивностью рецидива и смертностью [2, 22]. Многомерный регрессионный анализ показал, что уровень стефина А явился самым сильным независимым прогностическим фактором для определения времени безрецидивной и общей выживаемости. Кроме того, стефин А явился надежным прогностификатором риска рецидива и смертности [2, 23].

Дальнейшие исследования выявили полезность этих маркеров для выбора объема хирургического лечения в подгруппах больных с ПКГШ с клинически определяемыми метастазами в лимфоузлах и без метастазов. Была обнаружена значительная разность внутриопухолевых концентраций стефинов между этими группами пациентов.

Молекулярные механизмы регуляции активности цистеиновых протеиназ их эндогенными ингибиторами при развитии опухоли остаются малоизученными до сих пор. Увеличение или снижение содержания ингибиторов является следствием не только изменения экспрессии мРНК и синтеза белка, но и нарушения их взаимодействия с протеиназами, а посттрансляционные изменения в синтезе протеиназ и нарушение клеточной локализации фермента может также способствовать изменению чувствительности ферментов к ингибиторам [4].

Таким образом, данные, полученные в клинических исследованиях, на культуре опухолевых клеток и экспериментальных опухолях, свидетельствуют о бесспорном участии катепсина Н в развитии злокачественных новообразований у человека.

**Список использованной литературы**


1. *Зорин Н. А.* Универсальный регулятор – α 2-макроглобулин (обзор литературы) / Н. А. Зорин // Клин. лаб. диагностика. — 2004. — № 11. — С. 18–22.
2. *Клишо Е. В.* Прогностическая значимость протеаз у больных плоскоклеточной карциномой головы и шеи / Е. В. Клишо, И. В. Кондракова, Е. Л. Чойнзонов, О. С. Васильева // Бюллетень СО РАМН. — 2005. — № 2 (116). — С. 82–91.
3. *Попова А. Н.* Активность катепсина Н в крови и биоптатах больных с предопухолевыми состояниями и опухолями полости рта / А. Н. Попова, А. А. Жлоба, М. М. Соловьев // Вопросы онкологии. — 2001. — Т. 47. — № 5. — С. 590–594.
4. *Потеряева О. Н.* Иммуноферментный анализ цистатина С и его роль в динамике развития и лечения опухоли / О. Н. Потеряева, О. И. Фаламеева, В. И. Каледин, С. Я. Жанаева, Т. А. Короленко // Бюллетень СО РАМН. — 2001. — № 1. — С. 34–37.
5. *Budihna M.* Prognostic value of cathepsins B, H, L, D and their endogenous inhibitors stefins A and B in head and neck carcinoma / M. Budihna, P. Strojan, L. Smid, J. Skrk., I. Vrhovec, A. Zupevc, Z. Rudolf, M. Zargi, M. Krasovec, B. Svetic, N. Kopitar-Jerala, J. Kos // Biol. Chem. Hoppe. Seyler. — 1996. — Vol. 377, № 6. — P. 385–390.

6. *Chornaya V.* Some physicochemical properties of cathepsin H from human meningioma / V. Chornaya, O. Lyannaya // Exp. Oncol. — 2004. — Vol. 26, № 4. — P. 278–281.

7. *Hirai K.* Expression of cathepsin B and cystatin C in human colorectal cancer / K. Hirai, M. Yokoyama, G. Asano, S. Tanaka // Hum. Pathol. — 1999. — Vol. 30, № 6. — P. 680–686.

8. *Friedrich B.* Cathepsins B, H, L and cysteine protease inhibitors in malignant prostate cell lines, primary cultured prostatic cells and prostatic tissue / B. Friedrich, K. Yung, M. Lein, I. Turk, B. Rudolph, G. Hampel, D. Schnorr, S. A. Loening // Eur. J. Cancer. – 1999. — Vol. 35. — P. 138–144.

9. *Guinec N.* Digestion in vitro of basal membrane, bovine lens capsule, by human liver lysosome cathepsins B, H and L and ascetic fluid tumor cathepsin B from ovarian adenocarcinoma / N. Guinec, V. Dalet-Fumeron, M. Pagano //Pathol. Biol. (Paris). — 1990. — Vol. 38. — P. 988–1092.

10. *Kageshita T.* Biochemical and immunohistochemical analysis of cathepsins B, H, L and D in human melanocytic tumors / T. Kageshita, A. Yoshii, T. Kimura, K. Maruo, T. Ono, M. Himeno, Y. Nishimura // Arch. Dermatol. Res. — 1995. — Vol. 287. — P. 266–272.

11. *Keppler D.* Towards novel anti-cancer strategies based on cystatin functions / D. Keppler // Cancer. Letters. — 2006. — Vol. 235. — P. 159–176.

12. *Kirschke H.* Cathepsin L. A new proteinase from rat-liver lysosomes / H. Kirschke, J. Langner, B. Wiederanders, S. Ansorge, P. Bohley // Eur. J. Biochem. — 1977. — Vol. 1, № 74 (2). — P. 293–301.

13. *Kos J.* Cathepsins and cystatins in extracellular fluids – useful biological markers in cancer / J. Kos, A. Schweiger // Radiol. Oncol. — 2002. — Vol. 36. — P. 176–179.

14. *Kos J.* Cysteine proteinases and their inhibitors in extracellular fluids: markers for diagnosis and prognosis in cancer / J. Kos, B. Werle, T. Lah, N. Brunner // Int. J. Biol. Markers. — 2000. — Vol. 15, № 1. — P. 84–89.

15. *Neri A.* Differential release of active proteinase inhibitors by two rat mammary adenocarcinoma variants possessing different metastatic

potentials / A. Neri, O. Bohoslawec, T. D. Anderson, Z. A. Tokes // Cancer Res. — 1991. — Vol. 51, № 4. — P. 1318–1325.

16. *Poteryaeva O. N.* Cysteine proteinase inhibitor level in tumor and normal tissues in control and cured mice / O. N. Poteryaeva, O. V. Falameyeva, T. A. Korolenko, V. I. Kaledin, S. J. Djanayeva, J. W. Nowicky, J. Sandula // Drugs. Clin. Exp. Res. — 2000. — Vol. 26, № 5–6. — P. 301–306.
17. *Schwartz M. K.* Tissue cathepsins as tumor markers / M. K. Schwartz // Clin. Chim. Acta. — 1995. — Vol. 237. — P. 67–78.
18. *Schweiger A.* Cysteine proteinase cathepsin H in tumours and sera of lung cancer patients : relation to prognosis and cigarette smoking / A. Schweiger, A. Staib, B. Werle, M. Krasovec, T. T. Lah, W. Ebert, V. Turk, J. Kos // Br. J. Cancer. — 2000. — Vol. 82, № 4. — P. 782–788.
19. *Séronie-Vivien S.* Cystatin C: current position and future prospects / S. Séronie-Vivien, P. Delanaye, L. Piéroni, C. Mariat, M. Froissart, J. P. Cristol // Clin. Chem. Lab. Med. — 2008. — Vol. 46, № 12. — P. 1664–1686.
20. *Sivaparvathi M.* Expression and the role of cathepsin H in human glioma progression and invasion / M. Sivaparvathi, R. Sawaya, Z. Gokaslan, S. K. Chintala, J. S. Rao, K. S. Chintala // Cancer. Lett. — 1996. — Vol. 104. — P. 121–126.
21. *Sloane B. F.* Cysneine endopeptidases and their inhibitors in malignant progression of rat embrio fibroblasts / B. F. Sloane, J. Rozhin, K. Moin, G. Ziegler, D. Fong, R. J. Muschel // Biol. Chem. Hoppe. Seyler. — 1992. — Vol. 373, № 7. — P. 589–594.
22. *Smid L.* Prognostic value of cathepsins B, D and steffins A and B in laryngeal carcinoma / P. Strojan, M. Budihna, J. Skrk, I. Vrhovec, M. Zargi, J. Kos // Eur. Arch. Otorhinolaryngol. — 1997. — Vol. 254, № 1. — P. 150–153.
23. *Strojan P.* Prognostic significance of cysteine proteinases cathepsins B and L and their endogenous inhibitors stefins A and B in patients with squamous cell carcinoma of the head and neck / P. Strojan, M. Budihna, L. Smid, B. Svetic, I. Vrhovec, J. Kos, J. Skrk // Clinical. Cancer. Research. — 2000. — Vol. 6. — P. 1052–1062.

*24. Tumminello F. M.* Circulating cathepsin K and cystatin C in patients with cancer related bone disease: clinical and therapeutic implications /F. M. Tumminello, C. Flandina, M. Crescimanno, G. Leto // Biomed. Pharmacother. — 2008. — Vol. 62, № 2. — P. 130–135.

*25. Turk V.* Cystatins: biochemical and structural properties, and medical relevance / V. Turk , V. Stoka, D. Turk // Front. Biosci. — 2008. — Vol. 1, № 13. — P. 5406–5420.

Статья поступила в редакцию 15.03.2012

**Г. П. Лабунець[1], Н. А. Орел[2], І. Л. Вовчук[1],**
[1] Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, кафедра біохімії,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна, тел.: +38 (0482) 68-78-75, e-mail: irvov@mail.ru;
[2] Одеський обласний онкологічний диспансер, лабораторія патоморфології,
вул. Нежданової, 32, Одеса, 65055, Україна, тел.: +38 (0482) 23-43-87

## РОЛЬ КАТЕПСИНУ Н В НЕОПЛАЗІЇ ЛЮДИНИ

**Резюме**

У огляді узагальнені літературні дані відносно ролі катепсину Н в патогенезі онкопроцесу. Встановлено, що активність катепсину Н збільшена в пухлинних тканинах різних форм раку людини. Показано, що співвідношення катепсину Н і його ендогенних інгібіторів має важливе значення в прогнозі безрецидивності хвороби і виживаності пацієнтів.

**Ключові слова**: катепсин Н, інгібітори, цистеїнова протеїназа, протеоліз, пухлина.

**G. P. Labunets[1], N. A. Orel[2], I. L. Vovchuk[1],**

[1]Odessa National Mechnikov University, Department of Biochemistry,
2, Dvoryanskaya Str., Odessa, 65082, Ukraine, tel: +38 (0482) 68-78-75,
e-mail: irvov@mail.ru,
[2]Odessa regional oncologic dispensary, laboratory of patomorphology,
32, Nezdanova str., Odessa, 65055, Ukraine, tel.: +38 (0482) 23-43-87

## ROLE OF CATHEPSIN H IN HUMAN NEOPLASES

**Summary**

In the review the literature data are generalized in relation to the role of cathepsin H in pathogeny of oncoprocess. The activity of cathepsin H is increased in tumour tissues different forms of human. It was discovered that correlation of cathepsin H and its endogenous inhibitors has an important value in the prognosis of term without relapses illness and survivability of patients.

**Key words:** cathepsin H, inhibitors of cysteine proteinase, proteolysis, tumor.

**УДК 577.152.31:591.3/.4./.8:595.773.4**

**С. Л. ПАСТЕРНАК**, аспирант
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова, кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина, e-mail: uruz-pas@mail.ru

# ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В ЭКСПРЕССИИ ОТДЕЛЬНЫХ ЭСТЕРАЗ У *DROSOPHILA SIMULANS*

С помощью реакции одновременного азосочетания, используя метод компьютерной денситометрии, определяли экспрессивность электрофоретически разделённых молекулярных форм эстераз (ацетилхолинэстераза, эстераза *С* и эстераза 6) личинок, куколок, а также самок и самцов имаго лабораторной популяции *Drosophila simulans*. Показаны особенности экспрессии изучаемых форм эстераз на каждой стадии онтогенеза, обнаружены половые различия в их экспрессии и удельной активности.

**Ключевые слова:** эстеразы, экспрессия, онтогенез, *Drosophila simulans*.

Крайне важным для понимания механизмов адаптации животных является изучение онтогенетических особенностей экспрессии отдельных ферментных систем. При этом их экспрессия зависит от характерного для каждой стадии онтогенеза уровня содержания многочисленных транскрипционных факторов, специфически связывающихся с регуляторными участками соответствующих генов. Мутации в таких регуляторных участках и в генах, кодирующих сами транскрипционные факторы, влияют на экспрессию соответствующих структурных генов в разных тканях на разных стадиях онтогенеза и являются наиболее значимыми для эволюции [1, 9].

Не менее важным для исследователя-эволюциониста является изучение половых различий по каким-либо биохимическим признакам, так как они являются результатом действия естественного отбора и играют важную роль в адаптивной эволюции у двуполых организмов. Среди адаптаций, отражающих половые различия, наиболее глубоко исследо-

© С. Л. Пастернак

ванными оказались морфологические и этологические, тогда как биохимические механизмы адаптации, несмотря на их важность, остаются слабо изученными [4].

Для адаптации организма одной из важных ферментных систем является система эстераз (К.Ф. 3. 1. 1). Эти ферменты катализируют реакции гидролиза сложных эфиров, образованных карбоновыми кислотами (коротко- или длинноцепочечными) и алифатическими или ароматическими спиртами. У дрозофил эстеразы представлены множеством молекулярных форм, из которых наиболее выражены три – ацетилхолинэстераза (*AChE*), принимающая участие в передаче нервного импульса [12], эстераза *C* (*Est C*, *α-Est* 5), принимающая участие в детоксикации ксенобиотиков [15] и эстераза 6 (*Est* 6, *β*-эстераза), участвующая в репродукции насекомого [16].

В предыдущих исследованиях [3–5] онтогенетические и половые различия в экспрессии эстеролитических ферментов были подробно изучены на модельном объекте *Drosophila melanogaster*. Однако, исследования, проведённые на одном виде мух, не давали возможности ответить на вопрос: являются ли наблюдаемые различия признаками всего рода *Drosophila*. В связи с этим целью настоящего исследования было изучить онтогенетические изменения, а также половые различия в экспрессии эстераз у другого вида дрозофилы — *Drosophila simulans*.

При этом решали следующие задачи: 1) установить уровни экспрессии и удельной активности изучаемых эстераз на стадиях личинки, куколки и имаго; 2) выявить половой диморфизм в уровне экспрессии и удельной активности эстераз у *D. simulans*.

**Материалы и методы исследования**

Материалом для исследования служили 2–3-суточные личинки и куколки, а также половозрелые самцы и самки *Drosophila simulans* (Sturtevant, 1919), взятые из искусственно созданной популяции. Мух содержали на стандартной четырёхкомпонентной питательной среде при температуре +25 °*C* [10].

Для получения экстрактов тканей отдельно взятых личинок, куколок и имаго, предварительно наркотизированных эфиром, гомогенизировали в 10 *мкл* 0,1 *M* глицин-*NaOH* буфера (*pH* 9,0), содержащего 1% тритона *X*-100. Гомогенаты центрифугировали при 10 000 *g* в течение 15 *мин* на холоде, после чего к 10 *мкл* супернатанта добавляли по 5 *мкл* 0,01% раствора бромфенолового синего, приготовленного на 60% растворе сахарозы.

Образцы подвергали электрофоретическому разделению в системе вертикально-пластинчатого щелочного (*pH* 8,3) 7*%* полиакриламидного геля. Электрофорез проходил в течение 4 *ч* при температуре +10 °*C* и силе тока 50 *мА* в расчёте на два гелевых блока. После электрофореза гелевые пластины отмывали дистиллированной водой до нейтрального значения *pH* и замачивали на 10 *мин* в 25 *мл* 0,1 *М* трис-глицинового буфера (*pH* 7,4). Для выявления эстераз гелевые блоки помещали в инкубационную среду того же буфера (объём 50 *мл*) с добавкой 12 *мг* *β*-нафтилацетата, 12 *мг* *α*-нафтилпропионата и 25 *мг* соли диазония — синего прочного *RR*. Субстраты и диазоний предварительно растворяли в 100 *мкл* диметилформамида. Инкубацию проводили в течение 30 *мин* при температуре +25 °*C*. После этого, ферментативную реакцию останавливали, обрабатывая гели кипящей дистиллированной водой. Гели сканировали при высоком разрешении и денситометрировали, используя специальную компьютерную программу «*TotalLab*». Уровень экспрессии эстераз определяли по площадям пиков на денситограмме (*S*) в расчёте на количество биологического материала, полученного от одной особи. При этом соблюдалась прямая пропорциональность в зависимости между площадью каждого пика и количеством образовавшегося продукта реакции (азокрасителя) в зоне локализации фермента в гелевом блоке [6]. Для расчёта удельной активности изучаемых ферментов определяли содержание общего белка в образцах. Удельную активность находили, используя формулу:

$$УА = \frac{S}{k \cdot t \cdot [P]},$$

где *S* — количество продукта реакции (площадь соответствующего пика на денситограмме в относительных единицах в расчёте на экстракт, полученный из одной особи), [*P*] — содержание общего белка (*мг*) в экстракте суммарных тканей отдельно взятой особи, найденное по методу *Lowry et al.* [14], *t* — время, за которое проходила ферментативная реакция (30 *мин*), *k* — коэффициент перевода относительных единиц измерения площадей пиков в миллимоли конечного продукта реакции (0,033). Коэффициент рассчитывали по калибровочному графику, отражающему зависимость площадей пиков на денситограмме от известных количеств продукта реакции (в миллимолях). За одну единицу ферментативной активности принимали количество фермента, приводящего к образованию одного миллимоля продукта реакции за 1 *мин* инкубации при +25 °*C*. Статистическую обработку данных проводили с помощью компьютерной программы «Excel».

**Результаты исследования и обсуждение**

На всех стадиях индивидуального развития у *Drosophila simulans* наиболее интенсивно экспрессируются три основные формы эстераз, способные расщеплять нафтилацетаты и нафтилпропионаты. Каждая из них обладает довольно стабильным показателем относительной электрофоретической подвижности (*Rf*) и чётко обособлена от других соседних фракций. Один из ферментов обладает наименьшей электрофоретической подвижностью (*Rf* = 0,120) и проявляет смешанную активность (рис. 1), гидролизуя как *α*-нафтилпропионат, так и *β*-нафтилацетат (на электрофореграмме наблюдается красно-коричневая окраска продукта реакции). Согласно литературным данным [2], этот фермент представляет собой ацетилхолинэстеразу. Эстераза с *Rf* = 0,200 обладает исключительно *α*-фильностью и является эстеразой *C*. Она относится к группе *α*-эстераз. Продукт реакции азосочетания *α*-нафтола с солью диазония приобретает тёмно-коричневую окраску. Наконец, третий, лидирующий по показателю электрофоретической подвижности фермент (*Rf* = 0,285 – 0,300) — эстераза 6 — проявляет исключительную *β*-специфичность, гидролизуя *β*-нафтилацетат, когда в инкубационной среде в той же концентрации содержится и *α*-субстрат. При этом конечный продукт реакции приобретает красную окраску.

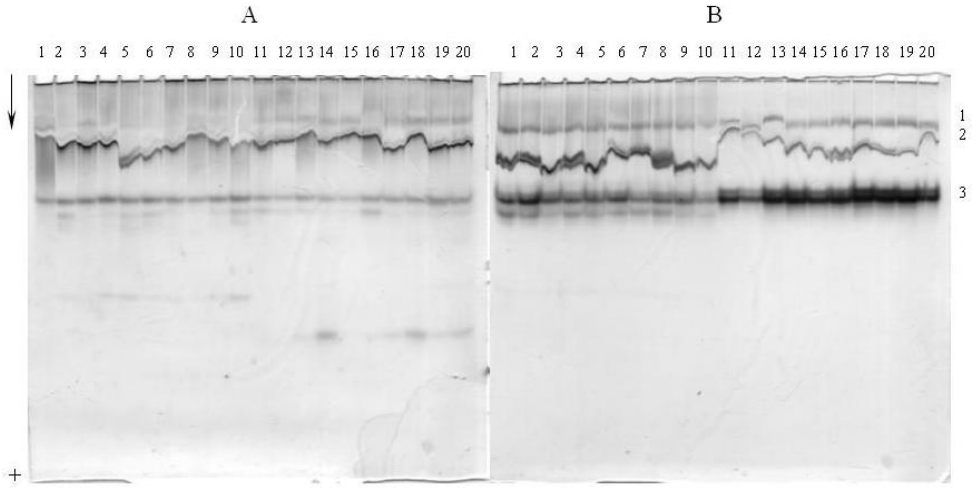



Рис. 1. Электрофоретический спектр карбоксиэстераз в онтогенезе *Drosophila simulans*: Гель А: треки 1–10 — личинки, 11–20 — куколки; гель В: треки 1–10 — имаго самки, 11–20 — имаго самцы. Ферменты: 1 — ацетилхолинэстераза, 2 — эстераза *C*, 3 — эстераза 6

Что касается экспрессии изучаемых эстераз, то её уровень находится в определенной зависимости от фазы развития насекомого. Так, при переходе от стадии личинки к стадии куколки незначительно снижается уровень экспрессии эстеразы 6. Экспрессивность ацетилхолинэстеразы и эстеразы *C* достоверно не изменяется (рис. 2). Существенные изменения в уровнях экспрессии отдельных эстераз наблюдаются при переходе к имагинальной стадии развития: экспрессивность ацетилхолинэстеразы возрастает в 2,5–3,5 раза, *β*-эстеразы — в 5–12 раз, в зависимости от пола взрослой особи.

В то же время отмечается ярко-выраженный половой диморфизм по экспрессивности эстеразы *C*: при переходе от куколки к имаго у самцов уровень её экспрессии снижается, а у самок — повышается. Этот факт интересен в первую очередь тем, что отсутствуют какие-либо литературные данные, объясняющие этот феномен.

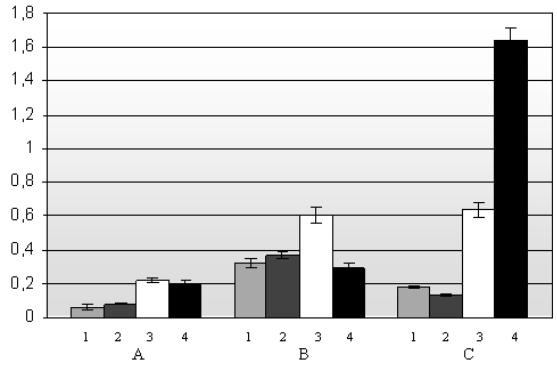



Рис. 2. Экспрессивность эстераз в онтогенезе *Drosophila simulans*:

По вертикали: уровень экспрессии в относительных единицах на одну особь. По горизонтали: A — ацетилхолинэстераза, B — эстераза *C*, C — эстераза 6 (суммарная экспрессия двух аллозимов). 1 — личинки, 2 — куколки, 3 — самки имаго, 4 — самцы имаго

Половой диморфизм наблюдается также по экспрессивности эстеразы 6: у самцов изучаемой популяции уровень её экспрессии в 2,5 раза выше, чем у самок. Это, по всей видимости, объясняется тем, что эстераза 6 в большом количестве содержится в семенниках, а также в семявыносящей луковице самцов [7]. Сходные различия в экспрессии данного фермента были обнаружены и у *Drosophila melanogaster* [4], в связи с

чем было высказано предположение [8, 16], что эстераза 6 самцов этого вида плодовых мушек, попадая в половые пути самки, функционирует в комплексе с другими белками самца, содержащимися в эйякуляте. При этом она формирует условия, наиболее благоприятствующие процессу оплодотворения.

В исследуемой популяции эстераза 6 представлена двумя формами — аллозимами *S* и *F*, имеющими различные показатели относительной электрофоретической подвижности (*Rf* 0,285 и 0,300 соответственно) и уровни экспрессии (рис. 3).

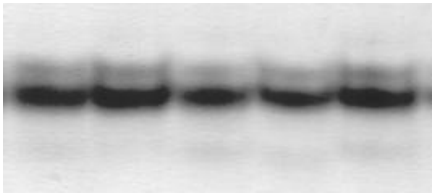



Рис. 3. Аллозимный спектр эстеразы 6 у имаго *Drosophila simulans*

*S*- и *F*-аллозимы эстеразы 6 у *D. simulans* отличаются двумя, влияющими на подвижность, аминокислотными заменами — по 237 и 487 позициям [13]. У *S*-аллозима в этих позициях находятся, соответственно, аспарагин и валин, а у *F*-аллозима — тирозин и аспарагиновая кислота. Судя по аллозимному составу, определяющему фенотип каждой отдельно взятой особи по признаку экспрессии эстеразы 6, потенциально возможны следующие генотипы по локусу *Est*-6, представленному двумя аллелями (*S* и *F*): *SS* — гомозиготы, *SF* — гетерозиготы и *FF* — гомозиготы. Однако, в изучаемой нами популяции на момент проведения экспериментальной части работы отсутствовали (или встречались крайне редко) имаго, гомозиготные по локусу *Est 6*; в выборке из 80 особей (40 самок и 40 самцов) все особи оказались гетерозиготными. Это может свидетельствовать о том, что гомозиготы как по *F*-, так и по *S*-аллелю практически нежизнеспособны и не доживают до стадии имаго. При этом интересно, что исследованные личинки и куколки экспрессировали только *F*-аллозим. Объяснить это возможно двояко: 1) гомозиготы по *F*-аллелю гибнут незадолго до вылета имаго; 2) исследованные личинки и куколки, также как имаго, являются гетерозиготами, но *S*-аллозим на этих стадиях либо не экспрессируется, либо обладает следовой активностью и не выявляется на электрофореграмме. Поскольку выборка достаточно большая (20 личинок, 20 куколок, 80 имаго с равным соотношением

самцов и самок), второе объяснение более вероятно. Надо полагать, что гомозиготы и по *F*- и по *S*-аллелю в данной популяции не доживают и до стадии личинки.

Интересно то, что по данным других авторов [17], в лабораторных популяциях *D. simulans*, созданных из различных природных популяций (из Южной и Северной Америки, Северной Африки) встречаются либо только гомозиготы по обеим аллелям, либо и гомо- и гетерозиготы. Таким образом, наблюдаемый нами феномен невыживаемости гомозигот по локусу *Est*-6 характерен, по всей видимости, только для данной лабораторной популяции. Возможно, это каким-то образом связано с генным окружением *Est*-6 у мух изучаемой популяции. Несомненно, это явление требует дополнительных исследований.

Что касается ацетилхолинэстеразы, то выраженного полового диморфизма по признаку её экспрессии не обнаружено.

По удельной активности в расчёте на суммарный белок изучаемые формы эстераз на разных стадиях онтогенеза также значительно различаются (табл. 1).

