

ЗМІСТ *** CONTENT

*** БОТАНІКА ТА ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН *** BOTANY AND PLANT ECOLOGY ***

Догадина Т.В., Безроднова О.В. К 190-летію Гербарія Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна (CWU).....	5
Беднарська І.О. Про колекцію видів роду <i>Festuca</i> L. (Poaceae) у гербарних фондах Інституту екології Карпат НАНУ (LWKS).....	12
Безроднова О.В. Раритетні кальцефільні види в Гербарії Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна (CWU)	16
Гамуля Ю.Г., Серая О.Е. Типові і аутентичні образці таксонів родів <i>Agropyron</i> P. Gaertn. і <i>Elytrigia</i> Desv. (Poaceae) в Гербарії Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна (CWU).....	27
Горєлова О.І. Гербарій і ботанічні колекції в підготовці фахівців зеленого будівництва.....	39
Громакова А.Б., Гамуля Ю.Г. Ексикати Г.В.Кєрбера "Lichenes Selecti Germanici" в гербарії Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна (CWU).....	43
Коломийчук В.П., Чорноморець В.С. Гербарій Йосипа Бойка у Запорізькому обласному краєзнавчому музеї.....	53
Комаристая В.П., Горбулін О.С., Догадина Т.В. Водорослі в базі даних мирових колекцій живих культур WDCM CCINFO.....	57
Лобачевська О.В., Рабик І.В. Біологічний гербарій Інституту екології Карпат НАН України.....	64
Мамчур Т.В., Кравець Т.О., Чорна Г.А. Ексикати Herbarium Florae Rossicae історичного гербарію Уманського училища рільництва і садівництва.....	72
Начичко В.О. Діагностичні ознаки представників <i>Thymus</i> sect. <i>Serpyllum</i> і <i>T.</i> sect. <i>Marginati</i> (Lamiaceae) та рекомендації щодо їхньої гербаризації.....	77
Чорна Г.А., Куземко А.А., Діденко І.П. Колекція папоротей історичного гербарію Уманського училища рільництва та садівництва.....	90
Шиян Н.М. Датування зразків історичних гербарних колекцій XVIII–XIX ст. за маркувальними знаками паперу.....	96

*** ГЕНЕТИКА *** GENETICS ***

Горпинченко М.Ю., Буркова В.В., Утевская О.М., Атраментова Л.А. Українські фамилии як квазігенетическі маркєри. Асоціація с групами крові и гаплогруппами Y-хромосомы... 101

*** ЗООЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ *** (спеціальний розділ, присвячений 120-річчю від дня народження професора Іллі Борисовича Волчанецького) *** ZOOLOGY AND ECOLOGY *** (special section dedicated to the 120th birth anniversary of Professor Ilya Borisovich Volchanetskiy)

Есилевская М.А. Морфологическое направление в орнитологических исследованиях профессора И.Б.Волчанецкого	110
Мосолова Е.Ю., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Орнитологические исследования Ильи Борисовича Волчанецкого на севере Нижнего Поволжья (к 120-летию со дня рождения).....	121
Атемасова Т.А., Атемасов А.А. Особенности генезиса орнитофауны на границе лесостепной и степной природных зон.....	124
Баник М.В. Особенности взаимоотношений двух подвидов черноголового чекана (<i>Saxicola torquata</i>) на Северном Кавказе.....	137
Бирюк О.В., Розанов Ю.М., Литвинчук С.Н., Пасынкова Р.А. Изменчивость размеров районов ядрышковых организаторов в карิโอטיפах зеленых лягушек.....	145
Брезгунова О.А. Коллективные ночевки дрозда-рябинника (<i>Turdus pilaris</i> L.) в Харьковской области.....	156
Брусенцова Н.А., Украинский П.А. Оценка благоприятности участка «Лес на Ворскле» государственного природного заповедника «Белогорье» для обитания хищников-норников.....	163
Голобородько К.К., Пахомов О.Є., Махіна В.О. Глобально рідкісні види лускокрилих (Lepidoptera) долини р. Оріль.....	172
Ивановский В.В. Чёрный аист (<i>Ciconia nigra</i>) в Белорусском Поозерье в 2001–2014 годах.....	180
Новак В.В. Історія вивчення орнітофауни сіл і природних біотопів Подільського Побужжя.....	184

Новіцький Р.О., Кочет В.М., Христов О.О., Кузора В.Є. Сучасна характеристика іхтіофауни каналу «Дніпро-Донбас»	191
Полчанинова Н.Ю. Кицевские пески – резерват редких видов пауков (<i>Aranei</i>) Харьковской области.....	196
Пономаренко О.Л., Онуфріїв Р.А. Аналіз функціонального складу орнітофауни природного заповідника «Дніпровсько-Орільський»	200
Руденко А.Г. Миграции и зимовки клуши (<i>Larus fuscus</i> Linnaeus, 1758) в Азово-Черноморском регионе	206
Токарский В.А., Ронкин В.И., Савченко Г.А. Стационарные экологические исследования балочной степи северо-востока Украины: предварительные итоги 25-летних наблюдений	216
Усова Е.Е., Кравченко М.А., Шабанов Д.А. Внутрипопуляционные онтогенетические стратегии у зеленых лягушек (<i>Pelophylax esculentus</i> complex)	223
Утєвський С.Ю., Владимирська М.В., Палатов Д. Роль екологічних і історичних факторів та міжвидової конкуренції в формуванні ареалів п'явок (<i>Hirudinida</i>)	239
Шевченко В.Л., Жиліна Т.М. Перші відомості про ґрунтових нематод лучних екосистем Чернігівської області (Україна)	248

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

Жуков А.В. Форморфы в системе экоморф почвенных животных	254
Кулиева Х.Ф., Ахмедов Б.А. Влияние изменений климата на параметры фотопериодической реакции у американской белой бабочки (<i>Hyphantria cunea</i> Drury)	267
Манафов А.А. Экологические особенности формирования трематодофауны моллюсков бассейна Средней Куры в пределах Азербайджана	275
Маркова А.О. Реакція агресії у зяблика (<i>Fringilla coelebs</i> L. 1758) та пов'язані із нею поведінкові акти на водопої в природних та антропогенно змінених територіях	285
Сеид-Рзаев М.М., Юсубова С.Д., Алиева С.И. Ихтиопланктон в планктонном сообществе в Мингечаурском водохранилище	295

*** ФІЗИОЛОГІЯ ЛЮДИНИ ТА ТВАРИН *** HUMAN AND ANIMALS PHYSIOLOGY ***

Бурцева Д.О., Лукашов С.М., Заєць Н.С., Ляшенко В.П., Крупка А.В. Аналіз фонових електростимуляцій щурів в умовах довготривалої дії гідрокарбонатного навантаження.....	300
---	-----

*** ФІЗИОЛОГІЯ РОСЛИН *** PLANT PHYSIOLOGY ***

Деркач І.В., Романюк Н.Д. Вплив NaCl засолення на ріст та пігментну систему <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench. та <i>Vicia faba</i> L.....	308
Поворотня М.М. Моделювання впливу важких металів Pb та Hg на білковий обмін видів роду <i>Acer</i> L. в умовах планованого факторного експерименту.....	320

*** КОРОТКІ ПОВІДОМЛЕННЯ *** BRIEF COMMUNICATIONS ***

Алтухова Л.В. Влияние аутоинвазии фибробластами и композицией фибробластов с кератиноцитами в зону лучевого ожога кожи на динамику экспрессии генов металлотионеинов, убиквитина и белка р53.....	326
Си У, Пырина И.С., Кот Ю.Г., Кот Е.В., Перский Е.Э. Особенности цитотоксичности длительного введения ультрамалых доз ионов кадмия на фибробласты кожи, легкого, почек и роговицы крыс.....	332
Фархадов Гадир Теймур оглы Антигельминтное действие эспарцета (<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.) и люцерны (<i>Medicago sativa</i> L.) у овец.....	341
Шаповалова С.А. Особенности метаболических эффектов лизиноприла у пациентов с артериальной гипертензией и абдоминальным ожирением.....	345

*** ІНФОРМАЦІЯ *** INFORMATION ***

Правила для авторів	352
---------------------------	-----

••• БОТАНІКА ТА ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН ••• ••• BOTANY AND PLANT ECOLOGY •••

К 190-летию Гербария Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина (CWU)

Поддержание биоразнообразия на оптимальном уровне – одна из центральных проблем современности. Эта проблема имеет отношение ко всем уровням организации жизни, ко всем эколого-систематическим группам живых организмов. С каждым десятилетием, с каждым годом она становится все актуальнее. Нам важно знать, как проходит развитие жизни во времени и пространстве, какие потери и угрозы характерны для каждого этапа, каким образом негативные явления и риски могут быть сведены до минимума. Одним из важнейших аспектов данной проблемы является проведение инвентаризации фитобиоты, как традиционными методами, так и с использованием современных технологий. При этом не теряют своей значимости гербарии – эти научные архивы, хранящие для нас ценнейшую информацию о реальном мире растений.

Гербарий дает четкое представление о том, что росло на месте современных жилых кварталов, промышленных комплексов, агроценозов. Анализ гербарных коллекций позволяет дать ответ на целый ряд вопросов: как изменились растительные сообщества в связи, например, с осушением той или иной территории; какие виды выстояли в жестких условиях урбаноусреды; какие природные комплексы существовали на месте современных водохранилищ, отвалов, карьеров и т.п. Гербарий документирует пути и временные рамки фитоинвазий в аборигенные флоры.

Важным является и тот факт, что гербарная коллекция – это не просто перечень видов. Каждый гербарный образец уникален. Он хранит, например, достоверную информацию о внешних особенностях растения, которые возникли под влиянием *специфических* экологических условий в *определённом* местообитании в *конкретный* момент. Следовательно, с течением времени значение гербарных коллекций многократно возрастает, так как сравнительное изучение типовых образцов (экзикат), собранных 150/100/50 лет тому назад, с экземплярами того же вида, собранными сегодня, позволяет выявить наличие/отсутствие изменений на разных структурно-морфологических уровнях. Для решения задач такого рода, интеграции усилий ученых из разных регионов и стран совершенно незаменимы современные цифровые технологии, расширяющие возможности хранения, передачи, анализа, обобщения информации. Благодаря наличию всемирной сети и специальных веб-ресурсов, которые депонируют информацию такого рода, многочисленные пользователи (монографы определенных таксонов, систематики, экологи, студенты и просто аматоры) могут получить необходимую им информацию.

Фундатором всемирно известного гербария Харьковского университета (CWU) был Василий Матвеевич Черняев – первый отечественный профессор ботаники, воспитанник Харьковского университета. Базой для формирования стал гербарий самого В.М.Черняева, собранный им за 13 лет и включавший около 7000 видов растений западноевропейской и украинской флоры, а также личный гербарий (≈ 6000 видов растений) Ф.А.Делявина – первого заведующего кафедры ботаники Харьковского университета. Официальной датой основания гербария является 1825 год – год регистрации в международных базах. В разные годы гербарий университета своими коллекциями обогатили И.О.Калениченко, А.Н.Краснов, С.С.Щеглеев, Г.И.Ширяев, Ю.Н.Прокудин, Н.Н.Цвелев и многие другие. Одной из самых ценных и многочисленных (более 50 000 видов мировой флоры) была коллекция М.С.Турчанинова – ученика Ф.А.Делявина и В.М.Черняева¹.

К началу XXI ст. в основных фондах CWU насчитывалось уже свыше 300 000 гербарных образцов, в том числе альгологический, лишенологический и микологический гербарий (≈ 20 000 г. о.). Особую ценность представляют собрания экзикат Л.Рабенхорста, О.Яапа, О.Требу, Ф.Бухгольца, В.Савича и др. Среди сборов имеются разрозненные гербарные образцы выдающихся флористов, дубликаты из известнейших коллекций растений мировой флоры (за период: конец XIX ст. – начало XX ст.). Важной составляющей Гербария является альготека, в которой представлены водоросли

¹ Исторически сложилось так, что хотя гербарий М.С.Турчанинова и был передан в дар Харьковскому университету, но с 1945 года он находится в фондах Института ботаники имени Н.Г.Холодного НАНУ.

пресноводних водоемов (свыше 1 500 образцов) и коллекция живых культур водорослей. С 2008 года Гербарий Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина имеет статус «Национального достояния Украины», что в значительной степени помогает поддерживать гербарий в надлежащем состоянии, дает возможность приобретать необходимые материалы и оборудование для работы с гербарными фондами. В последнее десятилетие благодаря увеличению внимания к гербариям Украины, как со стороны государства, так и со стороны представителей науки, интерес к изучению гербарных коллекций значительно возрос.

Осенью 2015 года (23–24 сентября) кафедрой ботаники и экологии растений была организована конференция «Гербарное дело: история, настоящее, будущее», посвященная 190-летию основания Гербария ХНУ имени В.Н.Каразина (CWU). Помимо сотрудников и студентов биологического факультета ХНУ, в конференции приняли участие представители целого ряда научных учреждений Киева, Львова, Умани, Харькова.



Учасники конференції «Гербарне дело: історія, нинішнє, майбутнє» (Харків, 2015)

Стоять: А.Савченко, А.Чохова, Н.Людвинская, А.Войтенко, В.Начичко, Т.Мамчур, О.Безроднова, Д.Шабанов, Ю.Бенгус, Ю.Гамуля, Е.Горелова, Ю.Липатов, О.Серая, Е.Якунин.

Сидять: К.Звягинцева, Г.Черная, Т.Догадина, В.Шатровская, А.Громакова, М.Жежера

(Фото А.Казариновой)

Учасники конференції представили результати своєї роботи з гербарними фондами, окремими колекціями, базами даних і т.п. В частині, ботаники з Умані (Г.А.Черная, Т.В.Мамчур) поділились інформацією про результати інвентаризації історичного гербарія Уманського училища земледілля і садівництва (в нинішнє час Уманського національного університету садівництва). Частина цього гербарія (кінець ХІХ – початок ХХ в.) в формі окремої колекції папоротників знаходиться в науковому гербарії Національного дендрологічного парку «Софіївка» НАН України. В науковому гербарії УНУС зберігається колекція ексикат *Herbarium Florae Rossicae* (1897–1907 гг.) – всього 1911 гербарний зразок – які були отримані шляхом обміну з ботаничним відділенням Санкт-Петербурзького товариства естествоиспытателей природы. Особливий інтерес у учасників конференції викликало повідомлення про те, що в ІІІ випуск *Herbarium Florae Rossicae* включені гербарні зразки, зібрані ще в 1899 г. учнями Уманського училища.

Обучення молодіжці основам гербарного дела, залучення її для проведення робіт по упорядкуванню гербарних фондів, створенню і оформленню тематических колекцій, наповненню

баз даних о гербарних образцях являється неотъемлемой частью процесса обучения. С одной стороны, сборы студентов и школьников могут служить ценным источником пополнения гербариев многих учебных заведений, а с другой – сам гербарий является отличным учебным пособием. О структуре учебного гербария жилищно–коммунального колледжа Харьковского национального университета городского хозяйства имени А.Н.Бекетова, его таксономическом разнообразии, особенностях использования при чтении дисциплин ботанической направленности рассказала преподаватель колледжа Е.И.Горелова. На конференции говорилось о том, что поскольку в настоящее время отсутствует централизованное обеспечение учебных заведений разного уровня тематическими демонстрационными гербариями и коллекциями (как это делалось раньше), то они создаются исключительно благодаря энтузиазму учителей и преподавателей. Отмечено, что в сложившейся ситуации необходимо активное участие в этой работе самих учащихся.

Не обошли участники конференции в своих выступлениях важности наличия гербарного материала соответствующего качества, особенно при проведении критико-систематических исследований. Так, В.А.Начичко (Ботанический сад Львовского национального университета имени Ивана Франка) в своем докладе обосновал необходимость учитывать особенности организации побеговых систем представителей рода *Thymus* L. (Lamiaceae) при отборе образцов тимьянов и их гербаризации. Этот важный комплекс диагностических признаков, по мнению докладчика, часто игнорируется ботаниками, что затрудняет последующий анализ гербарного материала.

Активная дискуссия разгорелась после доклада А.О.Савченко (кафедра микологии и фитопатологии ХНУ имени В.Н.Каразіна) об использовании базы данных «PlutoF» при упорядочивании микологических коллекций. Обсуждались «плюсы и минусы» существующих международных баз данных (БД), трудности создания региональных БД, возможности интегрирования в последние БД конкретных исследователей, а также методические подходы к созданию и управлению БД. Высказанные в ходе дискуссии мнения представляли особый интерес для кураторов гербария CWU, поскольку на 2016 год запланирована работа по созданию и наполнению компьютерной базы данных «Гербарий Харьковского национального университета имени В.Н.Каразіна (CWU)». Это сделает информацию о хранящихся гербарных образцах более доступной; облегчит поиск необходимых сведений и их анализ; позволит иметь полную и достоверную информацию о таксономическом разнообразии гербария, сформировать четкое представление о наличии и состоянии гербарных сборов конкретных коллекторов.

В своих выступлениях сотрудники кафедры ботаники и экологии растений ХНУ имени В.Н.Каразіна (Т.В.Догадина, Ю.Г.Гамуля, А.Б.Громакова, О.В.Безроднова) осветили основные моменты истории Гербария Харьковского университета, охарактеризовали вклад целого ряда известных ботаников в формирование имеющегося ныне многотысячного гербарного фонда. Говорилось о том, что сделано и что еще необходимо сделать для того, чтобы сберечь и приумножить это ценное наследие. Так, в своем докладе Ю.Г.Гамуля отметил, что, хотя работа по упорядочиванию основных гербарных фондов и неинсерированного материала, которую ведут преподаватели и сотрудники кафедры, является очень кропотливой, требует больших затрат времени, однако в результате нее практически постоянно выявляются образцы, имеющие историческую ценность или являющиеся типовым материалом. В последние несколько лет перечень типового материала, который хранится в гербарии CWU, значительно пополнился. К настоящему моменту достоверно установлено, что в гербарных фондах находятся типовые образцы 50 таксонов высших растений. Докладчик также проинформировал аудиторию о том, что с 2012 года начата работа по дигитализации гербарных образцов (прежде всего, это делается для типового материала). Несмотря на то, что это очень трудоемкий процесс, требующий специального оборудования, полученные изображения позволяют полнее использовать гербарные коллекции (разумеется, при условии соблюдения необходимых требований – наличие соответствующих шкал цвета, масштабной линейки и т. п.). В этой работе участвуют не только сотрудники кафедры, но и студенты.

В заключении необходимо отметить, что за последние пять лет значительное пополнение гербарных фондов (более 1500 гербарных листов сосудистых растений) и альготеки было связано с выполнением целого ряда научно-исследовательских работ – по изучению современного состояния урбанofлоры Харькова (К.А.Звягинцева), флоры гидрофитов р. Северский Донец (А.О.Казаринова), меловой флоры междуречья Оскола и Сев. Донца (О.В.Безроднова), флоры водорослей водоемов Полесья (М.Д.Жежера – 500 проб) и Лесостепи (Е.В.Райда – 327 проб). Весомый вклад в пополнение лишенологического гербария сделан А.Б.Громаковой. Как отмечалось в ее докладе, в гербарий

інсеровані збори не тільки з території Харківської області, но і матеріали із експедицій в інші регіони України, проведених спільно з ліхенологами Інституту ботаніки імені Н.Г.Холодного НАНУ і Херсонського державного університету (2011 рік – Донецька і Луганська області; 2014 – Николаєвська і Одеська; 2015 – Івано-Франківська область).

Таким чином, гербарне діло сьогодні – це упорядкування і вивчення персональних колекцій видатних учених; типифікація фондів матеріалів; дигіталізація (оцифрування) існуючих гербарних зразків; створення баз даних, каталогів, кадастрів гербарних колекцій; складання гербаріїв регіональних природних флор і об'єктів природно-заповідного фонду; формування демонстраційних і навчальних гербаріїв різної тематики. Немаловажну роль в розв'язанні цих завдань грає Гербарій Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна, який був і залишається сховищем для нащадків ціннішої ботаничної інформації, зібраної завдяки працям десятків учених-ботаніків, сотень студентів-біологів і просто ентузіастів, любителів природи.

На другий день конференції відбулося виїздне засідання в НПП «Слобожанський» (Краснокутський р-н, Харківська обл.), де для учасників конференції працівниками парку була організована екскурсія.

Відомо, що під час підготовки конференції прийшла сумна звістка про смерть 19 липня 2015 року Ніколи Цвелева.

Пам'яті Н.Н.Цвелева

Одним із найбільш яскравих випускників (1951) кафедри вищих рослин Харківського університету, безсумнівно, є Цвелев Ніколай Ніколаєвич – всесвітньо відомий спеціаліст по злакам, член-кореспондент РАН, професор, заслужений діяч науки Російської Федерації. З перших днів навчання на біофаку у Н.Н. чітко визначилися пріоритети – тільки польова ботаніка, тільки робота в природних популяціях – збір, описання, кропотливе вивчення всіх умов і всього габітуса рослини в природній середовищі вирощування.



1947 – доц. А.М. Матвієнко з групою студентів 2-го курсу біофаку у корпусі кафедри низших рослин в ботанічному саду; в першому ряду фронтівки – Федор Педаш і Ніколай Цвелев (фото Ю.Н. Прокудіна)

«Проводився в Криму практика студентів кафедри вищих рослин була, як правило, дуже насиченою. Особливо інтенсивною вона була в 1949 і 1950 рр., коли в ній як студент III курсу, а потім IV курсу брав участь в подальшому найбільшій спеціаліст-знавець злаків «союзного масштабу» Ніколай Ніколаєвич Цвелев. Саме в ці роки з ним познайомився

регулярно отдыхавший и экскурсировавший в Крыму известный ленинградский ботаник С.В.Юзепчук. Он наблюдал Николая «в действии» как незаурядного ботаника с глубокими флористическими познаниями, целеустремленного и умеющего трудиться. Уже тогда Сергей Васильевич просил меня не препятствовать нашему выпускнику Цвелеву поступить в аспирантуру в Ботанический институт им. В.Л.Комарова АН СССР, где ему откроются широкие возможности для дальнейшего научного роста (в Харьковском университете аспирантуры по ботанике в те годы не было). В 1951 году на биофак поступило письмо из Ленинграда с просьбой направить выпускника Н.Н.Цвелева на работу в Ботанический институт. Государственная комиссия по распределению выпускников биофака учла эту просьбу и дала ему направление в Ленинград, где он вскоре и был зачислен в аспирантуру, защитил кандидатскую диссертацию по бескильницам (научный руководитель Б.К.Шишкин) и значительно позже, уже будучи признанным крупным агрологом, докторскую диссертацию по злакам СССР². Это был ботаник «от бога», таким его запомнили все преподаватели факультета. Он остался не только в памяти своих учителей. В Гербарии Харьковского университета (CWU) остался его труд – гербарные образцы растений, и не только злаков, собранные Н.Н. во время многочисленных экскурсий. Никогда, ни из одной экскурсии, он не возвращался с пустыми руками. Эти образцы ждут своего молодого исследователя, настоящего энтузиаста, способного собрать их в единый «Гербарий Н.Н.Цвелева». И это будет лучшей памятью талантливому ботанику от его «alma mater».

Т.В.Догадина, О.В.Безроднова

Рабочие моменты конференции



² Из воспоминаний зав. кафедрой высших растений ХГУ, профессора Ю.Н.Прокудина: Материалы к истории ботаники в Харьковском университете. – Харьков, 1992. – 265с. (рукопись).



Выездное заседание в НПП «Слобожанский» (Краснокутский р-н, Харьковская обл.)



УДК 582.35/99(477)

**Про колекцію видів роду *Festuca* L. (Poaceae) у гербарних фондах
Інституту екології Карпат НАНУ (LWKS)
І.О.Беднарська**

*Інститут екології Карпат НАН України (Львів, Україна)
lbednarska@ukr.net*

У ході монографічного опрацювання систематики роду *Festuca* у флорі України, Білорусі та Литви, на базі LWKS була сформована спеціалізована гербарна колекція роду. Ключовою особливістю колекції є популяційні засади збору матеріалу. На сьогодні у фондах зберігається близько 550 популяційних вибірок по 20–30 зразків у кожній, які загалом налічують близько 11 тисяч рослин. Колекція репрезентує різноманітність популяцій (переважно вузьколистих видів костриць) у різних природно-географічних регіонах та дозволяє аналізувати особливості анатомічної та морфологічної диференціації видів за різних екологічних умов, у природних й антропогенно порушених біотопах, в умовах культури та за погоднокліматичних змін у різні роки.

Ключові слова: *Festuca*, Україна, гербарна колекція, популяції.

**About the collection of the species of the genus *Festuca* L. (Poaceae) in the
herbarium of the Institute of Ecology of the Carpathians of NAS of Ukraine
(LWKS)
I.A.Bednarska**

As a result of monograph studying of the *Festuca* genus taxonomy in the flora of Ukraine, Belarus and Lithuania, on the base of LWKS specialized herbarium collection of the genus has been created. The key peculiarity of the collection are population grounds as to gathering material. As of today about 550 population sample groups with 20–30 specimens in each have been stocked, which total approximately 11 thousands of plants. The collection represents diversity of populations (mostly narrow-leaved fescue species) in various geographical areas and allows analyzing peculiarities of species differentiations anatomically and morphologically in different ecological conditions, in natural and anthropogenically disturbed biotopes, in cultivation conditions and even in weather-climatic changes in different years.

Key words: *Festuca*, Ukraine, herbarium collection, population.

**О коллекции видов рода *Festuca* L. (Poaceae) в гербарных фондах
Института экологии Карпат НАНУ (LWKS)
И.А.Беднарская**

В ходе монографического обработки систематики рода *Festuca* в флоре Украины, Белоруссии и Литвы, на базе LWKS была сформирована специализированная гербарная коллекция рода. Ключевой особенностью коллекции являются популяционные основы сбора материала. На сегодня в фондах хранится около 550 популяционных выборок по 20–30 образцов в каждой, которые в целом насчитывают около 11 000 растений. Коллекция представляет разнообразие популяций (преимущественно узколистных видов овсяниц) в различных природно-географических регионах и позволяет анализировать особенности анатомической и морфологической дифференциации видов в разных экологических условиях, в естественных и антропогенно нарушенных биотопах, в условиях культуры и при погодноклиматических изменениях в разные годы.

Ключевые слова: *Festuca*, Украина, гербарная коллекция, популяции.

Вступ

Критико-таксономічна ревізія таксонів будь-якого рангу, а особливо видів, що належать до критичних таксономічних груп, є неможлива без опрацювання великого фактичного матеріалу, який має бути строго задокументованим і представленим у відповідних архівах, зокрема – у гербарних фондах. Якщо, наприклад, для хорологічного аналізу окремих видів, основним, і часто цілком достатнім джерелом інформації, є матеріали, що зберігаються у гербарних фондах різних установ, то для аналізу видів, які є складними у систематичному відношенні, неможливо обійтися без

спеціалізованих зборів, виконаних за єдиною методикою під певні завдання дослідника. Саме з такою метою, під час критичного перегляду систематики роду *Festuca* у флорі Західних регіонів України (Беднарська, 2007), на базі гербарію Інституту екології Карпат НАНУ (LWKS) у 1995 році була започаткована авторська спеціалізована гербарна колекція видів роду *Festuca*. За 20 років існування колекції географія зборів та різноманітність видів, представлених у фондах, істотно розширились, а сама колекція стала багато в чому унікальним зібранням, зокрема з огляду на популяційні засади його формування.

Серед найбільших проблем у вивченні критичних таксонів є нерівномірне (з географічної точки зору) вивчення видів у різних частинах світу, увага лише до окремих/вибраних таксонів і, особливо, неможливість порівняти дані, отримані різними авторами, через використання ними різних підходів (Беднарська, 2012). Багато в чому це залежить і від того, що покладено в основу досліджень – хаотична сукупність зразків одного виду, зібраних різними авторами, чи все ж таки популяція, яка є продуктом не тільки мінливості, але й добору.

Чимало сучасних авторів недооцінюють того факту, що отриманий ними результат, у першу чергу, буде залежати від походження та кількості опрацьованого матеріалу. На цьому, ще півстоліття тому, наголошував M.Bidault (1968). Серед ключових засад роботи з вузьколистими кострицями M.Bidault зазначає, що 1) збір матеріалу має відбуватися в межах окремих рослинних асоціацій і 2) кількість зразків має становити щонайменше 10–20 рослин (у зносці автор зазначає, що достовірнішим було б вивчення 50–100 зразків, але це б дуже сповільнило роботу і зменшило кількість досліджених таксонів). «Таким чином [ці 20 рослин] це зразок у статистичному розумінні й популяція за біологічним змістом... Ми наполягаємо на цій точці зору, оскільки вона дійсно є фундаментальною для продовження наших досліджень» (с.225).

Однак дотепер систематики головним чином використовують для таксономічних досліджень вже наявні в доступі матеріали, що зберігаються у гербарних фондах, не обтяжуючи себе формуванням спеціальних зборів та колекцій. Порівняння низки робіт провідних систематиків роду за походженням та обсягами опрацьованого в них рослинного матеріалу доводить, що в абсолютній більшості праця базовими для вивчення систематики роду є ніщо інше, як матеріали гербарних фондів (в сенсі розрізненні поодинокі збори, зроблені різними авторами з різних територій і в різні часи). Серед таких є монографічні опрацювання систематики роду у флорі Болгарії (Ахтаров, 1953), Польщі (Pawlus, 1983), Північної Америки (Aiken et al., 1997), Британії (Wilkinson, Stace, 1991) та багато інших. Безумовно, фондові матеріали мають бути опрацьовані – це одна з базових вимог до такого плану робіт, однак, у випадку вивчення критичних таксономічних груп, виключно популяційний підхід і тільки достатньо численні вибірки мають слугувати об'єктом досліджень.

Методика

Принциповою позицією автора роботи та її відмінністю від інших робіт у галузі систематики роду є розгляд природних популяцій як основного об'єкта досліджень. Відповідно й збір матеріалу, його опрацювання та збереження у фондах виконані на засадах популяційного підходу, а основною одиницею збереження у гербарії є популяційна вибірка, яка складається в середньому з 20–30 екземплярів рослин.

У практичній роботі, під час збирання матеріалу, який репрезентує локальні популяції одного виду, ми керувалися двома ключовими засадами: перша – це наявність достовірної просторової ізоляції між ними, і друга – збір матеріалу в межах контуру однорідного фітоценозу. Гербарні збори здійснювали з урахуванням таких вимог:

1. Зразки рослин збирали у фазі цвітіння та початку плодоношення (у фазі стиглого насіння останнє осипається, що унеможлиблює виконання промірів) з повністю сформованою і добре розвиненою генеративною та вегетативною частинами. Виняток становлять зразки, зібрані в не типових для виду умовах (наприклад, для вивчення впливу антропопресії на параметри виду), коли рослини були в пригніченому стані або мали явні відхилення від характерного для виду вигляду, що зазначено окремо.

2. Для виконання статистичних обрахунків середня кількість зразків у вибірці становила не менше 25. Меншу кількість зразків збирали лише у випадку малочисельної популяції або такої, що є обмежена дуже невеликою територією (на острівних вапнякових відслоненнях, галявини серед лісу та ін.). Збори представлені фрагментами дернин, які зібрані на відстанях, достатніх для уникнення відбирання зразків з одного клона. Для щільнодернинних костриць така мінімальна відстань

становила близько 2 метрів, для кореневищних – 5–7 м (Смирнова и др., 1976). Якщо пробні площі були достатньо великі, то збори виконували на більших відстанях рендомним методом.

3. Для визначення екотопологічної диференціації видів в умовах мозаїчного мезорельєфу збір матеріалу проводили в екологічно однорідних умовах.

4. Якщо візуально в межах одного фітоценозу можна було розрізнити кілька форм (наприклад сизі й зелені), то кожен з них збирали як окрему вибірку, щоб уникнути потрапляння в одну вибірку споріднених видів.

Результати та обговорення

Загалом, станом на квітень 2015 року, обсяг популяційних зборів у гербарних фондах LWKS становить понад 550 вибірок, які містять близько 11 тисяч рослин. Географічно найповніше в колекції представлені 8 областей західних регіонів України, де автором найдовше проводяться базові польові дослідження. Окрім них, досить повно в колекції представлені результати експедиційних виїздів у Київську (10 вибірок), Житомирську (20 вибірок), Сумську (8 вибірок), Луганську (7 вибірок), Донецьку (10 вибірок), Харківську (33 вибірки), Одеську та Миколаївську області (29 вибірок), АР Крим (13 вибірок).

На окрему згадку заслуговують матеріали з республіки Білорусь та Литви, які були зібрані під час монографічного опрацювання систематики роду *Festuca* у флорі цих країн (Третьяков и др., 2013). 36 популяційних вибірок репрезентують різноманітність роду в Білорусі; близько 10 популяцій представляють рід флори Литви.

Разом із матеріалами, які демонструють різноманітність роду в різних природно-географічних регіонах, особливу цінність становить колекція вибірок, сформованих під спеціальні авторські ідеї. Так, одним із ключових питань систематики роду є питання амплітуди мінливості діагностичних показників, факторів, які на неї впливають, та норми реакції видів. Наскільки погодні фактори будуть змінювати діагностичні параметри популяції з року в рік; чи будуть аналогічними зміни показників у різних популяцій/видів у різні роки; яким є модифікаційний вплив середовища на морфологічні та анатомічні параметри популяцій тощо. З метою відповіді на ці питання автором були закладені пробні площі на території Рогатинського Опілля (Івано-Франківська область), де впродовж чотирьох років робилися повторні збори місцевих популяцій групи *F. valesiaca* agg. Близько 40 вибірок, які тепер зберігаються у фондах Інституту, дозволили виявити певні закономірності в динаміці показників цих видів та зробити іноді досить несподівані висновки (Беднарська, 2014). Окрім того, для відповіді на вищезазначені питання та порівняльного аналізу змін параметрів природних популяцій в умовах культури було закладено експериментальну дослідну ділянку в м. Львові – 8 вибірок з якої (також зібраних упродовж чотирьох років) репрезентують відповідні зміни.

Гербарна колекція роду *Festuca* також містить зразки, які представляють різні вікові стани деяких рідкісних видів роду, зокрема *F. heterophylla* Lam., *F. pallens* Host, *F. psammophila* (Hack. Ex Celak) Fritsch, зібраних в ході вивчення їх онтоморфогенезу та особливостей генеративного розмноження (у тому числі аналізу потенційної та фактичної насінневої продуктивності). Результати окремих досліджень лягли в основу «Онтогенетичного атласу рослин» (2007).

Низка популяційних зборів була зроблена для порівняльного аналізу видів у природних та антропогенно трансформованих екотопах, аналізу адаптаційних можливостей видів у змінених умовах середовища (природні відслонення та кар'єри, рекреаційні зони, смітники, перелоги, екотони у штучних лісосмугах та ін.).

Особливу цінність будь-якої колекції становлять збори з місць першоопису видів (*locus classicus*), що можуть слугувати певними еталонами для подальшого порівняльного аналізу. Серед таких є чотири види, описані з території України: *F. polesica* Zapal. (Південська обл.), *F. arietina* Klok. (Харківська обл.), *F. taurica* Hack. (Миколаївська обл.) та *Festuca rubra subsp. cretacea* Lavr. (Луганська обл.). Безумовно, в колекції також представлені популяційні вибірки та типові зразки (голотипи) видів, що описані автором, у тому числі *F. X polovina* Bednarska, *F. galiciensis* Bednarska (nom. prov.) (Беднарська, 2014) та низка інших видів, що очікують на з'ясування свого таксономічного статусу.

Необхідно зауважити, що абсолютна більшість зборів роду представлена вузьколистими кострицями (типовий підрід *Festuca*), які належать до критичних таксономічних груп. Що ж до решти видів роду, визначення яких не становить особливих труднощів, зокрема широколистих костриць (підрід *Shedonorus*) та карпатських ендемів (підрід *Drymanthele*), то вони представлені переважно одиничними зборами, які суттєво уточнюють хорологічні дані по цих видах.

Підсумок

Як бачимо, функції гербарної колекції, як архіву наукових досліджень, є дуже широкими. Окрім безпосереднього представлення різноманітності видів у певному регіоні, без колекцій неможливими є перевірка тих чи інших авторських гіпотез, повторний перегляд матеріалів з огляду на нові досягнення в галузі систематики роду, формування уявлення щодо бачення таксономічної концепції автором досліджень та ін. На жаль, автору невідомо про існування аналогічних колекцій (створених за єдиними принципами, з максимальним урахуванням факторів, що можуть впливати на диференціацію популяцій). Це дуже уповільнює роботу, оскільки порівняльний аналіз видів роду проводиться виключно на підставі власних зборів. Разом з тим, дослідження систематики роду *Festuca* у флорі України та суміжних держав тривають: щороку колекція продовжує поповнюватись новими видами з нових територій, а також до основних фондів додаються й збори, які надходять від дослідників з інших регіонів. Поки що їх небагато, адже збір 25 зразків за строгими вимогами – справа не проста, однак, сподіваємось, прочитавши цю статтю, ще більше дослідників захочуть лишити свій слід у такій самотній колекції, як колекція роду *Festuca* у Львові.

Список літератури

- Ахтаров Б. Родъ *Festuca* L. (Власатка) в България // Изв. на Бот. ин-т. – 1953. – С. 3–89. /Akhtarov B. Rod *Festuca* L. (Vlasatka) v Blgariya // Izv. na Bot. in-t. – 1953. – S. 3–89./
- Беднарська І.О. Рід *Festuca* L. (Poaceae) у флорі західних регіонів України. Автореф. дис. ... канд. біол. наук / 03.00.05 – ботаніка. – К., 2007. – 21с. /Bednars'ka I.O. Rid *Festuca* L. (Poaceae) u flori zakhidnykh regioniv Ukrainy. Avtoref. dys. ... kand. biol. nauk / 03.00.05 – botanika. – K., 2007. – 21s./
- Беднарська І.О. Огляд методичних підходів та діагностичних ознак у вивченні вузьколистих костриць (*Festuca* L. subgen. *Festuca*). I. Описова морфологія // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2012. – Т.3 (10), №1. – С. 9–30. /Bednars'ka I.O. Oglyad metodychnykh pidkhodiv ta diagnostychnykh oznak u vuvchenni vuz'kolystykh kostryts' (*Festuca* L. subgen. *Festuca*). I. Opysova morfologiya // Naukovi osnovy zberezhennya biotichnoyi riznomanitnosti. – 2012. – T.3 (10), №1. – S. 9–30./
- Беднарська І.О. Географічна та часова варіабельність анатомо-морфологічних показників у популяціях *Festuca valesiaca* agg. (Poaceae) у флорі Рогатинського Опілля // Наукові основи збереження біотичної різноманітності – 2014. – Т.5 (12), №1. – С. 31–58. /Bednars'ka I.O. Geografichna ta chasova variabel'nist' anatomo-morfologichnykh pokaznykiv u populyatsiyakh *Festuca valesiaca* agg. (Poaceae) u flori Rogatyns'kogo Opillya // Naukovi osnovy zberezhenja biotichnoyi riznomanitnosti – 2014. – T.5 (12), №1. – S. 31–58./
- Онтогенетический атлас растений: научное издание / Отв. ред. Л.А.Жукова. – Йошкар-Ола: ГОУВПО «Марийский государственный университет», 2007. – Т.5. – 372с. /Ontogeneticheskiy atlas rasteniy: nauchnoye izdaniye / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Yoshkar-Ola: GOUVPO «Mariyskiy gosudarstvennyy universitet», 2007. – T. 5. – 372s./
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217с. /Smirnova O.V., Zaugol'nova L.B., Yermakova I.M. Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnyye ponyatiya i struktura). – M.: Nauka, 1976. – 217s./
- Третьяков Д.И., Дубовик Д.В., Скуратович А.Н. и др. Флора Беларуси. Сосудистые растения. В 6 т. Т.2. Liliopsida / под общ. ред. В.И.Парфенова. – Минск: Беларус. навукa, 2013. – 447с. /Tretyakov D.I., Dubovik D.V., Skuratovich A.N. i dr. Flora Belarusi. Sosudistyye rasteniya. V 6 t. T.2. Liliopsida / pod obshch. red. V.I.Parfenova. – Minsk: Belarus. navuka, 2013. – 447s./
- Aiken S.G., Dallwitz M.J., McJanet C.L., Consaul L.L. Biodiversity among *Festuca* (Poaceae) in North America: diagnostic evidence from DELTA and clustering programs, and an ITKEY package for interactive, illustrated identification and information retrieval // Can. J. Bot. – 1997. – Vol.75. – P. 1–10.
- Bidault M. Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* L. s. l. dans le sud-est de la France // Rev. Cytol. et Biol. Vég. – 1968. – Vol.31. – P. 217–356.
- Pawlus M. Systematyka i rozmieszczenie gatuków grupy *Festuca ovina* L. w Polsce // Fragm. flor. et geobot. – 1983 (1985). – Vol.29 (2). – P. 219–295.
- Wilkinson M.J., Stace C.A. A new taxonomic treatment of the *Festuca ovina* L. aggregate (Poaceae) in the British Isles // Bot. J. Linn. Soc. – 1991. – Vol.106. – P. 347–397.

Представлено: Н.М.Сичак / Presented by: N.N.Sychak

Рецензент: Т.В.Догадина / Reviewer: T.V.Dogadina

Подано до редакції / Received: 19.05.2015

УДК: 581.95

**Раритетные кальцефильные виды в Гербарии Харьковского
национального университета имени В.Н.Каразина (CWU)**
О.В.Безроднова*Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)*
o.bezrodnova@mail.ru

Приводится анализ репрезентативности в гербарии CWU сосудистых растений, произрастающих на меловых субстратах северо-восточной Украины (Харьковская область). Кальцефилы, занесенные в Красную книгу Украины, представлены 18 видами (66 гербарных образцов); редкие растения региональной флоры – 27 видами (141 г. о.); гербарий кальцефилов включает сборы из 28 локалитетов. Лучше всего представлены национальный природный парк «Двуречанский», ботанические заказники «Волчанский», «Коробочкино», «Меловой» (более половины гербарных сборов). Установлено, что таксономическое разнообразие раритетной фракции меловой флоры региона и разнообразие локалитетов отражено в гербарии недостаточно. Предлагается учитывать имеющиеся хорологические данные для уточнения природоохранного статуса раритетных видов.

Ключевые слова: *сосудистые растения, кальцефилы, редкие виды, хорология, Харьковская область, локалитеты, локальная флора, гербарные сборы.*

**Раритетні кальцефільні види в Гербарії Харківського національного
університету імені В.Н.Каразіна (CWU)**
О.В.Безроднова

Наведено результати аналізу репрезентативності в гербарії CWU судинних рослин, що ростуть на крейдяних субстратах північно-східної України (Харківська область). Кальцефіли, що занесені до Червоної книги України, представлені 18 видами (66 гербарних зразків); рідкісні рослини регіональної флори – 27 видами (141 г. з.); в гербарії кальцефілів представлено збори із 28 локалітетів. Найліпше представлені національний природний парк «Двурічанський», ботанічні заказники «Вовчанський», «Коробочкино», «Крейдяний» (понад половина гербарних зборів). Виявлено, що таксономічне різноманіття раритетної фракції крейдяної флори регіону і різноманіття локалітетів віддзеркалено в гербарії недостатньо. Пропонується враховувати наведені хорологічні дані для уточнення природоохоронного статусу раритетних видів.

Ключові слова: *судинні рослини, кальцефіли, рідкісні види, хорологія, Харківська область, локалітети, локальна флора, гербарні збори.*

**Rare calciphilic species in V.N.Karazin Kharkiv National University Herbarium
(CWU)**
O.V.Bezrodnova

Representativeness of vascular plants growing on cretaceous deposits in North-Eastern Ukraine (Kharkiv region) in CWU Herbarium has been analyzed. Calciphilic species listed in the Red Book of Ukraine are presented by 18 plant species (66 herbarium specimens); 27 were rare regional flora (141 h. s.); herbarium of calciphytes was collected from 28 localities. The National Natural Park "Dvurechanskii", Botanical Reserves "Volchanskii", "Korobochkino" and "Kreidyanyi" are represented by the most number of specimens (more than half of the herbarium collections). There has been determined that the taxonomic diversity of rare fraction in regional cretaceous flora and diversity of localities are underrepresented in the herbarium. For revision of conservation status of rare species, it has been proposed to take into account the chorological data.

Key words: *vascular plants, calciphytes, rare species, Kharkiv region, habitats, local flora, herbarium collections.*

Введение

Гербарий – это архив ценной научной информации, который имеет многофункциональное значение, а гербарный образец – документ, подтверждающий существование вида в конкретном месте в определенное время. Так, например, в 1976 г. при составлении перечня редких растений Харьковской области для «Червоної книги Української РСР» ботаники Харьковского государственного

университета (ныне ХНУ имени В.Н.Каразина) широко использовали хранящиеся в университете **гербарные материалы** (Прокудин и др., 1979). Анализ же последнего (2009 г.) издания «Червоної книги України» (ЧКУ) показывает, что составители, по всей видимости, не воспользовались информацией о сборах, имеющихся в Гербарии ХНУ имени В.Н.Каразина (CWU). Это относится, в частности, к раритетным кальцефильным видам¹, представленным во флоре Харьковской области. Уникальность мелового флористического комплекса региона обусловлена, прежде всего, наличием в его составе почти трех десятков эндемичных и реликтовых видов, требующих охраны. Вместе с тем, сведения о их хорологии в ЧКУ нуждаются в уточнении и дополнении (Філатова, 2012). Информация же о гербарии Харьковской области не представлена в существующих базах данных.

Цель данной работы – проанализировать информацию об особенностях распространения на территории Харьковской области кальцефильных видов раритетной фракции региональной флоры и оценить их репрезентативность в Гербарии CWU.

Материалы и методы

Материалом для анализа послужили результаты личных исследований меловой флоры Северо-Востока Украины (в пределах Харьковской области) за период с 2006 по 2013 гг.; архивные материалы кафедры ботаники ХНУ имени В.Н.Каразина, в том числе отчеты о научно-исследовательской работе (Вивчення видового та ценотичного різноманіття..., 1999; Еколого-флористичні дослідження..., 2008; Дослідження систематичної..., 2011); гербарные сборы, хранящиеся в Гербарии CWU; научные публикации.

