

Міністерство освіти і науки України

ВІСНИК

*Харківського національного
університету імені В. Н. Каразіна*

Серія "Біологія"

Випуск 40

Започаткований у 1970 р.

THE JOURNAL

of V. N. Karazin Kharkiv

National University

Series "Biology"

Issue 40

Founded in 1970

Харків-2023

Вісник, серія «Біологія» є збірником наукових праць, який містить результати досліджень та оглядові статті з біології, зокрема з біохімії та генетики, зоології та ботаніки, фізіології тварин і рослин, мікології, мікробіології, ґрунтознавства, кріобіології та ін., а також матеріали про події наукового життя та описання оригінальних методів і приладів у галузі біології.

Для викладачів, наукових співробітників, аспірантів і студентів, які спеціалізуються у відповідних або суміжних галузях науки.

Вісник включений до Переліку фахових видань України, категорія «Б», за спеціальністю 091 Біологія (Наказ МОН України №1643 від 28.12.2019 р.), індексується у Google Scholar, Ulrich's Periodicals Directory, WorldCat, BASE, DOAJ, Web of Science (Zoological Record) та включений до Clarivate Analytics Master Journal List.

Затверджено до друку рішенням

**Вченої ради Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна
(протокол №10 від 26.06.2023).**

Д. А. Шабанов – головний редактор, д.б.н., професор кафедри зоології та екології тварин, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

Ю. Г. Гамуля – заступник головного редактора, к.б.н., доцент кафедри ботаніки та екології рослин, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

В. В. Навроцька – відповідальний секретар, к.б.н., доцент кафедри генетики і цитології, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

Члени редакційної колегії:

Л. О. Атраментова – д.б.н., професор кафедри генетики і цитології, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

С. Ю. Утєвський – д.б.н., професор кафедри зоології та екології тварин, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

О. М. Утєвська – д.б.н., професор кафедри генетики і цитології, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

Є. Е. Перський – д.б.н., професор кафедри біохімії, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

В. Ю. Страшнюк – д.б.н., професор кафедри генетики і цитології, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

О. Ю. Акулов – к.б.н., доцент кафедри мікології та фітоімунології, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

Н. Ю. Полчанінова – к.б.н., доцент кафедри зоології та екології тварин, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

О. О. Авксентьєва – к.б.н., доцент кафедри фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

В. П. Комариста – к.б.н., доцент кафедри ботаніки та екології рослин, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

С. О. Костерін – д.б.н., академік НАНУ, завідувач відділу біохімії м'язів, Інститут біохімії імені О. В. Палладіна НАНУ

Н. О. Сибірна – д.б.н., професор кафедри біохімії, Львівський національний університет імені Івана Франка

Л. О. Білявська – д.б.н., старший науковий співробітник відділу загальної і ґрунтової мікробіології, Інститут мікробіології і вірусології імені Д. К. Заболотного НАНУ

О. О. Стасик – д.б.н., член-кореспондент НАНУ, завідувач відділу фізіології та екології фотосинтезу, Інститут фізіології рослин і генетики НАНУ

Gederts Ievinsh – Doctor of Science in Biology, Full Professor, University of Latvia (Латвія)

Gregory F. Oxenkrug – PhD, MD, Professor, Tufts University School of Medicine, Tufts Medical Center (США)

N. I. Ronkina – PhD in Biology, Scientific Researcher, Hannover Medical School (Німеччина)

Адреса редакції:

біологічний факультет,

Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна,

майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022

тел. +38 /057/ 707-55-71

<http://seriesbiology.univer.kharkov.ua>

e-mail: seriesbiology@karazin.ua

Статті пройшли рецензування.

Свідоцтво про державну реєстрацію KB №21572–11472P від 20.08.2015

© Харківський національний університет
імені В. Н. Каразіна, оформлення, 2023

*** ЗООЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ *** ZOOLOGY AND ECOLOGY ***

- Загороднюк І.** Їжак з Люксембурга: історія одного зразка як свідок міграцій музейних колекцій між Харковом та Києвом у 1930-х роках /**Zagorodniuk I.** A hedgehog from Luxembourg: the story of a specimen as evidence of migrations of museum collections between Kharkiv and Kyiv in the 1930s/ 4

*** КРІОБІОЛОГІЯ *** CRYOBIOLOGY ***

- Ніпот О.Є., Єршова Н.А., Єршов С.С., Чабаненко О.О., Шпакова Н.М.** Зміна чутливості еритроцитів ссавців до гіпертонічного шоку та криогемолізу за попередньої обробки фенолгідразином /**Nipot O.E., Yershova N.A., Yershov S.S., Chabanenko O.O., Shpakova N.M.** Changes in the sensitivity of mammalian erythrocytes to hypertonic shock and cryohemolysis under the pretreatment by phenylhydrazine/ 19

*** ПРИРОДООХОРОННІ ТЕРИТОРІЇ *** NATURE CONSERVATION AREAS ***

- Атемасова Т.А., Ронкін В.І., Савченко Г.О., Сінна О.І.** Створення Національного природного парку «Східний степ» як засіб збереження зникаючих природних екосистем Північного Сходу України /**Atemasova T.A., Ronkin V.I., Savchenko G.O., Sinna O.I.** Creation of the National Nature Park "Skhidnyi Steppe" as a means of preserving natural ecosystems in Northeastern Ukraine/ 26

*** ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН *** PLANT PHYSIOLOGY ***

- Авксентьєва О.О.** Фітогормональний баланс в листках ізогенних за генами *VRN* ліній пшениці м'якої /**Avksentieva O.O.** Phytohormonal balance in leaves of the soft wheat lines isogenic for *VRN* genes/ 49
- Глушач Д.В., Жмурко В.В., Авксентьєва О.О.** Вплив генотипу та бактеризації на ріст, розвиток та вміст розчинних вуглеводів у ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної /**Hlushach D.V., Zhmurko V.V., Avksentieva O.O.** Influence of genotype and bacterization on growth, development, and soluble carbohydrate content in soybean *E*-genes isogenic lines/ 59

*** ІНФОРМАЦІЯ *** INFORMATION ***

- Правила для авторів /Author guidelines/** 71

... ЗООЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ ... ZOOLOGY AND ECOLOGY ...

DOI: 10.26565/2075-5457-2023-40-1
УДК: 599.365:069.02(477.5)

Їжак з Люксембурга: історія одного зразка як свідоцтво міграцій музейних колекцій між Харковом та Києвом у 1930-х роках І. Загороднюк

Розглянуто історію формування й міграцій природничих колекцій в Україні у першій половині ХХ ст. на прикладі унікального зразка – їжака з етикеткою «Люксембург» збору 1932 року, написаною на бланку «музею ім. Артема». Розвідка показала, що мова має йти про вид *Erinaceus roumanicus*, зібраний харківським ботаніком Є. Лавриненком та зоологом Панченком, які працювали по півдню України. Відомості про цей зразок виявлено у одному з давніх (бл. 1935 р.) інвентарних журналів Зоологічного музею ВУАН, що нині входить до складу ННПМ. Повна реконструйована етикеткова інформація – «Запорізька обл., Пологівський р-н, зал. ст. Азов біля с. Люксембург Український, 23.05.1932». Цей пункт знаходиться у 15 км від заповідника «Кам'яні могили», куди, найімовірніше, прямували дослідники. За реконструкцією автора, зразок зібрано на залізничному роз'їзді (ст. Азов, відома як Роз'їзд 376 км), тобто в місці тривалих зупинок потягів в очікуванні розминки зі зустрічним транспортом, що напевно практикували дослідники того часу. Етикетка «музею ім. Артема» має бути ідентифікована як належна харківському музею імені Артема (однойменні музеї були у Бахмуті й лише з 1950 р. у Луганську). Аналіз переміщень науковців, основні з яких відбулися у 1934–1936 рр. у зв'язку з перенесенням столиці України з Харкова до Києва та реорганізацією низки установ, свідчить, що цей та багато інших колекційних зразків були перевезені до академічних установ Києва. Колектори цього зразка є також авторами зразків ссавців із Херсонщини (1928) та Харківщини (1932, 1934); 1934 р. Лавренко переїхав до Києва, проте тут він відомий виключно як ботанік. Аналіз давніх журналів обліку колекцій ННПМ та історії переміщень зоологів-колекціонерів свідчить, що зразок разом із сотнями інших був частиною робочої колекції О. Мигуліна і перевезений ним з Харкова до Києва при його оформленні на роботу в Заготхутрі у Заворичах та прикріпленні як докторанта до Зоологічного музею ВУАН. Надалі цей зразок, як і сотні інших, був переданий до остеологічної колекції відділу палеозоології Зообіну (з 1939 р. з нього сформувався Інститут зоології), і врешті опинився у відділі палеонтології ННПМ. За 90 років вимішених «міграцій» зразок змінив принаймні 4 місця зберігання і щонайменше 6 номінальних установ (дві в Харкові і 4 в Києві).

Ключові слова: зоологічні колекції, природничі музеї, міграції колекцій, Україна.

Цитування: Загороднюк І. Їжак з Люксембурга: історія одного зразка як свідоцтво міграцій музейних колекцій між Харковом та Києвом у 1930-х роках. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія»*, 2023, 40, 4–18. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-40-1>

Про автора:

І. Загороднюк – Національний науково-природничий музей НАН України, вул. Богдана Хмельницького, 15, Київ, Україна, 01030, zoozag@ukr.net, <https://orcid.org/0000-0002-0523-133X>

Подано до редакції: 13.02.2023 / Прорецензовано: 13.03.2023 / Прийнято до друку: 24.05.2023

Вступ

Колекційні зразки несуть цінну інформацію як про самих себе, так і про колекторів. Особливо цінними для вивчення історії колекцій, музеїв, а почасти й видів (включно з їхнім колишнім поширенням та змінами ареалів) є давні зразки. Такі зразки часто переживають не тільки своїх колекторів, але й установи, при яких існували колекції, а часом і цілі смуги соціальних чи природних катаклізмів, які не змогли пережити їхні колектори. І почасти історія зразків – це історія самої науки, в якій передавалися не тільки знання, але й зразки як носії таких знань. Такі зразки як «естафетні палички» передавалися з рук в руки, з шаф у шафи, з установ в установи; попри все. Це дозволяє проводити чимало реконструкцій історії досліджень – як об'єктів та їх дослідників (Загороднюк, 2013; Коробченко, 2019), так і розвитку напрямків досліджень й установ, де їх проводили. Подібні історії розшифровано стосовно давніх зразків сліпачків, що «мігрували» між низкою регіональних і столичних музеїв України (Загороднюк та ін., 2015), не менш детективною є історія колекцій та зоологічних установ Києва, проаналізована у розвідці «Ховрахи війни» (Загороднюк, 2021).

Мета роботи – описати історію розвідки щодо одного зразка, втраченого в каталогах академічного «Зоологічного музею ННПМ¹» (нині відділ зоології ННПМ, Київ), проте збереженого у порівняльній колекції іншого відділу ННПМ, а на цій основі — результати аналізу міграцій природничих колекцій в Україні у період до Другої світової війни з увагою до музеїв переважно Харкова й Києва.

Матеріал та порівняльні дані

Ключовий об'єкт аналізу — череп їжача (*Erinaceus* sp.), що виявлений в серії остеологічних фрагментів їжаків, яких важливо було перевірити на точність визначень (суміш черепів *Erinaceus* та *Hemiechinus*) при ревізії колекції відділу палеонтології ННПМ (NMNHU-p). Зразки представлено для аналізу куратором колекції З. Баркасі, який у 2019–2022 рр. проводив інвентаризацію колекції сучасних ссавців, яка зберігається в NMNHU-p як порівняльна для роботи з викопними матеріалами.

Ця колекція (NMNHU-p) сформована у 1950-х роках (можливо, раніше) із зібрань Зоологічного музею (NMNHU-z), який на той час був у складі Інституту зоології УР АРСР (ІЗАН) і яким опікувалися співробітники відділу фауни і систематики хребетних ІЗАН. Як відомо автору (І. Сокур, особ. повід.), тоді остеологічні матеріали на прохання палеонтологів було відділено від тушок або шкірок і передано до відділу палеонтології. Після того рецентні матеріали (відділ зоології) пройшли щонайменше дві інвентаризації і отримали номери, що ніяк не пов'язані з остеологічними зразками, які зберігаються у NMNHU-p. Проте на частині шкірок є етикетки із записами старих номерів, а на черепах нерідко є написи номерів тушшою. Проте зразок № 3913, про який мова, не має відповідної тушки (хоча судячи по нитках на черепі, він був прикріпленим до шкірки). Понад те, запис про нього відсутній в каталозі колекцій комахоїдних ссавців, що зберігаються у відділі зоології ННПМ (Шевченко, Золотухіна, 2005). Понад те, в NMNHU-z під номером 3913 зберігається *Myodes glareolus* з Закарпаття (збір І. Сокура 16.05.1948).

У порівняльній колекції рецентних ссавців у відділі палеонтології знайдено зразок їжача (повний череп *Erinaceus roumanicus*) з рукописною етикеткою «Люксембург укр, з/с Азов, Панченко та Лавренко, 23.05.32 р., L – 230, Ca – 40, Pl – 20 [мм], цілина, схил півн» і типографським написом «Музей ім. т. Артема» (фото на рис. 1). Ці написи ідентифіковано так: «[селище] Люксембург укр[аїнський?], з[алізнчна] с[танція] Азов, [колектори:] Панченко та [Євген] Лавренко, 23.05.1932 р., {виміри тіла}, цілина, схил півн[ічний]» та «Музей ім[ені] т[овариша] Артема».

Зразок записаний в інвентарному журналі ІКНДФП-R5 за № 33. Автором уважно переглянуто всю базу даних на предмет подібних знахідок ссавців і вивчено всі відомі інвентаризаційні журнали музею, включаючи серію давніх «рожевих» і «червоних» журналів 1930-х років, що зберігаються у відділах музеології та зоології ННПМ. Запис виявлено у «рожевому журналі» № 4, в його кінці, за номером 3913 (рис. 2). Цей номер аналогічний напису на етикетці, що зберігається з черепом.

Для порівнянь використано базу даних щодо теріологічної колекції ННПМ, яка створена у форматі mdb (MS Access) автором ще у 1998 р. і яку упродовж багатьох років наповнювала Л. Шевченко, а деякі її частини опубліковані окремими виданнями в серії «Каталоги зоологічного музею ННПМ НАН України» (напр.: Шевченко, Золотухіна, 2005). Окрім того, оскільки припущено, що один із колекторів є ботаніком, отримано низку важливих консультацій від харківських колег — як музеологів, так і ботаніків (О. Зіненко, М. Яроцька та ін.), а також дуже докладні уточнення від Національного гербарію при Інституті ботаніки НАНУ (Н. Шиян, завідувач гербарієм).

Щодо колекторів

Важливим джерелом для пошуку даних про дослідників початку ХХ ст. є описи колекцій та бібліографія у монографії О. Мигуліна «Звірі України» (Мигулін, 1938). Проте в цьому джерелі таких зразків і імен таких колекторів у описах фауни та у бібліографії не виявлено. Тобто, і Панченко, і Лавренко залишалися неідентифікованими. У життєписі Б. Вальха, тогочасного дослідника природи сходу України, відзначено, що серед науковців, з якими напевно контактував цей дослідник, є й ім'я Євгена Лавренка (Загороднюк, Пархоменко, 2018)

¹ ННПМ – Національний науково-природничий музей НАН України; його зоологічні колекції започатковані 1921 р. як «Зоологічний музей ВУАН» або «Зоологічний кабінет ВУАН» (Загороднюк, Очеретна, 2019). Для окремих частин колекції ННПМ (зоологія і палеонтологія) відповідно до попередніх публікацій вжито акроніми NMNHU-z та NMNHU-p.

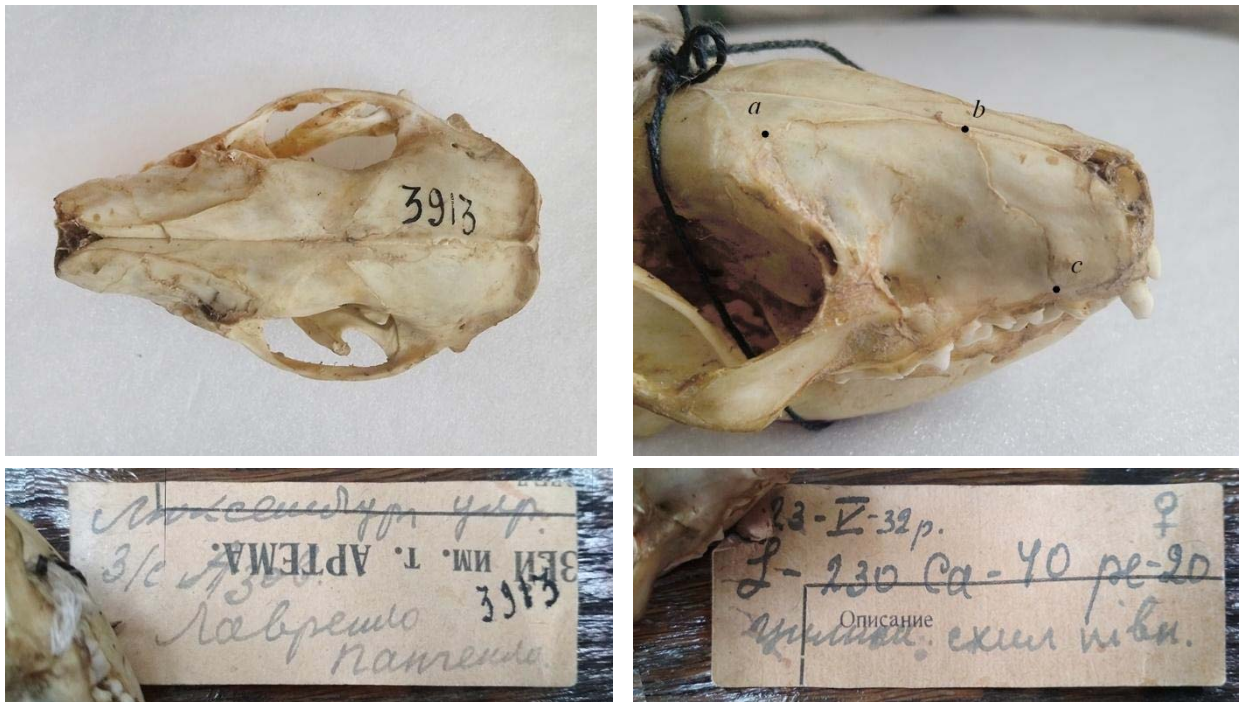


Рис. 1. Фото черепа і оригінальна етикетка «їжака з Люксембурга» в колекції відділу палеонтології ННПМ: череп показано з деталізацією особливостей роструму (праворуч), етикетку – зі зворотним боком (справа). Літерами а–с позначено точки вимірювання довжини maxillo-naso-frontale (а–b) та maxillo-praemaxillare (b–c) швів, співвідношення довжини яких має діагностичне значення (у цього зразка індекс MI = 1,41)

Fig. 1. Photo of the skull and the original label of the "Luxembourg hedgehog" in the collection of the NMNH Department of Paleontology: the skull is shown with details of rostrum features (right), the label is shown with the reverse side (right). Letters a-c indicate the points of measurement of the length of the maxillo-naso-frontale (a–b) and maxillo-praemaxillare (b–c) sutures, the ratio of which is diagnostic (in this specimen, MI index = 1.41)

33.	K2-3913	29.03.2019	<i>Erinaceus europaeus</i> <i>danubicus</i> чепка	Люксембург (с. Вейтка, Веспорська обл.) (Вейтка) 3/с Лавр., Лавренко	23.05.1932	Лавренко, Лавренко	2157
3911	68/192		<i>Erinaceus eur. danubicus</i> Motsch. череп.	С. Гомолівка (?) Зм. у.		Лавренко	
3912.	251.	"	"	с. Диний рова Ізюмск.			
3913.	-	"	"	у-д-а Харків. губ. 12-V-1915 Перевіренов. Люксембург. ? 23-V-32 Лавренко 3/с Лавр. Цесина біля с. м. Лавренко			

Рис. 2. Запис про зразок їжака з Люксембургу: вгорі – сучасна інвентаризаційна книга у відділі палеонтології ННПМ, внизу – фрагмент сторінки з давнього «рожевого журналу», що має назву «Книга № 4. Відділ палеозоології. Загальний каталог, № 2478–3921»: записи № 33 та № 3913 стосуються «їжака з Люксембургу»

Fig. 2. A record of a hedgehog specimen from Luxembourg: top - a modern inventory book in the NMNH Department of Paleontology, bottom - a fragment of a page from an old "pink journal" entitled "Book 4. Department of Paleozoology. General Catalogue, No. 2478-3921": entries No. 33 and No. 3913 refer to the "hedgehog from Luxembourg"

Пошук у довідниках показує, що Лавренко Євген Михайлович (1900–1987) – визначний український геоботанік, академік АН СРСР, який у 1921–1934 рр. працював у Харкові, зокрема з 1929 р. – у Харківському сільськогосподарському інституті, а з 1934 – у Ботанічному інституті АН СРСР. Важливо, що там само в ХСГІ у ті самі роки працював і Мигулін (про що далі). Натомість, широкі пошуки імені Панченко не дали результатів: немає його ні в книгах з історії харківських вишів, ні в бібліографічному огляді «Фауна і флора Харківської області» (Грама та ін., 1995).

Харківські колеги-ботаніки, яких автор просив переглянути етикетку, однозначно признали на ній почерк Євгена Лавренка (Ю. Гамуля та А. Тарієв, за посередництва О. Зіненка). Аналогічне з низкою важливих деталей повідомила й завідувачка Національним гербарієм Н. Шиян: «Зважаючи на почерк етикетки на фото, можу зразу Вам сказати, що вона написана Євгеном Лавренком – українським ботаніком, акад. СРСР, який на 1932 р. працював ще в Харківському університеті. (...) в нашій колекції багато зборів Є. Лавренка, бо (...) в 1934 р. разом з перенесенням столиці УРСР до Києва, до нашого Інституту переведено і харківський Інститут прикладної ботаніки разом з співробітниками та колекціями.» (лист 1.04.2019). Відмічу, що Євген Лавренко вільно володів українською мовою і писав дуже «кучеряво» (напр. Лавренко, 1927), тому й українська мова етикетки цілком очевидна, і є характерне розміщення означень на другому місці («схил північний»).

З огляду на сьогодні важко було припустити, що Лавренко-професор-ботанік ловив їжаків і варив їхні черепи². Проте його почерк признали колеги, тому ясно, що він був природознавцем-універсалом (що в ті часи було нормальним). Участь ботаніка в колекціонуванні зоологічних зразків може пояснити спільна експедиція із зоологом для збору матеріалу, притому матеріал вони збирали по шляху слідування потягів, біля залізничних роз'їздів, що напевно було зручно: є рух вперед, є місце проживання, роботи й збереження матеріалів, є тривалі зупинки на природі.

У такому разі мають бути й інші збори цих людей уздовж залізниць. Цю гіпотезу підтверджують розвідки колег. За інформацією, повідомленою харківськими колегами (Яроцька, Яроцький, 2016; М. Яроцька, особ. повід.), саме це було характерно для зборів Є. Лавренка – велика кількість зразків рослин зібрана ним біля залізничних станцій і роз'їздів («збори Лавренка не серійні, а фрагментарні, нахванані по якихось залізничних станціях!»). Отже, мова однозначно про харківських дослідників, які мандрували потягами. Подібне повідомила й згадана вище Н. Шиян: «Що стосується ст. Розівки і її околиць, то для мене це досить відома точка, оскільки вона – проміжна зупинка всіх ботаніків на шляху до “Кам'яних могил”. Судячи по гербарних зборах 1930-х років, звідтіль збирали [матеріали] ще І. Зоз, М. Клоков, Ю. Клеопов. Причому мені не раз траплялися зразки з околиць Розівки, які згадувались в протоколах. Наприклад, з цієї точки зібрано паратип *Centaurea pseudoleucolepis* Клеоров. “Маріупольський окр., ст. Розівка, Кам'яні могили, 29 VIII 1925, М. Клоков”, KW000006267.» (лист 1.04.2019).

Ідентифікація та місце знахідки

Зразок *Erinaceus eur[opa]eus danubicus* (див. рис. 2) перевизначено автором як *Erinaceus roumanicus*. На оригінальній етикетці і на черепі записів щодо виду немає. Зазначена розбіжність пов'язана з тим, що протягом значної частини 19–20 ст. їжаків з території України і загалом Європи відносили до *Erinaceus europaeus*. Проте подальша ревізія (каріотип та індекси з вимірів черепа) показала, що всі вибірки з України мають бути віднесені до *Erinaceus concolor* s. lato (Загороднюк, Мишта, 1995). Останнього невдовзі поділили ще на два види – *Erinaceus concolor* s. str. (Мала Азія та суміжні регіони) й *Erinaceus roumanicus* (= *danubicus* = *danubialis*), який, власне, і поширений в Україні (Загороднюк, Ємельянов, 2012). Максильярний індекс дослідженого зразка ($MI = 1,41$)³ безумовно відповідає вимірам черепа *E. roumanicus*; він є одним із найбільших, що характерно для південних популяцій цього виду.

Череп зразка є комплектом, включно з повними зубними рядами, рівномірно жовтуватий, що має свідчити про те, що його виварювали, а не знайшли в терені (як це припускали колеги в обговореннях цієї знахідки); з огляду на проблеми того часу не виключено, що його вжили в їжу, а

² Не можна виключати, що це могло бути й певною звичною дійсністю тогочасних природничих експедицій, оскільки тривалі стоянки в терені вимагали й певних гастрономічних практик і здобування тварин на поживу. Принаймні, подібне автор не раз дізнавався від старожилів у спогадах про дальні походи, мисливські виїзди чи звичай пастухів.

³ MI – відношення довжин швів *maxillo-prae-maxillare* до *maxillo-naso-frontale*, який у вибірках з України (всі *E. roumanicus*) складає в середньому 0,91–1,30, натомість у *E. europaeus* – 0,74–0,85 (за: Загороднюк, Мишта, 1995). Досліджений зразок є типовим *roumanicus* з одним із найбільших для цього виду значень $MI = 1,41$ (довжини швів – 14,14 проти 10,05 мм).

череп зберегли. Опрацювання саме свіжого матеріалу також підтверджують деталі, вміщені на етикетці, на якій вказано стать (самка) і виміри тіла (довжина тіла, хвоста і лапки). Окрім того, олівцеві записи на етикетці хаотичні, що свідчить про її оформлення в нестационарних умовах, ймовірно в полі, і, якщо це так, наявність на виїзді музейних етикеток може свідчити, що ці колектори могли їхати на польові роботи за завданнями музею. Етикетка зразка, окрім запису «Люксембург», містить важливі топонімічні деталі: 1) дописка до назви «укр.» (тобто мова має йти про топонім «Люксембург Український», 2) дописка до місцезнаходження «з/с Азов».

Останнє – ключове, оскільки Розівок в Україні багато, 13, у т.ч. дві в Запорізькій і дві в Донецькій областях, і чи не всі вони були німецькими колоніями або колгоспами з ім'ям Рози Люксембург, яке після знецінення ролі цієї німецької комуністки, яке надто неприязно висловлювалася як про більшовиків, так і про українців, сором'язливо перейменували на Розівку. Запис на етикетці їжака «Станція Азов» незаперечно свідчить на користь «Розівки» у Пологівському районі Запорізької обл., за 60 км на пн-зх від Маріуполя. За 15 км від неї знаходиться заповідник «Кам'яні Могили» — тогочасна «Мекка» для багатьох біологів.

Гіпотеза про те, що це може бути с. Рози Люксембург у Новоазовському (нині Бойківському) районі Донецчини, відкинута: хоча це колишнє «с. Дзержинське», звідки є немало теріологічних зборів того часу, проте проблемою є значна віддаленість цього «Люксембурга» та станції Азов (недалеко є станція Азов у м. Азов у суміжній Ростовській обл.).

Було також село «Люксембург» у Бахмутській окрузі, яке після декомунізації отримало назву Нове Шахове нинішнього Покровського району Донецчини. Територіально близькість його до бахмутського «музею ім. Артема» очевидна, проте віддаленість від ст. Азов також. Отже, мова має йти про Розівку Пологівського р-ну Запорізької обл., яка в період існування Люксембурзького німецького національного району (1925–1939 роки) мала назву «Люксембург Український» (що й пояснює згадану вище дописку «укр»), а в 10 км на північ від нього знаходиться з/с Азов (мова напевно про з/с як залізничну станцію, яка нині називається «Роз'їзд 376 км»)⁴.

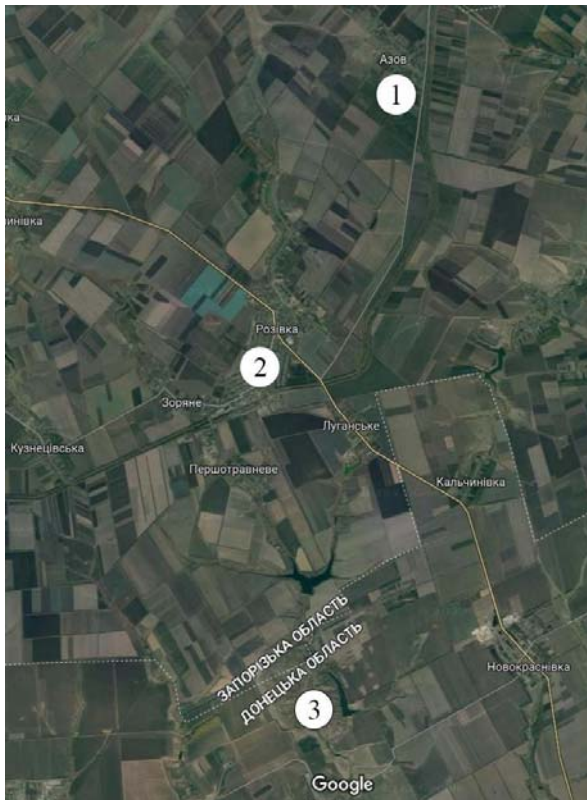


Рис. 3. Ключові топоніми: 1 – з/с Азов, 2 – Розівка (Люксембург Український), 3 – Кам'яні могили

Fig. 3. Key place names: 1 – Azov railway station, 2 – Rozivka (Luxembourg Ukrainian), 3 – Kamiani Mohyly ['Stone graves']

Село «Люксембург Український» у 1925–1938 рр. було райцентром «Люксембурзького німецького району» (нім. Deutscher Kreis Luxemburg) у складі Маріупольської округи; нині це смт Розівка у складі Пологівського району Запорізької області.

Окрім того, за Вікіпедією, відомо також поселення «Люксембург» як «колонія німецьких колоністів у Бахмутському повіті» (окрузі), яке при заснуванні мало назву Христіанівка (1891 р.), а нині (Закон України № 317-19 від 8.08.2015) – Нове Шахове, у складі Покровського району Донецької обл.

⁴ Попри це, трохи дивною є вікіпедійна інформація про те, що назва с. Азов з'явилася лише 1938 р. Можна припустити, що роз'їзд не мав офіційної назви за назвою села, проте в побуті його так і називали (етикетка однозначно первинна, 1932 р.).

Про «музей імені Артема»

Бланк етикетки з написом «Музей ім. т. Артема» став ще однією загадкою. За первинною гіпотезою автора етикетка з написом «Музей ім. т. Артема» мала би стосуватися Бахмутського краєзнавчого музею. Стосовно останнього і ролі Бориса Вальха в його розвитку і розвитку досліджень в регіоні є окрема стаття (Загороднюк, Пархоменко, 2018). Цей музей деякий час мав назву «Окружний музей ім. т. Артема» (Принь, 2012), та й Б. Вальх активно працював у галузі природоохорони і створення заповідників в Приазов'ї, при тому у ті самі роки, у 1921–1935 роках; та й топонім відповідний був у Бахмутському повіті. Все це дуже заплутувало ланцюжки пошуку. Але врешті ця гіпотеза була відкинута. Виходячи з того, що дослідники були харків'янами і що «музей ім. т. Артема» в ті роки був і в Харкові, основною є «харківська» гіпотеза. Також важливо, що в історії Бахмутського музею ці імена також не відомі (І. Корнацький, особ. повід.) і знову-таки «з/с Азов» також від Бахмута далеко.

Назву «імені Артема» носив також Луганський художній музей, проте ця його назва існувала лише з 1950 року (<https://esu.com.ua/article-58992>) і до середини 1990-х (Борщенко, 2006: с. 375). Організований в Луганську у 1924 р. краєзнавчий музей, що мав назву «Донецький обласний соціальний музей» (Принь, 2010), був надто далеким для харків'ян.

Тому автор приймає на основну гіпотезу те, що мова має йти про «Всеукраїнський соціальний музей ім. т. Артема» у Харкові, створений 1923 р. шляхом об'єднання низки музеїв, а згодом реорганізований у Харківський краєзнавчий та низку інших музеїв, які були первинно включені до його складу. Як зазначає дослідник історії харківських музеїв Л. Рибальченко щодо Соціального музею ім. Артема, «Це була новаторська спроба (яка, на щастя, не вдалася) показати розвиток людства на українському матеріалі; в основу створення експозиції був покладений принцип показу «ідей», а не «речей» (Рибальченко, 1993). «Музейні експонати мали демонструвати історію людства «від ембріона до Рафаеля» під соціально-політичним кутом зору ... Цю ідею не було реалізовано із прозаїчного приводу – не вистачало місця...» (О. Принь, особ. повід., лист 3.04.2019). У довідковому монографічному виданні з історії музейної справи на Харківщині (Сосновська, Ярошик, 2009) жодних прямих описів чи згадок колекцій природничого відділу чи роботи в ньому Лавренка або Панченка не виявлено.

Щодо етикетки наша колега Н. Шиян зазначила наступне: «Що стосується "музею ім. т. Артема", на папері якого написана етикетка, то це нормальне явище писати етикетку на тому, що потрапило до рук. ... У ботаніків бувають цікаві етикетки – на сторінках "Судебного дела", на шпалерах, на пароплавних квитках, на військових (...) картах, тощо. Зразки 1920–1930-х років багаті на такі артефакти. ... Як на мене, то ця етикетка свідчить, що Лавренко і Ко підготували польові етикетки з того, що знайшлося на той час під рукою. Думаю, що це харківський музей.» Оскільки Євген Лавренко працював у 1932 р. (крайні дати – 1929–1934 рр.) у Харківському сільськогосподарському інституті (ХСГІ). Автор припускає, що обидва дослідники могли мати спільне відрядження до Кам'яних могил від аграрного інституту. Власне, «музей ім. Артема» десь у ті роки і був розформований, і колекції та інші матеріали з нього могли потрапити до аграрного інституту. Власне, реконструйована історія передачі теріологічних колекцій до Києва (див. далі) пов'язана з О. Мигуліним, який тоді також працював в ХСГІ.

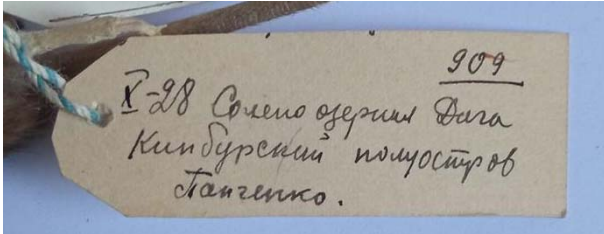
Зразки з подібними етикетками (місця, дати, колектори)

За базою даних щодо ссавців у колекції відділу зоології ННПМ (NMNHU-z), пошук колекторів «Панченко» і «Лавренко» та зразків 1932 р. дозволив виявити вісім таких записів, п'ять авторства Панченка, два Лавренка, один анонім (рис. 4):

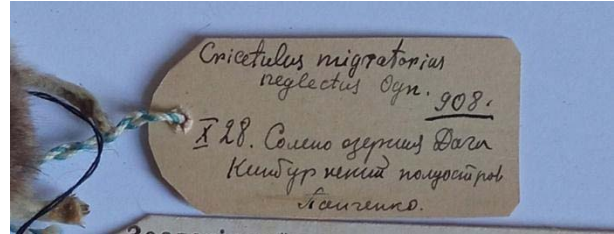
- збори Панченка (без ініціалів): 1) *Cricetulus migratorius*, Херсонська обл., Голопристанський р-н, Чорноморський заповідник, Кінбурнська коса, 10.1928, шкірка, № 9892 (стар. № 908), leg. Панченко [у Мигуліна, 1938 є запис про хом'ячка № 901 з подібними даними: «Соленоозерна дача», «29.09.1928», без імені]; 2) *Mus musculus*, Херсонська обл., Голопристанський р-н, Чорноморський заповідник, 10.1928, шкірка № 10773, стар. № 909, leg. Панченко; 3) *Meles meles*, Харківська обл., Нововодолазький р-н, 23.05.1934, череп № 1433 (juv), стар. № 193, leg. «Панч.» [почерк виглядає іншим]; 4) № 9882 (стар. № 1181 – іншим чорнилом), хут. Панківка, Валківський р-н, Харківської обл., 25.04.1935, leg. Панченко (в каталозі помилково як: «Херсонська обл., «1935?» і «не-Вальх»); 5) *Mus spicilegus*, [Дніпропетровська] обл., Кам'янський р-н, с. Іванівка, черепи в NMNH-р № R5-2853 та R5-2859 (етикетки не оригінальні);

- збори Лавренка (ініціали не вказані): 6) *Sicista subtilis*, Маріуполь, 21.08.1932, череп № R5-2753 (4343 стар., 1939 шк), 7) *Microtus arvalis*, Харківська обл., Дергачівський р-н, окол. с. Дергачі, 6.10.1932, шкірка в NMNH-z № 4900, череп в NMNH-p № R5-2804;
- збори аноніма (з того самого регіону й часу [можливо, Дребенцов]): 8) *Spalax microphthalmus*, Донецька обл., окол. м. Краматорськ, 3.08.1932, шкірка № 3000.

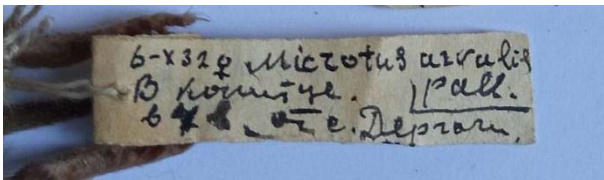
Отже, обидва згадані колектори мали досвід збору й інших зразків ссавців, як на Харківщині, так і в південних регіонах. Загалом можна говорити про степовий набір видів і місцезнаходжень, що може характеризувати їхні наукові інтереси.