Таблица 1

**Удельная активность отдельных эстераз в онтогенезе *Drosophila simulans* (*M*±*m*; *n* = 10)**

| Стадия онтогенеза | Молекулярные формы эстераз | | |
|---|---|---|---|
| | ***AChE*** | ***Est C*** | ***Est*-6** |
| Личинки | 1,502 ± 0,419 | 8,736 ± 0,764 | 4,914 ± 0,355 |
| Куколки | 1,063 ± 0,120 | 4,918 ± 0,239* | 1,738 ± 0,133* |
| Имаго, самки | 1,932 ± 0,149 | 5,270 ± 0,404 | 5,620 ± 0,369 |
| Имаго, самцы | 5,770 ± 0,462** | 8,369 ± 0,866** | 47,330 ± 2,136** |

Примечание: Данные отражают удельную активность эстераз, выраженную в относительных единицах в расчёте на 1 *мг* суммарного белка (за одну единицу ферментативной активности принимали количество фермента, приводящего к образованию одного миллимоля продукта реакции за 1 *мин* инкубации при +25 °*C*). * — различия между куколками и личинками достоверны при $P < 0,05$; ** — различия между самцами и самками имаго достоверны при $P < 0,05$.

Данные по удельной активности отличаются от таковых по экспрессии. При переходе от личиночной стадии к куколочной достоверно снижается удельная активность эстеразы *С* и эстеразы 6. При переходе на имагинальную стадию, активность ацетилхолинэстеразы и эстеразы 6 возрастает. В случае же эстеразы *С* наблюдается обратная, по сравнению с изменением экспрессии, картина: при переходе к имагинальной стадии её удельная активность у самок достоверно не изменяется, а у самцов – возрастает (табл. 1). Эта разница между экспрессией и удельной активностью объясняется значительно бóльшим средним содержанием белка в экстракте самок, чем в экстракте самцов – в 3,3 раза**.** Такая разница в содержании белка имеет место, по-видимому, из-за наличия в вителляриях яичников половозрелых самок богатых белком яйцевых фолликулов (ооцитов с сопровождающими их питающими и фолликулярными клетками), а также созревающих яиц [11].

По показателям удельной активности половой диморфизм на стадии имаго наблюдается по всем изучаемым ферментам. В этом случае у самцов активность всех трёх эстераз представлена более высоким уровнем. Особенно это касается эстеразы 6 (в 8,4 раза выше, чем у самок). Как было сказано выше, это объясняется накоплением большого количества фермента в половой системе самцов.

Полученные данные свидетельствуют о том, что уровни экспрессии и удельной активности изучаемых эстераз находятся у *Drosophila simulans* в строгой зависимости от стадии индивидуального развития и пола насекомого.

**Выводы**

1. Максимальное значение экспрессивности и удельной активности изучаемых эстераз *Drosophila simulans* проявляются на стадии имаго.

2. При переходе от личинки к куколке уровень экспрессии ацетилхолинэстеразы и эстеразы *С* достоверно не изменяется, при этом незначительно снижается экспрессивность эстеразы 6.

3. Минимальная удельная активность эстеразы *С* и эстеразы 6 наблюдается на стадии куколки.

4. У самцов уровень экспрессии эстеразы 6 значительно выше, а эстеразы *С* – ниже, чем у самок. По экспрессивности ацетилхолинэстеразы полового диморфизма не обнаружено.

5. У самцов *D. simulans* удельная активность изучаемых эстераз в 1,6–8,4 раза выше, чем у самок.

**Список использованной литературы**


1. *Айала Ф.* Роль регуляторных генов в адаптивной эволюции / Ф. Айала, Д. Макдональд // Вопросы общей генетики. — М.: Наука, 1981. — 106 с.
2. *Андриевский А. М.* Влияние химических реагентов на проявление активности карбоксиэстераз *Drosophila melanogaster* / А. М. Андриевский // Мат. II Междунар. конф. «Дрозофила в экспериментальной генетике и биологии». — Одесса: Печатный дом, 2010. — С. 8–16.
3. *Андриевский А. М.* Онтогенетические особенности экспрессии карбоксиэстераз у *Drosophila melanogaster* / А. М. Андриевский, В. А. Кучеров, В. Н. Тоцкий, Е. В. Деркач // Вісник ОНУ, 2005. — Т. 10. — Вип. 5. — С. 26–35.
4. *Андриевский А. М.* Половой диморфизм по экспрессии гидролаз эфиров карбонових кислот в популяции *Drosophila melanogaster* / А. М. Андриевский // Вісник ОНУ, 2004. — Т. 9. — Вип. 1. —С. 7–16.
5. *Андриевский А. М.* Система карбоксиэстераз *Drosophila melanogaster* в онтогенезе / А. М. Андриевский, В. А. Кучеров, В. Н. Тоцкий // Вісник ОНУ, 2007. — Т. 12. — Вип. 5. — С. 7–18.
6. *Гааль Э.* Электрофорез в разделении биологических молекул / Э. Гааль, Г. Медьеши, Л. Верецкеи. — М.: Мир, 1982. — 446 с.
7. *Коротков Д. В.* Суммарная активность эстеразы 6 в генитали-ях самцов у межлинейных гибридов *Drosophila melanogaster* / Д. В. Коротков, Л. З. Кайданов, Л. И. Корочкин // Генетика. — 1988. — Т. 24, № 8. — С. 1512–1514.
8. *Корочкин Л. И.* Клонирование, экспрессия, регуляция тканеспецифических генов у дрозофилы / Л. И. Корочкин // Генетика. — 1995. — Т. 31, № 8. — С. 1029–1042.
9. *Марков А.* Эволюция человека. В 2-х кн. Кн. 1.Обезьяны, кости и гены / А. Марков. — М.: Астрель, 2012. — 464 с.
10. *Медведев Н. Н.* Практическая генетика / Н. Н. Медведев. — М.: Наука, 1968. — 294 с.
11. *Проблемы* генетики в исследованиях на дрозофиле / Под ред. В. В. Хвостова, Л. И. Корочкина, М. Д. Голубовского. — Новосибирск: Наука, 1977. — 278 с.

12. *Hall M. C. L.* The *Ace* locus of *Drosophila melanogaster*: structural gene for acetylcholinesterase with an unusual 5' leader / M. C. L. Hall, P. Spierer // The EMBO Journal. — 1986. — Vol. 5, N. 11. — P. 2949–2954.
13. *Karotam J.* Nucleotide variation at the hypervariable esterase 6 isozyme locus of *Drosophila simulans* / J. Karotam, T. M. Boyce, J. G. Oakeshott // Mol. Biol. Evol. — 1995. — Vol. 12, N. 1. — P. 113–122.
14. *Lowry O.* Protein measurement with the Folin phenol reagent / O. Lowry, N. Rosebrough, A. Farr, R. Randall // J. Biol. Chem. — 1951. — Vol. 193, N. 1. — P. 265–275.
15. *Ogita Z.* Genetical relationship between ali-esterase activity and insecticide-resistance in *Drosophila melanogaster*. Genetical and biochemical studies in negatively correlated cross-resistance in *Drosophila melanogaster*. IV. / Z. Ogita // Botyu-Kagaku (Scientific Insect Control), 1961. — Vol. 26. — P. 93–97.
16. *Richmond R. C.* Esterase 6 and reproduction in *Drosophila melanogaster* / R. C. Richmond, D. G. Gilbert, K. B. Sheehan, M. H. Gromko, F. M. Butterworth // Science. — 1980. — Vol. 207, N. 4438. — P. 1483–1485.
17. *Wright T. R. F.* A homologous gene-enzyme system, esterase 6, in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* / T. R. F. Wright, R. J. Macintyre // Genetics. — 1963. — Vol. 48. — P. 1717–1726.

Статья поступила в редакцию 4.04.2012

**С. Л. Пастернак**
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
кафедра генетики і молекулярної біології,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна, e-mail: uruz-pas@mail.ru

## ОНТОГЕНЕТИЧНІ ТА СТАТЕВІ ВІДМІННОСТІ В ЕКСПРЕСІЇ ДЕЯКИХ ЕСТЕРАЗ У *DROSOPHILA SIMULANS*

**Резюме**

За допомогою реакції одночасного азосполучення, використовуючи метод комп'ютерної денситометрії, визначали ступінь вираженості електрофоретично розділених молекулярних форм естераз (ацетилхолінестерази, естерази *С* і естерази 6) личинок, лялечок, а також самок і самців

імаго лабораторної популяції *Drosophila simulans*. Показані особливості експресії досліджуваних форм естераз на кожній стадії онтогенезу, виявлені статеві відмінності в експресії і питомій активності цих ферментів.

**Ключові слова**: естерази, експресія, онтогенез, *Drosophila simulans.*

**S. L. Pasternak**

Odessa National I. I. Mechnikov University,
Department of Genetics and Molecular biology,
2, Dvoryanskaya Str., Odessa, 65082, Ukraine, e-mail: uruz-pas@mail.ru

## ONTOGENETIC AND SEX DIFFERENCES IN EXPRESSION OF SOME ESTERASES OF *DROSOPHILA SIMULANS*

**Summary**

Using reaction of the simultaneous azo-coupling, the expression levels of electrophoretically separated molecular forms of esterases (acetylcholinesterase, esterase *C*, and esterase 6) in larvae, pupae, and imago of laboratory population *Drosophila simulans* have been determined. The expression features of the investigated esterase forms at each stage of ontogenesis have been shown; sex differences in the expression and specific activity have been described.

**Key words:** esterases, expression, ontogenesis, *Drosophila simulans*.

# БОТАНІКА, ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

**УДК 575.24:581.1:633.1**

**О. М. РУЖИЦЬКА** к.б.н., доц. кафедри ботаніки,
**А. П. ЗАБОЛОТНА,** магістр
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, кафедра ботаніки,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна, e-mail: flores@ukr.net

# ПОКАЗНИКИ РОСТУ ТА НАСІННЄВОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ РОСЛИН ДЕЯКИХ ГЕКСАПЛОЇДНИХ ВИДІВ РОДУ *TRITICUM*

Проведена порівняльна оцінка біометричних параметрів надземної частини та показників насіннєвої продуктивності рослин озимих м'якої пшениці (*T. aestivum* L., *T. aestivum* L. subsp. sphaerococcum сорту Шарада), а також пшениці видів *T. spelta* L. var. duhamelianum і *T. macha* Dekapr. et Menabde за кліматичних умов вирощування на південному заході України (м. Одеса). Виявлено, що у видів *T. aestivum* L. subsp. sphaerococcum сорту Шарада, *Triticum spelta* L. var. duhamelianum, *T. macha* Dekapr. et Menabde маса надземної вегетативної частини рослин у фазі повної стиглості була відповідно на 50%, 56% та 118% більше аналогічного параметру, визначеного при обліку двох районованих на півдні України сортів м'якої пшениці Селянка і Куяльник. За більшістю визначених показників насіннєвої продуктивності рослини пшениці *T. macha* Dekapr. et Menabde достовірно не відрізнялись від місцевих сортів *T. aestivum* L., а рослини *T. spelta* L. var. duhamelianum відрізнялись найменшою насіннєвою продуктивністю.
**Ключові слова:** пшениця, ріст, продуктивність, насіння.

Серед хлібних злаків за своєю значущістю пшениця посідає перше місце, оскільки її харчова цінність та висока екологічна пластичність (яка робить її придатною для вирощування у найрізноманітніших кліматичних умовах) є неперевершеними [9, 12]. Пшениця є поліморфною культурою, яка представлена великим числом біотипів і сортів, які складають численні генетичні групи і ботанічні форми різних рівнів таксономічної ієрархії в межах роду *Triticum*. В теперішній час найбільше поширення і господарське значення мають тільки два види цього роду — гексапло-

© О. М. Ружицька, А. П. Заболотна

їдна м'яка (*Triticum aestivum* L.) і тетраплоїдна тверда (*Triticum durum* Desf.) пшениці. Інші гексаплоїдні пшениці, зокрема, пшениця спельта (*T. spelta* L.) і пшениця маха (*T. macha* Dekapr. et Menabde), що зберегли ще плівчасті зернівки, а також голозерна пшениця шарозерна (*T. sphaerococcum* Perciv.), в теперішній час культивуються, головним чином, на дослідних ділянках. Дикорослі та культурні види-співродичі м'якої та твердої пшениці використовуються, в основному, в якості донорів генів господарсько-корисних ознак і генів стійкості при їх селекційному поліпшенні [1, 2]. Однак, в зв'язку з високою харчовою цінністю зерна і/або невимогливістю до умов вирощування, в багатьох країнах світу відмічається збільшення інтересу до обробітку деяких плівчастих видів роду *Triticum* [14–16]. Так, із зерна пшениці *T. spelta* L. готують ряд високоякісних круп'яних, хлібобулочних і кондитерських виробів. Останнім часом активно вивчають можливість використання борошна із зерна цієї культури в дієтичному харчуванні [13].

Водночас дослідження з вивчення морфолого-біологічних ознак та різних аспектів функціонування рослин видів-співродичів сучасних сортів пшениці є нечисленними. Недостатньо вивчені особливості росту і розвитку рослин видів-співродичів м'якої пшениці в незвичних для них ґрунтово-кліматичних умовах, що не дозволяє оцінити можливості інтродукції цих культур в інші регіони та розробки технології їхнього вирощування.

Метою даної роботи було вивчення показників росту та насіннєвої продуктивності рослин озимих гексаплоїдних голозерних (*Triticum aestivum* L. сортів Селянка і Куяльник; *T. aestivum* L. subsp. sphaerococcum сорту Шарада) і плівчастих (*T. spelta* L. var. duhamelianum, *T. macha* Dekapr. et Menabde) пшениць в ґрунтово-кліматичних умовах півдня Одеської області та проведення порівняльної характеристики між даними генотипами за визначеними показниками. Для досягнення вказаної мети були поставлені наступні задачі:

1. Визначити біометричні параметри надземної вегетативної частини рослин зазначених видів пшениці.
2. Визначити морфометричні параметри колосу та показники насіннєвої продуктивності рослин вказаних генотипів.
3. Провести порівняльну оцінку ростових параметрів та насіннєвої продуктивності рослин сортів озимої м'якої пшениці (*T. aestivum* L.) та її плівчастих видів-співродичів *T. spelta* L. var. duhamelianum і *T. macha* Dekapr. et Menabde.

**Матеріали та методи**

У дослідженнях використовували рослини гексаплоїдних озимих голозерних та плівчастих пшениць роду *Triticum:* пшеницю м'яку (*T. Aestivum* L.) сучасних високоврожайних сортів степової зони (Куяльник і Селянка) селекції Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насіннєзнавства та сортовивчення (СГІ НЦНС) НААНУ (м. Одеса); пшеницю шарозерну (*T. aestivum L.* subsp. sphaerococcum (Percival) Mackey) сорту Шарада, який був отриманий у Краснодарському НДІСГ ім. П. П. Лук'яненка методом міжвидової гібридизації сорту озимої м'якої пшениці Обрій і лінії 4333 (*T. sphaerococcum* L.), допущений до використання в Північнокавказькому регіоні Російської Федерації; пшеницю спельта (*T. spelta* L. var. duhamelianum*)*; пшеницю маха (*T. macha* Dekapr. et Menabde). За даними В. Ф Дорофеева, М. М. Якубнецира та ін. [1976], спельта і маха стародавні, майже зниклі з культури види, екологічно приурочені до гірських районів з достатнім та/або надмірним зволоженням. Вони мають ряд корисних ознак: невибагливість, спроможність миритися з бідними гірськими ґрунтами, вологостійкість рослин (за цією ознакою можуть бути використані для селекції в надмірно зволожених районах); велика листова маса (корисна ознака при селекції кормової пшениці); міцна соломина (незважаючи на високий стеблостій, рослини не полягають). Зерно спельти відрізняється дуже високим вмістом білка в зерні, у ряду зразків — до 24,8% [1, 5, 6].

Насіння для вирощування рослин пшениці спельти, маха, шарозерної було отримане із колекцій Національного центру генетичних ресурсів рослин України Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН України (№ національного каталогу: UA0300101, IU0300250, IR00189). Рослини всіх вказаних генотипів вирощували протягом 2009/2010 років на території експериментальних полів СГІ НЦНС НААНУ, які розташовані на околиці міста Одеси. Ґрунтово-кліматичні умови місця проведення досліджень є типовими для Причорноморського степу і за основними параметрами відповідають умовам південної частини України [11]. Рослини пшениць вирощували рядовим способом (із шириною міжрядь 45 см) із дотриманням стандартних вимог агротехніки для даної культури. Визначення показників росту та продуктивності рослин проводили після їх збору в фазі повної стиглості в лабораторії кафедри ботаніки біологічного факультету ОНУ імені І. І. Мечникова.

Після збору і доведення до повітряно-сухого стану у 20–25 рослин кожного виду (сорту) визначали біометричні параметри їх вегетативної

і генеративної частин та показники продуктивності: висоту рослин, довжину верхнього міжвузля та вагу стебла з листям у головного пагона, довжину колосу, кількість зерен у колосі, масу зерна з одного колосу, масу 1000 зерен, кількість продуктивних стебел у рослини. Висоту рослин вимірювали від прикореневої шийки до верхівки головного колосу. Щільність колосу розраховували як частку від ділення числа колосків колосу без одного на довжину стрижня колосу в сантиметрах і виражали як кількість колосків у середньому на 1 см довжини стрижня [8]. Були зроблені розрахунки співвідношень певних параметрів у кожного генотипу та проведений порівняльний аналіз різних видів та сортів.

У таблицях представлені середні арифметичні та їх стандартні похибки. Для оцінки достовірностей відмінностей середніх арифметичних за визначеними параметрами між різними генотипами використовували критерій Стьюдента [7]. Розрахунки проводили, використовуючи стандартний пакет програм Microsoft Excel 2007.

**Результати та їх обговорення**

Результати визначення біометричних показників вегетативної частини рослин різних генотипів гексаплоїдних голозерних та плівчастих пшениць представлені в табл. 1.

Висота рослини у хлібних злаків є необхідним показником, що враховується для оцінки таких важливих функцій та властивостей організму, як стійкість до вилягання, транспорт метаболітів, фотосинтетична активність та ін.

Як видно з отриманих даних, сорти м'якої пшениці Куяльник і Селянка за висотою рослин достовірно не відрізнялись між собою та достовірно відрізнялись від інших генотипів пшениць. Рослини шарозерної пшениці сорту Шарада мали найменшу висоту, що була на 20,6% меншою, ніж у сортів Куяльник і Селянка. А найвища висота рослин спостерігалась у плівчастих *T. spelta L.* і *T. macha* Dekapr. et Menabde, що на 29,5% вище, ніж у сортів Куяльник і Селянка.

Згідно з отриманими даними, генотипи з меншою висотою рослин мали меншу довжину верхнього міжвузля у порівнянні з більш високорослими генотипами. Отже, досліджені гексаплоїдні пшениці за середньою висотою рослин і верхнього міжвузля пагона можна розташувати у порядку збільшення значень вказаних показників у наступний послідовності: *T. aestivum L.* subsp. sphaerococcum сорт Шарада < *T. aestivum L.* сорти Селянка, Куяльник < *T. spelta L., T. macha* Dekapr. et Menabde.

Таблиця 1

**Біометричні показники надземної частини рослин різних генотипів гексаплоїдної пшениці**

| Вид, сорт | Висота рослин, см | | | Вага стебла головного пагона з листям, г | Довжина верхнього міжвузля головного пагона, см |
|---|---|---|---|---|---|
| | Максимальна | Мінімальна | Середня | | |
| *T. spelta* L. | 134 | 62 | 106±5* | 2,11±0,10* | 46±2* |
| *T. macha* Dekapr. Et Menabde | 137 | 85 | 108±5* | 2,95±0,15* | 40±2* |
| T. *aestivum L.* subsp. Sphaerococcum сорт Шарада | 90 | 42 | 65±3* | 2,04±0,28* | 33±2 |
| *T. aestivum L.* сорт Куяльник | 92 | 64 | 83±4 | 1,61±0,09 | 37±2 |
| *T. aestivum L.* сорт Селянка | 89 | 65 | 82±4 | 1,13±0,06 | 38±2 |

Примітка: * — відмінності достовірні у порівнянні з *T. aestivum* L. (сорти Куяльник і Селянка) при $p<0,05$.

За середньою вагою стебла головного пагона послідовність генотипів виявлялась наступним чином: *T. aestivum L.* сорти Селянка, Куяльник < *T. aestivum L.* subsp. sphaerococcum сорт Шарада, *T. spelta L.* < *T. macha* Dekapr. et Menabde. Водночас, за коефіцієнтом накопичення сухої речовини в стеблі на 1 см його довжини, пшениця шарозерна сорту Шарада випереджала усі інші генотипи.

Виявлені нами значення ростових параметрів рослин пшениць узгоджуються з даними, наведеними В. Ф. Дорофєєвим із співавторами [3, 6]. За рядом морфологічних ознак пшениця маха подібна до спельти і характеризується великою листовою масою, що є корисною ознакою при селекції кормової пшениці, а також міцною соломиною, завдяки чому, незважаючи на високий стеблостій, рослини не полягають. Характерною ознакою сорту Шарада, зазначеною в характеристиці сорту [10], є низькорослість рослин та висока стійкість до полягання.

Результати визначення біометричних показників та насіннєвої продуктивності колосу вказаних генотипів пшениці представленні в табл. 2 та на рис. 1.

Як видно з представлених даних, за довжиною та щільністю колосу пшениця маха та сорти м'якої пшениці Селянка і Куяльник достовірно не відрізнялися між собою. За довжиною колосу та кількістю колосків у колосі пшениця спельта (*T. spelta L.)* випереджала інші генотипи, але мала найменшу щільність колосу. Колоси шарозерної пшениці (*T. aestivum L.* subsp. sphaerococcum) сорту Шарада відрізнялись найбільшою щільністю порівняно з іншими голозерними та плівчастими пшеницями.

Рис.1. Довжина колосу різних пшениць: А — *T. spelta* var. duhame–lianum; Б — *T. macha* Dekapr. et Menabde; В — *T. aestivum L.* subsp. sphaerococcum сорт Шарада; Г — *T. aestivum* сорт Куяльник; Д — *T. aestivum* сорт Селянка

Озерненість колосу є однією з найважливіших ознак, пов'язаних з продуктивністю рослин. Як відомо, середня насіннєва продуктивність колосу складається із 2 величин — числа зерен у колосі та маси 1000 зерен.

Як видно, пшениця спельта відрізнялась від інших пшениць формуванням двох зернівок у колоску, тоді як сучасні сорти м'якої пшениці формували в середній частині колосу по 4 зернівки. За масою 1000 зерен сорти м'якої пшениці Куяльник і Селянка та *T. macha* Dekapr. et Menabde істотно не відрізнялись між собою і значно випереджали за даним параметром пшеницю спельту. Згідно отриманих даних, *T. spelta*

характеризувалась найменшим значенням насіннєвої продуктивності колосу в зв'язку з меншою масою 1000 зерен та кількістю сформованих зерен у колосі порівняно з іншими генотипами. Менша маса 1000 зерен у пшениці спельти і шарозерної пов'язана із характерними для цих видів пшениць особливостями форми та розмірів зернівок. Водночас, слід відзначити, що зерно сферичної форми сорту Шарада дуже високої якості, вміст білка до 18,8%, відрізняється підвищеним виходом муки (на 5% більше м'яких пшениць) і крупи (на 2% більше) [10].

Таблиця 2

**Показники насіннєвої продуктивності колосу різних генотипів гексаплоїдної пшениці**

| **Показники продуктивності** | ***Вид, сорт пшениці*** | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | ***T. spelta* var. duhamelianum** | ***T. macha* Dekapr. et Menabde** | ***T. aestivum* L. subsp. sphaerococcum, сорт Шарада** | ***T. aestivum* L., сорт Куяльник** | ***T. aestivum* L., сорт Селянка** |
| Довжина колосу, см | 11,3±0,6* | 7,6±0,4 | 5,9±0,3* | 6,7±0,3 | 7,0±0,4 |
| Число колосків у колосі, шт. | 22±1* | 18±1 | 18±1 | 16±1 | 18±1 |
| Щільність колосу | 1,9±0,09* | 2,2±0,11 | 3,2±0,16* | 2,2±0,11 | 2,4±0,12 |
| Кількість зернівок у колоску, шт. | 2 | 3-4 | 4 | 4 | 4 |
| Число зерен в колосі, шт. | 27±1* | 48±2* | 48±2* | 51±3 | 56±3 |
| Маса 1000 зерен, г | 34,25±1,21* | 40,25±2,01 | 36,70±1,34 | 41,10±2,05 | 38,20±1,37 |
| Маса зерна з колосу, г | 0,93±0,05* | 1,91±0,09 | 1,76±0,08* | 2,09±0,11 | 2,13±0,11 |

Примітка: * — відмінності достовірні у порівнянні з *T. aestivum* L. сорт Селянка при $p < 0,05$.

Отже, за результатами визначення середньої маси зерна з колосу досліджувані генотипи, у порядку збільшення даного показника, можна розташувати в наступний ряд: *T. spelta* < *T. aestivum* L. subsp. sphaerococcum сорт Шарада < *T. macha* Dekapr. et Menabde < *T. aestivum* L. сорт Куяльник < *T. aestivum* L. сорт Селянка.

Як відомо, кількість стебел, які утворює типова рослина, значно змінюються у зв'язку з кліматичними умовами (ґрунтова волога і температурний режим за період посіву – кущіння), вживаною агротехнікою і спадковими особливостями генотипу [4]. У пшениці спельти кількість сформованих продуктивних стебел виявилась меншою, порівняно з іншими генотипами, що негативно позначилось і на зерновій продуктивності всієї рослини.

Як відомо, в результаті селекційного поліпшення м'якої пшениці суттєво виріс її потенціал зернової продуктивності і відповідно відношення маси зерна до всієї надземної маси, тобто господарський урожай [12]. Згідно з отриманими даними (рис. 2), за коефіцієнтом співвідношення маси зерна з головного пагона до маси його вегетативної частини, виявлені достовірні відмінності як між сортами м'якої пшениці, так і між різними видами пшениць.

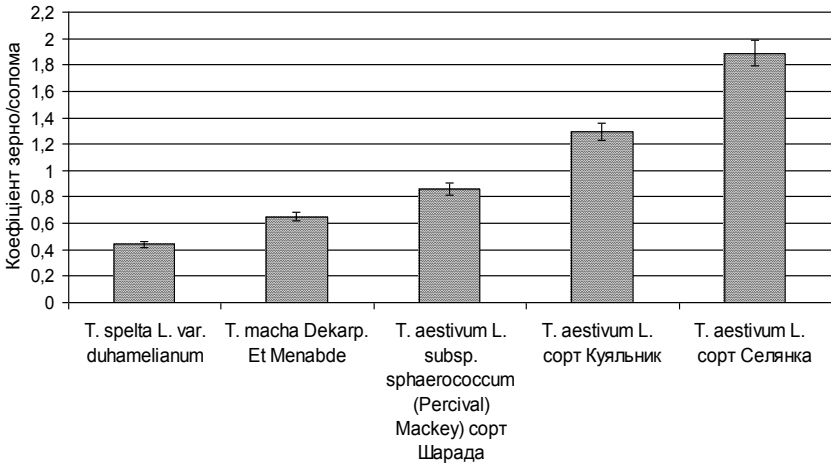



Рис. 2. Коефіцієнт співвідношення маси зерна з пагона до маси його вегетативної частини у різних гексаплоїдних пшениць

Пшениці спельта *(T. spelta* var. duhamelianum), маха *(T. macha* Dekapr. et Menabde), а також сорт Шарада характеризувались меншим значенням цього коефіцієнту порівняно з сортами Куяльник і Селянка

(рис. 2). Плівчасті види-співродичі значно поступалися за даним показником сортам м'якої пшениці за різних причин: *T. macha* Dekapr. et Menabde, переважно, в зв'язку з високим значенням маси стебла (табл. 1), а *T. spelta* і *T. aestivum* L. subsp. sphaerococcum сорту Шарада — із більшим значенням маси стебла (табл. 1) і, одночасно, меншим значенням маси зерна з колосу (табл. 2).