В группу кальцефильных мы включили виды, которые в своем распространении на территории области, как правило, приурочены к эдафотопам меловых склонов, богатым или обогащенным карбонатами (содержание СаО может составлять около 1,5% и более). Для уточнения экологической амплитуды видов по отношению к карбонатному режиму эдафотопы и распределения по карбонатоморфам использовались экологические шкалы Я.П.Дидука (Didukh, 2011).

В процессе работы с разделом Гербария «Флора Харьковской области» проводилась его инвентаризация и составление электронного каталога для последующего внесения информации в соответствующую базу данных. Указывались фамилия коллектора (см. табл. 1), время обнаружения, данные о географическом и административном расположении пункта сбора, особенностях места произрастания (экспозиция и крутизна склона, тип фитоценоза и т. п.).

Результаты камеральной обработки материала даны в табл. 2, отражающей представленность кальцефильных видов раритетной фракции региональной флоры в Гербарии CWU; географию гербарных сборов, проведенных на территории Харьковской области за последнее столетие; места выявления видов за последнее десятилетие. Латинские названия видов даны в соответствии с "Vascular plants of Ukraine. A nomenclature checklist" (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). Для каждого вида указаны данные о созологическом статусе; наличии/отсутствии в гербарии – число имеющихся гербарных образцов (г. о.) и локалитетов, где вид был обнаружен в тот или иной период; перечень коллекторов, годов и мест сбора (условные обозначения приведены в табл. 1). Если при полевых исследованиях популяция регионально редкого вида была малочисленная или вид был занесен в ЧКУ, гербарные образцы не отбирались, а местонахождение таких видов лишь фиксировалось в геоботаническом описании.

Результаты и обсуждение

Как свидетельствуют литературные данные, первые описания меловой флоры региона проводились такими выдающимися ботанико-географами, как О.М.Краснов (1893), В.И.Талиев (1904, 1905). Однако в исследованной гербарной коллекции их сборы отсутствуют, а наиболее старыми являются гербарные образцы Е.М.Лавренко и М.В.Клокова, датированные 1918 и 1924 гг. (табл. 2). В начале 20-х гг. XX ст. изучением меловой флоры правобережья р. Оскол занимался М.И.Котов (1927), однако выявленные в гербарии сборы относятся к более позднему времени (30-е гг.). В 1933–34 гг. гербаризацией представителей меловой флоры по рекам Волчья и Плотва занимался В.Чешко. К

¹ Под кальцефильными видами (кальцефитами) подразумеваются растения, обитающие на почвах, богатых кальцием, а также в местах выхода известняков, мергелей, мела и др. карбонатных пород (Словарь ботанических терминов, 1984).

рассматриваемому периоду относятся сборы Ю.Н.Прокудина, совершившего в 1936 г. совместно с директором ботанического сада Харьковского университета М.М.Башинской несколько экспедиционных выездов для пополнения живых коллекций (Прокудин, Матвиенко, 1992). В результате существенно пополнился представителями меловой флоры Поосколья гербарий университета (представлены в гербарии и сборы нынешнего директора ботанического сада А.А.Алехина за 2002 г.).

Таблица 1.

Перечень коллекторов и мест сбора

Коллекторы	Условные обозначения	Места сбора	Условные обозначения
Алексеевко М.И.	АМ	Балаклеяский район	
Алехин А.А.	А	окр. с. Довголевка	Дов
Баник М.В.	БМ	у гран. кол-за «Пятигорский»	Пят
Башинская М.М.	Б	окр. с. Красна Гусаровка	К-Г
Безроднова О.В.	БО	Волчанский район:	
Воскресенская	В	окр. с. Бочково	Боч
Гамуля Ю.Г.	ГЮ	окр. с. Васильевка	Вас
Горелова Л.Н.	ГЛ	окр. с. Землянки	Зем
Горелова Е.И.	ГЕ	окр. с. Зыбино	Зыб
Гура Т.В.	Г	окр. с. Охримовка	Охр
Демченко И.В.	Д	окр. ст. Лебединовка	Леб
Друлева И.В.	ДИ	окр. с. Чайковка	Чай
Ермоленко Е.Д.	Е	по р. Волчьей	рВ
Клоков М.В.	КМ	Двуречанский район:	
Коваленко Ю.Л.	КЮ	окр. пгт. Двуречная	Дв
Коврига А.В.	К	окр. с. Каменка	Кам
Кондауров В.И.	КВ	окр. с. Колодезное	
Комир З.В.	КЗ	окр. с. Красное Первое	Кр
Котов М.И.	КМ	окр. с. Лозовая Первая	Лоз
Кудрявцев	КД	окр. с. Новомлыньск	Нов
Лавренко Е.	Л	окр. с. Петро-Ивановка	П-И
Пенская	П	окр. с. Тополи	Топ
Прокудин Ю.Н.	ПЮ	Изюмский район	
Рябышенко	Р	гора Кременец (г. Изюм)	Крем
Сабадаш Н.А.	С	окр. с. Червоный Оскол	Ч-О
Саидахмедова Н.Б.	СН	Купянский район	
Тверетинова В.В.	Т	Кочинская степь	Коч
Цвелев Н.Н.	Ц	окр. с. Пристен	Пр
Цыганкова В.З.	ЦВ	окр. с. Плетки	Пл
Чешко В.	Ч	окр. с. Переволочное	Пер
Шокарева	Ш	правый берег р. Оскол	рО
Штанько В.И.	ШТ	Лозовской район	
		окр. ст. Краснопавловка	Крас
		Змиевской район	
		окр. ст. Борки	Бор
		Шевченковский район	
Авторство не указано	Н	окр. с. Гетмановка	Гет

Малочисленность гербарных сборов кальцефильных видов таких ботаников, как Н.Н.Цвелев, Е.Д.Ермоленко, В.В.Тверетина, З.В.Комир, объясняется тем, что исследование меловой флоры не было для них приоритетным. В то же время, например, М.И.Алексеев специально занималась изучением особенностей меловой флоры бассейна р. С. Донец (Алексеев, 1967, 1970), что нашло отражение и в гербарном материале. Со второй половины 70-х годов и на протяжении практически трех десятилетий флора Харьковской области (в том числе меловая) исследовалась Л.Н.Гореловой, о чем свидетельствуют как гербарные сборы, так и многочисленные публикации, в том числе несколько монографий (Горелова, Алехин, 1999, 2002).

Часть гербарных сборов (с 1963 по 2012 гг.) принадлежит студентам кафедры ботаники (Е.И.Горелова, Т.В.Гура, И.В.Демченко, Ю.Л.Коваленко, А.В.Коврига, В.И.Кондауров, В.И.Штанько, Н.А.Сабадаш), тематика их дипломных работ касалась изучения меловой флоры области и исследования раритетной части региональной флоры.

Необходимо отметить, что около 50% гербарных образцов относится ко второй половине XX ст. (60–80-е гг.). Именно в этот период кафедра ботаники Харьковского университета интенсифицировала научную работу по разработке природоохранной тематики (Прокудин, Матвиенко, 1992). В 1979 г. в виде аннотированного списка были опубликованы сведения по редким видам флоры области (Прокудин и др., 1979). По большинству перечисленных в списке видов **были собраны гербарные образцы** и подготовлены карточки с перечнем местонахождений, для составления карт их распространения на территории области. Из 118 видов сосудистых растений этого списка 26 – находящиеся на территории области под угрозой вымирания, из них пятая часть – кальцефильные виды.

Такими видами, например, считались эндеми бассейна р. С. Донец *Schiverekia mutabilis* Alexejeenko и *Linaria cretacea* Fisch. ex Spreng. (на момент инвентаризации в Гербарии CWU не выявлено ни одного гербарного образца этих видов, собранных на территории области!). Относительно *Schiverekia mutabilis* еще в 1983 г. были высказаны опасения, что вид исчез из флоры области, так как во время экспедиционных исследований 1977–1979 гг. не был обнаружен в единственном известном на территории Харьковской области местонахождении в окр. с. Охримовка (Ефремовка) (Горелова, 1983). Данный вид в настоящее время не входит в список регионально редких видов (РРВ), но, возможно, его следует включить со статусом «по-видимому, исчезнувший». Ведь долгое время считалось, например, что на Харьковщине имеется всего 2–3 локалитета *Daphne sophia* Kalen. только в долине р. Волчья, хотя позднее были выявлены новые местонахождения этого вида (Банік та ін., 2007).

Если первоначальный список требующих охраны сосудистых растений флоры Харьковской области включал немногим более ста видов, то дальнейшие флористические исследования (Горелова и др., 1981; Горелова, 1987; Горелова, Друлева, 1987 и др.) показали, что таких видов не менее 154, в том числе 31 вид на грани исчезновения (Горелова, Тверетина, 1992). К началу XXI ст. уже говорилось о 255 видах, требующих индивидуальной охраны на территории области (Горелова, Алехин, 1999). В настоящее время в **официальном** перечне РРВ для Харьковской области указано 182 вида сосудистых растений, из которых **почти четверть – кальцефильные** (Офіційні переліки..., 2012). Необходимо отметить, что в данный список внесены несколько кальцефилов из ЧКУ (вообще таких видов более двух десятков) и отсутствует целый ряд раритетных для региона видов. Даже по самым скромным подсчетам в число кальцефильных видов раритетной части региональной флоры входят не менее 27 – гемикарбонатofilов; 24 – факультативных карбонатofilов и 16 – облигатных (гиперкарбонатofilов).

Группа **гемикарбонатofilов**, предпочитающих обогащенные карбонатами почвы, не только наиболее многочисленна, но и довольно разнообразна с точки зрения ценотической приуроченности видов. Информация о распространении представителей данной группы по территории области и их встречаемости во флоре меловых степей и меловых обнажений иногда носит противоречивый характер. Например, по сведениям Л.Н.Гореловой (Горелова, Алехин, 1999), в растительных сообществах изредка можно встретить такие виды, как *Vinca herbacea* Waldst. et Kit, *Poterium sanguisorba* L., *Allium flavescens* Besser; очень редко встречаются *Astragalus tanaiticus* C. Koch, *Hypericum elegans* Steph. (по Осколу и его притокам); *Trinia multicaulis* (Poir.) Schischk. (восточная часть области); *Salvia austriaca* Jacq. (Купянский р-н); *S. aethiopsis* L., *Goniolimon tataricum* (L.) Boiss., *Limonium platyphyllum* Lincz., *Echium russicum* J. F. Gmel. (преимущественно степная часть области).

Из названных видов только для двух (*Allium flavescens* и *Salvia aethiopis*) гербарным материалом подтверждается приуроченность к меловым степям.

В то же время, редко встречающийся и только в степной части области (Горелова, Алехин, 2002) вид *Teucrium polium* L. представлен в гербарии большим числом образцов из целого ряда локалитетов (часто приуроченных к выходам мела) как степной, так и лесостепной зоны. Это подтверждается и нашими исследованиями. Не очень редок в растительных сообществах и вид *Anthyllis macrocephala* Wender, хотя на меловых обнажениях встречается не часто (2 г. о. – окр. с. Тополи и пгт Двуречная). Из двух представителей рода гиацинтик – *Hyacinthella pallasiana* (Stev.) Losinsk. и *H. leucophaea* (C.Koch) Schur. – только для последнего подтверждено произрастание на меловых обнажениях. Такой же гемикарбонатofil, как *Convolvulus lineatus* L., на территории области приурочен исключительно к меловым обнажениям (Горелова, Алехин, 2002), хотя это не подтверждено гербарным материалом.

Встречается в составе локальных меловых флор Харьковской области и целый ряд ковылей (*Stipa pennata* L., *S. pulcherrima* C.Koch, *S. lessingiana* Trin.et Rupr., *S. zaleskii* Wilensky), однако, как показали результаты инвентаризации, в гербарных сборах это не отражено (исключение составляет *Stipa capillata* L.). Этот факт явился неожиданностью, так как кафедра долгое время занималась изучением злаков Украины. Для *Crambe tataria* Sebeók в ЧКУ на территории Харьковской области указаны два локалитета (в низовьях р. Волчья и среднем течении р. Оскол). В соответствии же с гербарным материалом и литературными данными (Горелова, Алехин, 1999), этот вид распространен на меловых обнажениях в среднем течении рек Волчья и Верхняя Двуречная.

Следует отметить, что среди **карбонатofilов** региональной флоры (как факультативных, так и облигатных) довольно много понтических и панноско-понтических видов. К ним относятся, например, *Echinops ruthenicus* M. Bieb., *Artemisia salsoloides* Willd, а также *Paeonia tenuifolia* L., еще тридцать пять лет назад попавший в список видов, находящихся под угрозой вымирания на территории Харьковской области (Прокудин и др., 1979). В гербарии сохранились образцы этого краснокнижного вида, собранные на территории Купянского р-на в 1918 и 1924 годах. Очень редко по р. Оскол (в пределах Харьковской области) и его притоку р. Верхняя Двуречная встречается, как эдификатор или эдификаторный ассектатор, восточно-европейский эндем *Hedysarum grandiflorum* Pall. (на момент инвентаризации в Гербарии CWU имелось только два гербарных образца данного вида). Часть карбонатofilов, выступающих в растительных сообществах региона как в качестве эдификаторов, так и ассектаторов, – европейско-сибирские виды. Среди них, как показывают наши исследования, типичными представителями многих локальных меловых флор региона являются *Carex humilis* Leys. и *Astragalus albicaulis* DC. К сожалению, на момент инвентаризации в гербарии имелся лишь один экземпляр первого вида, а второй был представлен сборами только из четырех локальных флор. Аналогичная ситуация характерна и для волжско-донского эндема *Asperula tephrocarpa* Czern. ex M. Pop. et Chrshan. (хранился 1 г. о., хотя вид довольно распространенный на меловых обнажениях).

Интересная ситуация сложилась в отношении представителей рода *Linum* L. Первоначально (в 1976 г.) ни один из них не был внесен в список редких растений Харьковщины, но уже в начале 90-х *Linum hirsutum* L. рассматривался в качестве редкого для региона вида, численность которого сокращается (Горелова, Тверетинова, 1992). По литературным данным (Горелова, Алехин, 2002), лен жестковолосистый приурочен к восточным и юго-восточным районам области (что подтверждено нашими исследованиями), хотя, судя по гербарному материалу, в свое время был распространен в меловых степях на северо-востоке области (Волчанский р-н). Основываясь на имеющихся гербарных материалах (сборы З.В.Комир за 1972 г. в Волчанском р-не), можно предположить, например, что *Spiraea crenata* L. распространена не только в центральных районах области, но и в ее северной части. Пока только на основании литературных данных (Горелова, Алехин, 1999) можно говорить о наличии в составе локальных меловых флор региона таких очень редко встречающихся видов, как *Centaurea rurhenica* Lam., *Helianthemum nummularium* (L.) Mill., *Prunella grandiflora* (L.) Scholl., *Minuartia leosperma* Klokov. Последний вид не был включен в официальный перечень РРВ. Как следует из сказанного выше, целый ряд кальцефильных видов региональной флоры нуждается в уточнении хорологических данных или изменении зоологического статуса.

Очень малым числом экземпляров были представлены в гербарии, например, такие виды из ЧКУ, как *Onosma tanaitica* Klokov и *Festuca cretacea* T.Pop. et Proskor (два и пять г. о. соответственно). Необходимо отметить, что для оносмы донской в ЧКУ в пределах Харьковской области указано

только два локалитета, а для овсяницы меловой – один, причем не совпадающие с гербарным материалом CWU. В соответствии с литературными (Горелова, Алехин, 1999; Горелова, Горелова, 2003), архивными данными и нашими исследованиями, оба вида встречаются спорадично по р. Волчья, р. Оскол и его притокам, также как и вид *Koeleria talievii* Lavr. Относительно разнообразна география многочисленных сборов (почти за 60 лет) таких кальцефилов, как *Hyssopus cretaceus* Dubjan и *Androsace koso-poljanskii* Ovcz. Имеются сведения о наличии данных видов как в указанных в ЧКУ локалитетах (по р. Волчьей), так и отсутствующих (по р. Оскол и его притокам – Верхней Двуречной и Нижней Двуречной).

Группа **облигатных карбонатофилов** (гиперкарбонатофилов) относительно немногочисленна, но включает виды, определяющие специфику меловой флоры региона. Типичным представителем нашей, так называемой, «тимьяновой флоры» (Гринь, 1973) является регионально редкий вид *Thymus calcareous* Klok. & Des.-Shost. Имеется несколько экземпляров и *Thymus cretaceus* Klok. & Des.-Shost., нуждающихся в уточнении видовой принадлежности (возможно, это типовой материал). Из списка РРВ в эту группу входит и *Polygala cretacea* Kotov. На момент инвентаризации в гербарии имелся только один экземпляр. Наши сборы подтвердили наличие данного вида в окр. с. Петро-Ивановка, кроме того, были инсерированы образцы еще из двух локалитетов.

Таблица 2.
Репрезентативность кальцефильных видов раритетной части флоры Харьковской области в гербарии ХНУ имени В.Н.Каразина (CWU)

Название вида	Число г.о./локалитетов	Коллектор, год, место сбора или выявления вида ²	Вид входит в ³		
			ERL	ЧКУ	РСПВ
<i>Allium flavescens</i> Besser	6/2	N, 1939, -; БО, 2012, Кам			+
<i>Alyssum gymnopodium</i> P. Smirn.	2/2	N, 1982, Топ; N, П-И, 1998	+	+	
<i>Androsace koso-poljanskii</i> Ovcz.	15/8	ПЮ, Б, 1936, Дв; N, 1938, Кам, Дв; В, 1937, Дв; Е, 1937, Нов; АМ, 1960, рВ; Ш, 1963, Пер; ЦВ, 1973, Нов; ДИ, ЦВ, 1973, Охр; ДИ, К, Зем; ГЮ, СН, 1998, П-И; Д, 1998, рВ; КЮ, 2012, Лоз; БО, 2012, Дв, Нов, Кам, П-И	+	+	
<i>Anthyllis macrocephala</i> Wender.	7/2	А, ГЕ, 2002, Топ; КЮ, 2012, Лоз			+
<i>Artemisia hololeuca</i> M. Bieb. ex Besser	2/5	ГЛ, Т, 1977, Кам; Д, 1998, рВ; БО, 2012, Дв, Нов, Кам, П-И	+	+	
<i>Artemisia salsoloides</i> Willd.	1/1	БО, 2012, Дв			+
<i>Asperula cynanchica</i> L.	3/2	А, ГЕ, 2002, Топ; БО, 2012, Дв			
<i>Asperula tephrocarpa</i> Czern. ex M. Pop. & Chrshan.	5/5	К, ГЛ, 1981, Охр; БО, 2012, Дв, Кам, Нов, П-И			+
<i>Astragalus albicaulis</i>	8/9	N, 1938, Дв; Ш, Р, 1963, Пер; Д, 1998, рВ; А, ГЕ, 2002,			+

² Фамилии коллекторов и названия мест сбора даны в виде условных обозначений (расшифровку см. в табл. 1); жирным шрифтом выделены сборы автора статьи, курсивом отмечены локалитеты, в которых вид был выявлен, но не гербаризировался.

³ Вид входит в следующие списки редких и охраняемых видов: ERL – European Red List; ЧКУ – Червона книга України; РСПВ – региональный список редких видов.

DC.		Топ; КЮ, 2012, Лоз; БО, 2012, Дв, Кам, Кол, П-И, Нов			
<i>Astragalus ausriacus</i> Jacq.	9/9	N, 1938, Дв; Ш, 1963, Пер; КЗ, 1972, Красн; Ц, 1973, Охр; А, ГЕ, 2002, Топ; БО, 2012, Кол, П-И, Кам, Нов			
<i>Astragalus ucrainicus</i> M. Pop. & Klokov	4/2	Р, 1963, Пер; БО, 2012, Нов			+
<i>Bupleurum failcatum</i> L.	7/7	Ч, 1934, Охр; N, 1938, Пер; КЮ, Лоз, 2012; БО, 2012, Дв, Кам, Кол, Нов			
<i>Carex humilis</i> Leys.	7/6	N, 1960, Охр, Чай; ГЛ, 1977, Кам; КЮ, 2012, Лоз; БО, 2012, Дв, Кам, Нов, П-И			+
<i>Crambe tataria</i> Sebeók	1/1	ГЛ, 1981, Зем	+	+	
<i>Daphne sophia</i> Kalen.	2/1	Д, 1998, Охр	+	+	
<i>Echinops ruthenicus</i> M. Bieb.	4/3	Ч, 1933, Зыб; N, 1937, Дв; БО, 2012, Кам, Дв			+
<i>Elytrigia stipifolia</i> (Czern. ex Nevski) Nevski	1/1	ГЛ, 1979, Зем	+	+	
<i>Erysimum cretaceum</i> (Rupr.) Schmalh.	1/1	ГЛ, -, Охр	+	+	
<i>Festuca cretacea</i> T.Pop. & Proskor.	5/4	Б, 1937, Пер; ПЮ, 1963, рО; ГЛ, 1979, Зем; БМ, 2013, Кр		+	
<i>Genista tanaitica</i> P. Smirn.	3/3	А, ГЕ, 2002, Топ; КЮ, 2012, Лоз; БО, 2012, Нов			
<i>Goniolimon tataricum</i> (L.) Boiss.	2/1	П, 1960, Ефр			+
<i>Hedysarum grandiflorum</i> Pall.	4/2	N, 1937, Пер; С, 1998, П-И; БО, 2012, Нов, П-И			+
<i>Helianthemum cretaceum</i> (Rupr.) Juz. Ex Dobroc.	1/1	Д, 1998, рВ		+	
<i>Hyacinthella leucophaea</i> (C.Koch) Schur.	1/2	КЮ, 2012, Лоз; БО, 2012, П-И			+
<i>Hyssopus cretaceus</i> Dubjan.	4/4	Г, 1993, Пр; БО, 2012, Дв, Кам, П-И,	+	+	
<i>Koeleria talievii</i> Lavrenko	2/6	Р, 1963, Пер; КЮ, 2012, Лоз; БО, 2012, Дв, Кам, П-И, Нов		+	
<i>Linum hirsutum</i> L.	6/4	ПЮ, Б, 1936, -; N, 1938, Дв; АМ, 1960, Охр; БО, 2012, Дв, Кам, Нов			+
<i>Linum ucrainicum</i> (Griseb. ex Planch.) Czern.	14/5	N, 1938, Дв; Ш, 1963, Пер; ЦВ, 1963, Нов; АМ, 1960, Охр; ЦВ, 1973, Охр; БО, 2012, Дв, Кам, Нов			+
<i>Matthiola fragrans</i> Bunge	2/5	АМ, 1960, рВ; Г, Шт, 1981, Охр; БО, 2012, Дв, Кам, Нов, П-И		+	
<i>Onosma tanaitica</i> Klokov	2/2	С, 1998, П-И; Д, 1998, рВ; БО, 2012, Дв, Кам, П-И		+	
<i>Paeonia tenuifolia</i> L.	4/1	Л, 1918, Коч; КМ, 1924, Коч		+	

<i>Pimpinella titanophila</i> Woronow	15/9	Ч, 1933, Зыб, 1934, Вас; ПЮ, Б, 1936, Дв; АМ, 1960, Чай, Охр, Боч; ЦВ, 1973, Охр; N, 1938, Дв; КЮ, 2012, Лоз; БО, 2012, Дв, Кам, Нов, П-И			
<i>Polygala cretacea</i> Kotov	4/3	С, 1997, П-И, БО, 2012, Дв, Кам, П-И			+
<i>Salvia aethiopsis</i> L.	2/2	КВ, 2010, Гет; КЮ, 2012, Лоз			+
<i>Silena cretacea</i> Fisch. ex Spreng.	1/1	ГЛ, 1978, Дв	+	+	
<i>Silene supina</i> M. Bieb.	3/3	Б, 1935, рВ, БО, 2012, Дв, Кам			+
<i>Scrophularia cretacea</i> Fisch. ex Spreng.	13/6	ПЮ, Б, 1936, Дв; N, 1938, Дв; ЦВ, 1963, Нов; Р, 1963, Пер; Е, 1963, Нов; ГЛ, Т, 1977, Крем; А, ГЕ, 2002, Топ; КД, -, Кр; БО, 2012, Дв, Кам, Нов, П-И	+	+	
<i>Scutellaria cretica</i> Juz.	6/6	N, 1937, Пер; N, 1938, Дв, 1939, Пят; Г, 1993, Пр; Е, ЦВ, 1963, Нов; А, ГЕ, 2002, Топ		+	
<i>Spiraea crenata</i> L.	1/1	КЗ, 1972, Леб			+
<i>Stipa capillata</i> L.	2/7	ПЮ, Б, 1936, Дв, Кам; КВ, 2010, Гет; КЮ, 2012, Лоз; БО, 2012, Дв, Кам, Кол, П-И, Нов		+	
<i>Teucrium polium</i> L.	15/11	N, 1935, Дов; ПЮ, Б, 1936, Дв; N, 1938, Кам; Л, 1939, Пят; 1947, Крем, 1949, К-Г; Ц, 1949, Мох; АМ, 1960, Боч; ЦВ, 1973, Охр; Г, 1993, Пл; N, 1998, П-И; БО, 2012, Дв, Кам, П-И, Нов			+
<i>Thymus calcareus</i> Klok. & Des.-Shost.	5/5	Г, 1993, Пр; БО, 2012, Дв, Кам, П-И, Нов			+
<i>Thymus cretaceus</i> Klok.& Des.-Shost.	3/3	КМ, 1926, Ч-О; ГЛ, ШТ, 1981, Охр; ГЛ, Т, 1977, Крем			
<i>Valeriana tuberosa</i> L.	1/1	КМ, 1924, Коч			+

Из облигатных карбонатofilов, входящих в ЧКУ, в настоящее время наибольшим числом гербарных образцов (13) представлен *Scrophularia cretacea* Fisch. ex Spreng. Это сборы 11 коллекторов, начиная с 1936 по 2002 г., из пяти локалитетов на правом берегу р. Оскол. Наличие вида в некоторых из них подтвердили наши исследования 2012 г. В то же время, вид *Artemisia hololeuca* M. Bieb. ex Besser. представлен в гербарии только двумя образцами, а по литературным данным (Горелова, Алехин, 2002) и нашим наблюдениям, он встречается по Осколу и его притокам не так уж редко (хотя это тоже не получило отражения в ЧКУ). Представляют локалитеты, не указанные в ЧКУ, и имеющиеся гербарные образцы видов *Alyssum gymnopodium* P. Smirn., *Silena cretacea* Fisch. ex Spreng., *Matthiola fragrans* Bunge. Все пять перечисленных видов на территории области находятся на западной границе ареала, следовательно, остается актуальным мониторинг состояния уже известных популяций, а также выявление новых местонахождений, особенно в междуречье рек Оскол и С. Донец. Относительно *Linaria cretacea* Fisch. ex Spreng. в 70-х годах отмечалось, что данный вид встречается на мелах по р. Оскол (Прокудин и др., 1979); позднее упоминалось только о единственном местонахождении в окр. пгт Двуречная (Горелова, Алехин, 1999). Наши исследования 2012 г. подтвердили наличие вида в указанном месте. Популяция насчитывала несколько десятков особей и располагалась в верхней трети склона, вдоль грунтовой дороги на слабо эродированном уплотненном меловом субстрате, практически полностью лишенном растительности.

В ЧКУ отмечается, например, приуроченность *Syrenia talijevii* Klok. к слабощелочистым меловым обнажениям. На территории же области этот вид, по-видимому, чаще встречается на песках, в борах (Горелова, Алехин, 1999), хотя гербарным материалом это не подтверждено. Необходимо также отметить, что в соответствии с экологическими шкалами (Didukh, 2011) в группу **акарбонатofilов** (растущих на почвах с незначительным содержанием карбонатов) попадают как приуроченный к

меловым обнажениям вид *Silene supina* Bieb., так и ряд видов с более широкой эколого-ценотической амплитудой (*Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Campanula altaica* Ledeb., *Valeriana tuberosa* L., *Valeriana wolgensis* Kazak.). По всей видимости, вид *Silene supina* на территории области выступает как гемикарбонатofil. Информация же о произрастании *Campanula altaica* и *Valeriana wolgensis* на меловых обнажениях (Горелова, Алехин, 1999) нуждается в уточнении. Для первого вида известно лишь одно местонахождение (вблизи обнажений мела по р. Волчья в окр. с. Землянки), но гербарным материалом это не подтверждено; как впрочем и произрастание второго вида на территории Изюмского р-на (в гербарии только сборы М.В.Клокова 1924 г. из окр. г. Харькова (пос. Рогань)).

Отдельно следует остановиться на кальцефильных видах, ранее **не рассматривавшихся как редкие**. Если при определении раритетности учитывать отношение площади распространения вида к общей площади региона и его приуроченность только к определенному типу биотопа, то имеются достаточные основания для отнесения к раритетной фракции региональной флоры, например, *Vupleurum falcatum* L., *Pimpinella titanophila* Woronow, *Linum ucrainicum* Czern. Распространение этих видов по территории области связано, прежде всего, с меловыми обнажениями, что нашло отражение и в гербарных сборах.

В конце прошлого столетия в природно-заповедном фонде (ПЗФ) Харьковской области меловая флора была представлена недостаточно (Горелова та ін., 1993). В настоящее время охрана многих раритетных кальцефильных видов на территории области довольно эффективно осуществляется в Национальном природном парке «Двуречанский». Способствуют охране и ботанические заказники как общегосударственного («Волчанский»), так и местного значения («Коробочкино», «Меловой» и некоторые др.). Как показала инвентаризация, именно с этими территориями связано подавляющее большинство гербарных сборов. Необходимо отметить, что с целью охраны локальных меловых флор харьковскими ботаниками были подготовлены научные обоснования для целого ряда территорий, но далеко не все получилось ввести в состав ПЗФ области (многие так и остались перспективными для дальнейшего заповедания). Примерами зарезервированных территорий в Двуречанском р-не являются почвенный и ландшафтный заказники возле сел Колодязное и Петро-Ивановка, ботанические заказники в урочищах Михайловка и Крючка бассейна р. Верхняя Двуречная (Природно-заповідний фонд..., 2005).

Заключение

Разнообразие кальцефильных видов раритетной фракции флоры Харьковской области представлено в гербарии недостаточно (отсутствует около 30% видов). Имеющийся гербарный материал собран в 28 пунктах, большинство из которых расположено по рекам Волчья и Оскол. В связи с этим не отражен целый ряд локалитетов, где по литературным, архивным и оригинальным данным широко представлены кальцефильные виды.

Для некоторых представителей меловой флоры, произрастающих на территории Харьковской области, в «Червоній книзі України» имеет место неполнота хронологических данных. Нуждается в дополнении и уточнении сведений о современном распространении и целый ряд кальцефильных видов региональной флоры, для некоторых из них требуется также уточнить эколого-ценотическую приуроченность или изменить соэкологический статус.

Проведенное исследование указывает на необходимость качественно переработать официальный список регионально редких видов (в частности включить в него *Vupleurum falcatum* L., *Pimpinella titanophila* Woronow, *Alyssum lenense* Adams, *Minuartia leosperma* Klok. и др.), а также обосновывает важность проведения дальнейших исследований по выявлению новых местонахождений популяций и мониторинга состояния уже известных.

Список литературы

- Алексеенко М.И. К характеристике растительных сообществ дигрессивных и демутиационных смен на меловых склонах в бассейне р. Сев. Донец // Мат. Харьковского отдела Географического общества Союза ССР. – 1967. – Вып.4. – С. 135–142. /Alekseyenko M.I. K kharakteristike rastitel'nykh soobshchestv digressivnykh i demutatsionnykh smen na melovykh sklonakh v bassejne r. Sev. Donets // Mat. Khar'kovskogo otdela Geograficheskogo obshchestva Soyuzs SSR. – 1967. – Вып.4. – С. 135–142./
- Алексеенко М.И. Основные фитоценоотипы на мелах в бассейне р. Сев. Донец и их роль в процессе разрастания меловых склонов // Мат. Харьковского отдела Географического общества Украины. – 1970. – Вып.7. – С. 105–112. /Alekseyenko M.I. Osnovnyye fitotsenotipy na melakh v bassejne r. Sev. Donets i ikh rol' v

protseste razrastaniya melovykh sklonov // Mat. Khar'kovskogo otdela Geograficheskogo obshchestva Ukrainy. – 1970. – Vyp.7. – S. 105–112./

Банік М.В., Тверетінова В.В., Волкова Р.Є. та ін. Нові місцезнаходження *Daphne sophia* Kalen. (Thymelaeaceae) в Україні // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т.64, №4. – С. 565–569. /Banik M.V., Tveretina V.V., Volkova R.Ye. ta in. Novi mistseznakhodzhennya Daphne sophia Kalen. (Thymelaeaceae) v Ukraini // Ukr. botan. zhurn. – 2007. – T.64, №4. – S. 565–569./

Вивчення видового та ценотичного різноманіття заповідного фонду Харківської області // Звіт про НДР (заключний). Харківський національний університет імені В.Н.Каразіна; Т.В.Догадіна. – No ДР 0197U008185, Інв. No 17-16-98. – Харків, 1999. – 78с. /Vyvchennya vydivogo ta tsenotychnogo riznomanityta zapovidnogo fondu Khar'kivskoy oblasti // Zvit pro NDR (zaklyuchnyy). Khar'kivskyy natsionalnyy universytet imeni V.N.Karazina; T.V.Dogadina. – No DR 0197U008185, Inv. No 17-16-98. – Kharkiv, 1999. – 78s./

Горелова Л.Н. О некоторых редких растениях бассейна Северского Донца в Ворошиловградской области // Вестник Харьковского ун-та. – №250 «Новые исследования по флористике, физиологии и иммунитету растений». – Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1983. – С. 22–24. /Gorelova L.N. O nekotorykh redkikh rasteniyakh basseyna Sevierskogo Dontsa v Voroshilovgradskoy oblasti // Vestnik Khar'kovskogo un-ta. – №250 «Novyye issledovaniya po floristike, fiziologii i immunitetu rasteniy». – Khar'kov: Vyshcha shkola. Izd-vo pri Khar'k. un-te, 1983. – S. 22–24./

Горелова Л.Н. Флора и растительность в районе среднего течения реки Сев. Донец // Вестник Харьковского ун-та. – №308 «Флора и растительность среднего течения р. Сев. Донец и вопросы ее охраны». – Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1987. – С. 8–16. /Gorelova L.N. Flora i rastitel'nost' v rayone srednego techeniya reki Sev. Donets // Vestnik Khar'kovskogo un-ta. – №308 «Flora i rastitel'nost' srednego techeniya r. Sev. Donets i voprosy yeye okhrany». – Khar'kov: Vyshcha shkola. Izd-vo pri Khar'k. un-te, 1987. – S. 8–16./

Горелова Л.Н., Алехин А.А. Редкие растения Харьковщины (Систематический список редких сосудистых растений, вопросы их охраны). – Харьков, 1999. – 52с. /Gorelova L.N., Alekhin A.A. Redkiye rasteniya Khar'kovshchiny (Sistematicheskiy spisok redkikh sosudistykh rasteniy, voprosy ikh okhrany). – Khar'kov, 1999. – 52s./

Горелова Л.Н., Алехин А.А. Растительный покров Харьковщины: очерк растительности, вопросы охраны, аннотированный список сосудистых растений. – Харьков: ХНУ, 2002. – 231с. /Gorelova L.N., Alekhin A.A. Rastitel'nyy pokrov Khar'kovshchiny: ocherk rastitel'nosti, voprosy okhrany, annotirovanny spisok sosudistykh rasteniy. – Khar'kov: KhNU, 2002. – 231s./

Горелова Л.Н., Горелова Е.И. Растительный покров меловых обнажений планируемого национального парка «Двуречанский» // Научные исследования на территориях природно-заповедного фонда Харьковской области. Сб. научных статей. – Харьков, 2003. – Вып.1. – С. 23–28. /Gorelova L.N., Gorelova Ye.I. Rastitel'nyy pokrov melovykh obnazheniy planiruyemogo natsional'nogo parka «Dvurechanskiy» // Nauchnyye issledovaniya na territoriyakh prirodno-zapovednogo fonda Khar'kovskoy oblasti. Sb. nauchnykh statey. – Khar'kov, 2003. – Vyp.1. – S. 23–28./

Горелова Л.Н., Друлева И.В., Таран А.А. О некоторых редких растениях Харьковской области // Вестник Харьковского ун-та. – №211 «Флористика, физиология и иммунитет растений». – Харьков: Вища школа. Изд. при Харьк. ун-те, 1981. – С. 11–15. /Gorelova L.N., Druleva I.V., Taran A.A. O nekotorykh redkikh rasteniyakh Khar'kovskoy oblasti // Vestnik Khar'kovskogo un-ta. – №211 «Floristika, fiziologiya i immunitet rasteniy». – Khar'kov: Vyshcha shkola. Izd. pri Khar'k. un-te, 1981. – S. 11–15./

Горелова Л.Н., Друлева И.В. Редкие и исчезающие растения бассейна р. Сев. Донец в его среднем течении // Вестник Харьковского ун-та. – №308 «Флора и растительность среднего течения р. Сев. Донец и вопросы ее охраны». – Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1987. – С. 17–19. /Gorelova L.N., Druleva I.V. Redkiye i ischezayushchiye rasteniya basseyna r. Sev. Donets v yego srednem techeniyi // Vestnik Khar'kovskogo un-ta. – №308 «Flora i rastitel'nost' srednego techeniya r. Sev. Donets i voprosy yeye okhrany». – Khar'kov: Vyshcha shkola. Izd-vo pri Khar'k. un-te, 1987. – S. 17–19./

Горелова Л.М., Друльова І.В., Грамма В.М. До питання охорони рослинності крейдяних відслонень північного сходу України // Екологічні основи оптимізації режиму охорони і використання природно-заповідного фонду: Тез. докл. міжн. науково-практ. конф., присвяченої 25-річчю Карпатського біосферного заповідника. – Рахів, 1993. – С. 144–146. /Goryelova L.M., Drul'yova I.V., Gramma V.M. Do pytannya okhorony roslynnosti kreydyanykh vidslonen' pivnichnogo skhodu Ukrainy // Ekologichni osnovy optymizatsiyi rezhymu okhorony i vykorystannya pryrodno-zapovidnogo fondu: Tez. dokl. mizhn. naukovo-prakt. konf., prysvyachenoyi 25-richchyu Karpats'kogo biosfernogo zapovidnyka. – Rakhiv, 1993. – S. 144–146./

Горелова Л.Н., Тверетінова В.В. Состояние охраны редких растений Харьковской области // Вестник Харьковского ун-та. – №364 «Проблемы экологии, интродукции, физиологии и иммунитета растений». – Харьков: Основа. Изд-во при Харьк. гос. ун-те, 1992. – С. 30–32. /Gorelova L.N., Tveretina V.V. Sostoyaniye okhrany redkikh rasteniy Khar'kovskoy oblasti // Vestnik Khar'kovskogo un-ta. – №364 «Problemy ekologiyi, introduktsii, fiziologii i immuniteta rasteniy». – Khar'kov: Osnova. Izd-vo pri Khar'k. gos. un-te, 1992. – S. 30–32./

Гринь Ф.О. Рослинність крейдяних відслонень // Рослинність УРСР. Степи, кам'яністі відслонення, піски. – К.: Наукова думка, 1973. – С. 336–356. /Grin' F.O. Roslynnist' kreydyanykh vidslonen' // Roslynnist' URSR. Stepy, kam'yanysti vidslonennya, pisky. – K.: Naukova dumka, 1973. – S. 336–356./

Дослідження систематичної, ценотичної та екоморфичної структури водних і наземних рослинних угруповань Лівобережжя // Звіт про НДР (заключний). Харківський національний університет імені В.Н.Каразіна; Т.В.Догадіна. – No ДР 0109U000620; Інв. No 17–16–09. – Харків, 2011. – 204с. /Doslidzhennya systematichnoyi, tsenotichnoyi ta ekomorfichnoyi struktury vodnykh i nazemnykh roslinnykh ugrupovan' Livoberezhzhya // Zvit pro NDR (zaklyuchnyy). Kharkivskyy natsionalnyy universytet imeni V.N. Karazina; T.V.Dogadina. – No DR 0109U000620; Inv. No 17–16–09. – Kharkiv, 2011. – 204s./

Еколого-флористичні дослідження на заповідних і селітебних територіях Лівобережжя. Екологічна характеристика водних і наземних фітоценозів та розробка пропозицій щодо введення окремих рослинних організмів у культуру // Звіт про НДР (заклучний). Харківський національний університет імені В.Н.Каразіна; Т.В.Догадіна. – No ДР 0106U001582, Інв. No17–16–06. – Харків, 2008. – 228с. /Ekologo–florystychni doslidzhennya na zapovidnykh i selitebnykh terytoriyakh Livoberezhzhya. Ekologichna kharakterystyka vodnykh i nazemnykh fitotsenoziv ta rozrobka propozyziy shchodo vvedennya okremykh roslinnykh organizmiv u kul'turu // Zvit pro NDR (zaklyuchnyy). Kharkivskyy natsionalnyy universytet imeni V.N.Karazina; T.V.Dogadina. – No DR 0106U001582, Inv. No 17–16–06. – Kharkiv, 2008. – 228s./

Котов М. Ботанико-географический очерк растительности меловых обнажений по р. Осколу и его притокам // Журн. Рус. ботан. о-ва. – 1927. – Т.12, №3. – С. 249–261. /Kotov M. Botaniko–geograficheskiy ocherk rastitel'nosti melovykh obnazheniy po r. Oskolu i yego pritokam // Zhurn. Rus. botan. o-va. – 1927. – Т.12, №3. – S. 249–261./

Краснов А.Н. Рельеф, растительность и почвы Харьковской губернии // Докл. Харьковского о-ва сельского хозяйства. – 1893. – 140с. /Krasnov A.N. Rel'yef, rastitel'nost' i pochvy Khar'kovskoy gubernii // Dokl. Khar'kovskogo o-va sel'skogo khozyaystva. – 1893. – 140s./

Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України (довідкове видання) / Укладачі: д.б.н., проф. Т.Л.Андрієнко, к.б.н. М.М.Пeregрим. – Київ: Альтерпрес, 2012. – 148с. /Ofitsiyi pereliky regional'no ridkisnykh roslin administratyvnykh terytoriy Ukrayiny (dovidkove vydannya) / Ukladachi: d.b.n., prof. T.L.Andriyenko, k.b.n. M.M.Peregrym. – Kyiv: Al'terpres, 2012. – 148s./

Природно-заповідний фонд Харківської області / Клімов О.В., Вовк О.Г., Філатова О.В. та ін. – Харків: Райдер, 2005. – 304с. /Pryrodno–zapovidnyy fond Khar'kivs'koyi oblasti / Klimov O.V., Vovk O.G., Filatova O.V. ta in. – Kharkiv: Rayder, 2005. – 304s./

Прокудин Ю.Н., Матвиенко А.М. Материалы к истории ботаники в Харьковском государственном университете (Рукопись). – Харьков, 1992. – 265с. /Prokudin Yu.N., Matviyenko A.M. Materialy k istorii botaniki v Khar'kovskom gosudarstvennom universitete (Rukopis'). – Khar'kov, 1992. – 265s./

Прокудин Ю.Н., Тверетина В.В., Горелова Л.Н. и др. Редкие и исчезающие растения Харьковской области, требующие охраны // Вестник Харьковского ун-та. – №189. Проблемы флористики, биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений. – Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1979. – С. 26–33. /Prokudin Yu.N., Tveretinova V.V., Gorelova L.N. i dr. Redkiye i ischezayushchiye rasteniya Khar'kovskoy oblasti, trebuyushchiye okhrany // Vestnik Khar'kovskogo un-ta. – №189. Problemy floristiki, biosistematiki, fiziologii pitaniya i immuniteta rasteniy. – Khar'kov: Vyshcha shkola. Izd-vo pri Khar'k. un–te, 1979. – S. 26–33.

Словарь ботанических терминов / Под общ. ред. И.А.Дудки. – Киев: Наукова думка, 1984. – 308с. /Slovar' botanicheskikh terminov / Pod obshch. red. I.A.Dudki. – Kiyev: Naukova dumka, 1984. – 308s./

Талиев В.И. Растительность меловых обнажений Южной России // Тр. Общ. испыт. природы Харьковского ун-та. – Ч.1. – 1904. – Т.39, вып.1. – С. 81–238. – Ч.2. – 1905. – Т.4, вып.1. – С. 1–282. /Taliyev V.I. Rastitel'nost' melovykh obnazheniy Yuzhnoy Rossii // Tr. Obshch. ispyt. prirody Khar'kovskogo un-ta. – Ch.1. – 1904. – T.39, vyp.1. – S. 81–238. – Ch.2. – 1905. – T.4, vyp.1. – S. 1–282./

Філатова О.В. Раритетна фітобіота на крейдових субстратах територій природно-заповідного фонду Харківщини // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: Мат. II міжн. наук. конф. – Київ: ПАЛИВОДА А.В., 2012. – С. 181–183. /Filatova O.V. Rarytetna fitobiota na kreidovykh substratakh terytoriy pryrodno–zapovidnogo fondu Khar'kivshchiny // Roslinnyy svit u Chervoniy knyzi Ukrayiny: vprovadzhennya Global'noyi strategiyi zberezheniya roslin: Mat. II mizhn. nauk. konf. – Kyiv: PALIVODA A.V., 2012. – S. 181–183./

Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я.П.Дідуха – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 900с. /Chervona knyga Ukrayiny. Roslynnyy svit / Za red. Ya.P.Didukha – K.: Globalkonsalting, 2009. – 900s./

Didukh Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. – Kyiv: Phytosociocentre, 2011. – 176p.

Mosyakin S., Fedoronchuk M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. – Kiev, 1999. – 345p.