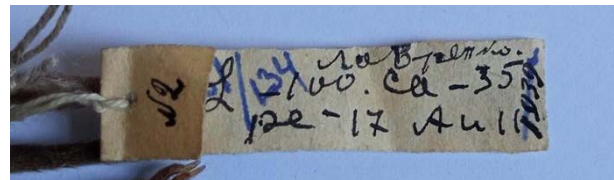
Mus 10773 (909), 1928 p., Панченко



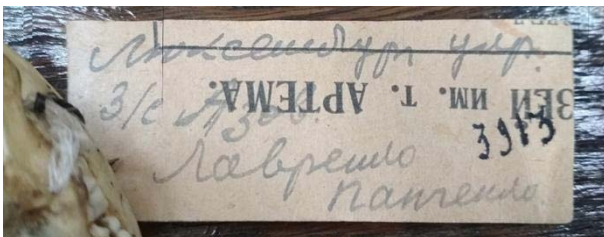
Cricetulus 9892 (908), 1928 p., Панченко



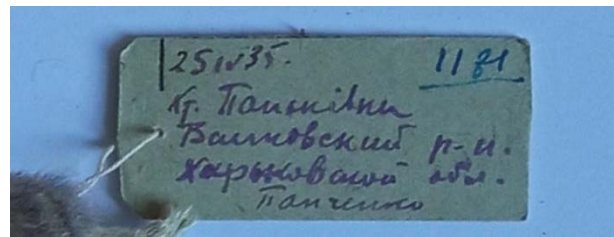
Microtus 4900 (1919), 1932 p., Лавренко



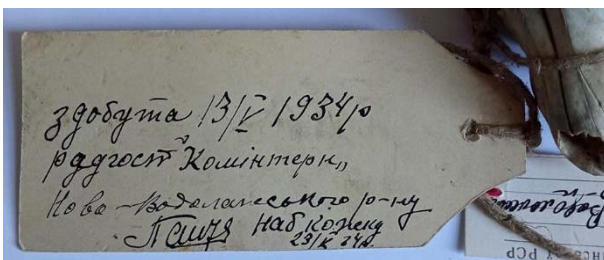
Microtus 4900 (1919), 1932 p., Лавренко



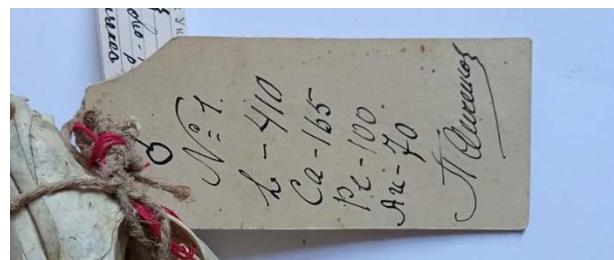
Erinaceus 33 (3913), 1932 p., Лавренко, Панченко



Cricetulus, 9882 (1181), 1935 p., Панченко



Meles 1433 (0193), 1934 p., Панченко



Meles 1433 (0193), 1934 p., Панченко

Рис. 4. Етикетки різних зразків із колекції ННПМ, зібраних колекторами їжака з Люксембурга Є. Лавренком і Панченком: очевидний збіг почерків на етикетках 1928 р. та 1935 р. (Панченко) та на етикетках 1932 р. (Лавренко), тобто всі ці етикетки первинні, не переписувалися кураторами колекцій (фото зроблені Є. Улюрою)

Fig. 4. Labels of different specimens from the NMNH collection, collected by E. Lavrenko and Panchenko, collectors of the "hedgehog from Luxembourg": an obvious coincidence of handwriting on labels of 1928 and 1935 (Panchenko) and on labels of 1932 (Lavrenko), i.e. all these labels are original, not rewritten by the curators of the collections (photos by E. Ulyura)

Звертає на себе увагу, що невідомий тепер «Панченко» напевно був в експедиції в надморських заповідниках разом з О. Мигуліним: зразок хом'ячка з подібними даними згаданий в монографії Мигуліна 1938 р., проте без згадки колектора і загалом це ім'я колектора в книзі Мигуліна автором не виявлено (що може свідчити про те, що його було репресовано). За «теріологічною» базою даних ННПМ, у відділі зоології цього музею є 5 зразків з ЧБЗ, зібраних О. Мигуліним 1928 року, з крайніми датами 22–30.09.1928 – один *Apodemus* (9320), два *Cricetulus* (9879–9880) і два *Stylodipus* (10237, 10239). З цього слідує, що дослідники працювали разом, а також розуміння того, як зразки, зібрані Панченком або за його участі, могли потрапити до колекцій О. Мигуліна (докладніше далі).

Щодо 1928 р. в житті надморських заповідників знаходимо важливі деталі в книзі Д. Чернякова з історії Чорноморського заповідника (Черняков, 2007): 14.07.1927 р. ухвалено постанову про створення надморських заповідників, а 19.06.1928 – про створення «піщаних заповідників в низов'ях Дніпра». Тобто, обліки гризунів восени 1928 року в Чорноморському заповіднику можуть свідчити про те, що Панченко був залучений до інвентаризаційних робіт у новостворених заповідниках. Оскільки саме Харків був столицею і там концентрувалися всеукраїнські установи, включно з «Українським комітетом охорони пам'яток природи», можна припустити, що робота у надморських заповідниках, як і в Кам'яних могилах, могла проводитися саме під егідою цього комітету. Відомо, що Є. Лавренко входив до першого складу (1929–1932) цього комітету (Борейко, 2001).

Ще одним важливим аспектом стало те, що в одному з найдавніших інвентаризаційних журналів («рожеві журнали») з обліку колекцій ННПМ зберігся порядок інвентаризації. Її явно проводили не в порядку надходжень, а за таксонами. І зразки всіх «східних» їжаків виявилися разом: і зібраний О. Мигуліним у Гомольші Зміївського повіту ([1915], дата за: Мигулін, 1938: с. 63, 69), і зібраний В. Переверзієвим у Дмитрівці Ізюмського повіту (1915), і третій – описаний вище зразок з Люксембурга (1932) (див. рис. 2).

Ці збіги явно свідчать про те, що три східні «їжаківі» зразки, притому всі зібрані харківськими колегами, опинилися в одному місці, проте в іншому місті, завдяки одній і тій самій людині. З усіх зазначених колекторів, у 1935–1940 рр. у зоологічних установах Києва опинився (працював) лише один – О. Мигулін – відомий дослідник ссавців і колектор, зберігач значних колекцій ссавців (Марковська, Загороднюк, 2022). Тобто, «їжак з Люксембурга» та кількості інших колекційних зразків, що й дотепер зберігаються в ННПМ, напевно потрапили до тогочасного Зоологічного музею ВУАН через О. Мигуліна, який у 1936–1938 рр. був у штаті Інституту зоології та біології ВУАН (тобто інституту, до якого з 1934 року і був підпорядкований музей).

Про міграції колекцій

Історія потрапляння зразка до Києва спочатку була зовсім невідомою, проте поступовий аналіз даних про колекторів, місце збору, місця можливого первинного зберігання й обставини експедицій, в яких його могли зібрати, а також подальших переміщень колекцій дозволив розшифрувати всю історію таких міграцій. Вся первинна історія їжакового зразка пов'язана з Харковом, найімовірніше з Харківським сільськогосподарським інститутом, де напевно працював Євген Лавренко (один із колекторів зразка), точно працював Олексій Мигулін (колекціонер зразків ссавців), і, ймовірно, працював [працювала?] також Панченко (другий колектор, однозначних даних про його [її] афіліацію немає).

Очевидними поштовхами стали численні події в житті вишів та країни у 1933–1934 рр., коли відбулася реорганізація вищої школи, а слідом відбувся і переїзд з Харкова до Києва всіх всеукраїнських установ – від уряду (1934) до наукових інститутів (1934–1936). Два з трьох згаданих вище науковців також перемістилися до Києва. Лавренко переїхав до Інституту ботаніки (тоді Біоботанічний інститут), Мигулін – до Інституту зоології (тоді Біозоологічний інститут, відомий також як Зообін), до складу якого з 1934 р. увійшов і Зоологічний музей ВУАН на правах окремого сектора (4–6 відділів у різний час). Обидва до переїзду працювали в Харківському сільськогосподарському інституті, нині Харківський аграрний університет (ХАУ)⁵. На жаль, жодний доступний в мережі документ не засвідчує такого співробітника, як «Панченко», нічого це ім'я не говорить і старожилам кафедри зоології ХАУ (В. Мешкова, особ. повід.).

⁵ У ті часи дослідники часто працювали у 2–3 установах. Щодо Лавренка: «у 1934 р. разом з перенесенням столиці УРСР до Києва до нашого Інституту переведено харківський Інститут прикладної ботаніки разом з співробітниками та колекціями» (Н. Шиян, особ. повід.); Мигулін у 1930–1935 рр. – завідувач сектору Українського НДІ захисту рослин, у Харкові (Пидопличко 1968), та у 1934–1935 рр. – доцент Харківської обласної вищої с.г. школи (Марковська, Загороднюк, 2022).

Отже, «велике переселення» до Києва та його околиць (зокрема до Заворичів, куди переїхала аверинська мисливська лабораторія, що отримала статус центральної станції Заготхутра, очоленої О. Мигуліним) планувалося як незворотне, тому їхали і люди, і колекції. Власне, тоді й з'явилися «червоні» й «рожеві» журнали ЗМ ВУАН (нині ННПМ), в яких було записано велику кількість зразків явно харківського походження (насамперед збори О. Мигуліна, Б. Вальха, В. Переверзієва та низки інших колег, у т.ч. В. Аверіна, Б. Виноградова, Я. Зубка, О. Рудинського, Б. Литвинова, І. Тарнані, тощо). Понад те, опікуном колекцій стала (по суті) біженка з Харкова, співробітниця аверинської мисливської лабораторії Євдокія Решетник (Коробченко, 2016). Очевидно, що перереєстрація фондів ЗМ ВУАН почалася з появи нових серійних матеріалів, які треба було інвентаризувати.

Аналіз теріологічної бази даних колекції ННПМ (відділ зоології) дозволив вирізнити кілька складових колекцій, у т.ч. ту, що могла надійти з Харкова (насамперед, зібрання О. Мигуліна) і з Ростова (зібрання Є. Звірозомба-Зубовського). Подальший докладніший аналіз може внести корективи у такий перелік, проте на сьогодні картина в цілому ясна: загалом мова може йти про понад 1000 зразків від 30 колекторів з крайніми датами 1912–1939 (табл. 1)⁶.

З них явними лідерами (понад 100 зразків) є такі колектори, як Василь Переверзієв (473), Сергій Вальх (231), Микола Калабухов (119). Як приклад зразка явно харківського походження наведено фото етикеток до соні лісової (*Dryomys nitedula*), здобутої у березні 1921 р. О. Блінковим і опрацьованої (препарованої?) М. Дюковим (рис. 5); нині цей зразок зберігається в ННПМ.

Ім'я персони, з якою важливо пов'язувати формування й каталогізацію в академічному зоомузеї поновленої колекції, не відоме. Жодних документів не виявлено. Такими персонами могли бути передусім Є. Решетник (куратор фондів), П. Крижов (каталогізатор), проте напевно дотичними були і О. Мигулін (на багатьох зразках є або запис про колектора Мигуліна, або про колекцію Мигуліна), а також М. Селезньов (неоднозначні дані). Всі вони були напевно добре знайомі і співпрацювали не тільки в Зоомузеї АН (Київ), але й в Заготхутрі (Харків та Заворичі). У архіві ІЗАН НАН України виявлено серію записів про накази по Зообін⁷ на відрядження співробітників до різних установ з метою отримання (передачі, викупу, дарування) колекції. Цією роботою опікувалися співробітники Музейного сектору Зообін, і один з прикладів наведено на рис. 6 – про відрядження куратора теріологічних фондів Зоологічного музею (у складі Зообін) Є. Решетник до Полтави й Харкова з метою отримання колекцій М. Гавриленка й В. Переверзієва.

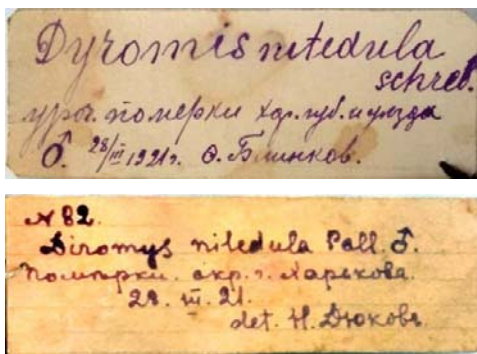


Рис. 5. Етикетки від зразка соні лісової (*Dryomys nitedula*), зловленої в уроч. «Помірки» на північній околиці Харкова 28.03.1921. Вгорі – первинна етикетка колектора О. Блінкова; внизу – етикетка, написана М. Дюковим, який, очевидно, був консерватором одного з харківських музеїв (ХІНО або ХСГІ). Колекція NMNHU-z, № 619. Хоча в каталозі цей зразок чомусь записано як «Лебединський район» Сумщини та «28.06.1953»⁸, зразок цей однозначно зібраний в уроч. Помірки, що у Харкові, 28.03.1921, і він напевно був привезений з Харкова у 1930-х рр. (деталі у тексті)

Fig. 5. Labels from the specimen of the forest dormouse (*Dryomys nitedula*) caught in the Pomirky tract on the northern outskirts of Kharkiv on 28.03.1921. Above — original label of the collector O. Blinkov; below — label written by M. Diukov, who was apparently a conservator of one of the Kharkiv museums (KhINO or KhAI). Collection NMNHU-z, no. 619. Although the catalogue for some reason lists this specimen as "Lebedynskiy rayon" of Sumy oblast and "28.06.1953", this specimen was definitely collected in the Pomirky tract in Kharkiv on 28.03.1921, and it was probably transported from Kharkiv in the 1930s (details in the text)

⁶ Кілька зразків від М. Гавриленка стосуються пізнішого часу.

⁷ Зообін – Зоолого-біологічний (або Біозоологічний) інститут, сформований на основі Зоомузею ВУАН і з якого у подальшому сформувалася низка похідних інституцій, включно з Інститутом гідробіології, Інститутом зоології та Центральним (з 1998 р. Національним) науково-природничим музеєм.

⁸ За тим же каталогом теріологічних колекцій ННПМ, у червні 1953 р. в Лебединському районі зібрана серія з 19 екз. гризунів, кажанів і кротів київськими зоологами В. Антоновичем, І. Сокуром, М. Щербаком.

Таблиця 1. Збори ссавців за теріологічною базою даних ННПМ, які найімовірніше, привезені О. Мигуліним до Зоологічного музею ВУАН з Харкова близько 1936 р. (імена наведено у російській транскрипції відповідно до каталогів музею: Шевченко, Золотухина, 2005 та ін.)

Table 1. Mammalian collections according to the NMNH theriological database, most likely brought by O. Myhulin to the VUAN Zoological Museum from Kharkiv around 1936

Колектор	Зразків	Крайні дати	Примітка
Переверзев В.В.	n = 473	1912–1921	NT14*
Вальх С. Б.	n = 231	1927–1930	NT14
Калабухов Н.И.	n = 119	1927–1930	NT14; можливо, колекція з Ростова
Рудинский [О. Н.]	n = 56	1932–1939	ref1**
Дюков Н. [М. М.]	n = 22	1913–1927	ref2**
Виноградов Б.С.	n = 15	1913–1924	NT14
Дребенцов [В.С.]	n = 15	1930–1932	ref3**, матеріал надійшов разом із колекціями В. Переверзієва «з УНІЗР»
Шнитников В.Н.	n = 15	1937	можливо, колекція з Києва
Гавриленко М.И.	n = 12	1927–1928 + 1946–1963	NT14; можливо, колекція не з Харкова
Зубко Я.П.	n = 12	1935–1936	NT14
Литвинов [Б.]	n = 12	1915	
Дьяконов М.Я.	n = 6	1915–1917	у 1912–1916 рр. вчився в ІХУ [Імператорському Харківському університеті]
Савенко	n = 6	1929	
Аверин В.Г.	n = 3	1917–1935	NT14
Луговой Ф.	n = 3	1929	
Матвеев Ю.	n = 3	1928	
Панченко	n = 3	1928–1934	деталі у цій праці
Галасенко И.К.	n = 2	1930	
Кошевой Т.	n = 2	1929–1930	
Мозговой	n = 2	1915–1937	
(інші, по n = 1)	n = 10	1917–1933	(деталі під таблицею)***

* За наявності нарису в довіднику про теріологів України (випуск 14 бюлетеню *Novitates Theriologicae*) вказано «NT14»; ** О. Рудинський відомий статтею про полівку підземну на Харківщині (Рудинський 1936); Микола Дюков писав про вовків Харківщини, джейранів і дагестанських хом'яків (Дюков, 1923, 1927 та ін.), в Музеї природи ХНУ є зібраний ним зразок вечірниці (Ільяхін, 2018); колекційні зразки Дребенцова з Херсонщини розглянуто раніше (Коробченко та ін., 2014), УНІЗР — Український науковий інститут захисту рослин (Харків); *** Антоненко (1933), Бахметьев (1917), Богданов (1917), Дамконова М.Я. (1917), Дмитренко П.Т. (1919), Жуков Е.А. (1917), Карпенко Д. (1917), Лосев (1926), Обидченко В.В. (1930), Юревич М. (1919) [у Мигуліна згадано працю «Юровича» 1929 р.].

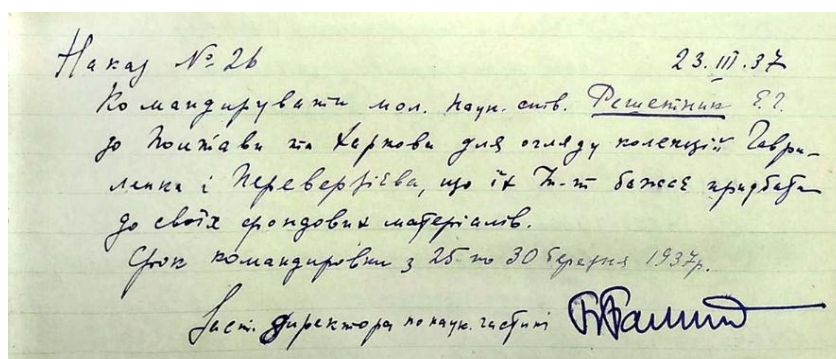


Рис. 6. Фрагмент журналу реєстрації наказів по Зообіну за 1937 р. з дозволом на відрядження Є. Решетник до Полтави і Харкова у зв'язку з придбанням колекцій М. Гавриленка та В. Переверзієва (25–30.03.1937)

Fig. 6. A fragment of the Zoo's Order Registration Journal for 1937 with permission for E. Reshetnyk to travel to Poltava and Kharkiv in connection with the acquisition of the collections of M. Havrylenko and V. Pereverziev (25–30.03.1937)

Раніше нами описано історію колекційних зразків, зібраних Борисом та Сергієм Вальхами. Їхні колекції напевно потрапили до Києва через Мигуліна, який зберіг їх у час репресій Б. Вальха (Загороднюк, Пархоменко, 2018). Згадані колекції, включно з матеріалами С. Вальха і В. Переверзєва, використані у монографії О. Мигуліна (1938), яка цілком побудована на матеріалах академічного зоомузею і яка фіксувала всі ці матеріали як належні АН. Подальші події в науковій кар'єрі О. Мигуліна – захист дисертації в Київському університеті (1940) та викладання в Українській сільськогосподарській академії (Кривецький, Загороднюк, 2008), де були свої зоологічні музеї, — не вплинуло на депонування «його» колекцій в Академії наук. Вони залишилися там, пережили німецько-радянську війну (окупація 1941–1943 років) й зберігаються тут дотепер.

Як «неонтологічний» матеріал, «їжак з Люксембургу» та сотні інших зразків ссавців були втрачені для Зоологічного музею (у складі Інституту зоології АН УРСР) і тому такі матеріали не увійшли до каталогу колекцій, зокрема колекції комахоїдних (Шевченко, Золотухіна, 2005). В цьому ключову роль відіграли тогочасний керівник ЗМ ІЗАН І. Сокур (завідувач Зоомузею ІЗАН у 1948–1954 рр.) та керівник відділу палеозоології ІЗАН І. Підоплічка (керував відділом у 1947–1973 рр.)⁹, і кінцевим «репозитарієм» більшості остеологічних зразків стала порівняльна колекція відділу палеозоології. Відомості про такі зразки відновлено завдяки інвентаризації порівняльних колекцій відділу палеонтології, яку провів Золтан Баркасі у 2019–2022 рр. – саме завдяки цьому зразок віднайдено, перевизначено і відомості про нього внесено до нового інвентаризаційного журналу¹⁰.

Підсумки

1. Розвідка щодо «їжака з Люксембурга 1932 р.» показала, що цей матеріал збирали на маршруті комплексної (ботанічно-зоологічної) експедиції; зразок, який визначено як *Erinaceus roumanicus* (не *europaeus*), походить з району розташування Кам'яних могил, куди дослідники добиралися потягом і де вони вимушено стояли певний час – роз'їзд Азов поблизу смт Розівка, що тоді мала назву «Люксембург Український».

2. Реконструйована історія зразка засвідчує зміну його щонайменше 4 адрес – музею Артема, колекції Мигуліна (ймовірно с/г інституту або приватної), ЗМ ВУАН (згодом Зообін і згодом ІЗАН) і врешті Відділу палеонтології ННПМ. Перша зміна місця зберігання (музей Артема – колекція Мигуліна) могла відбутися невдовзі після дати знаходження зразка (1932), друга (переїзд до Києва і потраплення в колекцію ЗМ ВУАН/Зообін) – бл. 1936–1937 рр., третя (до поточного місця у Відділі палеонтології ННПМ) – близько 1950–1960 р., коли колекції ЗМ було поділено між неонтологами (переважно шкірки) та палеонтологами (остеологічні матеріали, переважно черепа).

3. Розвідка викрила цілий пласт фактів, пов'язаних з переведенням колекцій з Харкова до Києва у 1934–1936 рр., притому це дозволило з'ясувати, що колекції привезені найімовірніше О. Мигуліним, а опинилися у нього у зв'язку з переїздом його з Харкова до Києва (або Заворичів) та депонуванням їх в ЗМ ВУАН. Останнє напевно бути пов'язано з потребою збереження колекцій та продовженням їх дослідження у зв'язку з підготовкою дисертації й монографії «Звірі УРСР».

4. Загальний обсяг переміщених з Харкова до Києва зразків ссавців (переважно мова має йти про дрібних ссавців – комахоїдних, кажанів, мишовидих гризунів, мустелових хижих) становить понад 1000 музеалій, зібраних 30 різними колекторами. Найвагомішими частинами цієї частини колекції є зразки, зібрані Василем Переверзєвим (473 зразків), Сергієм Вальхом (231) та Миколою Калабуховим (119). На всіх збереглися первинні етикетки і для всіх є відповідні записи в давніх (середина 1930-х років) журналах обліку колекцій ННПМ.

5. Історія колекцій засвідчує, що попри численні зміни установ, їх назв і підпорядкувань, державних устроїв, війни, революції, соціальні катаклізми, а також зміни місць зберігання колекцій та відповідальних консерваторів й інших зберігачів фондів, проте завдяки високій відповідальності колеґ-зоологів колекційні зразки, що несуть величезну фауністичну й історичну інформацію, дбало зберігаються у майже незмінному стані, не втрачають своєї наукової цінності і є доступними для аналізу новими поколіннями дослідників.

⁹ Дати наведено відповідно до нариси про цих колеґ у випуску 14 *Novitates Theriologicae* з описами біографій відомих теріологів минулого (Загороднюк, 2022; Пучков, Загороднюк, 2022).

¹⁰ У цій колекції є унікальні зразки. Для прикладу – череп сліпака піщаного (*Spalax arenarius*) з Асканії-Нової, череп сліпачка (*Ellobius talpinus*) з Грушівки, скелет лемінга обського (*Lemmus sibiricus*), здобутого Олександром Міддендорфом 1843 р. на Єнісеї. Поглиблений аналіз цієї колекції ще попереду, проте вже тепер ясно, що вона становить значну цінність.

Подяки

Автор висловлює величезну подяку Н. Шиян (Національний гербарій України), О. Приню (Національний культурно-мистецький та музейний комплекс «Мистецький арсенал»), О. Зіненку та М. Баніку (Харківський національний університет ім. В. Каразіна), І. Корнацькому (Бахмутський краєзнавчий музей), В. Мешковій (Харківський аграрний університет), М. Яроцькій (Харківський педагогічний університет ім. Г. Сковороди) та В. Яроцькому (НПП Кременські ліси) за важливі консультації на різних етапах цього дослідження. Дякую З. Баркасі та Є. Улюрі за сприяння в опрацюванні теріологічних колекцій ННПМ і фотографії етикеток, Л. Ластіковій та Е. Артем'євій за допомогу в отриманні копій окремих давніх видань, Е. Король за надані в користування фотокопії журналів з наказами по Зообіну за 1937–1941 роки. Моя подяка І. Мерзлікіну та редакторам видання за вичитку тексту і корисні редагування.

Література / References

- Борейко В.Е. (2001). История охраны природы Украины: X век – 1980. Издание второе. КЭКЦ, Киев, 1–544. (Серия: История охраны природы. Вып. 24). [Boreyko V.E. (2001). History of Nature Conservation in Ukraine: X century to 1980. 2nd ed. KECC, Kyiv, 1–544. (Series: History of Nature Conservation. Issue 24)]. (in Russian)
- Борщенко Л. (2006). Історія створення Луганського обласного художнього музею і його колекції. Художня культура. Актуальні проблеми, 3, 356–580. [Borshchenko L. (2006). History of the Luhansk Regional Art Museum and its collection. Art culture, 3, 356–580]. (in Ukrainian)
- Грама В.Н., Кривицкий И.А., Швалб Б.Г., Березинская Р.Г. (1995). Фауна и флора Харьковской области. Систематический указатель литературы за 1791–1985 годы. Вып. 1. Животный мир. Харьковский гос. университет, Харьков, 1–128. [Grama V.N., Krivitsky I.A., Shvalb B.G., Berezhinskaya R.G. (1995). Fauna and flora of Kharkov region. Systematic index of literature 1791–1985. Issue 1. Animal world. Kharkov State University, Kharkov, 1–128]. (in Russian)
- Дюков Н.Н. (1923). Волки в Харьковской губ. Охота и рыболовство (Харьков), 3–4, 9–12. [Diukov N.N. (1923). Wolves in the Kharkiv province. Hunting and Fishing (Kharkiv), 3–4, 9–12]. (in Russian)
- Дюков Н.Н. (1927). Черноватый дагестанский хомяк. В кн.: Дагестанский сборник, Том 3. Дагестанский НИИ, Дагнаркомпрос, Дагмузей и др., Махачкала, 169–174. [Diukov N.N. (1927). Blackish Dagestan hamster. In: Dagestan Collection, Volume 3. Dagestan Research Institute, Dagnarkompros, Dagmuseum and others, Makhachkala, 169–174]. (in Russian)
- Загороднюк И.В., Мишта А.В. (1995). О видовой принадлежности ежей рода Erinaceus Украины и прилежащих стран. Вестник зоологии, 29(2–3), 50–57. [Zagorodniuk I.V., Mishta A.V. (1995). On species identity of the Erinaceus hedgehogs of Ukraine and adjoining countries. Vestnik zoologii, 29(2–3), 50–57]. (in Russian)
- Загороднюк І.В., Ємельянов І.Г. (2012). Таксономія і номенклатура ссавців України. *Вісник Національного науково-природничого музею*, 10, 5–30. [Zagorodniuk I.V., Emelyanov I.G. (2012). Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 10, 5–30]. (in Ukrainian)
- Загороднюк І.В. (2013). Зоологічні колекції як джерело біографічної інформації: до історії досліджень Анатолія Аргіропула та Бориса Попова. *Практичні питання природничої музеології: Матеріали III науково-практичної конференції (24–25 жовтня 2013 р., Київ)*. ННПМ НАН України, Київ, 15–16. [Zagorodniuk I.V. (2013). Zoological collections as source of biographical information: towards history of investigations of Anatol Argyropulo and Boris Popov. *Practical Topics of Natural Museology. Materials of the III scientific and practical conference (October 24–25, 2013, Kyiv)*. NMNH NAS Ukraine, Kyiv, 15–16]. (in Ukrainian)
- Загороднюк І., Коробченко М., Підгайний М. (2015). Найдавніші колекційні зразки *Ellobius talpinus* (Rodentia) у природничих музеях України: розвідки з історії колекцій. *Вісник Національного науково-природничого музею*, 13, 101–110. [Zagorodniuk I., Korobchenko M., Pidhainy M. (2015). The oldest collected samples of *Ellobius talpinus* s. l. (Rodentia) in natural history museums of Ukraine: an investigation into the history of collections. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 13, 101–110]. (in Ukrainian)
- Загороднюк І., Пархоменко В. (2018). Борис Вальх та розвиток зоології й музеології на сході України. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія "Біологія"*, 31, 72–98. [Zagorodniuk I., Parkhomenko V. (2018). Boris Valkh and the development of zoology and

- museology in the East of Ukraine. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 31, 72–98]. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2018-31-8> (in Ukrainian)
- Загороднюк І., Очеретна К. (2019). Зоологічний музей Української академії наук за 100 років: статуси, підпорядкування, керівники. *Природнича музеологія. Вип. 5*. ННПМ НАН України, Київ, 45–52. [Zagorodniuk I., Ocheretna K. (2019). The Zoological Museum of the Ukrainian Academy of Sciences for 100 years: statuses, subordinations, and leaders. *Natural History Museology. Vol. 5*. NMNH NAS of Ukraine. Kyiv, 45–52]. (in Ukrainian)
- Загороднюк І. (2021). Ховрахи війни: історія зоологічних досліджень та колекцій *Spermophilus* в умовах Райхскомісаріату Україна. *Наукові записки Державного природознавчого музею. Львів, Том 37*, 17–38. [Zagorodniuk I. (2021). Ground squirrels of the war: a history of zoological research and *Spermophilus* collections in the Reichskommissariat Ukraine. *Proceedings of the State Natural History Museum (Lviv)*, 37, 17–38]. <https://doi.org/10.36885/nzdpm.2021.37.17-38> (in Ukrainian)
- Загороднюк І. (2022). Сокур Іван Тарасович як знаний науковець-теріолог і природознавець. *Novitates Theriologicae*, 14, 309–312. [Zagorodniuk I. (2022). Sokur Ivan Tarasovich, a celebrated mammalogist and naturalist. *Novitates Theriologicae*, 14, 309–312]. (in Ukrainian)
- Ільяхін Ю. (2018). Представники ряду Chiroptera в колекції Музею природи Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна. *Theriologia Ukrainica*, 16, 77–84. [Iliukhin Yu. (2018). Representatives of the order Chiroptera in the collection of the Museum of Nature at V.N. Karazin Kharkiv National University. *Theriologia Ukrainica*, 16, 77–84]. <http://doi.org/10.15407/pts2018.16.077> (in Ukrainian)
- Коробченко М., Загороднюк І., Редінов К. (2014). Огляд поширення та морфометричні особливості сліпачка *Ellobius talpinus* (Arvicolidae) у Нижньому Подніпров'ї (Україна). *Праці Теріологічної школи*, 12, 89–101. [Korobchenko M., Zagorodniuk I., Redinov K. (2014). Review of distribution and morphometric peculiarities of the northern mole vole *Ellobius talpinus* (Arvicolidae) in the Lower Dnipro river region (Ukraine). *Proceedings of the Theriological School*, 12, 89–101]. <https://doi.org/10.15407/ptt2014.12.089> (in Ukrainian)
- Коробченко М. (2016). Євдокія Решетник (1903–1996) – видатна постать в історії академічної зоології та екології в Україні. *Вісник Національного науково-природничого музею*, 14, 136–146. [Korobchenko M. (2016). Evdokia Reshetnyk (1903–1996) – an outstanding figure in the history of academic zoology and ecology in Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 14, 136–146]. <https://doi.org/10.15407/vnm.2016.14.136> (in Ukrainian)
- Коробченко М. (2019). Колекції Євдокії Решетник у теріологічних зібраннях Національного науково-природничого музею НАН України. *Природнича музеологія. Випуск 5*. ННПМ НАНУ, Київ, 67–71. [Korobchenko M. (2019). Evdokia Reshetnyk's collections in the mammalogical funds of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine. *Natural History Museology. Volume 5*. NMNH NAS of Ukraine, Kyiv, 67–71]. (in Ukraine)
- Кривицький І., Загороднюк І. (2008). Олексій Мигулін і Яків Зубко – видатні українські теріологи. *Раритетна теріофауна та її охорона*. Луганськ, 295–298. (Праці Теріологічної школи; Випуск 9). [Krivitsky I., Zagorodniuk I. (2008). Eminent Ukrainian theriologists Oleksiy Mygulin and Yakiv Zubko. *Rarity Mammal Fauna and its Protection* (Ed. by I. Zagorodniuk). Luhansk, 295–298. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 9)]. (in Ukrainian)
- Лавренко Є. (1927). Рослинність України (закінчення). *Вісник природознавства*, 2, 77–94. [Lawrenko Ye. (1927). Vegetation der Ukraine (Endung). *Naturwissenschaftliche monatschrift*, 2, 77–94]. (in Ukrainian)
- Марковська О., Загороднюк І. (2022). Мигулін Олексій Олексійович – еколог, фауніст, зоогеограф, фахівець із захисту рослин від шкідників. *Novitates Theriologicae*, 14, 218–221. [Markovska O., Zagorodniuk I. (2022). Mygulin Oleksiy Oleksiyovych, an ecologist, faunist, zoogeographer, specialist in plant protection from pests. *Novitates Theriologicae*, 14, 218–221]. (in Ukrainian)
- Мигулін О.О. (1938). *Звірі УРСР (матеріали до фауни)*. Вид-во АН УРСР, Київ, 1–426. [Myhulin O.O. (1938). *Mammals of the Ukrainian RSR (Materials to Fauna)*. AS Ukr. SSR, Kyiv, 1–426]. (in Ukrainian)
- Пидопличко І.Г. (1968). Исследователь фауны Украины А. А. Мигулин. *Вестник зоологии*, 6, 84–86. [Pidoplichko I.G. (1968). Researcher of the fauna of Ukraine A. A. Mygulin. *Vestnik zoologii*, 6, 84–86]. (in Russian)
- Принь М.О. (2010). Луганський обласний краєзнавчий музей – форпост пам'яткоохоронної роботи на сході України. *Праці Центру пам'яткознавства*, 17, 151–156. [Pryn' M.O. (2010). The Luhansk regional

museum is a centre of work on the guard of monuments of history and culture on the east of Ukraine. *Pratsi Tsentru Pamjatkoznavstva*, 17, 151–156]. (in Ukrainian)

Прынть М.О. (2012). Створення та діяльність Артемівського окружного музею в 1920-х на початку 1930-х років. *Актуальні питання історії науки і техніки: Матеріали 11-ї Всеукраїнської наукової конференції*. Центр пам'ятокознавства НАН України, Київ, 81–84. [Pryn' M.O. (2012). Creation and activity of the Artemivsk District Museum in the 1920s and early 1930s. *Topical Issues in the History of Science and Technology: Materials of the 11th All-Ukrainian Scientific Conference*. Center for Heritage Research, NAS of Ukraine, Kyiv, 81–84]. (in Ukrainian)

Пучков П., Загороднюк І. (2022). Підоплічко Іван Григорович – теріолог, палеонтолог, палеоеколог, археолог, музеолог. *Novitates Theriologicae*, 14, 249–253. [Putshkov P., Zagorodniuk I. (2022). Pidoplichko Ivan Grygorovych, a mammalogist, palaeontologist, palaeoecologist, archaeologist, and museologist. *Novitates Theriologicae*, 14, 249–253]. (in Ukrainian)

Рибальченко Л.Л. (1993). З історії музею Слобідської України (20-ті роки). В кн.: *Проблеми музеєзнавства та історичного краєзнавства: Наукова конференція 18–19.05.1993 до Міжнародного дня музеїв*. Харків, 48. [Rybalchenko L.L. (1993). From the history of the museum of Slobidska Ukraine (20s). In: *Problems of museology and historical regional studies: Scientific conference on May 18–19, 1993 for the International Day of Museums*. Kharkiv, 48]. (in Ukrainian)

Рудинський О.Н. (1936). До біології підземної польовки. *Труди Фізико-математичного відділу ВУАН*, 11, 125–128. (Серія: Збірник праць зоологічного музею; Вип. 16). [Rudynsky O.N. (1936). To the biology of the pine vole. *Proceedings of the Physics and Mathematics Department of the Ukrainian Academy of Sciences*, 11, 125–128. (Series: Proceedings of the Zoological Museum; Issue 16)]. (in Ukrainian)

Сосновська Т.О., Ярошик В.О. (уклад.). (2009). *Музейна справа на Харківщині: становлення та розвиток: покажчик*. Харк. держ. наук. б-ка ім. В. Г. Короленка, Харків, 1–265. [Sosnovska T.O., Yaroshyk V.O. (comp.). (2009). *Museum business in Kharkiv region: formation and development: index*. Kharkiv State Scientific Library named after V. G. Korolenko, Kharkiv, 1–265]. (in Ukrainian)

Черняков Д.А. (2007). *Очерк истории Черноморского заповедника*. ОАО ХГТ, Херсон, 1–64. [Chernyakov D.A. (2007). *Essay on the history of the Black Sea Reserve*. JSC HGT, Kherson, 1–64]. (in Russian)

Шевченко Л.С., Золотухина С.І. (2005). *Млекопитающие. Выпуск 2: Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны*. ННПМ НАНУ, Киев, 1–238. (Серія: Каталог колекцій Зоологического музея ННПМ НАН Украины). [Shevchenko L.S., Zolotukhina S.I. (2005). *Mammals. Issue 2. Insectivores, Bats, Lagomorphs, Rodents*. Zoological Museum, NMNH of Ukraine. Kyiv, 1–238. (Series: Catalogue of collections of the Zoological Museum of the NMNH NAS of Ukraine)]. (in Russian)

Яроцька М.О., Яроцький В.Ю. (2016). Територіальний розподіл лісової рослинності долини р. Сіверський Донець у межах Лісостепової зони. *Український ботанічний журнал*, 73(4), 367–377. [Yarotska M.O., Yarotskiy V.Yu. (2016). Territorial distribution of forest vegetation in the valley of the Siverskiy Donets River within the Forest-Steppe zone. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(4), 367–377]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.04.367> (in Ukrainian)

A hedgehog from Luxembourg: the story of a specimen as evidence of migrations of museum collections between Kharkiv and Kyiv in the 1930s

I. Zagorodniuk

The history of the formation and migration of natural history collections in Ukraine in the first half of the 20th century is considered on the example of a unique specimen – a hedgehog with the label "Luxembourg" collected in 1932, and on the label is written "Museum named after Artem". The study showed that the specimen represents the species *Erinaceus roumanicus*, collected by the Kharkiv botanist E. Lavrynenko and the zoologist Panchenko, who worked in the south of Ukraine. Information about this specimen was found in one of the old inventory journals (circa 1935) of the Zoological Museum of the Ukrainian Academy of Sciences, which is now part of the NMNH of Ukraine. The full reconstructed label information is as follows: "Zaporizhzhia Oblast, Polohy Rayon, Azov railway station near the village Luxembourg Ukrainian, 23/05/1932". This locality is situated 15 km away from the Kamyani Mohyly Reserve, which was most likely the destination of the researchers. According to the author's reconstruction, the specimen was collected at a railway junction (RS Azov is known as "376 km Junction"), that is, at the place of long train stops in anticipation of passing the oncoming traffic, which was likely to have been the practice of the researchers at that time. The label "Museum named after Artem" should be identified as that belonging to the Kharkiv museum named after Artem (there were museums of the same name in Bakhmut and only since 1950 in Luhansk). An analysis of the movements of scientists, the most important of which took place in 1934–1936 in connection with the transfer of the capital of Ukraine

from Kharkiv to Kyiv and the reorganization of a number of institutions, shows that this particular and many other collection specimens were transported to academic institutions in Kyiv. The collectors of this specimen are also the authors of mammal specimens from the Kherson (1928) and Kharkiv regions (1932, 1934); in 1934, Lavrenko moved to Kyiv, but there he was known only as a botanist. The analysis of the old inventory books of the NMNH collections and the history of movements of zoologists-collectors shows that the studied specimen, together with hundreds of others, was part of the working collection of O. Mygulin and was transported by him from Kharkiv to Kyiv when he began to work in "Zagotkhutro" in Zavorychy and as a doctoral student at the Zoological Museum of VUAN. Later, this specimen, like hundreds of others, was transferred to the osteological collection of the Department of Palaeozoology of ZooBIN (which was reorganized into the Institute of Zoology in 1939), and finally ended up in the Department of Palaeontology of the NMNH. During 90 years of forced "migration", the specimen changed at least four locations of storage and at least six nominal institutions (two in Kharkiv and four in Kyiv).