Отримані дані показників продуктивності шарозерної озимої пшениці сорту Шарада узгоджуються з даними, представленими в характеристиці цього сорту [10], згідно якої потенціал продуктивності даного сорту складає 85% від озимої м'якої пшениці.

**Висновки**

В польовому досліді за агрокліматичних умов південного заходу України (м. Одеса) проведено вирощування озимих форм гексаплоїдної пшениці видів *T. aestivum* L. subsp. sphaerococcum сорту Шарада, *T. spelta* L. var. duhamelianum, *T. macha* Dekapr. et Menabde, з насіння із колекцій Національного центру генетичних ресурсів рослин України Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААНУ. Отримані дані морфометричних параметрів колосу, надземної вегетативної частини, а також насіннєвої продуктивності рослин вказаних видів.

У фазі повної стиглості висота рослин у пшениці спельти (*Triticum spelta* L. var. duhamelianum) і пшениці маха (*T. macha* Dekapr. et Menabde) була на 23%, а маса надземної вегетативної частини на 56% та 118% більше аналогічних параметрів, визначених при обліку двох сортів м'якої пшениці *(T. aestivum* L., Селянка і Куяльник). Рослини шарозерної пшениці сорту Шарада (*T. aestivum* L. subsp. sphaerococcum (Percival) Mackey) відрізнялись меншою на 20,6 % висотою рослин та більшим накопиченням сухої речовини в стеблі на одиницю довжини, ніж рослини обох сортів м'якої пшениці.

За більшістю визначених показників насіннєвої продуктивності рослини пшениці виду *T. macha* Dekapr. et Menabde достовірно не відрізнялись від м'якої пшениці. Рослини *T. spelta* L. var. duhamelianum характеризувались меншими масою 1000 зерен, кількістю зерен у колоску та вагою зерна з колосу, порівняно з сортами Селянка і Куяльник та пшеницею *T. macha* Dekapr. et Menabde.

*Автори вдячні співробітникам відділу генетичних основ селекції Селекційно-генетичного інституту — Національного центру насіннєзнавства та сортовивчення НААНУ доктору біологічних наук Рибалці Олександру Іллічу та науковому співробітнику Аксельруду Дмитру Вадимовичу за сприяння при проведенні досліджень та надану допомогу при вирощуванні рослин.*

**Список літератури**

1. *Гончаров Н. П.* Сравнительная генетика пшениц и их сородичей / Н. П. Гончаров. — Н.: Сиб. Унив. Изд-во, 2002. — 251 с.
2. *Давоян Р. О.* Использование генофонда дикорастущих сородичей в улучшении мягкой пшеницы (Triticum aestivum L.): автореф. дис. … д.б.н.: 06. 01. 05 / Р. О. Давоян. — Краснодар, 2006. — 320 с.
3. *Дорофеев В. Ф.* Пшеница Мира / В. Ф. Дорофеев, М. М. Якубницер, М. И. Руденко. — Л.: Колос, 1976. — 488 с.
4. *Калашник Н. А.* Генетический контроль количественных признаков у яровых пшениц / Н. А. Калашник // Генетика. — 1974. — Т. X, № 12. — С. 17–24.
5. *Кривченко В. И.* Селекция и генофонд растений на устойчивость к инфекционным болезням / В. И. Кривченко // Вестн. с.-х. науки, 1982. — № 8. — С. 71–78.
6. Культурная флора СССР: Т. 1: Пшеница / В. Ф. Дорофеев, О. Н. Коровина — Л.: Колос, 1979. — 346 с.
7. *Лакин Г. Ф.* Биометрия / Г. Ф. Лакин. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
8. *Майсурян Н. А.* Практикум по растениеводству / Н. А. Майсурян. — 6-е изд. — М.: Колос, 1970. — 446 с.
9. *Моргун В. В.* Фізіолого-генетичні проблеми селекції рослин у зв'язку з глобальними змінами клімату // Физиология и биохимия культурных растений / В. В. Моргун, Т. М. Шадчина, Д. А. Кірізій. — 2006. — Т. 38, № 5. — С. 371–389.
10. *Отдел* селекции и семеноводства пшеницы и тритикале [Електронний ресурс]: Краснодарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. П. П. Лукьяненко. — Режим доступа: http://www.kniish.ru/departaments/wheat/sorts/. — Сорта пшеницы.

11. *Почвенно*-климатические условия и основне факторы, лимитирующие урожайность озимой пшеницы в регионе деятельности Селекционно-генетического института [Електронний ресурс]: Селекційно-генетичний інститут — Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення НААНУ. — Режим доступа: http://sgi.od.ua/rus/st/53-pochvenno-klimaticheskie-usloviya-i-osnovnye.html
12. *Применение* физиологии растений в селекции пшеницы / Пер. с англ. В. В. Моргуна — К.: Логос, 2007. — 492 с.
13. *Boguslavskij R. L.* Cultivated emmer is valuable germplasm for durum wheat breeding / R. L. Boguslavskij, O. V. Golik, T. T. Tkachenko // C1HEAM/ASFAC. — 2001. — V. 54. — P. 125–127.
14. *Dahlstedt L.* Spelt Wheat (Triticum aestivum ssp. Spelta (L.)): An alternative crop for ecological farming systems/ L. Dahlstedt // In: «Spelt and Quina» — Working Group Meeting, 24–25 1997, October, Wageningen, the Netherlands. — 1997. — P. 3–6.
15. *Eltun R.* The possibilities for spelt cultivation in Norway / R. Eltun, M. Aasven // In: «Spelt and Quina» — Working Group Meeting, 24–25 October 1997, Wageningen, the Netherlands. — 1997. — P. 7−13.
16. *Jorgensen J. R.* Yield and quality assessment of spelt (Triticum spelta L.) compared with winter wheat (Triticum aestivum L.) in Denmark / J. R. Jorgensen, C. C. Olsen // In: «Spelt and Quina» — Working Group Meeting, 24–25 October 1997, Wageningen, the Netherlands. — 1997. — P. 33−38.

Стаття надійшла до редакції 13.01.2012

**О. Н. Ружицкая, А. П. Заболотная**
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова, кафедра ботаники, ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина

## ПОКАЗАТЕЛИ РОСТА И СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ НЕКОТОРЫХ ГЕКСАПЛОИДНИХ ВИДОВ РОДА *TRITICUM*

**Резюме**

Проведена сравнительная оценка биометрических параметров надземной части и показателей семенной продуктивности растений озимых мягкой пшеницы (*T. aestivum* L., *T. aestivum* L. subsp. sphaerococcum

(Percival) Mackey сорта Шарада), а также пшеницы видов *T. spelta* L. var. duhamelianum и *T. macha* Dekapr. et Menabde в климатических условиях выращивания на южном западе Украины (г. Одесса).

Обнаружено, что у видов *T. aestivum* L. subsp. sphaerococcum сорта Шарада, *T. spelta* L. var. duhamelianum, *T. macha* Dekarp. et. Menabde, маса надземной вегетативной части растений в фазе полной спелости была на 50%, 56% та 118% больше аналогичного параметра, определенного при учете двух, районированных на юге Украины, сортов мягкой пшеницы Селянка и Куяльник. По большинству учтенных показателей семенной продуктивности, растения пшеницы вида *T. macha* Dekarp. *et*. Menabde достоверно не отличались от местных сортов *T. Aestivum* L., а растения *T. Spelta* L. var. duhamelianum отличались наименьшей семенной продуктивностью.

**Ключевые слова:** пшеница, рост, продуктивность, семена.

**O. N. Ruzhytska, A. P. Zabolotna**
Odesa National Mechnykov University, Department of Botany,
2, Dvoryanska St. Odesa, 65082, Ukraine

## RATE OF GROWTH AND SEED PRODUCTIVITY OF SOME HEXAPLOID SPECIES OF OF *TRITICUM* GENUS PLANTS

**Summary**

Comparative evaluation of biometrics of the overground part of the plants and indicators of seed productivity of the plants of winter wheat (*T. aestivum L., T. aestivum L.* subsp. sphaerococcum (Percival) Mackey of variety Sharada) and also the species of winter wheat *T. spelta* L. var. duhamelianum and *T. macha* Dekapr. et Menabde were conducted in South Western Ukraine climatic conditions (Odesa).

It was found, that weight of vegetative overground part of a plant in the stage of full ripeness of species of wheat *Triticum aestivum* L. subsp. sphaerococcum (Percival) Mackey, *T. spelta* L. var. duhamelianum, *T. macha* Dekarp. et. Menabde, was in 50%, 56% and 118% respectively heavier than the similar option of wheat varieties Selianka and Kuialnyk, adapted to Southern Ukraine climate. The plants of *T. macha* Dekarp. et. Menabde species of wheat did not significantly differ from local species *T. aestivum* L. in most of certain indicators of seed productivity. *T. spelta* L. var. duhamelianum plants were distinguished by the lowest seed productivity.

**Key words:** wheat, growth, productivity, seeds.

**УДК 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2**

**С. Г. ХАБЛАК,** к.б.н., доцент,
**Я. А. АБДУЛЛАЕВА,** магистр
Луганский национальный аграрный университет, кафедра почвоведения и агрохимии,
Луганск, 91008, Украина, тел.: +38 (066) 44-266-08,
e-mail: serhab_211981@rambler.ru

# ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ У РАСТЕНИЙ МУТАНТНЫХ ЛИНИЙ *ahk2-5* И *ahk3-7 ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

Изучено строение корневых систем у растений мутантных линии *ahk2-5* и *ahk3-7 Arabidopsis thaliana.* Установлено, что мутации *ahk2-5* и *ahk3-7* генов *AHK2* и *AHK3* вызывают в корневой системе увеличение числа и длины боковых корней разных порядков ветвления.
**Ключевые слова:** *Arabidopsis thaliana*, корневая система, мутантная линия, ветвление корней.

Цитокинины представляют собой важный класс растительных гормонов, которые были открыты в лаборатории Ф. Скуга (США) более полвека назад, благодаря своей способности индуцировать клеточное деление в культуре растительных клеток *in vitro* [14]. Этим гормонам принадлежит важная роль в регуляции жизни растения на всех этапах онтогенеза от оплодотворения яйцеклетки до старения и смерти. Они участвуют в стимуляции деления клеток, дифференцировке хлоропластов, индуцируют стеблевой морфогенез, задерживают старение листьев, контролируют транспорт метаболитов в растении, регулируют функциональную активность наземных органов, а также принимают участие в образовании боковых корней в корневой системе (КС) [6].

На протяжении многих десятилетий после открытия цитокининов оставалось неясным, влияют ли они напрямую на активность генов и если да, то каков механизм передачи цитокининового сигнала. Однако только сейчас, в XXI веке, начали открывать основные закономерности молекулярного действия цитокининов в регуляции разнообразных процессов развития растений [10, 15, 16].

© С. Г. Хаблак , Я. А. Абдуллаева

За последние несколько лет в области изучения механизма действия цитокининов в контроле генетических и физиологических процессов растительной клетки достигнут значительный прогресс. У *Arabidopsis thaliana* (арабидопсиса) найдены гены, контролирующие ключевой фермент биосинтеза цитокининов – изопентенилтрансферазу (*AtIPT1-AtIPT9*), открыты мембранные рецепторы (AHK2, AHK3, AHK4/CRE1), идентифицированы гены первичного ответа на гормон (*ARR*-гены группы А) и выделены белковые факторы транскрипции, участвующие в регуляции экспрессии генов вторичного ответа (*ARR*-генов группы В) [12]. Однако многие аспекты молекулярного механизма действия цитокининов на физиологические процессы растений еще мало изучены и продолжают активно исследоваться. В частности, это относится к гормональной регуляции цитокининами ветвления корней.

К настоящему времени у *A. thaliana* получены мутанты с подавленным действием цитокининов, которые имеют разнообразные нарушения в процессах развития растений, в том числе дефекты в образовании боковых корней [13, 16]. Это позволило идентифицировать гены инактивации и сигнализации фитогормонов данного класса: *ARABIDOPSIS HISTIDINE KINASE2* (*AHK2*) [15] и *ARABIDOPSIS HISTIDINE KINASE3* (*AHK3*) [17].

Гены *AHK2* и *AHK3* кодируют сенсорные гистидинкиназы AHK2 и AHK3, которые являются мембранными рецепторами цитокининов [16]. Мутации в генах *AHK2* и *AHK3* обуславливают у растений инактивирование функций мембранных рецепторов гистидинкиназ AHK2 и AHK3. В результате чего у мутантных растений арабидопсиса снижается чувствительность клеток к цитокининам и гены первичного ответа перестают отзываться на эти гормоны [13].

Вместе с тем, роль генов *AHK2* и *AHK3* в регуляции ветвления корней у *A. thaliana* остается до сих пор не исследованной. Поэтому целью настоящей работы было изучение строения КС у мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7*, несущих мутации в генах *AHK2* и *AHK3*.

**Материалы и методы исследований**

Материалом для исследований служили растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. экотипа (расы) Columbia (Col-O) и мутантных линий этой расы *arabidopsis histidine kinase2-5* (*ahk2-5*) и *arabidopsis histidine kinase3-7* (*ahk3-7*). Мутации *ahk2-5* и *ahk3-7* получены в 2001 году группой ученых под руководством Т. Мицуно с использованием метода

инсерционного мутагенеза [16]. Путем размножения при самоопылении растений *A. thaliana*, несущих мутации *ahk2-5* и *ahk3-7* по генам *AHK2* и *AHK3*, были созданы мутантные линии, которые поддерживаются в настоящее время в международных генетических центрах коллекций арабидопсиса: NASC, ABRC, SASSC.

Семена мутантных линий присланы нам из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (Nottingham Arabidopsis Stock Centre (NASC), UK). Растения выращивали в асептической пробирочной культуре на агаризованной питательной среде Кнопа, обогащенной микроэлементами [1]. Питательную смесь разливали в химические пробирки размером 14х120 мм и закрывали их плотными ватными пробками.

Семена к посеву готовили путем яровизации в течение 5 суток при температуре 4–6 °С и последующего односуточного проращивания при комнатной температуре. Пробирки для предохранения от нагревания и попадания света на корни растений обвертывали двумя слоями бумаги. После посадки пробирки накрывали полиэтиленовой пленкой. Снимали полиэтиленовую пленку при достижении семядольными листьями ее поверхности. Растения культивировали при температуре 18–20 °С, освещенность круглосуточная в пределах 4000–7000 лк.

При проведении наблюдений за растениями расы Col-O и мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* руководствовались общепринятыми методиками вегетационных и сравнительно-морфологических исследований [3, 8]. Фазы развития и роста растений различали по внешним признакам. Во время фенологических наблюдений отмечали начало фазы (когда в нее вступит 10–15% растений) и полную фазу (70–75% растений) [8].

Продолжительность культивирования растений экотипа Col-O и мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* в вегетационном опыте в среднем составляла около 101 дня. Сроки наступления фенофаз со дня посева семян у расы Col-O и мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* следующие: вторая пара настоящих листьев – 17, бутонизация — 37, цветение — 43, плодоношение — 52, созревание семян — 64 дня.

Учет количества корней и их длины в КС у растений экотипа Col-O и мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* проводили в фазах второй пары настоящих листьев, бутонизации и цветения. Длину корней измеряли с помощью электронного штангенциркуля типа ШЦЦ-1 («ЭТАЛОН», Россия). Разграничение придаточных и боковых корней проводили по характеру эпидермиса (с устьицами на гипокотиле и без устьиц на главном корне), для чего и использовали микроскоп типа МБС-9 («Модуль Плюс», Украина). При сравнении КС по числу корней и по их длине объем выборки у экотипа Col-O, мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-*

*7* составлял — 20 растений, повторность трехкратная. Математическую обработку результатов исследований проводили по Б. А. Доспехову [3] и Г. Ф. Лакину [7]. Изображения растений получали с помощью цифрового фотоаппарата Benq DC C1220 (фирма производитель «Benq G», Корея).

**Результаты исследований и их обсуждение**

*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. — растение из семейства крестоцветных, которое является модельным объектом для изучения генетики развития растений [4]. Е. А. Кондратьевой-Мельвиль и Л. Е. Водолазским утверждалось, что для *A. thaliana* характерна стержневая корневая система [5]. Однако, недавно было установлено, что у растений *A. thaliana* нормального или дикого типа образуется КС смешанного типа, объединяющая в себе систему главного корня и систему придаточных корней [11].

На рисунке 1*а* показана КС растений расы Col-O, фрагмент которой в увеличенном виде изображен на рис. 1*б*.

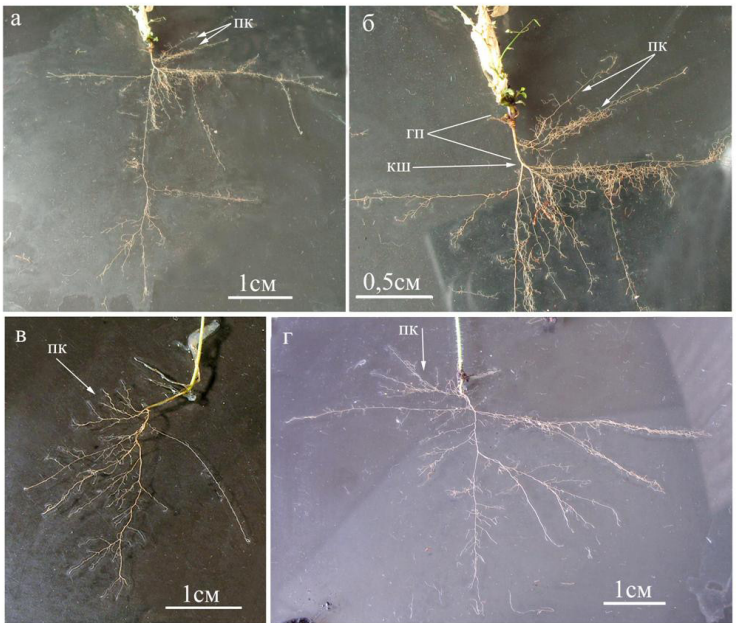



Рис. 1. Корневая система у растений экотипа Columbia и мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* в фазу цветения (на 43 день после посева семян):
а — исходная раса Col-O; б — фрагмент КС рис. а; в — мутантная линия *ahk2-5*; г — мутантная линия *ahk3-7*; гп — гипокотиль; кш — корневая шейка; пк — придаточные корни

У нее выделяется главный корень, на котором по мере роста развиваются боковые корни разных порядков ветвления. Главный корень с боковыми корнями образует систему главного корня. На гипокотиле развиваются придаточные корни. Придаточные корни тоже разветвляются и образуют боковые корни. В ходе ветвления из корней, берущих начало от стебля, формируется система придаточных корней.

Граница между гипокотилем и главным корнем (корневая шейка) часто бывает трудно отличимая, и лишь микроскопическое исследование характера эпидермиса (с устьицами на гипокотиле и без устьиц на главном корне) дает возможность четко отграничить придаточные корни от боковых корней главного корня. По всей видимости, затруднения в разграничении придаточных корней от остальных корней КС и послужили причиной ошибочного представления о том, что у растений *A. thaliana* формируется стержневая КС.

Интересно отметить, что тип КС у растений мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* такой же, как и у дикого типа Col-O. В рамках внешнего строения корни у растений этих линий в совокупности представляют собой смешанную корневую систему.

У мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* КС резко отличаются от исходной расы Col-O по числу боковых корней разных порядков ветвления, как главного, так и придаточных корней (табл. 1).

Об этом можно судить по общему числу боковых корней 1-го–3-го порядков ветвления в фазу бутонизации, поскольку в период образования розеточных листьев рецессивные аллели *ahk2-5* и *ahk3-7* не влияют на количество и длину боковых корней в КС [16]. Это послужило причиной ошибочного представления M. Riefler et al. [16] о том, что мутации генов *AHK2* и *AHK3* не оказывают влияния на формирование боковых корней и их рост в длину в КС у *A. thaliana*. Кроме того, у растений линий *ahk2-5* и *ahk3-7* одновременно с увеличением числа боковых корней первого и последующих порядков ветвления главного и придаточных корней, происходит также увеличение их длины.

Таблица 1

**Средние значения биометрических параметров (длины и количества) корней у экотипа Col-O и мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* в фазу бутонизации (на 37 день после посева семян)**

| ***Тип корня*** | **Обозначение экотипа и мутантной линии** | | | | | | **$НСР_{0,95}$*, шт/мм** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | ***Col-O*** | | ***ahk2-5*** | | ***ahk3-7*** | | |
| | число корней, шт | длина корней, мм | число корней, шт | длина корней, мм | число корней, шт | длина корней, мм | |
| Главный | 1,0 | 39,1 | 1,0 | 47,0 | 1,0 | 50,9 | – / 2,44 |
| Боковые главного (всего) | 29,6 | 12,5 | 45,0 | 22,4 | 51,5 | 28,4 | 3,70 / 2,30 |
| 1-го порядка ветвления | 10,1 | 8,6 | 15,2 | 12,6 | 16,4 | 16,7 | 1,18 / 1,84 |
| 2-го порядка ветвления | 19,5 | 3,9 | 25,1 | 7,0 | 29,7 | 8,2 | 3,04 / 0,86 |
| 3-го порядка ветвления | 0 | 0 | 4,7 | 2,8 | 5,4 | 3,5 | 0,62 / 0,50 |
| Придаточные | 1,1 | 7,5 | 2,4 | 10,1 | 3,0 | 11,7 | 0,48 / 1,36 |
| Боковые придаточных (всего) | 10,3 | 6,6 | 19,6 | 13,9 | 25,9 | 18,6 | 2,34 / 2,40 |
| 1-го порядка ветвления | 6,5 | 4,2 | 10,5 | 6,8 | 12,0 | 8,0 | 0,98 / 0,94 |
| 2-го порядка ветвления | 3,8 | 2,4 | 6,4 | 4,7 | 10,4 | 5,9 | 1,54 / 0,96 |
| 3-го порядка ветвления | 0 | 0 | 2,7 | 2,4 | 3,5 | 4,7 | 0,45 / 0,57 |
| Всего по корневой системе | 42,0 | 65,7 | 68,0 | 93,4 | 81,4 | 109,6 | 4,77 / 4,28 |

Примечание: * — в числителе для числа корней, в знаменателе для длины корней.

Сравнивая соотношения количества корней КС и их длину у экотипа Col-O и мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* в фазу бутонизации можно заметить, что в составе их КС наибольшая длина среди корней наблюдается у главного корня, а максимальное количество корней отмечается у боковых корней 2-го порядка ветвления главного корня. Вместе с тем, в составе боковых разветвлений КС наибольшую длину среди корней формируют боковые корни 1-го порядка ветвления главного корня, тогда как максимальное количество корней образуют боковые корни 2-го порядка ветвления главного корня.

Следует отметить, что мутантные линии *ahk2-5* и *ahk3-7* по характеристике средних значений признаков корней КС существенно отличаются между собой.

Обращает на себя внимание в сравнении с экотипом Col-O появление у мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* в фазу цветения на главном и придаточных корнях боковых корней 3-го порядка ветвления. У экотипа Col-O в данную фазу развития боковые корни 3-го порядка ветвления отсутствуют соответственно на главном и придаточных корнях. В эту фазу развития растения расы Col-O обычно еще не способны к формированию боковых корней 3-го порядка ветвления, как на главном, так и на придаточных корнях.

Для сравнения на рис. 1*в, г* изображены КС мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* в фазу цветения. В процессе развития растений строение КС у мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* может быть различным, в зависимости от степени разветвленности главной оси и расположения на главном корне ветвящихся осей.

В соответствии с расположением на главном корне ветвящихся осей КС у мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* бывают: разветвленными в отдельности в верхней, средней и нижней частях; разветвленными совместно в верхней и нижней, в верхней и средней частях; разветвленными вдоль всей оси. На рис. 1*в* представлена КС мутантной линии *ahk2-5*, которая имеет главный корень, ветвящийся по всей оси. При этом разветвленность боковых корней уменьшается по направлению к кончику главного корня, придавая корневой системе пирамидальную форму. На рис. 1*г* изображена КС мутантной линии *ahk3-7*, из рисунка видно, что рассматриваемая КС отличается от КС, представленной выше, тем, что главный корень разветвлен не вдоль всей оси, а только в верхней и средней части.

Таким образом, мутации *ahk2-5* и *ahk3-7* генов *AHK2* и *AHK3* вызывают в КС увеличение степени ветвления боковых корней. В результате у растений изучаемых мутантных линий под влиянием мутаций *ahk2-5* и *ahk3-7* образуется большее по отношению к дикому типу количество боковых корней разных порядков ветвления, как на главном, так и на придаточных корнях, а также увеличивается их длина.

До настоящего времени считалось, что цитокинины необходимы как для инициации боковых корней, так и для стимуляции их дальнейшего роста. Совместно с ауксином они индуцируют деление клеток перицикла в примордии боковых корней [2]. Тем не менее, роль цитокининов в процессе формирования боковых корней до конца еще не выяснена. В частности, недавно было высказано предположение о том, что цитокинины влияют на развитие уже сформировавшихся примордиев в боковые корни, но не влияют на заложение новых примордиев [9]. Однако проведенные исследования свидетельствуют в пользу того, что цитокинины, как ингибируют образования боковых корней, так и тормозят их дальнейший рост.

Полученные результаты согласуются с данными исследований Г. А. Романова [10], проводившего функциональный анализ генов *A. thaliana* первичного и вторичного ответа на цитокинины, которые показали, что хотя фитогормоны этого класса принято относить к гормонам-стимуляторам, вызываемая ими активация отдельных значимых метаболических путей клетки вовсе не коррелирует напрямую со степенью активации транскрипции генома в целом. Если среди генов раннего ответа на гормон превалируют гены, активируемые цитокининами, то среди генов позднего ответа на гормон большинство составляют гены, наоборот, репрессируемые цитокининами [10]. Возможно предположить, что активация неких доминирующих метаболических процессов в растении, например, индуцирование клеточного деления, стимулирование формирование почек, рост побегов, требует подавления многих других, в том числе угнетение роста корней.

**Выводы**

В целом, результаты исследований строения КС у растений расы Col-O и мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* показали, что данные мутации в генах *AHK2* и *AHK3* обуславливают увеличение порядков ветвления боковых корней. Причем, влияние мутантных аллелей *ahk2-5* и *ahk3-7* на уровне КС проявляется в двух направлениях: в увеличении числа и длины боковых корней разных порядков ветвления, как главного, так и придаточных корней.