Представлено: Т.В.Догадіна / Presented by: T.V.Dogadina

Рецензент: А.А.Куземко / Reviewer: A.A.Kuzemko

Подано до редакції / Received: 18.06.2015

УДК: 582.542.1

Типовые и аутентичные образцы таксонов родов *Agropyron* P. Gaertn. и *Elytrigia* Desv. (Poaceae) в Гербарии Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина (CWU)

Ю.Г.Гамуля, О.Е.Сера

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
y.gamulya@karazin.ua

В статье приведен перечень типового гербарного материала валидных и невалидных таксонов (видов и форм) родов *Agropyron* P. Gaertn. и *Elytrigia* Desv. (Poaceae), хранящихся в Гербарии Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина (CWU). Среди них: *Elytrigia cretacea* Klokov et Prokudin, *E. lolioides* (Kur. et Kir.) Newski var. *cretacea* Prokudin, *E. maeotica* Prokudin, *E. pseudocaesia* (Pacz.) Prokudin, *E. ruthenica* (Griseb.) Prokudin, *E. prokudinii* Drul., *E. ruthenica* (Griseb.) Prokudin var. *czurjukiense* Prokudin, *Agropyrum baicalense* W. Drobow, *A. brandzae* Panțu & Solacolu, *A. dasyanthum* Ldb. var. *giganteum* Prokudin, *A. dasyanthum* Ldb. f. *mucronata* Prokudin, *A. dasyanthum* Ldb. f. *pseudotanaitica* Prokudin, *A. dasyanthum* Ldb. ssp. *protodasyanthum* Prokudin. f. *piliiglumis* Prokudin, *A. desertorum* Fisch. var. *dasyphyllum* (Schr.) Roshev., *A. imbricatum* (M.B.) Roem. et Schult. var. *hirticaulis* Prokudin, *A. lavrenkoanum* Prokud., *A. ponticum* Nevski, *A. sibiricum* (Willd) P.B. var. *subaristatum* Roshev. f. *coryphyllum* (Schr.) Roshev., *A. sibiricum* (Willd) P.B. var. *dasyphyllum* (Schr.) Roshev., *A. prototanaiticum* M.Klokov.

Ключевые слова: *Agropyron*, *Elytrigia*, *голотип*, *паратип*, *аутентичные материалы*, *гербарий CWU*.

Типові та автентичні зразки таксонів родів *Agropyron* P. Gaertn. і *Elytrigia* Desv. (Poaceae) в Гербарії Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна (CWU)

Ю.Г.Гамуля, О.Е.Сіра

У статті наведено перелік типового та автентичного гербарного матеріалу валидних та невалидних таксонів (видів і форм) з родів житняк (*Agropyron* P. Gaertn.) та пирій (*Elytrigia* Desv.), з родини Poaceae, що наразі зберігаються в Гербарії Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна (CWU). Серед них: *Elytrigia cretacea* Klokov et Prokudin, *E. lolioides* (Kur. et Kir.) Newski var. *cretacea* Prokudin, *E. maeotica* Prokudin, *E. pseudocaesia* (Pacz.) Prokudin, *E. ruthenica* (Griseb.) Prokudin, *E. prokudinii* Drul., *E. ruthenica* (Griseb.) Prokudin var. *czurjukiense* Prokudin, *Agropyrum baicalense* W. Drobow, *A. brandzae* Panțu & Solacolu, *A. dasyanthum* Ldb. var. *giganteum* Prokudin, *A. dasyanthum* Ldb. f. *mucronata* Prokudin, *A. dasyanthum* Ldb. f. *pseudotanaitica* Prokudin, *A. dasyanthum* Ldb. ssp. *protodasyanthum* Prokudin. f. *piliiglumis* Prokudin, *A. desertorum* Fisch. var. *dasyphyllum* (Schr.) Roshev., *A. imbricatum* (M.B.) Roem. et Schult. var. *hirticaulis* Prokudin, *A. lavrenkoanum* Prokudin, *A. ponticum* Nevski, *A. sibiricum* (Willd) P.B. var. *subaristatum* Roshev. f. *coryphyllum* (Schr.) Roshev., *A. sibiricum* (Willd) P.B. var. *dasyphyllum* (Schr.) Roshev., *A. prototanaiticum* M. Klokov.

Ключові слова: *Agropyron*, *Elytrigia*, *голотип*, *паратип*, *аутентичні зразки*, *гербарій CWU*.

Type and authentic specimens of *Agropyron* Gaertn. and *Elytrigia* Desv. taxa (Poaceae) in the Herbarium of V.N.Karazin Kharkiv National University (CWU)

Yu.G.Gamulya, O.E.Sira

The article lists the type and authentic herbarium material of valid and non-valid taxa (species and forms) of the genera *Agropyron* G. Gaertn. and *Elytrigia* Desv. (Poaceae), those are currently stored in the Herbarium of the Kharkiv National University (CWU). Among them: *Elytrigia cretacea* Klokov et Prokudin, *E. lolioides* (Kur. et Kir.) Newski var. *cretacea* Prokudin, *E. maeotica* Prokudin, *E. pseudocaesia* (Pacz.) Prokudin, *E. ruthenica* (Griseb.) Prokudin, *E. prokudinii* Drul., *E. ruthenica* (Griseb.) Prokudin var. *czurjukiense* Prokudin, *Agropyrum baicalense* W. Drobow, *A. brandzae* Panțu & Solacolu, *A. dasyanthum* Ldb. var. *giganteum* Prokudin, *A. dasyanthum* Ldb. f. *mucronata* Prokudin, *A. dasyanthum* Ldb. ssp. *protodasyanthum* Prokudin. f. *piliiglumis* Prokudin, *A. desertorum* Fisch. var. *dasyphyllum* (Schr.) Roshev., *A. imbricatum* (M.B.) Roem. et Schult. var. *hirticaulis* Prokudin, *A. lavrenkoanum* Prokudin, *A. ponticum* Nevski, *A. sibiricum* (Willd) P.B. var. *subaristatum* Roshev. f. *coryphyllum* (Schr.) Roshev., *A. sibiricum* (Willd) P.B. var. *dasyphyllum* (Schr.) Roshev., *A. prototanaiticum* M. Klokov.

Key words: *Agropyron*, *Elytrigia*, *holotypus*, *paratypus*, *authentic samples*, *Herbarium CWU*.

Введение

Гербарий Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина (CWU) имеет статус «Национальное достояние Украины» и является всемирно известным как уникальное собрание растений флоры Украины, Евразии и мировой флоры. Среди материалов, хранящихся в гербарии, особое место занимают типовые образцы, собранные или обработанные выдающимися ботаниками XIX–XX веков.

Согласно литературным источникам (Прокудин, 1938, 1941; Прокудин и др., 1977; Федорончук та ін., 2007, 2010; Флора УРСР, 1940), в Гербарии Харьковского национального университета находилось большое число типового гербарного материала новых для науки видов, описанных, преимущественно, во время функционирования в Харьковском государственном университете Научно-исследовательского института ботаники. Перемещение гербарных коллекций Харьковского государственного университета во время Второй мировой войны привело к утрате части гербарного фонда во время оккупации Харькова в 1941–1943 годах. Данная работа является частью исследования, направленного на ревизию и изучение фондовых коллекций, хранящихся в Гербарии CWU с целью выявления типовых и аутентичных материалов. На сегодня достоверно подтверждено наличие в составе коллекций небольшого числа типовых материалов, однако, благодаря исследованиям последних лет, их число пополняется (Гамуля, 2015).

Работы по исследованию фондов Гербария CWU проводятся в соответствии с Национальной программой по исследованию и дигитализации гербарных фондов и предусматривают исследования гербарных коллекций, хранящихся в Украине, с целью их сохранения и введения в международные информационные базы данных, такие как Global Plants Initiative, Brahms (поддержка Oxford University), International Plants Index, JStor Plants Science.

Среди наиболее интересных гербарных фондов, хранящихся в Харьковском национальном университете, – «Гербарий злаков Украины и сопредельных территорий», сформированный под руководством профессора Ю.Н.Прокудина. Эта коллекция создавалась несколькими поколениями ботаников, проводивших широкий круг флористических и систематических исследований в Харьковском университете с момента его основания. Так, изучению семейства злаков и отдельных его родов (в том числе *Agropyron* P. Gaertn. и *Elytrigia* Desv.), было уделено внимание многих исследователей, среди которых были Н.С.Турчанинов, В.М.Черняев, М.В.Клоков и другие (Губарь, 2011; Догадіна, Гамуля, 2011). Наибольший вклад в формирование гербария злаков внес Ю.Н.Прокудин, в течение многих лет изучавший эту систематическую группу. Именно благодаря этим исследованиям в гербарии CWU скопился значительный по объему материал. Результаты работы харьковской агростологической школы изложены в многочисленных публикациях, среди которых «Пирії України» (1938), «Нові види пиріїв з ряду Lolioideae Nevski» (1941), «Флора УРСР» (1940), «Злаки України» (1977), «Определитель высших растений Крыма» (1972) и др. До нашего исследования было известно всего лишь про несколько типовых образцов, достоверно хранящихся в гербарии (Гамуля, 2015; Догадіна, Гамуля, 2011; Федорончук та ін., 2007, 2010).

Целью данной работы было выявление и обнародование типовых и аутентичных гербарных материалов видов родов *Agropyron* P. Gaertn. и *Elytrigia* Desv. (Poaceae), достоверно хранящихся в фондах гербария CWU.

Материалы и методы

Материалом для данного исследования послужил гербарий двух родов *Agropyron* и *Elytrigia* (Poaceae), хранящихся в составе фондовой коллекции «Злаки Украины и сопредельных территорий». Общий объем гербарных материалов обоих родов представлен более чем 1 тыс. гербарных образцов. Проведена инвентаризация и типификация таксонов некоторых видов, аутентичные материалы которых хранятся в гербарии CWU.

Типификация видов в коллекции злаков проведена с использованием метода номенклатурных типов, введенного Кембриджским ботаническим конгрессом 1930 г. с последующими уточнениями, принятыми в Токийском кодексе, принятом на Пятнадцатом Международном ботаническом конгрессе (Йокогама, 1993) (Федорончук, 2003; Tropicos.org, 2015).

Для каждого изученного вида указываются базионим, основная синонимика, а также номенклатурный тип (цитирование протолога, голотипа/изотипа, автора, который его выделил, место хранения гербарного образца и его инвентарный номер). При наличии нескольких экземпляров с одинаковыми этикетками паратип и изопаратипы не выделялись. Гербарные материалы, с которыми

авторы таксонов работали при подготовке описания новых видов, отмечены как «sp. authentica». Для намеченных в гербарии к описанию видов, неопубликованных или невалидно опубликованных таксонов указано «in herb.» и «nom. invalid». Таксоны расположены в алфавитном порядке, не валидные и намеченные в гербарии таксоны помечены звездочкой (*). Все описания цитируются согласно оригинальным описаниям на гербарной этикетке, с сохранением старых названий административных пунктов и языка этикетки.

Результаты и обсуждение

В результате проведенной ревизии некоторых видов из родов *Agropyron* и *Elytrigia* (Poaceae), хранящихся в фондовой коллекции «Злаки Украины и сопредельных территорий», были выделены следующие типовые материалы.

1. ***Elytrigia cretacea* Klokov et Prokudin**, Тр. НДІ ботан. Харків. ун-ту, 1938, 3: 166; Прокудин, 1965, Визн. Росл. Укр.: 105. Sin. *Triticum cretaceum* Czern. in herb. *Agropyrum rigidum* Schrad. f. *cretaceum* Czern. Consp. Plant. Chark. 71 (1859); nom. nud. – *A. cretaceum* (Klokov et Prokud.) Klokov et Prokud., 1940. Фл. УРСР, 2: 330, рис. 21, sine auct. comb. – *Elytrigia stipifolia* (Czern. Ex Nevski) Nevski; 1936, Тр. Ботан. Ин-та АН СССР, сер. 1, 2: 79; Прокудин, 1977, Злаки Укр.: 56. – *E. stipifolia* subsp. *stipifolia* var. *cretaceae* (Klokov et Prokud.) Tzvelev, он же, 1975, Новости сист. высш. раст., 12: 121, pro syn. *E. stipifolia* subsp. *stipifolia*. – *Triticum cretaceum* Czern. in herb.

По протологу: «Південний схід, Донбас, Білоярівка, Білий яр, крейда. 09.VI. 1930. Клоков».

Neotypus: хранится в KW (Федорончук та ін., 2010).

Specimina authentica:

«*Elytrigia cretacea* Klokov et Prokudin. Харьковская об-ть. Двуречная по р. Оскол. Прокудин и Башинская. 20.09.36. n.c. Det. Прокудин, без даты» [CWU 0053267].

Примечание. Данный экземпляр находился в папке вместе с другими материалами, определенными Ю.Прокудиным как *E. cretacea*, однако на п.с. не указана дата. В этой же папке хранятся две небольшие папки с материалами из гербария В.Черняева («Труфановка, Старобельского уезда. 02.VII.1865 и 30.VI.1865») и несколько сборов М.Клокова, однако их этикетки неполные и не дают возможности типифицировать данный материал.

2. ***Elytrigia lolioides* (Kur. et Kir.) Newski var. *cretacea* Prokudin**, Тр. НДІ ботан. Харків. ун-ту, 1941, 4: 136.

Paratypus «*Elytrigia lolioides* (Kur. et Kir.) Newski var. *cretacea* m. Окрестности г. Хвалынска, слабо задернованный меловой кряж, идущий в Восток-Запад направление чуть ниже города. Вершины и склоны, (№ 15). 15.VI.39. Ю. Прокудин !!» [CWU 0053231, 0053234, 0053235, 0053240, 0053243, 0053253-0053258].

3. ***Elytrigia maeotica* Prokudin**, 1938, Пирії України: 183; Прокудин, 1941, Тр. НДІ ботан. Харків. ун-ту, 4: 139; він же, 1951, Фл. Крыма, 1, 4: 114; він же, 1965, Визн. Росл. Укр.: 106; він же, 1977, Злаки Укр.: 65. – *Agropyrum maeoticum* (Prokudin) Prokudin, 1940. Фл. УРСР, 2: 343. – *Elytrigia repens* (L.) Nevski subsp. *elongatum* (Drob.) Tzvelev, 1973, Новости. сист. высш. раст., 10: 34; он же, 1975, Новости сист. высш. раст., 12: 126.

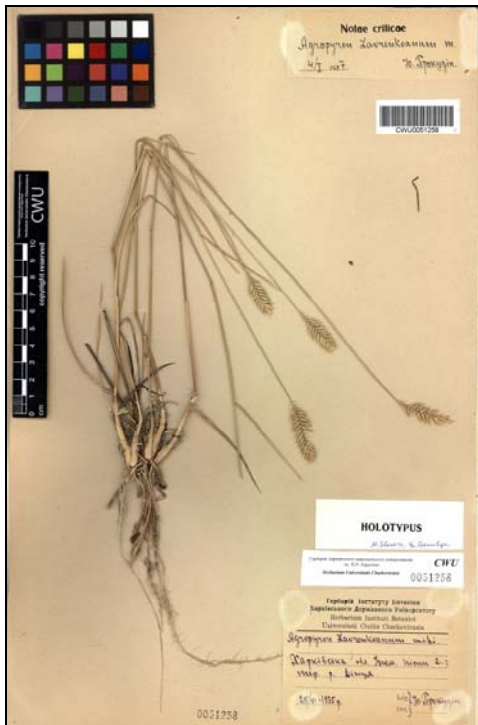
По протологу: «Укр. RSS, ins. Birjuczij in mari Maeotica, steppe sabulosa, loco 16.VII.1935, legit J. Prokudin (Дніпропетровська обл. острів Бірючий в Азовському морі. Солончакове зниження серед піщано-різнотравного степу. 16.VII. 1935. Прокудин).

Holotypus: хранится в гербарии KW (Федорончук та ін., 2010).

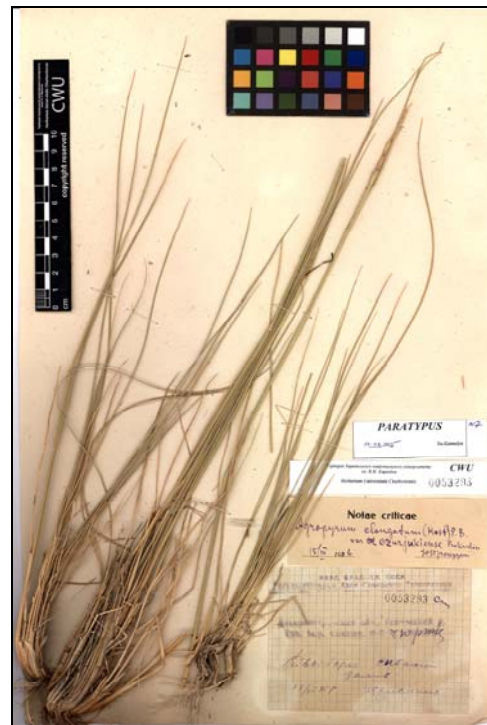
Paratypus «*Agropyrum maeoticum* m. Провалье. Донбасс: Ровенецкий р-н. Влажное дно Провальской балки, на богатой перегноем почве. 15.VII.34. Ю.Прокудин», на некоторых «Notae criticae. Ю. Прокудин, 15.IV.1936» [CWU 0050526, CWU 0050522, CWU 0050531].

Paratypus «*Agropyrum maeoticum* m. Провалье. Донбасс. Восточные склоны балочки вниз в Провальскую балку. Сухие условия целинных степей. 18.VII.34. Ю.Прокудин» [CWU 0050532].

Paratypus «*Agropyrum maeoticum* m. Провалье. Донбасс. В 3,5 км на юг от завода, над обрывом р. Провалье между кустами. 20.VII.34. Ю.Прокудин», «п.с. Ю.Прокудин, 16.IV.1936» [CWU 0050533].



Agropyron lavrenkoanum Prokudin (holotypus)



Elytrigia ruthenica (Griseb.) Prokudin
 var. *czurjukiense* Prokudin (syntypus)



Elytrigia pseudocaeasia (Pacz.) Prokudin (holotypus)



Elytrigia maeotica Prokudin (paratypus)

Рис. 1. Гербарные образцы видов, описанных Ю.Н.Прокудиным, хранящиеся в гербарии CWU

Paratypus «*Agropyrum maeoticum* m. Провалье. Донбасс. Перелог на север (в 4 км.) от строения конезавода. 12. VII.34. Прокудин», «п.с. Ю.Прокудин, 16.IV.1936» [CWU 0050529, 0050528, 0050535, 0050536]. **Paratypus** «*Agropyrum maeoticum* m. Солончак, луг в западине. Leg. 01.VI.35. Чича. п.с. *Elytrigia maeotica*. 15.IV.36, Прокудин» [CWU 0050549, 0050540].

Paratypus «*Agropyrum maeoticum* sp. nova mihi. Сев. берег Азовского моря, о-в Бирючий, вокруг очеретового болота. Leg. 03.VII.35. Чича. Det. Ю.Прокудин» [CWU 0050541].

Paratypus «*Agropyrum maeoticum* m. Днепропетровская обл. Ганычевский р. Сев. Бер. Азовского моря, о-в Бирючий, на юго-восточном склоне возле сада заповедника, в понижении. Leg. 28.VII.35. Чича. Det. Ю.Прокудин, 15.IV.1936» [CWU 0050548].

Paratypus «*Agropyrum maeoticum* m. Днепропетровская обл., Сев. берег Азовского моря, о-в Бирючий. Солончаковый засоленный участок возле разрушенной постройки (совместно с *E. repens*, *E. elongata*). 16.VII.35. Ю.Прокудин» [CWU 0050519] (рис. 1).

Примечание. На этом экземпляре есть собственноручная пометка Ю.Прокудина «Тип», однако эта этикетка не совпадает с указанным в статье протоологом типа.

Paratypus «*Elytrigia maeotica* Prokudin. Днепропетровская обл, Сев. берег Азовского моря, о-в Бирючий. Солончаковые понижения по краям тростникового болота. Сплошные заросли. 16.VII.35. Прокудин» [CWU 0050521], дубликат хранится в гербарии DSU (Лисовец и др., 2011).

Paratypus «*Agropyrum maeoticum* m. Днепропетровская область, Якимовский р-н, радгосп «Коммунист», целина, возле центрального участка на засоленных почвах. 08.VI.1933. М.Алексеевко» [CWU 0050538].

Paratypus «*Agropyrum maeoticum* m. Мелитопольщина, р. Молочная, Терпець-Богданівка. 11.VIII.25. М. Клоков. п.с. Ю.Прокудин, 15.IV.1936» [CWU 0050524].

Paratypus «*Agropyrum maeoticum* Prokudin. Григоровка (Аскания-Нова-Сиваши). Целинная степь. 21.V.32. М. Клоков. п.с. Ю.Прокудин, 15.IV.1936» [CWU 0050534].

Paratypus «*Agropyrum maeoticum* Prokudin. Аскания Нова. Под. Близ юго-восточной границы степи. 28.VII.29. Левина. п.с. Ю.Прокудин, 24.IX.1935» [CWU 0050525].

Paratypus «*Elytrigia maeotica* Prokudin. За 3,5 километра от завода на юг р. Провалье, огибающее скалу спунктом вверху. Над обрывом речки между кустов (в тени). 20.VII.34. Ю.Прокудин» [CWU 0050527].

Paratypus «*Elytrigia maeotica* Prokudin. Ниже с. Мигия. Задернованные участки на склоне левого берега Буга среди гранитных скал (местами в трещинах). 28.V.37. Ю.Прокудин» [CWU 0050543, CWU 0050544]. Дубликат хранится в гербарии DSU (Лисовец и др., 2011).

Paratypus «*Elytrigia maeotica* Prokudin. Донецкая обл., Володарский р-н, глиняные склоны вдоль берега Березы возле Богдан-Могили. Колхоз им. К.Маркса. 20.VII.37. Leg. И.Артемчук. Det. Ю.Прокудин» [CWU 0050523, CWU 0050530].

Примечание: два последних экземпляра приводятся Ю.Прокудиным в статье 1941 г. (Прокудин, 1941).

Specimina authentica:

«*Agropyrum maeoticum* Prokudin. Засоленный луг. 01.VI.35. Чича. Det. Прокудин, 15.IV.1934»

«*Agropyrum maeoticum* Prokudin. Азовское море, о-в Бирючий, солончаковый луг возле разрушенной постройки в центре острова. 16.VII.35. Прокудин. [CWU 0050537, CWU 0050520].

«*Agropyrum maeoticum* Prokudin. Ботсад, для сравнения, № 20. 15.IV.1936. Ю.Прокудин. [CWU 0050542].

«*Agropyrum maeoticum* Prokudin. № 1. 03.VII.35. Ю.Прокудин; п.с. Ю.Прокудин, 15.IV.1936» [CWU 0050539].

4. ***Elytrigia pseudocaesia* (Pacz.) Prokudin**, 1938, Тр. Инст. Бот. Харк. унів., III: 186; 1965, Визн. Росл. Укр.: 106; Prokud. 1940. Фл. УРСР, 2: 345, pro syn. – *Agropyrum pseudocaesia* (Pacz.) Prokud., – *Agropyron repens* (L.) Beauv. var. *pseudocaesium* Pacz. 1912, Зап. Новоросс. общ. естествоисп., XXXIX: 30. – *A. pseudocaesium* (Pacz.) Lavr. 1935, Фл. УССР (Визн.), I: 210. – *A. pseudocaesium* (Pacz.) Zoz, 1937, Журн. Инст. бот. АН УРСР, XIII-XIV: 205; Прокудин, 1940, Фл. УРСР, 2: 345. – *Elytrigia repens* (L.) Nevski subsp. *pseudocaesia* (Pacz.) Tzvelev, 1973, Новости. сист. высш. раст., 10: 31; он же, 1975, там же, 12: 126; Прокудин, 1977, Злаки. Укр.: 63.

По протоколу: «Аскания Нова. Gr. Tschoplier Niederung (russish "Pod" genannt). 10.VII.1928, M. Shalyt !.»

Holotypus: «Аскания Нова. Под. 10.VII.1928. Leg. M. Shalyt. Det. Ю. Прокудин. [CWU 0050513 – holotypus, Yu. Gamulya, 2015] (рис. 1).

Примечание. Существуют разные мнения относительно правомерности выделения типового материала для *Elytrigia pseudocaesia* (Pacz.) Prokudin. В соответствии с правилами номенклатуры типификация данного таксона должна проводиться по базиониму – *Agropyron repens* (L.) Beauv. var. *pseudocaesium* Pacz. Однако при описании вида по результатам комплексных исследований на живом материале Ю.Прокудин, в своей работе 1938 г., приводит не только перечень изученных им гербарных образцов, но и образец, выбранный им как голотип. Именно этот образец и был обнаружен нами в гербарии.

5. *Elytrigia ruthenica* (Griseb.) Prokudin, Фл. УРСР, II. (1940): 335; 1939, Тр. НДІ ботан. Харків. ун-ту, 3: 166. – *Triticum rigidum* Schrad. f. *ruthenicum* Griseb. In Ldb. Fl. Ross. IV. 342 (1853); Lindem. Fl. Chers. II. 312 (1882). *Agropyrum rigidum* Schrad. In Czern. Consp. Pl. Chark. 71 (1859) pro parte. *Triticum elongatum* Host in Шмальг. Фл. ю.-з. Р. 700 (1886). *Agropyrum elongatum* (Host) P. B. b. *ruthenicum* (Griseb.) Richt. Planta Europ. I. 125 (1890); Пачоск. Херс. Фл. I. 259 (1914). *Agropyrum elongatum* (Host) P. B. in Шмальг. Фл. с. и. ю. Р. II. 658 (1897); Nevski in Fl. U. R. S. S. II. 647 (1934). *Triticum elongatum ruthenicum* (Griseb.) Richer in Schir. et Lavr. Consp. Fl. Chark. 38 (1926).

Выделенный в 1938 г. Ю.Прокудиным вид *Elytrigia ruthenica* (Griseb.) Prokudin на сегодня является довольно спорным, причем авторами подвергается критике не столько само существование этого вида, сколько неудачное использование видового эпитета в названии вида. При этом мнения разных исследователей (Прокудин, 1938; Цвелев, 1971; Друлева, 1973), изучавших в Ленинграде, в гербарии LE, вероятно, одни и те же экземпляры, по-разному трактуют сходство и различия данных образцов с материалом с территории СССР и Украины. В конечном итоге общепризнано, что видовое название, примененное Ю.Прокудиным, неудачно. Поэтому в 1973 г. И.Друлева в своей диссертации, изучив анатомо-морфологические, анатомические и фенологические признаки, переписывает этот вид как новый вид *Elytrigia prokudini* Drulyova, однако данный таксон остался невалидным, так как не был опубликован в соответствии с общепринятыми правилами. Поскольку этот вопрос требует внимания монографов-агростологов, то мы приводим сохранившиеся в гербарии CWU образцы, определенные Ю.Прокудиным как типовые (Прокудин, 1938).

По протоколу: «Одесская обл. Херсонщина, околиці с. Олександрівка на березі Дніпро-Бузького лиману. Біля озера «Солонець». 21.VIII.1934. Прокудин !!». В гербарии CWU не выявлен.

Paratypus «*Elytrigia ruthenica* (Griseb.) Prokudin. Мариуполь. Белосарайская коса при переходе на берег производит своеобразную степь с *Artemisia*. VIII.1924. Leg. М.Клоков. Det. Прокудин» [CWU 0053418].

Specimina authentica:

«*Elytrigia ruthenica* (Griseb.) Prokudin. Ишульский р-н. Новый Чурюк. 08.VI.1932. Козлов и Кокинас. Det. Прокудин» [CWU 0053287, CWU 0053288].

«*Elytrigia ruthenica* (Griseb.) Prokudin. Днепропетр. обл. Бердянский р-н. Бердянская коса. Вогкі місця в околицях грязевих озер. 21.VI.1936. И.Артемчук. Det. Прокудин» [CWU 0053294].

«*Elytrigia ruthenica* (Griseb.) Prokudin. Таманский полуостров. Коса Тузла. 21.VII.1936. И.Артемчук. Det. Прокудин» [CWU 0053289, CWU 0053290, CWU 0053291].

«*Elytrigia ruthenica* (Griseb.) Prokudin. Коса Тузла (о. Средня Тузла). 21.VII.1936. И.Зоз. Det. Прокудин» [CWU 0053285].

6. **Elytrigia prokudinii* Drul., 1973, Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 19, nom inval.; Цвелев, 1974, Фл. европ. части СССР 1: 145, pro syn. *E. elongate* (Host) Nevski.

Lectotypus (Dubovik, 1975): «Коса Джарилгач. Островок між 2-ма проривами (гирлами) у західній частині Коси. Солончак. 2.VII.1929. Зібрав П.Давидич» хранится в KW [KW 033398].

Specimina authentica:

«*Elytrigia prokudinii* Drul. Крым. Побережье Сиваша. 30.06.1969. И.Друлева». [CWU 0053298, nom inval., Yu.Gamulya, 2011] (рис. 2).



Elytrigia prokudinii Drul.
(species authenticus nom inval.)



Agropyrum baicalense W. Drobow.
(species authenticus., in herb.)



Agropyrum dasyanthum Ldb. f. *mucronata* Prokudin
(in herb.)



Agropyrum dasyanthum Ldb. subsp.
protodasyanthum Prokudin. f. *piliiglumis* Prokudin
(in herb.)

Рис. 2. Гербарные образцы невалидно описанных или намеченных в гербарии к описанию видов

Примечание. Хранящийся в гербарии KW экземпляр этого невалидно опубликованного вида (Друлева, 1973) типифицирован О.Дубовик как «Lectotypus. *Elytrigia prokudins* Drul. ex Dubovik. 29.XII.1975» (Федорончук та ін., 2007).

7. *Elytrigia ruthenica* (Griseb.) Prokudin var. *czurjukiense* Prokudin, 1938, Тр. НДІ ботан. Харків. ун-ту, 3: 169, ; Фл. УРСР, II, 1937.

Syntypus «*Agropyrum elongatum* (Host) P. B. var. *czurjukiense* Prokudin. Днепропетровская обл. Генічеський р-н. О-в. Чурюк. Півд. берег Сиваша. Залив. 13.VI.35. Leg. Кривошея. Det. Ю.Прокудин, 15.IV.1936». [CWU 0053293 (№7)] (рис. 1).

Specimina authentica:

«*Agropyrum czurjukiense* Prokudin. Днепропетр[овская] обл. Генічеський р-н. О-в. Чурюк. Півд. зах. берег Сиваша (подик). 26.V.1935. Leg. Кривошея. Det. Ю.Прокудин». [CWU 0053292].

«*Agropyrum elongatum* (Host) P. B. var. *czurjukiense* m. Днепропетровская обл. Генічеський р-н. О-в. Бирючий. Солончаковый луг среднего уровня. 28.VII.1935. Leg. Чича. Det. Прокудин, 27.IV.36». [CWU 0053413, CWU 0053414].

8. *Elytrigia tesquicola* Prokudin, 1938, Тр. НДІ ботан. Харків. ун-ту, 3: 181. Syn. *Agropyrum glaucum* Desf. b. *aristatum* Czern. Consp. Pl. Chark. 71 (1859) non Sadl. *Agropyrum intermedium* ssp. *trichophorum* var. *czernjaevi* Lavrenko in. Фл. УРСР. I, 211 (1935).

По протологу: «In arenosis ad ... Krasnjanka. 20-24.VI. 1858. Черняев!»

Lectotypus: ««In arenosis ad ... Krasnjanka. 20-24.VI. 1858. Черняев!». Хранится в LE (Федорончук и др., 2007).

Примечание. В гербарии CWU нами не обнаружено ни одного из перечисленных в протологе экземпляров, включая изолектотип, выбранный из гербария В.Черняева: «In arenosis ad ... Krasnjanka. 20-24.VI.1858. Черняев! (УІСЗ)». Единственный экземпляр, собственноручно определенный Ю.Прокудиным в гербарии CWU («*Elytrigia tesquicola* Prokudin. Запорожская обл. Розовский район Заповедник Каменные Могилы. пологий склон зап. экспозиции. 11.VI.1965. Ю.Прокудин» [CWU 0053300]), относится к более поздним сборам.

9. **Agropyrum baicalense* W. Drobow, in herb., nom. inval.

Specimina authentica

«*Agropyrum baicalense* m. (teste W. Drobow). Забикальская обл. Бассейн р. Верхней Ангары. Окр. д. Ченги. Луг. 30.VI.1912. В.Сукачев и Г.Поплавская» [CWU 0053281, in herb., nom. inval.]. На печатном бланке, дублет, Ex herb. Acad. Sc. Petrop. (рис. 2).

Примечание. Выявленный образец, вероятно, является намеченным В.Дробовым к описанию видом.

10. *Agropyrum brandzae* Panțu & Solacolu. Bul. Inform. Grad. Bot. Univ. Cluj 4: 47 (1924); Bull. Sect. Sci. Acad. Roumaine 9: 28-32; figs. 1, 3, foto [1] (1924). *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.

Holotypus: голотип хранится в гербарии GH, изотипы – в W.

Isotypus «*Agropyrum brandzae* Pantu et Solacolu nov. spec. Dobrogea, distr. Costanta. In declivibus apricis calcareus collium "Alah Bair", abunde. Alt. sea 70 m. s. m. – 9 Iun. 1923. Leg. Z. C. Pantu et Th. Solacolu. *Flora Romaniae exiccata*, 353» [CWU 0051259, Yu.Gamulya].

Примечание. Данный экземпляр относится к эксикатам флоры Румынии (Гамуля, 2015).

Критически изучив обширный гербарный материал *Agropyrum dasyanthum* Ldb., Ю.Прокудин (Прокудин, 1938, с.193) констатировал большое разнообразие признаков данного вида и выделил в гербарии ряд форм.

11. *Agropyrum dasyanthum* Ledeb. var. *giganteum* Prokudin, 1938, Тр. НДІ ботан. Харків. ун-ту, 3: 192., Фл. УРСР, II. (1940): 351.

Syntypus «На S від с. Водяного. Високі каймові кучугури під хут. Групи. Запорожская обл. Арена Каменкская. 16. VIII.1930. Козлов. N.c. Ю.Прокудин, 08.XII.1935.» [CWU 0053305].

Specimina authentica «09.XII.1935. Ю.Прокудин» [CWU 0053304].

Примечание. Этикетка первого образца на бланке экспедиции 1930 г. по исследованию песков Нижнего Днепра под руководством Е.Лавренко. Полевая этикетка второго образца с описанием места и даты сбора отсутствует – вероятно, утрачена.

12. **Agropyrum dasyanthum* Ledeb. f. *mucronata* Prokudin (in herb.).

Specimina authentica «Аскания-Нова. Корсунь. Піски 2-ї тераси р. Дніпра. 15.VI.1932. Leg. М.Клоков. Det. Ю.Прокудин» [CWU 0053303] (рис. 2).

13. **Agropyrum dasyanthum* Ledeb. f. *pseudotanaitica* Prokudin (in herb.).

Specimina authentica «Бывший Корсуньский монастырь на Днепре, Херсонская округа, Каховского р-на, в 6 км. к Юго-Западу от с. Британы. Пески 2й терр. Склон кучугуры. Leg. М. Shalyt. 01.VIII.1928.», «N.c. Экз. вполне подходит под определение *A. tanaiticum* Nevski (Флора СССР. Том II) как по описанию, так и при сравнении с автентиком (колос). Ю.Прокудин.» [CWU 0053306 – (№19)].

14. **Agropyrum dasyanthum* Ledeb. ssp. *protodasyanthum* Prokudin. f. *piliiglumis* Prokudin (in herb.).

Specimina authentica «Одесская обл. Каховский р-н. Б. Корсунский монаст. Открытый песчаный участок на 3-й совхоза. Верхн. часть. Восточного склона кучугуры. 01.VIII.1935. Ю.Прокудин. N.c. Ю.Прокудин, 09.XII.1935.» [CWU 0053302] (рис. 2).

15. **Agropyrum desertorum* Fisch. var. *dasyphyllum* (Schr.) Roshev. (in herb.).

Specimina authentica «Актюбинская губ. Челкарский у. Кароякатский район в 1,5 км к В. От ст. Тогус. Суглинки, дно долины Жусаново-Зиюртун. Ассоциация. 25.VI.1927. Leg. А.А.Сергеев. Det. R.Roshevitz.» [CWU 0053311]

Примечание. Выявленный образец, вероятно, является новым таксоном, намеченным к описанию Р.Рожевицем. Статус этого образца определить сложно, однако он может быть отнесен к аутентичному материалу. Этикетка на бланке Казахстанской экспедиции АН 1927.

16. *Agropyrum imbricatum* (M.B.) Roem. et Schult. var. *hirticaulis* Prokudin, 1938, Тр. НДІ ботан. Харків. ун-ту, 3: 197, Фл. УРСР, II, 1937: 357.

Syntypus: в гербарии CWU ни один из перечисленных синтипов не выявлен.

Specimina authentica «*Agropurum imbricatum* (M.B.) Roem. et Schult. var. *hirticaulis* m. Prokudin. Держ. Степ. Зап. "Чапли" (к. Асканія Нова). Засоренные места в степи. 30.V.1927. М. Куксин. n.c. Ю.Прокудин, 17.VI.1936» [CWU 0053315].

17. *Agropyron lavrenkoanum* Prokud. Фл. УРСР, II. (1940), 358; Trudy Nauchno-Issl. Inst. Bot. 3: 191, 198, 1938. Syn. *Agropyrum cristatum* (L.) P.B. ssp. *sabulosum* Lavrenko, in Bull. Jard. Bot. Kieff. XII-XIII, 148, 1937 (valid), С.-х. Опытное дело № 3, 1927, 5 (рос.).

По протологу: «Харківська обл. Ізюм. Піски. 25.VI.1953. Прокудин !!».

Holotypus: «Харківська обл. Ізюм. Піски 2-ї тераси р. Дінця. 25.VI.1935. Ю.Прокудин» [CWU 0053258] (Федорончук та ін., 2007) (рис. 1).

Paratypus «*Agropurum lavrenkoanum* Prokud. Харківська обл. Ізюм (околиці) піски (слабо задерновані). 25.VI.1935. Ю.Прокудин» [CWU 0053279].

Примечание: Этикетка данного образца соответствует номеру 13 в протологе и описанию типа вида. Поскольку, как типовой образец, ранее был выделен другой экземпляр (Федорончук та ін., 2007), который также подходит под описание, но кроме этикетки имеет n.c. Ю.Прокудина «*Agropurum lavrenkoanum* m., 04.I.1937», данный экземпляр типифицирован как паратип.

Paratypus «*Agropyron sabulosum* mihi. Мелитопольщина, р. Молочная. Терпец-Богдановка. Песковые склоны. 11.VIII.1925. Leg. М.Клоков. Det. Ю.Прокудин» [CWU 0053277].

Примечание: в протологе, вероятно, опечатка «VII» вместо «VIII».

Paratypus «*Agropyrum sabulosum* var. *pilosum* mihi. Корсунь. Піски р. Дніпра (низ). 15.VI.1932. Leg. М. Клоков. Det. Ю.Прокудин» [CWU 0053278].

Примечание. Названия, приведенные на двух последних экземплярах, мы рассматриваем как рабочие при описании данного вида. Оба экземпляра цитируются Ю.Прокудиным в протологе для *A. lavrenkoanum*.

Specimina authentica «*Agropuron lavrenkoanum* Prokud. Низ Днепра. Корсунь. Пески. 16.VI.1932. Leg. М.Клоков. Det. Ю.Прокудин, 15.III.1936» [CWU 0053394].

18. *Agropyrum ponticum* Nevski, 1934, Тр. Среднеаз. унив., сер. 8b, XVII: 57; Невский, 1934 (Фл. СССР), II:658; Acta Inst. Bot. Acad. Science URSS, ser. I, f. 2, 1936: 88; — *A. bulbosum* O. et B. Fedtschenko in Bull. de l'Herber Boiss. 2 ser. V (1905), p. 630, non Boiss.; Прокудин, 1951 (Фл. Крыма), I, 4:117; 1965 (Визн.): 106. — *A. cristatum* subsp. *ponticum* (Nevski) Tzvel. 1972, Новости сист. высш. раст., 9:58. — *A. karadagense* Kotov, Бот. журн. АН УССР, V, 1:32.

Specimina authentica (fragmentum typi) «*Agropyrum ponticum* Nevski. Горный Крым. Северный склон н. «Зуб». Карадаг. 7.VII.1929. Leg. Сарандинаки. Det. Невский» [CWU 0053283] (рис. 3).

Примечание. Среди изученных образцов *Agropyrum ponticum* Nevski. был обнаружен образец, представленный фрагментом листьев (приклеенных в конверте) вместе с этикеткой к гербарной рубашке. Данный образец является фрагментом аутентичного образца, хранящегося в гербарии БИН РАН (LE) и процитирован в более ранних работах (Федорончук та ін., 2007).

19. **Agropyrum sibiricum* (Willd) P.B. var. *subaristatum* Roshev. f. *coryphyllum* (Schr.) Roshev. (in herb.).

«Адаевский у. Мангышлак. Гор. Сев. Ак-тау проуна родн. Шорн-Кудук. Делювиальный шлейф мелового склона. 26.IX.1926. Leg. М.Д.Спиридонов. N.c. Det. R.Roshevitz. XI.1928». [CWU 0053309]. На бланке Казахстанской экспедиции АН 1926 г.

20. **Agropyrum sibiricum* (Willd.) P.Beauv. var. *dasyphyllum* (Schr.) Roshev. (in herb.).

«Казакстан. Б. Барсуки. Заросшие полого бургистые пески. 09.VI.1930. А.Д.Гожев, Н.Н.Грац-Гусева, А.В.Мизеров. n.c. Det. R.Roshevitz, IV.1931» [CWU 0053310]

Примечание. Выявленные образцы (25 и 26), вероятно, являются новыми субтаксонами, намеченными в гербарии к описанию Р.Рожевицем. Статус этих образцов определить сложно, однако, по нашему мнению, они могут быть отнесены к аутентичному материалу.

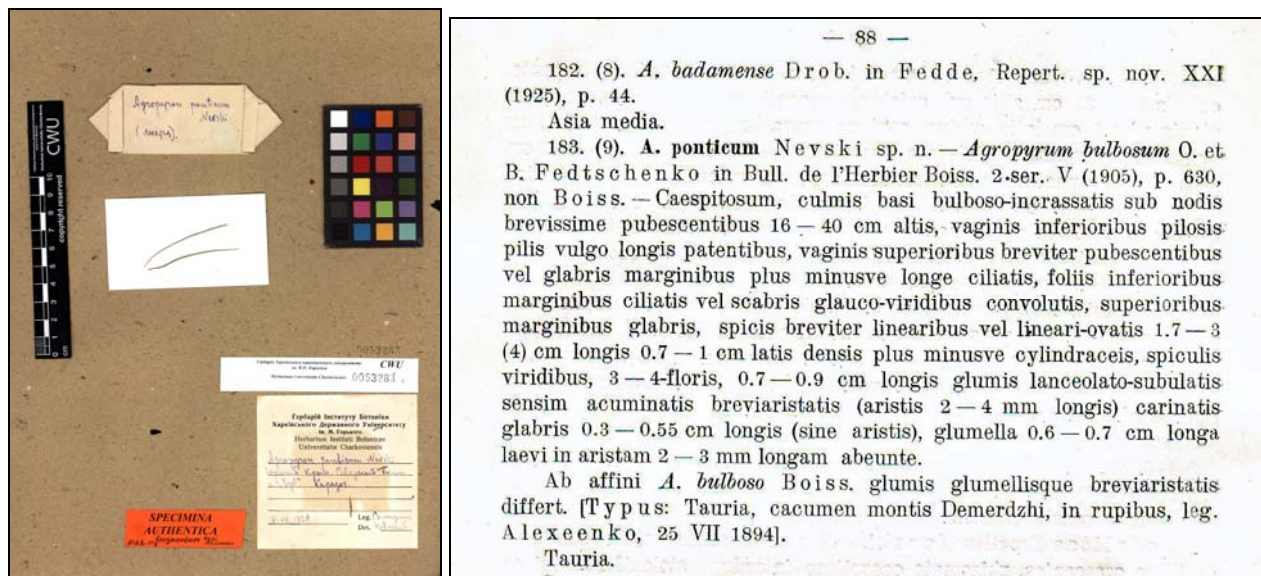


Рис. 3. Фрагмент аутентичного образца *Agropyrum ponticum* Nevski., хранящийся в гербарии CWU, и фрагмент страницы Acta Inst. Bot. Acad. Science URSS, 1936 г. с диагнозом

21. **Agropyrum prototanaiticum* Klokov, in herb.

Specimina authentica

«Харьковская губ., Изюмский уезд, Лиман. Пески у озера, по гряде обрыва в долину озера. 21.VI.1920. М.Клоков» [CWU 0053318, 0053320, nom. inval., in herb.]

«Харьковская губ., Купянский уезд. К. Бунчужному. Пески. 27.VI.1919. М.Клоков» [CWU 0053319, nom. inval., in herb.].

Примечание. Во время ревизии гербарных сборов были выявлены несколько гербарных образцов, идентифицированных М.Клоковым, вероятно, как намеченный к описанию новый вид.

Заключение

Таким образом, в результате проведенного изучения материалов, хранящихся в коллекции злаков и относящихся к родам *Agropyron* P. Gaertn. и *Elytrigia* Desv. (Poaceae), установлено, что в Гербарии Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина (CWU) хранится следующий типовой и аутентичный материал валидных или намеченных в гербарии к описанию таксонов: *holotypi* *Agropyron lavrenkoanum* Prokudin и *Elytrigia pseudocaesia* (Pacz.) Prokudin; *isotypus* *Agropyrum brandzae* Panțu & Solacolu, а также *paratypi* и *sp. authentica* следующих таксонов: *Elytrigia cretacea* Klokov et Prokudin, *Elytrigia lolioides* (Kur. et Kir.) Newski var. *cretacea* Prokudin, *Elytrigia maeotica* Prokudin, *Elytrigia ruthenica* (Griseb.) Prokudin, *Elytrigia prokudinii* Drul., *Elytrigia ruthenica* (Griseb.) Prokudin var. *czurjukiense* Prokudin, *Agropyrum baicalense* W. Drobow, *Agropyrum dasyanthum* Ldb. var. *giganteum* Prokudin, *Agropyrum dasyanthum* Ledeb. f. *pseudotanaitica* Prokudin, *Agropyrum dasyanthum* Ledeb. ssp. *protodasyanthum* Prokudin. f. *piliiglumis* Prokudin, *Agropyrum desertorum* Fisch. var. *dasyphyllum* (Schr.) Roshev., *Agropyrum imbricatum* (M.Bieb.) Roem. et Schult. var. *hirticaulis* Prokudin, *Agropyrum ponticum* Nevski, *Agropyrum sibiricum* (Willd.) P.Beauv. var. *subaristatum* Roshev. f. *coryphyllum* (Schr.) Roshev., *Agropyrum sibiricum* (Willd.) P.Beauv. var. *dasyphyllum* (Schr.) Roshev., *Agropyrum prototanaiticum* Klokov. Всего к типовому и аутентичному гербарному материалу нами отнесено 76 гербарных образцов, относящихся к 21 таксону, опубликованным валидно или намеченным исследователями в гербарии.