Key words: *zoological collections, natural history museums, migration of collections, Ukraine.*

Cite this article: *Zagorodniuk I. A hedgehog from Luxembourg: the story of a specimen as evidence of migrations of museum collections between Kharkiv and Kyiv in the 1930s. The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology", 2023, 40, 4–18. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-40-1> (In Ukrainian)*

About the author:

I. Zagorodniuk – The National Museum of Natural History at the National Academy of Sciences of Ukraine, Bohdan Khmelnytsky st., 15, Kyiv, Ukraine, 01030, zoozag@ukr.net, <https://orcid.org/0000-0002-0523-133X>

Received: 13.02.2023 / Revised: 13.03.2023 / Accepted: 24.05.2023

••• КРІОБІОЛОГІЯ ••• CRYOBIOLOGY •••

DOI: 10.26565/2075-5457-2023-40-2
УДК: 591.111.1:577.352.462

Зміна чутливості еритроцитів ссавців до гіпертонічного шоку та криогемолізу за попередньої обробки фенілгіdraзином

О.Є. Ніпот, Н.А. Єршова, С.С. Єршов, О.О. Чабаненко, Н.М. Шпакова

У роботі досліджено вплив попередньої обробки еритроцитів ссавців фенілгіdraзином на їх чутливість до гіпертонічного шоку та гіпертонічного криогемолізу. Результати експериментів показали, що чутливість інтактних еритроцитів ссавців до цих стресових впливів є видоспецифічною. Вона може визначатися відмінностями в білковому і фосфоліпідному складі досліджуваних еритроцитів. Більш чутливими до гіпертонічного шоку за температури 37 і 0°C є еритроцити людини, до гіпертонічного криогемолізу – людини та коня. Встановлено, що в умовах гіпертонічного шоку ступінь лізису еритроцитів кролика однаковий за 37 і 0°C, а для еритроцитів бика значно відрізняється. Обробка фенілгіdraзином змінює чутливість еритроцитів деяких із досліджених ссавців до гіпертонічного шоку та усіх досліджених ссавців до гіпертонічного криогемолізу. Отримані результати показали, що за умов гіпертонічного шоку при 37°C чутливість клітин людини та бика знижується, кролика – не змінюється, коня – зростає, та у всіх досліджених видів збільшується за 0°C. Слід зазначити, що чутливість еритроцитів коня до гіпертонічного пошкодження значно підвищується (майже вдвічі) за температури 0 та 37°C, а чутливість еритроцитів кролика не змінюється при 37°C. За умов гіпертонічного криогемолізу ступінь лізису клітин після обробки фенілгіdraзином стає однаковим для еритроцитів усіх видів досліджуваних ссавців, тобто дія стресу перестав бути видоспецифічною, а стає універсальною. З огляду на дані, що вказують на вплив фенілгіdraзину саме на білкову частину цитоскелет-мембранного комплексу еритроцитів, можна зробити припущення, що білкова складова цитоскелету є визначальною у реакції еритроцитів ссавців на дію гіпертонічного криогемолізу. Що стосується гіпертонічного шоку, оскільки видоспецифічність реакції еритроцитів ссавців на стресову дію зберігається після впливу фенілгіdraзину на мембранні білки, можливо, інші структури, наприклад, ліпідна складова мембрани, визначають чутливість еритроцитів до дії цього виду стресу.

Ключові слова: еритроцити ссавців, фенілгіdraзин, гіпертонічний шок, гіпертонічний криогемолізу, цитоскелет.

Цитування: Ніпот О.Є., Єршова Н.А., Єршов С.С., Чабаненко О.О., Шпакова Н.М. Зміна чутливості еритроцитів ссавців до гіпертонічного шоку та криогемолізу за попередньої обробки фенілгіdraзином. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2023, 40, 19–25.* <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-40-2>

Про авторів:

О.Є. Ніпот – Інститут проблем кріобіології і кріомедицини НАН України, вул. Переяславська, 23, Харків, Україна, 61015, nipotel71@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-2877-8896>

Н.А. Єршова – Інститут проблем кріобіології і кріомедицини НАН України, вул. Переяславська, 23, Харків, Україна, 61015, ershbas@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-9332-6752>

С.С. Єршов – Інститут проблем кріобіології і кріомедицини НАН України, вул. Переяславська, 23, Харків, Україна, 61015, erisovsupei@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-6136-1825>

О.О. Чабаненко – Інститут проблем кріобіології і кріомедицини НАН України, вул. Переяславська, 23, Харків, Україна, 61015, chabanenkooolena@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-1977-3495>

Н.М. Шпакова – Інститут проблем кріобіології і кріомедицини НАН України, вул. Переяславська, 23, Харків, Україна, 61015, starling.nataly@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-0148-7522>

Подано до редакції: 15.03.2023 / Прорецензовано: 18.04.2023 / Прийнято до друку: 24.05.2023

Вступ

Механізм пошкодження клітин під час кріоконсервації наразі чітко не встановлений. Серед важливих факторів ушкодження при кріоконсервуванні біологічного матеріалу є зміна температури та концентрування позаклітинного розчину, пов'язане з фазовими змінами води за низьких температур (Jang et al., 2017; Wojcik et al., 2021). Для визначення вкладу кожного з них у загальне кріопошкодження клітин використовують модельні експерименти, результати яких можна екстраполювати на реальні процеси (Chabanenko et al., 2020). У роботі використовувалися

гіпертонічний шок та гіпертонічний криогемоліз еритроцитів, що моделюють ушкоджуючу дію осмотичного та температурного впливу при криоконсервації (Shpakova et al., 2010; Shpakova, 2010).

Об'єктом дослідження були еритроцити декількох видів ссавців. Усі вони мають ліпідно-білкову мембрану та заснований на спектрині білковий субмембранний скелет. Однак, ліпідний та білковий склад еритроцитів ссавців, взаємодія та організація білкових субодиноць у межах їх цитоскелет-мембранного комплексу характеризуються видоспецифічністю (Florin-Christensen et al., 2001; Matei et al., 2000). Це визначає особливості механічних (еластичність, здатність до деформації) та фізіологічних (транспорт речовин через мембрану, швидкість метаболічних реакцій) параметрів клітини (Benga, 2013; Ivanov et al., 2020; Benga, Cox, 2022; Varga et al., 2022). І, як наслідок, реакцію клітин на стресову дію. Порівняння даних, що отримані для еритроцитів різних ссавців, дозволить визначити, чи є стресова дія універсальною, що не залежить від особливостей цитоскелет-мембранного комплексу, чи вона є видоспецифічною, тобто чутливість клітин до стресу визначається видом ссавців.

Фенілгідазин – речовина, відома як модифікатор цитоскелет-мембранного комплексу, що змінює стан гемоглобіну, спектрину та ще деяких мембранних білків, він викликає вибірково асоціацію окислених ланцюгів альфа-глобіну з мембранним скелетом (Berger, 2007). Його застосування дозволить відокремити внесок певних структур у реакцію клітини на стрес.

Відповідно до цього, метою роботи було дослідити зміну чутливості еритроцитів ссавців до гіпертонічного шоку та гіпертонічного криогемолізу за умов обробки клітин фенілгідазином.

Матеріали та методи дослідження

В експериментах були використані еритроцити людини, кролика, коня та бика. Донорська кров здорових чоловіків А (II)+ групи була надана Харківським обласним центром служби крові. Кров була заготовлена на консерванті «Глюгіцир» «Біофарма», Україна. Для отримання крові ссавців використовували статевозрілих самців 12-місячних кроликів, які були надані віварієм Інституту проблем кріобіології і кріомедицини НАН України. Кров бика і коня була надана Харківською державною зооветеринарною академією. Збір крові у тварин здійснювали з використанням розчину гепарину (500 од/мл). Після видалення плазми еритромасу двічі відмивали шляхом центрифугування при 1000 г протягом 3 хвилин у 10-кратному об'ємі фізіологічного розчину (NaCl 0,15 моль/л; Na-фосфатний буфер 0,01 моль/л, pH 7,4). Лейкоцитарну плівку і супернатант видаляли аспірацією після кожного центрифугування. Еритроцити зберігали у вигляді щільного осаду не більше 4 годин за температури 0°C.

Осмоляльність розчинів визначали із використанням осмометру ОМКА-1Ц-01 («Медлабортехніка», Україна). Заготівлю крові тварин і всі маніпуляції проводили згідно з вітчизняними та міжнародними біоетичними нормами, матеріалами IV Європейської Конвенції про захист хребетних тварин, які використовуються для експериментальних та інших наукових цілей (ETS 123) (Страсбург, 1986), і законодавчими документами України щодо проведення експериментів на тваринах. Дослідження виконували при дотриманні вимог Комітету з біоетики Інституту проблем кріобіології та кріомедицини НАН України.

Для створення гіпертонічного шоку клітини переносили в розчин, що містить 4,0 моль/л NaCl, на 5 хв за температури 37 або 0°C (кінцевий гематокрит 0,4%) (Shpakova, 2010). Гіпертонічний криогемоліз еритроцитів проводили шляхом поміщення еритроцитів у розчин NaCl, 0,8 чи 1,2 моль/л при температурі 37°C на 10 хв, з подальшим перенесенням аліквоти в розчин тієї ж тоничності, охолоджений до 0°C, на 10 хв (Шпакова та ін., 2010). Кількість гемоглобіну, що вийшов в супернатант, визначали спектрофотометрично при довжині хвилі 543 нм. За 100% приймали поглинання проби, в яку додавали детергент тритон X-100 в концентрації 0,1%.

Обробку еритроцитів фенілгідазином здійснювали за наступною методикою. Клітини в умовах постійного перемішування (гематокрит 5%) інкубували у фізіологічному розчині (NaCl 0,15 моль/л; Na-фосфатний буфер 0,01 моль/л, pH 7,4), що містить фенілгідазин у концентрації 1 ммоль/л, за температури 37°C протягом 10 хв. Потім еритроцити двічі відмивали фізіологічним розчином і використовували у подальшій роботі (Arduini et al., 1989).

Результати проаналізовано методами варіаційної статистики. Для перевірки нормальності розподілу кількісних показників у групах використовували критерій Шапіро-Вілка. Статистичну значущість відмінностей обчислювали за допомогою критерію Стьюдента. Для всіх зразків проводився розрахунок середніх значень та стандартної похибки ($M \pm m$). Значення $p < 0,05$ вважали

статистично вірогідними. Кожний експеримент повторювали не менше 6 разів у двох паралельних пробах.

Результати досліджень та їх обговорення

Табл. 1 та 2 містять дані про рівень гіпертонічного гемолізу еритроцитів ссавців при 37 та 0°C відповідно. Видно, що рівень гіпертонічного гемолізу залежить від видової приналежності клітин. Клітини кожного ссавця мають певні особливості реакції на гіпертонічне пошкодження. Так, еритроцити людини є найбільш чутливими серед досліджених при обох температурах, що збігається з результатами роботи (Shpakova, 2010). Рівень пошкодження еритроцитів кролика однаковий при 0 та 37°C, а еритроцитів бика – значно відрізняється.

Таблиця 1. Вплив попередньої обробки фенілгідразином (1,0 ммоль/л) на рівень гіпертонічного гемолізу еритроцитів ссавців при температурі 37°C

Table 1. Effect of phenylhydrazine (1.0 mmol/L) pretreatment on the level of hypertonic hemolysis of mammalian erythrocytes at 37°C

Видоприналежність еритроцитів	Людина	Кролик	Кінь	Бик
Контрольні клітини	86±8	20±4*	46±6*	68±5*
Клітини, що оброблені фенілгідразином	70±6**	23±6*	78±9**	50±3**

*Примітка: * відмінності значущі порівняно з рівнем гемолізу еритроцитів людини, p<0,05;*

*** відмінності значущі порівняно з рівнем гемолізу контрольних клітин, p<0,05.*

*Note: * differences are significant in comparison with the level of human erythrocytes hemolysis, p<0.05;*

*** differences are significant compared to the level of hemolysis of control cells, p<0.05.*

Таблиця 2. Вплив попередньої обробки фенілгідразином (1,0 ммоль/л) на рівень гіпертонічного гемолізу еритроцитів ссавців при температурі 0°C

Table 2. Effect of phenylhydrazine (1.0 mmol/l) pretreatment on the level of hypertonic hemolysis of mammalian erythrocytes at 0°C

Видоприналежність еритроцитів	Людина	Кролик	Кінь	Бик
Контрольні клітини	68±4***	18±3*	17±2***	10±2***
Клітини, що оброблені фенілгідразином	88±7**	28±2**	37±4**	27±6**

*Примітка: * відмінності значущі порівняно з рівнем гемолізу еритроцитів людини, p<0,05;*

*** відмінності значущі порівняно з рівнем гемолізу контрольних клітин, p<0,05;*

**** відмінності значущі порівняно з рівнем гемолізу контрольних клітин при температурі 37°C, p<0,05.*

*Note: * differences are significant in comparison with the level of human erythrocytes hemolysis, p<0.05;*

*** differences are significant compared to the level of hemolysis of control cells, p<0.05;*

**** differences are significant compared to the level of hemolysis of control cells at 37°C, p<0.05.*

Отримані результати показали, що за умов гіпертонічного шоку при 37°C чутливість клітин людини та бика дещо знижується, кролика – не змінюється, коня – зростає, та у всіх досліджених видів збільшується при 0°C. Звертають на себе увагу еритроцити коня, чутливість яких до гіпертонічного пошкодження значно підвищується (близько 2 разів) при обох температурах, та еритроцити кролика, чутливість яких майже не змінюється.

У табл. 3 відображено рівень гіпертонічного криогемолізу еритроцитів ссавців до та після обробки фенілгідразином. Пошкодження контрольних клітин є видоспецифічним. Еритроцити людини та коня є найбільш чутливими до даного виду стресу. Слід зазначити, що ступінь гемолізу після обробки фенілгідразином стає однаковим для еритроцитів усіх видів досліджуваних ссавців, тобто дія стресу перестає бути видоспецифічною, а стає універсальною.

Отже, ми бачимо, що чутливість еритроцитів ссавців до гіпертонічного стресу та гіпертонічного криогемолізу є видоспецифічною. За даними літератури, вона може визначатися відмінностями в білковому і фосфоліпідному складі досліджуваних еритроцитів. Так, вміст білків груп 2.1–2.3 (анкірини) та білка смуги 3 є кількісно меншим в еритроцитах кролика порівняно з людиною. Вміст білка смуги 3 в клітинах коня нижчий порівняно з клітинами людини, а білок смуги 4.2, який в еритроцитах людини зв'язує цитоплазматичний домен білка смуги 3 та анкірин, відсутній зовсім (Matei et al., 2000). Це може спричинити відмінність у кріпленні спектринового цитоскелету до мембрани за допомогою одного з основних білкових містків, а саме спектрин-анкірин-білок смуги 3 (Xia et al., 2022). Зважаючи на те, що вміст білків, які беруть участь у взаємозв'язку між цитоплазматичною мембраною та спектриною сіткою, у кролика та коня є меншим порівняно з еритроцитами людини, можна припустити більшу лабільність їх цитоскелет-мембранного комплексу, що може зумовлювати меншу чутливість еритроцитів цих тварин до осмотичного та температурного впливу, а саме еритроцитів кролика та коня до гіпертонічного шоку та еритроцитів кролика до гіпертонічного криогемолізу.

Таблиця 3. Вплив попередньої обробки фенілгідразином (1,0 ммоль/л) на рівень гіпертонічного криогемолізу еритроцитів ссавців у середовищі 1,2 моль/л NaCl
Table 3. Effect of phenylhydrazine (1.0 mmol/L) pretreatment on the level of hypertonic cryohemolysis of mammalian erythrocytes in 1.2 mol/L NaCl

Видоприналежність еритроцитів	Людина	Кролик	Кінь	Бик
Контрольні клітини	85±5	28±3*	80±7	35±3*
Клітини, що оброблені фенілгідразином	66±8**	58±5**	64±4**	52±6**

*Примітка: * відмінності значущі порівняно з рівнем гемолізу еритроцитів людини, $p < 0,05$;*

*** відмінності значущі порівняно з рівнем гемолізу контрольних клітин, $p < 0,05$.*

*Note: * differences are significant in comparison with the level of human erythrocytes hemolysis, $p < 0.05$;*

*** differences are significant compared to the level of hemolysis of control cells, $p < 0.05$.*

За фосфоліпідним складом серед досліджуваних еритроцитів вирізняються еритроцити бика, мембрана яких містить значну кількість сфінгомеліну, на відміну від еритроцитів інших досліджуваних ссавців, де переважаючим є фосфатидилхолін (Florin-Christensen et al., 2001). Відомо, що сфінгомелінін тісно пов'язаний з утворенням ліпідних мікродоменів, у межах яких розташована переважна більшість білкових структур мембрани (Koumanov et al., 2005; Kraft, 2017). За низької температури насичені гідрофобні ланцюги сфінгомеліну створюють високоупорядковану ригідну структуру. Забезпечуючи стабільність мембранних білків, вони усталюють структуру плазматичної мембрани. В еритроцитах, багатих на ці фосфоліпіди (наприклад, еритроцити вівці), спостерігається фазовий перехід гель/рідкокристалічна фаза при температурах близько 35°C, в той час як еритроцити людини не мають виражених фазових переходів (Shaw et al., 2012; Färber, Westerhausen, 2022). Можливо саме ця особливість фосфоліпідного складу визначає значну різницю рівня гіпертонічного пошкодження еритроцитів бика при 0 та 37°C на відміну від інших ссавців.

Обробка еритроцитів фенілгідразином призводить до зміни спектринової мережі еритроцитарної мембрани та зниження здатності клітин деформуватися (Ramot et al., 2008; Ivanov, Raarvanova, 2022). Фенілгідразин окислює основний цитозольний білок, гемоглобін, спричиняючи атаку вільних радикалів і денатурацію гемоглобіну та пошкодження деяких інших мембранних білків меншою мірою. Альфа-гемоглобінові ланцюги (глобіни) денатурованого гемоглобіну вибірково зв'язуються зі спектрином мембранного каркасу, що призводить до утворення тілець Гейнца та зниження здатності клітин до деформації. На додаток до цього, вплив фенілгідразину на людські еритроцити призводить до прямого окисного пошкодження спектрину (Ramot et al., 2008). Результати роботи (Berger, 2007) показують, що індуковане фенілгідразином окислювальне ушкодження еритроцитів із дискретним утворенням тілець Гейнца викликає фокальну ригідність мембрани, що вказує на руйнування ділянок прикріплення спектрину до білка смуги 3. Це передбачає можливу модифікацію інших цитоскелетних білків, на додаток до спектрину.

Вплив фенілгідразину саме на білкову частину цитоскелет-мембранного комплексу еритроцитів дозволяє дискутувати на тему ролі останнього у реакції клітин на гіпертонічний стрес та гіпертонічний криогемоліз. Як видно з отриманих результатів, в умовах гіпертонічного шоку навіть після обробки фенілгідразином зберігається видоспецифічність реакції еритроцитів різних видів ссавців – ступінь гемолізу модифікованих еритроцитів різна. В умовах криогемолізу – інша ситуація – спостерігаємо приблизно однаковий рівень лізису еритроцитів різних видів ссавців, тобто видоспецифічність не зберігається. Виходячи з отриманих результатів, можна зробити припущення про значну роль цитоскелет-мембранного комплексу в реакції клітин на пошкодження в умовах криогемолізу.

Вивченню ролі компонентів мембрани еритроцитів у механізмі криогемолізу присвячені роботи (Green et al., 1981) та (Green et al., 1983). Автори дійшли висновку, що спектрин-актинова система цитоскелету, включаючи її взаємодію з фосфоліпідами, є ключем до явища гіпертонічного криогемолізу. У роботі (Takahashi et al., 1986) були продемонстровані морфологічні зміни при охолодженні клітин до 10°C в гіпертонічному розчині. При цьому спостерігався швидкий перехід від сплющеної дискоїдної форми до сфероцитів та поява «зморшок» на поверхні мембрани. Такі зміни свідчать про порушення зв'язку між цитоскелетною мережею та мембранним бішаром мембрани. Також було показано зростання впорядкованості мембрани за рахунок осмотичного напруження та створення доменів, що змінювало взаємодію білкових та фосфоліпідних компонентів мембрани. Відомо, що гіпертонічний криогемоліз використовується в якості тесту на спадковий сфероцитоз (Streichman et al., 1990). Показано, що чутливість до криогемолізу у еритроцитів пацієнтів зі спадковим сфероцитозом виникає через аномалії білків мембран еритроцитів, які беруть участь у вертикальних взаємодіях між цитоскелетом і ліпідним бішаром, зокрема анкірину, α - і β -спектрину, білків смуг 3 і 4.2 (An, Mohandas, 2008). Сили, що діють на мембрану та цитоскелет під час осмотичних і температурних змін, виявляють дефекти в цих білках, що призводить до нестабільності мембранної системи та подальшого гемолізу. Передбачається, що різка реорганізація мембрани у процесі охолодження може відігравати ключову роль у феномені криогемолізу.

Висновки

Отже, обробка фенілгідразином змінює чутливість еритроцитів деяких із досліджених ссавців до гіпертонічного шоку та усіх досліджених ссавців до гіпертонічного криогемолізу. Але тільки у випадку криогемолізу зміни призводять до зникнення видоспецифічності реакції еритроцитів на стресову дію. На підставі цього можна зробити припущення, що білкова складова цитоскелет-мембранного комплексу відіграє значну роль у реакції еритроцитів ссавців на дію гіпертонічного криогемолізу. Можна припустити, що в нативних клітинах гіпертонічне середовище спричиняє зміну деяких білків скелетної мережі таким чином, що їхня нормальна адаптація до температурних змін стає неможливою, крім того значні зміни відбуваються у взаємодії мембранних білків та оточуючих їх фосфоліпідів, що призводить до руйнування клітини. Що стосується гіпертонічного шоку, ймовірно інші параметри клітини, можливо ліпідна складова мембрани, відіграють провідну роль у пошкодженні. Тому модифікація білкової частини цитоскелет-мембранного комплексу зберігає видоспецифічність реакції клітин на стрес.

References

- An X., Mohandas N. (2008). Disorders of the red cell membrane. *British Journal of Haematology*, 141(3), 367–375. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2141.2008.07091.x>
- Arduini A., Storto S., Belfiglio M. et al. (1989). Mechanism of spectrin degradation induced by phenylhydrazine in intact human erythrocytes. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*, 979(1), 1–6. [https://doi.org/10.1016/0005-2736\(89\)90515-4](https://doi.org/10.1016/0005-2736(89)90515-4)
- Benga G. (2013). Comparative studies of water permeability of red blood cells from humans and over 30 animal species: an overview of 20 years of collaboration with Philip Kuchel. *European Biophysics Journal*, 42(1), 33–46. <https://doi.org/10.1007/s00249-012-0868-7>
- Benga G., Cox G. (2022). Light and scanning electron microscopy of red blood cells from humans and animal species providing insights into molecular cell biology. *Front. Physiol.*, 13, 838071. <https://doi.org/10.3389/fphys.2022.838071>
- Berger J. (2007). Phenylhydrazine haematotoxicity. *Journal of Applied Biomedicine*, 5(3), 125–130, <http://dx.doi.org/10.32725/jab.2007.017>

- Bojic S., Murray A., Bentley B.L. et al. (2021). Winter is coming: the future of cryopreservation. *BMC Biology*, 19, 56. <https://doi.org/10.1186/s12915-021-00976-8>
- Chabanenko O., Yershova N., Shpakova N. (2020). Adequacy of posthypertonic shock model to real cryopreservation conditions during deglycerolization of erythrocytes. Proceedings of the 57th annual meeting of the Society for Cryobiology «CRYO-2020». 21–23 July 2020, USA. *Cryobiology*, 97, 276. <https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2020.10.106> (in Ukrainian)
- Färber N., Westerhausen C. (2022). Broad lipid phase transitions in mammalian cell membranes measured by Laurdan fluorescence spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta. Biomembranes*, 1864(1), 183794. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2021.183794>
- Florin-Christensen J., Suarez C.E., Florin-Christensen M. et al. (2001). A unique phospholipid organization in bovine erythrocyte membranes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98(14), 7736–7741. <https://doi.org/10.1073/pnas.131580998>
- Green F.A., Jung C.Y., Cuppoletti J., Owens N. (1981). Hypertonic cryohemolysis and the cytoskeletal system. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*, 648(2), 225–230. [https://doi.org/10.1016/0005-2736\(81\)90038-9](https://doi.org/10.1016/0005-2736(81)90038-9)
- Green L.A., Hui H.L., Green F.A., et al. (1983). The role of choline phospholipids in hypertonic cryohemolysis. *Cryobiology*, 20(1), 25–29. [https://doi.org/10.1016/0011-2240\(83\)90055-X](https://doi.org/10.1016/0011-2240(83)90055-X)
- Ivanov I.T., Paarvanova B.K. (2022). Segmental flexibility of spectrin reflects erythrocyte membrane deformability. *Gen Physiol Biophys*. 41(2), 87–100. https://doi.org/10.4149/gpb_2022004
- Ivanov I.T., Paarvanova B.K., Tacheva B.B., Slavov T. (2020). Species-dependent variations in the dielectric activity of membrane skeleton of erythrocytes. *Gen Physiol Biophys.*, 39(6), 505–518. https://doi.org/10.4149/gpb_2020034
- Jang T.H., Park S.C., Yang J.H. et al. (2017). Cryopreservation and its clinical applications. *Integrative Medicine Research*, 6(1), 12–18. <https://doi.org/10.1016/j.imr.2016.12.001>
- Koumanov K.S., Tessier C., Momchilova A.B. et al. (2005). Comparative lipid analysis and structure of detergent-resistant membrane raft fractions isolated from human and ruminant erythrocytes. *Comparative Study Arch Biochem Biophys*, 434(1), 150–158. <https://doi.org/10.1016/j.abb.2004.10.025>
- Kraft M.L. (2016). Sphingolipid organization in the plasma membrane and the mechanisms that influence it. *Front Cell Dev Biol.*, 4, 154. <https://doi.org/10.3389/fcell.2016.00154>
- Matei H., Frentescu L., Benga Gh. (2000). Comparative studies of the protein composition of red blood cell membranes from eight mammalian species. *J. Cell. Mol. Med.*, 4(4), 270–276. <https://doi.org/10.1111/j.1582-4934.2000.tb00126.x>
- Ramot Y., Koshkaryev A., Goldfarb A. et al. (2008). Phenylhydrazine as a partial model for beta-thalassaemia red blood cell hemodynamic properties. *Br. J. Haematol.*, 140(6), 692–700. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2141.2007.06976.x>
- Shaw K.P., Brooks N.J., Clarke J.A. et al. (2012). Pressure–temperature phase behaviour of natural sphingomyelin extracts. *Soft Matter*, 8(4), 1070–1078. <http://dx.doi.org/10.1039/c1sm06703f>
- Shpakova N.M. (2010). Temperature and osmotic sensitivity of red blood cells of different mammalian species. *Animal Biology*, 12(1), 382–391. (in Ukrainian)
- Shpakova N.M., Ershov S.S., Nipot E.Ye. (2010). Hypertonic cryohemolysis of mammalian erythrocytes in electrolyte and non-electrolyte media. *Animal Biology*, 12(2), 524–530. (in Ukrainian)
- Streichman S., Gesheidt Y., Tatarsky I. (1990). Hypertonic cryohemolysis: a diagnostic test for hereditary spherocytosis. *American Journal of Hematology*, 35(2), 104–109. <https://doi.org/10.1002/ajh.2830350208>
- Takahashi T., Noji S., Erbe E.F. et al. (1986). Cold shock hemolysis in human erythrocytes studied by spin probe method and freeze-fracture electron microscopy. *Biophys J.*, 49(2), 403–410. [https://doi.org/10.1016/s0006-3495\(86\)83650-5](https://doi.org/10.1016/s0006-3495(86)83650-5)
- Varga A., Matrai A.A., Barath B. et al. (2022). Interspecies diversity of osmotic gradient deformability of red blood cells in human and seven vertebrate animal species. *Cells*, 11(8), 1351. <https://doi.org/10.3390/cells11081351>
- Xia X, Liu S., Zhou Z.H. (2022). Structure, dynamics and assembly of the ankyrin complex on human red blood cell membrane. *Nature Structural & Molecular Biology*, 29(7), 698–705. <https://doi.org/10.1038/s41594-022-00779-7>

Changes in the sensitivity of mammalian erythrocytes to hypertonic shock and cryohemolysis under the pretreatment by phenylhydrazine O.E. Nipot, N.A. Yershova, S.S. Yershov, O.O. Chabanenko, N.M. Shpakova

The effect of pretreating mammalian erythrocytes with phenylhydrazine on their sensitivity to hypertonic shock and hypertonic cryohemolysis was investigated. The results of the experiments showed that the sensitivity of intact mammalian erythrocytes to these stress effects is species-specific. It can be determined by differences in the protein and phospholipid composition of the erythrocytes studied. Human erythrocytes are more sensitive to hypertonic shock at 37 and 0°C, and human and equine erythrocytes are more sensitive to hypertonic cryohemolysis. It was found that under hypertonic shock conditions, the degree of lysis of rabbit erythrocytes at 37°C and 0°C is the same, whereas that of bovine red blood cells is significantly different. Phenylhydrazine treatment alters the sensitivity of erythrocytes to hypertonic shock of some studied mammals and to hypertonic cryohemolysis in all of them. The results showed that under hypertonic shock at 37°C, the sensitivity of human and bovine cells decreases, that of rabbit cells does not change, that of horse cells increases; at 0°C, it increases in all species studied. It should be noted that the sensitivity of horse erythrocytes to hypertonic injury increases significantly (almost twice) at 0 and 37°C, whereas the sensitivity of rabbit erythrocytes does not change at 37°C. Under conditions of hypertonic cryohemolysis, the degree of cell lysis after treatment with phenylhydrazine becomes the same for erythrocytes of all mammalian species studied, i.e. the effect of stress becomes universal and not species-specific. Taking into account the data on the effect of phenylhydrazine only on the protein part of the erythrocyte cytoskeleton-membrane complex, it can be assumed that the protein component of the cytoskeleton is decisive in the response of mammalian erythrocytes to the effect of hypertonic cryohemolysis. As for hypertonic shock, since the species-specificity of the mammalian erythrocyte response to stress is preserved after phenylhydrazine action on membrane proteins, other structures, such as the lipid component of the membrane, could determine the sensitivity of erythrocytes to this type of stress.

Key words: *mammalian erythrocytes, phenylhydrazine, hypertonic shock, hypertonic cryohemolysis, cytoskeleton.*

Cite this article: Nipot O.E., Yershova N.A., Yershov S.S., Chabanenko O.O., Shpakova N.M. *Changes in the sensitivity of mammalian erythrocytes to hypertonic shock and cryohemolysis under the pretreatment by phenylhydrazine. The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology", 2023, 40, 19–25. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-40-2> (in Ukrainian)*

About the authors:

O.E. Nipot – Institute for Problems of Cryobiology and Cryomedicine of the NAS of Ukraine, Pereyaslavskaya Street, 23, Kharkiv, Ukraine, 61016, nipotel71@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-2877-8896>

N.A. Yershova – Institute for Problems of Cryobiology and Cryomedicine of the NAS of Ukraine, Pereyaslavskaya Street, 23, Kharkiv, Ukraine, 61016, ershbas@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-9332-6752>

S.S. Yershov – Institute for Problems of Cryobiology and Cryomedicine of the NAS of Ukraine, Pereyaslavskaya Street, 23, Kharkiv, Ukraine, 61016, erisovsupei@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-6136-1825>

O.O. Chabanenko – Institute for Problems of Cryobiology and Cryomedicine of the NAS of Ukraine, Pereyaslavskaya Street, 23, Kharkiv, Ukraine, 61016, chabanenkoolena@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-1977-3495>

N.M. Shpakova – Institute for Problems of Cryobiology and Cryomedicine of the NAS of Ukraine, Pereyaslavskaya Street, 23, Kharkiv, Ukraine, 61016, starling.nataly@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-0148-7522>

Received: 15.03.2023 / Revised: 18.04.2023 / Accepted: 24.05.2023

••• ПРИРОДООХОРОННІ ТЕРИТОРІЇ •••
••• NATURE CONSERVATION AREAS •••DOI: 10.26565/2075-5457-2023-40-3
УДК: 502.4 (477.81)**Створення Національного природного парку «Східний степ» як засіб збереження зникаючих природних екосистем Північного Сходу України****Т.А. Атемасова, В.І. Ронкін, Г.О. Савченко, О.І. Сінна**

Природні степи, що залишилися на Північному Сході України, представлені невеликими за площею ділянками, пов'язаними між собою руслами річок або великими розлогими ярами та балками. Наявність великої кількості видів рослин та тварин, занесених до Червоної книги України, є підставою для створення на цих територіях природних резерватів найвищого охоронного статусу. Стаття містить опис рослинного покриву, переліки рідкісних рослинних угруповань, охоронюваних видів рослин та тварин на території, що планується для створення Національного природного парку «Східний степ». Загальний контур запропонованого парку складається з трьох кластерів: «Вовчанський», «Бурлуцький» та «Куп'янсько-Шевченківський», його сукупна площа становить 22272,0 га. До території проєктованого НПП включаються чинні заказники «Вовчанський», «Сіверськодоонецький», РЛП «Великобурлуцький степ» (4 ділянки) та декілька заказників та заповідних урочищ, невеликих за площею. Загалом крім степових ділянок планується включити до НПП ділянки байрачних лісів та луків. Флора та фауна території, що пропонується для заповідання, має високу соціологічну цінність: 25 видів судинних рослин занесені до Червоної книги України, 63 види – до Червоного списку Харківської області; 17 видів крейдяних відслонень та крейдяного степу є реліктами. 49 видів тварин занесені до Червоної книги України, 100 видів – до додатків 2 і 3 Бернської конвенції, а 27 видів птахів – до Боннської конвенції; 33 види тварин занесені до Переліку рідкісних видів та таких, що потребують охорони у Харківській області. Крім того, у проєктованому НПП наявні угруповання з 11 формацій, включених до Зеленої книги України, та 16 оселищ, що потребують охорони згідно з Бернською конвенцією. Метою створення Національного природного парку «Східний степ» є збереження своєрідного ландшафту балкового степового макрокомплексу, невід'ємними частинами якого є степові, лучні екосистеми та байрачні ліси. Першочерговою задачею майбутнього парку є збереження решток цілинних степів і луків та запобігання їхньому розоренню. Наступний крок – відновлення пасовищних екосистем як середовища існування рідкісних та зникаючих степових видів. Робота присвячена опису проєктованого НПП «Східний степ» станом на початок 2022 року; в ній не відбиті ті зміни, що спричинені бойовими діями, які почалися у лютому 2022 року і у північній частині тривають до цього часу.

Ключові слова: степова зона, природно-заповідний фонд, рідкісні та зникаючі види, флора, рослинність, фауна, Харківська область, Україна.

Цитування: Атемасова Т.А., Ронкін В.І., Савченко Г.О., Сінна О.І. Створення Національного природного парку «Східний степ» як засіб збереження зникаючих природних екосистем Північного Сходу України. Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2023, 40, 26–48. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-40-3>

Про авторів:

Т.А. Атемасова – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, t.atemasova@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-7527-5143>

В.І. Ронкін – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, Харків, майдан Свободи, 4, Україна, 61022, ronkinvl@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-3080-4117>

Г.О. Савченко – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, Харків, майдан Свободи, 4, Україна, 61022, savchgala5@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-9436-7871>

О.І. Сінна – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, Харків, майдан Свободи, 4, Україна, 61022 o.sinna@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-7693-7348>

Подано до редакції: 22.01.2023 / Прорецензовано: 13.03.2023 / Прийнято до друку: 24.05.2023

Вступ

На початку ХХ ст. у регіоні досліджень ще залишалися досить великі плакорні ділянки степів, які встигли обстежити харківські ботаніки (Котов, 1927; Левіна, 1933). Згодом усі вони були розорані – у плакорних умовах немає жодної ділянки, яка би стала або могла стати об'єктом природно-

заповідного фонду. Тому у 1970-х роках розпочався процес створення об'єктів ПЗФ у балкових умовах (Токарський та ін., 2015). Станом на 1 січня 2022 року природно-заповідний фонд Харківської області налічує 247 заповідних об'єктів, з яких 13 мають загальнодержавне значення; загальна площа природно-заповідного фонду становить 74,877 тис. га, що складає 2,4% в адміністративних межах області (Екологічний..., 2022). Охоронні території, метою створення яких є збереження степових екосистем, становлять усього 7921,27 га, що у відношенні до площі природно-заповідного фонду Харківської області складає 10,58%; до того ж реальною охороною забезпечені лише Національний природний парк "Дворічанський" та частково – Регіональний ландшафтний парк "Великобурлуцький степ". Решта територій природно-заповідного фонду – заказники та пам'ятки природи, що не мають реальної охорони.

В останні роки відбувається збільшення площі оранки та розростання деревно-чагарникових масивів (в тому числі штучного походження), що істотно підсилює інсуляризацію залишків лучно-степових екосистем. Їхнє стале існування потребує компенсації втраченої повночленності та територіальної цілісності. Виходячи з цього, назріла необхідність кардинальної зміни підходів до управління природоохоронними територіями лучно-степового типу. Проте, з прийняттям нового земельного кодексу, ситуація лише погіршується та стає катастрофічною для степових екосистем. Без жодного експертного висновку щодо природоохоронної цінності (який не передбачено в новому законодавстві), досі не займані оранкою земельні ділянки, які використовувались поколіннями українців під пасовища і сіножаті, передаються у власність або оренду землекористувачам без додаткових зобов'язань щодо охорони рідкісних і зникаючих видів аборигенної флори та фауни, а також унікальних ландшафтних елементів.

Метою створення Національного природного парку (далі – НПП) «Східний степ» є 1) збереження типової природної місцевості Північно-Східного регіону України, а саме степів, лук та байрачних лісів, які є невід'ємними компонентами балкового степового макрокомплексу; 2) удосконалення екологічного менеджменту, спрямованого на підтримку степових екосистем в умовах їхньої мозаїчності та неповночленності; 3) моніторинг стану популяцій рідкісних видів та відповідних умов їхнього існування.