**Список использованной литературы**


1. *Большой* практикум по физиологии растений: учебн. пособие для студентов биол. спец. вузов / [Б. А. Рубина, И. А. Чернавина, Н. Г. Потапов и др.]. — М.: Высш. школа, 1978. — 408 с.
2. *Высоцкая Л. Б.* Роль ауксинов и цитокининов в формировании боковых корней у растений пшеницы с частично удаленными первичными корнями / Л. Б. Высоцкая, А. В. Черкозьянова, С. Ю. Веселов, Г. Р. Кудоярова // Физиология растений. — 2007. — Т. 54, № 2. — С. 455–460.
3. *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б. А. Доспехов. — М.: Агропромиздат, 1985. — 351 с.
4. *Иллюстрированный* каталог генетической коллекции арабидопсиса Луганского НАУ / [И. Д. Соколов, П. В. Шелихов, Л. И. Сигидиненко и др.] — Луганск: Изд-во ЛНАУ, 2004. — 36 с.
5. *Кондратьева-Мельвиль Е. А.* Морфологическое и анатомическое строение *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) в онтогенезе / Е. А. Кондратьева-Мельвиль., Л. Е. Водолазский // Бот. журнал. — 1982. — Т. 67, № 8. — С. 1060–1069.
6. *Кулаева О. Н.* Цитокинины, их структура и функции / О. Н. Кулаева — М.: Наука, 1973. — 264 с.
7. *Лакин Г. Ф.* Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
8. *Мойсейченко В. Ф.* Основи наукових досліджень в агрономії / В. Ф. Мойсейченко, В. О. Єщенко. — К. : Вища шк., 1994. — 334 с.
9. *Площинская М. Е.* Анализ возможных механизмов регуляции ветвления корня / М. Е. Площинская, В. Б. Иванов, С. А. Салмин, Е. И. Быстрова // Журн. общей биологии. — 2002. — Т. 63., № 4. — С. 68–74.
10. *Романов Г. А.* Как цитокинины действуют на клетку / Г. А. Романов // Физиология растений. — 2009. — Т. 56, № 2. — С. 295–319.
11. *Хаблак С. Г.* Корневая система *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. дикого типа расы Landsberg / С. Г. Хаблак, Я. А. Абдуллаева // Экосистемы, их оптимизация и охрана. — 2010. — Вып. 2 (21). — С. 92–98.

12. *Шепеляковская А. О.* Иммунохимический анализ цитокинин-связывающего белка из проростков кукурузы: дис. … канд. биол. наук: 03.00.04 / Анна Олеговна Шепеляковская. — М., 2003. — 98 с.
13. *Higuchi M.* In planta functions of the *Arabidopsis* cytokinin receptor family / M. Higuchi, M. S. Pischke, A. P. Mahonen [et al.] // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2004. — Vol. 101, № 2. — P. 8821–8826.
14. *Miller C. O.* Kinetin, a cell division factor from deoxyribonucleic acid / C. O. Miller, F. Skoog, N. M. Von Saltza [et al.] // J. Am. Chem. Soc. — 1955. — Vol. 77, № 2 — P. 1329–1334.
15. *Nishimura C.* Histidine kinase homologs that act as cytokinin receptors possess overlapping functions in the regulation of shoot and root growth in *Arabidopsis* / C. Nishimura, Y. Ohashi, S. Sato [et al.] // Plant Cell. — 2004. — Vol. 16, № 6. — P. 1365–1377.
16. *Riefler M. Arabidopsis* cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development, and cytokinin metabolism / M. Riefler, O. Novak, M. Strnad [et al.] // Plant Cell. — 2006. — Vol. 18, № 1. — P. 40–54.
17. *Tran L. S.* Functional analysis of AHK1/ATHK1 and cytokinin receptor histidine kinases in response to abscisic acid, drought, and salt stress in Arabidopsis / L. S. Tran, T. Urao, F. Qin [et al.] // Proc Natl Acad Sci U S A. — 2007. — Vol. 104, № 51. — P. 20623–20628.

Статья поступила в редакцию 24.01.2012

**С. Г. Хаблак, Я. А. Абдуллаєва**
Луганський національний аграрний університет,
кафедра ґрунтознавства та агрохімії, Луганськ, 91008, Україна,
тел.: +38 (066) 44-266-08, e-mail: serhab_211981@rambler.ru

## ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ТА РОЗВИТКУ КОРЕНЕВИХ СИСТЕМ У РОСЛИН МУТАНТНИХ ЛІНІЙ *ahk2-5* І *ahk3-7 ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

**Резюме**

Вивчено будову кореневих систем у рослин мутантних лінії *ahk2-5* і *ahk3-7 Arabidopsis thaliana*. Встановлено, що мутації *ahk2-5* і *ahk3-7* генів *AHK2* і *AHK3* викликають в кореневій системі збільшення числа та довжини бічного коріння різних порядків розгалуження.

**Ключові слова:** *Arabidopsis thaliana*, коренева система, мутантна лінія, розгалуження коріння.

**S. G. Hablak, J. A. Abdullaeva**
Lugansk National Agrarian University,
Department of Soil Science and Agricultural Chemistry, Lugansk, 91008,
Ukraine, tel.: +38 (066) 44-266-08, e-mail: serhab_211981@rambler.ru

## STRUCTURE FEATURES AND ROOT SYSTEMS DEVELOPMENT OF IN PLANTS MUTANT LINES *ahk2-5* and *ahk3-7 ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

**Summary**

The structure of root systems in plants of mutant line *ahk2-5* and *ahk3-7 Arabidopsis thaliana* have been examined. There were found that mutations *ahk2-5* and *ahk3-7* genes *AHK2* and *AHK3* in the root system caused increasing of number and length of lateral roots of different branching orders.

**Key words**: *Arabidopsis thaliana*, root system, mutant line, branching roots.

# ГІДРОБІОЛОГІЯ І ЕКОЛОГІЯ

**УДК 595. 384.2(262.5)**

**Л. В. ВОРОБЬЕВА**[1], д.б.н. проф., зав. отделом,
**О. А. КОВТУН**[2], к.б.н., доц., зав. гидробиол. станции ОНУ,
**И. И. КУЛАКОВА**[1], к.б.н., ст. научн. сотр.,
**Л. А. ГАРЛИЦКАЯ**[1], к.б.н., мл. научн. сотр.,
**А. С. БОНДАРЕНКО**[1], мл. научн. сотр.,
**А. А. РЫБАЛКО**[1], мл. научн. сотр.
[1] Одесский филиал Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского НАН Украины, ул. Пушкинская, 37, Одесса, 65125, Украина, тел: +38 (048) 725-13-12, e-mail: vorobyova@paco.net.
[2] Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова, кафедра гидробиологии и общей экологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина, тел: +38 (048) 746-57-16, e-mail:hydrobiostation@gmail.com

# МОРСКИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ПОДВОДНЫХ ПЕЩЕР И ПРИБРЕЖНЫХ ГРОТОВ ПОЛУОСТРОВА ТАРХАНКУТ (ЗАПАДНЫЙ КРЫМ)

Изучен видовой состав беспозвоночных, обитающих в подводных пещерах и полузатопленных прибрежных гротах полуострова Тарханкут (западный Крым). Обнаружено 110 таксонов, среди которых 30 – представители макрозообентоса и 80 – мейобентоса. Дана сравнительная характеристика беспозвоночных трех прибрежных гротов и одной подводной пещеры. Разнообразие и количественные характеристики зообентоса снижаются по мере удаления от входа в пещеру.
**Ключевые слова:** Тарханкут, беспозвоночные, мейобентос, подводные пещеры, гроты.

Подводные пещеры издавна привлекают внимание как аквалангистов, так и ученых гидробиологов. В биоспелеологической литературе наиболее известны работы Я. А. Бирштейна [1, 2], посвященные адаптациям и эволюции пещерных животных, в том числе и морских. Однако подавляющее большинство работ посвящено исследованию сухопутных и пресноводных троглобионтов (животных, населяющих пещеры) [4, 15]; изучением фауны морских пещер всерьез занялись лишь во второй

© Л. В. Воробьева, О. А. Ковтун, И. И. Кулакова, Л. А. Гарлицкая, А. С. Бондаренко, А. А. Рыбалко

половине прошлого века, когда появились подходящие для этих целей надежное водолазное снаряжение и подводная фото- и видеотехника [12].

Морские пещеры предоставляют среду обитания разнообразным редким и узкоспециализированным беспозвоночным, среди которых значительный интерес представляют морские губки, разнообразные ракообразные и др. Интересно, что подводные морские пещеры характеризуются сходным составом и распределением обитателей вне зависимости от их географического расположения. Резкое уменьшение видового богатства, биомассы и покрытия субстратов в пещерных сообществах по мере удаления от входа в пещеру является одной из их особенностей [16]. Несмотря на связь с морем, физико-химические условия среды сформировали в пещерах особые условия и экологические ниши, позволяющие обитать в них, в том числе и достаточно узкому кругу стенобионтных организмов, адаптировавшихся к жизни в темноте [8].

Первые сведения о беспозвоночных подводных пещер Черного моря относятся к началу XIX в., когда в результате фаунистических обследований ряда легкодоступных морских карстовых полостей (гротов) были выявлены виды, редко встречающиеся на освещенных участках и имеющие отрицательный фототаксис (как подвижные — мизиды, креветки, так и неподвижные беспозвоночные животные — губки, асцидии, моллюски и др.) [1, 2]. С тех пор и вплоть до недавнего времени профессиональных исследований, посвященных фауне беспозвоночных в труднодоступных подводных полостях не проводилось. Тем не менее, некоторые представители этой группы неоднократно наблюдались в прибрежных бентосных пробах, что фиксировалось в научных печатных работах [3, 6, 9, 10].

Благодаря активизации спелеологических исследований в Украине и проведению работ по созданию «Кадастра пещер Украины» [5] исследование морских пещер Черного моря активизировалось. Так в статье К. К. Пронина [14] приведено полное морфологическое описание прибрежных карстовых полостей северного участка Тарханкута. В южной части Крымского полуострова также известны многочисленные пещеры, где уже описано более 118 затопленных и полузатопленных абразионных и карстово-абразионных полостей в образовании которых, кроме выщелачивания и растворения известняков, важную роль играли биологическая коррозия и волновые абразионные процессы [11]. Необходимо отметить, что гидробиологические исследования пещер различного типа привлекают все большее внимание биологов. За последнее десятилетие в них обнаружено несколько редких и новых для Черного моря гидробионтов

[6–10], в том числе 11 видов, занесенных в Красную книгу Украины, 11 — в Красную книгу Черного моря и 3 — Бернскую конвенцию по охране дикой флоры и фауны [8].

Неконтролируемое посещение аквалангистами пещер может приводить к нарушению естественной среды обитания и, как следствие, снижению численности редких и пока ещё плохо изученных животных, распространение которых может быть ограничено одной или несколькими пещерами (18).

Целью работы было изучение видового состава беспозвоночных различных подводных карстовых полостей п-ова Тарханкут.

**Материалы и методы исследования**

Гидробиологические исследования были проведены в рамках комплексной научно-исследовательской экспедиции по программе «Морские пещеры Украины», которая проходила с 24 июля по 7 августа 2010 г. Объектом исследования были крупные полузатопленные гроты, расположенные на западной оконечности п-ва Тарханкут: «Любви», «Чуча» и «Крокодил» и подводная пещера «Тарзанка» в районе урочища Атлеш. В работе использована общепринятая классификация пещер, в том числе и морских.

В зависимости от происхождения морские пещеры разделяют на карстовые (коррозионные), куда относятся все изученные нами объекты, эмбразионные (волноприбойные ниши), которыми изобилует Крымский полуостров, поствулканические и др. Пещеры могут быть непосредственно связаны с морем (истинно морские), либо изолированы от него толщей грунта, через которую сказывается влияние приливно-отливных течений (анхиалинных). Они могут быть промываемыми и застойными, с морской (грот «Чуча», «Крокодил», пещера «Тарзанка») или опресненной водой (грот «Любви»), полностью или частично затемненными. Объединяет все морские пещеры одна особенность – дефицит органического вещества. Фито-, зоопланктон и взвешенные в воде частицы детрита (сестон) заносятся извне волновыми и приливно-отливными течениями. Более грубые частицы растительного и животного происхождения попадают в пещеры во время штормов или с суши через выходы, если они есть. У боковых и верхних входов в пещеру, куда проникает солнечный свет, развиваются первичные продуценты [12].

Грот «Крокодил» расположен в 1,5 км восточнее урочища Атлеш, имеет площадь 432,2 м$^2$, протяженность – 52,0 м, объем 1562,0 м$^3$, хорошо

защищен от воздействия волн. Дно состоит из цельных ракушняков и обломочных материалов. Только в нескольких местах обнаружены мелкозернистые грунты, в которых были собраны мейобентосные пробы. Грот «Чуча» имеет протяженность 116,0 м и объем 13000 м$^3$. Грот представляет собой сквозной туннель с 36 метровым тупиковым, всегда темным ответвлением. Глубины достигают 4 м, а высота сводов над водой до 7,5 м. Наибольшая ширина пещеры 9,0 м. Дно покрыто галькой с песчаными прогалинами. Слепое ответвление заполнено мелкозернистым песком, местами с наилком из органических остатков.

Грот «Любви» имеет протяженность 93,0 м, объем 4454,0 м$^3$ и площадь 432,2 м$^2$. На входе глубина воды 4,0 м, в средней части — 1,5–1,8 м, а самая дальняя точка заканчивается галечным участком выше уреза воды шириной 1–2 м. В самой дальней точке грота — выход опресненного источника (соленость 1,3‰, pH 6,7), вода которого растекаясь по поверхности образует гало- и термоклин. Во время штормов происходит сильное перемешивание и водная толща приобретает пониженную соленость. В грот практически во все его участки проникает рассеянный свет, поэтому стены грота обильно покрыты пленками различных видов микроскопических водорослей.

Подводная пещера «Тарзанка» имеет некоторые отличия от полузатопленных гротов. С полным описанием пещеры и макрофауны, обитающей в её полостях, можно ознакомиться в работе [11].

Качественные пробы макрозообентоса собирали с помощью небольшого сачка, водолазного ножа и скребка. На берегу материал фиксировался 10% раствором формалина. Количественные пробы мейобентоса отбирали пробоотборником площадью 10х10 см. Затем промывали через систему бентосных сит. Для улавливания мейобентоса к нижнему ситу подкладывали сито с размером ячеи 100–120 мкм. Далее пробы фиксировали 4% формалином, окрашивали красителем «Бенгальский розовый». В лабораторных условиях пробу просматривали в камере Богорова под бинокуляром. Количественному учету подвергались все группы мейобентоса. Пересчет количества организмов делали на всю пробу. Для достижения максимальной уловистости видов сачком с мельничным газом № 72 производился отлов животных во время взмучивания донного грунта. Всего было собрано 36 проб. Обработку проб проводили по стандартной методике [3, 17].

Сходство фаун анализировалось по коэффициенту общности видов Жаккара–Алёхина [13].

**Результаты и их обсуждение**

Макрозообентос. В исследуемом районе было выявлено 30 таксонов: губки (до вида не определялись), червей — 15, моллюсков — 5, ракообразных —7 и оболочников — 2 таксона (табл. 1).

Таблица 1

**Таксономический состав макрозообентоса морских гротов и пещер западного Крыма**

| Таксон | Грот «Любви» | Грот «Чуча» | Грот «Крокодил» | Пещера «Тарзанка» | Встреча-емость: P (%) |
|---|---|---|---|---|---|
| **Spongia** | | | | | |
| Spongia g. sp. | + | + | + | + | 100 |
| **Vermes** | | | | | |
| Turbellaria g. sp. | – | – | + | – | 25 |
| Nemertini g. sp. | – | – | + | – | 25 |
| *Genetyllis tuberculata* (Bobretzky, 1868) | – | – | – | + | 25 |
| *Eumida sanguinea* (Oersted, 1843) | – | + | – | – | 25 |
| *Pterocirrus macroceros* (Grube, 1860) | – | + | – | – | 25 |
| *Harmothoe reticulata* (Claparede, 1879) | – | + | – | – | 25 |
| *Typosyllis variegata* (Grube, 1860) | – | + | + | – | 50 |
| *Typosyllis hyalina* (Grube, 1863) | – | + | – | + | 50 |
| *Nereis rava* Ehlers, 1868 | – | + | – | + | 50 |
| *Platynereis dumerilii* (Audouin et M.-Edwards, 1834) | – | – | + | – | 25 |
| *Lysidice ninetta* (Audouin et M.-Edwards, 1833) | – | + | – | – | 25 |
| *Schistomeringos rudolphi* (Delle Chiaje, 1828) | – | – | + | – | 25 |
| *Amphiglena mediterranea* (Leydig, 1851) | – | + | – | – | 25 |
| *Vermiliopsis infundibulum* (Linnaeus, 1788) | + | + | – | + | 75 |
| *Pomatoceros triqueter* (Linne, 1767) | – | + | – | + | 50 |
| **Crustacea** | | | | | |
| *Athanas nitescens* Leach, 1814 | – | + | – | + | 50 |
| *Pisidia longimana* (Risso, 1815) | – | + | – | + | 50 |
| *Pilumnus hirtellus* (Linnaeus, 1758) | – | + | – | – | 25 |
| *Eurydice valkanovi* Bacesco, 1948 | + | – | – | – | 25 |
| *Naesa bidentata* (Adams, 1800) | – | – | + | – | 25 |
| *Hyale dollfusi* Chevreux, 1911 | – | + | – | + | 50 |
| *Microdeutopus damnoniensis* (Bate, 1856) | – | – | – | + | 25 |
| **Mollusca** | | | | | |
| *Gastrochaena dubia* (Pennant, 1777) | – | + | – | – | 25 |
| *Galactella lactea* (Linne, 1758) | – | + | – | – | 25 |
| *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1790) | + | + | + | + | 100 |
| *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 | – | + | + | – | 50 |
| *Petricola lithophaga* (Retzius, 1786) | – | + | – | – | 25 |
| **Tunicata** | | | | | |
| *Ascidiella aspersa* (Muller, 1776) | – | + | – | – | 25 |
| *Ciona intestinalis* (Linne, 1767) | – | + | – | – | 25 |
| Всего таксонов | 4 | 22 | 9 | 11 | – |

Частота встречаемости макрозообентоса колебалась от 25 до 100%. Максимальная встречаемость 100% отмечена у — губок и двустворчатого моллюска *M. lineatus*.

Второй по величине показатель встречаемости (75%) принадлежит полихете *V. infundibulum*. Обнаружение остальных таксонов варьировало в пределах 50–25%, причём минимальная встречаемость отмечена у 19 таксонов — (более чем у 50% всех видов). Наиболее обеднённым видовым составом отличается грот «Любви» — 4 таксона. Максимальный показатель видового обилия принадлежит гроту «Чуча» — 22 таксона.

Несмотря на относительную близость расположения гротов, показатели сходства фаун между ними невелики. Наименьшее сходство фаун отмечено между гротами «Крокодил» и пещерой «Тарзанка» — 11%. За ними следуют пары гротов «Любви» — «Чуча», «Любви» — «Крокодил» и «Чуча» — «Крокодил» — от 13 до 18%. Между гротами «Любви» и пещерой «Тарзанка» коэффициент общности видового состава достигал 25%. Максимальный показатель видового сходства принадлежал гроту «Чуча» и пещере «Тарзанка» — 38%. Следует отметить, что более удалённые друг от друга полости имеют и более высокий уровень видового сходства (табл. 2).

Таблица 2

**Сходство фаун между различными карстовыми полостями (%)**

| Полость | Грот «Любви» | Грот «Чуча» | Грот «Крокодил» | Пещера «Тарзанка» |
|---|---|---|---|---|
| Грот «Любви» | – | 13 | 18 | 25 |
| Грот «Чуча» | 13 | – | 15 | 38 |
| Грот «Крокодил» | 18 | 15 | – | 11 |
| Пещера «Тарзанка» | 25 | 38 | 11 | – |

По количеству видов заметно выделялась группа червей, имея самые высокие показатели разнообразия в гротах «Чуча», «Крокодил» и пещере «Тарзанка». Только в гроте «Любви», в котором отмечено всего четыре таксона, представители Vermes имели одинаковый показатель с остальными группами, достигавший 25% от общего разнообразия макрозообентоса. За червями по числу обнаруженных видов следовали классы ракообразных — 22,7% и моллюсков — 19,8%. Моллюски, доминирующие над ракообразными, в пещере «Тарзанка» имели невысокий процент разнообразия — 9,1%. Два вида асцидий — *A. aspersa* и *C. intestinalis* были отмечены только в гроте «Чуча», где достигли величины в 9,1% (табл. 3).

Таблица 3

**Таксономическая структура макрозообентоса по количеству таксонов**

| Систематические группы | Грот «Любви» | | Грот «Чуча» | | Грот «Крокодил» | | Пещера «Тарзанка» | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % |
| Губки | 1 | 25 | 1 | 4,5 | 1 | 11,1 | 1 | 9,1 |
| Черви | 1 | 25 | 10 | 45,5 | 5 | 55,6 | 5 | 45,5 |
| Ракообразные | 1 | 25 | 4 | 18,2 | 1 | 11,1 | 4 | 36,4 |
| Моллюски | 1 | 25 | 5 | 22,7 | 2 | 22,2 | 1 | 9,1 |
| Оболочники | 0 | 0 | 2 | 9,1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Всего | 4 | 100 | 22 | 100 | 9 | 100 | 11 | 100 |

Все таксоны макрозообентоса отнесены к четырём пищевым группировкам — детритофагам, сестонофагам, хищникам и полифагам. Наибольшее видовое обилие отмечено у группы сестонофагов — 11 таксонов, в состав которых входили губки, полихеты, двустворчатые моллюски и оболочники. Их процентный показатель изменялся в пределах 33,3–75%. За ними следовали, по усреднённым показателям детритофаги — 24,3% и хищники — 20,8%. Таксономическую основу детритофагов составляли четыре вида ракообразных — *A. nitescens*, *P. longimana*, *H. dolffusi* и *M. damnoniensis*. Из полихет в эту группу входит *S. rudolphi*.

Группа хищников была представлена в основном червями – Turbellaria, Nemertini и семью видами полихет. В неё также входил единственный представитель класса ракообразных, волосатый краб *P. hirtellus*.

Наименьшее количество таксонов (2 вида) было представлено полифагами, к которым принадлежали полихеты *N. rava* и *P. dumerilii*, показатели которых расположены в пределах 0–11,1% (табл. 4).

Мейобентос исследованных гротов и пещер был представлен основными его таксонами (Foraminifera, Nematoda, Harpacticoida, Ostracoda, Kinorhyncha, Turbellaria, Oligochaeta Polychaeta, молодь двустворчатых моллюсков, амфипод, мизид). До вида определены представители Nematoda (42 вида), Harpacticoida (15 видов), эвмейобентосные Polychaeta (8 видов) и молодь полихет макрозообентоса (псевдомейобентосные) — 12 видов, три определены до рода (табл. 5).

Таблица 4

**Трофическая структура макрозообентоса по количеству таксонов**

| Трофические группы | Грот «Любви» | | Грот «Чуча» | | Грот «Крокодил» | | Пещера «Тарзанка» | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % |
| Детритофаги | 1 | 25 | 3 | 13,6 | 2 | 22,2 | 4 | 36,4 |
| Сестонофаги | 3 | 75 | 11 | 50,0 | 3 | 33,3 | 4 | 36,4 |
| Хищники | 0 | 0 | 7 | 31,8 | 3 | 33,3 | 2 | 18,2 |
| Полифаги | 0 | 0 | 1 | 4,5 | 1 | 11,1 | 1 | 9,1 |
| Всего | 4 | 100 | 22 | 100 | 9 | 100 | 11 | 100 |

Повсеместно присутствовали нематоды, гарпактикоиды и полихеты. Остракоды были обнаружены в гроте «Крокодил» и пещере «Тарзанка». Часто встречались и турбеллярии.

Наибольшее видовое богатство нематод, гарпактикоид и полихет было отмечено в пещере «Тарзанка» (рис. 1).