Благодарности

Авторы статьи благодарны ведущему научному сотруднику отдела систематики и флористики сосудистых растений Института ботаники им. Н.Г.Холодного НАН Украины, канд. биол. наук, М.В.Шевере за ценные указания и критические замечания при подготовке статьи.

Список литературы

- Гамуля Ю.Г. Типіфікація фондів в гербарії Харківського національного Університету (CWU): історичні зразки з родини Poaceae // Внесок натуралістів-аматорів у вивчення біологічного різноманіття: Мат. міжн. наук. конф., присвяченої 200-річчю від дня народження Людвіга Вагнера. – Ужгород, 2015. – С. 190–196. /Gamulya Yu.G. Typifikatsiya fondiv v gerbariyi Kharkivs'kogo natsional'nogo Universytetu (CWU): istorychni zrazky z rodyny Poaceae // Vnesok naturalistiv-amatoriv u vvychnennya biologichnogo riznomanittya: Mat. mizhn. nauk. konf., prysvyachenoyi 200-richchyu vid dnya narodzhennya Lyudvyga Vagnera. – Uzhgorod, 2015. – S. 190–196./
- Губарь Л.М. Рід *Elytrigia* Desv. флори України // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Мат. міжн. конф. молодих учених. – К.: ТОВ «Велес», 2011. – 57с. /Gubar' L.M. Rid Elytrigia Desv. flory Ukrayiny // Aktual'ni problemy botaniky ta ekologiyi. Mat. mizhn. konf. molodykh uchenykh. – K.: TOV «Veles», 2011. – 57s./
- Догадіна Т.В., Гамуля Ю.Г. Гербарій Харківського національного університету імені В.Н. Каразина // Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum (Ред.-укладач к.б.н. Н.М.Шиян). – Київ, 2011. – С. 299–315. /Dogadina T.V., Gamulya Yu.G. Gerbariy Kharkivs'kogo natsional'nogo universitetu imeni V.N. Karazina / Gerbarii Ukrayiny. Index Herbariorum Ucrainicum (Red.-ukladach k.b.n. N.M.Shiyan). – Kyiv, 2011. – S. 299–315./
- Друлева И.В. Пыреи (род *Elytrigia* Desv.) украинской флоры: анатомо-морфологическое, эколого-биологическое и кариологическое исследование. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук (03.00.05). – Харьков, 1973. – 23с. /Druleva I.V. Pyrei (rod Elytrigia Desv.) ukrainskoy flory: anatomo-morfologicheskoye, ekologo-biologicheskoye i kariologicheskoye issledovaniye. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk (03.00.05). – Khar'kov, 1973. – 23s./
- Лисовец Е.И., Гамуля Ю.Г., Безроднова О.В. Коллекция злаков Ю.Н.Прокудина в гербарии Днепропетровского национального университета имени Олеса Гончара // Каразинские естественнонаучные студии: мат. межд. науч. конф. – Харьков: ХНУ им. В.Н.Каразина, 2011. – С. 58–60. /Lisovets Ye.I., Gamulya Yu.G., Bezrodnova O.V. Kolleksiya zlakov Yu.N.Prokudina v gerbarii Dnepropetrovskogo natsional'nogo universiteta imeni Olesya Gonchara // Karazinskiye yestestvennonauchnyye studii: mat. mezhd. nauch. konf. – Kharkov: KhNU im. V.N.Karazina, 2011. – S. 58–60./
- Прокудин Ю.Н., Вовк А.Г., Петрова О.А. и др. Злаки Украины. – Киев: Наукова думка, 1977. – С. 52–88. /Prokudin Yu.N., Vovk A.G., Petrova O.A. i dr. Zlaki Ukrainy. – Kiyev: Naukova dumka, 1977. – S. 52–88./
- Прокудин Ю.М. Пирії України // Учені записки Харківського держ. ун-ту імені М.Горького. – Кн.14. – Труды Н.-Д. Института Ботаники. – Т.ІІІ. – Харків: Вид-во ХДУ, 1938. – С. 159–219. /Prokudin Yu.M. Pyriyi

Ukrayiny // Ucheni zapysky Kharkivs'kogo derzh. un-tu imeni M. Gor'kogo. – Kn.14. – Trudy N.-D. Instytutu Botaniky. – T.III. – Kharkiv: Vyd-vo KhDU, 1938. – S. 159–219./

Прокудін Ю.М. Нові види пиріїв з ряду Lolioides Nevski // Учені записки Харк. держ. ун-ту імені М.Горького. – Кн.22. – Труды Н.-Д. Института Ботаники. – Т.IV. – Харків: Вид-во ХДУ, 1941. – С. 133–145. /Prokudin Yu.M. Novi vydy pyriyiv z ryadu Lolioides Nevski // Ucheni zapysky Khark. derzh. un-tu imeni M. Gor'kogo. – Kn.22. – Trudy N.-D. Instytutu Botaniky. – T.IV. – Kharkiv: Vyd-vo KhDU, 1941. – S. 133–145./

Федорончук М.М., Мосякин С.Л., Шевера М.В., Губарь Л.М. Види родини Poaceae, описані з України: роди *Cleistogenes* Keng, *Dactylis* L., *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Eragrostis* Wolf, *Festuca* L. // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т.67, №2. – С. 217–224. /Fedoronchuk M.M., Mosyakin S.L., Shevera M.V., Gubar' L.M. Vydy rodyny Poaceae, opysani z Ukrayiny: rody *Cleistogenes* Keng, *Dactylis* L., *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Eragrostis* Wolf, *Festuca* L. // Ukr. botan. zhurn. – 2010. – T.67, №2. – S. 217–224./

Федорончук М.М., Мосякин С.Л., Шевера М.В., Губарь Л.М. Види родини Poaceae, описані з України: роди *Agropyron* P. Gaertn., *Agrostis* L., *Agrotroglia* Tzvelev, *Apera* Adans., *Avena* L., *Briza* L., *Bromopsis* (Dumort.) Fourr., *Bromus* L., *Calamagrostis* L. // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т.64, №2. – С. 219–230. /Fedoronchuk M.M., Mosyakin S.L., Shevera M.V., Gubar' L.M. Vydy rodyny Poaceae, opysani z Ukrayiny: rody *Agropyron* P. Gaertn., *Agrostis* L., *Agrotroglia* Tzvelev, *Apera* Adans., *Avena* L., *Briza* L., *Bromopsis* (Dumort.) Fourr., *Bromus* L., *Calamagrostis* L. // Ukr. botan. zhurn. – 2007. – T.64, №2. – S. 219–230./

Федорончук М.М. Виділення номенклатурних типів й основні труднощі, які виникають при лектотипіфікації // Вісник Луганського держ. ун-ту імені Т.Шевченка. – 2003. – №11 (67). – С. 23–28. /Fedoronchuk M.M. Vydilennya nomenklaturnykh typiv i osnovni trudnoshchi, yaki vynykayut' pry lektotypifikatsiyi // Visnyk Lugans'kogo derzh. un-tu imeni T.Shevchenko. – 2003. – №11 (67). – S. 23–28./

Флора УРСР. Т.2. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1940. – С. 326–360. /Flora URSR. T.2. – Kiyiv: Myd-vo AN URSR, 1940. – S. 326–360./

Цвелёв Н.Н. Заметки о злаках флоры СССР, 6 // Новости систематики высших растений. – 1971. – Т.8. – С. 57–83. /Tsvelyov N.N. Zametki o zlakakh flory SSSR, 6 // Novosti sistematiki vysshykh rasteniy. – 1971. – T. 8. – S. 57–83./

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 2015. (<http://www.tropicos.org>)

Представлено: М.В.Шевера / Presented by: M.V.Shevera

Рецензент: Т.В.Догадіна / Reviewer: T.V.Dogadina

Подано до редакції / Received: 18.06.2015

УДК:582-00-009

Гербарій і ботанічні колекції в підготовці фахівців зеленого будівництва О.І.Горєлова

*Житлово-комунальний коледж Харківського національного університету міського господарства імені
О.М.Бекетова (Харків, Україна)
muradova.elena@bk.ru*

В статті проведено узагальнення матеріалу щодо гербарію та ботанічних колекцій житлово-комунального коледжу, які використовуються у навчальному процесі підготовки фахівців зеленого будівництва. Наведено дані про історію створення гербарію та його основних колекторів. На сьогодні гербарій налічує близько 4000 зразків рослин, 22 колекції плодів і шишок. В межах вивчення дисципліни «Ботаніка» використовується колекція, яка містить приблизно 3000 гербарних аркушів і організована за систематичним принципом; в колекції представлені 30 видів моховидних, 18 – папоротеподібних, 32 – голонасінних і 570 видів покритонасінних рослин.

Ключові слова: ботаніка, гербарій, ботанічні колекції, навчальний процес, зелене будівництво.

Гербарий и ботанические коллекции в подготовке специалистов зеленого строительства Е.И.Горелова

В статье проведено обобщение материала по гербарии и ботаническим коллекциям жилищно-коммунального колледжа, которые используются в учебном процессе подготовки специалистов зеленого строительства. Приведены сведения об истории создания гербария и его основных коллекторах. В настоящее время гербарий насчитывает около 4000 образцов растений, 22 коллекции плодов и шишек. В рамках изучения дисциплины «Ботаника» используется коллекция, которая содержит около 3000 гербарных листов и организована по систематическому принципу. В коллекции представлены 30 видов моховидных, 18 – папоротникообразных, 32 – голосеменных и 570 видов покрытосеменных растений.

Ключевые слова: ботаника, гербарии, ботанические коллекции, учебный процесс, зеленое строительство.

The herbarium and botanical collections in the training of green building specialists O.I.Horielova

Summarizing the materials on the herbarium and botanical collections of housing and communal college has been made in the article. These materials are used in the education process of green building specialists. The data on the history of the herbarium and its main collectors are presented. Today, the herbarium has about 4000 plant specimens, 22 collections of fruits and cones. The collection containing about 3000 herbarium sheets and organized according to the systematic principle is used in the study of subject "Botany". The collection includes 30 bryophytes species, 18 species of ferns, 32 species of gymnosperms and 570 species of angiosperms.

Key words: botany, herbaria, botanical collections, educational process, green building.

Вступ

Житлово-комунальний коледж пройшов 83-річний шлях, не одноразово змінюючи назву і статус. Розпочавши своє існування як професійна школа декоративного садівництва, ця установа згодом перетворилася на садово-декоративний технікум, потім на технікум зеленого будівництва, а вже наостанок стала житлово-комунальним коледжем. Профшколу декоративного садівництва було відкрито в 1928 році в одному з будинків по вул. Ключківській на території ботанічного саду Українського інституту прикладної ботаніки (нині ботанічний сад ХНУ імені В.Н.Каразіна). За два роки школа реорганізується в садово-декоративний технікум, виробнича база якого перебувала на націоналізованій землі кустарів Лесовицького, Манжоса, Корякіна та інших (наразі ці площі збігаються із сучасною територією коледжу). Починаючи з 1933 садово-декоративний технікум (разом із робітфаком та інститутом комунального господарства) входив до складу навчального комбінату, але з

1940 р. він відокремився в самостійний навчальний заклад, проіснувавши в цьому статусі майже півстоліття. В 1989 заклад було (вже в котрий раз!) перейменовано і він став житлово-комунальним технікумом, який в 1997 увійшов як структурний підрозділ до Харківської національної академії міського господарства (на теперішній час – житлово-комунальний коледж).

Від свого початку коледж готував фахівців для роботи з рослинним матеріалом, тому для їх підготовки в процесі навчання використовувалися як колекції живих рослин, так й різноманітні гербарні колекції. Мета цієї статті – узагальнити матеріал про сучасний стан гербарного фонду житлово-комунального коледжу Харківського національного університету міського господарства імені О.М.Бекетова й висвітлити специфіку використання в навчальному процесі гербарних та інших ботанічних колекцій під час викладання дисциплін ботанічного напрямку.

Результати та обговорення

В загальнобіологічному та історичному контексті гербарні фонди можна назвати багатовіковою пам'яттю людства, бо вони не старіють, а все продовжують «видавати» інформацію уже впродовж кількох століть (Чопик та ін., 1999). На думку А.К.Скворцова (1977), гербарний зразок – це автентичний (первинний) документ, який принципово не можна замінити в повному обсязі ніяким похідним видом документації – письмовим, рисунком, фотографією. Завдання гербаріїв у сучасній науці доволі різноманітні: дослідження морфології рослин, їх екологічної, географічної та індивідуальної мінливості; вивчення діагностичних ознак та каріології рослин під час таксономічних досліджень тощо. Не останню роль (як у XVIII–XX ст., так й зараз) відіграє гербарій для забезпечення занять природничого напрямку наочним матеріалом. Про значення гербарного матеріалу в навчальному процесі, наприклад, мова йшла і на XIII з'їзді Українського ботанічного товариства (Львів, 2011). Зокрема наголошувалося на тому, що робота з гербарієм на практичних заняттях доповнює знання студентів, отримані під час вивчення теоретичного матеріалу; окрім цього, гербарій надає можливість демонструвати зразки рослин незалежно від пори року тощо (Москалюк, 2011).

Якщо експериментальну лабораторію можна обладнати за 1–2 роки, то для створення повноцінного гербарію потрібні роки, десятиліття або навіть століття. Наявні в гербарному фонді житлово-комунального коледжу тематичні гербарії та різноманітні ботанічні колекції збиралися впродовж багатьох років, головним чином, зусиллями викладачів. Так, наприклад, у повоєнні роки було сформовано колекцію шишок хвойних рослин (О.Н.Прохватілова), дендрологічний гербарій із представників регіональної природної флори та інтродукованих декоративних рослин (З.Н.Нестеренко, Г.В.Помагайло) тощо.

Майже чверть століття (з 1983 по 2007 рр.) ботанічним гербарієм з морфології та систематики рослин опікувалася Т.В.Землянська. Завдяки її старанню та ентузіазму гербарний фонд технікуму поповнився приблизно на 3000 гербарних аркушів. Активну участь у поповненні гербарних колекцій приймали учні. Окрім особистих зборів викладачів і учнів, невід'ємною складовою гербарного фонду є тематичні гербарні колекції стандартного зразка «Природа і школа» випуску 1983 року (усього 729 гербарних аркушів). В цих колекціях представлені лікарські та культурні рослини (відповідно 65 і 54 види); є колекція типових представників різних географічних регіонів (74 види); але найбільшою різноманітністю характеризується морфологічна колекція, в якій представлено 185 видів рослин (рис. 1, 2).

Наразі гербарний фонд коледжу знаходиться в спеціально обладнаних приміщеннях і в учбових кабінетах. Гербарні зразки та колекції зберігаються в папках та спеціальних гербарних коробках. В середині папок зразки розміщено за родинами, родами, видами або за іншими критеріями відповідно до цільового призначення гербарного матеріалу. Частина гербарних зразків рослин нашиті на папір стандартного розміру, інші – вільно розміщені всередині гербарної обгортки.

За даними останньої інвентаризації, гербарій кабінету «Ботаніка» налічує близько 4000 гербарних зразків рослин, 22 колекції плодів і шишок. Цей наочний матеріал використовується на лабораторних і практичних заняттях при викладанні дисципліни «Ботаніка», а саме при вивченні таких розділів, як морфологія та анатомія рослин, систематика рослин, географія рослин. Знання, отримані учнями під час вивчення цієї фундаментальної біологічної науки, є базою для низки навчальних дисциплін прикладного характеру. При вивченні дисципліни «Захист рослин» використовується гербарій рослин, які мають ознаки того чи іншого захворювання або пошкодження. Для вивчення дисципліни «Дендрологія» сформовано гербарій декоративних дерев і кущів, їх форм. Гербарій з дисципліни «Фітодизайн» – це перш за все композиції і панно із рослинного матеріалу. В гербарії для

вивчення дисциплін «Екологія та природокористування», «Селекція та насінництво», «Промислове квітництво», «Овочівництво і плодівництво» представлено не тільки видове різноманіття представників природної фори, але й багаточисельні види культурних рослин, різноманіття їх сортів і культиварів.



А



Б

Рис. 1. Ботанічні колекції плодів покритонасінних (А) та шишок голонасінних (Б) рослин



Рис. 2. Гербарні зразки морфологічного гербарію

Для ознайомлення учнів із таксономічним різноманіттям рослин в межах вивчення дисципліни «Ботаніка» використовується гербарна колекція, яка організована за систематичним принципом і налічує приблизно 3000 гербарних аркушів. В цій колекції моховидні представлені 30 видами, папоротеподібні і голонасінні відповідно 18 і 32 видами, покритонасінні – 570 видами. Серед насінних рослин – більшість ті, які містять 1–3 види, багатьма видами представлені роди *Carex* L. (18 видів), *Poa* L., *Veronica* L. (по 7 видів), *Festuca* L., *Pinus* L. (по 5), *Agrostis* L., *Campanula* L., *Cirsium* Mill., *Galium* L., *Juncus* L., *Plantago* L. (по 4 види). Робота учнів із наочним матеріалом передбачає, перш за все, його візуальний аналіз для виявлення специфічних ознак, характерних для кожного таксону.

Наступний етап роботи – це замальовування у робочому зошиті зовнішнього виду рослини (типового представника певного таксону), її окремих органів і оформлення відповідних підрисункових підписів. Під час практичних занять з теми «Відділ Покритонасінні» на підставі опрацювання гербарію та навчальних посібників учні також складають характеристики певних родин (жовтецеві, гвоздичні, розові, бобові, макові, айстрові, лілійні, злакові), заповнюють узагальнювальні таблиці. У відповідній графі таблиці для представників кожної родини необхідно навести дані стосовно життєвої форми, особливостей будови вегетативних і генеративних органів.

Морфологічний гербарій оформлюється за іншими принципами. Наприклад, вивчаючи тему «Морфологічна і анатомічна будова листка», треба розглянути різні за формою листки, із різною формою краю листкової пластинки, типами жилкування і прикріплення до стебла. На гербарних аркушах змонтовано окремі фрагменти різних рослин, що демонструють ті чи інші ознаки. Учні аналізують представлений матеріал, роблять необхідні малюнки та позначення до них, а також обов'язково виписують латинські назви рослин, фрагменти яких представлені на гербарному аркуші.

Робота з гербарієм розвиває вміння спостерігати, порівнювати, аналізувати; досліджувати ботанічні об'єкти, складати їх опис, використовуючи наукову термінологію; є основою для подальшого самостійного визначення рослин. Робота з гербарієм не обмежується тільки практичними заняттями в класі, а продовжується під час навчально-польової практики, коли учні набувають навичок гербаризації рослин, оформлення гербарних зразків в тематичні колекції. Ботанічні колекції насіння, шишок, грибів і лишайників, зібрані під час практики, оформлюються в коробках, етикетки заповнюються згідно із наданими зразками. Така робота є невід'ємною складовою навчального процесу в коледжі.

Проходження навчально-польових практик з дисциплін ботанічного напрямку передбачає виконання індивідуальних тематичних завдань дослідницького характеру. В процесі їх виконання учні вивчають морфологічну будову рослин, їх поширення і розмноження, основи екології, набувають певних знань з догляду за рослинами, раціонального використання рослин і продуктів рослинного походження. Це дозволяє виробити навички правильної поведінки в природі; бережливого ставлення до неї, набути певного досвіду у проведенні екскурсій тощо. Наразі впроваджується й новий підхід до організації роботи під час навчально-польової практики. Тільки певні категорії рослин є об'єктом гербаризації. Завдяки сучасним технологіям, а саме наявності у більшості студентів фото- та відеотехніки, можна для збереження рослинного світу збирати рослини в обмеженій кількості і доповнювати наочний матеріал фотоілюстраціями.

Таким чином, майбутні фахівці зі спеціальностей «Зелене будівництво та садово-паркове господарство» і «Промислове квітництво» потребують всебічних знань про рослини. Гербарій сприяє вдосконаленню процесу навчання і підготовки кваліфікованих фахівців, екологізації освіти та виховання учнів, пропаганді різних аспектів охорони та використання фіторізноманіття.

Список літератури

Москалюк Н.В. Гербарій кафедри ботаніки та його значення у підготовці магістрів біології // Матеріали XIII з'їзду Українського ботанічного товариства. – Львів, 2011. – С.477. /Moskalyuk N.V. Gerbariy kafedry botaniky ta yogo znachennya u pidgotovtsi magistriv biologiyi // Materialy XIII z'yizdu Ukrayins'kogo botanichnogo tovarystva. – L'viv, 2011. – S.477./

Скворцов А.К. Гербарий. Пособие по методике и технике. – М.: Наука, 1977. – 199с. /Skvortsov A.K. Gerbariy. Posobiye po metodike i tekhnike. – M.: Nauka, 1977. – 199s./

Чопик В.І., М'якушко Т.Я., Соломаха Т.Д. Гербарій. Історія, створення, функціонування. – К.: Фітосоціоцентр, 1999. – 130с. /Chopik V.I., Myakushko T.Ya., Solomakha T.D. Gerbariy. Istoriya, stvorennya, funktsionuvannya. – K.: Fitosotsiotsentr, 1999. – 130s./

Представлено: К.М.Задорожний / Presented by: K.M.Zadorozhny

Рецензент: О.В.Безроднова / Reviewer: O.V.Bezrodnova

Подано до редакції / Received: 30.07.2015

УДК: 582.291+57.082.5

**Эксикаты Г.В.Кёрбера «Lichenes Selecti Germanici» в гербарии
Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина (CWU)**
А.Б.Громакова, Ю.Г.Гамуля

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
alla.gromakova@karazin.ua; y.gamulya@karazin.ua

В статье приводятся сведения о коллекции эксикат Г.В.Кёрбера (G.W.Körber) «Lichenes Selecti Germanici», хранящихся в Гербарии CWU Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина. В результате проведенной инвентаризации коллекции, установлено, что эксикаты представлены 101 образцом, из которых 10 относятся к типовому материалу. Среди них выделен лектотип для *Coniangium krempehuberi* (Körb.) A.Massal. и выявлены изотипы для видов *Biatora diaphana* Körb., *Buellia occulta* Körb., *Coniangium glaucofusum* Körb., *Lecanora complanata* Körb., *Lecidea superba* Körb., *Psorotichia pelodes* Körb. ex Stein., *Ramalina carpatica* Körb. и *Steinia luridescens* Körb.

Ключевые слова: G.W.Körber, эксикаты, CWU, лишайники, лектотип, изотип.

**Ексикати Г.В.Кьорбера «Lichenes Selecti Germanici» в гербарії Харківського
національного університету імені В.Н.Каразіна (CWU)**
А.Б.Громакова, Ю.Г.Гамуля

В статті наводяться дані щодо колекції эксикат Г.В.Кьорбера (G.W.Körber) «Lichenes Selecti Germanici», що зберігається в Гербарії CWU Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Ексикати представлені 101 зразком, з яких 10 належать до типового матеріалу. Серед них був виділений лектотип для *Coniangium krempehuberi* (Körb.) A.Massal. та виявлені ізотипи для видів *Biatora diaphana* Körb., *Buellia occulta* Körb., *Coniangium glaucofusum* Körb., *Lecanora complanata* Körb., *Lecidea superba* Körb., *Psorotichia pelodes* Körb. ex Stein., *Ramalina carpatica* Körb. та *Steinia luridescens* Körb.

Ключові слова: G.W.Körber, ексикати, CWU, лишайники, лектотип, ізотип.

**Ecsiccatae “Lichenes Selecti Germanici” of G.W.Körber in the Herbarium of
V.N.Karazin Kharkiv National University (CWU)**
A.B.Gromakova, Yu.G.Gamulya

The information on ecsiccatae collection «Lichenes Selecti Germanici» of G.W.Körber that is stored in the Herbarium of V.N.Karazin Kharkiv National University (CWU) is presented in the article. The collection has been catalogued and the list of ecsiccatae has been compiled, which includes 101 samples. 10 of these samples belong to types material. The lectotype of *Coniangium krempehuberi* (Körb.) A. Massal. has been selected and isotypes have been found for *Biatora diaphana* Körb., *Buellia occulta* Körb., *Coniangium glaucofusum* Körb., *Lecanora complanata* Körb., *Lecidea superba* Körb., *Psorotichia pelodes* Körb. ex Stein., *Ramalina carpatica* Körb. and *Steinia luridescens* Körb. species.

Key words: G.W.Körber, ecsiccatae, lichens, lectotype, isotype.

Введение

В последнее десятилетие первостепенными задачами изучения гербарных коллекций является создание современных цифровых баз данных различного назначения. Такой подход обеспечивает быстрый и эффективный доступ через Интернет к материалам любой коллекции независимо от места проведения исследований и способствует сохранению целостности уникальных образцов аутентичных, типовых и исторических материалов путем ограничения непосредственного контакта с ними (Шиян и др., 2013). Особое место в этих исследованиях занимают работы по типификации таксонов в лишайнологических коллекциях (Santesson, Culberson, 1966; Paz-Bermúdez, 2006; Vondrák, Vitikainen, 2008; Şenkardeşler et al., 2014).

Данная статья является продолжением работ, проводимых на кафедре ботаники и экологии растений Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина, по изучению фондовых коллекций в Гербарии CWU с целью их инвентаризации и выявления аутентичных и типовых

материалов (Догадина, Горбулин, 2008; Гамуля, 2015). В русле этих работ начата инвентаризация исторических лишенологических коллекций, хранящихся в Гербарии CWU.

В Гербарии CWU хранится несколько серий уникальных коллекций эксикат лишайников, выпущенных в XIX – начале XX вв.: L.Rabenhorst "Lichenes Europaei Exsiccati"; L.Schaerer "Lichenes Helvetici Exsiccati"; V.Savicz "Lichenotheca Rossica"; L.Schaerer et Hepp "Lichenes Helvetici Exsiccati"; A.Elenkin "Lichenes florum rossicae et regionum confinium orientalium"; F.B.Wartmann et B.Schenk "Schweizerische Kryptogamen" и G.W.Körber "Lichenes Selecti Germanici" (Список гербариев..., 1913; Громакова, 2001; Догадина, Гамуля, 2011).

Данная статья посвящена инвентаризации в Гербарии CWU коллекции "Lichenes Selecti Germanici" Г.В.Кёрбера (Gustav Wilhelm Körber; 1817–1885) – крупнейшего немецкого лишенолога XIX века (рис. 1.).



Рис. 1. Густав Вильгельм Кёрбер (Gustav Wilhelm Körber)

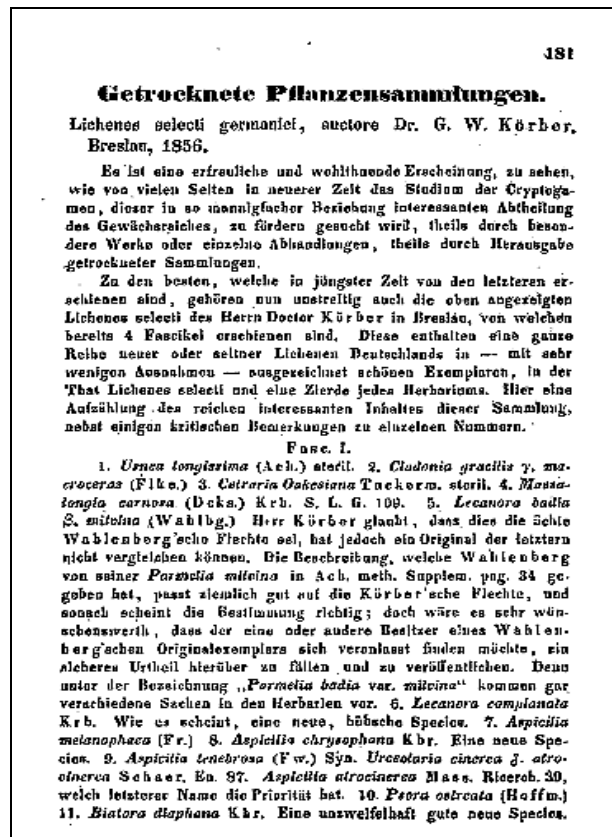


Рис. 2. Страница из "Flora oder allgemeine botanische Zeitung" (Krempelhuber, 1857) с перечнем видов лишайников, вошедших в I–IV выпуски эксикат Г.Кёрбера

Свою карьеру Г.В.Кёрбер начал в качестве преподавателя в гимназии во Вроцлаве в Польше (ранее Бреслау в Пруссии, Силезии) в 1842 году, а позже в 1873 году стал профессором Вроцлавского университета (Grumman, 1974; Kärnefelt et al., 2012). Одной из первых наиболее известных его работ была "Systema Lichenum Germaniae" (1855), где он выделил 24 семейства и 134 рода лишайников, привел описания систематических групп разного ранга, указал основную синонимику и дал критические замечания к таксонам. Кроме того, Г.В.Кёрбер указывает данные о местах произрастания видов и коллекторах, наличии отдельных видов лишайников в именных

эксикатах L.E.Schaerer "Lichenes Helvetici exsiccati", J.A.P.Hepp "Die Flechten Europas", P.F.W.v.Zwack-Holzhausen "Lichenes exsiccati", H.G.Flörke "Deutsche Lichenen", J.C.G.Flottow "Lichenes exsiccati" (Körber, 1855). Эксикаты "Lichenes Selecti Germanici" Г.В.Кёрбер издает в 1856–1873 годах. Данные эксикаты публиковались в разные годы и состояли из 14 выпусков, которые включали 430 образцов лишайников: 1856 – вып. 1–4, № 1–120; 1857 – вып. 5–6, № 121–180; 1861 – вып. 7–8, № 181–240; 1864 – вып. 9–10, № 241–300; 1868 – вып. 11–12, № 301–360; 1873 – вып. 13–14, № 361–430. Сразу же после выхода первых четырех выпусков эксикат в 1857 году во "Flora oder allgemeine botanische Zeitung" (Krempelhuber, 1857) был издан полный перечень 120 образцов лишайников (рис. 2).

Тираж выпущенных Г.Кёрбером эксикат "Lichenes Selecti Germanici" достоверно не известен. Известно о наличии материалов, относящихся к данной коллекции, в гербариях ведущих научных учреждений Европы и Америки. Среди них Гарвардский университет (FH), Музей и Ботанический сад города Женева (G), Гёттингенский университет имени Георга-Августа (GOET), Хельсинский университет (H; HSI), Королевский ботанический сад Кью (K), Национальный гербарий Нидерландов (L), Ботаническое собрание Мюнхена (M), Нью-Йоркский ботанический сад (NY), Ботанический музей Осло (O), Шведский музей естествознания (S), Уппсальский университет (UPS), Музей естествознания Вены (W), Вроцлавский университет (WRSL), Музей Мора Ференца (SZE) (Lynge, 1920; Grumman, 1974; Liška, 2013). Все эти гербарии участвуют в международной программе по типификации видов JStor, Global Plants.

Материалы и методы

Материалом для данной статьи послужила коллекция эксикат Г.В.Кёрбера "Lichenes Selecti Germanici" в Гербарии CWU. Образцы хранятся отдельной коллекцией, в четырех гербарных папках, расположенных в алфавитном порядке названий видов.

При подготовке данной публикации была проведена полная ревизия и инвентаризация коллекции, выявлены аутентичные и типовые материалы. Типификация видов проведена с использованием метода номенклатурных типов (International Code of Nomenclature..., 2011). Для выявленных типовых образцов каждого изученного вида лишайника указываются: базионим, основная синонимика, номенклатурный тип (цитирование протолога, голотипа/изотипа, автора, который его выделил), номер образца в коллекции эксикат, инвентарный номер в CWU, в примечании приведены места хранения известных типовых образцов данного вида, размещенных в JStor, Global Plants.

Основная синонимика и базионимы лишайников для типовых образцов даны в соответствии с Index Fungorum.

Результаты

В результате проведенной инвентаризации установлено, что в гербарии CWU коллекция эксикат Г.В.Кёрбера насчитывает 101 гербарный экземпляр, из которых 56 образцов относятся к выпускам 1–4 (1856), 2 – к выпускам 5–6 (1857), 26 – к выпускам 11–12 (1868) и 17 – к выпускам 13–14 (1873). Каждый вид представлен одним образцом, за исключением *Ramalina carpatica* и *Aspicilia micrantha* (по 2 образца). Образцы лишайников были собраны как самим Г.Кёрбером, так и другими известными лихенологами XIX века (F.Arnold, J.Barth, A.V.Krempelhuber, J.Lahm, H.Lojka, J.Müller, A.Sauter, D.Siebenhaar, B.Stein, F.Weis).

Этикетки для образцов в коллекции эксикат представлены двумя видами. Большинство образцов имеют печатную типографскую этикетку, на которой указаны автор и название эксикат, название вида, место сбора и коллектор. Некоторые этикетки имеют рукописные правки к родовым и видовым названиям видов, внесенные Г.Кёрбером, а для видов *Leptorhaphis steinii* и *Rinodina confragosa* – полностью написаны от руки. На всех образцах ручкой вписан номер в серии эксикат.

Проведенная инвентаризация коллекции позволила составить список эксикат Г.Кёрбера в Гербарии CWU (таблица). Названия видов лишайников приведены в алфавитном порядке на основании печатной этикетки, за исключением образцов, на которых имеются рукописные правки к названию вида Г.Кёрбера. Для каждого вида указываются также коллектор, номер образца в серии эксикат и инвентарный номер в Гербарии CWU.

Таблица.

Список эксикат G.W.Körber " Lichenes Selecti Germanici" в Гербарии CWU

Название вида на этикетке	Коллектор	Номер образца в эксикатах	Инвентарный номер в Гербарии CWU
<i>Acarospora velana</i> (Mass.) Kbr.	F.Arnold	69	0053366
<i>Amphiloma calopismum</i> (Ach.) Kbr.	F.Weis	305	0053455
<i>Arthonia caesia</i> (Fw.) Kbr.	G.W.Körber	77b	0053368
<i>Arthonia marmorata</i> (Ach.) Nyl.	J.Lahm	318	0053467
<i>Arthopyrenia lapponica</i> Anzi	J.Müller	412	0053482
<i>Aspicilia calcarea</i> (L.) b. <i>ochracea</i> Kbr.	F.Weis	308	0053458
<i>Aspicilia chrysophana</i> Kbr.	G.W.Körber	8	0053328
<i>Aspicilia micrantha</i> Kbr.	J.Müller	309b	0053447
<i>Aspicilia micrantha</i> Kbr.	J.Lahm	309	0053459
<i>Aspicilia tenebrosa</i> (Fw.) Kbr.	G.W.Körber	9	0053329
<i>Bacidia arnoldiana</i> Kbr.	F.Arnold	131	0053449
<i>Bacidia rosella</i> (Pers.) Kbr.	G.W.Körber	41	0053350
<i>Biatora atrorufa</i> (Dcks.) Kbr.	G.W.Körber	42	0053351
<i>Biatora cinnabarina</i> Smf.	G.W.Körber	72	0053367
<i>Biatora diaphana</i> Kbr. (= <i>Biatorina diaphana</i> Kbr.)	G.W.Körber	11	0053331
<i>Biatora pungens</i> Kbr.	G.W.Körber	13	0053332
<i>Biatorina rugulosa</i> Hepp.	J.Müller	315	0053464
<i>Bilimbia sabulosa</i> (Massal.) Kbr.	G.W.Körber	14	0053333
<i>Blastenia ferruginea</i> (Huds.) b. <i>Genuina</i> Kbr.	F.Weis	402	0053476
<i>Blastenia ferruginea</i> c. <i>festiva</i> (Ach.) Kbr.	G.W.Körber	40	0053349
<i>Blastenia lallavei</i> (Clem.) Kbr.	F.Weis	314	0053463
<i>Blastenia pollinii</i> (Mass.) Kbr.	F.Weis	313	0053462
<i>Buellia occulta</i> Kbr. nov. sp. (= <i>Rinodina occulta</i> (Fw.) Kbr.)	G.W.Körber	34	0053346
<i>Calycium adpersum</i> (Pers.) Kbr.	G.W.Körber	53	0053358
<i>Catapyrenium cinereum</i> (Pers.) Kbr.	G.W.Körber	23	0053518
<i>Cetraria oakesiana</i> (Tuck.) Kbr.	A.v.Krempelhuber	3	0053324
<i>Cladonia gracilis</i> b. <i>macroceras</i> (Flk.) Kbr.	G.W.Körber	2	0053323
<i>Coniangium glaucofuscum</i> Kbr. nov. sp.	G.W.Körber	319	0053468
<i>Coniangium krempelhuberi</i> Kbr.	F.Arnold	21	0053338
<i>Endocarpon fluviatile</i> (Web.) Kbr.	G.W.Körber	33	0053345
<i>Graphis elegans</i> (Borr.) Kbr.	J.Lahm	317	0053466
<i>Gyalecta abstrusa</i> (Wallr.) Kbr. (= <i>Secoliga abstrusa</i> (Wallr.) Kbr.)	G.W.Körber	130	0053448
<i>Gyalolechia aurea</i> Kbr. (= <i>Amphiloma aureum</i> (Shaer.) Kbr.)	A.Sauter	98	0053375
<i>Gyalolechia nivalis</i> Kbr. (= <i>Callopisma nivale</i> Kbr.)	G.W.Körber	35	0053347
<i>Gyrophora vellea</i> b. <i>spadochroa</i> (Ach.) Kbr.	Stricker	304	0053454
<i>Harpidium rutilans</i> (Fw.) Kbr.	G.W.Körber	24	0053339
<i>Heppia adglutinata</i> (Kmph.) Kbr.	F.Arnold	67	0053364
<i>Hymenelia hiascens</i> (Ach.) Kbr.	F.Arnold	26	0053341
<i>Imbricaria hyperopta</i> (Ach.) Kbr.	G.W.Körber	32	0053344
<i>Lachmia füstingii</i> Kbr.	B.Stein	407	0053478
<i>Lecania koerberiana</i> (Lahm) Kbr.	Everken	306	0053456
<i>Lecanora badia</i> v. <i>milvina</i> (Wahlb.) Kbr.	G.W.Körber	5	0053326

<i>Lecanora complanata</i> Kbr.	G.W.Körber	6	0053327
<i>Lecanora frustulosa</i> (Dcks.) Kbr.	D.Siebenhaar et G.W.Körber	38	0053348
<i>Lecidea crustulata</i> (Ach.) var. <i>oxydata</i> Rbh.	J.Müller	406	0053477
<i>Lecidea sarcogynoides</i> Kbr.	G.W.Körber	47	0053353
<i>Lecidea sudetica</i> Kbr.	G.W.Körber	16	0053334
<i>Lecidea superba</i> Kbr.	G.W.Körber	48	0053354
<i>Lecidella polycarpa</i> (Flk.) Kbr.	G.W.Körber	46	0053352
<i>Leciographa neesii</i> (Fw.) Kbr.	B.Stein et G.W.Körber	420	0053490
<i>Lenormandia jungermanniae</i> (DC.) Kbr.	A.Sauter	92	0053373
<i>Leptogium tenuissimum</i> (Dcks.) Kbr.	J.Barth	416	0053486
<i>Leptorhaphis quercus</i> (Beltz.) Kbr.	J.Müller	324	0053473
<i>Leptorhaphis steinii</i> Kbr. nov. sp.	G.W.Körber	325	0053474
<i>Manzonia cantiana</i> Garov.	Stricker	409	0053479
<i>Massalongia carnosa</i> v. <i>lepidota</i> (Smf.) Kbr.	G.W.Körber	65	0053362
<i>Megalospora sanguinaria</i> (L.) Kbr.	G.W.Körber	49	0053355
<i>Melanormia velutina</i> Kbr.	G.W.Körber	417	0053487
<i>Microthelia micula</i> (Fw.) Kbr.	G.W.Körber	89	0053372
<i>Mosigia gibbosa</i> (Ach.) Kbr.	Stricker et G.W.Körber	320	0053469
<i>Pannaria lepidota</i> Smf. (= <i>Massalongia carnosa</i> (Dicks.) Kbr.)	G.W.Körber	4	0053325
<i>Parmelia astroidea</i> (Clem.) b. <i>clementiana</i> (Turn.) Kbr.	P.Dreesen	303	0053453
<i>Pertusaria glomerata</i> (Schl.) Kbr.	A.Sauter	59	0053361
<i>Pharcidia schaeereri</i> Anzi	J.Müller	419	0053489
<i>Polyblastia monstrum</i> Kbr. nov. sp.	G.W.Körber	411	0053481
<i>Polyblastia sericea</i> (Mass.) Kbr.	Stricker	410	0053480
<i>Pragmopora amphibola</i> (Mass.) Kbr.	G.W. Körber	19	0053336
<i>Psora ostreata</i> (Hoffm.) Kbr.	F.Arnold	10	0053330
<i>Psora testacea</i> (Hoffm.) Kbr.	H.Lojka	311	0053460
<i>Psoroma lagascae</i> (Fr.) Kbr.	A.Sauter	66	0053363
<i>Psorotichia pelodes</i> Kbr. nov. sp.	B.Stein	415	0053485
<i>Pyrenula leucoplaca</i> (Wallr.) Kbr.	G.W.Körber	85	0053370
<i>Pyrrhospora querneae</i> (Dcks.) Kbr.	P.Dreesen	316	0053465
<i>Ramalina carpathica</i> Kbr.	H.Lojka	302b	0053451
<i>Ramalina carpathica</i> Kbr. nov. sp.	C.Hausknecht et R.Fritze	302	0053452
<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Kbr.	G.W.Körber	94	0053374
<i>Rhizocarpon obscuratum</i> (Schaer.) Kbr.	G.W.Körber	50	0053356
<i>Rinodina confragosa</i> (Ach.) Kbr.	A.v.Krempelhuber et G.W.Körber	399	0053491
<i>Rinodina lecanorina</i> (Mass.) Kbr.	F.Arnold	68	0053376
<i>Rinodina zwachiana</i> (Kmph.) Kbr.	J.B.Holzinger	307	0053457
<i>Sagedia abietina</i> Kbr.	J.Müller	322	0053471
<i>Sagedia aenea</i> (Wallr.) Kbr.	P.Dreesen	323	0053472
<i>Sagedia harrimanni</i> (Ach.) Kbr.	F.Arnold	28	0053343
<i>Sagedia körberi</i> (Fw.) Kbr.	G.W.Körber	57	0053360
<i>Sagiolechia protuberans</i> (Mass.) Kbr.	F.Arnold	87	0053371
<i>Schismatomma dolosum</i> (Wahlb.) Kbr.	G.W.Körber	17	0053335
<i>Secoliga friesii</i> (Fw.) Kbr. (= <i>Petractis friesii</i> (Fw.) Kbr.)	G.W.Körber	55	0053359

<i>Secoliga gyalectoides</i> (Mass.) Kbr. (= <i>Petractis gyalectoides</i> (Mass.) Kbr.)	F.Arnold	25	0053340
<i>Secoliga leucaspis</i> (Kmph.) Kbr.	H.Lojka	400	0053475
<i>Sphaeroporus compressus</i> (Ach.) Kbr.	G.W.Körber	31	0053519
<i>Spilodium fuscopurpureum</i> (Tul.) Mass.	F.Haszlinsky	418	0053488
<i>Sporodictyon schaererianum</i> Mass.	J.Müller	321	0053470
<i>Steinia luridescens</i> Kbr. nov. gen. et spec.	B.Stein et G.W.Körber	413	0053483
<i>Stenocybe byssacea</i> (Fr.) Kbr.	A.v.Krempelhuber	22	0053337
<i>Stigmatomma cataleptum</i> (Ach.) Kbr.	G.W.Körber	27	0053342
<i>Toninia imbricata</i> Montg.	H.Lojka	312	0053461
<i>Trachylia arthonioides</i> (Ach.) Kbr.	G.W.Körber	52	0053357
<i>Usnea articulata</i> (L.) Kbr.	F.Wilms	301	0053450
<i>Usnea longissima</i> (Ach.) Kbr.	A.v.Krempelhuber	1	0053322
<i>Verrucaria hydrela</i> (Ach.) Kbr.	F.Arnold	80	0053369
<i>Wilmsia centrifuga</i> (Nyl.) Kbr.	J.Müller	414	0053484

В результате проведенного изучения коллекции были выделены 10 типовых образцов девяти видов лишайников. Ниже приводим их перечень.

1. *Biatora diaphana* Körb., in litt. Krempelh. [1856]. – *Biatora diaphana* Körb., Act. Soc. linn. Bordeaux 21: 352 (1857) [1856]. – *Biatorina diaphana* Körb., Parerga lichenol. (Breslau) 2: 145 (1865). – *Lecidea diaphana* (Körb.) Nyl., Mém. Soc. Imp. Sci. Nat. Cherbourg 5: 120 (1857). – *Catillaria diaphana* (Körb.) Lettau, Hedwigia 52(2): 134 (1912). – *Gyalidea diaphana* (Körb.) Vězda, Folia geobot. phytotax. 13(4): 400 (1978) (рис. 3).

По протологу: «An stets überfluthen Granitblöcken in dem von der weissen Wiese im Riesengebirge nach dem kleinen Teich herabfließenden Sturzbache von mir 1856 gesammelt».

Isotypus (A.Gromakova, Yu.Gamulya, in hic designatus): «Ad scopula inundata granitica circa lacum minorem in Sudetis leg. Kbr.; Körber, Lich. sel. Germ., №11» [CWU 0053331, A.Gromakova, Yu.Gamulya, 2015, in herb.].

Примечание. Известно два типовых образца этого вида в гербариях Н и М.

2. *Buellia occulta* Körb., Parerga lichenol. (Breslau) 2: 186 (1865). – *Lecidea occulta* (Körb.) Leight., Grevillea 1: 58, tab. IV, fig. 6 (1872). – *Rinodina occulta* (Körb.) Sheard, Lichenologist 3: 349 (1967) (рис. 3).

По протологу: «An versteckten Granitwänden in der Wolfsschlucht sowie unterhalb des Echofelsens auf dem Kynast in den Sudeten (Fw. Kbr.)».