Об'єкти та методи дослідження

Регіон досліджень

Наша робота присвячена опису проєктованого НПП «Східний степ» станом на початок 2022 року; в ній не відбиті ті зміни, що спричинені бойовими діями на досліджуваній території, які почалися у лютому 2022 року і у північній частині тривають до цього часу.

Проєктований НПП розташований у Куп'янському та Чугуївському районах Харківської області. Територія охоплює долини річок-приток Сіверського Дінця та належить до басейну Дону: Вовча, Хотомля, Плотва, Великий Бурлук, Гнилиця, Нижня Дворічна, Верхня Дворічна та Волоська Балаклійка. Долини таких малих річок є вельми розчленовані балками та ярами.

Кліматичні умови регіону досліджень характеризуються помірною континентальністю. Середня температура повітря в січні коливається від -7,5 до -8°C, середня температура липня – +21°C; середньорічна температура – +7°C. Середньорічна кількість опадів – від 450 до 500 мм (Демченко, Демченко, 1971).

Основними ґрунтоутворюючими породами є леси і лесовидні суглинки. Алювіальні відклади займають днища долин і балок. На території проєктованого парку переважають чорноземи типові глибокі середньогумусні і чорноземи звичайні глибокі середньогумусні.

Згідно з геоботанічним районуванням, більшу частину Харківської області віднесено до Середньоруської лісостепової підпровінції Східноєвропейської провінції Європейсько-сибірської області (Геоботанічне..., 1977). У тому числі, до цієї підпровінції були віднесені також майже безлісні на теперішній час території Великобурлуцького, Вовчанського, Дворічанського, Шевченківського та Куп'янського районів (сучасні Куп'янський та Чугуївський райони Харківської області). На думку авторів, у минулому ліси тут займали чималі площі, але були вирубані людиною (Геоботанічне..., 1977).

На підставі власних спостережень та літературних джерел ХХ ст., місцеві ботаніки та географи вважали цю територію «степовою частиною області» (Демченко, Демченко, 1971; Горелова, Алехин, 2002) і загалом 75% території області відносили до степової зони. З іншого боку, за оновленим фізико-географічним районуванням Харківської області, проєктований НПП знаходиться у

Харківській схилово-височинній області Лісостепової зони (Максименко та ін., 2016). Зважаючи на ці розбіжності, можна констатувати, що пропонувані НПП «Східний степ» знаходиться у транзитній зоні українського Степу та Лісостепу.

Місцевий ландшафт. Своєрідність ландшафту балкового степу полягає в калейдоскопічній мозаїці трав'янистих та чагарникових фітоценозів на відносно невеликому просторі схилів і днищ балок із вкрапленням байрачних лісів у найбільш вологих відрогах. Крім того, типовим елементом ландшафту є ставки та малі степові річки із заплавними водоймами, водною рослинністю, каймовою рослинністю водойм та прилеглими заплавними луками.

Методи досліджень

При дослідженні флори були використані стандартні методи ботанічних досліджень, як-то складання переліку всіх наявних видів судинних рослин тієї чи іншої ділянки. Також проводився цілеспрямований пошук рідкісних видів судинних рослин та ідентифікація на місцевості типів оселищ. Оселища Бернської конвенції наведено за першою версією адаптованого неофіційного перекладу з англійської (Куземко та ін., 2017), назву інших оселищ – за монографією «Біотопи степової зони України» (Біотопи..., 2020).

Дослідження безхребетних було проведено за загальноприйнятими методиками: косіння ентомологічним сачком, встановлення ґрунтових пасток і ручне збирання.

Обліки орнітофауни відкритих грассландів також проводили за стандартними методами – зокрема на маршрутах без обмеження облікової смуги із подальшим роздільним перерахунком за інтервалом віддаленості реєстрації (Равкин, 1967). У байрачних дібровах маршрутні обліки вздовж узліссявої смуги поєднувались із точковими обліками (Sutherland, 2004) та спеціальними обліками окремих груп птахів (зокрема дятлових) методом Play back (Kosinski, Winiński, 2003). Отримані дані були перераховані на показники щільності гніздування для кожного метода та біотопу окремо, переведені у відносні показники, і після цього ми склали переліки видів та робили висновки про структуру угруповань.

Результати та обговорення

Територіальна концепція НПП «Східний степ» полягає в об'єднанні у межах східної степової провінції Харківської області різних компонентів лісових та трав'яних екосистем, що представлені байрачними лісами та різноманітними варіантами степової рослинності, що збереглась по розрізнених балках, включаючи петрофітний степ на виходах крейди та томіляри.

Тотальне розорювання плакору, пологих схилів і долин степових річок розірвало степовий макрокомплекс на окремі ділянки. Територія пропонуваного НПП складається з великої кількості ділянок, різних за площею, які умовно об'єднуються у три кластери, що названі за колишніми районними центрами, поблизу яких вони розташовані: Вовчанський, Бурлуцький і Куп'янсько-Шевченківський.

До кластеру «Вовчанський» належать ділянки на півночі проєктованого НПП, головним чином на правому високому березі р. Вовча, від околиць с. Варварівка вниз за течією, охоплюючи природні території біля сіл Варварівка, Миколаївка, Мала Вовча, Охримівка, Бочкове до с. Вовчанські хутори Вовчанської територіальної громади Чугуївського району. Включає території чинних заказників: ботанічного загальнодержавного значення «Вовчанський» та ландшафтного місцевого значення «Сіверськодоонецький». Особливістю даного кластеру є великі площі крейджаних відслонень правого берегу р. Вовча. Вони характеризуються угрупованнями формацій долину суцільнобілого (*Artemisieta hololeucae*), гісопу крейджаного (*Hyssopeta cretacei*) та осоки низької (*Cariceta humilis*), а також угрупованнями з домінуванням переломника Козо-Полянського (*Androsace koso-poljanskii*) або льону українського (*Linum ucranicum*). Тут зростає низка ендемічних видів: ранник крейдовий (*Scrophularia cretacea*), китятки крейджані (*Polygala cretacea*), маренка сіроплода (*Asperula tephrocarpa*) тощо. На степових схилах зареєстровано багато рідкісних видів: катран татарський (*Crambe tataria*), горицвіт весняний (*Adonis vernalis*), ковила пірчаста (*Stipa pennata*), шавлія поникла (*Salvia nutans*) (табл. 1 Додатку).

Околиці с. Охримівка є місцезростанням одного з найрідкісніших видів флори України – вовчих ягід Софії (*Daphne sophia*). Воно відоме ще з початку ХХ сторіччя (Талиев, 1912; Горелова та ін., 1981; Горелова, Алехин, 1999, 2002; Банік та ін., 2007). Крім того, вид зберігся в околицях с. Миколаївка та с. Мала Вовча (Банік та ін., 2007).

Флора галявин дібров на правому березі р. Вовчої також досить різноманітна. Тут трапляються рідкісні для Харківщини анемона лісова (*Anemone sylvestris*), півники угорські (*Iris hungarica*), барвінок трав'янистий (*Vinca minor*), рястка Гуссона (*Ornithogalum gussonei*). З деревно-чагарникових рослин звичайними є зарості терну (*Prunus spinosa*), чорноклена (*Acer tataricum*) і в'яза коркового (*Ulmus suberosa*), що ростуть як групами, так і поодинокими деревами (табл. 1 Додатку).

Кластер «Бурлуцький» охоплює степові балки, байрачні ліси та заплави річок біля сіл Гнилиця, Куп'єваха, Червона Хвиля, Катеринівка, Григорівка, Хатнє, Амбарне, Рублене, Вільхуватка, Сердобине, Благодатне, Захарівка, Середній Бурлук, Нестерівка, Канівцеве, Манцівка, Рогозянка, Стецьківка Великобурлуцької ОТГ Куп'янського району. Включає території сучасного регіонального ландшафтного парку «Великобурлуцький степ» (разом із заказниками загальнодержавного значення «Катеринівський» та «Бурлуцький»), а також заказники та заповідні урочища місцевого значення: «Зелений Гай», «Мерешкувата дача», «Божкове», «Детгярне», «Міловий», «Артільницький», «Василівський», «Вовчий яр», «Гнилицький». Крім того, до зазначеного кластеру входить старовікова частина байрачної діброви біля смт Великий Бурлук (ур. «Неруб»).

У степових балках зростають види Червоної книги України та Червоного списку Харківської області: сон лучний (*Pulsatilla pratensis*), горицвіт весняний (*Adonis vernalis*), ковила пірчаста (*Stipa pennata*), ковила найкрасивіша (*Stipa pulcherrima*), ковила вузьколиста (*Stipa tirsia*), мигдаль низький (*Amygdalus nana*), гіацинтик білий (*Hyacinthella leucophaea*) (табл. 1 Додатку). До складу фітоценозів вологих луків входять види, які є вкрай рідкісними або зовсім не знайдені в інших кластерах проектного НПП: косарика тонкі (*Gladiolus tenuis*), рябчик малий (*Fritillaria meleagroides*), плодоріжка болотна (*Anacamptis palustris*), валеріана лікарська (*Valeriana officinalis*) чемериця Лобелієва (*Veratrum lobelianum*).

До кластеру «Куп'янсько-Шевченківський» належать ділянки, розташовані на півдні проектного НПП на землях Шевченківської та Кіндрашівської ОТГ. Це степові та лучні угруповання у балках, невеликі байрачні ліси, а також заплави степових річок біля сіл Шишківка, Нижній Бурлук, Роздольне, Аркадівка, Безмятежне, Новомиколаївка, Ягідне, Кислівка, Орлянка, Волоська Балаклія. Основну частину кластеру «Куп'янсько-Шевченківський» складають заплавні території р. Великий Бурлук разом з прилеглою яружно-балковою мережею високого правого берегу цієї річки. Включає об'єкти природно-заповідного фонду місцевого значення – ботанічні заказники «Цибівський», «Аркадівський», «Миколаївський», «Новомиколаївський», «Куп'янський», пам'ятку природи «Шишківська». Землі перелічених ОТГ є максимально розораними (внаслідок більшої вирівняності рельєфу) і досі мають дуже низьку долю площ ПЗФ (наприклад 0,03–0,04 % для Шевченківської і 0,13% для Кіндрашівської ОТГ) (Екологічний ..., 2022). В околицях с. Орлянка по схилах збереглася рослинність колишнього Кочинівського степу, що був обстежений М. І. Котовим на початку ХХ ст. Тут ще залишилися солончакові угруповання з домінуванням кермеку донецького (*Limonium donetzicum*). На схилах знайдені місцезростання видів Червоної книги України та Червоного списку Харківської області, які є вкрай рідкісними або зовсім не знайдені в інших кластерах проектного НПП: півонії тонколистий (*Paeonia tenuifolia*), цибулі оманної (*Allium decipiens*), шолудивника Кауфмана (*Pedicularis kaufmannii*), синяка плямистого (*Echium maculatum*). Зареєстровано також місцезростання косариків тонких (*Gladiolus tenuis*) (табл. 1 Додатку).

Проектований Національний природний парк «Східний степ» частково включає територію Смарагдової мережі України №0000088 (кластер «Вовчанський»), а також Галицько-Слобожанського екокоридору (РЛП «Великобурлуцький степ»), що є частиною екомережі Харківської області. Формування екомережі на Харківщині проводилось згідно з Програмою формування національної екологічної мережі в області на 2002–2015 рр., яка затверджена рішенням Харківської обласної ради від 21.05.2002 р. (зі змінами).

Рослинний світ.

Відкриті біотопи. Рослинність відкритих сухих біотопів на чорноземах представлена угрупованнями суходільних луків та степів. Степи мають перехідний характер між північними степами лісостепової підзони (лучний степ) та південними степами східної частини степової підзони, а саме різнотравно-типчакково-ковиловими степами Старобільщини. Найбільш розповсюдженими граміноїдами є костриця валіська (*Festuca valesiaca*), костриця несправжньоовеча (*F. pseudovina*), костриця борозниста (*F. rupicola*), ковила волосиста (*Stipa capillata*), ковила пірчаста (*S. pennata*), тонконіг вузьколистий (*Poa angustifolia*), тонконіг бульбистий (*P. bulbosa*), тонконіг лучний (*P. pratensis*), кипець гребінчастий (*Koeleria cristata*), стоколос прибережний (*Bromopsis riparia*), стоколос

безостий (*B. inermis*), пирій середній (*Elytrigia intermedia*), пирій повзучий (*E. repens*), куничник наземний (*Calamagrostis epigeios*), осока рання (*Carex praecox*), осока приземкувата (*C. supina*). Значна частина граміноїдів, що перелічені вище, належать до едифікаторів, домінантів і кодомінантів ценозів.

Різнотрав'я відкритих сухих біотопів представляють такі види: шавлія поникла (*Salvia nutans*), шавлія дібровна (*S. nemorosa* s.l.), вероніка колосиста (*Veronica spicata*), вероніка австрійська (*V. austriaca*), вероніка сива (*V. incana*), вероніка лежача (*V. prostrata*), перстач розлогий (*Potentilla patula*), перстач простертий (*P. humifusa*), перстач сріблястий (*P. argentea*), астрагал еспарцетний (*Astragalus onobrychis*), самосил білоповстистий (*Teucrium polium*), волошка гострокінцева (*Centaurea apiculata*), волошка східна (*C. orientalis*), волошка скабіозовидна (*C. scabiosa*), волошка Маршалла (*C. marschalliana*), волошка лучна (*Centaurea jacea*), волошка несправжньооплямиста (*C. pseudomaculosa*), шандра рання (*Marrubium praecox*), парило звичайне (*Agrimonia eupatoria*), деревій звичайний (*Achillea millefolium* s.l.), подорожник середній (*Plantago media*), подорожник ланцетолистий (*P. lanceolata*), різак звичайний (*Falcaria vulgaris*), чистець прямий (*Stachys recta*), жовтець багатоквітковий (*Ranunculus polyanthemos*), гадючник звичайний (*Filipendula vulgaris*).

З видів чагарникового степу широко розповсюдженими є карагана куцова (*Caragana frutex*), зіновать руська (*Chamaecytisus ruthenicus*), зіновать австрійська (*C. austriacus*). Трапляються мигдаль низький (*Amygdalus nana*), вишня куцова (*Cerasus fruticosa*), таволга зарубчаста (*Spiraea crenata*), таволга звіробоелиста (*S. hypericifolia*). Зі степових чагарників звичайними видами є терен колючий (*Prunus spinosa*), глід кривочашечковий (*Crataegus curvisepala*) і представники роду Шипшина: шипшина собача (*Rosa canina*), шипшина щитконосна (*R. corymbifera*), шипшина степова (*R. tesquicola*). Трапляються шипшина іржасто-червона (*R. rubiginosa*), шипшина повстиста (*R. tomentosa*), шипшина Юндзіла (*R. jundzillii*), шипшина яблучна (*R. villosa*).

На виходах крейди представлені фітоценози із домінуванням чебрецю вапнякового (*Thymus cretaceus* (або *Thymus calcareus*)) (тим'яники) і полину суцільнобілого (*Artemisia hololeuca*) (полинники) та угруповання петрофітних степів *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii*. Крім того, на виходах крейди, вкритих невеликим шаром ґрунту, представлений так званий тим'яниковий степ. Характерними видами тим'яників і полинників (об'єднана назва – томіляри) є бедринець вапняколюбний (*Pimpinella titanophila*), маренка сіроплода (*Asperula tephrocarpa*), дрік донський (*Genista tanaitica*), рогачка крейдяна (*Erucastrum cretaceum*), гісоп крейдяний (*Hyssopus cretaceus*), левкой запашний (*Matthiola fragrans*), кравник жовтий (*Odontites luteus*), ранник крейдяний (*Scrophularia cretacea*), келерія Талієва (*Koeleria talievii*), льон український (*Linum ucrainicum*), подекуди – сонцезвіт крейдяний (*Helianthemum cretaceum*). Нерівномірно, на окремих ділянках у складі томілярів зростають переломник Козо-Полянського (*Androsace koso-poljanskii*), смілка приземкувата (*Silene supina*). Значну роль у складі томілярів відіграють також громовик донський (*Onosma tanaitica*), лещиця висока (*Gypsophila altissima* s.l.), астрагал білостеблий (*Astragalus albicaulis*), головачка уральська (*Cephalaria uralensis*), молочай Серієрів (*Euphorbia seguieriana*), цмин піщаний (*Helichrysum arenarium*), самосил білоповстистий (*Teucrium polium*).

Біотопи петрофітних степів є перехідними між ценозами степів і томілярів. Домінантами угруповань виступають осока низька (*Carex humilis*), *Thymus cretaceus*, *Astragalus albicaulis*, *Onosma tanaitica*. Значну роль відіграє *Androsace koso-poljanskii*. У складі угруповань наявні як типово степові види (самосил білоповстистий (*Teucrium polium*), шавлія поникла (*Salvia nutans*), дзвоники сибірські (*Campanula sibirica*)), так і види, характерні для томілярів (*Helianthemum cretaceum*, *Asperula tephrocarpa*, *Pimpinella titanophilla*).

До складу тим'яникового степу входять дерновинні злаки: ковила волосиста (*Stipa capillata*), ковила пірчаста (*S. pennata*), ковила Лессінга (*S. lessingiana*), ковила найкрасивіша (*S. pulcherrima*), а також осока низька (*Carex humilis*). З різнотрав'я переважають як види, що зустрічаються у різнотравних степах: шавлія поникла (*Salvia nutans*), вероніка колосиста (*Veronica spicata*), перстач розлогий (*Potentilla patula*) та ін., так і види, що найчастіше трапляються на відслоненнях або степових схилах з бідними ґрунтами: астрагал білостеблий (*Astragalus albicaulis*) (виходи крейди), астрагал еспарцетний (*A. onobrychis*) (схили, відслонення, піски та степи), астрагал австрійський (*A. austriacus*) (степові схили, відслонення), громовик донський (*Onosma tanaitica*) (виходи крейди), лещиця висока (*Gypsophila altissima* s.l.) (степові схили, крейдяні відслонення), самосил білоповстистий (*Teucrium polium*) (степові схили, крейдяні відслонення), волошка Маршалла (*Centaurea marschalliana*) (степові схили, крейдяні відслонення), шандра рання (*Marrubium praecox*)

(степові схили, відслонення) тощо.

На території проєктованого НПП «Східний степ» зареєстровані рослинні угруповання, що занесені до Зеленої книги України (2009):

1. Угруповання формації ковили найкрасивішої (*Stipeta pulcherrimae*).
2. Угруповання формації ковили вузьколистої (*Stipeta tirsae*).
3. Угруповання формації ковили волосистої (*Stipeta capillatae*).
4. Угруповання формації ковили Лессінга (*Stipeta lessingianae*).
5. Угруповання формації ковили пірчастої (*Stipeta pennatae*).
6. Угруповання формації ковили пухнастолистої (*Stipeta dasyphyllae*).
7. Угруповання формації осоки низької (*Cariceta humilis*).
8. Угруповання формації мигдалю низького (*Amygdaleta nanae*).
9. Угруповання формації полину суцільнобілого (*Artemisieta hololeucae*).
10. Угруповання формації сонцещвіту сивого (*Helianthemeta cani*: incl. *Helianthemum cretaceum* (Rupr.) Juz., *H. cretophilum* Klok. et Dobroc.).
11. Угруповання формації гісопу крейдяного (*Hyssopeta cretacei*).

Вісім з перелічених угруповань належать до степових (1–8), а три – до томілярних (9–11).

У заплавах річок збереглися луки різних типів. Для остепнених та справжніх луків притаманні: зі злакових – китник лучний (*Alopecurus pratensis*), райграс високий (*Arrhenatherum elatius*), стоколос безостий (*Bromopsis inermis*), грястиця збірна (*Dactylis glomerata*), пирій повзучий (*Elytrigia repens*), костриця лучна (*Festuca pratensis*), костриця борозниста (*Festuca rupicola*), тимофіївка лучна (*Phleum pratense*), тонконіг вузьколистий (*Poa angustifolia*);

з осокових – осока сусідня (*Carex contigua*), осока черноколоса (*C. melanostachya*), осока рання (*Carex praecox*);

з різнотрав'я – деревій заплавної (*Achillea inundata*), цибуля овочева (*Allium oleraceum*), дзвоники скупчені (*Campanula glomerata*), волошка лучна (*Centaurea jacea*), осот щетинистий (*Cirsium setosum*), болиголов плямистий (*Conium maculatum*), чорнокорінь лікарський (*Cynoglossum officinale*), молочай прутувидний (*Euphorbia virgata*), гадючник звичайний (*Filipendula vulgaris*), морква дика (*Daucus carota*), різак звичайний (*Falcaria vulgaris*), солонечник російський (*Galatella rossica*), підмаренник північний (*Galium boreale*), підмаренник справжній (*Galium verum*), герань пагорбкова (*Geranium collinum*), розхідник звичайний (*Glechoma hederacea*), борщівник сибірський (*Heracleum sibiricum*), оман верболистий (*Inula salicina*), свербіжниця польова (*Knautia arvensis*), лаватера тюрінгська (*Lavatera thuringiaca*), льонок звичайний (*Linaria vulgaris*), люцерна румунська (*Medicago romanica*), куколиця біла (*Melandrium alba*), гіркуша нечуйвітрова (*Picris hieracioides*), жовтець багатоквітковий (*Ranunculus polyanthemos*), щавель кучерявий (*Rumex crispus*), мильнянка лікарська (*Saponaria officinalis*), жовтозілля Швецова (*Senecio schwetsovii*), серпій увінчаний (*Serratula coronata*), серпій різнолистий (*Serratula lycopifolia*), жовтий осот польовий (*Sonchus arvensis*), пижмо звичайне (*Tanacetum vulgare*), рутвиця мала (*Thalictrum minus*), козельці подільські (*Tragopogon podolicus*), горошок тонколистий (*Vicia tenuifolia*). Іноді трапляється жовтозілля Якова (*Senecio jacobaea*),

У складі угруповань вологих або мокрих евтрофних та мезотрофних луків виявлено:

зі злакових – китник рівний (*Alopecurus aequalis*), китник тростиновий (*Alopecurus arundinaceus*), китник колінчастий (*Alopecurus geniculatus*), бекманія звичайна (*Beckmannia eruciformis*), костриця лучна (*Festuca pratensis*), костриця східна (*Festuca orientalis*), перлівка висока (*Melica altissima*), очеретянка звичайна (*Phalaroides arundinacea*), тонконіг болотний (*Poa palustris*);

з осокових – осока гостра (*Carex acuta*), осока побережна (*Carex riparia*), осока шершава (*Carex hirta*), осока пухирчаста (*Carex vesicaria*), ситняг болотний (*Eleocharis palustris*);

із ситникових – ситник стиснутий (*Juncus compressus*), ситник скупчений (*Juncus conglomeratus*), ситник Жерара (*Juncus gerardii*);

з різнотрав'я – алтея лікарська (*Althaea officinalis*), калюжниця болотна (*Caltha palustris*), осот сірий (*Cirsium canum*), хвощ болотний (*Equisetum palustre*), гадючник в'язолистий (*Filipendula ulmaria*), герань лучна (*Geranium pratense*), півники болотні (*Iris pseudacorus*), чина лучна (*Lathyrus pratensis*), вербозілля лучне (*Lysimachia nummularia*), вербозілля звичайне (*Lysimachia vulgaris*), чихавка верболиста (*Ptarmica salicifolia*), жовтець їдкий (*Ranunculus acris*), жовтець золотистий (*Ranunculus auricomus*), жовтець повзучий (*Ranunculus repens*), жовтець отруйний (*Ranunculus sceleratus*), родовик лікарський (*Sanguisorba officinalis*), жовтий осот болотний (*Sonchus palustris*), чистець

болотний (*Stachys palustris*), живокіст лікарський (*Symphytum officinale*).

До рідкісних видів заплавлених луків належать косарики тонкі (*Gladiolus tenuis*), рябчик малий (*Fritillaria meleagroides*), плодоріжка болотна (*Anacamptis palustris*) і тюльпан дібровний (*Tulipa quercetorum*), валеріана лікарська (*Valeriana officinalis*), оман високий (*Inula helenium*).

Байрачні ліси представлені формацією дуба звичайного (*Quercus robur*), групи асоціацій польовокленово-дубова, польовокленово-гострокленово-дубова, гострокленово-в'язово-дубова, татарськленово-польовокленово-дубова, польовокленово-липово-дубова.. Ліси досить освітлені, зімкнутість верхнього ярусу деревостану (ярус А) – до 75%, ярусу Б – до 50%. Подекуди у ярусах А і Б добре представлена осика (*Populus tremula*), липа серцелиста (*Tilia cordata*), груша звичайна (*Pirus communis*), черешня звичайна (*Cerasus avium*).

У високому підрослі – клен польовий (*Acer campestre*), клен гостролистий (*Acer platanoides*), ясен високий (*Fraxinus excelsior*), трапляється також черешня звичайна. Підлісок найчастіше складається із ліщини звичайної (*Corylus avellana*), бруслини бородавчастої (*Euonymus verrucosa*), бруслини європейської (*Euonymus europaeus*), клену татарського (*Acer tataricum*), свидини кров'яної (*Swida sanguinea*), крушини проносної (*Rhamnus cathartica*), подекуди – глідю кривочашечкового (*Crataegus curvisepala*), бузини чорної (*Sambucus nigra*). У підрослі трав'яного ярусу: клен польовий, клен гостролистий, клен татарський, ясен високий, ліщина звичайна, бруслина бородавчата, бруслина європейська, дуб звичайний, свидина кров'яна, липа серцелиста, в'яз голий, черешня звичайна.

Найбільш розповсюдженою чагарниковою формацією байрачних лісів є теренова (*Prunus stepposa* s.l.), яка оточує їх по узліссях. Серед весняних ефемероїдів байрачних лісів численними є проліска сибірська (*Scilla sibirica*), анемона жовтецева (*Anemone ranunculoides*), пшінка весняна (*Ficaria verna*), ряст ущільнений (*Corydalis solida*), зірочки жовті (*Gagea lutea*) і зірочки малі (*Gagea minima*). Трапляються ділянки з рястом Маршалла (*Corydalis marschalliana*) (Червоний список Харківської обл.) і червонокнижним тюльпаном дібровним (*Tulipa quercetorum*).

У складі трав'яного ярусу звичайними видами є осока волосиста (*Carex pilosa*), копитняк європейський (*Asarum europaeum*), чина весняна (*Lathyrus vernus*), зірочник ланцетовидний (*Stellaria holostea*), розхідник шорсткий (*Glechoma hirsuta*), яглиця звичайна (*Aegopodium podagraria*), переліска багаторічна (*Mercurialis perennis*), осока Мікелі (*Carex michelii*), медунка темна (*Pulmonaria obscura*), гравілат міський (*Geum urbanum*), тонконіг дібровний (*Poa nemoralis*), астрагал солодколистий (*Astragalus glycyphyllos*). Часто зустрічаються купина багатоквіткова (*Polygonatum multiflorum*), конвалія звичайна (*Convallaria majalis*), перлівка поникла (*Melica nutans*), шоломниця висока (*Scutellaria altissima*), дзвоники крапиволисті (*Campanula trachelium*), зірочник середній (*Stellaria media*), фіалка приємна (*Viola suavis*).

Крім видів, що перелічено вище, трапляються також куцоніжка лісова (*Brachypodium sylvaticum*), бутень п'яний (*Chaerophyllum temulum*), жеруха недоторкана (*Cardamine impatiens*), ранник вузлуватий (*Scrophularia nodosa*), герань Роберта (*Geranium robertianum*), хвилівник звичайний (*Aristolochia clematidis*); на окремих ділянках – чистотіл великий (*Chelidonium majus*), підмаренник чіпкий (*Galium aparine*), фалопія чагарникова (гірчак чагарниковий) (*Fallopia dumetorum*), вербозілля лучне (*Lysimachia nummularia*), пахучка звичайна (*Clinopodium vulgare*), підмаренник північний (*Galium boreale*), кінський часник черешковий (*Alliaria petiolata*), бугиля лісова (*Anthriscus sylvestris*), кропива дводомна (*Urtica dioica*). Подекуди – підмаренник запашний (*Galium odoratum*), егоніхон пурпурово-голубий (горобейник пурпурово-голубий) (*Aegonychon purpureocaeruleum*), фіалка дивна (*Viola mirabilis*), маруна щиткова (*Pyrethrum corymbosum*), звіробій шорсткий (*Hypericum hirsutum*). Є ділянки з ожиною сизою (*Rubus caesius*).

Оселища Бернської конвенції.

На території пропонованого НПП «Східний степ» збереглися елементи 16 оселищ, що потребують охорони згідно з умовами Бернської конвенції:

- C1.32 Вільноплаваюча рослинність евтрофних водойм.
- C1.33 Вкорінена занурена рослинність евтрофних водойм.
- C1.3411 Угруповання водяних жовтеців на мілководдях.
- C2.33 Мезотрофна рослинність повільно текучих водотоків.
- C2.34 Евтрофна рослинність повільно текучих річок.
- D5.2 Зарості крупних осок переважно без застою води.

- E1.13 Континентальні сухі кам'янисті остепнені трав'яні угруповання та чагарнички на крейдяних відслоненнях.
 - E1.2 Багаторічні трав'яні кальцифітні угруповання та степи.
 - E2.2 Рівнинні та низькогірні сінокісні луки.
 - E3.4 Мокрі або вологі евтрофні і мезотрофні луки.
 - E5.4 Мокрі або вологі високотравні та папоротеві узлісся і луки.
 - F3.241 Центральньо-європейські субконтинентальні чагарникові зарості.
 - F3.247 Понтично-сарматські листопадні чагарникові зарості.
 - F9.1 Прирічкові чагарники.
 - G1.A1 Дубово-ясенєво-грабові ліси на евтрофних і мезотрофних ґрунтах.
 - G1.7 Термофільні листопадні ліси.
- Тваринний світ.

Ландшафтна та біотопічна різноманітність, багатий видовий склад рослинності створюють у проєктованому НПП умови для значного фауністичного розмаїття. У той же час незначна площа нерозораних ділянок, яка стрімко зменшується останні два-три роки, ставить під загрозу майже всі складові елементи степової та лучної біоти.

Різноманіття біотопів створюють у проєктованому НПП умови для існування кількох комплексів членистоногих (Arthropoda): комплексу байрачних лісів, степового, лучного та інших. Угруповання павуків (клас Павукоподібні – Arachnida, ряд Павуки – Araneae) степових балок є дуже багатими (близько 200 видів), вони репрезентують типову фауну північного сходу Харківської області та включають низку рідкісних видів. Так, у степових балках знайдені гнафоза жалобна (*Gnaphosa lugubris*) й ерезус чорний (*Eresus kollari*), які включені до Переліку видів тварин..., 2018). Також на степових схилах знайдений *Neottiura suaveolens*, що розповсюджений у Центральній Європі, а на Східноєвропейській рівнині має мозаїчний ареал. Балка поблизу с. Зелений Гай – єдине відоме місцезнаходження виду на північному сході України. *Pardosa maisa* трапляється на заплавах луках. Це дуже рідкісний вид, в Україні відомо всього чотири локалітети, один з них – поблизу с. Нестерівка (Polchaninova, 2019; Атемасова та ін., 2021).

Зазвичай найбільшу кількість видів налічує клас Комахи (Insecta), серед яких найбагатшим за рідкісними видами є ряд Лускокрилі (або Метелики) (Lepidoptera). З рідкісних денних метеликів найкраще представлені родини Косатцеві (Papilionidae) і Синявці (Lycaenidae). Дуже рідко трапляється люцина (*Hamearis lucina*) – єдиний представник тропічної родини Riodinidae у фауні України. Останніми роками збільшив свою чисельність і став частіше зустрічатися на території проєктованого НПП один з найкрасивіших наших метеликів – поліксена (*Zerynthia polyxena*) з родини Косатцеві. Не менш різноманітним є видовий склад нічних метеликів проєктованого НПП. Тут можна зустріти ряд рідкісних червонокнижних видів, з родин Бражники (Sphingidae), Совки (Noctuidae) та інших. На початку літа на витікаючому соку старих дубів та верб часто трапляється жук-олень (або рогач звичайний) (*Lucanus cervus*), що охороняється в усій Європі.

У степових балках, долинах річок і на крейдяних оголеннях досі можна було зустріти багато видів комах, пов'язаних у своєму життєвому циклі з цілини землями. Багатим на такі види є ряд Перетинчастокрилі (Hymenoptera). Чотири види з родини Справжні бджоли (Apidae) включені до Червоної книги України: це три степових джмеля – джміль моховий (*Bombus muscorum*), джміль глинистий (*Bombus argillaceus*) і джміль оперезаний (*Bombus zonatus*), а також бджола-тєсляр звичайна (*Xylocopa valga*), личинки якої розвиваються у мертвій деревині. Останніми десятиліттями, у зв'язку зі скороченням чисельності жука-носорога (*Oryctes nasicornis*), стали рідкісними найбільші оси Європи – сколії-гіганти (*Megascolia maculata*) (родина Сколієві оси (Scoliidae)), які занесені до Червоної книги України. Їхні самиці відкладають яйця на паралізованих личинках жуків-носорогів.

На сьогодні на територіях проєктованого НПП виявлено 45 видів комах з Червоного списку Харківської області; 22 види комах, занесені до Червоної книги України, а 6 видів – також до Червоного списку ЄС (табл. 2 Додатку). Після організації НПП, коли дослідження фауни комах набудуть систематичного характеру, число видів з різними охоронними статусами має підвищитись.

Багаторічні дослідження фауни та населення наземних членистоногих у трьох степових балках, які розташовані у двох-трьох кілометрах одна від одної, показали, що кожна з них має свої особливості та склад угруповань безхребетних. Мозаїчність і невелика площа кожного оселища, відокремленого від інших природних територій величезними просторами сільськогосподарських

монокультур, запобігає вільному розповсюдженню видів, утруднює їхній обмін. Навіть доволі широко поширені степові види наявні в одній балці, але відсутні або малочисельні в іншій. Особливо це стосується маломобільних видів, що не пристосовані до пересування на великі відстані. Тому лише збереження мережі оселищ зможе забезпечити підтримку біорізноманіття як у проєктованому парку, так і в регіоні в цілому.

Фауна амфібій (Amphibia) і плазунів (Reptilia) не багата на види. З амфібій в степових і лучних біотопах часто зустрічаються ропуха зелена (*Bufo viridis*) і часничниця Палласа (*Pelobates vespertinus*). За даними О.В. Коршунова (усне повідомлення), у долині ріки Великий Бурлук трапляється тритон звичайний (*Lissotriton vulgaris*), кумка червоночерева (*Bombina bombina*), часничниця Палласа, ропуха зелена та жаба озерна (*Pelophylax ridibundus*). У заплавах та долинах балок по всьому Вовчанському району мешкає ще один вид амфібій – жаба гостроморда (*Rana arvalis*), яка станом на 2021 р. є малочисельною або рідкісною в Харківській області (О. В. Коршунов, усне повідомлення).

З плазунів звичайним видами на території проєктованого НПП є ящірка прудка (*Lacerta agilis*), вуж звичайний (*Natrix natrix*) і черепаха болотяна (*Emys orbicularis*), іноді трапляються веретільниця ламка (*Anguis colchica*), степова гадюка (*Vipera renardi*), мідянка (*Coronella austriaca*). Ящірка прудка численна на степових схилах, вона є одним з основних елементів живлення деяких птахів; степова гадюка трапляється дуже рідко. Черепаха та вуж є звичайними для вологих біотопів. Веретільницю можна зустріти в заплавах, нагірних та байрачних дібровах Вовчанського району (О. В. Коршунов, усне повідомлення).

Орнітофауна проєктованого НПП є досить різноманітною через строкатість природних умов. Ми розглядаємо головним чином гніздове населення птахів різних оселищ.

На мезоксерофільних короткозаплавних луках нами зареєстровано 12 видів. За показниками відносної щільності домінують польовий жайворонок (*Alauda arvensis*), коноплянка (*Acanthis cannabina*), щиглик (*Carduelis carduelis*). Субдомінантами є польовий лунь (*Circus cyaneus*), жовта плиска (*Motacilla flava*), трав'янка лучна (*Saxicola rubetra*), деркач (*Crex crex*), чорноголова трав'янка (*Saxicola torquata*), просянка (*Emberiza calandra*), чубатий жайворонок (*Galerida cristata*), жовтоголова плиска (*Motacilla citreola*), лунь болотяний (*Circus aeruginosus*). Шість видів цього комплексу є вразливими.

Для сухуватих мезоксерофільних позазаплавних луків є характерними види, що пов'язані із деревно-чагарниковою рослинністю, розрідженим деревостаном. Тут відсутні гідро- та гігрофіли. Домінантами у населенні на таких луках є трав'янка лучна, звичайна вівсянка (*Emberiza citrinella*) і східний соловейко (*Luscinia luscinia*). Лісові островці на луках є прихистком для лісового щеврика (*Anthus trivialis*), великої синиці (*Parus major*), вівчарика-ковалика (*Phylloscopus collybita*), щиглика, вільшанки (*Erithacus rubecula*), костогриза (*Coccothraustes coccothraustes*). Чагарникові зарості, що розвиваються на схилах та вздовж лісосмуг, є місцеперебуванням представників Кропив'янкових – кропив'янки сірої (*Sylvia communis*), садової кропив'янки (*Sylvia borin*); а також садової вівсянки (*Emberiza hortulana*). Загалом склад орнітофауни збіднений. Структура населення формується частково за рахунок дендробіонтів, що гніздяться на окремих деревах і чагарниках. З типових лучних видів сюди заходить тільки лучна трав'янка, яка є стійкою до зниження вологості. Присутні п'ять регіонально рідкісних видів (половина із зареєстрованих).

У гніздовому населенні птахів крейדיаних відслонень домінує золотиста бджолоїдка (*Merops apiaster*), субдомінантами є лучна трав'янка, польовий жайворонок, звичайна кам'янка (*Oenanthe oenanthe*); остання пов'язана з норами бабаків. На кущах серед відкритих просторів оселяється терновий сорокопуд (*Lanius collurio*), а по верхніх частинах схилів, зайнятих степовими угрупованнями, гніздиться польовий щеврик (*Anthus campestris*). Кам'янисті схили з відслонень суцільної крейди є місцями гніздування норників – берегової ластівки (*Riparia riparia*), польового горобця (*Passer montanus*) тощо. Останнім часом на ділянці «Вовчанська» зареєстрована поява пугача (*Bubo bubo*) (Г. Бондаренко – усне повідомлення), а сиворакша (*Coracias garrulus*), яка тут існувала на північній межі ареалу, не виявлена. Вразливі види складають 42,8% населення.

У ксерофільному степу наявні: польовий щеврик, лучний лунь (*Circus pygargus*), польовий жайворонок, чубатий жайворонок, лучна трав'янка. В якості кормових біотопів степові ділянки використовують орел-карлик (*Hieraaetus pennatus*), звичайний канюк (*Buteo buteo*), болотяний лунь. Загалом орнітологічне угруповання збіднене.