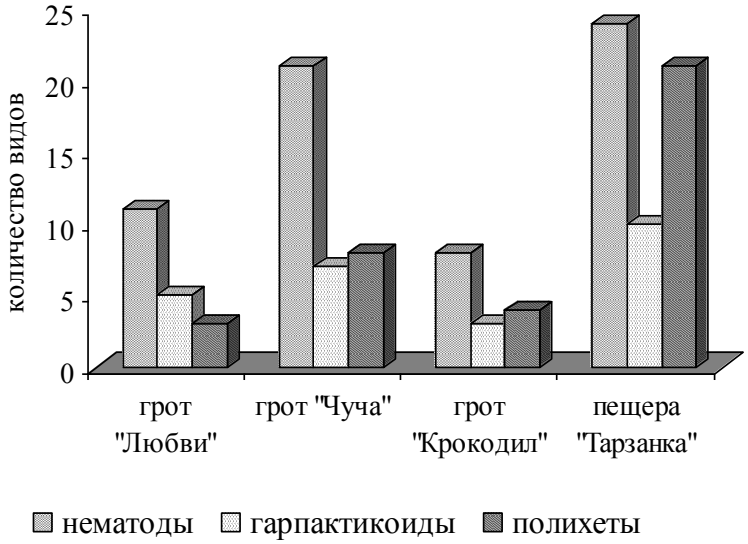



Рис. 1. Видовое богатство групп мейобентоса морских гротов и пещер западного Крыма

Таблица 5

**Видовой состав некоторых групп мейобентоса морских гротов и пещер западного Крыма**

| Таксон | Грот «Любви» | Грот «Чуча» | Грот «Крокодил» | Пещера «Тарзанка» |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| **Nematoda** | | | | |
| *Diplopeltis cirrhatus* (Eberth, 1863) | | | + | |
| *Axonolaimus setosus* Filipjev, 1918 | + | | | + |
| *Odontophora angustilaimus* (Filipjev, 1918) | + | | | |
| *Desmoscolex tenuiseta* Filipjev, 1922 | | | + | |
| *Paralinhomoeus filiformis* (Filipjev, 1918) | + | | | + |
| *Metalinhomoeus zosterae* Filipjev, 1918 | | | | + |
| *Metalinhomoeus* sp. | | + | | |
| *Terschellingia pontica* Filipjev, 1918 | | + | | |
| *Cylindrotheristus maeoticus* (Filipjev, 1922) | М | м | | м |
| *Cylindrotheristus oxycercus* (De Man, 1888) | | + | | + |
| *Cylindrotheristus* sp. | | + | | |
| *Monhystera conica* Filipjev, 1922 | + | + | | + |
| *Sphaerolaimus gracilis* De Man, 1976 | | + | | |
| *Microlaimus kaurii* Wieser, 1954 | | + | | + |
| *Desmodora pontica* Filipjev, 1922 | + | | | + |
| *Sabatieria abyssalis* Filipyev, 1918 | + | | | |
| *Sabatieria pulchra* (G. Schneider, 1906) | + | + | | + |
| *Chromadora nudicapitata* Bastian, 1865 | | + | | |
| *Chromadorella mytilicola* Filipjev, 1918 | | | | + |
| *Chromadorita demaniana* Filipjev, 1922 | | + | | |
| *Neochromadora poecilosomoides* (Filipjev, 1918) | | м | | + |
| *Spilophorella paradoxa* (De Man, 1888) | | м | | |
| *Spilophorella euxina* Filipjev, 1918 | | + | | |
| *Paracanthonchus caecus* (Bastian, 1865) | + | + | м | |
| *Halalaimus* sp. | | | | + |
| *Anticoma* sp. | | | | + |
| *Phanoderma albidum* Bastian, 1865 | | | + | |
| *Phanoderma tuberculatum* (Eberth, 1863) | | | | + |
| *Oxyonchus dubius* (Filipjev, 1918) | | | + | + |
| *Mesacanthion heterospiculum* (Sergeeva, 1974) | + | | | |
| *Enoplus littoralis* Filipjev, 1918 | | | м | + |
| *Anoplostoma viviparum* (Bastian, 1865) | | | м | |
| *Anoplostoma* sp. | | + | | |

Продолжение табл. 5

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---|---|---|---|
| *Viscosia elongat*a Filipjev, 1922 | | + | | + |
| *Viscosia minor* Filipjev, 1918 | + | м | | м |
| *Viscosia cobbi* Filipjev, 1918 | | | | м |
| *Metoncholaimus demani* (Zur Strassen, 1894) | | | | + |
| *Metoncholaimus* sp.n. | | | | + |
| *Oncholaimus brevicaudatus* Filipjev, 1918 | | + | | + |
| *Oncholaimus campylocercoides* Con et. Stekhoven, 1933 | | + | | м |
| *Oncholaimus dujardinii* De Man, 1876 | | | + | |
| *Oncholaimus* sp.n. | | + | | |
| **Polychaeta** | | | | |
| Phyllodocidae g. sp.* | + | | | + |
| *Nephtys hombergii* Savigny, 1818* | | | | + |
| *Pholoe synophthalmica* Claparède, 1868* | | | | + |
| Nereidae g. sp. * | | + | | + |
| *Syllides longocirrata* Oerstéd, 1845 | | | | + |
| *Brania clavata* (Claparède, 1863) | | + | + | + |
| *Sphaerosyllis hystrix* Claparède, 1863 | + | + | + | + |
| Syllidae g. sp. * | | + | | + |
| *Microphthalmus sczelkowii* Metschnikow, 1865 | | | | + |
| *Microphthalmus fragilis,* Bobretzky, 1870* | | | | + |
| *Microphthalmus similis* Bobretzky, 1870* | | | | + |
| *Dorvillea rubrovittata* (Grube, 1855)* | | | | + |
| *Schistomeringos rudolphi* (Delle Chiaje,1828)* | | | | + |
| *Protodorvillea kefersteini* (McIntosh, 1869)* | | | | + |
| *Nerilla antennata* O. Schmidt, 1848 | | | + | + |
| *Polygordius neapolitanus* Fraipont var. *ponticus* Salensky, 1882 | | | | + |
| *Protodrilus flavocapitatus* (Uljanin, 1877) | | | | + |
| *Pseudomalacoceros tridentata* (Southern, 1914)* | | + | | |
| *Spio filicornis* (Müller, 1776)* | | | | + |
| *Prionospio cirrifera* Wiren, 1883* | + | + | + | + |
| *Aricidea claudiae* Laubier, 1967* | | + | | |
| *Capitella capitata capitata* (Fabricius, 1780)* | | + | | + |
| *Janua pagenstecheri* (Quatrefages, 1865) | | | | + |
| **Harpacticoida** | | | | |
| *Ameira divagans a*f. p*ontica* Nicholls, 1939a | | | | + |
| *Ameira parvula* (Claus, 1866) | + | + | | + |
| *Filexilia brevipes* (Kunz, 1954) | | | | + |
| *Canuella* sp. | + | + | | + |
| *Enhydrosoma caeni* Raibaut, 1965 | + | + | + | |
| *Enhydrosoma propinquum* (Brady, 1880) | | | + | |
| *Ectinosoma melaniceps* Boeck, 1865 | + | + | | + |
| *Halectinosoma curticorne* (Boeck, 1873) | | + | | |
| Harpacticus genus | | | | + |
| *Bulbamphiascus imus* (Brady, 1872) | | | + | |
| *Haloschizopera pauciseta* Por, 1959a | | + | | |

+ — присутствие вида, м — массовый вид, * — псевдомейобентосные виды

Свободноживущие нематоды, обнаруженные в гротах и пещере, относятся к 6 отрядам, 18 семействам и 29 родам. По числу видов (18) доминировал отряд Enoplida. Из них преобладали по встречаемости и по количественным показателям виды: *V. minor, V. cobbi* и *On. campylocercoides.* По 9 представителей было из отряда Monhysterida с доминированием по численности *N. poecilosomoides* и отряда Chromadorida с доминированием по численности и встречаемости *C. maeoticus.* Остальные отряды были представлены 1–3 видами.

В мейобентосе песчаного дна грота «Любви» обнаружены нематоды (11 видов, из которых массовый — *C. maeoticus*), гарпактикоиды (6 видов), остракоды, киноринхи, полихеты (1 эвмейобентосный и 5 псевдомейобентосных видов), турбеллярии, молодь амфипод и представитель макрозообентоса *E. valkanovi*, который ранее указывался только для побережья Болгарии. Наибольшее количество особей было отмечено у входа в грот – 380 экз./50 см$^3$ в пробе, минимальное — в затененной части пещеры в очень мелком песке, где из представителей мейобентоса были отмечены гарпактикоиды, остракоды и полихеты по 20 экз./50 см$^3$.

В песчаном грунте грота «Чуча» было отобрано три пробы: одна у входа и две в темном слепом ответвлении. Необходимо отметить, что у входа грота мейобентос был беден как в качественном, так и в количественном отношениях. Значительного развития получали здесь лишь нематоды, которые были представлены 10 видами и 13-ю — в слепом ответвлении. У входа в пещеру по численности значительно преобладали представители вида *C. maeoticus* и *V. minor. N. poecilosomoides* доминировал у входа в слепое ответвление, а *V. minor* был массовым для обоих участков. Обнаружено 4 вида гарпактикоид и 6 видов молодых особей макрозообентосных полихет.

В теневой части грота «Крокодил» на песчаном грунте были обнаружены нематоды, гарпактикоиды, остракоды, полихеты, галакариды, молодь двустворчатых моллюсков и анизопод (*L. savignyi*). Среди небольшого разнообразия нематод (8 видов) доминировал по численности *E. littoralis,* а также *A. viviparum* и *P. caecus.*

В пещере «Тарзанка» мейобентос представлен наибольшим числом таксонов: нематоды (24 вида), гарпактикоиды (7 видов, большая часть из которых была обнаружена в пяти метрах от входа), остракоды, киноринхи, галакариды, турбеллярии, олигохеты, полихеты (4 эвмейобентосных и 7 псевдомейобентосных видов), молодь двустворчатых моллюсков, много молоди мизид (*Hemimysis lamornae pontica*), кумовые раки (*Cumella*

*limicola*). Среди нематод массовыми были *V. cobbi*, *On. campylocercoides* и *C. maeoticus*. У входа в прибойной зоне преобладали нематоды (8 видов), среди которых массовыми были *On. campylocercoides* и *C. maeoticus*. Гарпактикоиды были представлены 4 видами. На участке, расположенном у входа в пещеру, обнаружено самое высокое среди остальных гротов разнообразие мейобентосных полихет (18 видов), среди которых восемь видов относились к постоянному компоненту мейобентоса (эвмейобентос) и 10 — к представителям псевдомейобентоса. На прибойной стороне, в темной части пещеры отмечены молодь мизид *H. lamornae pontica*, молодь двустворчатых моллюсков, турбеллярии и водные клещи. На входе в пещеру и на расстоянии 5 м вглубь неё численность организмов мейобентоса составляла 800 экз. и 640 экз. в пробе. По мере удаления от входа разнообразие и численность мейобентоса падала. Здесь в основном присутствовали полихеты, турбеллярии, гарпактикоиды и в большом количестве молодь мизид. На глубине 5 метров, в зоне, куда не поступает свет и постоянно темно, обнаружены в незначительном количестве нематоды, полихеты, турбеллярии, галакариды и молодь макрозообентоса – *Nannastacus euxinicus* из Cumacea и из изопод Cynathia (*Elaphagnathia*) *bacescoi* nom. nov.

**Заключение**

В последнее время все чаще говорят не о пещерной морской фауне, а о так называемой скрытой фауне морских убежищ, которая кроме стигобионтов (обитателей пещерных водоемов, в том числе и грунтовых вод) включает животных, населяющих глубокие расщелины, скрытые от внешнего взора пространства, образуемые скальными навесами и коралловыми рифами [5].

Влияние количества поступающего органического вещества на состав фауны и структуру сообществ легко проследить на примере морской пещеры с одним входом со стороны моря. В такой пещере в классическом варианте можно выделить три основных типа сообществ сестонофагов. Участки дна и стен вблизи входа заняты сообществами «полутемной пещеры», разнородными по трофической структуре и видовому составу, среди которых довольно много обитателей открытого моря. Более удаленные от входа участки твердого субстрата населены сообществами «темной пещеры» с доминированием пассивных сестонофагов, например гидроидов. Эти сообщества существуют в основном за счет принесенных течениями взвешенных органических частиц. В конце пещеры с очень

слабой динамикой воды и недостатком органики обитают угнетенные сообщества, в которых преобладают активные фильтраторы, сами создающие ток воды, например губки и серпулидные полихеты.

Фаунистические исследования прибрежных гротов и пещер п-ова Тарханкут ещё далеки от своего завершения. Дальнейшее изучение беспозвоночных — обитателей подводных пещер Черного моря позволит выявить закономерности пространственного варьирования их фауны и ее связь с окружающими ландшафтами, зависимость структуры населения от морфологии карстовых полостей, их микроклимата, гидродинамического режима и других важнейших характеристик, установить особенности ее сезонной и, в перспективе, многолетней динамики.

**Список использованной литературы**


1. *Бирштейн Я. А.* Жизнь в пещерах: Эколого-систематический очерк / Я. А. Бирштейн // Успехи совр. биологии, 1940. — Т. 13, Вып. 3. — С. 385–402.
2. *Бирштейн Я. А.* Генезис пресноводной, пещерной и глубоководной фаун / Я. А. Бирштейн. — М.: Наука, 1985. — 247 с.
3. *Воробьева Л. В*. Мейобентос украинского шельфа Черного и Азовского морей / Л. В. Воробьева. — К.: Наук. думка, 1999. — 300 с.
4. *Дублянский В. Н.* Карстовые пещеры Украины / В. Н. Дублянский, А. А. Ломаев. — К.: Наук. Думка, 1980. — 177 с.
5. *Климчук А. Б.* Кадастр пещер: состояние и задачи / А. Б. Климчук, Г. Н. Амеличев, Е. А. Лукьяненко. — Симферополь, 2007. — 24 с.
6. *Ковтун О. А.* Новая находка в Черном море редкой креветки – *Lysmata seticaudata* (Decapoda, Natantia, Hippolytidae) / О. А. Ковтун // Вестник зоологи, 2006. — Т. 40, № 6. — С. 469.
7. *Ковтун О. А.* Новый для Черного моря вид актинии *Sagartia* sp. (Cnidaria: Anthozoa, Actiniaria, Sagartiidae) из подводных пещер западного Крыма / О. А. Ковтун // Морской экологический журнал, 2008. — Т. 7, № 4. — С. 60.
8. *Ковтун О. А.* Новые и редкие виды морских беспозвоночных животных из подводных пещер полуострова Тарханкут (Черное море, западный Крым) / О. А. Ковтун // «Спелеология и спелеостология: развитие и взаимодействие наук». — Мат. междунар.

научно-практич. конф. (16–20 ноября 2010 г., г. Набережные Челны). — 2010. — С. 311–314.

9. *Ковтун О. А.* Особенности биологии и морфологии редкой в Черном море креветки *Lysmata seticaudata* (Risso, 1816) (Decapoda, Natantia, Hippolytidae) / О. А. Ковтун, Ю. Н. Макаров // Вестник зоологии, 2008. — Т. 42, № 1. — С. 49–55.
10. *Ковтун О. А.* Особенности биологии и морфологии редкой черноморской креветки *Palaemon serratus* Pennant, 1777 (Decapoda: Caridea, Palaemonidae) из карстовых гротов и подводных пещер полуострова Тарханкут (Западный Крым) / О. А. Ковтун, Ю. Н. Макаров // Морской экологический журнал, 2011. — Т. 10, № 3. — С. 26–32.
11. *Ковтун О. А.* Морфолого-биологическая характеристика подводной пещеры «Тарзанка» / О. А. Ковтун, К. К. Пронин // Спелеология и карстология, 2011. — № 6. — С. 53–66.
12. *Миронов А. Н.* Морские пещеры и их обитатели / *А. Н. Миронов, Л. И. Москалев* // Природа. – 2003. – № 2. – С. 50–55.
13. *Песенко Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / *Ю. А. Песенко*. — М.: «Наука», 1982. — 288 с.
14. *Пронин К. К.* Морские гроты северного участка Тарханкута / *К. К. Пронин* // Спелеология и карстология, 2011. — № 6. — С. 12–24.
15. *Фауна* печер України / За ред. І. Загороднюка. — Київ, 2004. — 248 с.
16. *Harmelin J. G.* Les grottcs sous-marines obscures: un milieu extreme et un remarquable biotope refuge / *J. G. Harmelin, J. Vaceler, P. Vasseur* // Téthys, — 1985. — Vol. 11. — P. 214–229.
17. *Hulings N.* A manual for the study of meiofauna / *N. Hulings, J. Gray* // Smithsonian Contributions to Zoology, 1971. — Vol. 78. — 84 p.

*Iliffe T. M.* Anchialine cave ecology / *T. M. Iliffe* // Ecosystems of the World. Subterranean Ecosystems, 2000. — Vol. 30. — P. 59–76.

Статья поступила в редакцию 30.01.2012

**Л. В. Воробйова[1], О. О. Ковтун[2], І. І. Кулакова[1], Л. А. Гарліцька[1], А. С. Бондаренко[1], О. А. Рибалко[1]**

[1] Одеський філіал Інституту біології південних морів імені О. О. Ковалевського НАН України, Пушкінська, 37, Одеса, 65125, Україна,
тел: +38 (048) 725-13-12, e-mail: vorobyova@paco.net.

[2] Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, кафедра гідробіології і загальної екології, гідробіологічна станція, вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна, e-mail: hydrobiostation@gmail.com

## МОРСЬКІ БЕЗХРЕБЕТНІ ПІДВОДНИХ ПЕЧЕР І ПРИБЕРЕЖНИХ ГРОТІВ ПІВОСТРОВА ТАРХАНКУТ (ЗАХІДНИЙ КРИМ)

**Резюме**

Вивчено видовий склад безхребетних, що мешкають у підводних печерах і гротах напівзатоплених прибережних півострова Тарханкут (Західний Крим). Виявлено 110 таксонів, серед яких 30 – представники макрозообентосу і 80 – мейобентосу. Дана порівняльна характеристика безхребетних трьох прибережних гротів і однієї підводної печери. Різноманіття і кількісні характеристики зообентосу знижуються по мірі віддалення від входу в печеру.

**Ключові слова:** Тарханкут, безхребетні, мейобентос, підводні печери, гроти.

**L. V. Vorobyova[1], O. A. Kovtun[2], I. I. Kulakova[1], L. A. Garlitskaya[1], A. C. Bondarenko[1], A. A. Rybalko[1]**

[1] Odessa Branch A.O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas, NASU, 37, Pushkinskaya Str., Odessa, 65125, Ukraine,
e-mail: vorobyova@paco.net.

[2] Odessa National I. I. Mechnikov University
Faculty of Biology, Department of Hydrobiology and General Ecology,
2, Dvoryanskaya Str., Odessa, 65082, Ukraine,
e-mail: hydrobiostation@gmail.com

## MARINE INVERTEBRATES OF UNDERWATER CAVES AND COASTAL GROTTOES OF THE PENINSULA TARKHANKUT (WESTERN CRIMEA)

**Summary**

The species composition of invertebrate animals that live in underwater caves and waterlogged coastal grottoes of the peninsula Tarkhankut (western Crimea). There were found 110 taxa, 30 of which were the representatives of the macrozoobenthos and 80 — meiobenthos. The comparative characteristics of the invertebrate fauna of three coastal caves and one underwater caves were given. Biodiversity and quantitative characteristics of zoobenthos decreased with distance from the cave entrance.

**Key words:** Tarkhankut, invertebrates, meiobenthos, underwater caves, grottoes.

**УДК 592.(210.5) (262.5)**

**И. И. КУЛАКОВА,** к.б.н., ст. научн. сотр.
Одесский филиал Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины, ул. Пушкинская, 37, Одесса, 65125, Украина,
тел.: +38 (048) 725-13-12, e-mail: kulakovaira@list.ru

# СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИНТЕРСТИЦИАЛЬНОЙ МЕЙОФАУНЫ ПЕСЧАНЫХ ПЛЯЖЕЙ ОДЕССКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ

Приведены данные о мейофауне песчаных пляжей Одесского побережья с естественным и вновь намытым песком. Прослежена сезонная динамика численности мейофауны. Проведено сравнение количественных и качественных показателей мейофауны в пляжных песчаных наносах в современный период с данными таковых прошлых исследований.

**Ключевые слова:** Черное море, интерстициальная мейофауна, нематоды.

Интерстициальные сообщества песчаных пляжей (беспозвоночные, которые населяют межпесчиночные полости и поры) одними из первых соприкасаются с внешними воздействиями на море со стороны суши (например, дождевыми и талыми водами, различными береговыми стоками, намывом песка и т. д.) т.к. оказавшись в роли «экологической мишени», первыми реагируют на них. В этом заключается их важное значение, как объекта мониторинга и биологического индикатора реакции морских организмов на внешние воздействия [2, 4].

Основанием для проведения данных исследований послужила необходимость учета и контроля современного состояния интерстициальной мейофауны песчаных пляжей Одесского побережья. Целью работы было изучение таксономического разнообразия и особенностей развития основных групп мейофауны, а также сравнение их количественных и качественных показателей на пляжах с естественным и вновь намытым песком.

© И. И. Кулакова

**Материалы и методы исследования**

Мейофауну исследовали на двух пляжах Одесского побережья — на пляже «Лузановка» (мелкозернистый песок с примесью битой ракуши) и на пляже «Ланжерон» с вновь намытым для берегоукрепления мелким песком в сентябре 2007 г. До современного периода для этого пляжа был характерен песок среднезернистой структуры. Сбор материала на протяжении периода исследований (ноябрь, 2007 г, январь, март, май, июль, 2008 г) осуществляли в одни и те же утренние часы (8–10 часов). Пространственное распределение мейофауны изучали по уровням литорали (псевдо- и супралиторали) и в глубь песка до уровня залегания поровых вод водоносного слоя. На каждом пляже делали разрез с четырьмя точками. Первая точка всегда располагалась на заплеске (псевдолитораль). Последующие — на супралиторали. В трех — семи метрах от заплеска — первая зона (супра I), в восьми — десяти метрах от заплеска — вторая зона (супра II) и двенадцати — шестнадцати метрах — третья зона (супра III).

При отборе проб применяли металлическую поршневую трубку с диаметром входного отверстия 28 мм и длиной 50 см [2]. На псевдолиторали пробы отбирали на двух горизонтах: 0–4 (песок) и 4–10 см (песок с водой). На супралиторали — с 2-х горизонтов: первый располагался над уровнем залегания поровых вод (песок), последующий — на уровне залегания поровых вод. В каждой точке отбирали 2–3 пробы, которые при отборе соединяли. Всего отобрано 54 пробы. В лаборатории их промывали через систему бентосных сит. Для улавливания мейофауны, к нижнему ситу подкладывали капроновое мельничное сито с размером ячеи 100–120 мкм. Далее, пробы фиксировали 4% формалином, одновременно окрашивая красителем «Бенгальский розовый». Пробу просматривали в камере Богорова под бинокуляром. Количественному учету подвергались все группы мейобентоса, в дальнейшем подсчет организмов вели в 100 $см^3$ и проводили пересчет на квадратный метр. Названия видов и систематика организмов приведены по работам [6, 8–10, 11].

**Результаты и их обсуждение**

Наблюдения, проведенные на протяжении периода исследований позволили получить картину пространственного распределения основных групп мейофауны на псевдо- и супралиторали.

Так, на пляже «Лузановка» мейофауна была представлена 4 надвидовыми таксонами: Nematoda, Turbellaria, Harpacticoida и Oligochaeta. Нематоды были доминирующим компонентом интерстициальной мейофауны, составляя в среднем 80–90% встречаемости. Плотность нематод в псевдолиторали была высокой и варьировала в слое песка от 300 до 123200 экз.·м$^{-2}$ и в слое песка с водой – от 150 до 357280 экз.·м$^{-2}$, составив в среднем для этой зоны 66470 ± 35392 экз.·м$^{-2}$. По мере удаления от псевдолиторали, доля нематод в общей плотности мейофауны снижается. В супралиторали средняя плотность нематод составила 6984 ± 4809,1 экз.·м$^{-2}$ в первой зоне; 2174 ± 1387,5 экз. м$^{-2}$ во второй зоне и 676 ± 400 экз. м$^{-2}$ в третьей зоне. Субдоминантной группой по встречаемости и плотности поселений были олигохеты, составив в среднем 40–50% встречаемости. Плотность олигохет в псевдолиторали варьировала в слое песка от 0 до 2464 экз. м$^{-2}$ и в слое песка с водой – от 0 до 8316 экз. м$^{-2}$. Средняя плотность олигохет на псевдолиторали составила 2587 ± 981 экз. м$^{-2}$. В супралиторали они были зафиксированы с меньшей плотностью, составив в среднем от 757 ± 603 экз. м$^{-2}$ и 780 ± 701 экз. м$^{-2}$ в первой и второй зоне соответственно, до 252 ± 120 экз. м$^{-2}$ – в третьей зоне. Гарпактикоиды со встречаемостью 15–25% доминировали по плотности в псевдолиторали, составив в среднем 8033 ± 7230 экз. м$^{-2}$. В супралиторали они были отмечены в незначительном количестве в первой зоне, составив в среднем 308 ± 195 экз. м$^{-2}$. В остальных зонах гарпактикоиды были обнаружены в единичных экземплярах. Турбеллярии составили, в среднем 20–25% встречаемости среди представителей интерстициальной мейофауны. Наибольшие количественные показатели турбеллярий были отмечены также в псевдолиторали, особенно в нижнем слое песка с водой, где их плотность варьировала в диапазоне 0–30880 экз. м$^{-2}$. Средняя плотность турбеллярий на псевдолиторали составила 3217 ± 3076 экз. м$^{-2}$. В супралиторали турбеллярии присутствовали только в первых двух зонах и их средняя плотность составила лишь 56 ± 37 экз.·м$^{-2}$ и 45 ± 26 экз.·м$^{-2}$ соответственно.

На пляже «Ланжерон» мейофауна была представлена 5 надвидовыми таксонами: Nematoda, Harpacticoida, Turbellaria, Oligochaeta и Polychaeta. Нематоды были так же, как и на предыдущем пляже, доминирующим компонентом интерстициальной мейофауны, составляя в среднем 55–80% встречаемости. Их количественные показатели также имели наибольшие значения (70,1% от общей плотности мейофауны).

Плотность нематод в псевдолиторали варьировала в слое песка от 300 до 30800 экз. м$^{-2}$ и в слое песка с водой от 0 до 107450 экз. м$^{-2}$, составив в среднем для этой зоны 16388 ± 11848 экз. м$^{-2}$. По мере удаления от псевдолиторали, доля нематод в общей плотности мейофауны снижалась. В супралиторали средняя плотность нематод составила 2370 ± 1269 экз. м$^{-2}$ в первой зоне; во второй зоне 1520 ± 755 экз. м$^{-2}$ и 1126 ± 426 экз. м$^{-2}$ в третьей зоне. Субдоминантной группой среди представителей интерстициальной мейофауны по встречаемости, составив в среднем 30–35%, были гарпактикоиды. В зоне заплеска они были найдены только в нижнем слое песка с водой. Их плотность варьировала от 0 до 11500 экз. м$^{-2}$, составив в среднем 1320 ± 879 экз. м$^{-2}$. В супралиторали гарпактикоиды были отмечены во второй и третьей зоне в слое песка с водой на глубине 60–90 см (на уровне залегания поровых вод). Их плотность варьировала от 0 до 51680 экз. м$^{-2}$ составив в среднем 6400 ± 2694 экз. м$^{-2}$. Турбеллярии на псевдолиторали отмечались лишь в нижнем слое песка с водой с незначительной плотностью от 400 до 6000 экз.·м$^{-2}$, составив в среднем для этой зоны 1054 ± 667 экз. м$^{-2}$. В зоне супралиторали турбеллярии обнаружены не были. Плотность олигохет в псевдолиторали варьировала от 0 до 6500 экз. м$^{-2}$. Средняя плотность их составила 1146 ± 658 экз. м$^{-2}$. В супралиторали они были зафиксированы с большей плотностью в первой зоне, составив в среднем от 4960 ± 1613 экз. м$^{-2}$. Полигохеты были обнаружены только в супралиторали в незначительном количестве. Средняя плотность их составила 354 ± 214 экз. м$^{-2}$.

Таким образом, мейофауна концентрируется в основном в зоне заплеска. В этой зоне наблюдается максимальная плотность организмов, причем на пляже «Лузановка» плотность мейофауны была зафиксирована почти в 4 раза выше таковой, чем на пляже «Ланжерон». На супралиторали, с удалением от зоны заплеска, количественные показатели мейофауны снижаются (рис. 1).

Динамика плотности мейофауны характеризуется значительными их колебаниями в различные месяцы года. Так, она колеблется, в среднем, от 346 ± 88 экз. м$^{-2}$ до 84826 ± 53682 экз. м$^{-2}$ на пляже «Лузановка» и от 136 ± 101 экз. м$^{-2}$ до 20356 ± 15165 экз. м$^{-2}$ на пляже «Ланжерон». Минимальные показатели плотности организмов приходятся на зимний период. С прогревом песка, уже начиная с марта месяца, наблюдается возрастание разнообразие и плотность организмов. Максимальных значений мейофауна достигала в летний период.