Isotypus (A.Gromakova, Yu.Gamulya, in hic designatus): «Ad rupes umbrosas faucis "Wolfsschlucht" in monte "Kynast" Sudetorum leg. Kbr. Margo tlallodes earissime persistit, at typice adest.; Körber, Lich. sel. Germ., №21» [CWU 0053346, A.Gromakova, Yu.Gamulya, 2015, in herb.].

Примечание. Известно 5 изотипов этого вида, хранящихся в гербариях М (1) и G (4).

3. *Coniangium glaucofuscum* Körb., apud Stein in Cohn, Kryprog.-Flora von Schlesien 2: 201 (1879). – *Allarthonia glaucofusca* (Körb.) Lettau, Hedwigia 52: 112 (1912).

По протологу: «An Tannenrinden im Höllengrunde am Kynast (Kbr.)».

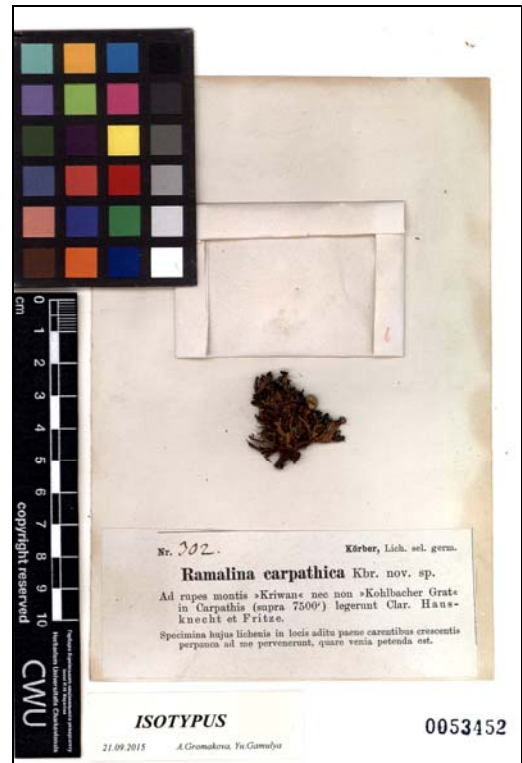
Isotypus (A.Gromakova, Yu.Gamulya, in hic designatus): «Ad Abietum cortices faucis "Höllengrund" montis Kynast Sudetorum legit Kbr.; Körber, Lich. sel. Germ., №319» [CWU 0053468, A.Gromakova, Yu.Gamulya, 2015, in herb.].

Примечание. До настоящего времени было достоверно известно о 4 гербарных образцах данного вида, относящихся к типовому материалу, в гербариях Н (1) и G (3).

4. *Coniangium krempelhuberi* (Körb.) A.Massal., Sched. Crit. Lich. Suec. Exsicc. 2: 50 (1855) et in Lotos, 6: 82 (1856). – *Lepantha krempelhuberi* Körb., in litt. Arnold (1855). – *Coniangium krempelhuberi* (Körb.) A.Massal., Parerga lichenol. (Breslau) 2: 186 (1865) (рис. 3).



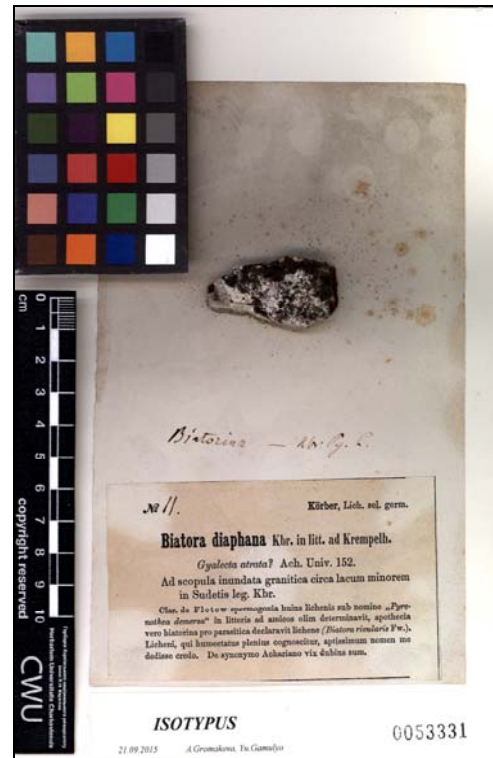
Coniangium krempelhuberi Körb.



Ramalina carpathica Körb.



Buellia occulta Körb.



Biatiorina diaphana Körb.

Рис. 3. Типовые образцы видов лишайников из коллекции эксикат «Lichenes Selecti Germanici» Г.В.Кёрбера в Гербарии CWU

По протологу: «Ad truncos *Populi tremulae* in Bavaria (prope Monachium) legit cl. Arnold».

Lectotypus (A.Gromakova, Yu.Gamulya, in hic designatus): «Ad Populorum cortices circa Nymphenburg prope Monachium leg. Cl. Arnold; Körber, Lich. sel. Germ., №21» [CWU 0053338, A.Gromakova, Yu.Gamulya, 2015, in herb.].

Примечание. До настоящего времени было достоверно известно о 14 гербарных образцах данного вида, которые считаются типовым материалом и хранятся в гербариях G (6), F (1) и BM (7). Все эти образцы собраны А.Массалонго (Massalongo) и Аноном (Анон).

Подробное описание данного вида было приведено А.Массалонгом в 1855 г. по образцам, собранным Ф.Арнольдом (Arnold) и определенным Г.Кьрбером как *Lepantha krempelhuberi* Körb. (Massalongo, 1856). Именно этот таксон и следует считать базинимом вида *Coniangium krempelhuberi* (Körb.) A.Massal. (Körber, 1865). Хранящийся в гербарии CWU образец – вероятно, единственный сохранившийся экземпляр базинима вида, собранный Ф.Арнольдом. Этикетка данного образца совпадает с цитатой образца, приведенного А.Массалонго в протологе (Massalongo, 1856), поэтому он выделен нами как лектотип.

5. *Lecanora complanata* Körb., Parerga lichenol. (Breslau) 1: 84 (1865). – *Aspicilia complanata* (Körb.) Stein, in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien (Breslau) 2(2): 149 (1879). – *Lecanora superiuscula* Nyl., Flora, Regensburg 62: 355 (1879). – *Aspicilia superiuscula* (Nyl.) Hue, Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat., Paris, 5 sér. 2: 117 (1912) [1910]. – *Semilecanora superiuscula* (Nyl.) Motyka, Porosty (Lichenes). 2, Rodzina Lecanoraceae. Pinacisca, Lecidorina, Urceolaria, Semilecanora, Paraplocodium, Koerberiella, Lecidora, Pseudoplocodium, Tephromela (Lublin): 319 (1996). – *Miriquidica complanata* (Körb.) Hertel & Rambold, Mitt. bot. StSamml., Münch. 23: 382 (1987).

По протологу: «Am Basalt der kleinen Schneeegrube in den Sudeten (etwa 3500'), meist in Gesellschaft der *Aspicilia chrysophana* und *Lecidea superba* wachsend, von mir im J. 1855 entdeckt und seither noch nirgends anders aufgefunden».

Isotypus (A.Gromakova, Yu.Gamulya, in hic designatus): «Ad saxa basaltica faucis "kleine Schneeegrube" in Sudetis detex. et leget Kbr.; Körber, Lich. sel. Germ., №6.» [CWU 0053327, A.Gromakova, Yu.Gamulya, 2015, in herb.].

Примечание. До настоящего времени было известно три изотипа этого вида, хранящихся в гербариях G, M и O.

6. *Lecidea superba* Körb., in Syst. Lich.Germ. (Breslau): 248 (1855). – *Porpidia superba* (Körb.) Hertel & Knoph, in Hertel, Beih. Nova Hedwigia 79: 438 (1984).

По протологу: «An Felsen im Hochgebirge, selten: am Basalt der kleinen Schneeegrube im Riesengwbirge».

Isotypus (A.Gromakova, Yu.Gamulya, in hic designatus): «Ad rupes basalticas in "kleine Schneeegrube" Sudetorum detex. et leg. Kbr.; Körber, Lich. sel. Germ., №48» [CWU 0053354, A.Gromakova, Yu.Gamulya, 2015, in herb.].

Примечание. В гербарии G хранятся два изотипа этого вида.

7. *Psorotichia pelodes* Körb. ex Stein, Jber. schles. Ges. vaterl. Kultur 50: 173 (1873). – *Lemmopsis pelodes* (Körb. ex Stein) L.T. Ellis, Lichenologist 13(2): 132 (1981).

По протологу: «Auf Thonboden am Bahndamme hinter Obernigk».

Isotypus (A.Gromakova, Yu.Gamulya, in hic designatus): «Ad viarum ferratarum aggeres argillaceos circa Obernigk prope Vratislaviam legit Clar. Stein; Körber, Lich. sel. Germ., №415» [CWU 0053485, A.Gromakova, Yu.Gamulya, 2015, in herb.].

Примечание. Голотип данного вида хранится в гербарии WRSL (Ellis, 1981). Типовые образцы хранятся в гербарии M (2 образца), выбранные как синтипы, а в гербариях G (3) и BM (1) – как изотипы.

8. *Ramalina carpatica* Körb., Verh. zool.-bot. Ges. Wien 20: 501 (1870). – *Fistulariella carpatica* (Körb.) Bowler & Rundel, Mycotaxon 6 (1): 198 (1977) (рис. 3).

По протологу: «Ad rupium parietes locis fere inaccessilibus in montibus Mittelgrat et Kriwan alibique Carpatorum detegerunt Haussknecht et Fritze, deinde larga manu legit Lojka».

Isotypus (A.Gromakova, Yu.Gamulya, in hic designatus): «Ad rupes montis "Kriwan" nec non "Kohlbacher Grat" in Carpathis (supra 7500') legerunt Clar. Haussknecht et Fritze. Specimina hujus lichenis

in aditu paene carentibus crescentis perpauca ad pervenerunt, quae venia petenda, est.; Körber, Lich. sel. Germ., №302» [CWU 0053452, A.Gromakova, Yu.Gamulya, 2015, in herb.].

Specimina authentica (A.Gromakova, Yu.Gamulya, in hic designatus): «Ad saxa gneissacea alpis Dzurowa prope Teplicska comitatus Lipto in Hungaria legit Clar. Lojka; Körber, Lich. sel. Germ., № 302b» [CWU 0053451, A.Gromakova, Yu.Gamulya, 2015, in herb.].

Примечание. Известно о 10 гербарных образцах этого вида, из которых образцы в гербариях Н (1), F (1) и BM (2) выбраны как «Type?», а в гербариях M (1), G (3), S (2) – как «Isotypus».

9. *Steinia luridescens* Körb., Jber. schles. Ges. vaterl. Kultur 50: 169 (1873).

По протологу: «An einem hohen sandigen Wegrande in der Nähe des Bahndammes hinter Obernigk (October 1872)».

Isotypus (A.Gromakova, Yu.Gamulya, in hic designatus): «Ad terram nudam argillaceam aggaris viae ferratae circa Obernigk prope Vratislaviam legerunt Stein et Kbr.; Körber, Lich. sel. Germ., №413» [CWU 0053483, A.Gromakova, Yu.Gamulya, 2015, in herb.].

Примечание. До настоящего времени был известен только один изотип этого вида, хранящийся в гербарии M.

Заключение

В результате полной инвентаризации коллекции эксикат Г.В.Кёрбера «Lichenes Selecti Germanici», хранящейся в Гербарии CWU, установлено, что данная коллекция представлена 101 гербарным образцом. Изучение данных образцов позволило выделить лектотип для *Coniangium krempelhuberi* (Körb.) A.Massal. и выявить изотипы для видов *Biatora diaphana* Körb., *Buellia occulta* Körb., *Coniangium glaucofuscum* Körb., *Lecanora complanata* Körb., *Lecidea superba* Körb., *Psorotichia pelodes* Körb. ex Stein., *Ramalina carpatica* Körb. и *Steinia luridescens* Körb.

Таким образом, хранящаяся в Гербарии CWU коллекция эксикат Г.В.Кёрбера «Lichenes Selecti Germanici» имеет не только историческую, но и высокую научную ценность, а выявленные типовые образцы будут переданы в международную цифровую базу данных JStor, Global Plants.

Список литературы

Гамуля Ю.Г. Типіфікація фондів в гербарії Харківського національного університету (CWU): історичні зразки з родини Роасеае // Матеріали Міжн. наук. конф., присвяченої 200-річчю від дня народження Людвіга Вагнера. – Берегово, 2015. – С. 190–196. /Gamulya Yu.G. Typifikatsiya fondiv v gerbariyi Kharkiv'skogo natsional'nogo universytetu (CWU): istorychni zrazky z rodyny Poaceae // Materialy Mizhn. nauk. konf., prysvyachenoyi 200-richchyu vid dnya narodzhennya Lyudviga Vagnera. – Beregovo, 2015. – S. 190–196./

Громакова А.Б. Эксикаты Г.Кербера (G.Körber) в лихенологическом гербарии Харьковского университета // Мат. XI з'їзду Українського ботанічного товариства. – Харків, 2001. – С.111–112. /Gromakova A.B. Eksikaty G. Kerbera (G. Körber) v likhenologicheskom gerbarii Khar'kovskogo universiteta // Mat. XI z'yizdu Ukrain'skogo botanichnogo tovarystva. – Kharkiv, 2001. – S.111–112./

Догадина Т.В., Гамуля Ю.Г. Гербарій Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна // Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum / Ред.-укл. к.б.н. Н.М.Шиян. – Київ, 2011. – С. 299–315. /Dogadina T.V., Gamulya Yu.G. Gerbariy Kharkiv'skogo natsional'nogo universytetu imeni V.N. Karazina // Gerbariyi Ukrainy. Index Herbariorum Ucrainicum / Red.-ukl. k.b.n. N.M.Shiyan. – Kyiv, 2011. – S. 299–315./

Догадина Т.В., Горбулін О.С. Колекції морських водорослей в Гербарії Харківського університету (CWU) // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2008. – Вип.8, №828. – С. 16–23. /Dogadina T.V., Gorbulin O.S. Kollektzii morskikh vodorosley v Gerbarii Khar'kovskogo universiteta (CWU) // Visnyk Kharkiv'skogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya, 2008. – Vyp.8, №828. – S. 16–23./

Список гербариев Императорского Харьковского Университета // Записки Императорского Харьковского университета. Приложения. – Харьков, 1913. – Кн.3. – С.1–20. /Spisok gerbariyev Imperatorskogo Khar'kovskogo Universiteta // Zapiski Imperatorskogo Khar'kovskogo universiteta. Prilozheniya. – Khar'kov, 1913. – Kn.3. – S.1–20./

Шиян Н.Н., Завьялова Л.В., Оптасюк О.М. Гербарий Жана Эммануэля Жилибера. – К.: Альтерпрес, 2013. – 492с. /Shiyan N.N., Zav'yalova L.V., Optasyuk O.M. Gerbariy Zhana Emmanuelya Zhilibera – K.: Alt'erpres, 2013. – 492s./

Ellis L.T. A revision and review of Lemmopsis and some related species // Lichenologist. – 1981. – Vol.13 (2). – P. 123-139.

Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org>)

Kärnefelt I., Scholz P., Seaward M.R.D., Thell A. Lichenology in Germany: past, present and future // Schlechtendalia. – 2012. – Vol.23. – S. 1–90.

Grumann V.J. Biographisch-bibliographisches Handbuch der Lichenologie. – Lehre: J.Cramer, 1974. –

839p.

JStor. Global Plants (<http://plants.jstor.org>)

International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011 / J.McNeill etc. (prepared and edited). – Koeltz Scientific Books, 2012. (<http://www.iapt-taxon.org>)

Körber G.W. Systema Lichenum Germaniae. Die Flechten Deutschlands (insbesondere Schlesiens) mikroskopisch geprüft, kritisch gesichtet, charakteristisch beschrieben und systematisch geordnet. – Breslau: Trewendt & Granier, 1855. – 458p.

Körber G.W. Parerga lichenologica. Ergänzungen zum Systema Lichenum Germaniae, Lief. I–V. – Breslau: E. Trewendt, 1865. – 501p.

Krempelhuber A. Getrocknete Pflanzensammlungen // Flora oder allgemeine botanische Zeitung. – 1857. – Vol.80, №12. – P. 181–186. (<http://www.biodiversitylibrary.org>)

Liška J. The significance of Körber's "Typenherbar", with an explanation of the locality abbreviations on his labels // Lichenologist. – 2013. – Vol.45 (1). – P. 25–33. (DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0024282912000552>)

Lyngbe B. Index specierum et varietum lichebum quae collectionibus "Lichenes Exsiccati" distributae sunt. – Kristiania, 1920. – 316p.

Massalongo A. Sertulum Lichenologicum // Lotos: Zeitschrift für Naturwissenschaften. – 1856. – Vol. 6. – P. 74–83.

Paz-Bermúdez G. Typification of names of lichen taxa described by W. Nylander from Angola and São Tomé e Príncipe // Taxon. – 2006. – Vol.55 (4). – P. 996–1000.

Santesson R., Culberson W.L. The typification of the homonymic generic names *Platisma* (*Platysma*) proposed for lichens // The Bryologist. – 1966. – Vol.69, No 1. – P. 100–104.

Şenkardeşler A., Lőkös L. & Farkas E. Lectotypification of names of lichen taxa described by Ödön Szatala // Taxon. – 2014. – Vol.63 (1). – P. 139–145. (DOI <http://dx.doi.org/10.12705/631.9>)

Vondrák J., Vitikainen O. Typification of names of selected taxa described by Acharius and now placed in *Caloplaca* // Taxon. – 2008. – Vol.57 (3). – P. 975–979.

Представлено: О.Є.Ходосовцев / Presented by: O.Ye.Khodosovtsev

Рецензент: Т.В.Догадіна / Reviewer: T.V.Dogadina

Подано до редакції / Received: 18.09.2015

УДК: 58.082 (477.64)

Гербарій Йосипа Бойка у Запорізькому обласному краєзнавчому музеї В.П.Коломийчук¹, В.С.Чорноморець²

¹Ботанічний сад ім. акад. О.В.Фоміна ННЦ «Інститут біології» КНУ імені Тараса Шевченка (Київ, Україна)

²Запорізький обласний краєзнавчий музей (Запоріжжя, Україна)
zokm@ukr.net; vkolomiychuk@ukr.net

У статті наведено дані щодо інвентаризації гербарної колекції аматора Й.К.Бойка з м. Ногайська (Північне Приазов'я). Ботанічна колекція зберігається у Запорізькому обласному краєзнавчому музеї. Наразі в колекції нараховується 780 гербарних аркушів, з яких майже 90% репрезентують природну та інтродуковану флору Північного Приазов'я (550 видів судинних рослин з 312 родів, 69 родин та 3 відділів, включаючи 9 підвидів та 1 вид гібридогенного походження). В статті характеризуються сучасний стан поширення окремих видів флори та їх еколого-ценотична притаманність. У ценотичному відношенні види колекції розподілені в межах 7 флороценотипів, з яких найбільше різноманіття мають синантропний та степовий.

Ключові слова: регіональна флора, гербарна колекція, фіторізноманіття Північного Приазов'я.

Гербарий Иосифа Бойко в Запорожском областном краеведческом музее В.П.Коломийчук, В.С.Чорноморець

В статье приведены данные по инвентаризации гербарной коллекции любителя И.К.Бойко из г. Ногайска (Северное Приазовье). Ботаническая коллекция хранится в Запорожском областном краеведческом музее. В настоящее время в коллекции насчитывается 780 гербарных листов, из которых почти 90% представляют природную и интродуцированную флору Северного Приазовья (550 видов сосудистых растений из 312 родов, 69 семейств и 3 отделов, включая 9 подвидов и 1 вид гибридогенного происхождения). В статье характеризуются современное состояние распространения отдельных видов флоры из коллекции и их эколого-ценотическая приуроченность. В ценотическом отношении виды коллекции распределены в пределах 7 флороценотипов, из которых наибольшее разнообразие имеют синантропный и степной.

Ключевые слова: региональная флора, гербарная коллекция, фиторазнообразие Северного Приазовья.

Yosyp Boyko Herbarium in the Zaporizhzhya Regional Local History Museum V.P.Kolomiychuk, V.S.Chornomorets

The article presents data on herbarium collection of amateur Y.K.Boiko from Nogaisk town (Northern Pryazov'ya). The botanical collection is stored in the local museum of Zaporizhzhya region. At present, the collection consists of 780 herbarium sheets, 90% of them are natural and introduced flora of the Northern Pryazov'ya (550 vascular plant species of 312 genera, 69 families and 3 divisions, including 9 subspecies and 1 species of hybrid origin). The current distribution of some species of flora collection and their ecocoenotical inherency are characterized. Species of the collection are distributed within 7 floral cenotypes, of which synanthropic and steppe floral cenotypes are the most diverse.

Key words: regional flora, herbarium collection, phytodiversity of Northern Pryazov'ya.

Вступ

У дослідженні фіторізноманіття будь-якого регіону важливу роль мають ботанічні аматорські колекції, які певною мірою доповнюють наукові дані професійних дослідників регіональних фітобіот або подають первинні відомості про флору регіону, містять оригінальні факти про поширення певних таксонів. На основі цих даних можливо прослідкувати за темпами та тенденціями розвитку рослинного світу, спрогнозувати певні зміни, запропонувати заходи з охорони. У Приазовському регіоні серед таких відомі гербарні колекції початку ХХ ст. В.М.Сарандінаки (з околиць с. Маргаритівка Обл. Війська Донського (нині – Ростовська обл.), О.Л.Вержбицького з околиць м. Маріуполь, Б.М.Клопотова з Керченського півострова та Й.К.Бойка з околиць мм. Ногайська та Бердянська Таврійської губернії (нині – Запорізька обл.).

Постать Йосипа Калениковича Бойка є відомою у освітньому середовищі Лівобережного півдня України. У 1897 році закінчив Ніжинський історико-філологічний інститут, отримав фах історика і був направлений у Преславську учительську семінарію Бердянського повіту Таврійської губернії, де і

розпочав свою педагогічну, краєзнавчу, наукову та природоохоронну діяльність. Здобутки молодого педагога та природолюбця були оцінені його сучасниками, зокрема, у 1909 році він був обраний дійсним членом товариства природодослідників при Новоросійському університеті.

Відомо, що Й.К.Бойко гербаризував у Північному Приазов'ї з кінця ХХ ст. (орієнтовно з 1898 р.) по 1933 р. Його ботанічні збори охоплюють територію регіону на відрізку між містами Генічеськ та Маріуполь (близько 300 км у широтному відтинку та 100 – у довготному). Інші збори автором зібрані у м.м. Одеса, Херсон, Харків, Керч тощо. Всього гербарна колекція Й.К.Бойка нараховувала близько 3500 гербарних аркушів. Про її стан та місцезнаходження існує декілька публікацій (Черноморець, 2004; Коломійчук та ін., 2013; Шумілова, Федорончук, 2013). Найбільша частина колекції знаходиться у гербарії Інституту ботаніки імені М.Г.Холодного НАН України (близько 2360 гербарних аркушів). Окремі збори автора є у гербаріях Нікітського ботанічного саду – Національного наукового центру НААН України, Донецького ботанічного саду НАН України, гербарії Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна та фондах Запорізького обласного краєзнавчого музею.

Метою нашої роботи було здійснити інвентаризацію гербарної колекції Й.К.Бойка, яка зберігається у фондах Запорізького обласного краєзнавчого музею.

Методика

Нами протягом 2013–2014 рр. здійснена інвентаризація колекції аматора, яка була придбана 1948 р. у родичів Й.К.Бойка та зберігається у фондах Запорізького обласного краєзнавчого музею. Камеральну обробку колекції здійснювали з використанням визначників (Определитель ..., 1999) та флор (Флора Европейской части ССР, 1974–1989; Флора Восточной Европы, 1996–2004). В результаті проведеної роботи створена електронна база даних. Загальна кількість записів становить 780 (вказані інвентарні номери, латинські назви класів, родин, видів, підвидів, еколого-ценотична притаманність таксону, дата та автор збору). Таксономічний стандарт наведено за Чек-листом флори України (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Результати та обговорення

Встановлено, що у зберіганні Запорізького обласного краєзнавчого музею знаходиться 780 гербарних аркушів, зібраних Й.К.Бойком, з яких флора Північного Приазов'я репрезентована на 690 аркушах. Нами ідентифіковано тут 550 видів судинних рослин (включаючи 9 підвидів та 1 вид гібридогенного походження), що об'єднані у 312 родів, 69 родин та 3 відділи. 35 видів представлені 2–3 гербарними аркушами, а близько 100 гербарних аркушів є не визначеними до кінця. Найбільшими зборами характеризуються родини Asteraceae (124 екземплярів; 21 екз. до виду не визначено; 90 видів з 44 родів), Fabaceae (66 екз.; 20 не визначено; 43 види з 16 родів), Poaceae (57; 6; 46; 31), Lamiaceae (46; 3; 37; 22), Brassicaceae (42; 4; 36; 28), Caryophyllaceae (36; 10; 25; 16). 40 родин містять від двох до 29 екземплярів. 23 родини представлені одним видом. Сімнадцятьма гербарними аркушами представлена в запорізькій колекції Й.К.Бойка родина Chenopodiaceae (*Bassia hirsuta* (L.) Asch., *B. sedoides* (Pall.) Asch., *Camphorosma monspeliaca* L., *Ceratocarpus arenarius* L., *Chenopodium glaucum* L., *Ch. urbicum* L., *Corispermum hyssopifolium* L., *C. nitidum* Kit. ex Schult. (2 г. а.), *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Bieb., *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge, *P. triandra* (Pall.) Simonk., *Polycnemum majus* R.Br., *Salicornia perennans* Willd., *Salsola soda* L., *Suaeda prostrata* Pall.), яка у флорі берегової зони Азовського моря представлена 68 таксонами і займає восьме місце у спектрі провідних родин (Коломійчук, 2012). У київській колекції Й.К.Бойка зберігається 33 гербарних аркуші 14 видів цієї родини (Шумілова, Федорончук, 2013).

Аналізуючи сучасне поширення ідентифікованих нами таксонів, констатуємо те, що близько 500 видів з колекції є звичайними для регіону. Ареал 80 видів зменшився і вони наразі є рідкісними у регіоні (Коломійчук, 2012). Разом з тим, відмічені чи не найперше для цієї ділянки Північного Приазов'я Й.К.Бойком такі рідкісні види, як *Allium decipiens* Fisch. ex Schult. & Schult. f., *A. guttatum* Steven, *Bellevalia sarmatica* (Pall. ex Georgi) Woronow, *Caragana scythica* (Kom.) Pojark., *Centaurea ruthenica* Lam., *Clematis orientalis* L., *Ferula orientalis* L., *Linaria macroura* (M. Bieb.) M. Bieb., *Ornithogalum pyrenaicum* L., *Phlomis hybrida* Zelen., *Stipa lessingiana* Trin. ex Rupr., *S. ucrainica* P. Smirn., *Tanacetum achilleifolium* (M. Bieb.) Sch. Bip., *Tulipa biebersteiniana* Schult. f. s. l., *T. gesneriana* L., *Valeriana tuberosa* L., *Zygophyllum fabago* L. Пізніше вони відмічались багатьма дослідниками флори Приазов'я (Є.М.Лавренко, Ю.Д.Клеповим, М.І.Котовим, Ф.Я.Поповичем, Г.І.Біликом, А.М.Красною та нами). Популяції деяких з цих таксонів з околиць м. Приморськ (кол. м. Ногайськ) існують і нині (Коломійчук,

2012). Зокрема, популяції *Tulipa gesneriana*, вперше наведені Й.К.Бойком для приморських схилів до Обіточної коси разом з існуючими популяціями на берегах лиману Сивашик (Якимівський район) та у Троїцькій балці (Мелітопольський район), нині є чи не єдиними на півдні Запорізької області. Досліджуючи у 2007–2015 рр. флору заплави гирлової частини р. Обіточної (кол. економії графині С.М.Глебової), ми виявили більшість з наведених Й.К.Бойком для цієї території видів рослин. Тут і нині зростають рідкісні для Приазов'я *Ferula orientalis* L., *Phlomis hybrida* (Zelen.) R. Kam. et Machmedov, *Senecio schvetsovii* Korsh., *Trinia hispida* Hoffm., *Trifolium retusum* L., *Tulipa biebersteiniana*, *Valeriana tuberosa* та звичайні таксони – *Dipsacus laciniatus* L., *Galatella rossica* Novopokr., *Inula britannica* L., *Scorzonera parviflora* Jacq., *Sonchus arvensis* L. та ін.

Частина видів (28 таксонів) рослин з запорізької колекції Й.К.Бойка наразі не відмічаються у цій частині Північного Приазов'я (*Adonis vernalis* L., *A. wolgensis* Steven, *Agrostemma githago* L., *Artemisia dracunculus* L., *Asclepias syriaca* L., *Astragalus ponticus* Pall., *Centaurea biebersteinii* DC., *C. cyanus* L., *Ferula caspica* M. Bieb., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lychnis chalcedonica* L., *Ornithogalum boucheanum* (Kunth) Aschers., *Peganum harmala* L., *Prangos odontalgica* (Pall.) Herrnst. & Heyn., *Rhinanthus major* L., *Sparganium erectum* L., *Rhaponticum serratuloides* (Georgi) Bobrov тощо), що пов'язано з особливостями біології видів та різноманітністю факторів впливу (збільшення антропогенного тиску на екосистеми, забудова та розорювання території). Для близько 80 видів, що визначені лише на рівні роду, встановити їх сучасне поширення поки що не вдалось.

За адміністративною прив'язкою гербарні зразки рослин з колекції Й.К.Бойка розподілені наступним чином: 425 гербарних аркушів колекції наведено з околиць м. Ногайськ (вкл. с. Денисівка), 50 г. а. наведено з околиць кол. сс. Великі та Малі Свиноухи, які були розташовані на Обіточній косі і проіснували до 30 рр. XX ст. (рис.). 83 гербарні аркуші зібрано Й.К.Бойком у селах кол. Бердянського повіту Таврійської губернії. Зокрема, 41 г. а. наведено з околиць с. Преслав – с. Комишуватка, 25 – з окол. с. Орловка, 5 – з окол. с. Зеленівка, по 4 – з окол. с. Єлізаветівка та Богданівка, 2 – з окол. с. Інзівка, по 1 – з окол. с. Ботієво та с. Ново-Павлівка.

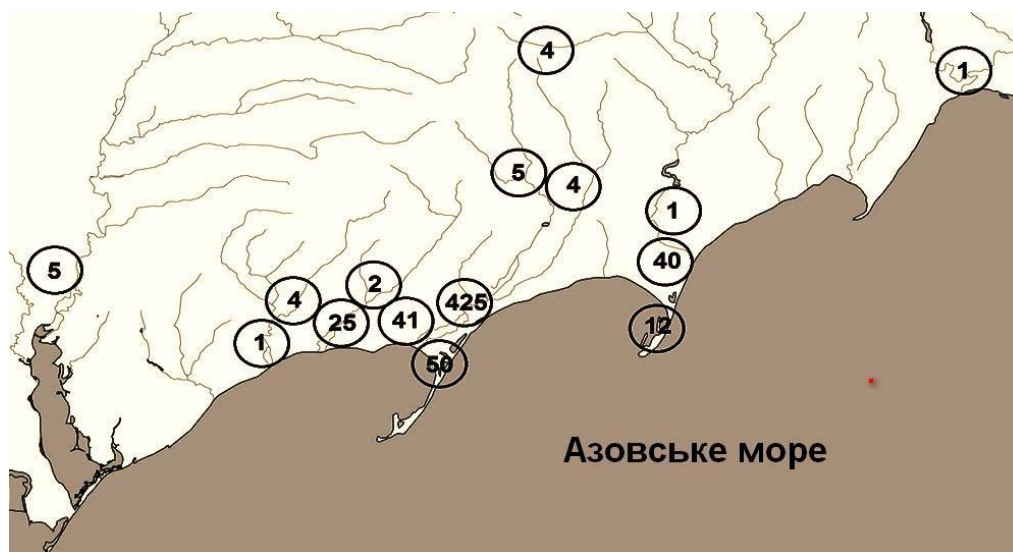


Рис. Місця гербарних зборів Й.К.Бойка (число гербарних аркушів)

Для околиць м. Бердянська наводяться 52 гербарних аркуші. В околицях м. Мелітополь та у Мелітопольському повіті автором зібрано 5 (3+2) гербарних аркушів, а 1 – в окол. м.Маріуполь. Ще 4 гербарних аркуші зібрано поблизу сіл колишнього Молочанського менонітського округу (Шпорау та ін.). Для 70 гербарних аркушів конкретне місце збору автором не наведено.

Види, що зібрані Й.К.Бойком, центично поширені у складі 7 флороценотипів, з яких найбільше різноманіття мають синантропний (230 таксонів), який також включає види культурфитоценозів, та степовий (222). Болотний флороценотип репрезентують 37 таксонів, а літоральний, лучний і галофітний мають однакову кількість видів – по 30. Найменше у колекції видів чагарникових (14) та водних ценозів (6). Для 55 таксонів визначити центичну притаманність не вдалося. У запорізькій

частини колекції Й.К.Бойка широко представлена група культигенів невеликого міста Таврійської губернії – Ногайська. Так, у складі цієї групи рослин відмічені види парків та квітників (*Aesculus hippocastanum* L., *Cartamnus tinctorius* L., *Cydonia oblonga* Mill., *Datura stramonium* L., *Osimum basilicum* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Salix fragilis* L., *Sophora japonica* L., *Symphoricarpos racemosus* Michx., *Tropaeolum majus* L., *Viola tricolor* L.), технічні та олійні (*Abutilon theophrastii* Medik., *Cannabis sativa* L., *Melissa officinalis* L., *Mentha piperita* L., *Phacelia tanacetifolia* Benth, *Salvia sclarea* L.), харчові та кормові рослини (*Caspicum annuum* L., *Cicer arietinum* L., *Medicago sativa* L., *Onobrychis sativa* L., *Solanum tuberosum* L., *Sorghum cernuum* (Ard.) Host, *Vicia sativa* L.).

Висновки

Підсумовуючи вищезазначене, відмічаємо, що досліджена нами ботанічна колекція Й.К.Бойка, що зберігається у Запорізькому обласному краєзнавчому музеї, нараховує 780 гербарних аркушів. 690 гербарних аркушів репрезентують природну та інтродуковану флору частини Північного Приазов'я (550 видів судинних рослин з 312 родів, 69 родин та 3 відділів, включаючи 9 підвидів та 1 вид гібридогенного походження). У ценотичному відношенні види колекції розподілені у межах 7 флороценотипів, з яких найбільше різноманіття мають синантропний та степовий.

Гербарій Й.К.Бойка є цінною регіональною колекцією, яка має велике значення у питаннях пізнання походження, сучасного стану, зв'язків та динаміки флори Північного Приазов'я, вона є джерелом нових наукових відкриттів у світлі зростання антропогенної трансформації фіторізноманіття Лівобережного степу України та Північного Приазов'я зокрема.

На нашу думку, слід об'єднати колекції цього аматора, долучивши Запорізьку частину до основної, яка нині зберігається у Інституті ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України.

Подяки

Автори вважають за потрібне висловити подяку к.б.н. М.В.Шевері за перегляд статті, її обговорення, цінні зауваження та побажання.

Список літератури

- Коломійчук В.П. Конспект флоры сосудистых растений береговой зоны Азовского моря / под ред. Т.Л.Андриенко. – К.: Альтерпрес, 2012. – 300с. /Kolomiychuk V.P. Konspekt flory sosudistyx rasteniy beregovoy zony Azovskogo morya / pod red. T.L.Andriyenko. – K.: Al'terpres, 2012. – 300s./
- Коломійчук В.П., Чорноморець В.С., Мальцева С.Ю. Ботанічна колекція Йосипа Бойка у Запорізькому краєзнавчому музеї // Мелітопольський краєведческий журнал. – 2013. – №1. – С. 67–69. /Kolomiychuk V.P., Chornomorets' V.S., Mal'tseva S.Yu. Botanichna kolektsiya Yosipa Boyka u Zaporiz'komu krayeznavchomu muzeyi // Melitopol'skiy krayevedcheskiy zhurnal. – 2013. – №1. – S. 67–69./
- Определитель высших растений Украины / Д.Н.Доброчаева, М.И.Котов, Ю.Н.Прокудин и др. – К.: Фитосоциоцентр, 1999. – 548с. /Opredelitel' vysshikh rasteniy Ukrainy / D.N.Dobrochayeva, M.I.Kotov, Yu.N.Prokudin i dr. – K.: Fitosotsiotsentr, 1999. – 548s./
- Флора Восточной Европы / Под ред. Н.Н.Цвелева. – СПб.: Мир и семья, 1996. – Т.9. – 456с. /Flora Vostochnoy Yevropy / Pod red. N.N.Tsvelyeva. – SPb.: Mir i sem'ya, 1996. – T.9. – 456s./
- Флора Восточной Европы / Под ред. Н.Н.Цвелева. – СПб.: Мир и семья; Изд-во СПХФА, 2001. – Т.10. – 670с. /Flora Vostochnoy Yevropy / Pod red. N.N.Tsvelyeva. – SPb.: Mir i sem'ya; Izd-vo SPHFA, 2001. – T.10. – 670s./
- Флора Восточной Европы / Под ред. Н.Н.Цвелева. – М.; СПб.: Товар-во научных изданий КМК, 2004. – Т.11. – 536с. /Flora Vostochnoy Yevropy / Pod red. N.N.Tsvelyeva. – M.; SPb.: Tovar-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2004. – T.11. – 536s./
- Флора европейской части СССР. – Л.: Наука, 1974–1989. – Т. 1–8. /Flora yevropeyskoy chasti SSSR. – L.: Nauka, 1974–1989. – T. 1–8./
- Черноморець В.С. И.К.Бойко и его гербарий // Музейний вісник. – Запоріжжя, 2004. – №4. – С. 95–97. /Chornomorets V.S. I.K.Boyko i yego gerbariy // Muzeynyy visnyk. – Zaporizhzhya, 2004. – №4. – S. 95–97./
- Шумілова А.В., Федорончук Н.С. Гербарій Й.К.Бойка. – Київ: Альтерпрес, 2013. – 188с. /Shumilova A.V., Fedoronchuk N.S. Gerbariy Y.K. Boyka. – Kyiv: Al'terpres, 2013. – 188s./
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist / Editor S.L.Mosyakin. – Kiev, 1999. – 346p.

Представлено: М.В.Шевера / Presented by: M.V.Shevera

Рецензент: О.В.Безроднова / Reviewer: O.V.Bezrodnova

Подано до редакції / Received: 30.07.2015

УДК: 582.25/27:57.083.13:004.658.2

Водоросли в базе данных мировых коллекций живых культур WDCM CCINFO

В.П.Комаристая, О.С.Горбулин, Т.В.Догадина

*Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
botany.100.years@gmail.com*

Анализировали, как представлены водоросли в мировых коллекциях живых культур по базе данных WDCM CCINFO. Выявлены недостатки базы: имеются пустые, ошибочные и дублирующиеся записи, не все коллекции представлены в сводном каталоге. Текущая 6 версия базы содержит 2307 видов водорослей (около 5% известного природного разнообразия) и 142 внутривидовых таксона, живые культуры которых поддерживаются в 12 коллекциях; 293 культуры не определены до вида. Более половины культур в крупнейших мировых коллекциях являются уникальными и не дублируются в других коллекциях. Таксономическое разнообразие водорослей отражено в культуре неравномерно: слабо представлены Диатомовые, Бурые, Красные и Динофитовые водоросли; лучше всего представлены в культуре Зеленые водоросли. Предлагается учитывать данные аутоэкологии при выделении водорослей в культуру для расширения и обновления фондов коллекций.

Ключевые слова: водоросли, культивирование, базы данных, WDCM CCINFO.

Водорості в базі даних світових колекцій живих культур WDCM CCINFO

В.П.Комариста, О.С.Горбулін, Т.В.Догадіна

Аналізували, як представлені водорості у світових колекціях живих культур за базою даних WDCM CCINFO. Виявлено недоліки бази: наявні порожні, помилкові і повторні записи, не всі колекції представлені у зведеному каталозі. Поточна 6 версія бази містить 2307 видів водоростей (близько 5% відомого природного різноманіття) і 142 внутрішньовидових таксони, живі культури яких підтримуються в 12 колекціях; 293 культури не визначені до виду. Більше половини культур в найбільших світових колекціях є унікальними і не дублюються в інших колекціях. Таксономічне різноманіття водоростей відображено в культурі нерівномірно: слабо представлені Діатомові, Бурі, Червоні і Динофітові водорості; найкраще представлені в культурі Зелені водорості. Пропонується враховувати дані аутоекології при виділенні водоростей в культуру для розширення і оновлення фондів колекцій.

Ключові слова: водорості, культивування, бази даних, WDCM CCINFO.

Algae in the database of world collections of living cultures WDCM CCINFO

V.P.Komaristaya, O.S.Gorbulin, T.V.Dogadina

There was analyzed how algae are presented in world collections of living cultures according to CCINFO database. The shortcomings of CCINFO database were revealed: empty, false and duplicate records, not all collections presented in the consolidated directory. The current 6th version of the database contains 2307 species of algae (about 5% of the known natural diversity) and 142 intraspecific taxa, living cultures of which are supported in 12 collections; 293 cultures are not identified to species. More than half of the cultures in the world's largest collections are unique and not duplicated in the other collections. Taxonomic diversity of algae is reflected unevenly in the culture: Diatoms, Brown, Red and Dinophyta algae are poorly represented; Green algae are represented in the culture best. It is proposed to consider the autecology data when isolating algae into the culture to expand and upgrade the funds of the collections.

Key words: algae, cultivation, databases, WDCM CCINFO.

Введение

Водоросли – группа низших растений, обитающих преимущественно в водной среде. Многие виды водорослей служат модельными объектами экспериментальных исследований в области биохимии, физиологии и генетики растений (Сок, Соelho, 2011). Как древние фотосинтетики, водоросли являются объектом эволюционной биохимии (Hohmann-Marriott, Blankenship, 2011). Колоссальное биохимическое разнообразие водорослей, вместе с пластичностью обмена веществ и

относительной легкостью культивирования, обуславливают их высокий биотехнологический потенциал (Wijffels et al., 2013).

Для экспериментальной биологии и биотехнологии большое значение имеют коллекции живых культур. Их цель – обеспечивать доступность точно идентифицированного, свободного от посторонних микроорганизмов, жизнеспособного материала для исследований. Большинство крупных коллекций публикуют каталоги культур, в том числе – онлайн.

Задача настоящего сообщения – проанализировать, как представлены водоросли в мировых коллекциях культур по базе данных WDCM CCINFO – World Data Centre for Microorganisms, Culture Collections Information Worldwide (Sun et al., 2015). Подобный анализ был проведен для культур грибов (Vasilenko et al., 2011). Для водорослей аналогичные сведения в литературе отсутствуют.

Методика

Материалом для анализа послужил сводный список культур водорослей в коллекциях культур, которые предоставили информацию для базы WDCM CCINFO (2014).

Таксономическую аннотацию культивируемых видов водорослей проводили при помощи базы данных NCBI Taxonomy (NCBI Taxonomy Database) и уточняли по AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2015).

Результаты и обсуждение

Водоросли в базе данных WDCM CCINFO. Текущая (последнее обновление в 2014 году), 6-я, версия базы данных WDCM CCINFO содержит 714 коллекций различных культивируемых организмов и охватывает 72 страны. Эта самая обширная на настоящий момент сводная база данных коллекций культур, которая частично совпадает с другими аналогичными, но меньшими по объему, базами (например, STRAININFO (Dawyndt et al., 2005)) и включает как известные крупные коллекции, так и небольшие коллекции исследовательских и образовательных учреждений со всего мира. В базе зарегистрирована 41 коллекция, в названии которой упоминаются водоросли или цианобактерии. В частности, коллекция культур микроводорослей Гербария Харьковского университета (CWU-МАСС) также зарегистрирована в системе WDCM CCINFO как WDCM 886. Целый ряд присутствующих в базе коллекций разнообразных микроорганизмов также могут включать культуры водорослей, но, к сожалению, всего 12 коллекций (табл. 1) предоставили данные по водорослям для сводного каталога культур.

Каталог WDCM CCINFO по состоянию на ноябрь 2015 года содержит 3060 записей, отмеченных как водоросли. База данных курируется самостоятельно держателями коллекций и не лишена ошибок. Несколько записей (61) относятся к таксонам, которые не являются водорослями (бактерии, грибы, кинетопластиды, солнечники, фораминиферы, инфузории, жгутиконосцы, высшие водные растения). Ряд записей (117) оказались пустыми, то есть они не связывают название таксона с данными о коллекциях, в которых поддерживается соответствующая культура. Часть записей содержит ошибки в названиях таксонов и различия в формате представления (например, с указанием авторов видов и без него), из-за чего возникли дублирующиеся записи (243); часть из них являются пустыми (104). Таким образом, база данных WDCM CCINFO содержит 2743 недублирующихся записей, относящихся к водорослям, с указанием одной из 12 коллекций, в которой каждый таксон водорослей поддерживается.

Характеристика фондов коллекций культур водорослей в базе WDCM CCINFO. По данным каталога WDCM CCINFO, наибольшее число единиц хранения – в коллекциях UTEX, SAG и NIES, причем более половины культур имеются только в этих коллекциях и не дублируются в других (табл. 1). Вместе эти три коллекции охватывают 86% каталога культур. Процент уникальных единиц хранения в 12 коллекциях варьирует от 0 до почти 60%; в среднем, 53% культур представлены только в одной какой-либо коллекции (табл. 1).

Это говорит о большом значении коллекций культур, как источника материала для экспериментальных и прикладных исследований.

Остальные 47% культур дублируются в разных коллекциях (хотя могут быть представлены в них разными штаммами и изолятами). В 7 коллекциях из 12 присутствуют культуры, обозначенные *Chlorella* sp. и *Chlorella vulgaris*. В половине коллекций имеются *Chlorella ellipsoidea*, *Scenedesmus* sp., *Scenedesmus obliquus*, *Dunaliella salina*, *Anabaena* sp., *Microcystis aeruginosa*. То есть, наиболее распространенными и доступными для исследователей формами в культурном состоянии являются представители Зеленых и Синезеленых водорослей.