У дуже сухих байрачних дібровах (До за Погребняком (Погребняк, 1955)) знайдено 19 видів

птахів, що є типовими для неморальних лісів та чагарникового комплексу. Вівчарик жовтобровий (*Phylloscopus sibilatrix*) і вівчарик-ковалик тут мають південну межу розповсюдження. Природоохоронний статус мають орел-карлик, вівчарик жовтобровий, кропив'янка чорноголова, соловейко східний, співочий дрозд, вільшанка. Таким чином, у фауністичному комплексі угруповання дібров вразливі види становлять 61%. Через малу площу та ізольованість лісових масивів щільність суто лісових видів (як-то вівчарик-ковалик) є вкрай низкою.

На території проєктованого парку клас Ссавці (Mammalia) представлений досить повно. З ряду Комахоїдні (Insectivora) зареєстровано три види з родини Мідицеві (Soricidae): білозубка мала (*Crocidura suaveolens*), мідиця звичайна (*Sorex araneus*), мідиця мала (*Sorex minutus*) та один вид з родини Їжаківі (Erinaceidae) – їжак звичайний (*Erinaceus europaeus*). Всі комахоїдні тяжіють до більш вологих біотопів (луки, чагарники, ліси), але у вологі роки зустрічаються й у степу. Всі чотири види охороняються у рамках Бернської конвенції.

Представники ряду Рукокрилі (Chiroptera) досліджені слабо. Завдяки організації парку спостереження можуть набути регулярності. На обстеженій території були виявлені вечірниця руда (*Nyctalus noctula*) і нічниця водяна (*Myotis daubentonii*). Найчастіше рукокрилих можна спостерігати в населених пунктах та біля водойм. Безсумнівно, в регіоні присутні й інші види цього ряду.

Ряд Зайцеподібні (Leporiformes, або Lagomorpha) у регіоні представлений одним видом – заєць русак (*Lepus europaeus*), в окремі роки спостерігається значна чисельність цього євритопного виду.

Оскільки територія запланованого парку має велику біотопічну різноманітність, тут можна спостерігати значне видове різноманітність ряду Гризуни (Rodentia). Лісовий комплекс гризунів представлений такими видами, як вовчок лісовий (*Dryomys nitedula*), мишак жовтогрудий (*Sylvaemus tauricus*), мишак уральський (*Sylvaemus uralensis*), нориця руда (*Myodes glareolus*). В останнє десятиріччя водойми регіону з розвиненими деревно-чагарниковими заростями по берегах активно заселяє бобер (*Castor fiber*), завезений сюди мисливцями.

З фонових видів для відкритих біотопів характерні: житник пасистий (*Apodemus agrarius*), мишак уральський (*Sylvaemus uralensis*), миша курганцева (*Mus specilegus*), миша хатня (*Mus musculus*), нориця східноєвропейська (*Microtus rossiameridionalis* (*Microtus levis*)). В лучних біотопах трапляється мишка лучна (*Micromys minutus*). В останні роки частіше почав зустрічатися хом'ячок сирій (*Cricetulus migratorius*). Рідко трапляється, але достовірно мешкає на сухостепових ділянках строкатка степова (*Lagurus lagurus*). Постійний елемент мікрорельєфу відкритих ландшафтів – викиди сліпака (*Spalax microphthalmus*).

У недавньому минулому (останнє достовірне спостереження 2012 р.) на степових пасовищах мешкав крапчастий ховрах (*Spermophilus suslicus*), а тушканчик великий (*Allactaga jaculus*) був звичайним до початку 2000-х. Обидва види занесені до Червоної книги України, бо опинилися на межі повного зникнення в усій українській частині природного ареалу через катастрофічне зникнення пасовищних екосистем.

Безумовно, найбільш помітним і яскравим представником степового комплексу ссавців досі залишається степовий бабак (*Marmota bobak*). Великобурлуцька популяція бабака не переривала свого існування в період першої половини минулого століття, коли чисельність цього виду в Україні впала до критично малих показників. Потім, у другій половині ХХ століття, бабак став масовим видом. Усі пасовища в регіоні були зайняті численними колоніями бабаків. Різде одночасне припинення випасу худоби у зв'язку з глобальними перебудовами у структурі та технології сільськогосподарського виробництва призвело до катастрофічного скорочення площі пасовищних екосистем у регіоні. Відповідно, дуже швидко почали зникати представники тваринного світу, що органічно пов'язані з цими екосистемами, – ховрахи, тушканчики, бабаки. Через низку причин бабак виявився більш стійким, але при збереженні тенденції зникнення останніх пасовищ він також приречений на вимирання (Savchenko, Ronkin, 2018)

Зважаючи на вищезазначене, надання бабаку статусу червонокнижного виду у 2021 році є вкрай сучасним і доцільним. На жаль, триває розорювання природних біотопів існування виду, в тому числі в місцях вже існуючих поселень. Отже, одним із основних завдань проєктованого НПП ми вбачаємо залучення суб'єктів господарювання, зацікавлених у розвитку традиційного пасовищного скотарства, для підтримання сприятливих умов існування бабака, за прикладом досвіду країн ЄС.

На території проєктованого парку досить добре представлена родина Куницевої: горностаї (*Mustela erminea*), ласка (*Mustela nivalis*), борсук (*Meles meles*), куниця – кам'яна (*Martes foina*) та лісова (*Martes martes*), тхорі лісовий (*Mustela putorius*) та степовий (*Mustela eversmanni*). Дуже рідко

можна побачити перегузню (*Vormela peregusna*). По степових річках та по ставках іноді можна зустріти видру річкову (*Lutra lutra*), в цих же біотопах досить часто можна побачити норку американську (*Neovison vison*) – адвентивний вид.

Родина Собачі представлена лисицею (*Vulpes vulpes*) – видом зі стабільно високою чисельністю, та вовком (*Canis lupus*), який трапляється дуже рідко; місцеві мисливці спостерігали у регіоні єнотоподібного собаку (*Nyctereutes procyonoides*) – вид, що належить до адвентивної фауни.

З копитних трапляються звичайний кабан (*Sus scrofa*) і сарна (*Capreolus capreolus*); взимку були зареєстровані сліди лося (*Alces alces*).

Перелік видів діяльності, що пропонується заборонити або обмежити у проєктованому НПП:

Забороняється проведення рубок головного користування та всіх видів поступових та суцільних рубок, вирубування дуплястих дерев, а також видобуток піску та гравію в річках. Забороняються суцільні, прохідні, лісовідновні та поступові рубки, видалення захаращеності, а також полювання та інша діяльність, що суперечить цілям і завданням, передбаченим положенням про Національний природний парк.

Також забороняється будь-яка господарська та інша діяльність, що суперечить цільовому призначенню певних зон НПП, порушує природний розвиток процесів та явищ та створює загрозу шкідливого впливу на його природні комплекси і процеси, а саме:

- 1) відведення ділянок під дачне будівництво, садівництво, городництво, інші види сільськогосподарського використання території;
- 2) геолого-розвідувальні роботи, розробка корисних копалин, руйнування геологічних відслонень;
- 3) порушення ґрунтового покриву;
- 4) застосування будь-яких хімічних засобів, у тому числі мінеральних добрив;
- 5) будівництво гідротехнічних споруд, поглиблення, розширення водойм та інші види втручання в гідрологічний режим території;
- 6) мисливство, вилов і знищення диких тварин, порушення умов їх оселення, гніздування;
- 7) інтродукція нових для території видів тварин та рослин;
- 8) влаштування звалищ та захоронень;
- 9) спалювання сухої рослинності та підпали трави.

Перелік дозволених видів діяльності:

господарська, наукова та інша діяльність, що не суперечить цілям і завданням НПП, проводиться з додержанням вимог Проекту організації території та законодавства щодо охорони навколишнього природного середовища.

В рекреаційній зоні дозволено: короткостроковий відпочинок та оздоровлення населення, велосипедні і пішохідні прогулянки, огляд особливо мальовничих і пам'ятних місць; влаштування та відповідне обладнання туристичних маршрутів та екологічних стежок.

Власники або користувачі земельних ділянок, водних та інших природних об'єктів, що увійшли до НПП без вилучення, беруть на себе зобов'язання щодо забезпечення режиму їх охорони та збереження.

Загалом ділянки пропонованого НПП являють собою степові угруповання, крейдяні відслонення, сухі байрачні ліси та окремі ділянки заплавлених лук рр. Вовча, Хотомля, Плотва, Великий Бурлук, Гнилиця, Нижня Дворічна, Верхня Дворічна і Волоська Балаклійка. Територія включає об'єкт Смарагдової мережі №0000088. Через високий ступінь антропогенного навантаження територія пропонованого НПП «Східний степ» має кластерний характер. Цінні ділянки розташовані в контурах знижень рельєфу, що через природні умови є непридатними для розорювання. Загальна площа проєктованого НПП становить 22272,0 га (рис. 1).

Висновки

Національний рівень категорії природоохоронного резервату був визначений на підставі знахідок низки видів, що мають загальнонаціональне значення (види, що включені до Червоної книги України (Перелік..., 2021а,б); наявності угруповань, що включені до Зеленої книги України (Зелена..., 2009) та переліку оселищ Смарагдової мережі Європи (Схема..., 2021), а також наявності видів рослин, що включені до Офіційного переліку регіонально рідкісних рослин Харківської області (Перелік видів рослин..., 2018).

Пропонується до охорони низка рідкісних видів флори та фауни, притаманних зональним

степам, лукам та байрачним лісам, що збереглися. Виняткову цінність становлять залишки степових екосистем, які збереглися у великих балкових системах як цілісні комплекси біоценозів. Крім цього, найближчим часом, коли Україна почне виконувати природоохоронні зобов'язання в рамках євроінтеграції, кластерні ділянки, які запропоновані для включення до НПП, слугуватимуть рефугіумами біорізноманіття для відновлення природних оселищ на місцях орних земель.

Флора та рослинність території, що пропонується для заповідання, має високу созологічну цінність. У проєктованому НПП наявні угруповання з 11 формацій, включених до Зеленої книги України, та 16 природних оселищ, що потребують охорони згідно з Бернською конвенцією. 26 видів судинних рослин пропонуваного НПП занесені до Червоної книги України. 63 види судинних рослин занесені до Червоного списку Харківської області. Флора крейдяних відслонень у цілому має реліктовий характер. На території, що пропонується під НПП, на виходах крейди знайдено 18 ендемічних та реліктових видів судинних рослин. Особливої уваги під час організації охорони потребують ділянки, де знайдені локалітети півонії тонколистої (*Paeonia tenuifolia*) (с. Стецьківка та с. Орлянка), а також виходи крейди в околицях с. Мала Вовча, с. Охримівка та с. Миколаївка, де знаходяться великі локалітети вовчих ягід Софії (*Daphne sophia*), одного з найрідкісніших видів флори України.

Загалом 86 видів тварин занесені до Додатків 2 та 3 Європейських природоохоронних Конвенцій – Бернської (Конвенція про охорону видів, що мешкають у Європі, та середовища їхнього існування) та 27 видів птахів – до Боннської (про охорону мігруючих видів); 29 видів тварин занесені до Переліку рідкісних та таких, що потребують охорони у Харківській області.

Попередні дослідження біотопів, що пропонуються до охорони, дозволяють припустити, що перелік охоронюваних видів може бути значно розширений у разі проведення ретельних моніторингових досліджень флори, фауни та мікобіоти.

У такому разі завдяки збереженому біорізноманіттю елементів степової біоти в кластерах запланованого НПП процес відновлення степових екосистем регіону буде відбуватися в короткі історичні терміни та з високою ефективністю. Крім того, концепція управління степовим НПП в умовах системної неповночленності степових екосистем (відсутність диких великих травоядних, які були повністю знищені людиною в історичний період) має включити, як обов'язковий елемент, відновлення традиційного пасовищного тваринництва і тим самим сприяти збереженню традиційного сільського побуту та етноструктури сільської місцевості.

Список літератури / References

- Атемасова Т.А., Атемасов А.А., Вітер С.Г. та ін. (2021). Матеріали до створення регіонального ландшафтного парку «Смарагдове джерело» (Харківська область, Україна). *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія»*, 37, 95–130. [Atemasova T.A., Atemasov A.A., Viter S.G. et al. (2021). Materials to the creation of the Regional Landscape Park 'Smaragdove Dzherelo' (Kharkiv Region, Ukraine). *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 37, 95–130]. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2021-37-9> (in Ukrainian)
- Банік М.В., Тверетінова В.В., Волкова Р.Є. та ін. (2007). Нові місцезнаходження *Daphne sophia* Kalen. (Thymeleaceae) в Україні. *Український ботанічний журнал*, 64(4), 565–569. [Banik M.V., Tveretynova V.V., Volkova R.E. et al. (2007). New locations *Daphne sophia* Kalen. (Thymeleaceae) in Ukraine. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*, 64(4), 565–569]. (in Ukrainian)
- Біотопи степової зони України. (2020). Ред. Я.П.Дідух. Київ–Чернівці: ДрукАРТ, 392. [*Biotopes of the steppe zone of Ukraine*. (2020). Ed. Ya.P.Didukh. Kyiv–Chernivtsi: DrukART, 392]. (in Ukrainian)
- Види тварин, що підлягають особливій охороні на території Харківської області: навчально-довідковий посібник. (2018). За заг. ред. В.А.Токарського. Харків: ХНУ імені В.Н.Каразіна, 40. [*Animal species under special protection within the Kharkiv Region: training and reference manual*. (2018). Chief Ed.: V.A.Tokarsky. Kharkiv: V.N.Karazin Kharkiv National University, 40]. (in Ukrainian)
- Геоботанічне районування Української РСР. (1977). (Відп. ред. А.І.Барбарич). К.: Наук. думка, 304. [*Geobotanical zoning of the Ukrainian SSR*. (1977). (Ed. A.I.Barbarych). K.: Nauk. dumka, 304]. (in Ukrainian)
- Горелова Л.Н., Друлева І.В., Таран А.А. (1981). О некоторых редких растениях Харьковской области. *Вестник Харьк. ун-та. «Флористика, физиология и иммунитет растений»*, 211, 11–15. [Horelova L.N., Druleva Y.V., Taran A.A. (1981). About some rare plants of the Kharkiv region. *The Journal of Kharkiv University. «Floristics, physiology and plant immunity»*, 211, 11–15]. (in Russian)
- Горелова Л.Н., Алехин А.А. (1999). Редкие растения Харьковщины (Систематический список редких сосудистых растений, вопросы их охраны). Харьков: Изд-во ХНУ им. В.Н.Каразіна, 52. [Horelova L.N., Alekhyn A.A. (1999). *Rare plants of Kharkiv region (Systematic list of rare vascular plants, issues of their*

- protection). Kharkov: Publishing house of V.N.Karazin Kharkiv National University, 52]. (in Russian)
- Горелова Л.Н., Алехин А.А. (2002). Растительный покров Харьковщины: Очерк растительности, вопросы охраны, аннотированный список сосудистых растений. Харьков: Изд. центр Харьк. нац. ун-та им. В.Н.Каразина, 231. [Horelova L.N., Alekhyn A.A. (2002). *Vegetation of Kharkiv region: Essay on vegetation, protection issues, annotated list of vascular plants*. Kharkiv: Publishing centre of V.N.Karazin Kharkiv National University, 231]. (in Russian)
- Демченко М.А., Демченко О.М. (1971). Физико-географическое районирование Харьковской области. Харьковская область, природа и хозяйство. Харьков: ХГУ, 8, 112–117. [Demchenko M.A., Demchenko O.M. (1971). *Physical and geographical zoning of the Kharkiv region*. Kharkov: Kharkiv State University, 8, 112–117]. (in Russian)
- Екологічний паспорт Харківської області за 2021 рік. (2022). [Ecological passport of Kharkiv region for 2021 year. (2022)]. (in Ukrainian). <https://kharkivoda.gov.ua/oblasna-derzhavna-administratsiya/struktura-administratsiyi/strukturni-pidrozdzili/486/2736/118158>
- Зелена книга України. (2009). За заг. ред. Я.П. Дідуха. К.: Альтерпрес, 448. [Green Book of Ukraine. (2009). Chief Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Alterpres, 448]. (in Ukrainian)
- Котов М.И. (1927). Материалы к флоре степей Харьковской губернии. 1. Кочиновская степь в Купянском округе. *Журн. Русск. бот. об-ва*, 12(1–2), 173–182. [Kotov M.Y. (1927). [Materials for the flora of the steppes of the Kharkiv province. 1. Kochinovskaya steppe in the Kupyansk district. *Zhurn. Russk. bot. ob-va*, 12(1–2), 173–182]. (in Russian)
- Куземко А., Садогурська С., Василюк О. (2017). Тлумачний посібник оселищ Резолюції №4 Бернської конвенції, що знаходяться під загрозою і потребують спеціальних заходів охорони. Перша версія адаптованого неофіційного перекладу з англійської (третього проекту офіційної версії 2015 року). Київ, 124. [Kuzemko A., Sadohurska S., Vasyliuk O. (2017). An explanatory guide to Habitat Resolutions №4 of the Berne Convention, which are under threat and require special protection measures. Kyiv, 124].
- Левіна Ф. (1933). Залишки цілинної степової рослинності на Куп'янщині у Велико-Бурлуцькому районі. *Журнал Біо-ботан. циклу ВУАН*, 5–6, 185–199. [Levina F. (1933). Remains of virgin steppe vegetation in the Kupyansk region in the Velyko-Burlutsky district. *Zhurnal Bio-botan. tsykladu VUAN*, 5–6, 185–199]. (in Ukrainian)
- Максименко Н.В., Квартенко Р.В., Різник К.Ю. (2016). Оновлене фізико-географічне районування Харківської області. *Вісник ХНУ імені В.Н.Каразіна. Серія «Екологія»*, 14, 20–32. [Maksymenko N.V., Kvarthenko R.V., Riznyk K.U. (2016). Updated physical-geographical zoning of the Kharkiv region. *The Journal of V.N.Karazin Kharkiv National University. Series «Ecology»*, 14, 20–32]. (in Ukrainian)
- Перелік видів рослин та грибів, що підлягають особливій охороні на території Харківської області станом на 01.01.2018 року. (2018). [A list of plants and fungi under special protection within the Kharkiv Region as of January 1, 2018 (2018).] https://kharkivoda.gov.ua/content/documents/939/93887/Attaches/ekologichnyi_pasport_harkivskoyi_oblasti_za_2017_rik.pdf. (in Ukrainian)
- Перелік видів рослин, що заносяться до Червоної книги України (рослинний світ), та видів рослин, що виключені з Червоної книги України (рослинний світ). (2021a). Наказ Міністерства захисту довкілля та природних ресурсів України від 15 лютого 2021 року, №111. [A list of plant and fungi species listed in the Red Book of Ukraine (Plant world) and excluded from the Red book of Ukraine (Plant world) (2021). Order of the Ministry of Environmental Protection and Natural Resources of Ukraine February 15, 2021, No111. <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0370-21#Text>]. (in Ukrainian)
- Перелік видів тварин, що заносяться до Червоної книги України (тваринний світ), та видів тварин, що виключені з Червоної книги України (тваринний світ). (2021b). Наказ Міністерства захисту довкілля та природних ресурсів України від 19 січня 2021 року, №29. [A list of animal species listed in the Red Book of Ukraine (Animal world) and excluded from the Red book of Ukraine (Animal world) (2021). Order of the Ministry of Environmental Protection and Natural Resources of Ukraine January 19, 2021, No29. <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0260-21#Text>]. (in Ukrainian)
- Погребняк П. С. (1955). Основы лесной типологии. К.: АН УССР, 456. [Pogrebniak P.S. (1955). *Basic Forest Typology*. Kiev: AS UkrSSR, 456]. (in Russian)
- Равкин Ю. С. (1967). К методике учета птиц в лесных ландшафтах. Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае (Северо-Восточная часть). Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 66–75. [Ravkin Yu.S. (1967). To the method of counting birds in forest landscapes. Nature of foci of tick-borne encephalitis in Altai. Novosibirsk: Nauka, Sib. Dptm, 66–75]. (in Russian)
- Схема розміщення затверджених та номінованих на затвердження територій Смарагдової мережі України. (Листопад 2021). [Layout of approved and nominated for approval territories of the Emerald Network of Ukraine. (November 2021)]. (in Ukrainian)
- Талиев В. И. (1912). О *Daphne sophia* Kalen. *Тр. Об-ва испыт. природы при Харьк. ун-те*, 45, 95–152. [Taliev V.I. (1912). About a *Daphne sophia* Kalen. *Proceedings of Nature Inventors Society at Kharkov University*, 45, 95–152].
- Токарський В. А., Ронкін В. І., Савченко Г.О. (2015). Стаціонарні екологічні дослідження балкового степу південного сходу України: попередні підсумки 25-річних спостережень. *Вісник Харківського*

національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 25, 216–222. [Tokarsky V.A., Ronkin V.I., Savchenko G.A. (2015). Stationary environmental studies of the gully steppe of northeastern Ukraine: preliminary results of 25-years investigation. *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 25, 216–222]. (in Russian)

Kosinski Z., Winiecki A. (2003). Estimation of the Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* numbers – a comparison between the mapping technique combined with audio stimulation and the nest searching method. *Not. Orn.*, 44: 43–55. (in Polish)

Polchaninova N. (2019). Rare spider species (Araneae) of protected steppe areas of the Kharkiv Region (Ukraine). *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 32, 99–106. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2019-32-12>

Savchenko G., Ronkin V. (2018). Grazing, abandonment and frequent mowing influence the persistence of the steppe marmot, *Marmota bobak*. *Hacquetia*, 17(1), 25–34. <http://dx.doi.org/10.1515/hacq-2017-0009>

Sutherland W.J. (2004). *Ecological census techniques: a handbook*. Cambridge: Cambridge University Press, 336.

Creation of the National Nature Park “Skhidnyi Steppe” as a means of preserving natural ecosystems in Northeastern Ukraine

T.A. Atemasova, V.I. Ronkin, G.O. Savchenko, O.I. Sinna

The remnants of natural steppes in Northeastern Ukraine are represented in small areas, interconnected by riverbeds or large, extensive ravines and gullies. The presence of a large number of plant and animal species listed in the Red Book of Ukraine is the basis for granting of national protection status to these territories. The total territory of the prospective National Nature Park (NNP) “Skhidnyi Steppe” includes three clusters: Vovchanskyi, Burlutskyi and Kupyansko-Shevchenkivskyi, its total area is 22272.0 hectares. The future park covers the existing reserves “Vovchansky” and “Siverskodonetsky”, the regional landscape park “Velykoburluk Steppe” (4 segments), and several reserves of a small area. In addition to the steppe areas, it is planned to include forests and meadow areas. The flora and fauna of the territory to be protected are of high conservation value: 25 species of vascular plants are listed in the Red Book of Ukraine; 63 species are listed in the Red List of Kharkiv region; 17 species of chalk outcrops and chalk steppes are relics; 49 animal species are listed in the Red Book of Ukraine; 100 animal species are listed in Annexes 2 and 3 of the Berne Convention, 27 bird species are included in the lists of Bonn Convention; 33 animal species are in the List of rare species and species requiring protection in the Kharkiv Region. In addition, the proposed park hosts groups of 11 formations included in the Green Book of Ukraine and 16 habitats in need of protection under the Berne Convention. The purpose of the establishment of the National Nature Park “Skhidnyi Steppe” is the protection of unique natural areas in Northeastern Ukraine, namely, the last remnants of steppe and meadow ecosystems and forests in steppe gullies, which are an integral part of the gully steppe macrocomplex. The primary task of the future national park is to protect the grasslands. The next step is the restoration of pasture ecosystems as habitats for rare and endangered steppe species. This paper describes the planned NNP as of early 2022; it does not reflect changes caused by the hostilities that began in February 2022 and continue in the northern part to date.

Key words: steep zone, conservation areas network, rare and endangered species, flora, vegetation, fauna, Kharkiv region, Ukraine.

Cite this article: Atemasova T.A, Ronkin V.I, Savchenko G.O, Sinna O.I. Creation of the National Nature Park “Skhidnyi Steppe” as a means of preserving natural ecosystems in Northeastern Ukraine. *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 2023, 40, 26–48. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-40-3> (in Ukrainian)

About the authors:

T.A. Atemasova – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, t.atemasova@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-7527-5143>

V.I. Ronkin – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, ronkinvl@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-3080-4117>

G.O. Savchenko – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, savchgala5@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-9436-7871>

O.I. Sinna – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, o.sinna@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-7693-7348>

Received: 22.01.2023 / Revised: 13.03.2023 / Accepted: 24.05.2023

Додаток 1

Таблиця 1. Рідкісні та ендемічні види рослин території, що трапляються на території проєктованого національного природного парку «Східний степ»

Table 1. Protected species of plants occurring in the projected National Nature Park "Skhidnyi Steppe"

Назва виду	Види, які занесені до Європейського Червоного списку	Перелік видів рослин, що занесені до Червоної книги України	Перелік видів рослин, що занесені до Червоного списку Харківської області
Ефедра двоколоскова <i>Ephedra distachya</i> L.			+
Переломник Козо–Полянського <i>Androsace koso-poljanskii</i> Ovcz.	+	+	
Вовчі ягоди Софії <i>Daphne Sophia</i> Kolenicz	+	+	
Гісоп крейдяний <i>Hyssopus cretaceus</i> Dubj.	+	+	
Шоломниця крейдяна <i>Scutellaria cretica</i> Juz.		+	
Самосил білоповстистий <i>Teucrium polium</i> L.			+
Суховершки великоквіткові <i>Prunella grandiflora</i> (L.) Scholler			+
Чебрець вапняковий <i>Thymus calcareous</i> Klokov & Des.-Shost.			+
Шавлія австрійська <i>Salvia austriaca</i> Jacq.			+
Шавлія ефіопська <i>Salvia aethiopsis</i> L.			+
Шавлія лучна <i>Salvia pratensis</i> L.			+
Шавлія поникла <i>Salvia nutans</i> L.			+
Полин суцільно білий <i>Artemisia hololeuca</i> M. Bieb. ex Besser	+	+	
Грудниця звичайна <i>Crinitaria linosyris</i> (L.) Rchb.f.			+
Оман високий <i>Inula helenium</i> L.			+
Осот їстівний <i>Cirsium esculentum</i> (Siev.) C.A.Mey			+
Головатень російський <i>Echinops ritro</i> L.			+
Сон лучний (сон чорніючий) <i>Pulsatilla pratensis</i> (<i>P. nigricans</i>) (L.) Mill.		+	
Анемона лісова <i>Anemone sylvestris</i> (L.) Galasso, Banfi & Soldano			+
Горицвіт весняний <i>Adonis vernalis</i> L.		+	+
Горицвіт волзький <i>Adonis wolgensis</i> Steven ex DC.		+	+
Ломиніс цілолистий <i>Clematis integrifolia</i> L.			+
Смілька приземкувата <i>Silene supina</i> M.Bieb.			+
Гірчак зміїний <i>Polygonum bistorta</i> L.			+
Гоніолімон татарський <i>Goniolimon tataricum</i> (L.) Boiss			+
Кермек донецький <i>Limonium donetzicum</i> Klokov			+

Назва виду	Види, які занесені до Європейського Червоного списку	Перелік видів рослин, що занесені до Червоної книги України	Перелік видів рослин, що занесені до Червоного списку Харківської області
Звіробій стрункий <i>Hypericum elegans</i> Steph. ex Willd.			+
Півонія тонколиста <i>Paeonia tenuifolia</i> L.		+	
Сонцезвіт крейдяний, сонянка крейдяна <i>Helianthemum cretaceum</i> (Rupr.) Juz. ex Dobroc.		+	+
Сонцезвіт звичайний <i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Mill.			+
Астрагал білостеблий <i>Astragalus albicaulis</i> DC			+
Бурачок голоніжковий <i>Alyssum gymnopodium</i> P.A.Smirn.		+	
Катран татарський <i>Crambe tataria</i> Seb.			+
Левкой запашний <i>Matthiola fragrans</i> (Fisch.) Bunge		+	+
Рогачка крейдяна <i>Erucastrum cretaceum</i> Kotov			+
Ранник крейдяний <i>Scrophularia cretacea</i> Fisch. ex Spreng.		+	
Вероніка сива <i>Veronica incana</i> L.			+
Шолудивник Кауфмана <i>Pedicularis kaufmannii</i> Pinzg.			+
Громовик донський <i>Onosma tanaitica</i> Klokov		+	
Синяк плямистий <i>Echium maculatum</i> L.			+
Ряст Маршалла <i>Corydalis marschalliana</i> Pers			+
Вишня куцова <i>Cerasus fruticosa</i> Pall.			+
Глід п'ятистовпчиковий <i>Crataegus pentagyna</i> Waldst. et Kit.			+
Мигдаль степовий, бобчук <i>Amygdalus nana</i> L.			+
Родовик лікарський <i>Sanguisorba officinalis</i> L.			+
Черешня <i>Cerasus avium</i> (L.) Moench			+
Таволга зарубчаста <i>Spiraea crenata</i> L.			+
Чорноголовник родовиковий <i>Poterium sanguisorba</i> L.			+
Скूपія звичайна <i>Cotinus coggygria</i> Scop.			+
Льон український <i>Linum ucranicum</i> (Griseb. ex Planch.) Czern.			+
Льон Черняєва <i>Linum czernjaevii</i> Klok.			+
Льон шорсткий <i>Linum hirsutum</i> L.			+
Китятки крейдяні <i>Polygala cretacea</i> Kotov			+
Калина звичайна <i>Viburnum opulus</i> L.			+
Валеріана бульбиста <i>Valeriana tuberosa</i> L.			+
Валеріана лікарська <i>Valeriana officinalis</i> L.			+
Барвінок трав'янистий <i>Vinca herbacea</i> Waldst. et Kit.			+

Назва виду	Види, які занесені до Європейського Червоного списку	Перелік видів рослин, що занесені до Червоної книги України	Перелік видів рослин, що занесені до Червоного списку Харківської області
Золототисячник гарний <i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce			+
Тирлич хрещатий <i>Gentiana cruciata</i> L.			+
Маренка сіроплода <i>Asperula tephrocarpa</i> Czern. ex M.Pop. et Chrshan.			+
Дзвоники алтайські <i>Campanula altaica</i> Ledeb.			+
Дзвоники персиколісті <i>Campanula persicifolia</i> L.			+
Плодоріжка болотна (зозулинець болотний) <i>Anacamptis palustris</i> (<i>Orchis palustris</i> Jacq.)		+	
Тринія багатостеблова <i>Trinia multicaulis</i> Schischk.			+
Тюльпан дібровний <i>Tulipa biebersteiniana</i> Schult. & Schult		+	
Рябчик малий <i>Fritillaria meleagroides</i> Patrin ex Schult. & Schult.		+	
Косарики тонкі <i>Gladiolus tenuis</i> M.Bieb.		+	+
Півники карликові <i>Iris pumila</i> L.			+
Півники угорські <i>Iris hungarica</i> Waldst. et Kit.			+
Кипець Талієва <i>Koeleria talievii</i> Lavrenko		+	
Ковила волосиста <i>Stipa capillata</i> L.		+	
Ковила пірчаста <i>S. pennata</i> L.		+	
Ковила Лессінга <i>S. lessingiana</i> Trin. & Rupr.		+	
Ковила найкрасивіша <i>S. pulcherrima</i> K.Koch		+	
Ковила вузьколиста <i>S. tirsia</i> Steven		+	
Ковила пухнастолиста <i>S. dasyphylla</i> (Lindem.) Czern. ex Trautv.		+	
Гіацинтик блідий <i>Hyacinthella leucophaea</i> (C. Koch) Schur			+
Рястка Гуссона <i>Ornithogalum gussonei</i> Ten.			+
Чемериця Лобелієва <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.			+
Холодок багатолістий <i>Asparagus polyphyllus</i> Stev.			+
Цибуля жовтіюча <i>Allium flavescens</i> Bess.			+
Цибуля оманна <i>Allium decipiens</i> Fisch. ex Schult. et Schult. fil.			+
Осока низька <i>Carex humilis</i> Leys.			+

Таблиця 2. Рідкісні та ендемічні види тварин території проєктованого Національного природного парку «Східний степ»

Умовні позначення: V – вразливі види, які в найближчому майбутньому можуть бути віднесені до категорії «зникаючих», коли продовжиться дія факторів, що впливають на їх стан (за критеріями Європейського списку), VU – вразливі види, які в найближчому майбутньому можуть бути віднесені до категорії «зникаючих», коли продовжиться дія факторів, що впливають на їх стан; NT – таксон відносять до цієї категорії у випадку, коли оцінка його стану відповідно до існуючих критеріїв на сьогодні не дозволяє віднести його до категорій зникаючих або вразливих; але включення його до цих категорій цілком ймовірне у найближчому майбутньому (за критеріями списку МСОП).

*Мігруючі види диких тварин, які потребують охорони, відповідно до Додатку II Конвенції про збереження мігруючих видів тварин (Боннська конвенція)

Table 2. Rare and endemic species of animals occurring in the projected National Nature Park “Skhidnyi Steppe”

Abbreviations: V – vulnerable species that in the near future may be classified as "endangered" when the factors affecting their condition continue (European Red List), VU – vulnerable species that in the near future may be classified as "endangered" when the factors affecting their condition continue; NT – taxon belongs to this category in the case when the assessment of its condition in accordance with existing criteria today does not allow to classify it as endangered or vulnerable; but its inclusion in these categories is quite likely in the near future (on IUCN criteria).

* Migratory species of wild animals in need of protection in accordance with Annex II of the Convention on the Conservation of Migratory Animal Species (Bonn Convention)

Назва виду	Охоронний статус			
	Види, які занесені Європейського Червоного списку та переліку МСОП	Види, занесені до Червоної книги України	Види, занесені до Червоного списку Харківської області	Види, які занесені до Додатків 2 та 3 Бернської конвенції
Ерезус чорний <i>Eresus kollari</i> Rossi, 1846			+	
Гнафоза жалобна <i>Gnaphosa lugubris</i> (Koch, 1839)			+	
Дибка степова <i>Saga pedo</i> (Pallas, 1771)	V	+		+
Стрибун Фривальдського <i>Pholidoptera frivaldskyi</i> (Herman, 1871)			+	
Жовтлюх Хризотема <i>Colias chrysotheme</i> Esper, 1781	VU	+		
Синявець Буадюваля <i>Polyommatus eros</i> (Ochsenheimer, 1808)	NT	+		
Синявець Вікрама <i>Pseudophilotes vicrama</i> (Moore, 1865)	NT	+		
Бражник Прозерпіна <i>Proserpinus proserpina</i> Pallas, 1772	VU	+		+
Мнемозина <i>Parnassius mnemosyne</i> Linnaeus, 1758	NT	+		+
Красик веселий <i>Zygaena laeta</i> (Hübner, 1790)		+		
Джмелевидка скабіозова <i>Hemaris tityus</i> (Linnaeus, 1758)		+		
Поліксена <i>Zerynthia polyxena</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)		+		+
Синявець піренейський <i>Agriades pyrenaicus</i> (Boisduval, 1840)		+		
Хвостюшок Рімнус <i>Neolycaena rhymnus</i> (Eversmann, 1832)		+		

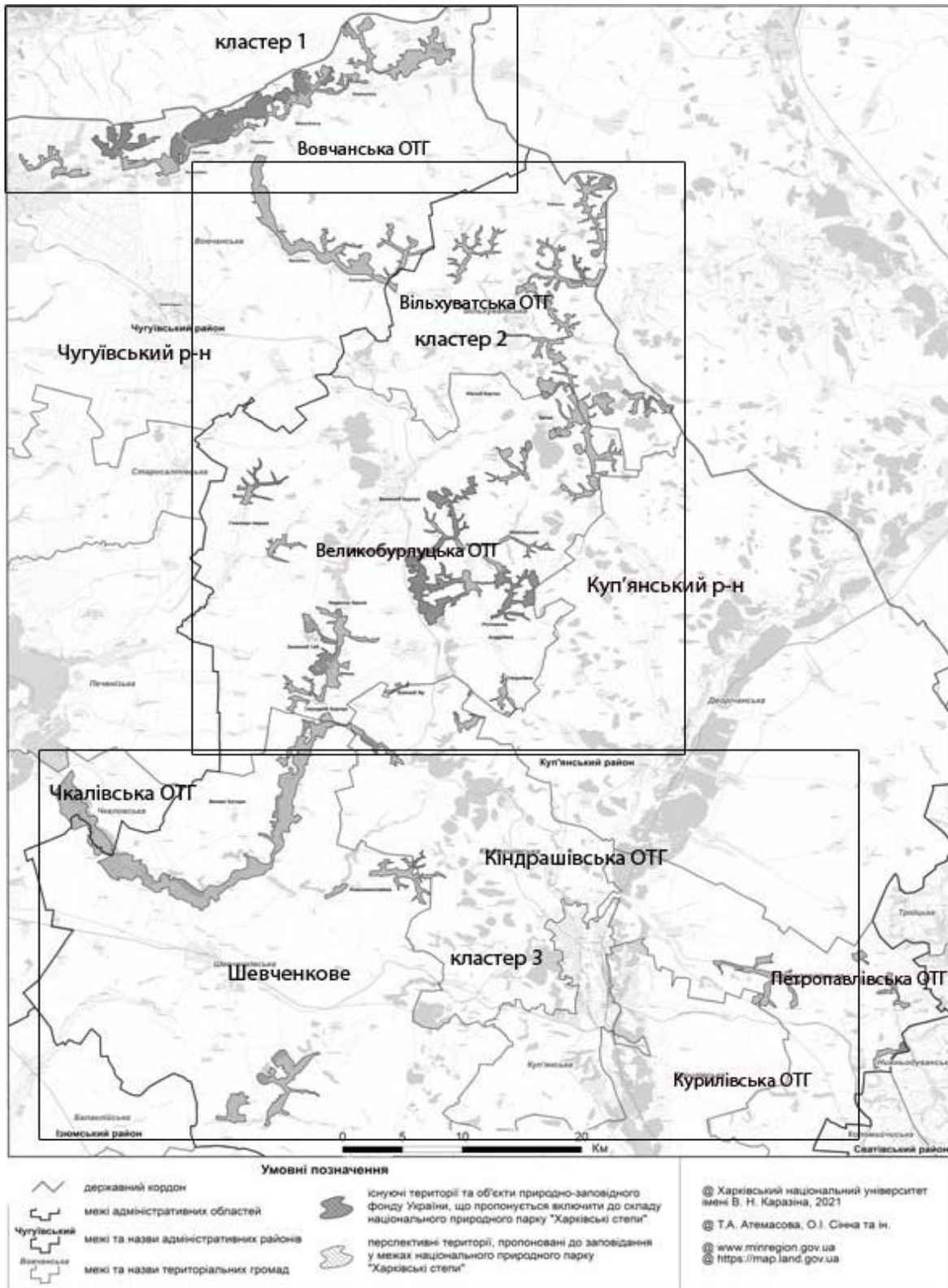
Назва виду	Охоронний статус			
	Види, які занесені Європейського Червоного списку та переліку МСОП	Види, занесені до Червоної книги України	Види, занесені до Червоного списку Харківської області	Види, які занесені до Додатків 2 та 3 Бернської конвенції
Люцина <i>Hamearis lucina</i> (Linnaeus, 1758)		+		
Совка розкішна <i>Staurophora celsia</i> Linnaeus, 1758		+		
Головчак кома <i>Hesperia comma</i> (Linnaeus, 1758)			+	
Головчак Прото <i>Muschampia proto</i> Ochsenheimer, 1808			+	
Жовтюх Хризотема <i>Colias chrysotheme</i> Esper, 1781			+	
Совка чубаткова <i>Calyptra thalictri</i> (Borkhausen, 1790)			+	
Совка Каппа <i>Hecatera cappa</i> (Hübner, 1809)			+	
Ведмедиця плямиста <i>Chelis maculosa</i> (Gerning, 1780)			+	
Дозорець-імператор <i>Anax imperator</i> Leach, 1815		+		
Тонкочеревець перев'язаний <i>Sympetrum pedemontanum</i> Allioni, 1766		+		
Дозорець малий <i>Anax parthenope</i> (Sélys, 1839)			+	
Рогач звичайний <i>Lucanus cervus</i> (Linnaeus, 1758)		+		+
Вусач земляний хрестоносець <i>Dorcadion equestre</i> (Laxmann, 1770)		+		
Турун сибірський <i>Carabus sibiricus haeres</i> Fischer von Waldheim, 1823			+	
Вертячка сутінкова <i>Orectochilus villosus</i> (Müller, 1776)			+	
Карапузик великий <i>Pachylister inaequalis</i> (Olivier, 1789)			+	
Златка коренева мідна <i>Sphenoptera cuprina</i> Motschulsky, 1860			+	
Світляк звичайний <i>Lampyris noctiluca</i> (Linnaeus, 1767)			+	
Шкіроїд сажисто-чорний <i>Dermestes fuliginosus</i> Rossi, 1792			+	
Коренеїд елегантний <i>Dorcadion elegans</i> Kraatz, 1873			+	
Птохус порося <i>Ptochus porcellus</i> Boheman, 1834			+	
Афелохірус літній <i>Aphelocheirus aestivates</i> (Fabricius, 1794)				+
Дисцелія зональна <i>Discoelius zonalis</i> (Panzer, 1801)		+		
Мелітурга булавовуса <i>Meliturga clavicomis</i> (Latreille, 1806)		+		
Сколія-гігант <i>Megascolia maculata</i> (Drury, 1773)		+		
Бджола-тесляр звичайна <i>Xylocopa valga</i> Gerstaecker, 1872		+		
Джміль моховий <i>Bombus muscorum</i> (Linnaeus, 1758)		+		