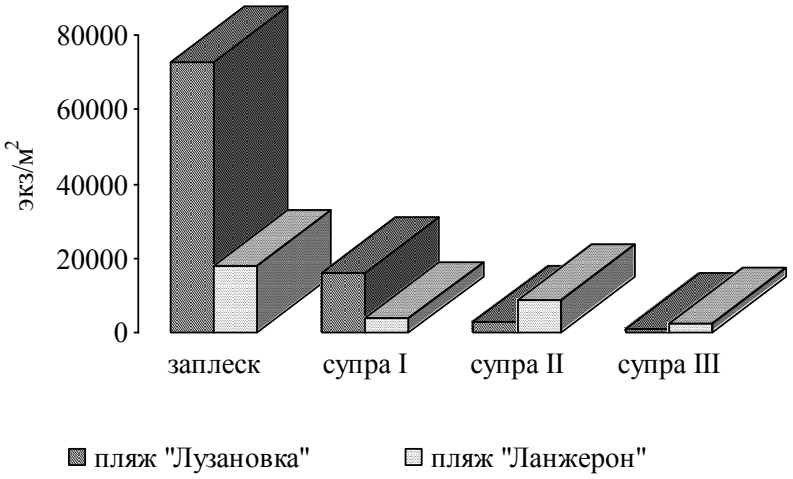



Рис. 1. Динамика средней плотности мейофауны в разных зонах пляжей

Большое внимание многих исследователей посвящено изучению зависимости фаунистического состава и количественного распределения мейофауны от гранулометрического состава грунта. Не сам размер частиц песка лимитирует распределение животных, а интерстициальное пространство, содержащее определенное количество поровой воды с растворенными в ней минеральными и органическими веществами. Разнообразная в видовом отношении и обильная по численности мейофауна развивается там, где интерстициальное пространство между песчинками достаточно велико, песок хорошо аэрируется и промывается морской водой [3, 9, 12].

Исследования, проведенные ранее на пляжах Одесского побережья, также указывали на то, что наиболее разнообразная мейофауна крупнозернистых песков и представлена большим числом групп и наибольшими количественными показателями, тогда как для мелкозернистых песков характерна обедненная в качественном и количественном отношении мейофауна [1, 2, 5].

Сравнивая состояние интерстициальной мейофауны исследуемых пляжей по количественным и качественным показателям с данными летнего периода 1980 г, необходимо отметить, что показатели численности мейофауны на исследуемых пляжах в современный период были не вы-

сокими (рис. 2). Так, на пляже «Лузановка» количественные показатели были схожи с состоянием фауны, характерной для пляжей с мелкозернистым песком. На пляже «Ланжерон» в этот период (2007–2008 гг.) показатели плотности мейофауны на заплеске оказались на два порядка ниже, чем на других пляжах с мелкозернистым песком рассматриваемых периодов, а в супралиторали и вовсе мейофауна отсутствовала.

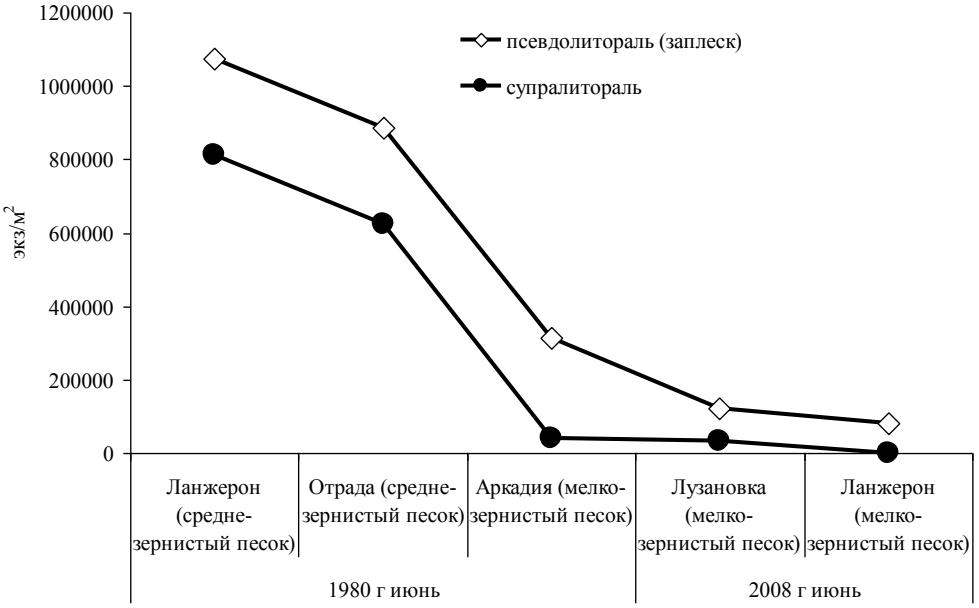



Рис. 2. Динамика средней численности мейофауны в летний период в различные годы

Отмечено также и обеднение видового состава нематод на исследуемых пляжах. В данный период исследований было зафиксировано 19 видов нематод (*Tershellingia longicaudata* De Man, 1907; *Monhystera conica* Filipjev, 1922; *M. longicapitata* Filipjev, 1922; *Monhystera* sp.; *Theristus latissimus* Filipjev, 1922; *Theristus* sp.; *Mesotheristus setosus* (Butschli, 1874); *Chromadora nudicapitata* Bastian, 1865; *Paracanthonchus caecus* (Bastian, 1865); *Cobbionema acrocerca* Filipjev, 1922; *Anticoma acuminata* (Eberth, 1863); *Phanoderma albidum* Bastian 1865; *Enoploides brevis*

Filipjev, 1918; *Enoplus maeioticus* Filipjev, 1916; *E. littoralis* Filipjev, 1918; *Oncholaimus dujardinii* De Man, 1876; *O. campylocercoides* De Coninck end Stekhoven, 1933; *Viscosia minor* Filipjev, 1918; *Bathylaimus* sp.), тогда как ранее для песчаных пляжей со средне- и мелкозернистой структурой песка указывалось 27 видов [2].

На пляже «Лузановка» зафиксировано 13 видов нематод, преобладали по встречаемости и численности виды отряда Enoplida: *E. littoralis*, *O. campilocercoides*, характеризующиеся крупными размерами. Они были отмечены на заплеске и в нижних горизонтах супралиторали. Субдоминантные по численности виды — *C. acrocerca, M. filiformis, E. maeoticus.* В зоне супралиторали преобладали виды отряда Monhysterida: *M. conica, M. longicapitata*.

На пляже «Ланжерон» зафиксировано лишь 5 видов нематод. Доминировали по встречаемости *M. conica, Ch. nudicapitata, Theristus* sp. и они были обнаружены в основном на заплеске.

**Заключение**

Наблюдения, проведенные на протяжении 2007–2008 гг. позволили получить современную картину пространственного распределения основных групп мейофауны на псевдо- и супралиторали пляжей Одесского побережья.

Количественные показатели мейофауны на исследуемых пляжах неоднородны и находятся в зависимости, как от структуры пляжных наносов, так и от степени удаленности их обитания от линии уреза воды в сторону берега.

Берегоукрепительные работы, сопровождающиеся намывом на пляжи песка мелкозернистой структуры, привели к обеднению интерстициальной мейофауны, как в качественном, так и в количественном отношении на пляже «Ланжерон».

**Список использованой литературы**

1. *Воробьева Л. В*. Изучение интерстициальной мейофауны / Л. В. Воробьева // Биология моря. — Киев, 1977б. — Вып. 43. — С. 64–67.
2. *Воробьева Л. В*. Интерстициальная мейофауна песчаных пляжей Черного моря / Л. В. Воробьева, Ю. П. Зайцев, И. И. Кулакова. — Киев: Наук. думка, 1992. — 144 с.

3. *Гальцова В. В.* Свободноживущие нематоды как компонент мейобентоса губы Чупа Белого моря / В. В. Гальцова // Нематоды и их роль в мейобентосе. — Л.: Наука, 1976. — С. 165–270.
4. *Зайцев Ю. П.* Контуробионты — основная «экологическая мишень» в морской экосистеме / Ю. П. Зайцев // 3-й съезд сов. Океанологов: тез. докл. — Л.: Гидрометеоиздат, 1987. — С. 11–13.
5. *Кулакова И. И.* Видовое разнообразие и количественные характеристики интерстициальной мейофауны как показатель качества биотопа / И. И. Кулакова, Л. В. Воробьева // Тез. доп. І з'їзду Гідроекологічного товариства України (Київ, 16–19 лист. 1993 р.) – Київ: Інститут гідробіології АН України. — 1994. — С. 12.
6. *Платонова Т. А*. Класс круглые черви — Nematoda / Т. А. Платонова // Определитель фауны Черного и Азовского морей. — Киев: Наук. думка, 1968. — Т. 1. — С. 111–183.
7. *Филипьев И. Н.* Свободноживущие морские нематоды окресностей Севастополя / И. Н. Филипьев // Труды Особой зоол. лаб. и Севастопол. биол. ст. Рос. АН. Сер. 2. — Пг., 1918 — 1921. — № 4, Вып. 1/2. – 614 с.
8. Darwin Nematode Electronic Key Plymouth Marine Laboratory http://web.pml.ac.uk/nematode/WebHelp/Nemkey.htm
9. *Delamare-Deboutteville C*. Biologie des eaux souterranes littorales et continentales / C. Delamare-Deboutteville. — Paris, 1960. — 740 p.
10. *De Ley P.* Systematic position and phylogeny / P. De Ley, M. Blaxter // The Biology of Nematodes / D. Lee (ed.). — Harwood Academic Publihers, Reading., 2002. — P. 1–30.
11. *Gerlach S. A.* The Bremerhaven Checklist of Aquatic Nematodes. A Catalogue of Nematoda Adenophorea Excluding the Dorylaimida / S. A. Gerlach, F. Reimann // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven — Suppl. 4, Heft 1, 2. — Bremen, 1973. — 736 p.
12. *Swedmark B*. The interstitial fauna of the marine sand / B. Swedmark // Biol. Rev. — 1964. — Vol. 39, № 1. — P. 139–151.

Статья поступила в редакцию 7.02.2012

**І. І. Кулакова**
Одеський філіал Інституту біології південних морів імені О. О. Ковалевського НАН України
вул. Пушкінська, 37, Одеса, 65125, Україна, e-mail: kulakovaira@list.ru

## СУЧАСНИЙ СТАН ІНТЕРСТИЦІАЛЬНОЇ МЕЙОФАУНИ ПІЩАНИХ ПЛЯЖІВ ОДЕСЬКОГО УЗБЕРЕЖЖЯ

**Резюме**

Наведено дані про мейофауну піщаних пляжів Одеського узбережжя з природним і знову намитим піском. Простежено сезонна динаміка чисельності мейофауни. Проведено порівняння кількісних та якісних показників мейофауни в пляжних піщаних наносах в сучасний період з даними таких минулих досліджень.

**Ключові слова**: Чорне море, інтерстиціальна мейофауна, нематоди.

**I. I. Kulakova**
Odessa Branch A. O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas, NASU,
37, Pushkinskaya Str., Odessa, 65125, Ukraine, e-mail: kulakovaira@list.ru

## CONTEMPORARY STATE OF THE INTERSTITIAL MEIOFAUNA OF SANDY BEACHES OF THE ODESSA COAST

**Summary**

The data on meiofauna of sandy beaches of the Odessa coast of with natural and re-inwashed sand are presented. The seasonal dynamics of meiofauna was investigated. The comparison of quantitative and qualitative indicators of meiofauna in the beach sand deposits in the modern period with the previous studies data was conducted.

**Key words:** the Black Sea, interstitial meiofauna, nematodes.

# ЗООЛОГІЯ

**УДК 595.4 (477.74)**

**О. Ф. ДЕЛИ**, ассистент
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова, кафедра зоологии,
пер. Шампанский, 2, Одесса, 65058, Украина

# АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ПАУКОВ (ARANEAE) НИЖНЕГО ПРИДУНАВЬЯ УКРАИНЫ

На территории Нижнего Придунавья обнаружено 206 видов пауков, входящих в состав 26 семейств. Впервые для исследуемого региона указано 169 видов пауков. Наибольшая видовая насыщенность характерна для семейств: Araneidae, Gnaphosidae, Linyphiidae, Lycosidae, Philodromidae, Salticidae, Theridiidae, Thomisidae.
**Ключевые слова**: пауки, список видов, Нижнее Придунавье, Украина.

В мире в настоящее время известно около 42000 видов пауков. Они широко представлены в биоценозах и могут быть использованы для экологического мониторинга, регуляции численности насекомых. В то же время пауки сами служат пищей различным животным. Учитывая значительную роль пауков в экосистемах и их слабую изученность в регионе, актуальным является изучение их видового состава и распределения.

Первым сообщением в истории изучения пауков региона является работа Eichwald E. [11], в которой говорится о находке паука *Argiopa lobata* (Pallas, 1772). Фрагментарная информация о видовом составе пауков региона встречается в публикациях: Thorell T. [22], Перелешиной В. И. [10], Волянской В. А. [1], Поліщука В. В. [11], Микитюка В. Ф. [4, 5, 6, 7]. К сожалению, обобщающие сводки о видовом составе пауков Нижнего Придунавья отсутствуют. Поэтому целью работы было выявить видовой состав пауков Нижнего Придунавья.

**Материалы и методы исследований**

Материалом для работы послужили фаунистические сборы, проведенные в 2007–2010 гг. в Нижнем Придунавье: Арцизский район (г. Арциз, с. Павловка), Болградский район (г. Болград, с. Виноградовка,

© О. Ф. Дели

с. Криничное), Измаильский район (с. Богатое, с. Броска, г. Измаил, с. Каменка, с. Кислица, с. Новая Некрасовка, с. Першотравневе, с. Старая Некрасовка, с. Суворово, с. Утконосовка), Килийский район (с. Васильевка, г. Вилково, г. Килия, с. Новоселовка, с. Приморское, с. Старые Трояны), Ренийский район (с. Нагорное, г. Рени, с. Орловка, с. Котловина, с. Новосельское), Татарбунарский район (г. Татарбунары, с. Новомихайловка, с. Спасское, с. Струмок).

Учеты пауков проводили с помощью ловушек Барбера и кошения энтомологическим сачком. Всего собрано около 16000 экземпляров пауков в агроценозах, лесополосах и непосредственно на берегах водоемов. Для установления видовой принадлежности пауков использовали определители [12, 15, 18, 21] и другие научные публикации [2, 3, 8, 9, 13, 16, 17, 19]. Идентификацию проводили по соматическим признакам (до рода) и строению копулятивных органов самцов и самок (до вида). Руководствовались номенклатурой, разработанной Платником [20].

**Результаты исследований и их обсуждение**

В Нижнем Придунавье обнаружено 206 видов из отряда Aranei, принадлежащих к 26 семействам. Наибольшим количеством видов представлены восемь семейств фауны пауков региона: Araneidae, Gnaphosidae, Linyphiidae, Lycosidae, Philodromidae, Salticidae, Theridiidae, Thomisidae (табл. 1), которые включают 71,3% видов. Для девяти семейств отмечено только по одному виду (Atypidae, Cybaeidae, Eresidae, Mimetidae, Scytodidae, Hahniidae, Titanoecidae, Zodaridae, Uloboridae).

Ниже приводим список видов пауков района исследования. Виды, ранее зарегистрированные другими исследователями, обозначены **(*)** с указанием источников. Семейства представлены в алфавитном порядке.

**Agelenidae C. L. Koch, 1837**: *Allagelena gracilens* (C. L. Koch, 1841), *A. labyrinthica* (Clerck, 1757) **(*)** [4], *A. orientalis* C. L. Koch, 1837, *Tegenaria agrestis* (Walkenaer, 1802), *T. domestica* (Clerck, 1757).

Таблица 1

**Фаунистический спектр семейств пауков Нижнего Придунавья**

| Семейство | Количество, абсол. | | Доля видов, % |
|---|---|---|---|
| | родов | видов | |
| Agelenidae | 3 | 5 | 2,4 |
| Araneidae | 13 | 26 | 12,6 |
| Atypidae | 1 | 1 | 0,4 |
| Clubionidae | 1 | 3 | 1,1 |
| Cybaeidae | 1 | 1 | 0,4 |
| Dictynidae | 2 | 5 | 2,4 |
| Dysderidae | 2 | 4 | 1,9 |
| Eresidae | 1 | 1 | 0,4 |
| Gnaphosidae | 8 | 18 | 8,7 |
| Hahniidae | 1 | 1 | 0,4 |
| Linyphiidae | 21 | 28 | 13,5 |
| Lycosidae | 8 | 33 | 16 |
| Mimetidae | 1 | 1 | 0,4 |
| Miturgidae | 1 | 3 | 1,1 |
| Oxyopidae | 1 | 2 | 0,8 |
| Philodromidae | 3 | 10 | 4,8 |
| Pholcidae | 1 | 2 | 0,8 |
| Pisauridae | 2 | 3 | 1,1 |
| Salticidae | 11 | 23 | 11 |
| Scytodidae | 1 | 1 | 0,4 |
| Tetragnathidae | 2 | 6 | 2,9 |
| Theridiidae | 9 | 14 | 6,7 |
| Thomisidae | 7 | 17 | 8,3 |
| Titanoecidae | 1 | 1 | 0,4 |
| Uloboridae | 1 | 1 | 0,4 |
| Zodaridae | 1 | 1 | 0,4 |
| Всего | **103** | **206** | **100** |

**Araneidae Simon, 1895**: *Aculepeira ceropegia* (Walckenaer, 1802), *Agalenatea redii* (Scopoli, 1763), *Araneus angulatus* Clerck, 1757 **(*)** [7], *A. diadematus* Clerck, 1758 **(*)** [7], *A. grossus* (C. L. Koch, 1844) **(*)** [22], *A. quadratus* Clerck, 1757, *A. triguttatus* Fabricius, 1775, *Araneus sp*., *Araniella cucurbitina* (Clerck, 1757) **(*)** [6, 7], *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772) **(*)** [7], *A. lobata* (Pallas, 1772) **(*)** [14, 22], *Cyclosa conica* (Pallas, 1772) **(*)** [7], *C. oculata* (Walcenaer, 1802), *Gibbaranea bituberculata* (Walckenaer, 1802), *Hypsosinga heri* (Hahn, 1836), *H. pygmaea* (Sundevall, 1831) **(*)** [6, 7], *Larinioides cornutus* (Clerck, 1757), *L. folium* (Schrank, 1803) **(*)** [7], *L. ixobolus* (Thorell, 1873), *Mangora acalypha* (Walckenaer, 1802) **(*)** [22], *Neoscona adianta* (Walckenaer, 1802), *Nuctenea umbratica* (Clerck, 1757) **(*)** [22], *Singa hamata* (Clerck, 1757), *S. nitidula* C. L. Koch, 1844, *Zilla sp*.

**Atypidae Thorell, 1870**: *Atypus muralis* Bertkau, 1890.

**Clubionidae Wagner, 1887**: *Clubiona juvenis* Simon, 1878, *C. pallidula* (Clerck, 1757), *C. phragmitis* C. L. Koch, 1843.

**Cybaeidae Banks, 1892:** *Argyroneta aguatica* (Clerck, 1757) **(*)** [11].

**Dictynidae O. Pickard-Cambridge, 1871**: *Dictyna arundinacea* (Linnaeus, 1758) **(*)** [10], *D. latens* (Fabricus, 1775) **(*)** [22], *D. uncinata* Thorell, 1856, *D. civica* (Lucas, 1850), *Nigma walckenaeri* (Roewer, 1951).

**Dysderidae C. L. Koch, 1837**: *Dysdera crocata* C. L. Koch, 1838, *D. lata* Reuss, 1834, *D. hungarica* Kulczynski, 1897.

**Eresidae C. L. Koch, 1850**: *Eresus cinnaberinus* (Olivier, 1787).

**Gnaphosidae Pocock, 1898**: *Aphantaulax cincta* (L. Koch, 1866), *Drassodes lapidosus* (Walckenaer, 1802)**,** *D. pubescens* (Thorell, 1856)**,** *D. villosus* (Thorell, 1856)**,** *Gnaphosa leporina* (L. Koch, 1866)**,** *G. lucifuga* (Walckenaer, 1802)**,** *G. taurica* Thorell, 1875 **(*)** [12], *Haplodrassus signifer* (C. L. Koch, 1839)**,** *Nomisia aussereri* (L. Koch, 1872)**,** *Poecilochroa sp*.**,** *Trachvzelotes malkini* Platnick, Murphy, 1984**,** *T. pedestris* (C. L. Koch, 1837)**,** *Zelotes apricorum* (L. Koch, 1876)**,** *Z. caucasius* (L. Koch, 1866)**,** *Z. petrensis* (C. L. Koch, 1839), *Z. femellus* (L. Koch, 1866), *Zelotes sp*.

**Hahniidae Bertkau, 1878**: *Hahnia pusilla* C. L. Koch, 1841.

**Lycosidae Sundevall, 1833**: *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1977), *A. leopardus* (Sundevall, 1833), *A. maculata* (Hahn, 1822), *Alopecosa accentuata* (Latreille, 1817), *A. cimeata* (Clerck, 1758), *A. cronebergi* (Thorell, 1875), *A. cursor* (Hahn, 1831), *A. mariae* (Dahl, 1908), *A. pinetorum* (Thorell, 1856), *A. schmidti* (Hahn, 1835), *A. solitaria* (Herman, 1879), *A. taeniopus* (Kulczynski, 1895), *A. ruricota* (De Geer, 1778), *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770) **(*)** [22], *Pardosa agrestis* (Westring, 1861), *P. luctinosa* Simon,

1876, *P. lugubris* (Walckenaer, 1802), *P. riparia* (C. L. Koch, 1833), *P. pontica* (Thorell, 1875), *P. prativaga* (L. Koch, 1870), *P. monticola* (Clerck, 1757) **(*)** [22], *P. vittata* (Keyserl., 1863) **(*)** [11], *P. italica* Tongiorgi, 1966, *Pirata piscatorius* (Clerck, 1758) **(*)** [11], *P. piraticus* (Clerck,1757), *Piratula latitans* (Blackwall, 1841), *Trochosa ruricota* (De Geer, 1778), *T. terricola* Thorell, 1856, *Trochosa sp*., *Xerolycosa miniata* (C. L. Koch, 1834), *X. nemoralis* (Westring, 1861).

**Linyphiidae Blackwall, 1859**: *Abacoproeces saltuum* (L. Koch, 1872), *Meioneta fuscipalpus* (C. L. Koch, 1836) **(*)** [11], *M. rurestris* (C. L. Koch, 1836), *Centromerus dilutus* (O. Pickard-Cambridge, 1875), *Ceratinella brevis* (Wider,1834), *Styloctetor romanus* (O. Pickard-Cambridge, 1872), *Drapetisca socialis* (Sundewall, 1833), *Erigone atra* Blackwall, 1833, *E. dentipalpis* (Wider, 1834) **(*)** [7], *Gnathonarium dentatum* (Wider, 1834), *Gongylidium rufipes* (Linnaeus, 1758), *Hypomma fulvum* (Bosenberg, 1902), *Lepthyphantes leprosus* (Ohlert, 1867) **(*)** [22], *Megalepthyphantes nebulosus* (Sundevall, 1830), *L. flavipes* (Blackwall, 1854), *Linyphia hortensis* Sundevall, 1830 **(*)** [4], *L. triangularis* (Clerck, 1758) **(*)** [22], *Microlinyphia pusilla* (Sundevall, 1830), *Minicia caspiana* Tanasevitch, 1990, *M. marginella* (Wider, 1834), *Neriene clathrata* (Sundevall, 1830), *Oedothorax apicatus* (Blackwall, 1850) **(*)** [4], *Oe. agrestis* (Blackwall, 1850) **(*)** [11], *Oe. fuscus* (Blackwall, 1834), *Oe. retusus* (Westring, 1851), *Porrhomma microphthalmum* (Pickard-Cambridge, 1871), *Tenuiphantes flavipes* (Blackwall, 1854), *T. tenuis* (Blackwall, 1852).

**Mimetidae Simon, 1881**: *Ero aphana* (Walckenaer, 1802).

**Miturgidae Simon, 1886**: *Cheiracantium mildei* L. Koch, 1864 **(*)** [22], *Ch. pelasgicum* (C. L. Koch, 1837), *Ch. punctorium* (Villers, 1789).

Семейство **Oxyopidae Thorell, 1870**: *Oxyopes heterophthlmus* (Latreille, 1804), *O. ramosus* (Martini et Goeze, 1778).

**Pisauridae Simon,** 1890: *Dolomedes fimbriatus* (Clerck, 1757) **(*)** [11], *D. plantarius* (Clerck, 1757), *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1758) **(*)** [10].

**Philodromidae Thorell, 1870**: *Philodromus aureolus* (Clerck, 1757), *Ph. collinus* C. L. Koch, 1835, *Ph. rufus* Walckenaer, 1826, *Ph. fallax* Sundevall, 1832, *Ph. histrio* (Latreille, 1819), *Thanatus arenarius* L. Koch, 1872, *Th. formicinus* (Clerck, 1757), *Tibellus maritimus* (Menge, 1875), *T. oblongus* (Walkenaer, 1802) **(*)** [7].

**Pholcidae C. L. Koch, 1850**: *Pholcus opilionoides* (Shranck, 1781), *P. phalangioides* (Fuesslin, 1775) **(*)** [10, 22].

**Salticidae Blackwall, 1841**: *Asianellus festivus* (C. L. Koch, 1834), *Ballus rufipes* (Simon, 1868), *Euophrys frontalis* (Walckenaer, 1802), *Talavera petrensis* (C. L. Koch, 1837), *Evarcha arcuata* (Clerck, 1758), *E. falcata* (Clerck, 1758) **(*)** [22], *Heliophanus auratus* (C. L. Koch, 1835), *H. cupreus* (Walckenaer, 1802), *H. flavipes* (Hahn, 1832), *Marpissa muscosa* (Clerck, 1758), *M. radiata* (Grube, 1859), *Mendosa canestrinii* (Ninni, 1868), *Philaeus chrysops* (Poda, 1761), *Salticus cingulatus* (Panzer, 1797), *S. scenicus* (Clerck, 1757), *Sitticus distinguendus* (Simon, 1868), *S. floricola* (C. L. Koch, 1837), *S. rupicola* (C. L. Koch, 1837).

**Scytodidae Blackwall, 1864**: *Scytodes thoracica* (Latreille, 1802).

**Tetragnathidae Menge, 1866**: *Pachygnatha clercki* Sundevall, 1823, *P. degeeri* Sundevall, 1830, *Tetragnatha extensa* (Linnaeus, 1758) **(*)** [10], *T. montana* Simon, 1874, *T. obtusa* C. L. Koch, 1837, *T. isidis* (Simon, 1880) **(*)** [11].