Таблица 1.

Фонды коллекций культур водорослей в базе WDCM CCINFO

№	Акроним коллекции	Полное название коллекции	Общее число единиц хранения	Число уникальных единиц хранения (% от общего числа)
1	UTEX	UTEX Culture Collection of Algae at the University of Texas at Austin, USA	1310	722 (55)
2	SAG	Sammlung von Algenkulturen der Universität Göttingen, Deutschland	1297	705 (54)
3	NIES	National Institute for Environmental Studies Culture Collection, Japan	635	375 (59)
4	CPCC(UTCC)	Canadian Phycological Culture Collection (University of Toronto Culture Collection of Algae and Cyanobacteria)	201	73 (36)
5	TISTR	Thailand Institute of Scientific and Technological Research Culture Collection	156	73 (46)
6	IPPAS	Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, Culture Collection	125	49 (39)
7	BCCUSP	Brazilian Cyanobacteria Collection, University of Sao Paulo	25	14 (56)
8	CWU-MACC	Herbarium of Kharkov University (CWU) - MicroAlgae Cultures Collection, Ukraine	15	1 (7)
9	JCM	Japan Collection of Microorganisms, RIKEN BioResource Center	7	4 (57)
10	CCY	Culture Collection of Yeasts, Institute of Chemistry, Slovak Academy of Sciences	3	1 (33)
11	MZCH-SVCK	Microalgae and Zygnematophyceae Collection Hamburg, Universität Hamburg	3	0 (0)
12	CHULA	Department of Microbiology, Faculty of Science Chulalongkorn University Culture Collection, Thailand	3	0 (0)
Всего:			3780	2017 (53)

Мы предполагаем, что база WDCM CCINFO не полна, может содержать еще целый ряд неточностей, которые не представляется возможным выявить, кроме того, раз в несколько лет она обновляется. Тем не менее, коллекция UTEX известна как одна из крупнейших коллекций водорослей в мире (Starr, Zeikus, 1993), то есть база WDCM CCINFO достаточно обширна, чтобы по ней можно было сделать некоторые предварительные выводы об общих тенденциях в развитии культивирования водорослей.

Таксономическая идентификация водорослей в коллекциях культур. Результаты экспериментальных исследований представляют реальную научную ценность только в том случае, если их объект определен до вида. Подавляющее большинство записей в базе WDCM CCINFO отвечают этому требованию.

Три записи из 2742 содержат идентификацию объекта культивирования только до порядка, две – до семейства, 275 – до рода. Видовая принадлежность 10 записей вызывает сомнения: как *cf.* («похожий на») отмечены 7 видов, как *aff.* («близкий к») – 2 вида, как «?» – 1, как *cf.* также помечена одна разновидность (*var.*). Две культуры представляют собой межвидовые гибриды и обозначены *hybrid*. Два представителя обозначены как *complex* – разные их штаммы рассматриваются как неразличимые морфологически криптические виды, которые отличаются по молекулярно-генетическим маркерам (*Skeletonema marinoi-dohrnii complex*) (Ellegaard et al., 2008) и репродуктивно изолированы (*Closterium peracerosum-strigosum-littorale complex*) (Sekimoto et al., 1995).

Для остальных 2449 записей приведен вид, включая 142 внутривидовых таксона: 125 разновидностей (*var.*) и 16 форм (*f.*), а также одну форму одной разновидности. Шесть выделенных в культуру видов указаны как новые для науки (*sp. nov.*).

Без учета внутривидовой таксономии, мировые коллекции культур служат для исследователей источником живого материала 2307 видов водорослей. Таким образом, для экспериментальных исследований доступно всего порядка 5% известного в природе видового разнообразия водорослей (Guiry, 2012). Актуальными остаются задачи введения в культуру и точной идентификации большего числа известных видов водорослей.

Таблица 2.

Систематическая структура видового разнообразия водорослей, известных в культуре, по сравнению с мировой дикорастущей флорой водорослей

Ранг	Группа		Число видов в культуре		Примерное число описанных видов (кроме ископаемых) (Guiry, 2012)		Доля видов в культуре от известного числа видов, %	
1	Зеленые водоросли	Chlorophyta	1173	1404	8000	14000	14,7	10,0
		Streptophyta	231		6000		3,9	
2	Синезеленые водоросли	Cyanobacteria	319	319	5000	5000	6,4	6,4
3	Красные водоросли	Rhodophyta	113	118	7213	7228	1,6	1,6
		Glaucocystophyceae	5		15		33,3	
4	Желтозеленые водоросли	Xanthophyceae	70	104	500	600	14,0	17,3
		Eustigmatophyceae	17		35		48,6	
		Raphidophyceae	14		35		40,0	
		Chlorarachniophyceae	2		12		16,7	
		Schizocladiphyceae	1		1		100	
5	Эвгленовые водоросли	Euglenozoa	105	105	2000	2000	5,3	5,3
6	Золотистые водоросли	Chrysophyceae	21	88	431	1295	4,9	6,8
		Haptophyceae	37		510		7,3	
		Synurophyceae	16		252		6,3	
		Dictyochophyceae	5		51		9,8	
		Pelagophyceae	4		12		33,0	
		Phaeothamniophyceae	4		33		12,1	
		Pinguiphyceae	1		6		16,7	
7	Диатомовые водоросли	Bacillariophyta	61	61	12000	12000	0,5	0,5
8	Динофитовые водоросли	Dinophyceae	54	54	2000	2000	2,7	2,7
9	Криптофитовые водоросли	Cryptophyta	34	36	200	206	17,0	17,0
		Katablepharidophyta	2		6 (Clay, Kugrens, 1999)		33,0	
10	Бурые водоросли	Phaeophyceae	18	18	1792	1792	1,0	1,0
Всего:			2307		46121		5,0	

Систематическая структура живых культур водорослей в мировых коллекциях. Разные систематические группы водорослей существенно отличаются не только биохимически, но и

особенностями жизненного цикла и требованиями к условиям среды. Чтобы более полно использовать потенциал водорослей как объектов экспериментальных исследований и биотехнологии, желательно, чтобы в культуре поддерживались все систематические группы этих организмов. В данном разделе работы анализировали, насколько равномерно представлены в культуре разные таксоны водорослей.

Сравнение аннотированного списка видов с современными представлениями о систематической структуре мировой альгофлоры (Guiry, 2012) показало, что распространенность отдельных систематических групп в культуре не вполне соответствует их видовому богатству в природе (табл. 2).

Лучше всего представлены в культуре (около 17% от видового разнообразия) малочисленные группы Желтозеленые и Криптофитовые водоросли, что, скорее всего, связано не столько с большим числом видов, выделенных в культуру, сколько с малым объемом этих систематических групп (табл. 2).

В наименьшей степени в культуре представлены Диатомовые водоросли (всего 0,5%), несмотря на то, что эта группа, вместе с Зелеными водорослями, отличается наибольшим видовым разнообразием и доминирует в большинстве природных местообитаний водорослей (табл. 2). По-видимому, это связано со сложностью культивирования диатомовых водорослей, клетки которых не могут делиться вегетативно бесконечно долго, без полового процесса, из-за прогрессирующего уменьшения размеров панцирей (Chernov et al., 2004).

Малочисленны в культуре и отделы водорослей, представленные в основном морскими макрофитами – Бурые (1%) и Красные (1,6%) (табл. 2). Очевидно, это также можно объяснить их достаточно сложным жизненным циклом (Charrier et al., 2015).

Большинство оставшихся отделов (Синезеленые, Эвгленовые, Золотистые) представлены в культуре на 5–7 %. Отклоняются от этих значений Зеленые водоросли (10,0%) и Динофитовые (2,7%) (табл. 2).

Относительно хорошая представленность в культуре видов Зеленых водорослей, по-видимому, связана с тем, что они встречаются повсеместно, способны к массовому развитию и не требовательны к составу питательной среды и условиям культивирования. Такие группы, как Эвгленовые, Золотистые и, в особенности, Динофитовые водоросли, очевидно, более требовательны к условиям культивирования, чем Зеленые водоросли. Данные по Синезеленым водорослям в коллекциях культур вполне могут оказаться заниженными, так как в некоторых коллекциях они могли быть аннотированы как бактерии (как, например, в коллекции NIES) и выпасть из поля зрения данного исследования.

Таблица 3.

Число видов с опубликованными данными по аутоэкологии

Группа	Число видов (внутривидовых таксонов)	Источник
Цианопроккариоты (Cyanophyta)	149 (149)	(Горбулин, 2014в)
Dinophyta	89 (93)	(Горбулин, 2011а)
Cryptophyta	51 (52)	(Горбулин, 2011б)
Chrysophyta	80 (81)	(Горбулин, 2013)
Xanthophyta	155 (156)	(Горбулин, 2012)
Euglenophyta	235 (303)	(Горбулин, 2014б)
Phytomonadina	88 (91)	(Gorbulin, 2012)
Ulotrichales, Cladophorales, Oedogoniales	64 (64)	(Горбулин, 2014а)
Desmidiaceae	236 (288)	(Горбулин, 2015)
Bacillariophyta	437 (512)	(Статья готовится к публикации в 2016 г.)
Всего	1117 (1277)	

Таким образом, представленность видового разнообразия водорослей в коллекциях культур весьма недостаточна. Значительное число видов природной флоры остается неизученным с точки зрения их потенциала в биотехнологии.

С другой стороны, существующий банк требует пополнения и обновления путем поиска и выделения в культуру как новых видов, так и обновления материала, длительное время (20–50 и более лет) содержащегося в виде лабораторных штаммов и в значительной степени отличающегося от исходного природного вида.

Для успешного поиска в природе необходимы данные о местообитаниях и условиях существования, то есть сведения по аутоэкологии конкретных видов: какие водоемы предпочитает вид, как часто и в какое время дает массовое развитие, какие условия необходимо создать в культуре, чтобы обеспечить выживание и успешное размножение выделенного в культуру объекта. Эти сведения могут быть найдены в ряде работ, в том числе представленных в табл. 3.

Число изученных с точки зрения аутоэкологии видов (табл. 3) сравнимо с числом видов, известных в культуре, следовательно, опубликованные данные могут внести свой вклад в существенное расширение и обновление коллекционных фондов.

Выводы

Настоящее сообщение содержит результаты предварительного анализа представленности водорослей в мировых коллекциях культур и базах данных. Для более детального исследования требуется дополнительно привлечь каталоги, размещенные на собственных сайтах коллекций. Чтобы определить, насколько отражено в культуре внутривидовое разнообразие водорослей в природе, необходим анализ разнообразия штаммов и изолятов по базе STRAININFO (Dawyndt et al., 2005). Базы NCBI и KEGG могут дать представление о роли культур водорослей в молекулярно-генетических и биохимических исследованиях.

Тем не менее, на основании проведенного анализа можно сделать некоторые предварительные выводы:

1. Крупнейшая база данных коллекций культур WDCM CCINFO не имеет штатного куратора; представленная в ней информация может содержать пропуски, дублирующиеся записи и ошибки, что необходимо принимать во внимание при работе с этой базой.

2. Более половины фондов крупнейших мировых коллекций культур водорослей являются уникальными и не дублируются в других коллекциях.

3. Природное видовое разнообразие водорослей представлено в культуре недостаточно полно, особенно это касается таких систематических групп, как Диатомовые, Бурые, Красные и Динофитовые водоросли.

4. Остаются актуальными задачи пополнения и обновления фондов коллекций живых культур водорослей, а также точной видовой идентификации объектов культивирования.

5. Для более успешного поиска и введения в культуру водорослей предлагается использовать опубликованные данные по их аутоэкологии.

Список литературы

Горбулин О.С. Эколого-биологические характеристики Cryptophyta флоры Украины // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: Біологія. – 2011б. – №13. – С. 47–56. /Gorbulin O.S. Ekologo-biologicheskoye kharakteristiki Cryptophyta flory Ukrainy // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: Biologiya. – 2011b. – №13. – S. 47–56./

Горбулин О.С. Эколого-биологические характеристики представителей Ulotrichales, Oedogoniales, Cladophorales континентальных водоемов Украины // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: Біологія. – 2014а. – №20. – С. 242–249. /Gorbulin O.S. Ekologo-biologicheskoye kharakteristiki predstaviteley Ulotrichales, Oedogoniales, Cladophorales kontinental'nykh vodoyemov Ukrainy // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu imeni V.N. Karazina. Seriya: Biologiya. – 2014a. – №20. – S. 242–249./

Горбулин О.С. Эколого-биологическая характеристика Chrysophyta континентальных водоёмов Украины // Гидробиологический журнал. – 2013. – Т.49, №3. – С. 3–12. /Gorbulin O.S. Ekologo-biologicheskaya kharakteristika Chrysophyta kontinental'nykh vodoyemov Ukrainy // Hidrobiologicheskij zhurnal. – 2013. – T.49, №3. – S. 3–12./

Горбулин О.С. Эколого-биологические характеристики Xanthophyta континентальных водоемов Украины // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: Біологія. – 2012. – №15. – С. 50–66. /Gorbulin O.S. Ekologo-biologicheskoye kharakteristiki Xanthophyta kontinental'nykh vodoyemov Ukrainy // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: Biologiya. – 2012. – №15. – S. 50–66./

- Горбулін О.С. Эколого-биологические характеристики Dinophyta флоры континентальных водоемов Украины // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: Біологія. – 2011а. – №14. – С. 43–58. /Gorbulin O.S. Ekologo-biologicheskije kharakteristiki Dinophyta flory kontinental'nykh vodoyemov Ukrainy // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu imeni V.N. Karazina. Seriya: Biologiya. – 2011a. – №14. – S. 43–58./
- Горбулін О.С. Видовое разнообразие и аутоэкология Euglenophyta континентальных водоемов Украины // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2014б. – Т.8, №3. – С. 4–44. /Gorbulin O.S. Vidovoye raznoobrazie i autekologiya Euglenophyta kontinental'nykh vodoyemov Ukrainy // Fitoraznoobrazie Vostochnoy Yevropy. – 2014b. – T.8, №3. – S. 4–44./
- Горбулін О.С. Эколого-биологические характеристики Cyanoprokaryota (Cyanophyta) континентальных водоемов Украины // Альгология. – 2014в. – Т.24, №2.– С. 163–181. /Gorbulin O.S. Ekologo-biologicheskije kharakteristiki Cyanoprokaryota (Cyanophyta) kontinental'nykh vodoyemov Ukrainy // Al'gologiya. – 2014v. – T.24, №2.– S. 163–181./
- Charrier B., Rolland E., Gupta V., Reddy C.R.K. Production of genetically and developmentally modified seaweeds: exploiting the potential of artificial selection techniques // *Frontiers in Plant Science*. – 2015. – Vol.6, Article 127. (<http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2015.00127>)
- Chepurnov V.A., Mann D.G., Sabbe K., Vyverman W. Experimental studies on sexual reproduction in diatoms // *International review of cytology*. – 2004. – Vol.237. – P. 91–154.
- Clay B., Kugrens P. Systematics of the enigmatic kathablepharids, including EM characterization of the type species, *Kathablepharis phoenikoston*, and new observations on *K. remigera* comb. nov // *Protist*. – 1999. – Vol.150, №1. – P. 43–59.
- Cock J.M., Coelho S.M. Algal models in plant biology // *Journal of Experimental Botany*. – 2011. – Vol.62, №8. – P. 2425–2430.
- Dawyndt P., Vancanneyt M., De Meyer H., Swings J. Knowledge accumulation and resolution of data inconsistencies during the integration of microbial information sources // *IEEE Transactions on Knowledge and Data Engineering*. – 2005. – Vol.17, №8. – P. 1111–1126.
- Ellegaard M., Godhe A., Härnström K., McQuoid M. The species concept in a marine diatom: LSU rDNA-based phylogenetic differentiation in *Skeletonema marinoi/dohrnii* (Bacillariophyceae) is not reflected in morphology // *Phycologia*. – 2008. – Vol.47, №2. – P. 156–167.
- Gorbulin O.S. Ecological and biological characteristics of the green flagellates (Phytomonadina) of the continental waters of Ukraine // *The Journal of V.N.Karazin Kharkov National University. Series "Biology"*. 2012. – №1035. – Iss.16. – P. 63–76.
- Guiry M.D. How many species of algae are there? // *Journal of Phycology*. – 2012. – Vol.48, №5. – P. 1057–1063.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication. – National University of Ireland, Galway, 2015. (<http://www.algaebase.org>)
- Hohmann-Marriott M.F., Blankenship R.E. Evolution of photosynthesis // *Annual review of plant biology*. – 2011. – Vol.62. – P. 515–548.
- KEGG. Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes (www.genome.jp/kegg/)
- NCBI. National Centre for Biotechnology Information (www.ncbi.nlm.nih.gov)
- NCBI Taxonomy database (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/taxonomy>)
- Sekimoto H., Sone Y., Fujii T. Biochemical, physiological, and molecular analysis of sexual isolation in the species complex *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* (Chlorophyta) // *Journal of Phycology*. – 1995. – Vol.31, №4. – P. 611–615.
- Starr R.C., Zeikus J.A. UTEX – the culture collection of algae at the University of Texas at Austin 1993 list of cultures // *Journal of Phycology*. – 1993. – Vol.29, №2. – P. 1–106.
- Sun Q., Liu L., Wu, L. et al. Web resources for microbial data // *Genomics, proteomics & bioinformatics*. – 2015. – Vol.13, №1. – P. 69–72.
- Vasilenko A., Ozerskaya S., Stupar O. Current WFCC CC catalogues as a starting ground for networking efforts // *WFCC Newsletter*. – 2011. – №50. – P. 5–15.
- WDCM CCINFO. World Data Centre for Microorganisms, Culture Collections Information Worldwide. – 2014. (<http://www.wfcc.info/ccinfo/>)
- Wijffels R.H., Kruse O., Hellingwerf K.J. Potential of industrial biotechnology with cyanobacteria and eukaryotic microalgae // *Current Opinion in Biotechnology*. – 2013. – Vol.24, №3. – P. 405–413.

Представлено: О.М.Рудась / Presented by: O.M.Rudas'

Рецензент: Л.І.Воробйова / Reviewer: L.I.Vorobyova

Подано до редакції / Received: 30.07.2015

УДК: 582.33(477)

Бріологічний гербарій Інституту екології Карпат НАН України
О.В.Лобачевська, І.В.Рабик

Інститут екології Карпат НАН України (Львів, Україна)
irenefr@yandex.ua; ecomorphogenesis@gmail.com

Подано інформацію про колекції бріологічного гербарію Інституту екології Карпат (понад 20 000 зразків). Представлено основних колекторів і території, на яких проводилися збори зразків для бріологічних досліджень. Перераховано унікальні знахідки бріофітів українських та закордонних вчених-бріологів, які зберігаються у гербарних фондах. Окрім матеріалів про систематичні збори, подано відомості про кариологічний гербарій та його використання для кариосистематики мохів. Відзначено наукове та історичне значення гербарних фондів, які засвідчують напрями, масштаби й інтенсивність бріологічних досліджень та сприяють міжнародній співпраці.

Ключові слова: *Bryophyta, гербарій, унікальні зразки, рідкісні види, числа хромосом, кариосистематика.*

Bryological herbarium of the Institute of Ecology of the Carpathians
of NAS of Ukraine
O.Lobachevska, I.Rabyk

Information about bryological herbarium collections of the Institute of Ecology of the Carpathians (over 20 000 samples) has been provided. The main scientists and areas of collection of samples for bryological research have been represented. Unique findings of bryophytes from Ukrainian and foreign scientists-bryologists, which are stored in herbarium collections, have been listed. Besides materials of systematic herbarium collections, the data about kariological herbarium and its importance for kariosystematics of mosses have been provided. The scientific and historical significance of the herbarium funds that confirm directions, magnitude and intensity of bryological research and promote international cooperation has been noted.

Key words: *Bryophyta, Herbarium, unique specimens, rare species, chromosome numbers, cariosystematics.*

Бриологический гербарий Института экологии Карпат НАН Украины
О.В.Лобачевская, И.В.Рабик

Представлена информация о коллекциях бриологического гербария Института экологии Карпат (более 20000 образцов). Представлены основные коллекторы и территории, на которых проводились сборы образцов для бриологических исследований. Перечислены уникальные находки бриофитов украинских и зарубежных ученых-бриологов, которые хранятся в гербарных фондах. Кроме материалов о систематических гербарных коллекциях, приведены сведения о кариологическом гербарии и его использовании для кариосистематики мхов. Отмечено научное и историческое значение гербарных фондов, которые свидетельствуют о направлениях, масштабах и интенсивности бриологических исследований и способствуют международному сотрудничеству.

Ключевые слова: *Bryophyta, гербарий, уникальные образцы, редкие виды, числа хромосом, кариосистематика.*

Вступ

Бріологічний гербарій Інституту екології Карпат НАН України був започаткований Андрієм Созонтовичем Лазаренком (1901–1979) – видатним ученим з питань систематики, флористики, географії, еволюції та філогенії справжніх мохів, одним з визначних дослідників бріофлори європейської та азійської частин колишнього СРСР. Бріологічні дослідження в Україні розпочалися з виявлення видового різноманіття та систематизації видів мохів за ознаками спорідненості. Надалі значну увагу почали приділяти визначенню екологічних, ценотичних, географічних і морфологічних особливостей бріофітів. З'ясування можливих шляхів еволюції та філогенії спонукало дослідників не лише до класичного порівняльного аналізу гербарних зразків, а й експериментального вивчення внутрішньовидової структури мохоподібних, зокрема кариології та морфогенетичної організації представників Bryophyta. Бріологічні дослідження були поширені далеко за межі України.

Мета роботи – представити історію формування бріологічного гербарію Інституту екології Карпат НАН України, показати значення його окремих колекцій у сучасних наукових дослідженнях.

Методика

Гербарні зразки мохів та печіночників зберігаються у конвертах, наклеєних на аркуші паперу від 1 до 10, які вкладені у спеціальні картонні коробки. Раніше бріологічний гербарій був розміщений за системою Флейшера-Бротеруса (Fleischer, 1904–1923; Brotherus, 1924) печіночники – за Р.Гролле (Grolle, 1983). Однак, від 2008 року розпочато модернізацію гербарних колекцій Інституту: проводиться впорядкування зборів мохів за системою Б.Гоффінета зі співавторами (Goffinet et al., 2008), печіночників – за Б.Крандал-Стотлер зі співавторами (Crandal-Stotler et al., 2008). Окрім цього, зразки з авторськими конвертами перекладають у чистові конверти розміром 10,3×16,5 см зі стандартизованою етикеткою (рис. 1). Конверти у коробках розставляють вертикально, види та роди відокремлюють вкладками. Назву родини (родів, видів) зазначають на коробці. Маленькі конвертики з дрібними (до 2–3 мм) зразками мохоподібних вкладають у конверти стандартного розміру. Великі зразки бріофітів зберігають окремо у спеціальних конвертах. Окрім паперової картотеки гербарних зразків за латинською абеткою, бріологічні матеріали, опрацьовані згідно з новими вимогами, вносять в електронну базу даних.

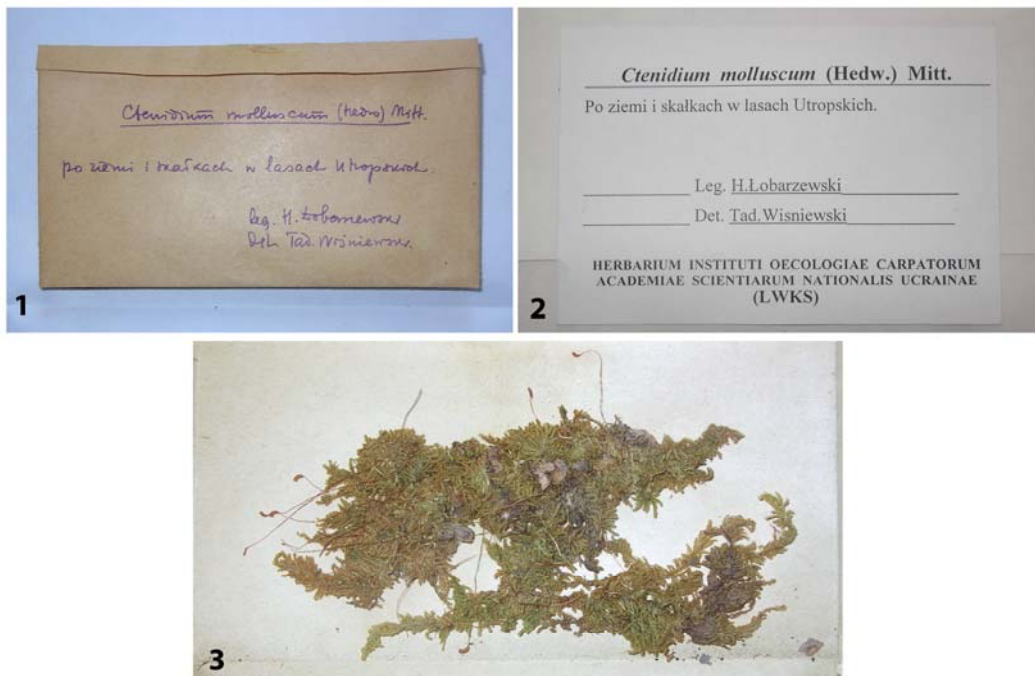


Рис. 1. Авторська (1) і стандартизована (2) етикетки та гербарний зразок (3)

Результати та обговорення

Натепер, бріологічний гербарій Інституту екології Карпат НАН України (LWKS) нараховує понад 20 000 зразків мохоподібних (брієвих і сфагнових мохів, печіночників). Історичну цінність становлять зразки мохів, які зібрав Я.Лобаржевський (H.Lobarzewski) у Галичині й Татрах у 1841–1853 pp., а визначив Т.Вісневський (T.Wisniewski). Це такі таксони, як *Desmatodon latifolius* (Hedw.) Brid. (*Tortula hoppeana* (Schultz) Ochyra¹), *Dicranum scoparium* Hedw., *Ditrichum heteromallum* (Hedw.) E. Britton, *Fissidens cristatus* Wilson & Mitt. (*Fissidens dubius* P. Beauv.), *Hypnum molluscum* Hedw. (*Ctenidium molluscum* (Hedw.) Mitt.), *Leptotrichum tortile* (Schrad.) Hampe, *Phascum cuspidatum* (Schreb.) Hedw. (*Tortula acaulon* (With.) R.H. Zander), *Plagiobryum zierii* (Dicks. ex Hedw.) Lindb., *Pogonatum nanum* (Schreb. ex Hedw.) P. Beauv., *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P.Beauv., *Ulota americana* Mitt., *Ulota ludwigii* (Brid.) Brid. (*Ulota coarctata* (P. Beauv.) Hammar) та ін.

Примітка: ¹ Сучасні назви видів подано згідно зі «Списком рослин» (The Plant List, 2013).

Привертає увагу оформлення цих зразків: окремі пагони мохоподібних зі спорогонами запаковані в маленькі пакети або наклеєні на аркуш паперу із зазначенням місця збору. Наявні екзикати гербарію Австро-Угорщини (Fl. exsiccata Austro-Hungarica) Ж.Вагнера (J. Wagner) – *Weissia viridula* Linné (*Weissia controversa* Hedw.) та Р.Ветштейна (R. Wettstein) – *Barbula grisea* Juratska (*Crossidium squamiferum* subsp. *griseum* (Jur.) Giacom.).

До цінних історичних гербарних матеріалів належать також збори А.С.Лазаренка, здійснені під час відрядження Української Академії наук влітку 1928 року в Центральну Азію – Киргизьку Автономну Республіку, північний Тянь-Шань (район горіхових лісів Фергани), Закаспійський край (околиці міста Ашхабада, гори Копет-Дага, а саме Фірюза, аул Сулюклі). У гербарії зберігається 5 аутентичних зразків *Tortula revolutifolia* Lazarenko sp. nova та 1 зразок *Orthotrichum vicarium* Lazarenko sp. nova з Ферганського хребта Центрального Тянь-Шаню поблизу кишлака Гава. Особливе географічне положення Фергани, відмежованої з усіх боків або високими сніговими хребтами, або пустелями, дало можливість досліднику зібрати багату колекцію бріофітів, що відображає своєрідний характер азійської флори.

Улітку 1930 року А.С.Лазаренко відвідав Приморський край на Далекому Сході з унікальною флорою третинних реліктових лісів євразійського континенту. У гербарії є зразки *Anomodon solovjovii* Lazarenko (Шкотовський р-н) та *Entodon rufescens* Lazarenko sp. nova (Посьєтський, зараз Хасанський, р-н). У 1933 й 1935 рр. А.С.Лазаренко досліджував бріофлору Далекого Сходу на півострові Муравйов-Амурський та островах Руський і Попова в затоці Петра Великого. Від середини вересня до кінця жовтня 1934 р. учений проводив бріологічні дослідження у заповіднику Гірсько-Тайгової станції Академії наук СРСР у верхів'ях р. Супутінки, притоки р. Суйфуна, на південних узгір'ях гірського хребта Сіхоте-Аліня (Лазаренко, 1938). За час цих експедицій зібрано велику унікальну колекцію мохів, до складу якої належать нові для регіону таксони (види, роди й родини), а також нові, невідомі раніше, види: *Ptychodium serratum* Lazarenko (*Hylocomiastrum pyrenaicum* (Spruce) M. Fleisch.), *Tamnum vorobjovii* Lazarenko (*Tamnobryum vorobjovii* (Lazarenko) Ochyra).

З України (Черкаська обл., м. Кам'янка) у гербарії зберігаються зразки, вперше описаних А.С.Лазаренком, видів-двійників *Desmatodon cernuus* (n=26; R – рідкісний, Red data book of European bryophytes, 1995) і *D. ucrainicus* (n=52) – польодовикових реліктів, а також мохів, що включені до Червоної книги України, категорія – «рідкісний»: *Amblystegium compactum* (Müll. Hal.) Austin – релікт льодовикової доби, *Desmatodon randii* (Kenn.) Lazarenko (*Tortula cernua* (Huebener) Lindb. – польодовиковий релікт; з Карпат, Чорногора – *Schistostega pennata* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr. (третинний релікт), *Desmatodon heimii* (Hedw.) Mitt. (*Hennediella heimii* (Hedw.) R.H.Zander) та *Neckera besseri* (Lobazewski) Jur. (R, Red data book of European bryophytes, 1995), Вінницька обл., м. Ладизин.

Окрім власних матеріалів, А.С. Лазаренко опрацьовував збори, що надходили від інших дослідників. Так, з Далекого Сходу для визначення йому було передано бріологічні матеріали після Сахалінської Лісоекономічної експедиції від О.Шафеева та геоботаніка М.Кабанова. Завдяки численним науковим зв'язкам А.С. Лазаренка в гербарії представлено досить багато зразків, які були зібрані П.Оксіюком, Д.Зеровим (Алтай, Алма-Атинська обл., Західне Закавказзя), А.Оксером (Азербайджан), М.Котовим (Східний і Центральний Тянь-Шань), У.Маматкуловим, В.Запрягаєвим (Таджикистан), К.Малиновським (Таджикистан, Карпати), А.Бачуриною, В.Розенбергом (Хабаровський та Приморський край); Б.Колесніковим (Приморський край). Усім дослідникам, які надсилали свої матеріали, А.С.Лазаренко щоразу висловлював свою найглибшу подяку, а також на знак пошани називав на їх честь нові таксони. Зокрема, в гербарії зберігаються зразки 2 нових видів – *Cirriphyllum talynovskyi* Lazarenko і *Bryum kotovii* Lazarenko, які вчений з поваги до видатних ботаніків К. Малиновського та М. Котова й вдячності за сприяння бріологічним дослідженням назвав їх прізвищами (табл.). Слід зазначити, що в гербарії наявні 43 зразки А.С.Лазаренка без описів і діагнозів (pomina puda), на підставі яких вчений визначив 22 нові види й 6 нових внутрішньовидових таксонів мохів: серед них 9 нових видів і 1 форма з Далекого Сходу, 13 видів і 2 форми з Середньої Азії і по 1 новому внутрішньовидовому таксону з України, Алтаю і Закавказзя (Лобачевська, 2008).

У систематичній колекції зберігаються зразки з Японії (Musci Japonici. Hattori Botanical Laboratory; the Herbarium of K. Saito): С.Хаттори (S.Hattori), К.Сайто (K.Saito) – *Dendroceros japonicus* Stephani, *Fissidens incrassatus* Sull. et Lesq., *Cyathophorella tonkinensis* (Broth. & Paris) Broth., Й.Ікеґамі (Y.Ikegami) – *Ctenidium capillifolium* (Mitt.) Broth., які зібрав К.Майебара (K.Mayebara), а визначив А.Ногучі (A.Noguchi): *Pinnatella makinoui* (Broth.) Broth., *Pogonatum pygmaeum* Cardot (*Pogonatum neesii*

(Müll. Hal.) Dozy), *Pogonatum spuriocirratum* Broth. (*Pogonatum cirratum* subsp. *fuscatum* (Mitt.) Hyvönen) та ін.

Таблиця.

Види мохів з гербарію Інституту, вперше описані А.С.Лазаренком

Вид	Регіон ²	Колектори	Дата	Кількість зразків
<i>Anomodon solovjovii</i> Lazarenko	Приморський край, Шкотовський р-н	В.Розенберг, М.Слободян	13.08.1950	1
<i>Bryum kotovii</i> Lazarenko <i>sp. nova</i> (nomen nudum)	Українська урядова експедиція у Центральний Тянь-Шань 1933 року. Заболочена долина р. Учбчат	М.Котов, А.Лазаренко	28.09.1933	1
<i>Cirriphyllum malynovskyi</i> Lazarenko <i>sp. nova</i> (nomen nudum)	Таджикистан. Сталінабадська обл., Варзобський р-н. Гісарський хребет, ущелина Кондара.	К.Малиновський, А.Лазаренко	15.06.1956	1
<i>Desmatodon ucrainicus</i> Lazarenko	Україна. Шевченківська округа. Кам'янецький р-н, м. Кам'янка.	А.Лазаренко	1927	2
	Казахстан. Алма-Атинська обл., хребет Богути	А.Лазаренко	25.06.1940	4
	Казахстан. Алма-Атинська обл., Підгорнянський р-н. Долина р. Чарин	А.Лазаренко	30.06.1940	1
<i>Entodon rufescens</i> Lazarenko <i>sp. nova</i>	Приморська обл., Посьєтський р-н, бухта Сідімі	А.Лазаренко	29.10.1933	1
<i>Phascum piliferum</i> Schreb. (<i>Tortula acaulon</i> (With.) R.H. Zander) + <i>Lydiaea vlassovii</i> (Lazarenko) Lazarenko (<i>Tortula vlassovii</i> (Lazarenko) Ros & Herrnst.)	Таджикистан. Арук-Тау, околиці кишлака Ганджино	У.Маматкулов А.Лазаренко	22.03.1963	1
<i>Orthotrichum vicarium</i> Lazarenko <i>sp. nova</i>	Туркестан. Центральний Тянь- Шань. Ферганський хребет, кишлак Гава	А.Лазаренко	15.06.1928	1
<i>Tamnum vorobjovii</i> Lazarenko (<i>Tamnobryum</i> <i>vorobjovii</i> (Lazarenko) Ochyra)	Приморський край, Хасанський р-н	Ворошилов А.Лазаренко	07.09.1953	1
<i>Tortula afanassievii</i> Lazarenko	Таджикистан. Північний схил Туркестанського хребта, Кусавлі-Сай	У.Маматкулов	14.09.1963	1
<i>Tortula revolutifolia</i> Lazarenko	Узбекистан. Ферганська обл., Вуадільські адири	А.Лазаренко	25.02.1952	2
	Таджикистан. Південний Таджикистан, Пянджський р-н	А.Лазаренко	20.04.1959	1
	Таджикистан. Південні відроги Гісарського хребта. Басейн річки Каратаг.	І.Данилків	09.07.1981	1
	Узбекистан. Південні відроги Гісарського хребта. Басейн річки Тупаланг	І.Данилків	04.07.1981	1

Примітка: ² Назви регіонів подано за авторськими гербарними етикетками.

Є бріологічні матеріали О.І.Висоцької з Росії: Алтай, 36 зразків 29 видів, зібраних у 1977 р., серед них *Desmatodon systilius* Schimp. з Курайського хребта, *Grimmia ovalis* (Hedw.) Lindb. з Улаганського та Семінського перевалу, *Tortula sinensis* (Müll. Hal.) Broth. (*Syntrichia sinensis* (Müll. Hal.) Ochyra) з долини річки Мала Ільгумень, *Tortula norvegica* (F. Weber) Lindb. (*Syntrichia norvegica* F. Weber) з околиць селища Ак-Таш; 39 зразків 21 виду, зібраних у 1981 р. на Кольському півострові, зокрема *Racomitrium microcarpon* (Hedw.) Brid., м. Кіровськ, ботанічний сад та плато Расвумчорр та ін.

До цікавих знахідок О.І.Висоцької з Півдня України та Криму (56 зразків 44 видів, збір 1975–1977 рр.) належать *Cinclidotus aquaticus* (Hedw.) Bruch & Schimp. (III категорія, Червона книга України, 2009), Кримська обл., смт Масандра; *Buxbaumia viridis* (DC.) Moug. & Nestl. (V – вразливий, Red data book of European bryophytes, 1995), Лівадійське лісництво, ур. Караголь; *Pterygoneurum subsessile* (Brid.) Jur., Донецька обл., Старобешівський р-н, села Стила і Роздольне. У гербарії наявні збори 1982 р. І.С.Данилківа, Є.М.Лесняк, О.В.Лобачевської з Південного Уралу Росії (47 зразків 19 видів), серед яких *Cynodontium fallax* Limpr. та *Kiaeria blyttii* (Bruch & Schimp.) Broth., Башкирська АРСР, хребет Уреньга, г. Большой Іремель. З Полтавської області України ними протягом 1987–1989 рр. зібрано 75 зразків 30 видів брієвих мохів, зокрема *Drepanocladus fluitans* (Hedw.) Warnst., Котелевський р-н, с. Милорадово.

Велика колекція (915 зразків 196 видів) зібрана у 1971–1975 рр. Л.М.Фетисовою, О.І.Висоцькою, І.С.Данилківим під час експедицій до Литви, Латвії, Естонії та Калінінградської області Росії. Для більшості видів мохів визначено хромосомні числа. У гербарії наявні зразки рідкісних для цієї території видів мохів: *Aloina rigida* (Hedw.) Limpr., Латвія, окол. м. Валки; *Eurhynchium stokesii* (Turner) Schimp. (*E. praelongum* (Hedw.) Schimp.), Латвія, окол. м. Алуксне; *Atrichum hausknechtii* Jur. & Milde (*A. undulatum* var. *hausknechtii* (Jur. & Milde) Frye), Латвія, окол. м. Сігулди; *Drepanocladus sendtneri* (Schimp.) Warnst., Литва, окол. м. Швенчоніс, *Neckera pennata* Hedw., Естонія, окол. м. Виру (V, Red data book of European bryophytes, 1995). І.С.Данилківа детально досліджував і бріофлору України, серед цікавих знахідок варто відзначити з Хмельницької обл.: *Entosthodon hungaricus* (Boros) Loeske та *Brachythecium geheebii* Milde, окол. м. Кам'янець-Подільського (R, Red data book of European bryophytes, 1995); *Tayloria lingulata* (Dicks.) Lindb., Івано-Франківська обл., хр. Чорногора (категорія «рідкісний», Червона книга України, 2009).

Окрім систематичної колекції у гербарії мохоподібних представлені зразки, які документують каріологічні дослідження мохів. У 1964 р. з ініціативи професора, чл.-кор. АН УРСР А.С.Лазаренка науковці відділу експериментальної морфології рослин розпочали експериментальні дослідження з вивчення каріотаксономії мохів. За порівняно короткий час відділ посів одне з провідних місць у дослідженнях каріотипу мохоподібних, а колективна монографія «Атлас хромосом листовних мхов СРСР» (Лазаренко и др., 1971) була першим у світовій бріологічній літературі виданням з каріосистематики мохоподібних. Для з'ясування інфраструктури виду мохів здійснено широкомасштабні дослідження хромосомних чисел мохів України, Білорусії, Таджикистану, Казахстану, Вірменії та Прибалтики. Загалом проаналізовано 4942 зразки 395 видів; для 26 видів встановлено внутрішньовидові поліплоїдні ряди, а для 74 – нові хромосомні раси. Зокрема для каріологічних досліджень багато видів мохоподібних надано науковим співробітником Ботанічного інституту АН Таджикиської РСР У.К.Маматкуловим. Цінними виявилися зразки високоплоїдних спонтанних поліплоїдів *Funaria hygrometrica* (n=52) з трьох популяцій Таджикистану (Лазаренко и др., 1968, 1971).

Для оцінки ролі поліплоїдів у формуванні бріофлори протягом 1969–1977 рр. проводилися дослідження хромосомних чисел листовних мохів з Прибалтійської частини СРСР (Высоцкая, Фетисова, 1969; Лазаренко и др., 1971; Данилків, 1978). Суттєве поповнення каріологічної колекції гербарію здійснила у 1983–1988 рр. О.В.Лобачевська (переважно з території Львівської, Івано-Франківської та Полтавської областей України) для вивчення взаємозв'язків між вмістом ядерної ДНК і кількістю хромосом, рівнем плоїдності та положенням виду в таксономічній системі мохів (Лобачевська, Демків, 1990). У 2009 році на підставі критичного перегляду разом з російськими бріологами 106 гербарних зразків з визначеними хромосомними числами таксонів *Schistidium* Bruch & Schimp. уперше ідентифіковано хромосомні числа для 13 нових видів роду (Danylkiv et al., 2009). Встановлено, що більшість видів мають n=13, тоді як n=26 виявлено лише для *S. apocarpum* (Hedw.) Bruch & Schimp s. str. (більшість зразків) і *S. submuticum* Zick. ex Н.Н. Blom (один зразок).

Дослідження співробітників відділу експериментальної морфології рослин були спрямовані не лише на з'ясування каріологічної структури видів, а й на пізнання можливих напрямів еволюції та філогенії бріофітів. Для вивчення співвідношення внутрішньовидових хромосомних рас, їх

географічного поширення та екологічних особливостей проведено масові збори поширених видів мохів. Особливу цінність представляє колекція зразків моху *Atrichum undulatum* (Hedw.) Brid., зібраних на Європейській частині колишнього Радянського Союзу від Балтійського моря на заході до р. Волга на сході, а також на території Північного Кавказу, його Чорноморському узбережжю та у Закавказзі. Цей бріологічний матеріал дав можливість з'ясувати роль хромосомних рас у структурі виду бріофітів (Лазаренко и др., 1971; Лазаренко, Лесняк, 1972, 1977). Також у гербарії представлені зразки видів роду *Brachythecium* Schimp., зібрані О.І.Висоцькою, на підставі дослідження яких проаналізовано закономірності внутрішньовидової хромосомної мінливості та встановлено зв'язок із морфологічними ознаками секцій цього роду (Висоцька, 1985).

Наразі, у бріологічному гербарії знаходять віддзеркалення не лише систематичні та каріологічні дослідження, а й еколого-созологічні. Ще у 80-х роках І.С.Данилків розпочав детальне вивчення бріофлори Українського Розточчя (Данилків та ін., 2002), а від 2000 року дослідження на цій території продовжено разом з І.В.Рабик (Рабик, Данилків, 2008). Уперше для окол. с. Лелехівка виявлено місцезнаходження печіночника *Cephaloziella elegans* (Heeg) Schiffner (ур. Біла Скеля) та моху *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenas (К – недостатньо даних про таксони, Red data book of European bryophytes, 1995), а для околиць смт. Немирів – сфагну *Sphagnum molle* Sull. (категорія «вразливий», Червона книга, 2009) та моху *Heterophyllum affine* (Hook) Fleisch. (Е – таксон під загрозою зникнення, Red data book of European bryophytes, 1995). Бріологічний гербарій також істотно поповнився завдяки дослідженням біорізноманіття флори Карпатського біосферного заповідника та Міжнародного біосферного резервату «Східні Карпати» (Данилків та ін., 1997; Danylkiw, 1998). Ці дослідження дали можливість виявити нові місцезнаходження рідкісних видів: *Pallavicinia lyellii* (Hook.) Carruth (V, Red data book of European bryophytes, 1995, Checklist and country status of European bryophytes, 2014) і *Plagiothecium neckeroides* Schimp. (категорія «рідкісний», Червона книга, 2009; R, Red data book of European bryophytes, 1995). До колекції рідкісних видів мохоподібних увійшли й збори А.С.Костюк, яка протягом 2009–2014 рр. досліджувала бріофлору високогір'я Карпат (Костюк, 2014). Проведені нею бріологічні дослідження дали можливість встановити нові та підтвердити вже відомі місцевиростання видів Червоної книги, зокрема для європейського ендемічного виду печіночника *Scapania helvetica* Gottsche в ур. Кіз'ї Улоги, хр. Черногора, Івано-Франківська обл. (NT – є загроза для таксона в найближчому майбутньому; категорія «рідкісний», Червона книга, 2009).

До рідкісних видів мохоподібних належать й цікаві зразки мохів *Pohlia elongata* Hedw., *Weissia controversa* Hedw., *Bryum torquescens* Bruch & Schimp., *Rhynchostegium confertum* (Dicks.) Schimp. та *R. megalopolitanum* (Blandow ex F.Weber & D.Mohr), які виявлені на шахтних відвалах (Лобачевська, 2012). Згідно з прийнятими категоріями рідкісності мохоподібних (Бойко, 2010), це – переважно рідкісні види другої категорії, які трапляються в невеликій кількості на обмеженій території по всій Україні. Уперше для бріофлори України на відвалах шахти «Надія» (м. Соснівка Львівської області) виявлено адвентивний вид моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. (Лобачевська, 2012). Дещо пізніше зразки цього моху було зібрано з відвалів шахти «Візейська» й Центральної збагачувальної фабрики «Червоноградська» та території підземної виплавки сірки Немирівського родовища. Від 2003 року бріологічний гербарій став поповнюватися зразками мохоподібних, що є представниками бріофлори девастованих територій: видобутку вугілля, сірки та нафти (Рабик та ін., 2011; Хоркавців та ін., 2012).