Назва виду	Охоронний статус			
	Види, які занесені Європейського Червоного списку та переліку МСОП	Види, занесені до Червоної книги України	Види, занесені до Червоного списку Харківської області	Види, які занесені до Додатків 2 та 3 Бернської конвенції
Джміль глинистий <i>Bombus argillaceus</i> (Scopoli, 1763)		+		
Джміль оперезаний <i>Bombus zonatus</i> Smith, 1854		+		
Амобатоїдес черевний <i>Ammobatoides abdominalis</i> (Eversmann, 1852)				+
Клітелярія чепрачна <i>Clitellaria ephippium</i> (Fabricius, 1775)				+
Жаба їстівна <i>Pelophylax esculentus</i> (Linnaeus, 1758)			+	+
Ропуха зелена <i>Bufo viridis</i> (Laurenti, 1768)				+
Тритон звичайний <i>Lissotriton vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)				+
Черепаха болотяна <i>Emys orbicularis</i> Linnaeus, 1758	NT		+	+
Гадюка степова <i>Vipera renardi</i> (Christoph, 1861)	VU	+		+
Мідянка <i>Coronella austriaca</i> Laurenti, 1768		+		+
Вуж звичайний <i>Natrix natrix</i> (Linnaeus, 1758) Stejneger, 1907				+
Ящірка прудка <i>Lacerta agilis</i> Linnaeus, 1758				+
Веретільниця ламка <i>Anguis fragilis</i> Linnaeus, 1758				+
Огар* <i>Tadorna ferruginea</i> (Pallas, 1764)	VU	+		+
Куріпка сіра <i>Perdix perdix</i> (Linnaeus, 1758)				+
Перепілка* <i>Coturnix coturnix</i> (Linnaeus, 1758)				+
Чепура велика* <i>Ardea alba</i> (Cramp and Simmons, 1977)			+	+
Чапля сіра* <i>Ardea cinerea</i> Linnaeus, 1758				+
Чапля руда* <i>Ardea purpurea</i> (Linnaeus, 1766)			+	+
Лелека білий* <i>Ciconia ciconia</i> (Linnaeus, 1758)				+
Припутень <i>Columba palumbus</i> Linnaeus, 1758				+
Горлиця звичайна <i>Streptopelia turtur</i> (Linnaeus, 1758)				+
Шуліка чорний* <i>Milvus migrans</i> (Boddaert, 1783)	VU	+		+
Орел-карлик* <i>Hieraetus pennatus</i> (Gmelin, 1788)		+		+
Канюк степовий* <i>Buteo rufinus</i> (Cretzschmar, 1827)	VU	+		+
Лунь польовий* <i>Circus cinereus</i> Vieillot, 1816		+		+
Лучний лунь * <i>Circus pygargus</i> (Linnaeus, 1758)		+		+
Яструб малий* <i>Accipiter nisus</i> (Linnaeus, 1758)				+
Яструб великий* <i>Accipiter gentilis</i> Linnaeus, 1758				+
Зимняк* <i>Buteo lagopus</i> (Pontoppidan, 1763)				+
Канюк звичайний* <i>Buteo buteo</i> Linnaeus, 1758				+
Лунь очеретяний* <i>Circus aeruginosus</i> (Linnaeus, 1758)				+
Осоїд* <i>Pernis apivorus</i> (Linnaeus, 1758)			+	+
Боривітер звичайний* <i>Falco tinnunculus</i>			+	+

Назва виду	Охоронний статус			
	Види, які занесені Європейського Червоного списку та переліку МСОП	Види, занесені до Червоної книги України	Види, занесені до Червоного списку Харківської області	Види, які занесені до Додатків 2 та 3 Бернської конвенції
Linnaeus, 1758				
Сірий журавель* <i>Grus grus</i> Linnaeus, 1758		+		+
Деркач <i>Crex crex</i> (Linnaeus, 1758)	NT			+
Пугач <i>Bubo bubo</i> (Linnaeus, 1758)		+		+
Сова вухата <i>Asio otus</i> Linnaeus, 1758				+
Сич хатній <i>Athene noctua</i> (Scopoli, 1769)				+
Совка <i>Otus scops</i> Linnaeus, 1758			+	+
Сиворакша* <i>Coracias garrulous</i> Linnaeus, 1758	NT	+	+	+
Бджолоїдка* <i>Merops apiaster</i> (Linnaeus, 1758)				+
Одуд <i>Upupa epops</i> (Linnaeus, 1758)				+
Дятел звичайний <i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus, 1758)				+
Дятел малий <i>Dryobates minor</i> (Linnaeus, 1758)				+
Сорокопуд сірий* <i>Lanius excubitor</i> Linnaeus, 1758		+		+
Терновий сорокопуд <i>Lanius collurio</i> Linnaeus, 1758				+
Берегова ластівка <i>Riparia riparia</i> (Linnaeus, 1758)				+
Волове очко <i>Troglodytes troglodytes</i> (Linnaeus, 1758)				+
Щеврик лісовий <i>Anthus trivialis</i> (Linnaeus, 1758)				+
Щеврик польовий <i>Anthus campestris</i> (Linnaeus, 1758)				+
Плиска жовта <i>Motacilla flava</i> Linnaeus, 1758				+
Жовтоголова плиска <i>Motacilla citreola</i> Pallas, 1776				+
Польовий жайворонок <i>Alauda arvensis</i> Linnaeus, 1758				+
Вивільга <i>Oriolus oriolus</i> Linnaeus, 1758				+
Крук <i>Corvus corax</i> Linnaeus, 1758				+
Вільшанка* <i>Erithacus rubecula</i> (Linnaeus, 1758)				+
Соловейко східний* <i>Luscinia luscinia</i> (Linnaeus, 1758)				+
Трав'янка лучна* <i>Saxicola rubetra</i> (Linnaeus, 1758)				+
Трав'янка чорноголова* <i>Saxicola torquata</i> (Linnaeus, 1766)				+
Кам'янка звичайна* <i>Oenanthe oenanthe</i> (Linnaeus, 1758)				+
Дрізд чорний* <i>Turdus merula</i> Linnaeus, 1758				+
Дрізд співочий* <i>Turdus philomelos</i> (Brehm, 1831)				+
Вівчарик-ковалик <i>Phylloscopus collybita</i> (Vieillot, 1817)				+
Вівчарик жовтобровий <i>Phylloscopus sibilatrix</i> (Bechstein, 1793)				+
Кропив'янка чорноголова <i>Sylvia atricapilla</i> Linnaeus, 1758				+
Кропив'янка сіра <i>Sylvia communis</i> (Latham, 1787)				+

Назва виду	Охоронний статус			
	Види, які занесені Європейського Червоного списку та переліку МСОП	Види, занесені до Червоної книги України	Види, занесені до Червоного списку Харківської області	Види, які занесені до Додатків 2 та 3 Бернської конвенції
Синиця велика <i>Parus major</i> Linnaeus, 1758				+
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i> (Linnaeus, 1758)				+
Костогриз <i>Coccothraustes coccothraustes</i> (Linnaeus, 1758)				+
Зеленяк <i>Chloris chloris</i> (Linnaeus, 1758)				+
Коноплянка <i>Acanthis cannabina</i> (Linnaeus, 1758)				+
Щиглик <i>Carduelis carduelis</i> (Linnaeus, 1758)				+
Вівсянка звичайна <i>Emberiza citrinella</i> Linnaeus, 1758				+
Просянка <i>Emberiza calandra</i> Linnaeus, 1758			+	+
Вівсянка садова <i>Emberiza hortulana</i> Linnaeus, 1758				+
Польовий горобець <i>Passer montanus</i> (Linnaeus, 1758)				+
Бурозубка мала <i>Sorex minutus</i> Linnaeus, 1766			+	+
Їжак звичайний <i>Erinaceus europaeus</i> Linnaeus, 1758				+
Бурозубка звичайна <i>Sorex araneus</i> Linnaeus, 1758				+
Білозубка мала <i>Crocidura suaveolens</i> (Pallas, 1811)				+
Видра річкова <i>Lutra lutra</i> (Linnaeus, 1758)	NT	+		+
Перегузня звичайна <i>Vormela peregusna</i> (Güldenstädt, 1770)	VU	+		+
Горностай <i>Mustela erminea</i> Linnaeus, 1758		+		+
Тхір лісовий <i>Mustela putorius</i> Linnaeus, 1758		+		+
Тхір степовий <i>Mustela eversmanni</i> (Lesson, 1827)		+		+
Ласка <i>Mustela nivalis</i> Linnaeus, 1766			+	+
Куниця лісова <i>Martes martes</i> (Linnaeus, 1758)			+	+
Борсук <i>Meles meles</i> (Linnaeus, 1758)			+	+
Куниця кам'яна <i>Martes foina</i> (Erxleben, 1777)			+	+
Вечірниця руда <i>Nyctalus noctula</i> (Schreber, 1774)		+		+
Нічниця водяна <i>Myotis daubentonii</i> (Kuhl, 1817)		+		+
Бабак степовий <i>Marmota bobak</i> (Müller, 1776)		+		
Ховрах крапчастий <i>Spermophilus suslicus</i> (Guldenstaedt, 1770)		+		+
Хом'ячок сірий <i>Cricetulus migratorius</i> (Pallas, 1773)		+		
Строкатка степова <i>Lagurus lagurus</i> (Pallas, 1773)		+		
Тушкан великий <i>Alactaga jaculus</i> (Pallas, 1788)	NT	+	+	
Соня лісова <i>Dryomys nitedula</i> (Pallas, 1778)				+
Лось європейський <i>Alces alces</i> (Linnaeus, 1758)		+		+
Сарна європейська <i>Capreolus capreolus</i> (Linnaeus, 1758)				+

Рис. 1. Національний природний парк «Харківські степи» (проект)
 Figure 1. National Natural Park "Kharkiv Steppes" (project)



••• ФІЗИОЛОГІЯ РОСЛИН ••• PLANT PHYSIOLOGY •••

DOI: 10.26565/2075-5457-2023-40-4
УДК 577.175.1:581.543:633.111.1

Фітогормональний баланс в листках ізогенних за генами *VRN* ліній пшениці м'якої О.О. Авксентьева

В роботі представлені результати дослідження фітогормонального балансу зрілих сформованих листків ліній пшениці м'якої *Triticum aestivum* L. озимого сорту Ольвія у період переходу від вегетативної фази розвитку до генеративної. Як рослинний матеріал використовували майже ізогенні за генами потреби в яровизації *VRN* лінії (NILs), створені в генфоні сорту Ольвія, та рослини яровизованого і неяровизованого цього озимого сорту. Експерименти проводили за умов вегетаційного досліду в факторостатній камері кафедри фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів ХНУ імені В.Н. Каразіна. Протягом експерименту вели фенологічні спостереження, аналізували темпи розвитку дослідних рослин. Фітогормональний аналіз проводили у фіксованому рослинному матеріалі шляхом розподілу суміші фітогормонів методом тонкошарової хроматографії, ідентифікацію здійснювали за свідками-стандартами, опромінюючи хроматограми ультрафіолетом УФ (254 нм), вміст визначали методами біотестування. Аналізували вміст основних класів класичних рістстимулюючих фітогормонів – ауксинів (ІОК), цитокинінів (ЦК), гіберелінів (ГК) та рістінгібуючого гормону – абсцизової кислоти (АБК), також розраховували показники фігормонального балансу як співвідношення рістстимулюючих гормонів до рістінгібуючих. Результати експериментів показали, що вміст основних класів фітогормонів в зрілих сформованих листках дослідних рослин представлений ауксинами в межах 64,9-70,7 мкг/г, цитокинінами – 26,6-30,5 мкг/г, гіберелінами – 179,47-228,68 мкг/г та абсцизинами – 54,06-89,76 мкг/г сухої маси. Показано, що серед досліджених класів фітогормонів в листках мінімальним є вміст цитокинінів, максимально представлені фітогормони терпеноїдної природи – гібереліни та абсцизини. Встановлено, що фітогормональний баланс – співвідношення рістстимулюючих фітогормонів до рістінгібуючих відображає темпи розвитку дослідних рослин. Рослини, що розвиваються швидкими темпами (ізогенні лінії *VRN 1* та *VRN 3* і рослини яровизованого сорту), характеризувались максимальними показниками фітогормонального балансу (особливо ГК/АБК), рослини з повільними темпами розвитку (ізолінія *VRN 2* та рослини неяровизованого сорту Ольвія) – мінімальними. Оскільки рослинний організм представляє собою єдину систему взаємопов'язаних органів та функцій, припускаємо, що даний показник – фітогормональний баланс – в листках рослин можна використовувати в якості маркера онтогенетичного стану цілісного рослинного організму. Виявлені зміни фітогормонального статусу зрілих сформованих листків та темпи розвитку дослідних рослин мають однакові закономірності на різних моделях, що використовувались в наших дослідженнях – моделі ізогенних ліній і моделі яровизованих та неяровизованих рослин озимого сорту. Цей факт дає можливість припустити, що зміни фітогормонального балансу зрілих листків, які відображають онтогенетичний стан цілісного рослинного організму, обумовлені генотиповим та фенотиповим (епігенетичним) впливом.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., гени *VRN*, яровизація, фітогормональний баланс, ІОК, ЦК, ГК, АБК, темпи розвитку.

Цитування: Авксентьева О.О. Фітогормональний баланс в листках ізогенних за генами *VRN* ліній пшениці м'якої. Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2023, 40, 49–58. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-40-4>

Про автора:

О.О. Авксентьева – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, майдан Свободи 4, Харків, Україна, 61022, avksentyeva@karazin.ua, <http://orcid.org/0000-0002-3274-3410>

Подано до редакції: 26.07.2022 / Прорецензовано: 05.10.2022 / Прийнято до друку: 24.05.2023

Вступ

Пшениця м'яка (*Triticum aestivum* L.) є поширеною зерновою культурою, яка вирощується в усьому світі за дуже різноманітних екологічних умов, до яких вона адаптована завдяки складному геному та природному різноманіттю. Регуляція переходу від вегетативної фази розвитку до генеративної, тобто перехід до колосіння, є провідною агрономічною ознакою, яка впливає на адаптивність різних сортів пшениці м'якої (Shi et al., 2019). Відомо, що тривалість періоду сході-

колосіння (ПСК), яка визначає час цвітіння та в свою чергу впливає на урожайність сортів пшениці, детермінується низкою екзогенних та ендогенних факторів. Серед найважливіших екологічних факторів, які впливають на перехід рослин до колосіння, є яровизація, фотоперіод, екзогенні фітогормони (дія гіберелінів), стресові фактори (Chen et al., 2018). Серед ендогенних факторів – ознака скоростиглості *per se* (*Eps*) та ендогенні фітогормони – фітогормональний баланс. Потреба в яровизації (верналізації) контролюється у *Triticum aestivum* L. системою генів *VRN*, яка визначає тип розвитку рослин – озимий (всі гени представлені рецесивними алелями) або ярий (хоча б один з генів *VRN* у генотипі є домінантним (Yan et al., 2004; Nadolska-Orczyk et al., 2017; Li et al., 2018).

Фітогормональна система рослинного організму, де фітогормони виступають як первинні месенджери, є провідною в регуляції процесів росту та розвитку рослин. Відповідно до сучасної концепції фітогормонології, регуляторну функцію в рослинному організмі здійснює не окремий фітогормон, а саме фітогормональний баланс – співвідношення основних фітогормонів в певний онтогенетичний період розвитку рослинного організму (Gaspar et al., 2003). Регуляція переходу рослин пшениці м'якої до колосіння може здійснюватися різноманітними шляхами (регуляторними сітками), де обов'язковою складовою є фітогормональний контроль (Nadolska-Orczyk et al., 2017). Відомо, що екзогенні гібереліни (ГК) можуть стимулювати цей процес у сортів пшениці з різною потребою в яровизації та фотоперіоді (Pearce et al., 2013; Skalicky et al., 2020). Останніми роками з'являються роботи, де встановлено, що ендогенні фітогормони ізопреноїдної природи – гібереліни, абсцизова кислота, брасиностероїди, які мають спільні метаболічні шляхи, також відіграють важливу роль в регуляції тривалості переходу до цвітіння (Gawagecka, Ahn, 2021). Показано, що синтез, накопичення цукрів і цукровий сигналінг та інші метаболіти також можуть впливати на цей процес (Gawagecka, Ahn, 2021). Листя – головний асиміляційний орган рослинного організму (Wu et al., 2021), де саме відбуваються процес біосинтезу цукрів та їх транспорт до атрагуючих центрів рослини, якими за переходу до колосіння у пшениці є колосся, що формуються. Ми припустили, що фітогормональний баланс в зрілому, сформованому листку може певною мірою відобразити онтогенетичний стан цілісного рослинного організму.

Отже метою даної роботи було провести дослідження фітогормонального балансу в листках ізогенних ліній пшениці, що різняться за станом генів контролю потреби в яровизації, і яровизованих та неяровизованих рослин озимого сорту пшениці в залежності від темпів розвитку дослідних рослин для виявлення маркерів онтогенетичного стану.

Матеріали та методи

Як рослинний матеріал в роботі використовували лінії пшениці м'якої сорту Ольвія, що різняться за типом розвитку. Експерименти проводили з 4-ма генотипами: моногеннодомінантними за генами *VRN* (потреби в яровизації) лініями, створеними у генфоні сорту Ольвія з ярим типом розвитку та озимим сортом Ольвія. Досліди проводили в умовах вегетаційного експерименту у факторостатній камері кафедри фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Попередньо простерилізоване насіння озимого сорту Ольвія яровизували в чашках Петрі у холодильній камері за температури $+4\pm 1^\circ\text{C}$ протягом 45 діб. Потім одночасно яровизоване та неяровизоване насіння озимого сорту Ольвія та ізогенних ліній (NILs) за генами *VRN* висівали у вегетаційні посудини об'ємом 2 л та культивували у ґрунтовій культурі. Умови культивування – ґрунт чорнозем з додаванням комплексного мінерального добрива (тричі протягом експерименту), освітленість 15–20 клк, температура $22\pm 2/18\pm 2^\circ\text{C}$ (день/ніч), фотоперіод 16/8 годин (день/ніч) та вологість повітря 70%.

Протягом експерименту проводили фенологічні спостереження, відзначаючи наступні фенофази розвитку пшениці – фаза кушіння, виходу у трубку та колосіння. Фазу вважали такою, що наступила, якщо більш 50% рослин перешли до цієї фенофази. У фенофазу трубкування проводили фіксацію другого зверху повністю сформованого листка для подальшого визначення вмісту основних класів фітогормонів.

Фітогормони екстрагували з фіксованого рослинного матеріалу 80% етанолом, потім проводили концентрування до водного залишку, очищення виморожуванням та центрифугуванням. Аліквоту водного залишку екстрагували для виявлення вільних форм ІОК, АБК, гіберелінів етилацетатом (рН 3), для виявлення цитокінінів – *n*-бутанолом (рН 8). Потім знову проводили концентрування шляхом випаровування до сухого залишку, осад розчиняли в етанолі та проводили хроматографічний розподіл суміші гормонів методом тонкошарової хроматографії, використовуючи

силікагелеві пластинки (Silicagel 60 UV254) із алюмінієвою підложкою фірми «Merck Chemicals» (Німеччина) (Shcherbatiuk et al., 2020). Фітогормони на хроматограмах ідентифікували за свідками-стандартами при УФ світлі $\lambda=254$ нм. Ідентифіковані ФГ елюювали 80% етанолом та проводили визначення вмісту методами біотестування: ауксини – індолілоцтова кислота (ІОК) – за приростом колеоптелів пшениці, цитокініни (ЦК) – за визначенням вмісту амарантину у сім'ядолях щиріці (*Amarantus caudatus* L.), гібереліни (ГК) – методом «половинок» насіння карликового сорту гороху, абсцизову кислоту (АБК) – за інгібуванням проростання насіння гірчиці (Avksentieva et al., 2018). Вміст фітогормонів розраховували за рістконцентраційними кривими, які були побудовані з використанням стандартів: ІОК (Синбіас, Китай-Україна), зеатин транс-ізомер (Duchefa Biochemie, Нідерланди), гіберелова кислота GA₃ (Sigma-Aldrich, США) та АБК (Sigma-Aldrich, США).

Проведено три біологічні серії експериментів з трикратною аналітичною повторністю. Отримані результати проаналізовані статистично методом однофакторного дисперсійного аналізу (Atramentova, Utevskaaya, 2008) за використання Excel 2010. В таблицях наведені середні значення та їх стандартні похибки.

Результати

Дослідження тривалості фенологічних фаз розвитку на моделі ізогенних ліній пшениці сорту Ольвія відображає роль окремих генів системи *VRN* в регуляції процесу переходу до колосіння у пшениці м'якої. За результатами наших спостережень культивування рослин в модельних умовах факторостатної камери (табл. 1) встановлено, що досліджувані лінії різняться за швидкістю проходження фенофаз та переходом від вегетативного етапу розвитку до генеративного.

Таблиця 1. Тривалість фенофаз в онтогенезі ізоліній пшениці сорту Ольвія, що різняться за типом розвитку (діб від сходів)

Table 1. The duration of phenological development stages in the ontogeny of wheat isolines Olvia variety, which differ by type of development (days from germination)

Лінія	Генотип	Тип розвитку	Тривалість фенофаз, діб від сходів		
			кущіння	трубкування	колосіння
VRN 1	<i>VRN A1aB1bD1b</i>	ярий	21±2	66±3	85±3
VRN 2	<i>VRN A1bB1aD1b</i>	ярий	21±2	88±4	95±2
VRN 3	<i>VRN A1bB1bD1a</i>	ярий	21±2	75±3	90±4
сорт яр.	<i>vrn a1bb1bd1b</i>	озимий (яровизований)	18±1	105±4	112±5
сорт н/яр.	<i>vrn a1bb1bd1b</i>	озимий (неяровизований)	20±1	-	-
<i>HCP_{0.5}</i>			2	5	7

Перехід до фенофази кущіння відбувається одночасно у всіх досліджуваних ізоліній та неістотно швидше у рослин сорту, як яровизованих, так і неяровизованих, генотип яких представлений генами *vrn* тільки у рецесивному стані. Перехід до стадії трубкування, який вже відображає перехід до генеративного етапу розвитку рослин м'якої пшениці, виявляє істотну різницю у термінах між досліджуваними ізолініями. Найшвидше трубкування настає у рослин ізолінії *VRN 1* – на 66 добу культивування, потім – у ізолінії *VRN 3* на 75 добу, повільніше – у ізолінії *VRN 2* на 88 добу і найдовше цей перехід відбувається у рослин сорту, насіння яких пройшло штучну яровизацію – на 105 добу. Проростки озимого сорту Ольвія, що не яровизували, протягом експерименту перебувають у стадії кущіння і взагалі не переходять до генеративного розвитку, тобто не проходять фенофази трубкування та колосіння. Терміни проходження фенофази колосіння також різняться у рослин NILs та сорту. За швидкістю переходу до цієї фенофази досліджувані лінії розподіляються таким же чином, як і до фенофази трубкування *VRN1* < *VRN3* < *VRN 2* < сорт яровизований. Перехід до стадії колосіння настає на 85–112 добу. Мінімально швидкі темпи у ізолінії *VRN 1* – 85 діб, максимально довгі у рослин яровизованого озимого сорту – 112 діб. Отже серед досліджуваних ліній можна виділити групи ізоліній, що розвиваються швидкими темпами, – лінії *VRN 1* та *VRN 3* та лінії, що розвиваються повільними темпами, – лінія *VRN 2* та рослини яровизованого озимого сорту Ольвія.

Результати дослідження вмісту головного рістстимулюючого фітогормону – індолілоцтової кислоти (ІОК) в сформованих зрілих листках рослин показали відмінності між досліджуваними ізолініями та рослинами яровизованого та неяровизованого сорту Ольвія (рис. 1А).

Вміст ІОК в листках коливався в межах 64,9–70,7 мкг/г сухої маси. Максимальна концентрація фітогормону виявлена в листках ізолінії *VRN 1*, яка за темпами розвитку випереджає всі інші дослідні лінії та максимально швидко переходить до генеративного етапу розвитку. Мінімальний вміст – 64,9 мкг/г у ізолінії *VRN 2*, яка характеризується повільними темпами розвитку. Рослини озимого сорту яровизовані та неяровизовані також відрізняються за вмістом ІОК в листках – у неяровизованих рослин вміст ауксинів нижчий, ніж у яровизованих. Отже, виявлена тенденція в розподілі між досліджуваними лініями за концентрацією ІОК – ізолінії з повільними темпами розвитку та неяровизовані рослини озимого сорту містять в сформованих листках менше ІОК, ніж ізолінії з швидкими темпами росту та яровизовані рослини озимого сорту Ольвія.

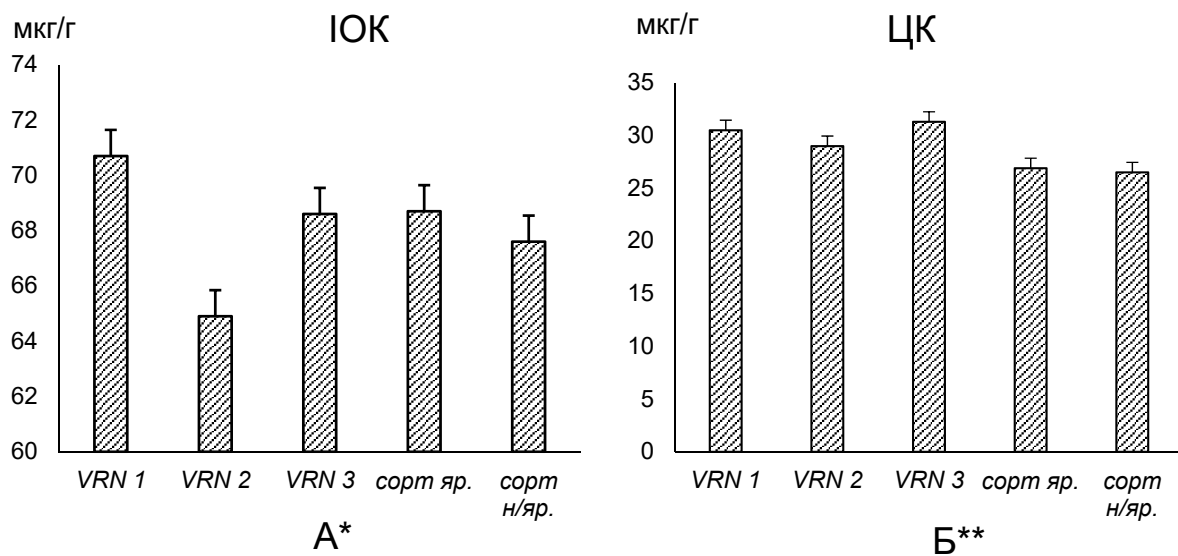


Рис. 1. Вміст ауксинів ІОК (А*) та цитокинінів ЦК (Б) в листках майже ізогенних ліній (NILs) за генами *VRN* пшениці сорту Ольвія, мкг/г сухої маси (примітки: * $HCP_{0,5} 3,04$; ** $HCP_{0,5} 1,07$)**
Fig. 1. The content of auxins IAA (A*) and cytokinins CK (B) in the leaves in NILs of *VRN* genes of Olvia wheat variety, $\mu\text{g/g}$ of dry weight (notes: * $LSD_{0.5} 3.04$; ** $LSD_{0.5} 1, 07$)**

Результати аналізу вмісту цитокинінів – фітогормонів, які стимулюють процеси росту та особливо проліферації в рослинному організмі, показали, що в зрілих сформованих листках рослин пшениці м'якої концентрація гормонів цього класу найнижча в порівнянні з іншими досліджуваними класами фітогормонів – ауксинами, гіберелінами та абсцизінами (рис. 1Б). Фітогормони всіх класів присутні у всіх органах, тканинах та клітинах рослинного організму, але в різному співвідношенні в різні періоди онтогенезу. Основним місцем біосинтезу ЦК в рослинному організмі, як відомо, є корені, можливо, цим пояснюється менша концентрація цих фітогормонів в листках м'якої пшениці. Вміст ЦК в сформованих листках досліджуваних ліній сорту Ольвія в період переходу від вегетативної стадії розвитку до генеративної в наших дослідках становить 26,5–31,3 мкг/г сухої маси. Максимальний вміст виявлений у NILs – 29,5–31,3 мкг/г, менший – у рослин яровизованого та неяровизованого сорту Ольвія – 26,5–26,9 мкг/г. Серед ізоліній спостерігаємо таку закономірність – максимальний вміст ЦК в листках ізоліній з більш швидкими темпами розвитку *VRN 1* та *VRN 3*, мінімальний – у ізолінії з повільними темпами *VRN 2*. Таку ж тенденцію було встановлено і щодо вмісту іншого класу рістстимулюючих фітогормонів – ауксинів.

Аналіз вмісту гіберелінів виявив максимальний їх вміст в листках експериментальних рослин в порівнянні з іншими досліджуваними класами фітогормонів (рис. 2А). Вміст гіберелінів на порядок перевищує вміст всіх інших класів фітогормонів – ауксинів, ЦК, АБК. Головним місцем біосинтезу гормонів цього класу є саме листя, можливо, цим пояснюється така висока концентрація цих

фітогормонів саме в головних фотосинтезуючих органах рослин. Концентрація ГК в листках досліджуваних ліній варіює в межах 179,47–228,69 мкг/г сухої маси. Розподіл за вмістом цих фітогормонів серед ізоляцій залежить від темпів розвитку цих рослин та швидкості їхнього переходу від вегетативного до генеративного етапу розвитку.

Результати дослідження вмісту рістінгібуючого фітогормону – АБК в листках ізогенних за генами *VRN* ліній пшениці показали протилежну картину по відношенню до вмісту основних рістстимулюючих фітогормонів (рис. 2Б). Максимальний вміст АБК – 89,76 мкг/г сухої маси виявлений в листках рослин неярковизованого сорту Ольвія, які протягом експерименту перебувають у вегетативній фазі розвитку (фенофазі кушіння) та не переходять до генеративного етапу. В листках рослин ярковизованого сорту Ольвія вміст АБК значно менший і становить 73,27 мкг/г сухої маси.

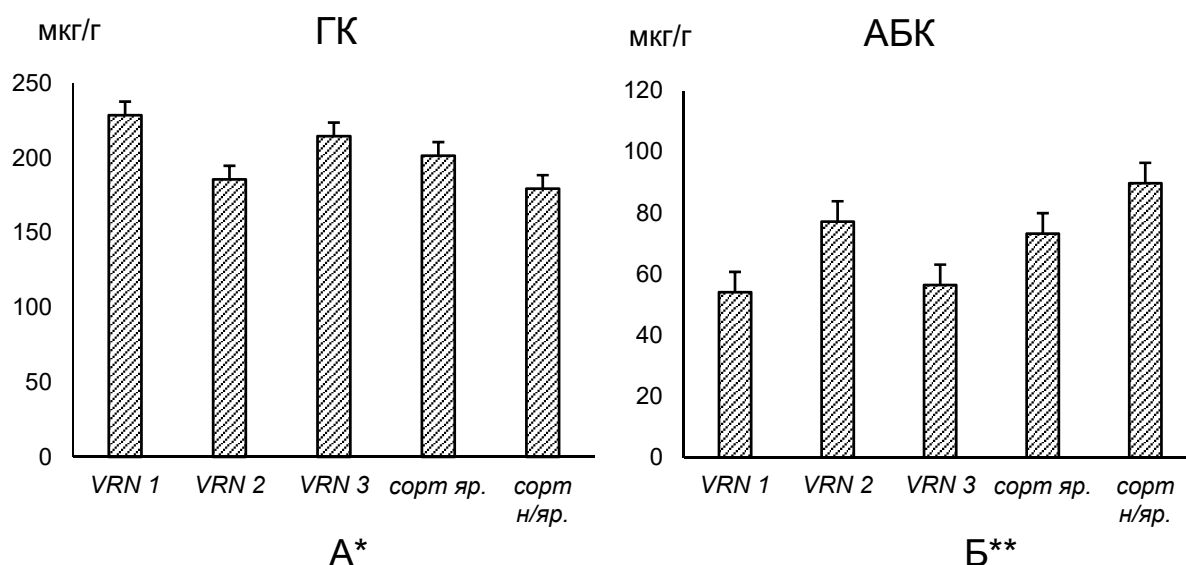


Рис. 2. Вміст гіберелінів ГК (A*) та абсцизінів АБК (B) в листках NILs за генами *VRN* пшениці сорту Ольвія, мкг/г сухої маси (примітки: * $HCP_{0.5} 12,17$; ** $HCP_{0.5} 7,23$)**

Fig. 2. The content of gibberellins GA (A*) and abscisins ABA (B) in the leaves in NILs of *VRN* genes of wheat variety Olvia, µg/g of dry weight (notes: * $LSD_{0.5} 12,17$; ** $LSD_{0.5} 7,23$)**

Серед ізоляцій NILs максимальний вміст 77,18 мкг/г виявлено в листках ізоляції *VRN 2* з повільними темпами розвитку. Ізоляції, що характеризуються швидкими темпами розвитку, *VRN 1* та *VRN 3* мають мінімальний вміст АБК 54,06 мкг/г та 56,44 мкг/г відповідно та між собою за концентрацією фітогормону майже не різняться.

Отже, і серед рослин сорту Ольвія ярковизованого та неярковизованого та серед ізоляцій NILs за генами контролю потреби в ярковизації спостерігається подібна закономірність: рослини з повільними темпами розвитку мають більшу концентрацію фітогормону АБК, ніж рослини, що швидше переходять до генеративного етапу розвитку.

Обговорення

Індол-3-оцтова кислота (ІОК) – основний ауксин вищих рослин, який максимально впливає на ріст та розвиток рослин. Динамічний диференційований розподіл гормону ауксину в тканинах рослин контролює різноманітність процесів розвитку, які адаптують процеси росту та морфогенезу рослин до умов навколишнього середовища (Vanneste, Friml, 2009). Різні екологічні та ендогенні сигнали можуть бути інтегровані в зміни у розподілі ауксину завдяки їх впливу на локальний біосинтез та /або міжклітинний і міжорганний транспорт фітогормону ауксину по рослинному організму. У біології рослин досить тривалий час панувала догма про те, що полярна транспортна система ауксину необхідна і достатня для генерації максимуму і мінімуму ауксину, які необхідні майже для всіх аспектів росту і розвитку рослин (Zhao, 2010). Однак останні кілька років стало зрозуміло, що

локальний біосинтез ауксину також може підтримувати регуляцію процесів росту рослин у відповідь на сигнали навколишнього середовища, включаючи світло, температуру, патогени та інші (Zhao, 2018). Отже певний вміст ауксинів в листках досліджуваних рослин може бути результатом локального біосинтезу гормону саме в цих фотосинтезуючих органах або обумовлений полярним, як правило, далеким ксилемним транспортом, що в свою чергу пов'язаний із системою донорно-акцепторних взаємовідносин рослинного організму.

Аналіз вмісту ІОК в листках ізогенних ліній і рослин сорту Ольвія та темпів розвитку досліджуваних рослин виявив взаємозв'язок цих показників. Ізолінії, що розвиваються швидкими темпами, та яровизовані рослини сорту мають підвищений вміст головного рістстимулюючого фітогормону – ауксину по відношенню до ізолінії з повільними темпами розвитку та неяровизованих рослин. Можна припустити, що підвищений вміст фітогормону характеризує не тільки онтогенетичний стан основного фотосинтезуючого органу листка, як функціонально активного, але й може виступати в якості маркеру, що відображає загальний стан розвитку рослинного організму.

Цитокініни є одним із найважливіших компонентів фітогормонального комплексу рослин. Вони беруть участь у регуляції всіх життєвих функцій рослинного організму, зокрема клітинного поділу, утворення меристем, контролі процесів формування, спокою та проростання насіння, регуляції процесів фотосинтезу опосередковано через хлорофілогенез, старіння організму, формуванні антистресових реакцій та ін. (Vedenicheva, Kosakivska, 2020). Цитокініни, за біохімічною природою, є N-6-заміщені похідні аденіну. Метаболічно вміст та активність цитокінінів контролюються за допомогою процесів біосинтезу ізопентенілтрансферазою (IPT), катаболізму цитокінінооксидазою/дегідрогеназою (ЦКО) та інактивації за допомогою глюкозилування цитокінінглукосилтрансферазами (ЦГТ) (Chen et al., 2021). Рослинні гормони цитокініни нерівномірно розподілені всередині клітинних компартментів та у зовнішній частині клітин листка (Jiskrova et al., 2016). Однодольні та дводольні рослини демонструють значні відмінності у складі метаболітів цитокінінів (Vedenicheva, Kosakivska, 2020; Jiskrova et al., 2016).