**Titanoecidae Lehtinen, 1967**: *Titanoeca schineri* L. Koch, 1872.

**Theridiidae Sundevall, 1833**: *Parasteatoda lunata* (Clerck, 1758)**,** *Enoplognatha ovata* (Clerk, 1757)**,** *Euryopis guingueguttata* Thorell, 1875 **(*)** [12]**,** *E. flavomaculata* (C. L. Koch, 1836), *Latrodectus tredecimguttatus* (Rossi, 1790) **(*)** [1, 22], *Simithidion simile* (C. L. Koch, 1836)**,** *Steatoda albomaculata* (De Geer, 1778)**,** *S. paukulliana* (Walckenaer, 1806)**,** *S. castanea* (Clerck, 1757) **(*)** [10, 22]**,** *S. triangulosa* (Walckenaer, 1802)**,** *Phylloneta impressum* L. Koch, 1881**,** *Theridion melanurum* Hahn, 1831**,** *Th. varians* (Hahn, 1833).

**Thomisidae Sundevall, 1833**: *Heriaeus oblongus* Simon, 1918, *Misumena vatia* (Clerck, 1757), *Ebrechtella tricuspidata* (Fabricius, 1775), *Ozyptila brevipes* (Halm, 1826), *O. praticota* (C. L. Koch, 1837), *O. lugubris* (Kroneberg, 1875), *O. trux* (Blackwall, 1846), *Runcinia lateralis* (C. L. Koch, 1838), *Synema globosum* (Fabricius, 1775), *Xysticus acerbus* Thorell, 1872, *X. cambridgei* (Blackwall, 1858), *X. cristatus* (Clerck, 1758), *X. kochi* Thorell, 1872, *X. robustus* (*Hahn,* 1832), *X. striatipes* L. Koch, 1870, *X. ulmi* (Hahn, 1831).

**Uloboridae Thorell, 1869**: *Uloborus walckenaerius* Latreille, 1806.

**Zodariidae Thorell, 1881**: *Zodarion morosum* Denis, 1935.

Аранеофауна в значительной части представлена широкоареальными видами, что является характерной особенностью Нижнего Придунавья. В составе пауков региона выделено пять групп видов: палеарктические (48%), голарктические (28%), европейские (19%), средиземноморские (3%), космополиты (2%). Из средиземноморских наиболее типичным является *Trachyzelotes malkini*, который описан из Турции. В группу космополитов входят *Dysdera crocata*, *Steatoda albomaculata*, *Steatoda triangulosa, Pholcus phalangoides*.

**Выводы**

Всего на территории Нижнего Придунавья обнаружено 206 видов из 103 родов пауков, входящих в состав 26 семейств. Впервые для исследуемого региона указано 169 видов. Наибольшая видовая насыщенность характерна для семейств: Araneidae, Gnaphosidae, Linyphiidae, Lycosidae, Philodromidae, Salticidae, Theridiidae, Thomisidae.

*Автор благодарен за помощь при определении некоторых видов пауков Н. М. Ковблюку (Таврический национальный университет имени В. И. Вернадского, г. Симферополь), В. Ф. Микитюку (Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова, г. Одесса), К. В. Евтушенко (Институт зоологии НАН Украины, г.Киев).*

**Список использованной литературы**

1. *Волянская В. А.* Ядовитый паук — каракурт в Одесской области. — Одесса: Одесс. сан. — эпидем. станция, 1958. — 8 с.
2. *Ковблюк Н. М.* Два новых вида пауков семейства Gnaphosidae (Aranei) из Крыма / Н. М. Ковблюк // Зоол. журнал. — 2003. — Т. 82, № 7. — С. 880–883.
3. *Ковблюк Н. М.* Каталог пауков (Arachnida, Aranei) Крыма / Н. М. Ковблюк // Вопросы развития Крыма: науч.-практ. диск.-анал. сб. Проблемы инвентаризации крымской биоты. — Симферополь: Таврия-Плюс, 2004. — С. 211–262.
4. *Микитюк В. Ф.* Эколого-фаунистическое изучение пауков Причерноморских степей / В. Ф. Микитюк // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. Всес. совещ. — Киев, 1981. — С. 199.
5. *Микитюк В. Ф.* Пауки в агроценозах Северного Причерноморья / В. Ф. Микитюк // Формирование животного и микробного населения агроценозов. — М.: Наука, 1982. — С. 66
6. *Микитюк В. Ф.* Комплексы пауков пшеничных полей юга Украины / В. Ф. Микитюк // Биоценоз пшеничного поля. — М.: Наука, 1986. — С. 84–87.
7. *Микитюк В. Ф.* Структура аранеокомплексов в лесах юга Украины / В. Ф. Микитюк //Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистемы Черноморского побережья. Научно-практич. конфер. 15 августа 1990 г., Краснодар: тез. докл. — 1991. – С. 123–126.

8. *Овчаренко В. И.* Пауки семейств *Gnaphosidae, Thomisidae, Lycosidae (Aranei)* Большого Кавказа / В. И. Овчаренко // Фауна и экология паукообразных: Зоол. ин-та АН СССР: труды. — М., 1979. — Т. 85. — С. 39–53.
9. *Овчаренко В. И.* Систематический список пауков семейства Gnaphosidae (Aranei) европейской части СССР и Кавказа / В. И. Овчаренко // Энтомологическое обозрение. — 1982. — Т. 61, вып. 4. — С. 830–844.
10. *Перелешина В. И.* Материалы для фауны пауков западных и юго-западных частей Восточной Европы / В. И. Перелешина // Ежегодник Зоол. музея АН СССР. — 1930. — Т. 31, вып. 3–4. — С. 356–391.
11. *Поліщук В. В.* Гідрофауна пониззя Дунаю в межах України / В. В. Поліщук. — Київ: Наукова думка, 1974. — 274 с.
12. *Тыщенко В. П.* Определитель пауков европейской части СССР / В. П. Тыщенко. — М.: Наука, 1971. — 280 с.
13. *Deltshev Ch.* A critical check list of Bulgarian spiders (Araneae) / Ch. Deltshev, G. Blagoev // Bull. Br. arachnol. soc. — 2001. — P. 110–138.
14. *Eichwald E.* Zoologia specialis, quam expositis animalibus tum vivis, tum fossilibus potissimum Rossiae in universum et Poloniae in specie, in usum lectionum publicarum in universitate Caesarea Vilnensi habendarum edidit / E. Eichwald. — Vilna: NSV, ser. biol., 1830. — 73 p.
15. *Fuhn E.* Fauna republicii socialiste România Lycosidae / E. Fuhn, F. Niculescu-Burlacu. — Bucuresti: Stud. Si cercet Biol. (Zool.), 1971. — V. 3. — P. 238.
16. *Marusik Y. M*. Gnaphosid spiders from Tuva and adjacent territories, Russia (Arachnida: Araneae: Gnaphosidae) / Y. M. Marusik, D. V. Logunov // Beitrag zur Araneologie (J. Wunderlich editor). — 1994. — Vol. 4. — P. 177–210.
17. *Marusik Y. M.* Spiders of Tuva, South Siberia / Y. M. Marusik, D. V. Logunov, S. Koponen. — Magadan: IBPN FEB RAS, 2000. — 252 p.
18. *Miller F.* Kliczvireny CSSR. Vol.4. Pavouci / F. Miller. – Araneida. – Praga: Cesco-Slovenska Akad. Ved., 1971. — 306 p.
19. *Miller F.*, *Buchar J.* Neue spinnenarten aus der gattung Zelotes Distel und Haplodrassus Chamberlin (Araneae, Gnaphosidae) / F. Miller, J. Buchar // Acta Universitatis Carolinae — Biologica. — 1974. —

Vol. VI. — P. 157–171.
20. *Platnick N. L*. The World Spider Catalog. Version 12.5. American Museum of Natural History. [Электронный ресурс] Available on the Internet: http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog/
21. *Roberts M. J.* Spiders of Britain and Northern Europe / M. J. Roberts. — London: Harper Collins Publishers, 1995. — 383 p.
22. *Thorell T*. Verzeichniss Sudrussischer Spinnen / T. Thorell // Horae Soc. Ent. Ross. — 1875. — T. 11. — P. 39–122.

Статья поступила в редакцию 13.02.2012

**О. Ф. Делі**
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
кафедра зоології,
пров. Шампанський, 2, Одеса, 65058, Україна

## АНОТОВАНИЙ СПИСОК ПАВУКІВ (ARANEAE) НИЖНЬОГО ПРИДУНАВ'Я УКРАЇНИ

**Резюме**

На території Нижнього Придунав'я знайдено 206 видів павуків, які входять до складу 26 родин. Вперше для досліджуваного регіону наводиться 169 видів павуків. Найбільша видова насиченість властива родинам: Araneidae, Gnaphosidae, Linyphiidae, Lycosidae, Philodromidae, Salticidae, Theridiidae, Thomisidae.

**Ключові слова**: павуки, список видів, Нижнє Придунав'є, Україна.

**O. F. Deli**
Odessa National University, Department of Zoology,
2, Shampansky Lane, Odessa, 65058, Ukraine

## CHECKLIST OF SPIDERS (ARANEAE) OF THE LOW DANUBE REGION OF UKRAINE

**Summary**

206 species of spiders from 26 families were found on the territory of the Low Danube region. There are stated 169 species of spiders for the first time for investigated region. The highest species saturation is typical for such families: Araneidae, Gnaphosidae, Linyphiidae, Lycosidae, Philodromidae, Salticidae, Theridiidae, Thomisidae.

**Key words**: spiders, checklist, Lower Danube region, Ukraine.

# ІСТОРІЯ НАУКИ ТА УНІВЕРСИТЕТУ

**УДК: 579: 656.835.91: 737.23**

**В. Ю. БАРШТЕЙН**
Державна установа «Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної академії наук України,
вул. Осиповського, 2-а, Київ, 04123, Україна,
тел.: +38 (044) 462-72-59, e-mail: ihtbar@rambler.ru

# ОДЕСЬКІ МІКРОБІОЛОГИ В ІНСТИТУТІ ПАСТЕРА. ПАМ'ЯТКИ МАТЕРІАЛЬНОЇ КУЛЬТУРИ

Стаття присвячена одеським мікробіологам, які працювали або стажувалися у всесвітньо відомому Інституті Пастера. Розповідь проілюстровано пам'ятками матеріальної культури, перш за все, настільними медалями та філателістичною продукцією Росії, Республіки Чад, СРСР, Індії, Ізраїлю, Франції, Молдови, Придністровської Молдавської Республіки.

**Ключові слова:** Інститут Пастера, мікробіолог, настільна медаль, філателістична продукція.

Яскравою та цікавою сторінкою наукового співробітництва Російської імперії та Франції є спільна робота вчених-біологів у всесвітньо відомому Інституті Пастера. Знайомство з матеріалами документальної виставки «Российские биологи в Институте Пастера», яка пройшла трохи більше року тому у Виставковому залі Архіву Російської академії наук в Москві [10] викликало відчуття деякого незадоволення. З одного боку, герої цієї виставки дійсно були громадянами Російської імперії, з іншого, багато з них були вихідцями з України, зокрема одеситами. Під одеситами ми розуміємо в цій публікації народжених в цьому прекрасному місті, тих, хто тут навчався або працював. Інший привід для незадоволення виставкою – мінімальна присутність серед 300 експонатів пам'яток матеріальної культури, перш за все об'єктів, які вивчають спеціальні історичні дисципліни: нумізматика, філателія. Можна згадати тільки дві настільні медалі присвячені самому Луї Пастеру та дві настільні медалі присвячені І. І. Мечникову [10].

Мета публікації — розповідь про роботу та стажування одеських мікробіологів в Інституті Пастера із введенням в науковий обіг речових джерел – пам'яток матеріальної культури.

Найвидатнішим серед Одеських вчених був лауреат Нобелівської премії в галузі фізіології та медицини (1908) «За праці з імунітету» Ілля Ілліч Мечников (1845–1916), один з основоположників еволюційної ембріології, імунології та мікробіології.

© В. Ю. Барштейн

З Одесою пов'язана робота Мечникова в Імператорському Новоросійському університеті (надалі — ІНУ) приват-доцентом та штатним доцентом в 1867–1868 рр. та ординарним професором, завідувачем зоологічного кабінету з лабораторією та музеєм в 1870–1882 рр. [11]. У 1886–1887 рр. Ілля Ілліч завідував організованою ним (разом із М. Ф. Гамалією та Я. Ю. Бардахом) першою в Російській імперії Одеською бактеріологічною станцією (нині — Український науково-дослідний протичумний інститут ім. І. І. Мечникова).

З 1888 р. Мечников працював в Інституті Пастера в Парижі (1888–1916 рр. – завідувачем лабораторії, з 1905 р. – заступником директора).

Ілля Ілліч став засновником великої наукової школи. Серед його послідовників: М. Ф. Гамалія, Я. Ю. Бардах, К. Д. Заболотний, О. М. Безредка, Л. О. Тарасевич, М. Я. Чистович, Ф. Я. Чистович та інші біологи і лікарі.

Крім вищезгаданих медалей — експонатів виставки, І. І. Мечникову присвячена значна кількість медалей (СРСР, Україна, Португалія), монета (Україна), філателістична продукція (СРСР, Франція, Румунія) [2, 5, 6].

Медаль ім. І. І. Мечникова «За вклад в укрепление здоровья нации» (За внесок у зміцнення здоров'я нації) заснована Президією Російської академії природничих наук (рис. 1, 2) та створена І. І. Копиткіним.

Виглядає дещо екзотичним, що пошта центральноафриканської Республіки Чад присвятила серію поштових блоків видатним російським натуралістам, біологам (2010 р.). Серед них і блок, присвячений І. І. Мечникову (рис. 3). Крім зображення вченого на тлі пейзажу, блок складають шість поштових марок з метеликами та грибами.

Рис. 1. Медаль ім. І. І. Мечникова Російської академії природничих наук (аверс)

Рис. 2. Медаль ім. І. І. Мечникова Російської академії природничих наук (реверс)

Рис. 3. Поштовий блок Республіки Чад. І. І. Мечников

Вище ми згадували Миколу Федоровича Гамалію (1859–1949) – видатного українського і радянського мікробіолога та епідеміолога, почесного академіка АН СРСР. Він народився в Одесі, закінчив ІНУ (1880) та працював в Одесі ординатором у лікарні Й. Й. Мочутковського.

В 1885 р. Гамалія знайомився з Інститутом Пастера, отримавши на конкурсній основі право на відрядження для поглиблення досвіду в галузі бактеріології. Протягом року він вивчав в лабораторії Луї Пастера сказ.

В 1886 р. за сприяння Пастера М. Ф. Гамалія був серед засновників першої в Росії (і другої в світі) бактеріологічної станції (про яку ми писали вище) і вперше в Росії здійснив вакцинацію людей проти сказу.

Наступні п’ять років Гамалія доклав чимало зусиль захищаючи справу Пастера у боротьбі з реакційними науковцями. Він набував неоціненного теоретичного і практичного досвіду розриваючись між Парижем і Одесою.

У 1899 р. Микола Федорович заснував та до 1908 р. був директором Бактеріологічного інституту в Одесі. В 1901–1902 рр. Гамалія керував протиепідемічними заходами під час спалаху чуми в Одесі [3, 5].

Миколі Федоровичу Гамалії присвячені медалі, філателістична продукція (СРСР, Росії), художній маркований конверт (ХМК) Укрпошти [3, 5].

З 1930 до 1938 рр. М. Ф. Гамалія був науковим керівником Центрального інституту епідеміології і мікробіології у Москві (зараз інститут носить його ім'я). Цьому науковому закладу присвячена медаль (60 мм, томпак, скульптор — М. Акімушкін), на аверсі якої — чудовий портрет ученого та його факсиміле (рис. 4). Реверс — текстовой (рис. 5).

Рис. 4. Медаль (СРСР, аверс)
М. Ф. Гамалія

Рис. 5. Медаль (СРСР, реверс)
М. Ф. Гамалія

Крім І. І. Мечникова і М. Ф. Гамалії в організації Одеської бактеріологічної станції брав участь та в 1888–1891 рр. очолював її український мікробіолог, бактеріолог, інфекціоніст Яків Юлійович Бардах (1857–1929), все життя якого було пов'язане з Одесою, де він народився. Бардах закінчив ІНУ (1880), з 1895 р. працював в ньому як приват-доцент (1895–1917) та професор (1917–1920). В ІНУ він заснував наукову школу загальної мікробіології. Наукові праці Бардаха присвячені вивченню збудників сказу, дифтерії, черевного і поворотного тифів тощо. У 1891–1893 рр., незалежно від німецького та французького бактеріологів Е. Берінга та Е. Ру, він першим в Росії одержав антидифтерійну сироватку з крові собак. В 1903 р. Бардах організував в Одесі одну з перших в Російській імперії Станцію швидкої медичної допомоги, яку очолював до кінця життя.

В Інституті Пастера Бардах стажувався в 1890 р. Треба відзначити, що Луї Пастер високо оцінював наукову діяльність Бардаха. Яків Юлійович отримував запрошення очолити відділ в Інституті Пастера в Парижі,

Рис. 6. Я. Ю. Бардах.
Шарж М. Линського

стати директором Пастерівського інституту в Ріо-де-Жанейро, але все життя залишався вірним Батьківщині і рідному місту [8].

На початку XX ст. відомим одеським карикатуристом, журналістом, автором пародій та кіносценаріїв Михайлом Линським був створений чудовий шарж на Я. Ю. Бардаха (рис. 6) [9].

Саме під керівництвом Я. Ю. Бардаха виконав в 1889 р. свою першу наукову роботу «Про мікроби снігу» молодий співробітник Одеської бактеріологічної станції, в майбутньому – видатний український мікробіолог та епідеміолог Данило Кирилович Заболотний (1866–1929), про якого вже розповідали на сторінках журналу [4]. З Одесою Заболотного пов'язує навчання в Рішельєвській гімназії, в ІНУ та робота ректором Одеської медичної академії (інституту) (1921–1922). У 1897 р. Данило Кирилович працював в Інституті Пастера.

Ім'я наступного вченого стало більш-менш відомим в СРСР в 60-х роках XX ст. Між тим, 19 серпня 1899 р. видатний російський письменник, лікар А. П. Чехов писав про В. А. Хавкіна в листі до О. С. Суворіна: «В Росії це найбільш невідома людина, а в Англії його давно прозвали великим філантропом» [12]. Володимир Аронович Хавкін (Валдемар Мордехай Волф Хавкін, 1860–1930) — видатний мікробіолог і бактеріолог, закінчив ІНУ, працював в зоологічному музеї при зоологічному кабінеті кафедри зоології, порівняльної анатомії та фізіології на природничому відділенні фізико-математичного факультету.

В 1889–1893 рр. Хавкін працював в лабораторії І. І. Мечникова в Парижі. У Франції В. Хавкін винайшов протихолерну вакцину, яку попередньо випробував на собі. Російський уряд відмовився від допомоги Хавкіна. На прохання Британського уряду він був направлений до Індії як державний бактеріолог для боротьби з холерою. За два роки він налагодив виробництво вакцини. Було вакциновано понад 4 мільйона людей (за безпосередньою участю Хавкіна — 42000). В 1896 р. Хавкін створив першу в історії вакцину проти чуми, яка дозволила зменшити смертність

від бубонної чуми в 15 разів. Він був призначений головним бактеріологом Індії та директором Бомбейської протичумної лабораторії. Пізніше ця лабораторія була перетворена в Інститут Хавкіна.

Саме будівля Інституту Хавкіна зображена на ХМК Індії з маркою, на якій зображений В. А. Хавкін (рис. 7). Портрет ученого та його автограф зображені на поштовій марці Ізраїлю та купоні до неї (рис. 8).

Рис. 7. ХМК Індії (1964). В. Хавкін

Рис. 8. Марка Ізраїлю (1994). В. Хавкін

Ще один учень та співробітник І. І. Мечникова — видатний український мікробіолог та імунолог Олександр Михайлович Безредка (1870–1940) народився в Одесі. В 1892 р. він закінчив ІНУ. Як і Хавкіну, Олександру Михайловичу наполегливо пропонували вихреститися, тобто перейти в християнство, відмовившись від віри батьків. Як і Хавкін, він вибрав еміграцію і з 1893 р. і до кінця життя спочатку навчався у медичному коледжі (до 1897 р.) при Паризькому університеті, а далі працював у Парижі, в Інституті Пастера асистентом, професором, завідувачем лабораторії і з 1916 р. — заступником директора (після І. І. Мечникова).

Основні наукові праці Безредки присвячені проблемі імунітету. Він відкрив спосіб місцевої імунізації, який широко використовується для профілактики низки інфекційних захворювань, вивчав механізми розвитку інфекції в організмі, специфічність сприйнятливості до мікробів різними клітинами, створив учення про рецептивні клітини й антивіруси, виділив і дослідив токсин черевнотифозної бактерії, дослідив участь в імунітеті лейкоцитів, вивчав лейкотоксини й антилейкоцитарну сироватку, увів термін — анафілактичний шок, з'ясував роль нервової

системи в розвитку анафілактичного шоку, розробив метод запобігання цьому шокові при сироватковому лікуванні (метод Безредки), розробив принципи десенсибілізації [1].

Медаль, пов'язана з ім'ям О. М. Безредки, хоча зображений на ній інший видатний вчений, лауреат Нобелівської премії з фізіології і медицини (1928), французький лікар, бактеріолог і паразитолог Шарль Жюль Анрі Ніколь (фр. *Charles-Jules-Henri Nicolle*; 1866–1936) викарбувана на честь 25-річчя Інституту Пастеру в Тунісі, який створив та очолив Ніколь (рис. 9). Унікальність цієї медалі в тому, що вона була вручена Олександру Михайловичу Безредці, який був на той час заступником диретора Інституту Пастера в Парижі. В нижній частині реверсу медалі (рис. 10) вигравіруваний напис: «Prof. BESREDKA» (Проф. БЕЗРЕДКА).

Рис. 9. Медаль (Франція). 25-річчя Інституту Пастера в Тунісі (аверс)

Рис. 10. Медаль (Франція). 25-річчя Інституту Пастера в Тунісі (реверс)

Видатний український мікробіолог, імунолог, епідеміолог, патолог і організатор охорони здоров'я та медичної науки, академік Всеукраїнської академії наук (1926 р., спеціальність — загальна патологія, прикладна мікробіологія) Лев Олександрович Тарасевич (1868–1927) закінчив природниче відділення фізико-математичного факультету ІНУ (1891). Продовжив свою освіту він у Петербурзькій військово-медичній академії та в Парижі (1897).

У 1900–1902 рр. Лев Олександрович працював в Інституті Пастера, виконав докторську дисертацію в лабораторії Мечникова, чиїм улюбленим учнем він був.

Певний період багаторічної викладацької діяльності Тарасевича пов'язаний з Одесою. В 1902–1907 рр. він — прозектор та, згодом — приват-доцент кафедри загальної патології ІНУ.

У 1918–1927 рр. Тарасевич був головою Вченої медичної ради Наркомату охорони здоров'я РРФСР. Він головував на всіх Всеросійських з'їздах бактеріологів, епідеміологів і санітарних лікарів.

Основні наукові праці вченого стосуються проблем медичної мікробіології, епідеміології та імунології. Він вивчав функцію ретикуло-ендотеліальної системи, походження гемолізинів. Дослідження останніх сприяло розвитку вчення про роль ретикуло-ендотеліальної системи в імунітеті та вчення про анафілаксію. Тарасевич приділяв багато уваги питанням протиінфекційної вакцинації, був ініціатором і організатором вакцинації проти черевного тифу і холери в роки першої світової війни, сприяв впровадженню вакцинації проти туберкульозу [7].

Народився Л. О. Тарасевич у Тирасполі (на той час — Херсонська губернія), тому не дивно, що філателістичну продукцію, присвячену йому випустили поштові відомства двох країн: Молдови (рис. 11) та Придністровської Молдавської Республіки (ПМР) — самопроголошеного державного утворення (рис. 12, 13).

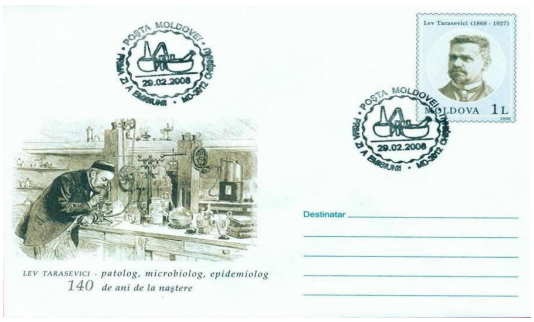



Рис. 11. ХМК Молдови. 140 років з дня народження Л. О. Тарасевича (2008)

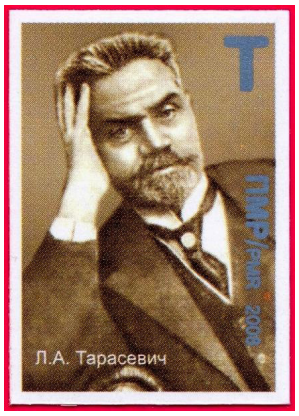



Рис. 12. Марка ПМР. Л. О. Тарасевич (2008)

Рис. 13. Поштовий блок ПМР. 140 років
з дня народження Л. О. Тарасевича (2008)

За ініціативою Л. О. Тарасевича в 1918 р. був створений Державний контрольний інститут сироваток і вакцин, який відіграв важливу роль у широкому впровадженні профілактики інфекційних захворювань. У наш час це Державний науково-дослідний інститут стандартизації та контролю медичних біологічних препаратів ім. Л. О. Тарасевича (ДІСК ім. Л. О. Тарасевича). Цьому науковому закладу, який Тарасевич очолював до кінця життя, присвячена настільна медаль (рис. 14, 15).

Рис. 14. Медаль (СРСР, аверс).
ДІСК ім. Л. О. Тарасевича

Рис. 15. Медаль (СРСР, реверс).
ДІСК ім. Л. О. Тарасевича

Формат журнальної статті та відсутність відповідних пам'яток матеріальної культури не дозволили нам розповісти про всіх одеських мікробіологів, доля яких була пов'язана з Інститутом Пастера. Деякі з них залишились поза нашою увагою, наприклад: М. В. Вейнберг (1868–1940) — видатний мікробіолог, спеціаліст з анаеробних інфекцій, один з першовідкривачів збудника газової гангрени, член Французької медичної академії, який народився в Одесі, вчився в ІНУ, закінчив медичний факультет Паризького університету, з 1900 р. до кінця життя працював в Інституті Пастера, спочатку — у Мечникова, згодом — завідувачем лабораторії, відділом анаеробів; Л. Л. Гейденрейх (1846–1920) – бактеріолог, чиї основні наукові праці мають відношення до мікробіології, інфекційної патології, військово-санітарної справи, що працював в Інституті Пастера, а з 1903 по 1911 рр. був головним лікарем Одеського окружного шпиталю.