У бріологічному гербарії представлені збори 40–50-х років 19 ст., 30, 60 і 80-х років 20 ст. та початку 21 ст. більше, ніж 60 колекторів, основні з яких – А.С.Лазаренко, Є.М.Лесняк, У.К.Маматкулов, М.П.Слободян, К.О.Улична, О.І.Висоцька, І.С.Данилків, О.В.Лобачевська, І.В.Рабик. Найбільшу історичну цінність гербарію становить колекція А.С.Лазаренка, яка найбагатша на нові та рідкісні види мохів, з України (Київська, Житомирська, Донецька, Луганська, Черкаська, Хмельницька, Івано-Франківська області), Центральної Азії (Північний Тянь Шань, Фергана; Закаспійський край, Ашхабад), Далекого Сходу (Приморський край, півострів Муравйов-Амурський, острови Руський і Попова та верхів'я р. Супутінки). Наявні матеріали з Росії (Алтай, Кольський півострів, Південний Урал, Калінінградська область), Грузії, Литви, Латвії, Естонії. В Україні збори бріологічного матеріалу проводили здебільшого в Донецькій, Полтавській, Львівській областях, в Хмельницьку, Івано-Франківську, в Карпатах і АР Крим. Бріологічний гербарій репрезентує систематичну структуру мохів України; сфагни й печіночники нечисленні. У колекції рідкісних мохоподібних є представники 14 родин, 17 родів, 18 видів (14 – брієвих мохів, 1 – сфагнум, 3 – печіночники), з яких 9 видів належать до Червоної книги України (2009) і 9 – Червоної книги Європейських бріофітів (Red data book of European bryophytes, 1995). У каріологічній колекції налічується 4942 зразки листяних мохів.

Біологічний гербарій Інституту екології Карпат – це результат досліджень, які здійснювалися протягом останніх 70 років з метою вивчення еколого-ценотичної приуроченості мохоподібних, визначення хромосомних чисел і поліплоїдної структури видів мохів, особливостей регіональних бріофлор. Обсяги гербарних біологічних колекцій постійно поповнюються завдяки польовим зборам дослідників відділу екоморфогенезу рослин та інших співробітників Інституту, а також обміну з відомими біологами. Гербарні фонди використовуються вченими багатьох вітчизняних і закордонних наукових установ для дослідження історичних змін бріофітного покриву під впливом природних та антропогенних чинників.

Список літератури

- Бойко М.Ф. Червоний список мохоподібних України. Рідкісні та зникаючі види мохоподібних України / Відп. ред. О.Є.Ходосовцев. – Херсон: Айлант, 2010. – 94с. /Boyko M.F. Chervonyy spysok mokhopodibnykh Ukrayiny. Ridkisni ta znikayuchi vydy mokhopodibnykh Ukrayiny / Vidp. red. O.Ye.Khodosovtsev. – Kherson: Aylant, 2010. – 94s./
- Висоцька О.І. Кариотипічна структура видів роду *Brachythecium* B.S.G. // Укр. ботан. журн. – 1985. – Т.42, №4. – С. 44–47. /Vysots'ka O.I. Kariotypichna struktura vydiv rodu Brachythecium B.S.G. // Ukr. botan. zhurn. – 1985. – T.42, №4. – S. 44–47./
- Высоцкая Е.И., Фетисова Л.Н. Числа хромосом листовных мхов Латвии // Цитология и генетика. – 1969. – Т.2, №5. – С. 469–471. /Vysotskaya Ye.I., Fetisova L.N. Chisla khromosom listvennykh mkhov Latvii // Tsitologiya i genetika. – 1969. – T.2, №5. – S. 469–471./
- Данилків І.С. Кариологические исследования листовных мхов Советской Прибалтики. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / 03.00.05. – Львов, 1978. – 22с. /Danylkiv I.S. Kariologicheskiye issledovaniya listvennykh mkhov Sovetskoy Pribaltiki. Avtoref. diss. ...kand. biol. nauk / 03.00.05. – L'viv, 1978. – 22s./
- Данилків І.С., Демків О.Т., Лобачевська О.В., Мамчур З.І. 7.3. Мохоподібні – Bryophyta // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. – Київ, 1997. – С. 190–198, 576–592. /Danylkiv I.S., Demkiv O.T., Lobachevs'ka O.V., Mamchur Z.I. 7.3. Mokhopodibni – Bryophyta // Bioriznomanittya Karpats'kogo biosferного zapovidnyka. – Kyiv, 1997. – S. 190–198, 576–592./
- Данилків І.С., Лобачевська О.В., Мамчур З.І., Сорока М.І. Мохоподібні Українського Розточчя. – Львів, 2002. – 320с. /Danylkiv I.S., Lobachevs'ka O.V., Mamchur Z.I., Soroka M.I. Mokhopodibni Ukrainys'kogo Roztochchya. – L'viv, 2002. – 320s./
- Костюк А. Бріофлора / Екосистеми лентичних водойм Чорногори (Українські Карпати) / Т.Микітчак, О.Решетило, А.Костюк [та ін.]. – Львів: ЗУКЦ, 2014. – С. 61–99. /Kostyuk A. Brioflora / Ekosystemy lentychnykh vodoym Chornogory (Ukrayins'ki Karpaty) / T.Mykitchak, O.Reshetilo, A.Kostyuk [ta in.]. – L'viv: ZUKTs, 2014. – S. 61–99./
- Лазаренко А.С. Матеріали до бріофлори Середньої Азії // Журн. Ін-ту Ботан. АН УРСР. – 1938. – № 26-27. – С. 191–216. /Lazarenko A.S. Materialy do brioflory Seredn'yozi Aziyi // Zhurn. In-tu Botan. AN URSR. – 1938. – № 26-27. – S. 191–216./
- Лазаренко А.С., Высоцкая Е.И., Лесняк Е.Н., Маматкулов У.К. Исследование хромосомных чисел у листовных мхов Таджикистана // Бюл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. – 1968. – Т.73, №2. – С. 141–152. /Lazarenko A.S., Vysotskaya Ye.I., Lesnyak Ye.N., Mamatkulov U.K. Issledovaniye khromosomnykh chisel u listvennykh mkhov Tadjhikistana // Byul. Mosk. o-va isp. prirody. Otd. biol. – 1968. – T.73, №2. – S. 141–152./
- Лазаренко А.С., Высоцкая Е.И., Лесняк Е.Н. Атлас хромосом листовных мхов СССР. – К.: Наук. думка, 1971. – 143с. /Lazarenko A.S., Vysotskaya Ye.I., Lesnyak Ye.N. Atlas khromosom listvennykh mkhov SSSR. – K.: Nauk. dumka, 1971. – 143s./
- Лазаренко А.С., Лесняк Е.Н. Сравнительное исследование видов-двойников мхов – *Drepanocladus cernuus* – *D. ucrainicus* (К проблеме инфраструктуры вида у мхов) // Журн. общей биологии. – 1972. – Т.33, №6. – С. 657–667. /Lazarenko A.S., Lesnyak Ye.N. Sravnitel'noye issledovaniye vidov-dvoynikov mkhov – Drepanocladus cernuus – D. ucrainicus (K probleme infrastruktury vida u mkhov) // Zhurn. obshchey biologii. – 1972. – T.33, №6. – S. 657–667./
- Лазаренко А.С., Лесняк Є.М. Про хромосомні раси моху *Atrichum undulatum* (Hedw.) Brid. на заході Радянського Союзу // Укр. ботан. журн. – 1977. – Т.34, №4. – С. 383–388. /Lazarenko A.S., Lesnyak Ye.M. Pro khromosomni rasy mokhu Atrichum undulatum (Hedw.) Brid. na zakhodi Radyans'kogo Soyuzu // Ukr. botan. zhurn. – 1977. – T.34, №4. – S. 383–388./
- Лобачевська О. Нові таксони мохів з гербарію А.Лазаренка // Праці Наукового товариства ім. Шевченка. – Л., 2008. – Т.ХХІІІ: Екологічний збірник. Дослідження біотичного й ландшафтного розмаїття та його збереження. – С. 63–69. /Lobachevs'ka O. Novi taksony mokhiv z gerbaryu A.Lazarenka // Pratsi Naukovogo tovarystva im. Shevchenka. – L., 2008. – T.XXIII: Ekologichnyy zbirnyk. Doslidzhennya biotychnogo i landshaftnogo rozmayittya ta yogo zberezheniya. – S. 63–69./
- Лобачевська О.В. Мохоподібні породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району // Чорномор. ботан. журн. – 2012. – Т.8, №1. – С. 67–77. /Lobachevs'ka O.V. Mokhopodibni porodnykh vidvaliv Chervonograds'kogo girnychopromysloвого rayonu // Chornomor. botan. zhurn. – 2012. – T. 8, №1. – S. 67–77./

- Лобачевська О.В., Демків О.Т. Мінливість вмісту ДНК в ядрах листяних мохів // Укр. ботан. журн. – 1990. – Т.47, №2. – С. 17–24. /Lobachevs'ka O.V., Demkiv O.T. Minlyvist' vmistu DNK v yadrakh lystyanykh mokhiv // Ukr. botan. zhurn. – 1990. – T.47, №2. – S. 17–24./
- Рабик І.В., Данилків І.С. Мохоподібні (Hepaticophyta, Bryophyta) болота Немирів // Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2008. – Вип.24. – С. 115–126. /Rabyk I.V., Danylkiv I.S. Mokhopodibni (Hepaticophyta, Bryophyta) bolota Nemyriv // Naukovi zapysky Derzhavnogo pryrodoznavchogo muzeyu. – L'viv, 2008. – Vyp.24. – S. 115–126./
- Рабик І.В., Щербаченко О.І., Данилків І.С. Участь мохоподібних у відновленні рослинного покриву на території підземної виплавки сірки Язівського родовища // Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – 2011. – Вип.2. – С. 120–124. /Rabyk I.V., Shcherbachenko O.I., Danylkiv I.S. Uchast' mokhopodibnykh u vidnovlenni roslynnoho pokryvu na terytoriyakh pidzemnoyi vyplavki sirky Yazivs'kogo rodovyshcha // Naukovi zapysky Ternopil'skogo derzhavnogo pedagogichnogo universytetu im. Volodymyra Gnatyuka. Seriya: Biologiya. – 2011. – Vyp.2. – S. 120–124./
- Хоркавців Я.Д., Рабик І.В., Данилків І.С. Мохоподібні нафтового родовища м. Борислава: особливості толерантності // Чорномор. ботан. журн. – 2012. – Т.8, №2. – С. 195–204. /Khorkavtsiv Ya.D., Rabyk I.V., Danylkiv I.S. Mokhopodibni naftovogo rodovyshcha m. Boryslava: osoblyvosti tolerantnosti // Chornomor. botan. zhurn. – 2012. – T.8, №2. – S. 195–204./
- Brotherus V.F. Musci (Laubmoose) // Die Naturlichen. Pflanzenfamilien / Eds. A.Engleer und K.Prantl. – Leipzig, 1924. – Bd.11. – 542s.
- Checklist and country status of European bryophytes – towards a new Red List for Europe / N.G.Hodgetts, July 2014. (<http://eccbbryo.nhmus.hu/node/4>)
- Crandall-Stotler B., Stotler R.E., Long D.G. Morphology and classification of the Marchantiophyta // In Bryophyte Biology. – Cambridge: Univercite Press, 2008. – P. 1–70.
- Danylkiv I. Bryophytes of the Ukrainian part of the international biosphere reserve «Eastern Carpatians» // Rochniki Bieszczadzkie. – 1998. – Vol.7. – S. 365–371.
- Danylkiv I.S., Ignatova E.A., Lobachevska O.V. Chromosome number of *Schistidium* (Grimmiaceae, Bryophyta) // Arctoa. – 2009. – Vol.18. – P. 225–228.
- Fleischer M. Die Musci der Flora von Buitenzorg zugleich Laubmoosflora von Java mit Berücksichtigung aller Familien und Gattungen der gesamten Laubmooswelt. – Leiden, 1904–1923. – Vol.1–4.
- Goffinet B. Morphology, anatomy and classification of the Bryophyta // In Bryophyte Biology. – Cambridge: University Press. – 2008. – P. 55–138.
- Grolle R. Hepatics of Europe including the Azores: an annotated list of species, with synonyms from the recent literature // J. Bryology. – 1983. – Vol.12, №3. – P. 225–228.
- Red data book of European bryophytes. – Trondheim: The European Committee for Conservation of Bryophytes, 1995. – 291p.
- The Plant List. – 2013. Version 1.1. (<http://www.theplantlist.org/>)

Представлено: О.О.Кагало / Presented by: O.O.Kagalo
Рецензент: О.В.Безроднова / Reviewer: O.V.Bezrodnova
Подано до редакції / Received: 19.05.2015

УДК: 58.082.11

**Ексикати Herbarium Florae Rossicae історичного гербарію Уманського
училища рільництва і садівництва
Т.В.Мамчур¹, Т.О.Кравець¹, Г.А.Чорна²**

¹Уманський національний університет садівництва (Умань, Україна)

²Уманський державний педагогічний університет імені Павла Тичини (Умань, Україна)
mamchur-tv@ukr.net; udpu_botanika@ukr.net

Представлено результати опрацювання ексикат Herbarium Florae Rossicae (1897–1907 рр.) історичного гербарію Уманського училища рільництва і садівництва (УУРiC), які зберігаються у науковому гербарії Уманського національного університету садівництва. Встановлено, що колекція ексикат нараховує 1911 гербарних зразків, отриманих шляхом обміну з ботаничним відділенням Санкт-Петербурзького товариства природодослідників. Проаналізовано кількісний склад ексикат окремих колекторів Herbarium Florae Rossicae та представленість їх гербарних зборів у інших гербаріях України. Виявлено наявність у III випуску Herbarium Florae Rossicae ексикат, зібраних учнями УУРiC в 1899 р.

Ключові слова: *Herbarium Florae Rossicae, ексикати, історичні гербарії, Уманське училище рільництва і садівництва.*

**Эксикаты Herbarium Florae Rossicae исторического гербария Уманского
училища земледелия и садоводства
Т.В.Мамчур, Т.О.Кравец, Г.А.Чёрная**

Представлено результати обробки ексикат Herbarium Florae Rossicae (1897–1907 гг.) історичного гербарія Уманського училища земледілля і садоводства, які зберігаються в науковому гербарії Уманського національного університету садоводства. Установлено, що колекція ексикат нараховує 1911 гербарних образців, отриманих шляхом обміну з ботаничним відділенням Санкт-Петербурзького товариства естествоиспытателей. Проаналізовані кількісний склад ексикат окремих колекторів Herbarium Florae Rossicae та представленість їх гербарних зборів у інших гербаріях України. Обнаружено наявність в III випуску Herbarium Florae Rossicae ексикат, зібраних учнями Уманського училища земледілля і садоводства в 1899 г.

Ключевые слова: *Herbarium Florae Rossicae, эксикаты, исторические гербарии, Уманское училище земледелия и садоводства.*

**Ecsiccatae of the Herbarium Florae Rossica of the historical herbarium of
Uman College of Agriculture and Horticulture
T.V.Mamchur, T.O.Kravec, H.A.Chorna**

The results of study of ecsiccatae of Herbarium Florae Rossica (1897–1907) of the historical herbarium of Uman College of Agriculture and Horticulture stored in the scientific herbarium of Uman National University of Horticulture have been presented. It has been established that the collection of the ecsiccatae includes 1911 herbarium samples which were obtained by exchange with the Botanical Department of the Saint-Petersburg society of researchers of nature. The authors identified quantitative composition of ecsiccatae of separate collectors of the Herbarium Florae Rossicae and representation of their herbarium collections in other herbaria in Ukraine. In the 3rd issue of the Herbarium Florae Rossicae there has been revealed the presence of ecsiccatae, which were collected by students of Uman College of Agriculture and Horticulture in 1899.

Key words: *Herbarium Florae Rossica, ecsiccatae, historical herbarium, Uman College of Agriculture and Horticulture.*

Вступ

У 2011 р. на час виходу друком оновленого видання «Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum» в Україні нараховувалось 70 цінних історичних гербарних колекцій. Але, як показує час,

опрацювання наявних у різних наукових і навчальних закладах гербарних фондів приносить нові знахідки. Матеріали з України та збори українських вчених із інших регіонів входять до ряду ексикат, зокрема до *Herbarium Florae Rossicae* (*Herb. Fl. Ros.*), започаткованого С.Коржинським (Шиян, 2008).

Про знахідку гербарних зразків, датованих переважно XIX ст., у сховищах Ботанічного саду ім. акад. О.В.Фоміна Київського національного університету ім. Тараса Шевченка повідомляли М.М.Перегрим, В.А.Соломаха (2008). Широка географія зборів (сучасні території України, Росії, Польщі, Кавказ, Середня Азія, Сибір, Далекий Схід) та прізвища колекторів (В.Фінн, М.Цингер, К.Гольде, М.Пурінг, Д.Сирейщиков, Є.Ісполатов), припущення авторів статті щодо можливості отримання частини матеріалів за обміном як ексикат вказують на те, що серед них, ймовірно, наявні гербарні зразки *Herb. Fl. Ros.* (Перегрим, Соломаха, 2008).

Раніше про присутність у фондах Гербарію Державного природознавчого музею НАН України у Львові матеріалів, отриманих із Ботанічного інституту ім. В.Л.Комарова РАН у 1978 р., представлених зборами кінця XIX–XX ст. з Росії, Криму, Кавказу, Карелії, Середньої Азії, зазначалося співробітниками LWS (Тасєнкевич, Кузярін, 2003). Серед перелічених авторами колекторів є ряд тих, чиї збори присутні в Гербарії УУРiС (нині Уманський національний університет садівництва): Ф.Алексєєнко, Н.Андросов, І.Бородін, Ю.Воронов, К.Купфер, Д.Литвинов, А.Петунніков, П.Сюзєв, М.Цингер, К.Гольде. Отже, у LWS також наявні ексикати *Herb. Fl. Ros.*

Гербарій Уманського національного університету садівництва (УНУС) за нашими попередніми підрахунками нараховує близько 28000 гербарних зразків (г.з.) і включає цілий ряд цікавих зборів. До цього часу цей Гербарій був мало відомий за межами регіону. Метою нашої роботи було опрацювати виявлені у його складі ексикати *Herbarium Florae Rossicae* (1897–1907 pp.).

Методика

Опрацювання гербарної колекції проводилося на базі Уманського національного університету садівництва (УНУС). У 2013–2015 pp. була проведена часткова каталогізація гербарних фондів УНУС, створена первинна електронна база даних, яка включає прізвища колекторів, роки збору рослин та назви таксонів за гербарними етикетками. У складі історичної частини колекції, яка свого часу мала назву «Основний гербарій Уманського училища рільництва і садівництва», виділено *Herbarium Florae Rossicae* (1897–1907 pp.) (1911 г.з.), Гербарій Уральського товариства любителів природознавства (колектор М.О.Нікітін, 439 г.з.) та Гербарій учнів і викладачів УУРiС (2479 г.з.). Розпочата таксономічна обробка *Herb. Fl. Ros.* Наразі гербарні зразки колекції розміщені за абетковим порядком прізвищ колекторів і роками збору.

Результати та обговорення

Флористичні дослідження другої половини XIX – першої третини XX ст. на теренах Сибіру, Далекого Сходу, Середньої Азії, Кавказу та інших регіонів Російської імперії нерозривно пов'язані з двома ботанічними установами: Гербаріями Ботанічного музею Академії наук (1835–1931 pp.) та Ботанічного саду в Санкт-Петербурзі (Ленінграді) (1823–1931 pp.), які згодом об'єдналися в Гербарій Ботанічного інституту ім. В.Л.Комарова (LE).

Наприкінці XIX ст. Ботанічним музеєм було започатковано та успішно здійснено видання ексикат *Herbarium Florae Rossicae*. Впродовж 1898–1922 pp. зусиллями флористів (як дипломованих ботаніків, так і аматорів) було зібрано, висушено та науково опрацьовано 2800 видів рослин. Ініціатором цієї подвижницької справи був С.І.Коржинський, а продовжувачем – Д.І.Литвинов. До 1914 р. кількість колекторів, які надіслали засушені рослини для *Herb. Fl. Ros.*, досягала 163 (Липшиц, Васильченко, 1968).

Видання носило форму ексикат, тобто науково опрацьовані гербарні зразки супроводжувались друкованими етикетками. Вони були еталонами та розсилались в порядку обміну у вітчизняні та зарубіжні ботанічні установи. До моменту об'єднання Ботанічного музею із Ботанічним садом з'явилося 8 випусків *Herb. Fl. Ros.*, у кожному з яких видавалось 50 видів рослин у кількості 50 гербарних аркушів для кожного виду. Перші чотири випуски *Herb. Fl. Ros.* були випущені під егідою Санкт-Петербурзького товариства природодослідників. Але вся робота по випуску (визначення, розкладання зразків, етикетування) здійснювалася у Ботанічному музеї.

В той же історичний період в УУРiС на теренах тодішньої Київської губернії під час вивчення ботаніки учні збирали рослини, визначали, класифікували та складали гербарії загального характеру, а також спеціального призначення: гербарії, що характеризували дану місцевість, ґрунт, гербарії польових бур'янів, лісових деревних і кущових порід. Крім того, у 1895–1896 н.р. учні збирали також гербарії для обміну з ботанічним відділенням Санкт-Петербурзького товариства природодослідників та ботанічним садом Юр'ївського (Юр'їв – тепер м. Тарту в Естонії) університету. Кожен учень, впродовж двох періодів практичних занять в I і II класах, складав обов'язковий гербарій не менш ніж із 270 видів (Львов, 1897).

Отже, 1897 р., коли ймовірно, перші гербарні зразки з УУРiС були відправлені для обміну до Санкт-Петербургу, став відправною точкою для наукового співробітництва двох установ. Гербарій УУРiС поповнився майже 2 тис. гербарних зразків – ексикат Herbarium Florae Rossicae, що були надіслані із Санкт-Петербургу, які зберігаються нині в Гербарії УНУС. Нам лишається невідомим, чи отримувало УУРiС гербарії за обміном із Юр'ївського університету, принаймні зразків ексикат цього закладу не було знайдено. Але документально підтверджено, що в червні-липні 1899 р. учні УУРiС (І.Андрієвський, П.Герасимчук, В.Бихацький, В.Казута, В.Риттих, І.Гутик, І.Горбач, Є.Колясинський, М.Прудников) збрали в околицях м. Умані тодішньої Київської губернії рослини, які були надіслані до м. Санкт-Петербургу і ввійшли до Herb. Fl. Ros. (Schedae ..., 1901). Викладачем ботаніки УУРiС на той час працював В.Львов, який писав: *“Гербарии, собранные учениками в течении всего курса, предоставляются в их полную собственность. Тому, у кого удалось зародить искорку любви к естествознанию, всегда приятно видеть результаты своих первых трудов на этом поприще, и отчасти этим можно объяснить, что в каждом классе училища вы найдёте одного-двух любителей ботаники, которые до окончания курса в училище не бросят её, и кто знает, быть может, со временем внесут свою лепту на пользу родного просвещения!”* (Львов, 1899). Викладач ніби передбачив долю майбутнього видатного ботаніка Й.К.Пачоського, який навчався в УУРiС і вже тоді захопився гербаризацією рослин. У складі історичного гербарію нами знайдено 384 г.з. Й.Пачоського, але ексикати, зібрані ним в уманський період, невідомі.

Ексикати, як еталонні зразки видів, важливі для роботи систематиків. В гербарних фондах Уманського училища відбивається історія їх випуску. Серед найстаріших гербарних зразків наявні *Tribulus terrestris* L., зібраний у 1840 р. К.Мейнсгаузенем у Туркестані та виданий як ексикат; автентичні г.з. *Astragalus turczaninowii* Kar. et Kir., датовані 1841 р., та *Astragalus nivalis* Kar. et Kir. – 1842 р. Імена колекторів Г.Кареліна та І.Кирилова також пов'язані зі становленням випуску ексикат. У 1860 р. було зібрано, представлено в історичному гербарії 22 таксони Rubiaceae, на гербарних сорочках цих зборів зазначено: «От Турчанинова». М.С.Турчанинов також належить до засновників випуску ексикат (Липшиц, Васильченко, 1968).

Серед гербарних зборів, які увійшли до ексикат, отриманих УУРiС, представлено цілий ряд зборів відомих колекторів. Наявні 16 г.з., зокрема *Aldrovanda vesiculosa* L., зібраних у 1883 р. фундатором Herb. Fl. Ros. С.Коржинським, і 220 г.з., зібраних у 1897–1901 рр. його наступником Д.І.Литвиновим. Майже чверть зборів останнього становлять видові та внутрішньовидові таксони апоміктичного, складного у таксономічному відношенні роду *Hieracium* (Asteraceae). Збори В.Андрєєва представлені 133 г.з., М.Цингера – 98 г.з., Д.Сирейщикова – 55 г.з., А.Петуннікова – 41 г.з., І.Акінфієва – 40 г.з. Наявні також окремі зразки В.Комарова, О.Фоміна, В.Фінна, А.Лоначевського, П.Наливайка.

Нами проаналізовано представленість гербарних зборів колекторів Herbarium Florae Rossicae в Україні. Іменний гербарій І.Акінфієва зберігається в Гербарії Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара (DSU), Д.Сирейщикова та В.Андрєєва – Гербарії Нікітського ботанічного саду (YALT). Ряд гербаріїв серед своїх основних колекторів вказує таких ботаніків – колекторів ексикат Herb. Fl. Ros.: Є.Бордзиловський (KW, KWHU); К.Гольде (KW, KWHU); П.Крилов (CWU, YALT); В.Лоначевський (KW, LWS); А.Петунніков (YALT); А.Ракочі (KW, LWS); Д.Сирейщиков (KWHU, YALT); В.Фінн (KWHU); О.Фомін (KW); Н.Пуринг (KWHU); М.Цингер (KWHU).

Ексикати аналізованого нами гербарію були співставлені зі знайденим у музейній кімнаті наукової бібліотеки УНУС, надрукованим у Санкт-Петербурзі списком Herb. Fl. Ros. (Schedae ..., 1901). Встановлено, що 235 г.з. (близько 70%) цього випуску наявні у гербарному фонді УНУС. Неповнота наявних матеріалів може свідчити як про те, що не всі ексикати були надіслані до УУРiС, так і про їх ймовірну втрату. У вступній частині до випуску Д.Литвинов (28 квітня 1901 р.) зазначає, що для

випусків XIII–XVIII Herb. Fl. Ros. рослини визначені та етикетки написані ще академіком С.І.Коржинським, який започаткував дане видання, частково В.І.Липським, який опрацював рослини Криму та Кавказу, та частково самим Д.Литвиновим (Schedae, 1901). Гербарні етикетки ексікат Herb. Fl. Ros. часто містять досить розгорнуту інформацію щодо представлених видів, однак особливістю випуску є відсутність вказівки на родини.

За нашими попередніми підрахунками види, представлені ексікатами Herb. Fl. Ros., належать майже до 100 родин. Найбільшу кількість родин (75) налічує клас Magnoliopsida (=Dicotyledonae): Aceraceae, Amaranthaceae, Apiaceae, Аросунасеае, Araliaceae, Aristolochiaceae, Asteraceae, Balsaminaceae, Berberidaceae, Betulaceae, Boraginaceae, Brassicaceae, Buxaceae, Campanulaceae, Саррагасеае, Caprifoliaceae, Caryophyllaceae, Celastraceae, Chenopodiaceae, Clusiaceae, Convolvulaceae, Cornaceae, Crassulaceae, Cuscutaceae, Dioscoreaceae, Dipsacaceae, Droseraceae, Elatinaceae, Ericaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Fagaceae, Frankeniaceae, Fumariaceae, Gentianaceae, Geraniaceae, Haloragaceae, Hippuridaceae, Hydrangeaceae, Lamiaceae, Lentibulariaceae, Linaceae, Lobeliaceae, Loranthaceae, Lythraceae, Malvaceae, Menyspermaceae, Myricaceae, Nymphaeae, Oleaceae, Onagraceae, Oxalidaceae, Расеоніасеае, Papaveraceae, Parnassiaceae, Peganaceae, Plantaginaceae, Primulaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Salicaceae, Santalaceae, Saxifragaceae, Scrophulariaceae, Solanaceae, Tamaricaceae, Thymelaeaceae, Tiliaceae, Urticaceae, Valerianaceae, Verbenaceae, Violaceae, Zygophyllaceae.

Клас Liliopsida (=Monocotyledonae) представлений 18 родинами: Alismataceae, Alliaceae, Asphodelaceae, Суперасеае, Hyacinthaceae, Iridaceae, Juncaceae, Juncaginaceae, Lemnaceae, Liliaceae, Melanthiaceae, Najadaceae, Orchidaceae, Ruscaceae, Smilacaceae, Sparganiaceae, Trilliaceae, Турпасеае.

Голонасінні представлені лише родинами Cupressaceae, Ephedraceae, Pinaceae, Taxaceae, а вищі спорові – Isoëtaceae, Lycopodiaceae. Отже, основну частину ексікат представлено покритонасінними рослинами.

Висновки

Опрацювання ексікат Herbarium Florae Rossicae дозволило виявити, що наявні у аналізованому гербарії збори були зроблені переважно у 1897–1907 рр. у різних регіонах тодішньої Російської імперії. Серед колекторів багато видатних ботаніків, зокрема С.Коржинський, Д.Литвинов, Д.Сирейщиков, М.Цингер, І.Акінфієв та інші. У складі ексікат представлені також збори учнів Уманського училища рільництва і садівництва (1899 р.).

Таким чином, Гербарій Уманського національного університету садівництва з його історичними колекціями може по праву зайняти місце серед провідних гербаріїв України. Після завершення таксономічного опрацювання гербарних фондів плануємо включити Гербарій УНУС до Index Herbariorum Ucrainicum із акронімом (UM). Надалі плануємо продовжити впорядкування і таксономічне опрацювання колекції, що надасть можливість використання цінного історичного гербарію вченими різних установ.

Автори висловлюють щиру подяку провідному бібліотекарю наукової бібліотеки УНУС Н.В.Михайлової за допомогу у пошуку необхідної літератури.

Список літератури

- Гербарій України. Index Herbariorum Ucrainicum / Ред.-укл. к.б.н. Н.М.Шиян. – К.: Альтерпрес, 2011. – 442с. /Gerbariy Ukrayiny. Index Herbariorum Ucrainicum / Red.-ukl. k.b.n. N.M.Shiyan. – K.: Al'terpres, 2011. – 442s./
- Липшиц С.Ю., Васильченко И.Т. Центральный гербарий СССР. Исторический очерк. – Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1968. – 142с. /Lipshits S.Yu., Vasil'chenko I.T. Tsentral'nyy gerbariy SSSR. Istoricheskiy ocherk. – L.: Nauka, Leningr. otd-niye, 1968. – 142s./
- Львов В. Самостоятельные работы учеников по систематике растений // Уманское училище земледелия и садоводства на Киевской сельскохозяйственной и промышленной выставке в 1897 г. Объяснительный каталог экспонатов училища. – К., 1897. – 238с. /L'vov V. Samostoyatel'nyye raboty uchenikov po sistematike rasteniy // Umanskoeye uchilishche zemledeliya i sadovodstva na Kiyevskoy sel'skokhozyaystvennoy i promyshlennoy vystavke v 1897 g. Ob'yasnitel'nyy katalog eksponatov uchilishcha. – K., 1897. – 238s./

Львов В. Преподавание морфологии и систематики растений в земледельческих училищах // Труды съезда деятелей по низшему с/х образованию при Уманском училище земледелия и садоводства в январе 1898 г. – СПб., 1899. – С. 51–57. /L'vov V. Prepodavaniye morfologii i sistematiki rasteniy v zemledel'cheskikh uchilishchakh // Trudy s'yezda deyateley po nizshemu s/kh obrazovaniyu pri Umanskom uchilishche zemledeliya i sadovodstva v yanvare 1898 g. – SPb., 1899. – S. 51–57./

Перегрим М.М., Соломаха В.А. Гербарій ботанічного саду ім. акад. О.В.Фоміна Київського національного університету ім. Тараса Шевченка // Укр. ботан. журн. – 2008. – Т.65, №3. – С. 465–468. /Peregrym M.M., Solomakha V.A. Gerbariy botanichnogo sadu im. akad. O.V. Fomina Kyivivs'kogo natsional'nogo universytetu im. Tarasa Shevchenka // Ukr. botan. zhurn. – 2008. – T. 65, №3. – S. 465–468./

Тасенкевич Л.О., Кузярін О.Т. Гербарій судинних рослин Державного природознавчого музею НАН України (LWS) // Вісник Луганського держ. пед. ун-ту імені Тараса Шевченка: зб. наук. праць. Біологічні науки. – 2003. – №11 (67). – С. 58–62. /Tasyenkevych L.O., Kuzyarin O.T. Gerbariy sudynnykh roslyn Derzhavnogo pryrodoznavchogo muzeyu NAN Ukrainy (LWS) // Visnyk Lugans'kogo derzh. ped. un-tu imeni Tarasa Shevchenka: zb. nauk. prats'. Biologichni nauky. – 2003. – №11 (67). – S. 58–62./

Шиян Н.М. Ексикати та їх місце в гербарному обміні // Укр. ботан. журн. – 2008. – Т.65, №3. – С. 456–464. /Shiyan N.M. Eksykaty ta yikh mistse v gerbarnomu obmini // Ukr. botan. zhurn. – 2008. – T.65, №3. – S. 456–464./

Schedae ad Herbarium florum Rossicae, a Museo Botanico Imperialis Scientiarum Petropolitanae editum. Список растений Гербария Русской флоры, издаваемого Ботаническим Музеем Императорской Академии Наук. III. (№№601-900). – СПб., 1901. – 88с. /Schedae ad Herbarium florum Rossicae, a Museo Botanico Imperialis Scientiarum Petropolitanae editum. Spisok rasteniy Gerbariya Russkoy flory, izdavayemogo Botanicheskim Muzezem Imperatorskoy Akademii Nauk. III. (№№601-900). – SPb., 1901. – 88s./

Представлено: М.І.Парубок / Presented by: M.I.Parubok

Рецензент: Т.В.Догодіна / Reviewer: T.V.Dogadina

Подано до редакції / Received: 05.06.2015

УДК: 582.929.4.086.12:581.4

Діагностичні ознаки представників *Thymus* sect. *Serpyllum* і *T. sect. Marginati* (Lamiaceae) та рекомендації щодо їхньої гербаризації
В.О.Начичко

Ботанічний сад Львівського національного університету імені Івана Франка (Львів, Україна)
nachychko@gmail.com

Наведено характеристику морфологічних ознак, що традиційно використовуються як «надійні» в систематиці найбільш критичних секцій роду *Thymus* L. (Lamiaceae): *T. sect. Serpyllum* (Mill.) Duby та *T. sect. Marginati* (A. Kern.) A. Kern. Проаналізовано таксономічну значущість цих ознак в світлі сучасних таксономічних концепцій та відібрано комплекс ознак, що мають однозначний прояв. Детально охарактеризовані особливості організації пагонових систем та типи життєвих форм як важливі діагностичні критерії, які часто ігноруються ботаніками-систематиками. Наведено комплекс діагностичних ознак представників роду *Thymus* флори України та запропоновано рекомендації стосовно гербаризації чебреців.

Ключові слова: *Thymus* L., діагностичні ознаки, систематика, гербаризація, гербарний зразок.

Диагностические признаки представителей *Thymus* sect. *Serpyllum* и *T. sect. Marginati* (Lamiaceae) и рекомендации относительно их гербаризации
В.А.Начычко

Приведена характеристика морфологических признаков, традиционно используемых как «надежных» в систематике наиболее критических секций рода *Thymus* L. (Lamiaceae): *T. sect. Serpyllum* (Mill.) Duby и *T. sect. Marginati* (A. Kern.) A. Kern. Проанализирована таксономическая значимость этих признаков в свете современных таксономических концепций и отобран комплекс признаков, которые имеют однозначное проявление. Детально охарактеризованы особенности организации побеговых систем и типы жизненных форм, как важные диагностические критерии, которые часто игнорируются ботаниками-систематиками. Приведен комплекс диагностических признаков представителей рода *Thymus* флоры Украины и предложены рекомендации по гербаризации тимьянов.

Ключевые слова: *Thymus* L., диагностические признаки, систематика, гербаризация, гербарный образец.

Diagnostic features of representatives of *Thymus* sect. *Serpyllum* and *T. sect. Marginati* (Lamiaceae) and guidance for their herborization
V.O.Nachychko

The paper contains characteristics of morphological features that are traditionally recognized as "reliable" in the systematics of most critical sections in the genus *Thymus* L. (Lamiaceae): *T. sect. Serpyllum* (Mill.) Duby and *T. sect. Marginati* (A. Kern.) A. Kern. The taxonomic significance of these characters has been analyzed in the light of modern taxonomic concepts and the complex of unambiguous features has been selected. The features of shoot system organization and types of life forms are characterized as important diagnostic criteria, which are often ignored by botanists-taxonomists. The complex of diagnostic characters of *Thymus* representatives in the flora of Ukraine is provided and the guidance for herborization of thyme is proposed.

Key words: *Thymus* L., diagnostic features, systematics, herborization, herbarium specimen.

Вступ

Рід *Thymus* L. (Lamiaceae Martinov) є одним із, без сумніву, критичних таксонів рослин. Представники цього роду характеризуються високим ступенем поліморфізму і внутрішньовидової мінливості, що ускладнені гібридизаційними процесами та проявами статевого диморфізму (гінодієція). Особливо проблемними для систематики є види трав'янистих чебреців (Velenovský, 1903), які, відповідно до прийнятих сьогодні уявлень (Меницкий, 1973а, б; Начичко, 2013), належать до секцій *T. sect. Serpyllum* (Mill.) Duby та *T. sect. Marginati* (A. Kern.) A. Kern. (*T. sect. Serpyllum* s. l.). Зважаючи на переважно біохімічний напрямок еволюції, чітко виражений поліморфізм, підвищену пластичність і

одноманітність морфологічних ознак, у представників цих груп існує невелика кількість ознак, які можуть використовуватись в якості діагностичних. Ступінь інформативності цих ознак по-різному оцінювався різними дослідниками залежно від прийнятих ними таксономічних концепцій та поглядів на об'єм виду в роді *Thymus* (Velenovský, 1906; Lyka, Gams, 1927; Клоков, Шостенко, 1938; Ronniger, 1954; Weber, 1958; Pawłowski, 1966; Меницкий, 1973а, б). Як наслідок, навіть у сучасних роботах немає чітко окресленого уніфікованого комплексу морфологічних ознак, що мають діагностичне значення; погляди ж на їхнє різноманіття і таксономічну значущість, фактично, і далі віддзеркалюють «західну» (Mártonfi, 1998; Dentant, 2007) та «східну» (Казакова, 2006; Васюков, 2014) таксономічні традиції. Деякі ж важливі діагностичні ознаки, такі як особливості пагоноутворення та зумовлені ними типи життєвих форм, попри значні здобутки у цій царині в роботах біоморфологів (Schmidt, 1980; Берко, 1987а, б, 1988; Гоги́на, 1990), мають недостатнє застосування в систематиці. Наведені вище особливості знаходять вираження і на гербарних зразках, що зберігаються у гербаріях та закладаються колекторами під час польових досліджень. Стан згаданих гербарних зразків дуже рідко відповідає тим критеріям і вимогам, дотримання яких необхідне для якісного встановлення прояву усіх діагностичних ознак та коректного визначення рослин. Тому, зважаючи на вище сказане, метою цієї роботи було критично переглянути різноманіття морфологічних ознак, що використовуються в систематиці секцій *T. sect. Serpyllum* і *T. sect. Marginati*, та відібрати з них комплекс найбільш ефективних ознак, котрі мають однозначний прояв, а також запропонувати рекомендації щодо гербаризації представників цих таксонів в цілях широкого інформування ботаніків-колекторів та подальшого створення ними якісних репрезентативних гербарних зразків та науково цінних гербарних колекцій.

Об'єкти та методи дослідження

Об'єктами досліджень є представники секцій *T. sect. Serpyllum* і *T. sect. Marginati* роду *Thymus*. Робота ґрунтується на матеріалах і результатах власних польових досліджень та спостережень, критичному опрацюванні літературних джерел та гербарних зразків, що зберігаються в гербаріях TERN, LUU, RNR (акроніми наведено за Гербарії України, 2011), CHER, CWU, KRA, KRAM, KW, LW, LWKS, LWS, MSUD, UU, фотокопій і сканованих зображень зразків з гербаріїв BP, CL, GOET, HAL, JE, LE, LI, LINN, P, PR, UPS, W (акроніми наведено за Thiers, 2015).

Польові дослідження та збір основного матеріалу виконані маршрутним та напівстаціонарним методами протягом 2009–2015 років. Оцінка діагностичної значущості морфологічних ознак рослин здійснена з використанням порівняльно-морфологічного методу. Морфологічні особливості видів досліджувались у польових умовах, на основі опрацювання гербарних зразків, а також літературних джерел (Клоков, Десятова-Шостенко, 1927, 1932, 1936а, б; Клоков, Шостенко, 1938; Клоков, 1954, 1960; Jalas, 1972; Schmidt, 1980; Берко, 1987а, б, 1988; Гоги́на, 1990). Характеристика типів життєвих форм, як діагностичного критерію, наведена за класифікацією І.Г.Серебрякова (1962, 1964) з деякими доповненнями та модифікаціями (Берко, 1988; Гоги́на, 1990).

Результати та обговорення

Важливою видовою діагностичною ознакою, яка, однак, недостатньо повно застосовується у систематиці чебреців, є особливості пагоноутворення та тип життєвої форми, що складають загальний габітус рослин. Для представників секцій *T. sect. Serpyllum* і *T. sect. Marginati* характерні два основні типи життєвих форм. Перший тип властивий для групи видів, що становлять кріофільний напрямок еволюції і поширились далеко на північ в бореальну і арктичну зони, а також у високогір'я. В типі ця життєва форма представлена у виду *T. serpyllum* L. emend. Mill. (рис. 1, за Гоги́на, 1990). Вона характеризується наземною пагоноювою системою з зимозеленими листками, що нарастає моноподіально і розростається плагіотропно. При моноподіальному наростанні багаторічні повзучі (скелетні) пагони завжди закінчуються вегетативним пагоном. Потужний головний корінь і скелетні пагони часто здерев'янілі, в той час однорічні пагони є трав'янистими. На повзучих пагонах утворюються численні додаткові корені. Генеративні пагони – ортотропні напіврозеткові, є бічними по відношенню до скелетного пагона і розвиваються на ділянках минулорічного його приросту за озимим типом; іноді вони розвиваються на цьогорічному прирості як фертильні пагони збагачення. Оновлення пагонової системи відбувається завдяки вегетативним закінченням повзучих пагонів, що моноподіально нарастають; завдяки вегетативним пагонам збагачення, що утворюються одночасно з основним, по відношенню до них, пагоном, а також завдяки пагонам відновлення, які формуються на

дворічних або більш старших пагонах. На основі цих критеріїв, зазвичай, життєву форму такого типу означають як шпалерний напівкущик (Schmidt, 1980). Однак К.Є.Гогіна (1990) пропонує відносити її до життєвої форми вегетативно напіврухомих кущиків шпалерного типу із здерев'янілими багаторічними пагонами і з системою головного кореня, що зберігається протягом усього життя рослини.

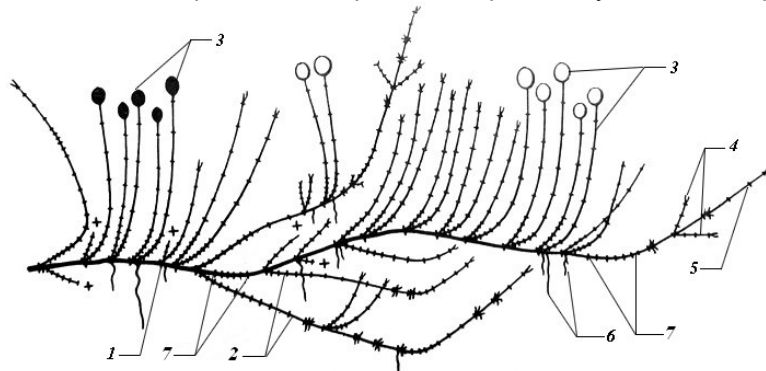


Рис. 1. Схема організації пагонової системи із моноподіальним наростанням скелетних пагонів у *T. serpyllum*: 1 – скелетний пагін; 2 – пагони відновлення; 3 – генеративні пагони; 4 – вегетативні пагони збагачення; 5 – вегетативне закінчення скелетного пагона; 6 – додаткові корені; 7 – межі річних приростів (вкорочені міжвузля)

Другий тип життєвої форми характерний для видів, що освоїли простори євразійської степової та лісостепової зон. В найбільш типовому варіанті вона представлена у виду *T. pannonicus* All. (*T. marschallianus* auct.; рис. 2, за Гогіна, 1990 із нашими доповненнями). Ця життєва форма характеризується наземною пагоновою системою із зимозеленими листками, що симподіально наростає і розростається плагіотропно. При симподіальному наростанні багаторічні повзучі (скелетні) пагони завжди закінчуються генеративним пагоном. Головний корінь та скелетні осі сильно здерев'янілі, термінальні ж пагони (прирости цього року) трав'янисті. На плагіотропній частині скелетних пагонів часто розвиваються додаткові корені. Головний та бічний пагони завершуються суцвіттям у цей рік (моноциклічні пагони), на наступний рік (дициклічні пагони) на третій (трициклічні пагони) або ж на четвертий рік розвитку (тетрациклічні пагони). Основним типом формування пагонової системи у *T. pannonicus* є трициклічний генеративний пагін, перший приріст якого є літньо-осіннім. Його плагіотропна ділянка утворена приростом другого року, який дерев'яніє та вкорінюється додатковими коренями. Приріст третього року ортотропний і закінчується суцвіттям. В третій рік розвитку на прирості другого року формуються також силептичні ортотропні генеративні пагони. На генеративному пагоні, яким завершується скелетний пагін, як і на силептичних генеративних пагонах, досить часто розвиваються вегетативні та генеративні пагони збагачення. Після плодоношення повністю відмирає приріст останнього року до верхньої частини попереднього приросту, з бруньок якого розвиваються пагони заміщення (Берко, 1988). На основі цих критеріїв життєву форму такого типу можна означити як напівкущик, що симподіально наростає і протягом усього життя зберігає систему головного кореня. Цей тип життєвої форми зазнає варіацій у різних видів залежно від типу пагонів, що формують пагонову систему та їхнього співвідношення. У деяких видів ця життєва форма, зумовлена генетично, може зазнавати сезонних модифікацій (наприклад, *T. pannonicus*) та модифікацій, викликаних відмінностями у клімато-едафічних та ценотичних умовах оселищ (наприклад, *T. pannonicus*, *T. pulegioides* L.). Ці видозміни зумовлені відповідно переважанням різних типів пагонів в певні сезони росту або в певних умовах оселища.