За нашими результатами, вміст фітогормонів цього класу – цитокінінів у зрілих сформованих листках є мінімальним по відношенню до інших класів досліджуваних фітогормонів. Оскільки в наших дослідженнях ми аналізували вміст фітогормонів цитокінінів за вмістом свідка – транс-ізомеру зеатину – основної фізіологічно активної форми цитокінінів, то вміст інших форм – цис-форм та глюкозидів – зеатин-рибозиду та зеатин-глюкозиду (фізіологічно менш активних або неактивних) в наших дослідках не був врахованим. Цитокініни, як відомо, є головними регуляторами процесів старіння листків за рахунок стимуляції процесів біосинтезу хлорофілу. Їх вміст може значно підвищуватися як фактор запобігання старінню асимілюючих органів рослини. Невисокий вміст гормонів цього класу у всіх досліджуваних рослин може свідчити про стабільну фізіологічну активність зрілих сформованих листків в даний онтогенетичний період, коли проводилися аналізи. В той же час аналіз вмісту фітогормонів у ізолінії з різними темпами розвитку показав аналогічну тенденцію змін за вмістом головного рістстимулюючого фітогормону – ауксину. Ізолінія з повільними темпами розвитку має менший вміст ЦК по відношенню до ізолінії з швидкими темпами розвитку. Вміст ЦК в листках рослин сорту яровизованих та неяровизованих є істотно нижчим, ніж в листках ізогенних ліній, що, можливо, обумовлено саме генотиповими відмінностями.

Гібереліни являють собою важливу групу дитерпенових гормонів рослин, які контролюють різні аспекти росту та розвитку рослин від проростання та формування насіння до цвітіння. Серед відомих класів фітогормонів саме гібереліни (гіберелова кислота) виконують основну роль в процесах індукції флорального морфогенезу рослин, а також регуляції процесу яровизації (верналізації) у дводольних рослин та злаків (Shang et al., 2017). Гібереліни забезпечують один з чотирьох ідентифікованих на сьогоднішній шляхів ініціації цвітіння через активацію синтезу та транспорту флоригену – білок FT – так званий «гібереліновий шлях індукції». Крім того, обробка дводольних рослин та деяких злаків, зокрема пшениці м'якої, екзогенним ГК₃ збільшує кількість рослин, здатних досягти порога індукційно-генеративного розвитку, може замінити потребу в довгому дні та сприяти переходу до цвітіння, тобто генеративного розвитку (Skalicky et al., 2020). В наших дослідженнях встановлено, що в листках рослин пшениці в досліджуваній онтогенетичний період вміст фітогормонів цього класу є максимальним по відношенню до інших рістстимулюючих та рістінгібуючих фітогормонів. Як відомо, зрілі листки рослин є основним органом біосинтезу ГК, що може відбуватися двома шляхами – цитозольним та хлоропластним. Наявність максимального вмісту гормонів цього класу також опосередковано може свідчити про фізіологічно активний стан листків експериментальних рослин в

досліджуваний онтогенетичний період. Клас гіберелінів представлений широким спектром форм, але максимальну активність по відношенню саме до реалізації «гіберелінового шляху ініціації цвітіння» проявляє гіберелова кислота ГК₃, яка також може бути і транспортною формою та пасивно переміщатись по рослині разом з ксилемним та флоемним потоками. Аналіз зіставлення вмісту ГК₃ в листках дослідних рослин пшениці сорту Ольвія та їхніх темпів розвитку знову ж таки демонструє тенденцію, характерну і для інших класів рістстимулюючих фітогормонів – ауксинів та цитокінінів. Дослідні рослини з швидкими темпами розвитку характеризуються максимальними показниками вмісту ГК, по відношенню до рослин, що розвиваються повільніше. Така закономірність проявляється і на моделі ізогенних ліній, тобто рослин, що генотипово різняться між собою за станом окремих локусів генів *VRN*, і на моделі рослин яровизованого та неяровизованого сорту – тобто дослідних рослин з повністю однаковим генотипом, але які різняться між собою за епігенетичного (яровизаційного) впливу.

Абсцизова кислота, на відміну від інших досліджуваних класів фітогормонів, є рістінгібуючим фітогормоном, тобто антагоністом по відношенню до рістрегулюючої дії ІОК, ЦК та ГК. Абсцизова кислота є добре відомим та достатньо дослідженим фітогормоном, який бере участь у контролі процесів росту та розвитку рослин, а також реакції на абіотичний та, за останніми дослідженнями, і біотичний стрес (Finkelstein, 2013). Досить добре вивченими є механізми регуляції АБК стрес-відповіді рослин, зокрема пшениці м'якої, на посуху, екстремальні температури, засолення, дії патогенів тощо (Gietler et al., 2020; Luo et al., 2021). Менша увага дослідників зосереджена на вивченні ролі АБК у регуляції темпів розвитку рослин, більш детально в цьому аспекті досліджено процеси спокою та проростання насіння за фітогормонального впливу АБК (Kosakivska et al., 2019). За біохімічною природою АБК, також як і ГК, є терпеноїдом, та також основним органом біосинтезу АБК в рослинному організмі є листя. За нашими даними вміст АБК в зрілих сформованих листках у дослідних рослин є достатньо високим. Розподіл за вмістом цього фітогормону серед NILs та рослин яровизованого та неяровизованого сорту є протилежним по відношенню до вмісту всіх класів рістстимулюючих фітогормонів. Ізолінія, що проявляє повільні темпи розвитку, характеризується максимальним вмістом АБК, лінії з швидкими темпами – навпаки, мінімальним вмістом. В листках рослин неяровизованого сорту, які протягом експерименту перебувають на вегетативній фазі розвитку, вміст АБК є більшим, ніж в листках яровизованих рослин, які здатні переходити до колосіння, тобто генеративного розвитку.

Вміст окремого класу фітогормону в певному органі рослини в той чи інший онтогенетичний період розвитку не є інформативним з точки зору регуляції процесів розвитку. Вважається, що найважливішим показником є фітогормональний баланс, тобто співвідношення певних класів ФГ (антагоністів чи синергістів) між собою. Саме зміни у фітогормональному статусі відображають регуляторні впливи фітогормонів на реакції-відповіді рослинного організму за дії екзогенних або ендогенних факторів (Patyka et al., 2019; Gaspar et al, 2003).

В наших дослідженнях ми розраховували фітогормональний баланс в листках дослідних рослин як відношення вмісту рістстимулюючих фітогормонів ІОК, ЦК та ГК до вмісту рістінгібуючого гормону АБК (табл. 2).

Таблиця 2. Співвідношення рістстимулюючих та рістінгібуючих фітогормонів в листках NILs за генами *VRN* пшениці сорту Ольвія, що різняться за типом розвитку
Table 2. The ratio of growth-stimulating and growth-inhibiting phytohormones in the leaves in NILs of *VRN* genes of wheat variety Olvia, which differ by type of development

Лінія	Генотип	Тип розвитку	Співвідношення ФГ			
			ІОК/ АБК	ЦК/ АБК	ГК/ АБК	ІОК+ЦК+Г К/ АБК
<i>VRN 1</i>	<i>VRN A1aB1bD1b</i>	ярий	1,30	0,56	4,23	6,19
<i>VRN 2</i>	<i>VRN A1bB1aD1b</i>	ярий	0,84	0,38	2,41	3,62
<i>VRN 3</i>	<i>VRN A1bB1bD1a</i>	ярий	1,23	0,55	3,81	5,57
<i>сорт яр.</i>	<i>Vrn a1bb1bd1b</i>	озимий (яр.)	0,93	0,37	2,75	5,50
<i>сорт н/яр.</i>	<i>Vrn a1bb1bd1b</i>	озимий (неяр.)	0,75	0,30	2,00	3,04
		<i>HCP_{0,5}</i>	0,12	0,07	0,57	1,75

Фітогормональний баланс в листках ізогенних ліній в період переходу дослідних рослин до генеративного розвитку, як при розрахунку окремих фітогормонів, так і при розрахунку суми всіх рістстимулюючих гормонів демонструє однакову тенденцію. В листках ізолінії *VRN 2* з повільними темпами розвитку виявлено мінімальні показники, у лінії зі швидкими темпами розвитку *VRN 1* та *VRN 3* – в середньому для всіх досліджених співвідношень майже в півтори рази більше.

Отже, рослини, що переходять до генеративного розвитку, характеризуються підвищеними показниками відношення вмісту рістстимулюючих фітогормонів до рістінгібуючих в листках, найбільш контрастні відмінності виявлені для співвідношення ГК/АБК – головних фітогормонів зрілого сформованого листа. Така ж тенденція спостерігається на моделі яровизованих та неяровизованих рослин озимого сорту Ольвія (табл. 2).

Показники фітогормонального балансу використовують для характеристики різноманітних процесів розвитку рослинного організму або реакції-відповіді на дію ендогенних чи екзогенних факторів. Так, співвідношення ГК/АБК є поширеним маркером, який використовують при дослідженні процесів спокою та проростання насіння однодольних та дводольних рослин (Kosakivska et al., 2019). Показано, що за ініціації виходу зі стану спокою та активації проростання насіння рису (*Oryza sativa* L.) показник ГК/АБК завжди збільшується (Yang et al., 2022). Також цей маркер використовують для характеристики процесів бульбоутворення у багатьох культур – *Solanum tuberosum*, *Nelumbo nucifera*, *Ipomoea batatas*, *Manihot esculenta* та ін. Більш високе співвідношення АБК/ГА призводить до бульбоутворення, у той час як більш високе співвідношення ГК/АБК призводить до розвитку довгих стебел та затримки процесу бульбоутворення (Chen et al., 2022). Співвідношення ІОК/АБК, як головних рістрегулюючих фітогормонів антагоністів, часто використовують для характеристики стану рослинного організму (або реакції-відповіді) на дію абіотичних та біотичних стресів. Так у роботі Патики зі співавторами при дослідженні дії біологічно активних речовин у формуванні стресостійкості м'якої пшениці до мікоплазми показник ІОК/АБК значно зростає за умов штучного зараження та зменшується за дії БАР на основі препаратів мікроелементів, отриманих за допомогою нанотехнологій (Patyka et al., 2019).

Отже, показники фітогормонального статусу рослин є комплексною ознакою, що характеризують різноманітні процеси рослинного організму в різних органах рослин або в певні онтогенетичні періоди розвитку. В наших дослідженнях виявлені зміни в фітогормональному балансі зрілих сформованих листків в залежності від темпів розвитку можна використовувати як маркер переходу до генеративного розвитку рослин пшениці м'якої.

Заключення

Таким чином, аналіз результатів, отриманих в наших дослідженнях, дозволяє констатувати, що фітогормональний статус зрілих сформованих листків пшениці м'якої в онтогенетичний період переходу до генеративного розвитку представлений рістстимулюючими фітогормонами – ауксинами, цитокінінами, гіберелінами та рістінгібуючим фітогормоном – абсцизовою кислотою. Серед досліджених класів фітогормонів в листках мінімальним є вміст цитокінінів, максимально представлені фітогормони терпеноїдної природи – гібереліни та абсцизини.

Встановлено, що фітогормональний баланс – співвідношення рістстимулюючих фітогормонів до рістінгібуючих – відображає темпи розвитку дослідних рослин. Рослини, що розвиваються швидкими темпами, характеризуються максимальними показниками фітогормонального балансу, рослини з повільними темпами розвитку – мінімальними. Виявлені зміни фітогормонального статусу зрілих сформованих листків та темпи розвитку дослідних рослин мають однакові закономірності на різних моделях, що використовувались в наших дослідженнях – ізогенних лініях і яровизованих та неяровизованих рослинах озимого сорту. Цей факт дає можливість припустити, що зміни фітогормонального балансу листків, які відображають онтогенетичний стан рослинного організму пшениці м'якої, обумовлені генотиповим та фенотиповим впливом. Оскільки у рослинному організмі існує система взаємопов'язаних органів та функцій, співвідношення вмісту рістстимулюючих фітогормонів до рістінгібуючих в листках рослин може слугувати маркером онтогенетичного стану цілого рослинного організму.

Робота виконана в рамках науково-дослідної теми «Дослідження молекулярно-генетичних і фізіолого-біохімічних механізмів яровизаційного і фотоперіодичного контролю онтогенезу рослин in vivo та in vitro» № держреєстрації 0118U 002104.

Список літератури / References

- Atramentova L.A., Utevskaia O.M. (2008). *Statistical methods in biology: textbook*. Gorlovka: Likhtar, 248 p. (in Russian)
- Avksentieva O.O., Zhmurko V.V., Shchokoliev A.S., Yukhno Yu.Yu. (2018). *Physiology and biochemistry of plants*. Kh.: KhNU imeni V.N. Karazina, 156 p. (in Ukrainian)
- Chen L, Zhao J, Song J, Jameson PE. (2021). Cytokinin glucosyl transferases, key regulators of cytokinin homeostasis, have potential value for wheat improvement. *Plant Biotechnology J.*, 19(5), 878–896. <https://doi.org/10.1111/pbi.13595>
- Chen S., Wang J., Deng G. et al. (2018). Interactive effects of multiple vernalization (Vrn-1) – and photoperiod (Ppd-1)-related genes on the growth habit of bread wheat and their association with heading and flowering time. *BMC Plant Biol.*, 18, 374. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1587-8>
- Chen P., Yan, R., Bartels D. et al. (2022). Roles of abscisic acid and gibberellins in stem/root tuber development. *Int. J. Mol. Sci.*, 23(9), 4955. <https://doi.org/10.3390/ijms23094955>
- Finkelstein R. (2013). Abscisic acid synthesis and response. *The Arabidopsis Book*, 11, 11:e0166. <https://doi.org/10.1199/tab.0166>
- Gaspar T., Kevers C., Faivre-Rampant O. et al. (2003). Changing concepts in plant hormone action. *In Vitro Cell Dev. Biol. Plant.*, 39, 85–106. <https://doi.org/10.1079/IVP2002393>
- Gawarecka K., Ahn J.H. (2021). Isoprenoid-derived metabolites and sugars in the regulation of flowering time: does day length matter? *Front. Plant Sci.*, 12, 765995. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.765995>
- Gietler M, Fidler J, Labudda M, Nykiel M. (2020). Abscisic acid - enemy or savior in the response of cereals to abiotic and biotic stresses? *International Journal of Molecular Sciences*, 21(13), 4607. <https://doi.org/10.3390/ijms21134607>
- Jiskrova E., Novak O., Pospisilova H. et al. (2016). Extra- and intracellular distribution of cytokinins in the leaves of monocots and dicots. *New Biotechnology*, 33(5), 735–742. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2015.12.010>
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Vasyuk V.A. et al. (2019). Phytohormonal regulation of seed germination. *Fiziol. rast. genet.*, 51 (3), 187–206. <https://doi.org/10.15407/frg2019.03.187> (in Ukrainian)
- Li Q., Byrns B., Badawi M. A. et al. (2018). Transcriptomic insights into phenological development and cold tolerance of wheat grown in the field. *Plant Physiology*, 176(3), 2376–2394. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01311>
- Luo Y., Li W., Huang C. et al. (2021). Exogenous abscisic acid coordinating leaf senescence and transport of assimilates into wheat grains under drought stress by regulating hormones homeostasis. *The Crop Journal*, 9(4), 901–914. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2020.08.012>
- Nadolska-Orczyk A., Rajchel I.K., Orczyk W., Gasparis S. (2017). Major genes determining yield-related traits in wheat and barley. *Theor Appl Genet.*, 130, 1081–1098. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-2880-x>
- Patyka V.P., Hulciaeva H.B., Bohdan M.M. et al. (2019). Phytohormone ratio and photosynthetic activity of bread wheat plants under the effect of bioactive substances. *Fiziol. rast. genet.*, 51(2), 133–146. <https://doi.org/10.15407/frg2019.02.133> (in Ukrainian)
- Pearce S., Vanzetti L.S., Dubcovsky J. (2013). Exogenous gibberellins induce wheat spike development under short days only in the presence of VERNALIZATION1. *Plant Physiology*, 163(3), 1433–1445. <https://doi.org/10.1104/pp.113.225854>
- Shang M., Wang X., Zhang J. et al. (2017). Genetic regulation of GA metabolism during vernalization, floral bud initiation and development in pak choi (*Brassica rapa* ssp. *chinensis* Makino). *Front. Plant Sci.*, 8, 1533. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01533>
- Shcherbatiuk M.M., Voitenko L.V., Vasiuk V.A., Kosakivska I.V. (2020). Method of quantitative determination of phytohormones in plant tissues. *Biol. Stud.*, 14(2), 117–136. <https://doi.org/10.30970/sbi.1402.624> (in Ukrainian)
- Shi C., Zhao L., Zhang X. et al. (2019). Gene regulatory network and abundant genetic variation play critical roles in heading stage of polyploidy wheat. *BMC Plant Biol.*, 19, 6. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1591-z>
- Skalicky M., Kubes J., Vachova P. et al. (2020). Effect of gibberellic acid on growing-point development of non-vernalized wheat plants under long-day conditions. *Plants*, 9(12), 1735. <https://doi.org/10.3390/plants9121735>
- Vanneste S., Friml J. (2009). Auxin: a trigger for change in plant development. *Cell*, 136(6), 1005–1016. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2009.03.001>
- Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. (2020). Cytokinins in cereals ontogenesis and adaptation. *Fiziol. rast. genet.*, 52(1), 3–30, <https://doi.org/10.15407/frg2020.01.003> (in Ukrainian)

- Wu W., Du K., Kang X., Wei H. (2021). The diverse roles of cytokinins in regulating leaf development. *Horticulture Research*, 8, 118. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00558-3>
- Yan L., Loukoianov A., Blechl A. (2004). The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor downregulated by vernalization. *Science*, 303(5664), 1640–1644. <https://doi.org/10.1126/science.1094305>
- Yang B., Chen M., Zhan C. et al. (2022). Identification of *OsPK5* involved in rice glycolytic metabolism and GA/ABA balance for improving seed germination via genome-wide association study. *Journal of Experimental Botany*, 73(11), 3446–3461. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac071>
- Zhao Y. (2010). Auxin biosynthesis and its role in plant development. *Annual Review of Plant Biology*, 61, 49–64. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112308>
- Zhao Y. (2018). Essential roles of local auxin biosynthesis in plant development and in adaptation to environmental. *Annual Review of Plant Biology*, 69(1), 417–435. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040226>

Phytohormonal balance in leaves of the soft wheat lines isogenic for *VRN* genes

O.O. Avksentieva

The paper presents results of the study of the phytohormonal balance in mature, formed leaves of the lines of common wheat (*Triticum aestivum* L.) of the winter variety Olvia during the transition from vegetative to generative development. Near isogenic for the *VRN* genes lines (NILs) created in the gene pool of the Olvia variety and plants of the vernalized and non-vernalized winter variety were used. The experiments were carried out under the conditions of a vegetation experiment in the factorial chamber of the Department of Physiology and Biochemistry of Plants and Microorganisms of the V.N. Karazin KhNU. During the experiment, we conducted physiological observations and analyzed the development rate of experimental plants. Phytohormone analysis was carried out in fixed plant material by a chromatographic distribution of phytohormone mixture with thin-layer chromatography. The phytohormones were identified by the reference standards irradiating the chromatograms with ultraviolet UV (254 nm), and the content was determined by biotesting methods. The level of main classes of classical growth-stimulating phytohormones (auxins (IAA), cytokinins (CK), and gibberellins (GA), and growth-inhibiting hormones (abscisins (ABA)) was analyzed. The indicators of phytohormonal balance were calculated as the ratio of growth-stimulating and growth-inhibiting hormones. The results of the experiments showed that phytohormones in mature, formed leaves of the experimental plants are represented by auxins – 64.9-70.7 µg/g, cytokinins – 26.6-30.5 µg/g, gibberellins – 179.47-228.68 µg/g, and abscisins – 54.06-89.76 µg/g of dry weight. Among the phytohormone classes studied, the minimal was the cytokinins' content, while the phytohormones of terpenoid nature (gibberellins and abscisins) were represented best. It has been established that the phytohormonal balance viz. the ratio of growth-stimulating and growth-inhibiting phytohormones reflects the development rate of experimental plants. Rapidly developing plants of isolines *VRN 1* and *VRN 3*, and the plants of vernalized variety were characterized by the maximum phytohormone balance (especially GA/ABA), while the slowly developing plants of the isolate *VRN 2* and the non-vernalized variety Olvia had the minimum balance. Since the plant organism is an integrated system of organs and functions, we assume that this indicator – phytohormonal balance in plant leaves, can be used as a marker of the ontogenetic state of the entire plant organism. The identified changes in the phytohormonal status of mature, formed leaves and the development rates of experimental plants have the same regularities in all the models used in our research: the model of isogenic lines and the model of vernalized and non-vernalized plants of the winter variety. This fact makes it possible to assume that changes in the phytohormone balance of mature leaves, which reflect the ontogenetic state of the entire plant organism, are determined by the genotypic and phenotypic (epigenetic) influence.

Key words: *Triticum aestivum* L., *VRN* genes, vernalization, phytohormonal balance, IAA, CK, GA, ABA, development rates.

Cite this article: Avksentieva O.O. Phytohormonal balance in leaves of soft wheat lines isogenic for *VRN* genes. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 2023, 40, 49–58. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-40-4> (in Ukrainian)

About the author:

O.O. Avksentieva – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, avksentyeva@karazin.ua, <http://orcid.org/0000-0002-3274-3410>

Received: 26.07.2022 / Revised: 05.10.2022 / Accepted: 24.05.2023

DOI: 10.26565/2075-5457-2023-40-5
УДК: 581.14:581.19:58.071:633.34.631847.211

Вплив генотипу та бактеризації на ріст, розвиток та вміст розчинних вуглеводів у ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної

Д.В. Глушач, [В.В. Жмурко](#), О.О. Авксентьева

Важливими факторами регуляції процесів росту та розвитку рослин є фотоперіод, який впливає на перехід від вегетативної до генеративної стадії розвитку, та взаємодія «рослина-мікроорганізм», що впливає на метаболічний статус рослинного організму. Метою роботи було визначити вплив генотипу *Glycine max* (L.) Merr. і попередньої бактеризації насіння вірулентним та активним штамом *Bradyrhizobium japonicum* 634b на ріст і розвиток рослин, а також вміст розчинних вуглеводів в листках ізогенних за *E*-генами ліній у польових умовах. Рослинним матеріалом слугували майже ізогенні лінії (NILs) сої культурної, у яких гени *E1*, *E2* та *E3* знаходяться в різному алейному стані. Стерильне насіння попередньо обробляли дистильованою водою (контроль) та суспензією клітин *Bradyrhizobium japonicum* 634b (дослід). Рослини вирощували в умовах природного довгого дня (в межах Харкова – 16 годин). Ріст та розвиток сої культурної оцінювали за фенологічними спостереженнями, морфометричними показниками, які фіксували у стадії розвитку V3 та V5, відносною швидкістю росту (RGR) та у ті ж самі фази визначали вміст розчинних форм – моно- та олігосахаридів. Розраховували силу дії досліджуваних факторів – генотипу, бактеризації та їх взаємодії. Результати дослідів та розрахунок сили дії фактору показали, що генотип ізоліній максимального впливає на схожість насіння, фенологічний розвиток рослин та тривалість фази VE-R1, ріст кореневої системи у фази V3 та V5, а також вміст моносахаридів за формування взаємодії «рослина-мікроорганізм». Сила дії фактору бактеризації найбільшою мірою позначається на RGR, розвитку пагону та вмісті олігосахаридів в листках NILs у фази V3 та V5. Серед досліджених ізоліній мінімальною чутливістю до дії бактеризації характеризувалася ізолінія L 80-5879, у генотипі якої ген *E1* (репресор цвітіння) знаходиться у домінантному стані. Виявлено, що взаємодія факторів наявності бактеризації та генотипу ліній істотно не впливає на тривалість фази сходи-цвітіння та довжину пагону та коренів. Отримані результати доводять, що гени *E*-серії, які детермінують фотоперіодичну чутливість рослин сої культурної, також опосередковано можуть приймати участь у становленні взаємодії «рослина-мікроорганізм».

Ключові слова: *Glycine max* (L.) Merr., *Bradyrhizobium japonicum*, гени *E*-серії, ізогенні лінії, бактеризація, фенофази, біомаса, моно- та олігосахариди, взаємодія «рослина-мікроорганізм».

Цитування: Глушач Д.В., [Жмурко В.В.](#), Авксентьева О.О. Вплив генотипу та бактеризації на ріст, розвиток та вміст розчинних вуглеводів у ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної. Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2023, 40, 59–70. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-40-5>

Про авторів:

Д.В. Глушач – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, hlushach2019pg@student.karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-8085-0640>

[В.В. Жмурко](#) – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, zhmurko@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-3898-3087>

О.О. Авксентьева – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, avksentyeva@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-3898-3087>

Подано до редакції: 20.03.2023 / Прорецензовано: 12.05.2023 / Прийнято до друку: 24.05.2023

Вступ

Чутливість до фотоперіоду грає вирішальну роль для рослин в регуляції процесів росту та розвитку, визначає тривалість вегетативного та генеративного періоду і поширеність по зонах вирощування (Roeber et al., 2022). У сої культурної (*Glycine max* (L.) Merr) чутливість до фотоперіоду визначається генами *E*-серії. Вони можуть впливати на ріст та розвиток, шляхом зміни фітогормонального та метаболічного статусу рослин та детермінувати темпи розвитку і продуктивність рослин. До системи *E*-генів відносять гени від *E1* до *E9*, а також *J*, *Dt1* та *Dt2*. Загалом, їх дія направлена на репресію або активацію експресії генів *FT* (*FLOWERING LOCUS T*), що забезпечують цвітіння рослин. У сої знайдено щонайменше 10 гомологів *FT*, які розташовані у вигляді п'яти пар зчеплених генів у різних гомологічних хромосомних областях (Xu et al., 2015). Серед них лише *GmFT2a* та *GmFT5a*, що кодують специфічні транскрипційні фактори, мають вплив на цвітіння, які пов'язані зі зміною фотоперіоду. Варто зазначити, що Zhao et al. (2016) визначили, що

ген *E9* є геном *GmFT2a*, домінуючий стан якого індукуює цвітіння. Xia et al. (2012) виявили від'ємну кореляцію між експресією гену *E1* (домінуючий стан) та генів *GmFT2a* і *GmFT5a*. Таким чином, визначена їх репресія, що фенологічно проявляється у затримці цвітіння на довгому дні. Специфічний вплив гену *E1* на довгому дні може пояснюватись контролем генів *E3* та *E4*, які кодують ізоформи фоторецептора червоного (Pr) та дальнього червоного світла (Pfr) фітохрома А (*GmPHYA3* і *GmPHYA2* відповідно). Відомо, що фітохроми виконують у рослин важливі адаптаційні функції, наприклад сприйняття різної тривалості фотоперіоду, вихід із стану спокою насіння, участь у процесах цвітіння. Домінуючий стан генів *E3* та *E4* призводить до збільшення тривалості фази «сходи-цвітіння» (Tsubokura et al., 2014). Але визначено, що навіть за рецесивного стану *e3* і *e4* та домінуючого стану *E1* відбувається пригнічення цвітіння (Xu et al., 2015). Ген *E2* (*GmGla*) є гомологом гену *GIGANTEA Arabidopsis thaliana* та може приймати участь в регуляції циркадного ритму рослин, контролювати настання фази цвітіння, визначати стійкість до холоду та посухи. З'ясовано, що домінуючий стан *E2* призводить до репресії *GmFT2a*, що фенологічно виявляється у затримці цвітіння на довгому дні (Tsubokura et al., 2014; Mishra, Panigrahi, 2015; Охримович та ін., 2020).

В залежності від реакції на фотоперіод розрізняють декілька груп рослин: що зацвітають на короткому дні (8–9 год) – короткоденні (КДР); що зацвітають на довгому дні, більш ніж 16 год, – довгоденні (ДДР); та фотоперіодично нечутливі (нейтральні) (НДР). Соє є факультативно короткоденною рослиною, тобто здатна зацвітати як на короткому дні, так і на довгому дні, але із затримкою у розвитку (Taniguchi et al., 2020). Незалежно від фотоперіодичної реакції, рослини перебувають у взаємодії з факторами навколишнього середовища, у тому числі і з ґрунтовими мікроорганізмами. Деякі мікроорганізми завдяки своїм фізіолого-біохімічним особливостям можуть вступати у взаємодію з рослинами, забезпечуючи їх мінеральними речовинами, підвищуючи їх стійкість до патогенів, позитивно впливаючи на їх ріст та розвиток. Ці бактерії відносять до групи рістстимулюючих – PGPR (Backer et al., 2018). Багато мікроорганізмів із групи PGPR здатні до фіксації азоту – біологічного процесу, під час якого атмосферний азот відновлюється до амоніаку. Таким чином, бактерії забезпечують рослини фізіологічно активною формою азоту. Найбільш активний вплив бактерій на ріст та розвиток сої культурної (*Glycine max* (L.) Merr) спостерігається під час взаємодії із симбіотичними діазототрофами (пор. *Rhizobiales*) (Hayat et al., 2012). Відомо, що за розвиток взаємодії «рослина-мікроорганізм» відповідають гени як рослини, так і бактерій. Так, було встановлено, що у відповідь на кореневі екsudати рослин відбувається зміна транскриптому симбіонтів. З диференційно експресованих генів 35% залежали від генотипу симбіонту, 16% – від генотипу рослини, а 29% – від взаємодії симбіонта і генотипу рослини (Fagorzi et al., 2021). Тому різні фактори, в тому числі і фотоперіод, можуть впливати на експресію тих чи інших генів, які можуть позначатися на відносинах «рослина-мікроорганізм», що, в свою чергу, впливає на ріст та розвиток рослин. За даними бази SoyBase (<https://www.soybase.org>), у 6 хромосомі (група зчеплення C2) знайдено локуси кількісних ознак (QTLs), які асоціюють зі зміною довжини, об'єму і площі коренів за інокуляції представниками пор. *Rizobiales* та кількістю і вагою сформованих бульбочок. Так, відомі *qRA-C2*, який знаходиться між маркерами Satt286 та Satt289 (101.75 та 112.34 cM відповідно), та *qBNF-C2*, який знаходиться між маркерами Satt281 та Satt286 (40.29 та 101.75 cM відповідно). Згідно Yang et al. (2019), вони можуть пояснювати варіативність кількісних показників архітектури коренів та біологічної фіксації азоту відповідно. Також у 6 хромосомі знайдено QTLs, що асоційовані з чутливістю до фотоперіоду. Так, відомі QTLs, які знаходяться між Satt286 та Satt205 (101,75 та 112.18 cM відповідно), з якими пов'язані варіації кількості днів переходу до фенотипів R1, R3 та R7 за різної довжини дня, а також затримка цвітіння на довгому дні (Tasma et al., 2001). Оскільки відстані QTLs, які асоціюють з ефектами інокуляції та чутливістю до фотоперіоду, перехресуються, можна припускати взаємодію генів, що знаходяться в цих локусах. Прямих доказів таких взаємодій поки не виявлено. Непрямим доказом цих взаємодій є робота Жмурка та Попової (2014), які визначили збільшення нітрогеназної активності (НА) бульбочок сої культурної, що вирощена на довгому дні, у порівнянні з НА бульбочок сої, що вирощена на короткому дні. Schogolev, Raievska (2021) у своїй роботі показали відмінність у швидкості утворення бульбочок ізогенних ліній сої, у яких відрізняється алейний стан гену *E1* за інокуляції *Bradyrhizobium japonicum 634b* та дефіциту азоту. У попередніх дослідженнях нами було показано збільшення кількості білка за умов бактеризації у ліній, які мають ген *E3* у домінуючому стані, що можливо пов'язано із активуючою дією фітохрому А на транскрипційний фактор HY5 (Глушач та ін., 2022).

Враховуючи вищезазначене, метою дослідження було визначити вплив генотипу та бактеризації *Bradyrhizobium japonicum* на процеси росту, розвитку та вміст моно- і олігосахаридів у листках ізогених за *E*-генами ліній сої культурної за взаємодії «рослина-мікроорганізм» у польових умовах.

Матеріал і методи дослідження

У роботі використовували майже ізогенні лінії (NILs) за генами фотоперіодичної чутливості (*E*-серії) сої культурної (*Glycine max* (L.) Merr), що були створені на базі сорту Clark. Лінії були надані Національним центром генетичних ресурсів рослин України. Ізогенні лінії мають однаковий генотип, але відрізняються станом одного або більше локусів. Тому вони є зручним модельним об'єктом для вивчення контролю генами *E*-серії фізіолого-біохімічних процесів у відповідь на фотоперіод. Для експерименту були вибрані лінії, у яких гени *E1*, *E2* та *E3* знаходяться в різному алельному стані (табл. 1). Енергія проростання насіння в усіх лініях була однаковою – 99%.

Таблиця 1. Ізогенні за генами контролю фотоперіодичної чутливості лінії сої, створені у генотипі сорту Clark (NILs)

Table 1. Isogenic by photoperiodic sensitivity genes soybean lines, created on base of Clark variety (NILs)

Лінія	Генотип (Tasma, Shoemaker, 2003)	Фотоперіодична реакція
Сорт Clark	<i>e1E2E3(E4e5E7)</i>	КДР
L80-5879	<i>E1e2e3(E4e5E7)</i>	КДР
L63-3117	<i>e1e2E3(E4e5E7)</i>	НДР
L71-920	<i>e1e2e3(E4e5E7)</i>	НДР

Інокуляцію проводили штамом *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b, який був наданий Інститутом сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН України, м. Чернігів. Цей штам є активним, вірулентним та є об'єктом багатьох досліджень (Мельникова, Коць, 2019). Для отримання накопичувальної культури бактерії вирощували на середовищі для повільнорослих бульбочкових бактерій на гороховому відварі наступного складу (г/л): сахароза – 5; глюкоза – 10; (NH₄)₂SO₄ – 1; KH₂PO₄ – 0,5; K₂HPO₄ – 0,5; MgSO₄·7H₂O – 0,2; CaCO₃ – 0,2; NH₄MoO₄ – 0,05; відвар гороху (100 г гороху варити в 1 л водопровідної води 30–40 хвилин), агар – 12, рН=6,8, режим стерилізації – 1 атм, 30 хвилин (Козар та ін., 2012).

Для бактеризації отримували суспензію клітин шляхом відмивки розчином NaCl (0,8%) накопичувальної культури на твердому середовищі.

Дизайн дослідження. Польовий дослід проводили на експериментальній ділянці кафедри фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Тип ґрунту – чорнозем опідзолений важкосуглинковий. Перед сівбою насіння стерилізували розчином 10% перекису водню протягом 30 хв. Після чого половину насіння з кожної лінії інокулювали суспензією бактерій кількістю 10⁸ клітин/мл з розрахунку 300 тисяч клітин на насінину (дослід). Кількість клітин визначали фотометрично на КФК-2М за показником оптичної щільності розчину при 600 нм. Калібрувальний графік будували, визначаючи кількість клітин методом Віноградського-Шульгіна-Бріда (Постой, 2021). Іншу половину насіння обробляли стерильною дистильованою водою (контроль). Сівбу проводили вручну на ділянку площею 1 м² в кінці травня 2021 р. Обробку рослин добривами та бактеріальними препаратами не проводили. Рослини вирощували в умовах природного довгого дня (в умовах м. Харків, 50° п.ш. – 16 год). Під час вирощування проводили фенологічні спостереження: схожість та настання фази цвітіння. У фазі третього справжнього листка (V3) та п'ятого справжнього листка (V5) визначали морфометричні параметри: довжину надземної та підземної частини. Для проведення біохімічного аналізу о 12 годині дня відбирали 2–3 сформовані листки у фазу розвитку V3 та V5. Настання кожної фенологічної фази фіксували, коли більше 50% рослин у кожному варіанті перейшли до фази розвитку – V3, V5 або R1.

Екстракція та визначення цукрів. Вміст відновних цукрів визначали мікрометодом, в основі якого лежить реакція з фериціанідом калію K₃[Fe(CN)₆] (Авксентьева та ін., 2018). Для цього вуглеводи подвійно екстрагували із сухого фіксованого матеріалу (усереднена проба) 80% етиловим спиртом

на водяній бані при 70°C протягом 30 хв. Після охолодження центрифугували протягом 10 хв при 3000 об/хв. Загальний об'єм витяжки склав 25 мл. Для реакції до 1 мл розчину фериціаніду калію (г/л: $K_3[FeCN]_6$ – 1,65; Na_2CO_3 – 10) додавали 0,2 мл витяжки та 1,8 мл дистильованої води. Витримували на водяній бані при 100°C протягом 15 хв. Після охолодження до розчину додавали 2 мл розчину сірчаноокислого окисного заліза (г/л: $Fe_2(SO_4)_3$ – 1, H_2SO_4 (концентрована) – 10 мл). Вміст моносахаридів оцінювали за інтенсивністю синього забарвлення на спектрофотометрі Halo DB-20 при довжині хвилі 690 нм. Вміст відновлювальних цукрів визначали за калібрувальним графіком, що побудований за різними концентраціями глюкози (Sigma).

Для розрахунку кількості олігосахаридів визначали загальний вміст цукрів. Для цього попередньо у витяжці об'ємом 0,1 мл проводили гідроліз розчином 1M HCl. Отриманий розчин нейтралізували 1M NaOH та визначали в ньому загальний вміст цукрів вищезазначеним методом. За кількість олігосахаридів приймали різницю між загальним вмістом цукрів та кількістю моносахаридів.

Визначення відносної швидкості росту (RGR). Для визначення RGR рослини, відібрані у певні фази росту, висушували до сухого стану та зважували. Показник відносної швидкості росту (RGR) розраховували за формулою:

$$RGR (g/(g \cdot day)) = (\ln(W_2) - \ln(W_1)) / (t_2 - t_1)$$

де W_2 та W_1 – маса сухої речовини рослини в момент часу t_2 та t_1 (Hunt, 2017).

Статистичний аналіз даних. Отримані дані перевіряли на нормальний розподіл шляхом розрахунку критерія Шапіро-Уїлка. Для з'ясування відмінностей між отриманими даними використовували двофакторний дисперсійний аналіз з розрахунком сили впливу факторів (генотип та бактеризація та їх взаємодія) на показники (h^2) (табл. 2, Атраментова, Утевська, 2008).

Таблиця 2. Розраховані сили дії факторів (генотип, бактеризація та їх взаємодія) на фенологічні, морфометричні та біохімічні показники

Table 2. Calculated values of factors strength (genotype, bacterization and their interaction) that influence phenological, morphometric and biochemical indicators

Фактори	Схожість	Тривалість фази VE-R1	RGR	Довжина коренів		Довжина пагону		Вміст моносахаридів		Вміст олігосахаридів	
				V3	V5	V3	V5	V3	V5	V3	V5
Генотип	35,4	96,0	13,1	21,5	26,1	31,2	9,4	53,7	32,6	19,3	7,28
Бактеризація	□	□	54,2	9,7	9,7	□	57,8	31,9	33,4	34,6	18,2
Генотип · Бактеризація	12,7	□	29,6	□	□	□	□	8,9	29,0	30,3	2,2

Результати та обговорення

Схожість, тривалість вегетативної фази та морфометричні параметри

Згідно з отриманими результатами, як за інокуляції ризобіями, так і в контролі, найнижчу схожість серед усіх ліній спостерігали у рослин лінії L63-3117, що, вірогідно, визначено генотиповими особливостями. Так, у генотипі цієї лінії визначається домінуючий стан гену *E3* (табл. 1). Відомо, що домінуючий стан цього гену (*GmPhyA2*) кодує функціональний білок фітохрому А – фоторецептор червоного (R) та дальнього червоного світла (FR). Припускаємо, що причиною низької схожості лінії L63-3117 є погодні умови, в яких проростало насіння. За спостереженнями, в кінці травня – першої половини червня 2021 року була прохолодна погода (середня температура вдень – 12–24°C та вночі – 9–15°C), причиною якої були похмурність та сильні дощі (70 мм/міс). Для *Arabidopsis thaliana* було визначено, що фітохром А репресує проростання насіння в холодних умовах (при 16°C) (Dechaïne et al., 2009). Важливо також і те, що при похмурій погоді зменшується співвідношення R/FR (тобто збільшується частка дальнього червоного світла), що також може вплинути на деактивацію фітохрому А.