Пам'ятки матеріальної культури Росії, Республіки Чад, СРСР, Індії, Ізраїлю, Франції, Молдови, Придністровської Молдавської Республіки, більшість з яких введена в науковий обіг вперше, допомогли нам розповісти про цікаву сторінку історії української науки — роботу та стажування одеських мікробіологів у всесвітньо відомому Інституті Пастера. Публікація може стати своєрідним додатком у вивченні історії біологічної науки.

**Список використаної літератури**


1. *Бабий Т. П.* Биологи. Биографический справочник [Текст] /Т. П. Бабий, Л. Л. Коханова, Г. Г. Костюк та інші.— Киев: Наукова думка. — 1984.— 816 с.
2. *Барштейн В. Ю.* Нобелівські лауреати — вихідці з України, у творах матеріальної культури [Текст] / В. Ю. Барштейн. — Нобелівський рух і Україна. Тернопільський осередок НТШ. Наукові праці. — Тернопіль: 2010. — Т. 5.– С. 21–29.
3. *Барштейн В. Ю.* Первые шаги вирусологии в памятниках филателии и нумизматики [Текст] / В. Ю. Барштейн // Мікробіологія і біотехнологія. — 2011.— № 3(15). — С. 96–107.
4. *Барштейн В. Ю.* Страницы истории микробиологии в медальерном искусстве [Текст] / В. Ю. Барштейн // Мікробіологія і

біотехнологія. — 2011.— № 1(13).— С. 86–94.

5. *Барштейн Ю. А.* Медицина в медальєрному мистецтві [Текст] / Ю. А. Барштейн, В. Ю. Барштейн. — Тернопіль: Укрмедкнига, 2003. — 352 с. — ISBN 966–673–046–4.4.
6. *Барштейн Ю. А.* Україна — Франція. Переплетення часів і доль (медальєрне мистецтво України) [Текст] / Ю. А. Барштейн, В. Ю. Барштейн // Нумізматика & Фалеристика.— 2003. — № 2. — С. 11–14.
7. *Грабовская Л. И.* Лев Александрович Тарасевич. 1868–1927 гг. [Текст] / Л. И. Грабовская. — М.: Медицина, 1970. — 110 с.
8. *Кузнєцов В. О.* Професор Яків Юлійович Бардах (1857–1929) / В. О. Кузнєцов // Мікробіологія і біотехнологія. — 2009. — № 2(6). — С. 75–96.
9. *Михаил Линский* [Електронний ресурс] / Режим доступу: http://www.arxeolog.com/content/view/58/75.
10. *Российские* биологи в институте Пастера. Виртуальные выставки Архива РАН [Електронний ресурс] / Режим доступу: http://arran.ru/?q=ru/exposition10.
11. *Стойловский В. П.* Нарис з історії кафедри зоології Одеського (Новоросійського) університету [Текст] / В. П. Стойловский, Т. А. Богачик, Л. В. Рясіков // Вісник Одеського національного університету. Серія Біологія. — 2010. — Т. 15. — Випуск 6.— С. 125–133.
12. *Чехов А. П.* Собрание сочинений [Текст] / А. П. Чехов.— М.: Государственное издательство художественной литературы.— Т. 12.— С. 336.

Стаття надійшла до редакції 13.02.2012

**В. Ю. Барштейн**
Государственное учреждение «Институт пищевой биотехнологии и геномики Национальной академии наук Украины»,
ул. Осиповского, 2-а, Киев, 04123, Украина, тел.: +38 (044) 462-72-59,
e-mail: ihtbar@rambler.ru

## ОДЕССКИЕ МИКРОБИОЛОГИ В ИНСТИТУТЕ ПАСТЕРА. ПАМЯТНИКИ МАТЕРИАЛЬНОЙ КУЛЬТУРЫ

**Резюме**

Статья посвящена одесским микробиологам, которые работали или стажировались во всемирно известном Институте Пастера. Рассказ проиллюстрирован памятниками материальной культуры, прежде всего, настольными медалями и филателистической продукцией России, Республики Чад, СССР, Индии, Израиля, Франции, Молдовы, Приднестровской Молдавской Республики.

**Ключевые слова:** Институт Пастера, микробиолог, памятная медаль, филателистическая продукция.

**V. Yu. Barshteyn**
Institute of Food Biotechnology and Genomics of NASU,
2-a, Osipovskogo str., Kiev, 04123, Ukraine, tel.: +38 (044) 462-72-59,
e-mail: ihtbar@rambler.ru

## MICROBIOLOGISTS OF ODESSA IN THE PASTEUR INSTITUTE. MONUMENTS OF MATERIAL CULTURE

**Summary**

The article is devoted to the microbiologists of Odessa, that worked or worked on probation in the worldwide known Pasteur Institute. The story is illustrated with monuments of material culture, first of all, the art medals and philatelic products of Russia, Republic of Chad, USSR, India, Israel, France, Moldova, Transdnistria.

**Key words**: Pasteur Institute, microbiologist, art medal, philatelic products.

# ОГЛЯДИ

**В. В. ЗАМОРОВ,** к.б.н., зав. кафедрой,
**М. М. ДЖУРТУБАЕВ,** к.б.н., доцент
[1]Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова, биологический факультет, кафедра гидробиологии и общей экологи, Шампанский пер., 2, Одеса, 65058,
тел.: +38 (0482) 68-77-93, e-mail: hydrobiologia@mail.ru

# МЕЖДУНАРОДНАЯ ИХТИОЛОГИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ В ОДЕССКОМ НАЦИОНАЛЬНОМ УНИВЕРСИТЕТЕ ИМЕНИ И. И. МЕЧНИКОВА

В Украине стало хорошей традицией проводить ежегодные конференции по современным проблемам теоретической и практической ихтиологии. IV международная конференция прошла 7–11 сентября 2011 г. в Одессе, на базе Одесского национального университета имени И. И. Мечникова (ОНУ). Конференция — результат усилий вузовской и академической науки (ОНУ, Институт гидробиологии НАН Украины), а также Гидроэкологического общества Украины. Оргкомитет возглавляли академик НАН Украины В. Д. Романенко (сопредседатель), проректор по научной работе ОНУ В. А. Иваница (сопредседатель), декан биологического факультета, заведующий кафедрой гидробиологии и общей экологии В. В. Заморов (заместитель председателя).

Цель конференции — анализ опыта научных исследований и практической деятельности в области ихтиологии специалистов из разных научно-исследовательских и рыбохозяйственных учреждений, университетов, других организаций Украины и зарубежных стран.

Работа конференции проводилась по следующим направлениям: методы ихтиологических исследований; систематика и фаунистика рыб; генетика, биохимия, физиология рыб; поведение рыб; ихтиопатология; промысловая ихтиология; аква- и марикультура рыб.

В работе конференции приняли участие специалисты из Украины (158 человек), России (30), Ирана (5), Молдавии (4), Чехии, Словакии, Грузии (по 3), Великобритании (Северной Ирландии), Ирландии, Омана – по одному. Для участия в конференции было принято 105 работ 209 авторов из 52 различных учреждений – 19 вузовских, 19 академических, 8 отраслевых, 6 – других. В работе конференции участвовали и не подавшие предварительно заявления специалисты, в частности, из Польши.

© В. В. Заморов, М. М. Джуртубаев

На открытии конференции присутствующих приветствовали: проректор ОНУ профессор В. А. Иваница, декан биологического факультета ОНУ доцент В. В. Заморов, академик НАН Украины Ю. П. Зайцев. На пленарном заседании были заслушаны доклады: 1. Шульман Г. Е. «Functional and Metabolic Foundation of Marine Fish Biodiversity»; 2. Демченко В. А., Демченко Н. А. «Особенности формирования ихтиоценов Азовского моря в современный период»; 3. Волошкевич А. Н., Балацкий К. Л. «Рыбохозяйственное использование Сасыка при восстановлении его связи с морем»; 4. Болтачёв А. Р., Карпова Е. П. «Прибрежная морская зона Севастополя как один из центров видового разнообразия ихтиофауны Чёрного моря»; 5. Шекк П. В. «Современное состояние и перспективы развития марикультуры рыб в Причерноморье»; 6. Александров Б. Г. «Современные проблемы определения ущерба водным биологическим ресурсам»; 7. Слынько Ю. В. «Закономерности и механизмы расселения рыб в пресноводных экосистемах рек Русской равнины Понто-Каспийского стока».

Работа проходила в трёх секциях; всего был сделан 51 доклад.

Секция 1. Систематика и фаунистика рыб. Биология и экология рыб. Председатели – к.б.н. А. Р. Болтачёв, к.б.н. В. А. Демченко.

На секции заслушано 18 докладов. Часть докладов была посвящена таксономическому составу и распределению ихтиофауны донно-прибрежного комплекса восточного Крыма, в целом, Керченской бухты, Керченского пролива (В. В. Шаганов с соавт., Керченский государственный морской технологический университет). Показано, что у берегов Восточного Крыма обитает 95 видов и подвидов рыб, в том числе донно-прибрежных – 58. Во всех изученных районах наиболее многочисленны бычки – до 18 видов. Распределение видов рассмотрено в связи с характеристикой субстрата, подводных ландшафтов. Аналогичный подход использовали Е. П. Карпова (ИнБЮМ, Севастополь) и В. В. Саксаганский (Херсонский государственный аграрный университет) при изучении распределения бычковых рыб у черноморского побережья Крыма.

Большое внимание было уделено бычковым рыбам. Т. А. Богачик (ОНУ) представила результаты изучения эколого-морфологических адаптаций пищеварительной системы бычковых рыб. В. В. Заморов и С. Ю. Леончик (ОНУ) впервые провели оценку численности бычка-кругляка на каменистом субстрате в акватории о. Змеиный. На 1 га каменистого субстрата возле острова может находиться до 5700 особей. На песчано-ракушечном грунте, по расчётам, численность меньше примерно

в 10 раз. Приведены результаты исследований бычков разных видов. Так, С. Ю. Черникова, В. В. Заморов с соавторами изучали биологию бычка-кнута *Mesogobius batrachocephalus* в Одесском заливе; Т. А. Заброда (НИИ Азовского моря, г. Бердянск), используя 37 пластических и 8 меристических признаков, изучала популяционную структуру бычка-ширмана. О распространении семи видов бычков в бассейне р. Северский Донец доложил Г. Л. Гончаров (Национальный природный парк «Гомольшанские леса», Харьковская область). В. Д. Романенко с соавт. (Институт гидробиологии НАН Украины) исследовали физиологический статус бычка-песочника *Neogobius fluviatilis* из разных популяций. Существенно отличный физиологический статус рыб из разных регионов показывает, что песочник активно использует пластичность и широкие границы своих адаптивных механизмов, увеличивая плодовитость при неблагоприятных условиях. Это позволяет виду процветать, быстро распространяться по водоёмам бассейна Днепра и активно замещать экологические ниши аборигенной ихтиофауны.

Говоря о других видах рыб и ихтиоценозах других регионов, следует отметить доклад Л. И. Пшеничнова (ЮгНИРО, Керчь), в котором рассмотрено разнообразие размножения и развития икры белокровных рыб семейства Channichthyidae в антарктических водах, в разных экологических условиях. Е. П. Воронина из Зоологического института РАН, Санкт-Петербург представила данные о таксономическом значении признаков системы сенсорных каналов головы у представителей отряда Pleuronectiformes. В. Л. Долинский с соавт. (Институт гидробиологии НАН Украины) сообщили о нахождении в 2010 г. нового для ихтиофауны Украины вида – плотвы паннонской *Rutilus virgo* (Heckel, 1852) и обратили внимание на необходимости тщательного изучения состава ихтиофауны в Закарпатском регионе.

Разнообразие ихтиофауны малых рек Молдавии исследовали Дн. Е. Булат и Дм. Е. Булат из Института зоологии АН Молдавии (Кишинёв), обнаружившие 30 видов из 10 семейств; С. М. Снигирёв (ОНУ) на основании анализа литературы и собственных исследований обосновывал предположение, что в настоящее время в бассейне нижнего Днестра может обитать около 60–65 видов рыб.

Секция 2. Методы ихтиологических исследований. Генетика, биохимия, физиология рыб. Промысловая ихтиология. Председатели – д.б.н. А. А. Солдатов, к.б.н. С. Г. Бушуев.

На секции представлено 17 докладов. Все работы можно разделить на две группы: методы ихтиологических исследований и промысловая ихтиология. К первой группе может быть отнесена работа С. Г. Бушуева с соавт. (Одесский центр ЮгНИРО) по учёту молоди осетровых рыб в Килийской дельте Дуная; работа В. В. Заморова, И. Л. Рыжко и О. В. Друзенко (ОНУ) о биохимическом полиморфизме бычка-кругляка в Одесском заливе. Авторы показали, что индивидуальные качественные и количественные особенности изоформ эстеразной системы могут характеризовать биохимический полиморфизм и генетическую гетерогенность исследуемых сообществ черноморских бычков. Отметим работу В. В. Сондак с соавт. (Национальный университет водного хозяйства и природопользования, Киев), посвящённую методике расчёта индекса демографической нагрузки на ихтиологическое состояние речного бассейна. М. С. Козий с соавт. (Херсонская гидробиологическая станция) представили усовершенствованный гистологический экспресс-метод оценки состояния гидробионтов — для решения проблем охраны водоёмов от загрязнения. И. И. Великопольский, О. В. Диденко (Институт рыбного хозяйства НААН Украины) продемонстрировали возможности ихтиологической съёмки на малых реках для оценки ущерба рыбным запасам от хозяйственной деятельности, обосновали целесообразность применения стандартных методик, официально принятых в Евросоюзе.

Вторую группу представляли доклады по рыбопромысловой тематике: Д. С. Ристенко с соавт. (Институт рыбного хозяйства НААН Украины, др.) охарактеризовали особенности биологии и уловы серебряного карася в Кременчугском водохранилище. И. С. Митяй с соавт. (Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины) посвятили свое выступление видовому составу ихтиофауны и перспективам рыбохозяйственного использования р. Роставица. Ряд докладов был, посвящён определённым видам рыб в различных водоёмах. Выделялся доклад И. Л. Захарченко с соавт. (Институт рыбного хозяйства НААН Украины), посвященный комплексным исследованиям естественной кормовой базы и ихтиофауне водоёма-охладителя Хмельницкой АЭС. Необходимо отметить, что специальные работы по изучению кормовой базы рыб практически отсутствовали. Одно из немногих исключений — представленная в сборнике работа М. М. Джуртубаева и Ю. М. Джуртубаева (ОНУ) о зообентосе придунайских озёр как о кормовой базе рыб-бентофагов. В этой же секции были представлены работы по гидроэкологической характеристике отдельных водоёмов в условиях антропогенной нагрузки.

Секция 3. Ихтиология. Аква- и марикультура рыб. Председатели – д.б.н. А. А. Жиденко, к.б.н. Н. Н. Матвиенко.

На секции было представлено 14 докладов. В группе работ по ихтиологии, по влиянию на рыб загрязнения — исследование О. В. Барбухи и А. А. Жиденко (Черниговский национальный педагогический университет) о влиянии препарата «Агробиобак-2» на эмбриогенез рыб в условиях гербицидного загрязнения. Показано, что этот бактериальный препарат способствует повышению жизнеспособности икры рыб, в частности *Cyprinus carpio*.

А. Я. Мошу и И. Д. Тромбицкий из Института зоологии АН Молдавии представили анализ результатов многолетних исследований фауны паразитических протистов 65 видов рыб водоёмов Днестровско-Прутского междуречья. Паразитические протисты рассматривались авторами как возможный инструмент в биоиндикации качества местообитания.

Значительная часть докладов была посвящена, отдельным вопросам аквакультуры. В нескольких докладах были рассмотрены вопросы, связанные с криоконсервацией спермы различных рыб Чёрного моря (С. И. Дрокин с соавт., Институт проблем криобиологии и криомедицины НАН Украины), сазана (Е. Ф. Копейка с соавт., Институт проблем криобиологии и криомедицины НАН Украины, др.). Авторы показали, что оплодотворяющая способность спермы сазанов сохраняется после 25 лет консервации в холоде практически без изменений, на уровне контроля. Ряд докладов посвящён осетровым рыбам. В частности К. В. Ковалёв с соавт. (Всероссийский НИИ пресноводного рыбного хозяйства) представили результаты изучения влияния 17В-эстрадиола на дифференциацию пола разных видов осетровых.

На конференции были рассмотрены многие актуальные вопросы ихтиологии. Представленные доклады, а также тезисы, вошедшие в сборник, дают представление о состоянии дел в этой области знаний, результатах практической деятельности в Украине и других странах, что позволило наметить задачи, требующие первоочередного решения.

В день закрытия конференции была принята резолюция, в которой отмечен высокий уровень организации и проведения конференции, плодотворная работа ее участников. Официальная регистрация Ихтиологического общества Украины признана в настоящее время не актуальной. Предложено организовать в рамках Гидроэкологического общества Украины ихтиологическую секцию. Также было предложено объединить усилия Государственного агентства рыбного хозяйства Украины, НАН и

НААН Украины для формирования государственной межведомственной структуры по эффективному управлению ихтиологическими исследованиями в Украине. Решено обратиться в Министерство экологии и природных ресурсов Украины о содействии работам по восстановлению запасов осетровых рыб, а также о пересмотре «Временной методики оценки ущерба, наносимого рыбным запасам в результате хозяйственной деятельности…», которая признана устаревшей и не отражающей современное состояние водных экосистем. Решено также обратиться в Государственное агентство рыбного хозяйства Украины с предложением упростить процедуру получения научных разрешений для учреждений НАН и НААН Украины, ВУЗов. Будет продолжена работа по подготовке молодых специалистов на базе двусторонних договоров между ВУЗами и НИИ (проведение различных практик и стажировок, обучение в аспирантуре, др.)

Очередную V Международную ихтиологическую научно-практическую конференцию «Современные проблемы теоретической и практической ихтиологии» решено провести на базе Черновицкого национального университета имени Ю. Федьковича в октябре 2012 г.

# ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ

## 1. ПРОФІЛЬ ЖУРНАЛУ

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

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

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

1.3. Мова видання — українська (в окремих випадках — російська або англійська)

1.4. До редакції «Вісника...» подається

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

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

Колонтитул

Рекомендація кафедри або наукової установи до друку

## 2. ПІДГОТОВКА СТАТТІ — ОБОВ'ЯЗКОВІ СКЛАДОВІ

Оригінальна стаття має включати:

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

2.2. Матеріали і методи дослідження

2.3. Результати дослідження

2.4. Аналіз результатів або їх обговорення

2.5. Висновки

2.6. Список використаної 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) — 8 –12 сторінок друкованого тексту, оглядів — до 20 сторінок, рецензій — до 3 сторінок, коротких повідомлень — до 2 сторінок. Рукописи більшого обсягу приймаються до журналу тільки після попереднього узгодження з редколегією.

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

1. УДК — в лівому верхньому кутку першого аркуша
2. Прізвище та ініціали автора (авторів) мовою статті, вчений ступінь та посада (скорочено)
3. Назва наукової установи (в тому числі відділу, кафедри, де виконано працю).
4. Повна поштова адреса (за міжнародним стандартом), телефон та електронна адреса (e-mail) для співпраці з авторами.
5. Назва статті. Вона повинна точно відбивати зміст праці, бути короткою (в межах 9 повнозначних слів), містити ключові слова.
6. Анотація мовою оригіналу друкується перед початком статті з відступом 20 мм від лівого поля.
7. Під анотацією друкуються ключові слова (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), оформлених таким чином: прізвище та ініціали автора (авторів), назва наукової установи, повна поштова адреса установи, назва статті, слово «Резюме» («Summary»), текст резюме, ключові слова.

3.3 Стаття повинна бути підписана автором (авторами).

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

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

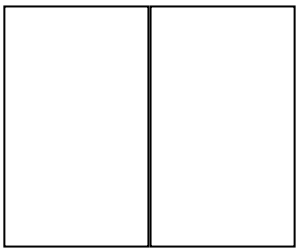
4.2. Латинські біологічні терміни (назви видів, родів) подаються обов'язково латиницею і курсивом. За першого вживання латинської назви у дужках слід обов'язково подати український відповідник назви.

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

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

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

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



а б

Рис. Підпис рисунку

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

4.7. У розділі «Результати досліджень» (якщо цей розділ не поєднаний з «Аналізом результатів», див. 2.4) необхідно викласти лише виявлені

ефекти без коментарів — всі коментарі та пояснення подаються в «Аналізі результатів». При викладі результатів слід уникати повторення змісту таблиць та рисунків, а звертати увагу на найважливіші факти та певні закономірності, що з них випливають. Математичні (хімічні) формули виконуються засобами внутрішнього редактора формул «Microsoft Equal» і, при потребі, нумеруються.

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

**5. ЛІТЕРАТУРА**

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

**Приклади бібліографічних описань**

**Книги, монографії, атласи, словники**

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

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

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

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

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

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

**Статті із журналів**

1. *Андриевский А. М.* Онтогенетические особенности пептидгидролазной активности экстрактов тканей Drosophila melanogaster / А. М. Андриевский, С. В. Катаненко, В. Н. Тоцкий // Укр. биохим. журн. — 1982. — Т. 54, № 5. — С. 519–524.

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

**Збірки**

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

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: VII междунар. симп.: труды. — Москва, 2001. — С. 372.

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

**Дисертації, автореферати дисертації**

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

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

**Депоновані наукові роботи, патенти, авторські свідотства**

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

2. *Патент* України СО7Д 243/24 ФС № 953812. Способ отримання 3-окси-7-бром-5(орто-хлор)-бенздиазепина / И. И. Иванов; заявитель и

патентообладатель Физико-химический институт им. А. В. Богатского. — № 19803; Заявл. 09.04.90; опубл. 22.06.92; НКИ 355/68. — 3 с.

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

## 6. АНОТАЦІЯ. РЕЗЮМЕ. КОЛОНТИТУЛИ

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

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

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

## 7. ЗРАЗОК ОФОРМЛЕННЯ ПУБЛІКАЦІЇ

**УДК 576.315:575.222.73:633.1**

**Т. Г. Трочинська**, к.б.н., доцент
Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова, кафедра генетики і молекулярної біології, вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

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

За допомогою комп'ютерної цитометрії визначено показники оптичної щільності ядерець і цитоплазми клітин чоловічих

генеративних структур пшениці, жита та міжродових гібридів першого покоління за забарвлення на сумарний білок. Виявлено суттєвий видовий та сортовий поліморфізм у прояві досліджуваних кількісних ознак у батьківських форм. Встановлено наявність високого кореляційного зв'язку між вмістом білків у ядерці і цитоплазмі досліджуваних клітин усіх використаних злаків протягом мікроспорогенезу. Показано зміни кореляційних зв'язків між об'ємом ядерець і вмістом білків у ядерці і цитоплазмі в процесі мікроспорогенезу.
**Ключові слова**: мінливість, каріометричні ознаки, цитохімічні ознаки, кореляція, пшениця, жито, пшенично-житні гібриди

... Текст вступу до статті

**Матеріали та методи**

Текст матеріалів та методів роботи

**Результати та їх обговорення**

Викладення результатів та їх аналіз

**Висновки**

**Список використаної літератури**

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

2. …

**Трочинская Т. Г.**

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

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

С помощью компъютерной цитофотометрии определены показатели оптической плотности ядрышек и цитоплазмы клеток мужских генеративных структур пшеницы, ржи и межродовых гибридов пер-

вого поколения при окрашивании на суммарный белок. Установлен существенный видовой и сортовой полиморфизм в проявлении изученных количественных признаков родительских форм. Показана высокая корреляционная связь между содержанием белков в ядрышках и цитоплазме изученных клеток всех использованных злаков на протяжении микроспорогенеза. Выявлены изменения корреляционных связей между объемом ядрышек и содержанием белков в ядрышках и цитоплазме в процессе микроспорогенеза.

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

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

## EXPRESSION AND CORRELATION OF CYTOMETRICAL CHARACTERS OF WHEAT, RYE AND WHEAT-RYE HYBRIDS F1 MALE GENERATIVE STRUCTURES CELLS

**Summary**

The optical density indices of nucleolei and cytoplasm of male generative structures cells of wheat, rye and F1 intergeneric hybrids, stained for the detection of total protein have been estimated. The essential differences depending on the species and cultivar have been determined for investigated characters of parental forms cells. The close correlation between protein content in the nucleolei and cytoplasm of all studied cereals cells have been shown during microsporogenesis. The dynamics of correlation between nucleolei volumes and protein content of nucleolei and cytoplasm have been observed for cells of male generative structures in microsporogenesis

**Key words**: changeability, cariometrical characters, cytochemical characters, correlation, wheat, rye, wheat-rye hybrids

## ЗМІСТ

### БІОХІМІЯ

**Андриевский А. М.**

Экспрессия карбоксиэстераз у мутантов *Drosophila melanogaster* .....4

**Кушкевич М. В.**

Иммуногистохимическое выявления физиологического приона и активность $NA^+$–$K^+$ АТФазы в различных тканях крыс.....13

**Лабунец Г. П., Орел Н. А., Вовчук И. Л.**

Роль катепсина *H* в неоплазии человека.....24

**Пастернак С. Л.**

Онтогенетические и половые различия в экспрессии отдельных эстераз у *Drosophila simulans*.....33

### БОТАНІКА, ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

**Ружицька О. М., Заболотна А. П.**

Показники росту та насіннєвої продуктивності рослин деяких гексаплоїдних видів роду *Triticum* .....46

**Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А.**

Особенности строения и развития корневых систем у растений мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7* *Arabidopsis thaliana (*L.) Heynh.....58

### ГІДРОБІОЛОГІЯ І ЕКОЛОГІЯ

**Воробьева Л. В., Ковтун О. А., Кулакова И. И., Гарлицкая Л. А., Бондаренко А. С., Рыбалко А. А.**

Морские беспозвоночные подводных пещер и прибрежных гротов полуострова Тарханкут (Западный Крым).....70

**Кулакова И. И.**

Современное состояние интерстициальной мейофауны песчаных пляжей Одесского побережья ..... 86

**ЗООЛОГІЯ**

**Дели О. Ф.**

Аннотированный список пауков (Araneae) нижнего Придунавья Украины ..... 96

**ІСТОРІЯ НАУКИ ТА УНІВЕРСИТЕТУ**

**Барштейн В. Ю.**

Одеські мікробіологи в інституті Пастера. Пам'ятки матеріальної культури ..... 106

**ОГЛЯДИ**

**Заморов В. В., Джуртубаев М. М.**

Международная ихтиологическая конференция в Одесском национальном университете имени И. И. Мечникова ..... 120

**ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ** ..... 126

Верстка — Карлічук О. І.

Підп. до друку 20.09.2012. Формат 60х84/8.
Гарн. Таймс. Умов.-друк. арк.10,4.Тираж 100 прим.
Зам. № 498

Видавець і виготовлювач
**Одеський національний університет**
**імені І. І. Мечникова**

65082, м. Одеса, вул. Єлісаветинська, 12, Україна
**Тел.: (048) 723 28 39. E-mail: druk@onu.edu.ua**
Свідоцтво ДК № 4215 від 22.11.2011 р.