У рослин сорту Clark спостерігали відсутність впливу бактеризації, порівняно з контролем. Варто зазначити, що в генотипі сорту Clark присутній домінуючий стан генів *E2* та *E3*. Вірогідно, ефект дії гену *E2* або його взаємодія з *E3* не призводить до загального зниження схожості, як у лінії L63-3117. У лінії L80-5879 у домінуючому стані знаходиться ген *E1*. Для цієї лінії за бактеризації спостерігали неістотне збільшення показника схожості насіння рослин.

Насіння ліній L71-920 відреагувало від'ємно на інокуляцію *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b. Саме у цій лінії наявні гени *e1, e2* та *e3* у рецесивному стані. Варто зазначити, що ці гени у рецесивному стані кодують нефункціональні білки (Liu et al., 2020). Таким чином, знімається репресія із гену *GmFT2a* (*FLOWERING LOCUS T*), що виконує роль інтегратора сигналів і забезпечує цвітіння. Але, окрім того, цей ген може приймати участь і в інших важливих процесах, в тому числі і проростанні насіння. Це було виявлено на модельному об'єкті *Arabidopsis thaliana* (Chen et al., 2021).

Таким чином, можемо припустити, що за бактеризації насіння сої культурної ген *GmFT2a* є важливим для становлення взаємодії «рослина-мікроорганізм» і визначальним чином впливає на схожість рослин за бактеризації.

Таблиця 3. Вплив *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b на схожість насіння ізогенних за E-генами ліній сої культурної (NILs) та тривалість фази VE-R1

Table 3. *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b influence on seed germination of isogenic by E-genes soybean lines (NILs)

Лінія	Схожість насіння, % ($X \pm Sd$, $n=8$)		Тривалість фази VE-R1 (діб, $X \pm Sd$, $n=8$)	
	Контроль	Бактеризація	Контроль	Бактеризація
Clark	81,67 \pm 9,26	75,83 \pm 9,39	67,00 \pm 2,94	68,00 \pm 1,83
L80-5879	81,67 \pm 9,92	89,17 \pm 7,07	58,50 \pm 2,89	58,25 \pm 3,20
L63-3117	66,67 \pm 3,56	71,67 \pm 8,26	52,75 \pm 2,50	50,25 \pm 2,06
L71-920	85,00 \pm 6,67	75,83 \pm 3,93*	37,50 \pm 1,91	35,75 \pm 2,22

Примітка: * різниця між варіантами значуща при $p \leq 0,05$.

Note: * difference between the variants is significant at $p \leq 0.05$.

Дійсно, з розрахованої сили дії фактору, можна зробити висновок, що найбільший вплив на схожість рослин має генотип ($h^2=35,4\%$, $p < 0,05$) та взаємодія генотипу і бактеризації (12,7%, $p < 0,05$). Бактеризація окремо має неістотний вплив.

Затримка цвітіння (збільшення тривалості вегетативної фази сходи-цвітіння VE-R1) є визначальним показником поширеності рослин по зонах вирощування, тобто конститутивною екологічною властивістю. Таким чином, ознака тривалості вегетативної стадії має вузьку норму реакції, вплив на яку біотичними факторами, в тому числі і взаємодією з мікроорганізмами, може бути неістотним. Це підтверджують отримані нами результати. Істотний вплив має тільки генотип ліній (сила впливу $h^2=96,0\%$, $p < 0,05$). Таким чином, отримані результати (табл. 3) підтверджують роль генів *E1*, *E2* та *E3* у визначенні тривалості вегетативної фази.

На довжину коренів на стадії розвитку V3 та V5 за нашими результатами сильніший вплив має генотип ліній (V3: $h^2=21,5\%$, $p < 0,05$; V5: $h^2=26,1\%$, $p < 0,05$), ніж фактор бактеризації (V3: $h^2=9,7\%$, $p < 0,05$; V5: $h^2=9,7\%$, $p < 0,05$). Але взаємодія цих факторів істотного впливу не має. Так, на стадії розвитку V3 істотне підвищення у варіанті з бактеризацією спостерігаємо тільки для лінії L71-920, а на стадії розвитку V5 – істотне зниження у лінії L80-5879 (табл. 4).

Wang et al. (2021) довели, що продукти експресії генів *GmFT2a* та *GmSTF3*, які є ортологами гену *HY5*, можуть приймати участь в ініціації формування бульбочок при встановленні взаємодії з ризобіями. Таким чином, цей процес може бути світлоіндукованим (найбільша залежність від синього спектру). Автори запропонували гіпотезу, що під дією світла *GmSTF3* та *GmFT2a* транспортуються в корені. Під час встановлення взаємодії з бактеріями останні (за рахунок Nod-факторів) активують Ca^{2+} /кальмодулін залежну кіназу, яка фосфорилує *GmSTF3*, що утворює комплекс із *GmFT2a*. Як і *HY5*, *GmSTF3* є транскрипційним фактором, який відносять до сімейства bZIP. Цей транскрипційний фактор ініціює експресію генів *NIN* (*NODULE INCEPTION*), який посилює експресію інших транскрипційних факторів: *NF-YA1* та *NF-YB1*. Це сімейство білків ядерної локалізації, які, за літературними даними, у коренях беруть участь у формуванні бульбочок за рахунок експресії генів, що регулюють клітинний цикл (Shrestha et al., 2021). Але, окрім того, ці транскрипційні фактори є позитивними регуляторами генів синтезу ауксинів, які, по-перше, впливають на органогенез бульбочок, а по-друге, прямо впливають на ріст коренів (Wang et al., 2021). Таким чином, збільшення довжини коренів у лінії L71-920 є припустимим, адже гени, що репресують експресію *GmFT2a*, знаходяться у рецесивному стані, у той час як у лінії L80-5879 ген *E1* (репресор) – у домінантному.

Різний вплив мають генотип та бактеризація на довжину пагону. Так, розраховано, що у фазу розвитку V3 доведений вплив здійснює тільки фактор бактеризації ($h^2=31,2\%$, $p<0,05$). У цю фазу за бактеризації спостерігається значне збільшення довжини пагону для сорту Clark та лінії L63-3117.

Варто зазначити, що у стадію V3 саме у цих лініях в контрольному варіанті найменша довжина пагону серед усіх ліній. Тільки за бактеризації довжина пагону збільшується до значень інших ліній. Також саме у сорту Clark та лінії L63-3117 ген *E3* знаходиться у домінантному стані. Вірогідно, *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 643b позитивно впливає на довжину пагону за рахунок непрямой зміни фітогормонального статусу рослин, що обумовлюється дією фітохрому A.

Таблиця 4. Вплив *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b на довжину коренів та пагону ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної (NILs)

Table 4. *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b influence on root and shoot length of isogenic by *E*-genes soybean lines (NILs)

Лінія	Стадія розвитку – V3		Стадія розвитку – V5	
	Контроль	Бактеризація	Контроль	Бактеризація
Довжина коренів, см ($X \pm Sd$, $n=10$)				
Clark	15,40±2,19	16,80±2,59	20,80±3,63	17,60±2,88
L80-5879	12,20±1,64	13,60±2,30	17,20±1,30	14,60±1,82*
L63-3117	13,70±3,03	14,20±3,70	16,80±3,03	13,80±3,56
L71-920	11,20±1,30	14,80±2,39*	14,60±2,61	16,00±2,55
Довжина пагону, см ($X \pm Sd$, $n=10$)				
Clark	24,40±3,44	29,80±1,92*	44,40±4,20	32,10±1,34*
L80-5879	28,40±3,05	31,20±4,02	42,94±5,53	37,70±1,30
L63-3117	25,60±1,34	32,20±3,77*	39,70±1,30	31,40±2,61*
L71-920	29,00±3,39	30,60±1,52	42,00±3,89	34,30±2,91*

Примітка: * різниця між варіантами значуща при $p \leq 0,05$.

Note: * difference between the variants is significant at $p \leq 0.05$.

У фазу V5 на довжину пагону, за нашими розрахунками, впливають фактори генотипу ліній ($h^2=9,4\%$, $p<0,05$) та бактеризації ($h^2=57,8\%$, $p<0,05$). Проявляється цей вплив у зменшенні довжини пагону бактеризованих ліній L63-3117 та L71-920, а також сорту Clark, у порівнянні з варіантом без обробки. Але варто зазначити, що показники довжини пагону за умов бактеризації у зазначених ліній у фазу V5 є на рівні значень у фазу V3. Вірогідно, що попередня бактеризація вірулентним активним штамом *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 643b призводить до більш стрімкого збільшення біомаси, що спостерігаємо у фазу V3, а далі збільшення біомаси лімітується розвитком взаємовідносин. Адже утворені бульбочки потрібно забезпечувати вуглеводами, і тому потік речовин змінюється із накопичення біомаси на забезпечення функціонування симбіотичних структур.

Вміст моно- та олігосахаридів в листках ізогенних ліній сої культурної

Цукри – речовини, які є джерелом вуглецю для побудови біомаси рослинного організму. Також вони можуть свідчити про енергетичний статус рослини. Особливо це стосується олігосахаридів, у тому числі головного транспортного вуглевода рослин – сахарози. Розчинні вуглеводи можуть включатися в різні метаболічні шляхи та приймати участь в трансдукції сигналів. Наприклад, відомо, що трегалоза-6-фосфат необхідна для переходу до генеративної фази розвитку рослини (Wahl et al., 2013). Моно- та олігосахариди також необхідні для функціонування симбіотичної взаємодії з ризобіями, адже утворювані симбіосоми є потужними акцепторами транспорту вуглеводів (Hennion et al., 2019; Lepetit, Brouquisse, 2023).

Відомо, що вміст вуглеводів залежить в першу чергу від роботи асиміляційного апарату листків та ферментів, що синтезують олігоцукри із моносахаридів. По-друге, їх вміст залежить від умов навколишнього середовища та навантаження стресових факторів. По-третє, їх вміст залежить від метаболічних процесів, що керуються добовими ритмами. Так, одним із генів, що керує циркадним годинником, є ген *E2* (*GmGla*). Інший ген – *GmFT2a* може впливати на транспорт сахарози, індукуючи транскрипцію генів відповідних переносників – *SWEET10* (Andrés et al., 2020). Відомі також ефекти

впливу бактеризації на вміст цукрів в рослинах (Chitra, 2014). Але детальних механізмів цього впливу не виявлено.

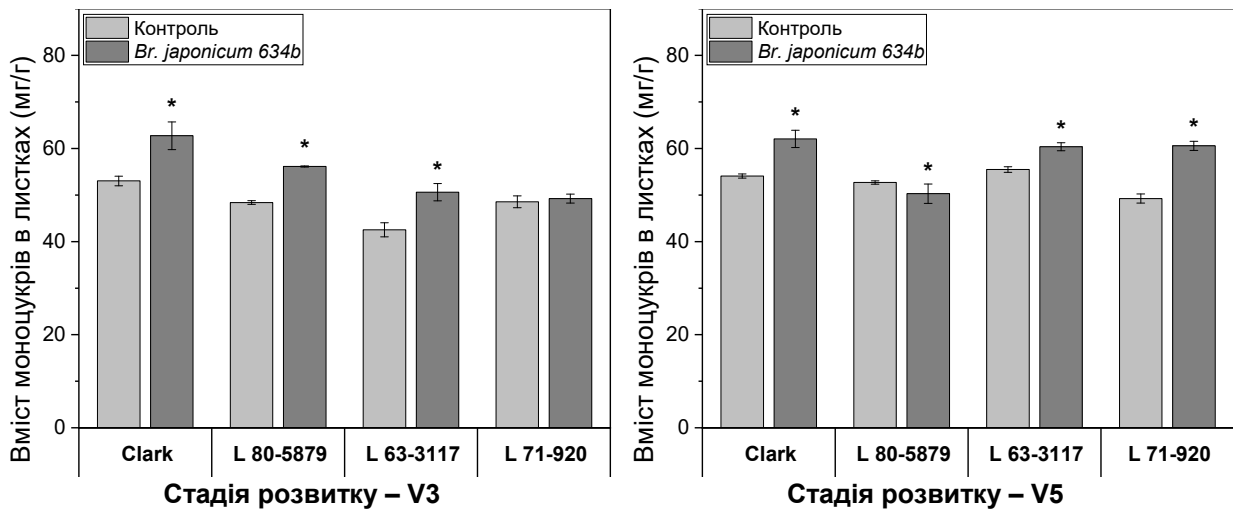


Рис. 1. Вплив *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b на вміст моносахаридів в листках ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної (NILs)
Fig. 1. *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b influence on monosaccharide content in leaves of isogenic by *E*-genes soybean lines (NILs)

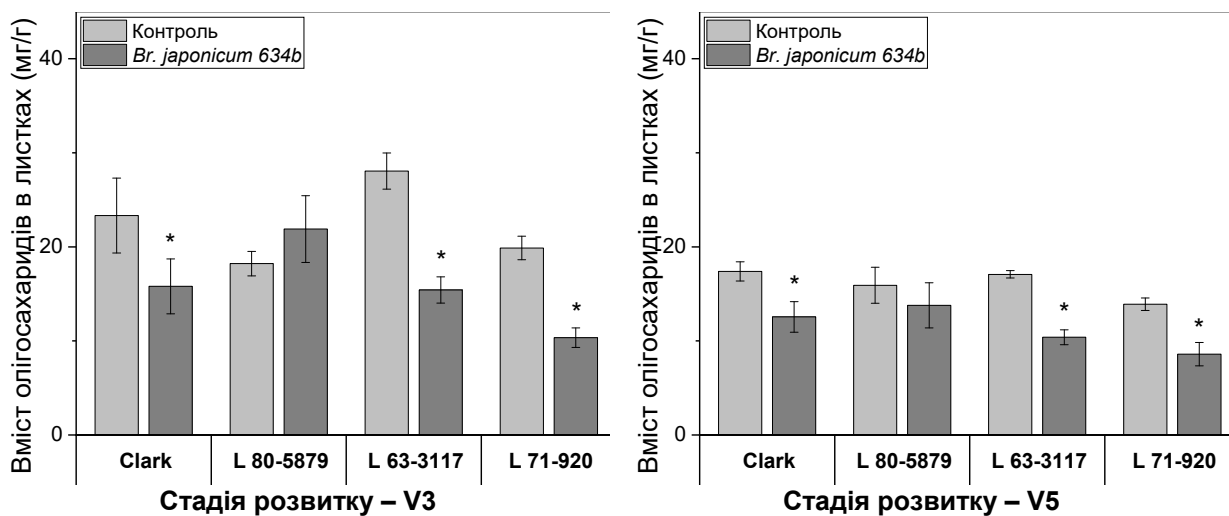


Рис. 2. Вплив *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b на вміст олігосахаридів в листках ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної (NILs)
Fig. 2. *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b influence on oligosaccharides content in leaves of isogenic by *E*-genes soybean lines (NILs)

Примітка: * різниця між варіантами значуща при $p \leq 0,05$.
Note: * difference between the variants is significant at $p \leq 0,05$.

За нашими результатами, вміст моносахаридів в листках бактеризованих ліній L80-5879, L63-3117 та сорту Clark у фазу V3 був істотно більшим, ніж у варіанті без бактеризації (рис. 1). У фазу V5 вміст моносахаридів в листках бактеризованої лінії L80-5879 був нижче, ніж у варіанті без інокуляції. В інших лініях, в тому числі і L71-920, вміст моносахаридів в листках за бактеризації був більшим, ніж у контролі. За розрахунками, на вміст моносахаридів в листках рослин на стадії V3 та V5 має вплив як генотип ліній (V3: $h^2=53,7\%$, $p < 0,05$; V5: $h^2=32,6\%$, $p < 0,05$) та бактеризація (V3: $h^2=31,9\%$,

$p < 0,05$; $V5: h^2 = 33,4\%$, $p < 0,05$), так і взаємодія цих факторів ($V3: h^2 = 8,9\%$, $p < 0,05$; $V5: h^2 = 29,0\%$, $p < 0,05$).

Щодо олігосахаридів, то у фазі розвитку $V3$ та $V5$ бактеризація призводила до істотного зменшення вмісту олігосахаридів у всіх лініях, окрім L80-5879 (рис. 2). Варто зазначити, що у фотоперіодично нейтральних лініях L63-3117 та L71-920 за бактеризації відносно контролю зменшення олігосахаридів відбулось на 45,1% та 47,9% відповідно на стадії $V3$, а у фазу $V5$ – на 39,1% та 38,2%. Цікавим також є те, що бактеризація не має істотної дії на вміст олігосахаридів у лінії, яка має ген *E1* (L80-5879) у домінантному стані. Можливо, це пов'язано з репресією гену *GmFT2a*, який бере участь в ініціації формування бульбочок та активації транскрипції генів переносників сахарози. Розрахунки свідчать про те, що на вміст олігосахаридів в листках рослин на стадії $V3$ та $V5$ має вплив як генотип ліній ($V3: h^2 = 19,3\%$, $p < 0,05$; $V5: h^2 = 7,28\%$, $p < 0,05$) та бактеризація ($V3: h^2 = 34,6\%$, $p < 0,05$; $V5: h^2 = 18,2\%$, $p < 0,05$), так і взаємодія цих факторів ($V3: h^2 = 30,3\%$, $p < 0,05$; $V5: h^2 = 2,2\%$, $p < 0,05$). Можливо, зменшення кількості олігосахаридів в листках за умови бактеризації пов'язано з транспортуванням їх у корені для забезпечення енергетичних потреб симбіосом.

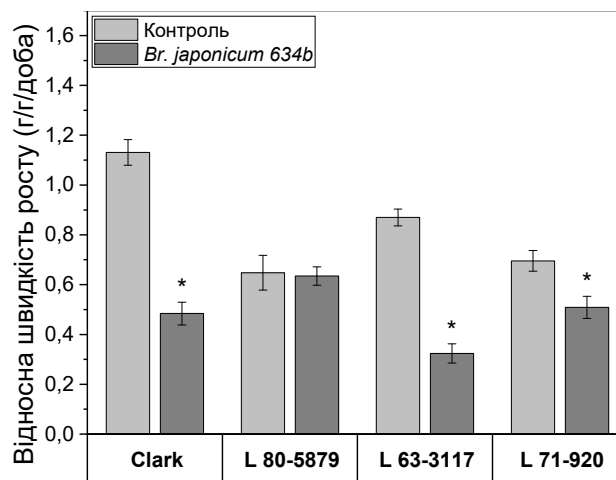


Рис. 3. Вплив *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b на відносну швидкість росту ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної (NILs)

Fig. 3. *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b influence on relative growth rate of isogenic by *E*-genes soybean lines (NILs)

Примітка: * різниця між варіантами значуща при $p \leq 0,05$.

Note: * difference between the variants is significant at $p \leq 0.05$.

Швидкість накопичення біомаси за умов бактеризації

Досліджувані морфометричні параметри не характеризують в повному обсязі накопичення біомаси та вплив досліджуваних факторів на швидкість цього процесу. Показником, за яким можна оцінити швидкість накопичення біомаси, є відносна швидкість росту (RGR), що визначає швидкість накопичення новоутвореної сухої біомаси на одиницю вже сформованої за певний період часу (Hunt, 2017). Згідно з отриманими результатами бактеризація насіння сої культурної призводить до зменшення відносної швидкості росту у всіх лініях, окрім лінії L80-5879, що має ген *E1* в домінантному стані (рис. 3). Таку ж тенденцію ми спостерігали у фазу $V3$ та $V5$, при аналізі вмісту олігосахаридів в листках рослин. Тобто отримані результати доповнюють наше припущення, що за бактеризації відбувається інтенсивний транспорт олігоцукрів у корені для забезпечення взаємовідносин з ризобіями. Варто зазначити, що за розрахунками на відносну швидкість росту головним чином впливає фактор бактеризації ($h^2 = 54,2\%$, $p < 0,05$) та його взаємодія з генотипом ($h^2 = 29,6\%$, $p < 0,05$). Сам генотип має дещо меншу силу дії фактору ($h^2 = 13,1\%$, $p < 0,05$).

Узагальнення

В результаті наших досліджень виявлено, що серед усіх ліній, незалежно від бактеризації, лінія L63-3117, яка має ген фітохрому А (*E3*) у доміантному стані, показала найнижчий результат схожості насіння. Пов'язуємо це із погодними умовами, в яких проростали рослини (відносний холод, дощ та похмурість). Саме у цих умовах, за літературними даними, фітохром А може інгібувати проростання насіння. Лінія, що має рецесивні алелі генів *e1*, *e2* та *e3* (L71-920), за умови бактеризації показала зниження схожості рослин. Пояснюємо це можливою дією гену *GmFT2a*, адже відомо про участь цього гену у проростанні насіння.

Визначено, що тривалість вегетативної фази у нашому досліді залежить виключно від генотипу ліній. Тобто фенологічні спостереження підтверджують роль генів *E1*, *E2* та *E3* у затримці цвітіння.

Збільшення розмірів коренів за бактеризації спостерігали у лінії L71-920, у якій репресори гену *GmFT2a* знаходяться у рецесивному стані. Показано, що на довжину пагону у фазу V3 впливають ризобії, що можна пояснити виділенням ними регуляторів росту рослин, які непрямо шляхом зміни фітогормонального статусу рослин збільшують біомасу. Вірогідно, така дія може бути обумовлена контролем фітохрому А, адже збільшення довжини пагону за бактеризації спостерігаємо тільки у лінії, що має ген *E3* у доміантному стані. Припускаємо, що у фазу V5 ріст пагону лімітується розвитком взаємодії «рослина-мікроорганізми».

Максимальний вміст моносахаридів в листках за бактеризації спостерігали у лінії, що має ген *E2* (*GmGla*) у доміантному стані. Саме цей ген приймає участь в регуляції циркадних ритмів. Загалом, за бактеризації майже в усіх лініях спостерігаємо збільшення вмісту відновних цукрів в листках рослин та зниження олігосахаридів, окрім лінії L80-5879, яка має ген *E1* в доміантному стані. Відомо, що ген *E1* є прямим репресором гену *GmFT2a*, який бере участь в ініціації формування бульбочок та індукує транскрипцію генів переносників сахарози *SWEET10*. Подібну тенденцію спостерігали і для показника відносної швидкості росту (RGR).

Таким чином, отриманні дані доводять, що гени *E*-серії, які детермінують фотоперіодичну чутливість у сої культурної, можуть приймати участь у регуляції росту та розвитку рослин, зміні метаболічного статусу у відповідь на становлення взаємодії з мікроорганізмами.

Роботу виконано в рамках проекту фундаментального дослідження Міністерства освіти та науки України «Методологія дослідження біологічної природи фотоперіодичної чутливості рослин за використання комплексної системи генетичних, фізіологічних та біохімічних показників», номер держреєстрації 0121U111506.

Список літератури / References

- Авксентьева О.О., Жмурко В.В., Щоголев А.С., Юхно Ю.Ю. (2018). *Фізіологія та біохімія рослин – малий практикум: навчально-методичний посібник*. ХНУ імені В.Н. Каразіна. 152 с. [Avksentieva O.O., Zhmurko V.V., Shchogolev A.S., Yuhno Yu.Yu. (2018). *Physiology and biochemistry of plants – small practical course: educational and methodological manual*. V.N. Karazin Kharkiv National University. 152 p.].
- Атраментова Л.О., Утевська О.М. (2008). *Статистичні методи в біології*. Горлівка: Ліхтар. 248 с. [Atramentova L.O., Utevska O.M. (2008). *Statistical methods in biology*. Gorlivka: Likhtar. 248 p.].
- Глушач Д., Жмурко В., Авксентьева О. (2022). Вплив бактеризації на зміну вмісту білку у листках ліній, ізогенних за генами контролю фотоперіодичної чутливості сої культурної в польових умовах. *InterConf*, 23(117), 197–208. [Hlushach D., Zhmurko V., Avksentyeva O. (2022). Influence of bacterization on protein content in leaves of soybean isogenic lines by genes of photoperiodic sensitivity control in field. *InterConf*, 23(117), 197–208.]. <https://doi.org/10.51582/interconf.19-20.07.2022.020>
- Козар С., Скорик В., Усманова Т., Євтушенко Т. (2012). Вплив стабілізаторів на ріст, життєздатність і функціональну активність *Bradyrhizobium japonicum*. *Сільськогосподарська мікробіологія*, 15, 58–70. [Kozar S.F., Skorik V.V., Usmanova T.O., Evtushenko T.A. (2012). The influence of stabilizers on the growth, viability and functional activity of *Bradyrhizobium japonicum*. *Agricultural Microbiology*, 15, 58–70.]. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.15.58-70>
- Мельникова Н.М., Коць С.Я. (2019). Вплив бульбочкових бактерій козлятника на формування і функціонування симбіозу соя – *Bradyrhizobium japonicum* 634b. *Сільськогосподарська мікробіологія*, 29, 29–36. [Melnykova N.M., Kots S.Ya. (2019). Effect of goat's-rue rhizobia on the formation and functioning of the soybean – *Bradyrhizobium japonicum* 634b symbiosis. *Agricultural Microbiology*, 29, 29–36.]. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.29.29-36>

- Охримович О., Чеботар С., Чеботар Г., Жарікова Д. (2020). Молекулярна будова *E*-генів сої та їхні функціональні мутації. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 82, 3–13. [Okhrymovych O., Chebotar S., Chebotar G., Zharikova D. (2020). Molecular structure of soybean *E*-genes and their functional mutations. *Visnyk of Lviv University. Biological series*, 82, 3–13.]. <https://doi.org/10.30970/vlubs.2020.82.01>
- Попова Ю., Жмурко В.В. (2014). Вплив тривалості фотоперіоду на азотфіксувальну активність ізогенних за генами *E* ліній сої *Glycine max* (L.) Merr. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія»*, 23(1129), 21–28. [Popova Y.V., Zhmurko V.V. (2014). The nitrogen fixing activity of the soybean *Glycine max* (L.) Merr. near-isogenic by *E*-genes lines under different photoperiod. *The Journal of V.N.Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 23 (1129), 21–28.].
- Постой В.В. (2021). Отримання трансфер-фактора з лімфоцитів молозива корів та його адаптогенні властивості. Автор. дис. ... канд. вет. наук: 16.00.03 "Ветеринарна мікробіологія, епізоотологія, інфекційні хвороби та імунологія" (ветеринарні науки). Київ. 20 с. [Postoi V.V. (2021). Obtaining transfer factor from lymphocytes of bovine colostrum and its adaptogenic properties. Abstract of dissertation ... Candidate of Veterinary Sciences: 16.00.03 «Veterinary microbiology, epizootology, infectious diseases and immunology». Kyiv. 20 p.]
- Andrés F., Kinoshita A., Kalluri N. et al. (2020). The sugar transporter SWEET10 acts downstream of FLOWERING LOCUS T during floral transition of *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, 20(1), 53. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-2266-0>
- Backer R., Rokem J.S., Ilangumaran G. et al. (2018). Plant growth-promoting rhizobacteria: context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1473. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01473>
- Chen F., Li Y., Li X. et al. (2021). Ectopic expression of the *Arabidopsis* florigen gene FLOWERING LOCUS T in seeds enhances seed dormancy via the GA and DOG1 pathways. *Plant J.*, 107(3), 909–924. <https://doi.org/10.1111/tpj.15354>
- Chitra K. (2014). Influence of PGPR on pigment concentration on *Glycine max* (L.) Merr. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 3, 1110–1115.
- Dechaine J.M., Gardner G., Weinig C. (2009). Phytochromes differentially regulate seed germination responses to light quality and temperature cues during seed maturation. *Plant, Cell & Environment*, 32(10), 1297–1309. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01998.x>
- Fagorzi C., Bacci G., Huang R. et al. (2021). Nonadditive transcriptomic signatures of genotype-by-genotype interactions during the initiation of plant-rhizobium symbiosis. *MSystems*, 6(1), e00974–20. <https://doi.org/10.1128/mSystems.00974-20>
- Hayat R., Ahmed I., Sheirdil R.A. (2012). An overview of Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) for sustainable agriculture. *Crop Production for Agricultural Improvement*, 557–579. https://doi.org/10.1007/978-94-007-4116-4_22
- Hennion N., Durand M., Vriet C. et al. (2019). Sugars en route to the roots. Transport, metabolism and storage within plant roots and towards microorganisms of the rhizosphere. *Physiologia Plantarum*, 165(1), 44–57. <https://doi.org/10.1111/ppl.12751>
- Hunt R. (2017). Growth analysis, individual plants. *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*, 17, 421–429. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394807-6.00226-4>
- Lepetit M., Brouquisse R. (2023). Control of the rhizobium-legume symbiosis by the plant nitrogen demand is tightly integrated at the whole plant level and requires inter-organ systemic signaling. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1114840. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1114840>
- Liu L., Song W., Wang L. et al. (2020). Allele combinations of maturity genes *E1-E4* affect adaptation of soybean to diverse geographic regions and farming systems in China. *PLOS ONE*, 15(7), <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0235397>
- Mishra P., Panigrahi K.C. (2015). GIGANTEA – an emerging story. *Frontiers in Plant Science*, 6(8), 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00008>
- Roeber V.M., Schmölling T., Cortleven A. (2022). The photoperiod: handling and causing stress in plants. *Frontiers in Plant Science*, 12, 781988. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.781988>

- Schogolev A.S., Raievska I.M. (2021). Role of nitrogen deficiency on growth and development near isogenic by *E* genes lines of soybean co-inoculated with nitrogen-fixing bacteria. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 12(2), 326–334. <https://doi.org/10.15421/022144>
- Shrestha A., Zhong S., Therrien J. et al. (2021). *Lotus japonicus* nuclear factor YA1, a nodule emergence stage-specific regulator of auxin signalling. *The New Phytologist*, 229(3), 1535–1552. <https://doi.org/10.1111/nph.16950>
- Taniguchi T., Murayama N., Ario N. et al. (2020). Photoperiod sensing of leaf regulates pod setting in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *Plant Production Science*, 23(3), 360–365. <https://doi.org/10.1080/1343943X.2019.1709512>
- Tasma I.M., Shoemaker R.C. (2003). Mapping flowering time gene homologs in soybean and their association with maturity loci. *Crop Science*, 43(1), 319–328. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.3190>
- Tasma I.M., Lorenzen L.L., Green D.E., Shoemaker R.C. (2001). Mapping genetic loci for flowering time, maturity, and photoperiod insensitivity in soybean. *Molecular Breeding*, 8(1), 25–35. <https://doi.org/10.1023/a:1011998116037>
- Tsubokura Y., Watanabe S., Xia Z. et al. (2014). Natural variation in the genes responsible for maturity loci *E1*, *E2*, *E3* and *E4* in soybean. *Annals of Botany*, 113(3), 429–441. <https://doi.org/10.1093/aob/mct269>
- Wahl V., Ponnu J., Schlereth A. et al. (2013). Regulation of flowering by trehalose-6-phosphate signaling in *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 339(6120), 704–707. <https://doi.org/10.1126/science.1230406>
- Wang T., Guo J., Peng Y. et al. (2021). Light-induced mobile factors from shoots regulate rhizobium-triggered soybean root nodulation. *Science*, 374(6563), 65–71. <https://doi.org/10.1126/science.abh2890>
- Xia Z., Watanabe S., Yamada T. et al. (2012). Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus *E1* that regulates photoperiodic flowering. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(32), 2155–2164. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117982109>
- Xu M., Yamagishi N., Zhao C. et al. (2015). The soybean-specific maturity gene *E1* family of floral repressors controls night-break responses through down-regulation of FLOWERING LOCUS T orthologs. *Plant Physiology*, 168(4), 1735–1746. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00763>
- Yang Q., Yang Y., Xu R. et al. (2019). Genetic analysis and mapping of QTLs for soybean biological nitrogen fixation traits under varied field conditions. *Frontiers in Plant Science*, 10(75), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00075>
- Zhao C., Takeshima R., Zhu J. et al. (2016). A recessive allele for delayed flowering at the soybean maturity locus *E9* is a leaky allele of *FT2a*, a FLOWERING LOCUS T ortholog. *BMC Plant Biol*, 16(20), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0704-9>

Influence of genotype and bacterization on growth, development, and soluble carbohydrate content in soybean *E*-genes isogenic lines

D.V. Hlushach, V.V. Zhmurko, O.O. Avksentieva

Photoperiod, which regulates the duration of vegetative and generative development, and the plant-microorganism interaction, which influences the metabolic status of plant organisms, are important factors in the regulating plant growth and development. The aim of the study was to determine the influence of *Glycine max* (L.) Merr. genotype and seed pre-bacterization with a virulent and active strain of *Bradyrhizobium japonicum* 634b on the plant growth and development, and on the soluble carbohydrate content in leaves of isogenic by *E*-genes lines under field conditions. Nearly isogenic lines (NILs) of soybean, in which the *E1*, *E2*, and *E3* genes are located at different allelic loci, were used. Sterile seeds were pretreated with distilled water (control) and *Bradyrhizobium japonicum* 634b cell suspension (experiment). Plants were grown under natural long-day conditions (16 hours). The growth and development of the soybean were evaluated by phenological observations, morphometric indicators fixed at the V3 and V5 developmental stages, relative growth rate (RGR), and the content of soluble sugars – mono- and oligosaccharides. The effect of the factors studied (genotype, bacterization, and their interaction) was calculated. The results of the experiment and the calculation of the effect of the factor showed that the isoline genotype has the greatest effect on seed germination, phenological development of the plant and duration of the VE-R1 phase, growth of the root system in the V3 and V5 phases, and the content of monosaccharides involved in forming the plant-microorganism interaction. The effect of bacterization is most evident in the RGR, shoot development, and the oligosaccharide content of the leaves of NILs in the V3 and V5 phases. Among the isolines studied, L 80-5879, which has the *E1* gene (flowering repressor) in a dominant state, was characterized by minimal sensitivity to bacterization. It was found that bacterization and genotype

interaction didn't influence the VE-R1 duration stage and the shoot and root length. The results obtained therefore prove that the *E*-series genes, which determine the photoperiodic sensitivity of soya beans, can also be indirectly involved in establishing plant-microorganism interactions.

Key words: *Glycine max* (L.) Merr., *Bradyrhizobium japonicum*, *E*-series genes, isogenic lines, bacterization, phenophases, biomass, mono- and oligosaccharides, "plant-microorganism" interactions.

Cite this article: Hlushach D.V., [Zhmurko V.V.](#), Avksentieva O.O. Influence of genotype and bacterization on growth, development, and soluble carbohydrate content in soybean *E*-genes isogenic lines. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 2023, 40, 59–70. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-40-5> (in Ukrainian)

About the authors:

D.V. Hlushach – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, hlushach2019pg@student.karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-8085-0640>

[V.V. Zhmurko](#) – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, zhmurko@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-3898-3087>

O.O. Avksentieva – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, avksentyeva@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-3898-3087>

Received: 20.03.2023 / Revised: 12.05.2022 / Accepted: 24.05.2023

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ
журналу «Вісник Харківського національного
університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія»

У журналі публікуються результати досліджень за всіма напрямками біологічних наук. До публікації приймаються:

- закінчені оригінальні роботи, що досі ніде не видавалися;
- описи оригінальних методів та приладів;
- теоретичні та оглядові статті;
- матеріали та повідомлення про події наукового життя;
- рецензії на книги.

Статті друкуються українською та англійською мовами.

Текст експериментальної статті має складатися з наступних розділів: «Вступ», «Методика» («Об'єкти та методи дослідження»), «Результати», «Обговорення» (можливий об'єднаний розділ «Результати та обговорення»), «Перелік посилань». Тексти статей повинні бути виконані у редакторі Ms Word з використанням шрифту Arial – 10 pt; абзац – 1 см; міжрядковий інтервал – одинарний; поля: верхнє та нижнє – 3,5 см; ліве – 2,5 см, праве – 2 см. Текст статті починається з індексу УДК, далі зазначається, мовою оригіналу, назва статті (Arial – 12 pt), ініціали та прізвища авторів (Arial – 10 pt), анотація (Arial – 9 pt), список ключових слів (Arial – 9 pt). Далі наводиться англійською мовою (якщо стаття написана українською): назва статті (Arial – 12 pt), прізвища та ініціали авторів (Arial – 10 pt), анотація (Arial – 9 pt), список ключових слів (Arial – 9 pt). Обсяг кожної анотації – не менш ніж 1800 фонетичних символів. Таблиці і рисунки розміщуються у тексті. Назви таблиць і рисунків та примітки до них подаються українською та англійською мовами. Посилання на літературу у тексті подаються у круглих дужках із вказуванням прізвища автора та року видання. Список використаних джерел оформлюється за алфавітом (спочатку – джерела кирилицею, потім – латиницею), без нумерації.

Бібліографічний опис джерел та посилань у тексті виконується відповідно до вимог МОН України, зокрема – ДСТУ 8302:2015, але у варіанті, наближеному до норм стилю APA (American Psychological Association). При описі друкованого джерела обов'язково слід зазначити місце видання (місто), видавництво, рік видання, загальну кількість сторінок (у періодичних виданнях – сторінки статті). Бібліографічний опис джерел англійською мовою (References) оформлюється відповідно до норм стилю APA (American Psychological Association). Джерела після слова «References» розташовуються за англійським алфавітом, без нумерації. До посилань обов'язково треба додавати DOI, якщо він присвоєний.

Електронні версії статей надсилаються до редакції електронною поштою. Разом з електронною версією до редакції надсилається друкована копія, підписана авторами. На окремій сторінці вказують прізвища та ініціали усіх авторів, повні назви наукових установ та поштові адреси установ, адреси електронної пошти авторів та посилання на їх профілі у мережі ORCID. Ця інформація наводиться українською та англійською мовами.

Стаття, яка надходить до редакції, реєструється та передається рецензентам, які рекомендують статтю до публікації або відхиляють її. При наявності зауважень статтю повертають авторам для доопрацювання.

Наукове видання

**Вісник Харківського національного
університету імені В. Н. Каразіна.**

Серія «Біологія»

Випуск 40

Збірник наукових праць

Українською, англійською мовами

Підписано до друку 26.06.2023. Формат 60×84 1/8. Папір офсетний. Друк ризографічний.

Ум. друк. арк. 5,8. Обл.-вид. арк. 7,3.

Наклад 100 пр. Зам. № 12/23

61022, Харків, майдан Свободи, 4,
Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна.

Видавець і виготовлювач

ХНУ імені В. Н. Каразіна

61022, Харків, майдан Свободи, 4.

Видавництво

Тел. +38/057/705–24–32

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 3367 від 13.01.09