У міжвидових гібридів, батьківські види яких мають різні життєві форми, що відрізняються способом наростання пагонової системи, або, у випадку однакової життєвої форми із симподіальним наростанням пагонів, – пагонові системи, що відрізняються циклічністю їхніх формоутворюючих пагонів, представлена життєва форма проміжного типу (рис. 3, за Schmidt, 1980). Ця життєва форма поєднує в собі відмінні особливості будови пагонових систем батьківських видів; в межах неї спостерігається комбінування пагонів із моноподіальним і симподіальним наростанням. Часто характерною особливістю такої життєвої форми є наявність генеративних пагонів із нетиповим суцвіттям відкритий тирс. Це суцвіття формується поодинокими квітками, що розвиваються у пазухах

листіків ортотропного пагона, який структурно є останнім приростом генеративного пагона певної циклічності і мав би завершувати цикл його розвитку (симподіальне наростання). Однак верхівка ортотропного пагона залишається вегетативною і наростає моноподіально.

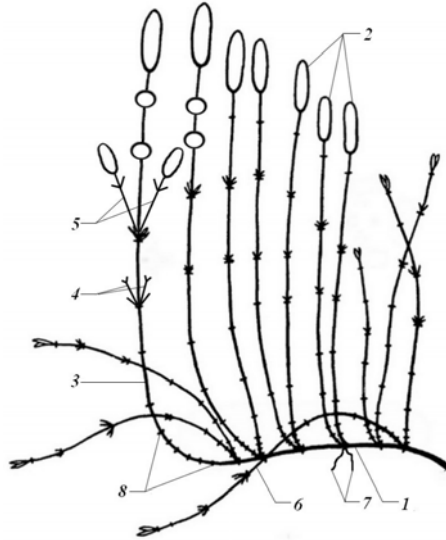


Рис. 2. Схема організації пагонової системи із симподіальним наростанням скелетних пагонів у *T. pannonicus*: 1 – скелетний пагін; 2 – силептичні генеративні пагони; 3 – генеративний пагін, що закінчує скелетний пагін; 4 – вегетативні пагони збагачення; 5 – генеративні пагони збагачення; 6 – пагін відновлення; 7 – додаткові корені; 8 – межа річних приростів (вкорочені міжвузля)

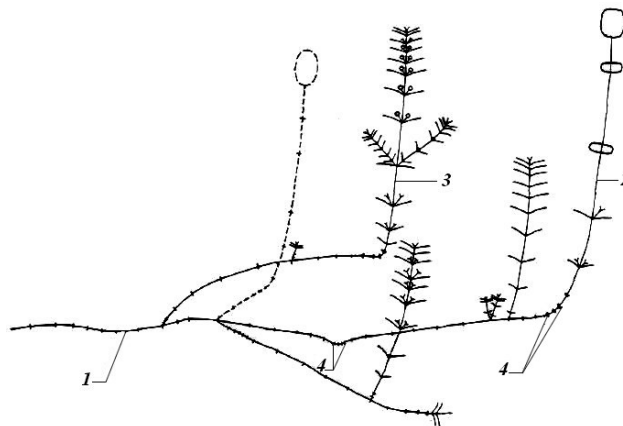


Рис. 3. Схема організації пагонової системи у гібриду *T. alpestris* Tausch ex A. Kern. × *T. pulegioides*: 1 – скелетний пагін із трьома циклами розвитку; 2 – генеративний пагін із типовим суцвіттям, який завершує цикл розвитку скелетного пагона; 3 – генеративний пагін із суцвіттям відкритий тирс; 4 – межі річних приростів (вкорочені міжвузля)

В минулому ознаки організації пагонових систем використовувались як основні для виділення надвидових таксонів роду *Thymus* (Velenovský, 1903, 1906). Однак, як свідчать результати більш пізніх досліджень (Гогина, 1990), одна і та ж життєва форма могла конвергентно виникати навіть у філогенетично неспоріднених груп видів під впливом однакових кліматичних та едафо-ценотичних умов середовища існування. Тому особливості пагоноутворення та тип життєвої форми є, перш за все, діагностичною ознакою для диференціації видів. Зокрема, вона є досить важливою при визначенні близькоспоріднених видів, які чітко відрізняються лише за цією ознакою (наприклад, *T. pulegioides* та *T. alpestris*). Також особливості організації пагонових систем є важливими при

ідентифікації гібридів, батьківські види яких характеризуються різними життєвими формами або ж способами наростання переважної більшості пагонів.

Важливою ознакою для диференціації видів є характер опушення стебла генеративного пагона. Чотирихгранне або нечітко чотирихгранне стебло генеративного пагона може бути опушеним по всіх чотирьох гранях, по двох протилежних гранях, позмінно від міжвузля до міжвузля або лише по ребрах (рис. 4, за Начичко, 2014). Опушення стебел є неоднаковим по всій їх довжині. Зазвичай воно зберігає визначений тип тільки під суцвіттям, нижче у більшості видів воно стає більш коротким, напівпритиснутим чи навіть дуже розрідженим, майже відсутнє. Тому дослідження цієї ознаки слід проводити на другому-третьому міжвузлі під суцвіттям.

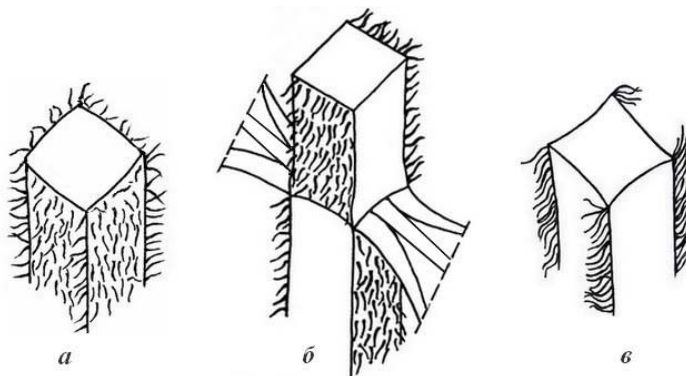


Рис. 4. Характер опушення стебла генеративного пагона у представників роду *Thymus*: а – по всіх гранях, б – по двох протилежних гранях, позмінно від міжвузля до міжвузля, в – лише по ребрах

Видоспецифічними ознаками представників досліджуваних секцій роду *Thymus* є особливості будови листків. Зокрема, одними з важливих критеріїв є форма листової пластинки та наявність або відсутність черешка. Зазвичай для певного виду характерні генетично детерміновані форма листової пластинки та наявність або відсутність черешка. При цьому форма листової пластинки у різних видів може бути голкоподібною, лопаткоподібною, еліптичною, яйцеподібною або майже круглою. Між названими типами можливі всі перехідні форми. У багатьох видів наявність або відсутність черешка чітко не детерміновані і в межах однієї рослини можливі всі переходи від черешкових до майже сидячих та сидячих листків. Окремим випадком, який характерний для невеликої кількості видів (наприклад, *T. glabrescens* Willd.) і може використовуватись для їхньої ідентифікації, є прояв поліморфізму листків різних формацій. При цьому в межах одного генеративного пагона листки різних формацій відрізняються як за формою, так і за ступенем розвитку черешка. Ознаки форми листової пластинки та ступеня вираження черешка, в комбінації з іншими морфологічними ознаками, можуть бути застосовані і для диференціації секцій. Так, представники *T. sect. Serpyllum* характеризуються, зазвичай, голкоподібними, лінійними, лопаткоподібними, оберненояйцеподібними листками з максимальною шириною посередині листової пластинки або у верхній її третині та погано розвинутим черешком. У філогенетично примітивних представників *T. sect. Marginati* листки широкі, яйцеподібні з найбільшою шириною у нижній третині листової пластинки та добре вираженим черешком; у більш просунутих видів секції листки еліптичні, майже сидячі, з максимальною шириною посередині листової пластинки.

В деяких представників секції *T. sect. Serpyllum* характерними видоспецифічними ознаками є загортання країв листової пластинки на нижню поверхню (наприклад, *T. borysthenticus* Klokov & Des.-Shost.) та активний розвиток сильно вкорочених пагонів у пазухах листків; останні мають вигляд щільних пучків молодих листків (наприклад, *T. pallasianus* Heinr. Braun).

Не менш важливою діагностичною ознакою окремих видів є тип жилкування листків. У представників секцій *T. sect. Serpyllum* і *T. sect. Marginati* представлені чотири типи жилкування, характерні для роду *Thymus* загалом (рис. 5). За першого типу центральна жилка килеподібно виступає, бічні жилки більш-менш занурені у товщу мезофілу листка і зазвичай непомітні або майже непомітні (гіфодромне жилкування, див. рис. 5, а). Другий тип жилкування характеризується тим, що

центральна жилка килеподібно не виступає, бічні жилки дугоподібно вигнуті; вони поступово тоншають при наближенні до краю листової пластинки і зникають біля краю (камптодромне жилкування, див. рис. 5, б). За третього типу жилкування дві-три пари нижніх бічних жилок тоншають і зникають біля краю листової пластинки; бічні жилки верхньої пари (або верхніх двох пар) зливаються на верхівці листової пластинки із центральною жилкою, формуючи тут спільну крайову жилку (псевдомаргінатне жилкування, див. рис. 5, в). Четвертий тип жилкування характеризується тим, що всі бічні жилки при наближенні до краю листової пластинки товстішають і зливаються у спільну крайову жилку, що у формі валика оточує пластинку листка по колу (маргінатне жилкування, див. рис. 5, г). У працях європейських дослідників (Weber, 1958) гіфодромний тип жилкування часто не розглядається окремо, а ототожнюється з камптодромним типом.

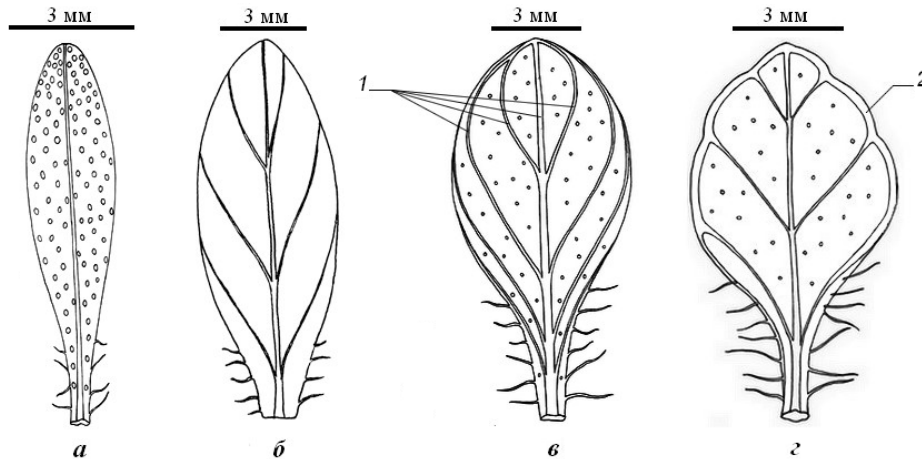


Рис. 5. Загальний вигляд абаксальної поверхні листків *T. moldavicus* Klokov & Des.-Shost. (а), *T. alternans* Klokov (б), *T. jankaе* Čelak. (в) та *T. pulcherrimus* Schur (г) із різними типами жилкування: 1 – жилки, що зливаються на верхівці листової пластинки, 2 – крайова жилка

Верхні дві-три пари листків генеративного пагона, в пазухах яких знаходяться нижні групи квіток у суцвітті (приквіткові листки), можуть сильно відрізнитися за формою та розмірами від звичайних стеблових листків (рис. 6; порів. з рис. 5, а) або ж бути подібними на стеблові листки (хоча, зазвичай, менші за розміром). У першому випадку вони також часто яскраво забарвлені. Наведені особливості будови цих листків у представників роду *Thymus* є видоспецифічними ознаками. Також завдяки високому рівню консервативності ці ознаки нерідко застосовуються для диференціації секцій. Зокрема, наявність диференційованих приквіткових листків є діагностичною ознакою представників секції *T. sect. Serpyllum*, на відміну від представників *T. sect. Marginati*, в яких така диференціація не спостерігається.

Листки у більшості видів досліджуваних секцій голі з більш чи менш численними війками по краю при основі. У деяких видів війки досягають середини листової пластинки чи навіть вище. В такому випадку ця ознака разом з іншими може використовуватись як діагностична для цих видів. Нерідко листки в більшій або меншій мірі опушені волосками різного типу. Опушення листка тривалий час розглядалось багатьма дослідниками як важлива діагностична ознака для диференціації роду на рівні видів (Клоков, 1954; Rawłowski, 1966). Однак пізнішими дослідженнями (Меницкий, 1978) була показана наявність в межах одних і тих самих видів як форм з опушеними, так і форм з неопушеними листками. К.Є.Гогіна (1990), використовуючи гібридологічний метод, експериментально довела, що опушення листків виступає одним із проявів спадкового внутрішньопопуляційного поліморфізму чебреців, який залежить від умов існування виду та контролюється генетично. Тому ознака опушення листків не є ефективною видовою діагностичною ознакою.

Видовою діагностичною ознакою представників роду *Thymus* є тип організації суцвіття. Загалом спостерігаються два типи організації суцвіття (рис. 7). За першого типу супротивно розміщені дихазії утворюють несправжні кільця, які зібрані в компактно головкоподібне або дещо витягнуте складне суцвіття (див. рис. 7, а). Другий тип організації суцвіття характеризується тим, що крім верхівкової

головки, на певній відстані від неї нижче по пагону наявний ряд густих несправжніх квіткових кілець, суцвіття досягає значної довжини – 10 см і більше (див. рис. 7, б). Іноді до розпускання квіток воно здається головкоподібним, після розпускання квіток спостерігається характерна, розділена на несправжні кільця, будова суцвіття. Як в першому, так і в другому варіанті будова суцвіття може ускладнюватись утворенням на основному генеративному пагоні генеративних пагонів збагачення. В цьому випадку суцвіття виглядає розгалуженим, однак в межах окремих генеративних пагонів (як основних, так і бічних відгалужень), зазвичай, простежується характерний для виду тип організації суцвіття.

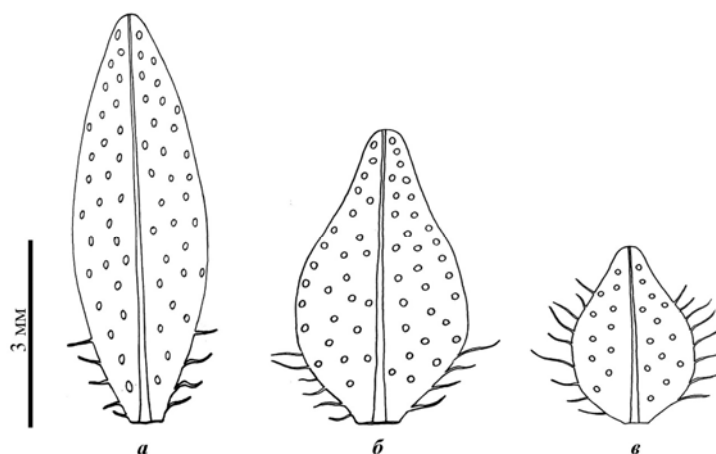


Рис. 6. Приквіткові листки *T. moldavicus*: а – першої, б – другої, в – третьої пари від основи суцвіття

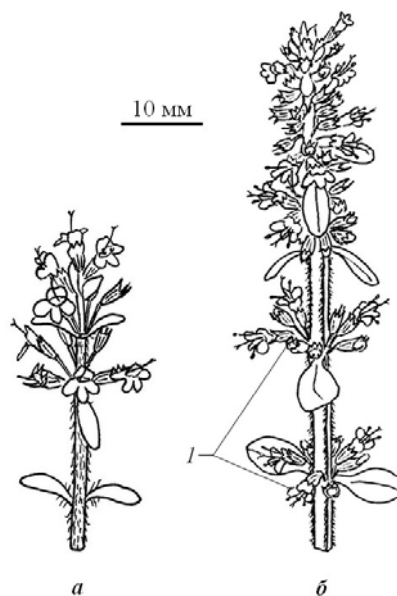


Рис. 7. Загальний вигляд компактного головкоподібного суцвіття у *T. serpyllum* (а) та видовженого розсунутого суцвіття у *T. pulegioides* (б): 1 – несправжні кільця квіток

Діагностичними ознаками видів секцій *T. sect. Marginati* та *T. sect. Serpyllum*, як і представників інших секцій роду *Thymus*, є особливості будови чашечки квітки. Зокрема, важливими ознаками виступають форма чашечки квітки, форма зубців верхньої губи чашечки, характер опушення зубців

нижньої губи чашечки (рис. 8). Форма чашечки квітки може бути дзвоникоподібна (див. рис. 8, а) або трубчасто-дзвоникоподібна (див. рис. 8, в). При цьому у першому випадку шилоподібні зубці нижньої губи чашечки зазвичай опушені широко розставленими нечисленними війками (не більше десяти-дванадцяти пар), що розміщені у два ряди і часто мають неоднакову довжину, яка перевищує ширину зубця чашечки при його основі (див. рис. 8, б). У випадку трубчасто-дзвоникоподібної чашечки зубці її нижньої губи опушені численними, щільно розташованими у два ряди, майже однаковими війками (в типі більше дванадцяти пар), довжина яких, однак, не перевищує або незначно перевищує ширину зубця при основі (див. рис. 8, г). Зубці верхньої губи чашечки, незалежно від форми останньої, можуть мати трикутну (див. рис. 8, д) або трикутно-ланцетну форму (див. рис. 8, е). Наведені особливості будови чашечки квітки є досить консервативними і сталими для певних груп видів. Тому їх найчастіше використовують при диференціації секцій в межах роду *Thymus*. Зокрема, для усіх представників секції *T. sect. Marginati* характерна дзвоникоподібна чашечка, зубці нижньої губи якої опушені широко розставленими війками в кількості, що не перевищує дванадцяти пар (див. рис. 8, а, б). Для видів секції *T. sect. Serpyllum* властива трубчасто-дзвоникоподібна чашечка із численними (більше дванадцяти пар) війками на зубцях її нижньої губи (див. рис. 8, в, г).

Деякі дослідники (Клоков, 1954, 1960) при визначенні видової приналежності представників роду *Thymus* надавали важливого діагностичного значення лінійним розмірам певних органів рослин. Зокрема, з діагностичною метою використовувались ознаки довжини листків серединної формації, довжини чашечки в момент цвітіння та в момент плодоношення. Як свідчать результати наших спостережень, значення наведених параметрів не мають універсального, характерного для певного виду, діапазону та часто зазнають мінливості у широких межах, залежно від різних чинників середовища існування. Також значний вплив на значення цих параметрів здійснюють і внутрішні чинники самих рослин, наприклад прояв явища гінодієції. В останньому випадку у жіночих особин лінійні розміри листків і чашечок, зазвичай, є меншими, ніж такі у двостатевих особин, поширених у тому ж оселищі. Тому наведені параметри не мають таксономічної значущості.

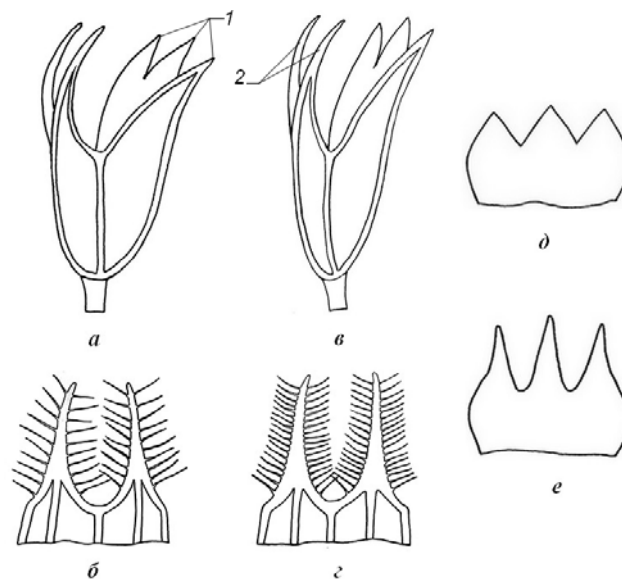


Рис. 8. Діагностично важливі особливості будови чашечки квітки у представників *T. sect. Marginati* та *T. sect. Serpyllum*: а, в – форма чашечки; 1 – зубці верхньої губи, 2 – зубці нижньої губи; б, г – характер опушення зубців нижньої губи; д, е – форма зубців верхньої губи

Як підсумок цієї роботи, вважаємо за необхідне навести комплекс діагностичних ознак видів роду *Thymus* флори України, які згідно з сучасними критико-систематичними ревізіями (Князев, 2015; Начичко, 2015) та матеріалами гербаріїв, репрезентовані сімома видами з секції *T. sect. Serpyllum* та десятьма видами з секції *T. sect. Marginati* (табл.), а також запропонувати рекомендації стосовно гербаризації чебреців з представлених секцій.

Таблиця.

Діагностичні ознаки видів роду *Thymus* флори України

1 Діагностичні ознаки	2 Види <i>T. sect. Serpyllum</i>							3 Види <i>T. sect. Marginati</i>									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	<i>T. callieri</i> Borbás ex Velen.	<i>T. calcareus</i> Klokov & Des.-Shost.	<i>T. moldavicus</i>	<i>T. tauricus</i> Klokov & Des.-Shost.	<i>T. borysthenicus</i>	<i>T. pallasianus</i>	<i>T. serpyllum</i>	<i>T. alpestris</i>	<i>T. pulegioides</i>	<i>T. alternans</i>	<i>T. jankae</i>	<i>T. pulcherrimus</i>	<i>T. pannonicus</i>	<i>T. dzevanovskyi</i> Klokov & Des.-Shost.	<i>T. glabrescens</i>	<i>T. dimorphus</i> Klokov & Des.-Shost.	<i>T. littoralis</i> Klokov & des.-Shost.
I. Тип життєвої форми																	
I(A)	+			+			+					+					
I(B)		+	+		+	+		+	+	+	+		+	+	+	+	+
II. Типи формоутворюючих пагонів, що є основними у структурі пагонової системи																	
Поліциклічний вегетативний	+			+			+					+					
Трициклічний вегетативний								+									
Моноциклічний генеративний									+								
Дициклічний генеративний		+	+		+	+		+	+	+							
Трициклічний генеративний		+	+		+	+		+	+		+		+		+	+	+
Тетрациклічний генеративний														+			
III. Характер опушення стебла генеративного пагона																	
По всіх гранях	+	+	+	+	+	+	+				+		+	+	+	+	+
По двох протилежних гранях, позмінно від міжвузля до міжвузля										+		+					
По ребрах граней								+	+								
IV. Форма листової пластинки																	
Голкоподібна					+												
Лінійно-лопаткоподібна	+			+		+											
Довгасто-еліптична		+	+				+			+			+	+		+	+
Еліптична		+					+			+	+		+		+		
Яйцеподібна								+	+		+	+					
Округла								+			+	+					
Оберненояйцеподібна															+		+
V. Ступінь вираження черешка																	
Нечіткий або відсутній	+	+		+	+	+	+						+	+	+	+	

Чітко виражений			+					+	+	+	+	+					+
VI. Прояв загортання країв листкової пластинки на нижню поверхню	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
VII. Тип жилкування листків																	
Гіфодромне	+	+	+	+	+	+											
Камптодромне							+	+	+	+			+	+	+	+	+
Псевдомаргінатне											+						
Маргінатне												+					
VIII. Прояв поліморфізму листків різних формацій	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+
IX. Диференціація приквіткових листків	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
X. Розвиток вкорочених пагонів у пазухах листків	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
XI. Тип організації суцвіття																	
Компактне головкоподібне		+	+	+	+	+	+	+			+	+					
Видовжене, колосоподібне	+								+	+			+	+	+	+	+
XII. Форма чашечки квітки																	
Трубчасто-дзвоникоподібна	+	+	+	+	+	+	+										
Дзвоникоподібна								+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
XIII. Форма зубців верхньої губи чашечки																	
Трикутна			+				+										
Трикутно-ланцетна	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
XIV. Характер опушення зубців нижньої губи чашечки																	
XIV(A)								+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
XIV(B)	+	+	+	+	+	+	+										

Примітки: «+» – прояв ознаки; «-» – відсутність прояву ознаки; I(A) – вегетативно напіврухомий кущик шпалерного типу із здерев'янілими багаторічними пагонами і з системою головного кореня, що зберігається протягом усього життя рослини; I(B) – напівкущик, що симподіально наростає і протягом всього життя зберігає систему головного кореня; XIV(A) – кількість війок не перевищує десяти-дванадцяти пар, вони мають неоднакову довжину, яка перевищує ширину зубця нижньої губи чашечки при його основі; XIV(B) – кількість війок перевищує дванадцять пар, вони майже однакової довжини, що не перевищує або незначно перевищує ширину зубця нижньої губи чашечки при основі.

Опрацювання численних гербарних зразків гербаріїв свідчить, що важливі діагностичні ознаки видів – особливості пагоноутворення та тип життєвої форми, – рідко добре представлені на зразках. Специфіка рослин роду *Thymus*, які становлять собою великі за розміром напівкущики або клони, часто не дає змоги загербаризувати усю рослину. Тому, зазвичай, репрезентація загального габітусу рослин в гербарних матеріалах традиційно зводиться до закладання невеликих фрагментів пагонової системи з переважанням лише генеративних пагонів; при цьому всі інші елементи пагонової системи ігноруються. Разом з тим представлення у зборі різних типів пагонів є важливим для з'ясування типу життєвої форми рослини. Тому при гербаризації рослин різних видів чебреців потрібно закладати порівняно великі кінцеві фрагменти скелетних пагонів (або, за можливості, цілі скелетні пагони) з різними типами пагонів, утворених на них, як представлено на рис. 1 і рис. 2. При цьому слід завжди пам'ятати, що у випадку пагонових систем з моноподіальним наростанням скелетних пагонів верхівкова брунька поліциклічних вегетативних пагонів часто може пошкоджуватись під впливом різних чинників і відмирати. Як наслідок, вегетативний пагін втрачає здатність тривалий час наростати верхівкою, а відповідний йому скелетний пагін виглядає як такий, що наростає симподіально. З цих причин рекомендовано одночасно закладати фрагменти кількох скелетних пагонів однієї рослини. Це

необхідно проводити вкрай ретельно, уникаючи змішаних зборів. Справа в тому, що представники різних видів чебреців, їхні гібриди, морфотипи та статеві форми нерідко ростуть поряд, формуючи спільну куртину (наприклад, в межах однієї мурашиної купини). Тому вірогідність одночасного закладання фрагментів різних рослин досить велика.

Наявність у пагоновій системі генеративних пагонів з відкритими тирсами іноді є єдиною ознакою для ефективного діагностування гібридів між близькоспорідненими батьківськими видами (наприклад, гібрид *T. alpestris* × *T. pulegioides*, див. рис. 3). З огляду на це, перед закладанням фрагментів пагонових систем рослин роду *Thymus* слід ретельно оглянути генеративні пагони, що належать відповідній рослині. У випадку виявлення генеративних пагонів із нетиповими суцвіттями обов'язково необхідно представити у зборі фрагмент пагонової системи, що містить ці пагони поряд з типовими генеративними пагонами (див. рис. 3).

Закладання значної кількості великих фрагментів пагонових систем або цілих рослин чебреців дає змогу водночас представити на гербарному зразку всі інші діагностичні ознаки. Для повноцінного представлення цих ознак на гербарних зразках проводити закладання останніх необхідно в період цвітіння рослин. За відсутності можливості збору рослин в період цвітіння допустимим є закладання їх на стадії плодоношення. Однак в цьому випадку зразок має добре репрезентувати хоча б кілька генеративних пагонів із збереженими листками різних формацій.

При проведенні закладання рослин роду *Thymus* в певному локалітеті необхідно ретельно обстежити останній на предмет наявності морфологічно відмінних форм. Зокрема, поруч можуть рости голі форми та форми з різними варіантами опушення, а також жіночі та двостатеві особини. Рекомендовано класти всі відмінні морфологічні форми під різними номерами як окремі гербарні зразки, вказавши на їхніх етикетках найближче оточення. Особливу увагу необхідно звернути на стать рослин, обов'язково зазначивши її на етикетках зразків. У деяких представників роду *Thymus* (наприклад, *T. dimorphus*) різні статеві форми в значній мірі відрізняються морфологічно. В минулому це нерідко було приводом для опису на основі них нових таксонів. Встановлення статі зручніше проводити в польових умовах на живих рослинах. При цьому двостатеві та жіночі форми легко ідентифікуються відповідно за наявністю та відсутністю тичинок у квітках. У деяких видів (наприклад, *T. pulegioides*) жіночі форми часто добре розрізняються на відстані завдяки щільно розташованим у суцвітті квіткам, чашечки яких забарвлені у інтенсивно червоний колір. Іноді функціонально жіночі особини можуть мати у квітках рудиментарні тичинки, що також необхідно зазначити на гербарній етикетці.

Зважаючи на наведені вище особливості закладання рослин роду *Thymus* до гербарної колекції, існують і певні вимоги до правил оформлення етикеток зразків. На етикетках, окрім обов'язкової інформації, повинні бути представлені також додаткові відомості. Останні є необхідними для коректного визначення зразків. До них належать:

- детальна характеристика екологічних умов оселища, зокрема мікроумов місця росту (режим освітлення та зволоження, тип субстрату, загальний склад рослинного покриву, експозиція схилу тощо);
- характеристика найближчого оточення з інших морфологічно відмінних форм та/або особин іншої статі;
- стать рослини (у випадку прояву диференціації статей в конкретному оселищі).

Висновки

Таким чином, при видовій диференціації представників секцій *T. sect. Marginati* та *T. sect. Serpyllum*, діагностично важливими є такі ознаки як тип життєвої форми та особливості пагоноутворення, характер опушення стебла генеративного пагона, форма листової пластинки та ступінь вираження черешка, особливості будови краю листової пластинки, відмінності у будові листків різних формацій, тип жилкування листків, особливості будови приквіткових листків, тип організації суцвіття, форма чашечки та характер опушення зубців її нижньої губи, форма зубців верхньої губи чашечки. На рівні секцій таксономічно значущими є форма листової пластинки та ступінь вираження черешка, особливості будови приквіткових листків, особливості будови чашечки квітки. Окремі діагностичні ознаки представників згаданих секцій, у зв'язку із сильно вираженим поліморфізмом цих груп, не є універсальними і у ряді випадків їхні значення можуть перекриватися у різних видів. Тому при ідентифікації останніх необхідно враховувати увесь комплекс таксономічно значущих ознак. З цих причин важливим є максимальне представлення комплексу діагностично

важливих ознак при гербаризації чебреців. Цього можна досягти, закладаючи гербарні зразки в період цвітіння і відбираючи для цієї мети цілі рослини або якомога більші фрагменти їхніх пагонових систем з різними типами пагонів. Важливою є наявність додаткової інформації про зразок, яка зазначається на гербарній етикетці.

Список літератури

- Берко Й.М. Будова пагонових систем видів роду *Thymus* L. флори України // Укр. ботан. журн. – 1987а. – Т.44, №2. – С. 26–32. /Berko Y.M. Budova pagonovykh system vydiv rodu *Thymus* L. flory Ukrainy // Ukr. botan. zhurn. – 1987a. – T.44, №2. – S. 26–32./
- Берко Й.М. Будова пагонових систем видів секції *Goniothymus* Klok. роду *Thymus* L. флори України // Укр. ботан. журн. – 1987б. – Т.44, №6. – С. 45–51. /Berko Y.M. Budova pagonovykh system vydiv sektsiyi *Goniothymus* Klok. rodu *Thymus* L. flory Ukrainy // Ukr. botan. zhurn. – 1987b. – T.44, №6. – S. 45–51./
- Берко Й.М. Типи пагонових систем і життєві форми видів секції *Verticillati* (Klok. et Shost.) Klok. роду *Thymus* L. флори України // Укр. ботан. журн. – 1988. – Т.45, №1. – С. 27–32. /Berko Y.M. Typy pagonovykh system i zhyttyevi formy vydiv sektsiyi *Verticillati* (Klok. et Shost.) Klok. rodu *Thymus* L. flory Ukrainy // Ukr. botan. zhurn. – 1988. – T.45, №1. – S. 27–32./
- Васюков В.М. О крымских тимьянах (*Thymus* L., Lamiaceae) // Новости систематики высших растений. – 2014. – Т.45. – С. 110–121. /Vasyukov V.M. O krymskikh tim'yanakh (*Thymus* L., Lamiaceae) // Novosti sistematiki vysshikh rasteniy. – 2014. – T.45. – S. 110–121./
- Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum / за ред. Н.М.Шиян. – Київ: Альтепрес, 2011. – 442с. /Gerbariyi Ukrainy. Index Herbariorum Ucrainicum / za red. N.M.Shiyan. – Kiyiv: Al'tepres, 2011. – 442s./
- Гогина Е.Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. – М.: Наука, 1990. – 208с. /Gogina Ye.Ye. Izmenchivost' i formoobrazovaniye v rode Tim'yan. – M.: Nauka, 1990. – 208s./
- Казакова М.В. Род *Thymus* L. – Тимьян, Чабрец // Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части России. – 10-е изд. – Москва, 2006. – С. 440–442. /Kazakova M.V. Rod *Thymus* L. – Tim'yan, Chabrets // Mayevskiy P.F. Flora sredney polosy Yevropeyskoy chasti Rossii. – 10-ye izd. – Moskva, 2006. – S. 440–442./
- Клоков М.В. Род 1299. Тимьян – *Thymus* L. // Флора СССР. – Т.21 / Под ред. В.Л.Комарова. – Москва; Ленинград: Изд.-во АН СССР, 1954. – С. 470–591. /Klokov M.V. Rod 1299. Tim'yan – *Thymus* L. // Flora SSSR. – T.21 / Pod red. V.L.Komarova. – Moskva; Leningrad: Izd.-vo AN SSSR, 1954. – S. 470–591./
- Клоков М.В. Рід 748. Чебрець – *Thymus* L. // Флора УРСР. – Т.9 / Під ред. М.І.Котова. – Київ: Вид.-во АН УРСР, 1960. – С. 294–348. /Klokov M.V. Rid 748. Chebretc' – *Thymus* L. // Flora URSS. – T.9 / Pid red. M.I.Kotova. – Kyiv: Vyd.-vo AN URSS, 1960. – S. 294–348./
- Клоков М., Десятова-Шостенко Н. Перегляд українських чебреців *Thymus* L. // Труды с.-г. ботаники. – 1927. – Т.1, вип.3. – С. 110–140. /Klokov M., Desyatova-Shostenko N. Pereglyad ukrayins'kykh chebretciv *Thymus* L. // Trudy s.-g. botaniki. – 1927. – T.1, vyp.3. – S. 110–140./
- Клоков М., Десятова-Шостенко Н. Чебреці України // Вісник Київського бот. саду. – 1932. – Вип.16. – С. 77–97. /Klokov M., Desyatova-Shostenko N. Chebretci Ukrainy // Visnyk Kiyiv's'kogo bot. sadu. – 1932. – Vyp.16. – S. 77–97./
- Клоков М.В., Десятова-Шостенко Н.А. Чебрецы Крыма // Труды Ботанического ин-та АН СССР. Сер.1. – 1936а. – Вып.2. – С. 275–293. /Klokov M.V., Desyatova-Shostenko N.A. Chabretcy Kryma // Trudy Botanicheskogo in-ta AN SSSR. Ser.1. – 1936a. – Vyp.2. – S. 275–293./
- Клоков М.В., Шостенко-Десятова Н.О. Нові види роду *Thymus* L. з Європейської частини Союзу // Журн. Ін-ту ботаники АН УРСР. – 1936б. – №9 (17). – С. 193–202. /Klokov M.V., Shostenko-Desyatova N.O. Novi vydy rodu *Thymus* L. z Yevropeys'koyi chastyny Soyuzu // Zhurn. In-tu botaniki AN URSS. – 1936b. – №9 (17). – S. 193–202./
- Клоков М.В., Шостенко Н.А. Чебрецы Европейской части СССР // Учен. зап. Харківського держ. ун-ту. – 1938. – Т.3, №14. – С. 107–157. /Klokov M.V., Shostenko N.A. Chebretcy Yevropeyskoy chasti SSSR // Uchen. zap. Kharkivs'kogo derzh. un-tu. – 1938. – T.3, №14. – S. 107–157./
- Князев М.С. Обзор видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Восточной Европе и на Урале // Бот. журн. – 2015. – Т.100, № 2. – С. 114–141. /Knyasev M.S. Obzor vidov roda *Thymus* L. (Lamiaceae) v Vostochnoy Yevrope i na Urале // Bot. zhurn. – 2015. – T.100, №2. – S. 114–141./
- Меницкий Ю.Л. Надвидовые таксоны рода *Thymus* L. (Labiatae). I // Бот. журн. – 1973а. – Т.58, №6. – С. 794–805. /Menitskiy Yu.L. Nadvidovyye taksony rodu *Thymus* L. (Labiatae). I // Bot. zhurn. – 1973a. – T.58, №6. – S. 794–805./
- Меницкий Ю.Л. Надвидовые таксоны рода *Thymus* L. (Labiatae). II // Бот. журн. – 1973б. – Т.58, №7. – С. 988–994. /Menitskiy Yu.L. Nadvidovyye taksony rodu *Thymus* L. (Labiatae). II // Bot. zhurn. – 1973b. – T.58, №7. – S. 988–994./
- Меницкий Ю.Л. Род 35. Тимьян – *Thymus* L. // Флора европейской части СССР / Отв. ред. А.А.Федоров. – Т.3 / Под ред. Ю.Л.Меницкого. – Ленинград: Наука, 1978. – С. 191–204. /Menitskiy Yu.L. Rod 35. Tim'yan – *Thymus* L. // Flora yevropeyskoy chasti SSSR / Otv. red. A.A.Fedorov. – T.3 / Pod red. Yu.L.Menitskogo. – Leningrad: Nauka, 1978. – S. 191–204./

- Начичко В.О. Огляд систем роду *Thymus* L. (Labiatae Juss.) // Вісник ОНУ. Сер.: Біологія. – 2013. – Т.18, вип.2 (31). – С. 7–21. /Nachychko V.O. Oglyad system rodu *Thymus* L. (Labiatae Juss.) // Visnyk ONU. Ser.: Biologiya. – 2013. – T.18, vyp.2 (31). – S. 7–21./
- Начичко В. Рід *Thymus* L. (Labiatae Juss.) у флорі Українських Карпат: систематика і таксономічні проблеми // Вісник Львівського університету. Сер. біол. – 2014. – Вип.64. – С. 159–169. /Nachychko V. Rid *Thymus* L. (Labiatae Juss.) u flori Ukrayins'kykh Karpat: systematyka i taksonomichni problemy // Visnyk L'viv'skogo universytetu. Ser. biol. – 2014. – Vyp.64. – S. 159–169./
- Начичко В.О. Рід *Thymus* (Lamiaceae) у флорі Заходу України: автореф. дис... канд. біол. наук. – Київ, 2015. – 21с. /Nachychko V.O. Rid *Thymus* L. (Lamiaceae) u flori Zachodu Ukrainy: avtoref. dys...kand. biol. nauk. – Kyiv, 2015. – 21s./
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – Москва: Высшая школа, 1962. – 378с. /Serebryakov I.G. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy: zhiznennyye formy pokrytosemennykh i khvoynykh. – Moskva: Vysshaya shkola, 1962. – 378s./
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – Т.3. – Москва; Ленинград: Наука, 1964. – С. 146–205. /Serebryakov I.G. Zhiznennyye formy vyssh'nykh rasteniy i ikh izucheniye // Polevaya geobotanika. – T. 3. – Moskva; Leningrad: Nauka, 1964. – S. 146–205./
- Dentant C. Note sur la section *Serpyllum* (Miller) Bentham du genre *Thymus* L. dans le sud-est de la France // Bull. Soc. linn. Provence. – 2007. – Т.58. – P. 63–77.
- Jalas J. 33. *Thymus* L. // Flora Europaea / Ed. by T.G.Tutin et al. – Vol.3: Diapensiaceae to Myoporaceae. – Cambridge: Univ. Press, 1972. – P. 172–182.
- Lyka K., Gams H. *Thymus* L. // Illustrierte Flora von Mitteleuropa. – Bd.5, Tl.4. – München, 1927. – S. 2306–2327.
- Mártonfi P. Tabuľ'kový kl'úč, taxonomické a nomenklatorické poznámky k rodu *Thymus* L. v karpatsko-panónskej oblasti // Bull. Slov. Bot. Spoločn. – 1998. – Vol.20. – S. 58–64.
- Pawłowski B. Observationes ad *Thymos* polonicos et nonnullus ucrainicos pertinentes // Fragm. Flor. et Geobot. – 1966. – Ann.12 (4). – P. 387–412.
- Ronniger K. Bestimmungstabelle für die *Thymus*-Arten des Deutschen Reiches (Nachdruck) // Ber. Bayer. Bot. Ges. – 1954. – Bd.30. – S. 103–108.
- Schmidt P. Zu Wuchsform und Verzweigung der mitteleuropäischen Arten der Gattung *Thymus* L. (Labiatae) – ein Beitrag zur Kenntnis der Morphologie von Zwerghalbsträuchern // 100 Jahre Arboretum (1879–1979). – Berlin, 1980. – S. 167–187.
- Thiers B. Index herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. – New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, 2015. (<http://sweetgum.nybg.org/ih/>)
- Velenovský J. Nachträge zur Flora von Bulgarien // Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss., Math.-Naturwiss. Cl. – 1903. – S. 1–28.
- Velenovský J. Vorstudien zu einer Monographie der Gattung *Thymus* L. // Beih. Bot. Centralbl., Abt.2. – 1906. – Bd.19. – S. 271–287.
- Weber F. Die tschechoslowakischen *Thymus*-Arten und Opiz's Anteil an deren Erkennung // Philipp Maximilian Opiz und seine Bedeutung für die Pflanzentaxonomie / Hrsg. von I. Klášterský. – Prag: Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, 1958. – S. 159–254.

Представлено: В.І.Гончаренко / Presented by: V.I.Honcharenko

Рецензент: Т.В.Догадіна / Reviewer: T.V.Dogadina

Подано до редакції / Received: 10.06.2015

УДК: 582.35:58.082.11

Колекція папоротей історичного гербарію Уманського училища рільництва та садівництва**Г.А.Чорна¹, А.А.Куземко², І.П.Діденко²**¹Уманський державний педагогічний університет імені Павла Тичини (Умань, Україна)²Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України (Умань, Україна)
udru_botanika@ukr.net; anya_meadow@i.ua, didenko_ip@mail.ru

Представлено результати опрацювання колекції папоротей історичного гербарію Уманського училища рільництва та садівництва (кінець XIX – початок XX ст.), яка зберігається у науковому гербарії Національного дендрологічного парку «Софіївка» НАН України. Наведено основні біографічні дані про колекторів, проаналізовано географію та екологічну приуроченість зборів, представлено результати таксономічного опрацювання 42 гербарних зразків колекції, відповідно до їхньої сучасної номенклатури – 28 видів, 19 родів, 11 родин, 2 відділи. Досліджені гербарні зразки репрезентують ексикати «Herbarium Florae Rossicae», представлені зборами, зробленими відомими ботаніками – одним із фундаторів цього видання Д.І.Литвиновим, а також В.І.Липським, М.І.Цингером, Ю.М.Вороновим та іншими у Фінляндії, Віленській губернії (Литва), Східній Маньчжурії, Приморській області Далекого Сходу тощо.

Ключові слова: *Psilotophyta, Polypodiophyta, Herbarium Florae Rossicae, ботанічна колекція, Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України.*

Коллекция папоротников исторического гербария Уманского училища земледелия и садоводства**Г.А.Черная, А.А.Куземко, И.П.Диденко**

Представлены результаты обработки коллекции папоротников исторического гербария Уманского училища земледелия и садоводства (конец XIX – начало XX в.), которая хранится в научном гербарии Национального дендрологического парка «Софиевка» НАН Украины. Приведены основные биографические данные о коллекторах, проанализированы география и экологическая приуроченность сборов, представлены результаты таксономической обработки 42 гербарных образцов коллекции, в соответствии с их современной номенклатурой – 28 видов, 19 родов, 11 семейств, 2 отдела. Исследованные гербарные образцы репрезентуют эксикаты «Herbarium Florae Rossicae», представленные сборами известных ботаников – одним из фундаторов этого издания Д.И.Литвиновым, а также В.И.Липским, М.И.Цингером, Ю.Н.Вороновым и другими из Финляндии, Виленской губернии (Литвы), Восточной Маньчжурии, Приморской области Дальнего Востока и других регионов.

Ключевые слова: *Psilotophyta, Polypodiophyta, Herbarium Florae Rossicae, ботаническая коллекция, Национальный дендрологический парк «Софиевка» НАН Украины.*

Collection of ferns in the historical herbarium of Uman College of Agriculture and Horticulture**H.A.Chorna, A.A.Kuzemko, I.P.Didenko**

The results of the study of ferns collection of the historical herbarium of Uman College of Agriculture and Horticulture (end of XIX – beginning of XX century), stored in the scientific herbarium of the National Dendrological Park "Sofiyivka" of NAS of Ukraine have been presented. The basic biographical data about collectors have been given, geography and habitat characteristics of the samples have been analyzed, and the results of the taxonomic treatment of 42 herbarium specimens of the collection, in accordance with their current nomenclature – 28 species, 19 genera, 11 families, 2 division have been presented. Studied herbarium samples are ecsiccatae of «Herbarium Florae Rossicae». These ecsiccatae are represented by collections made by famous botanists, in particular D.I.Litvinov (one of founders of this edition), V.I.Lipsky, M.I.Zinger, Yu.M.Voronov etc. in Finland, Vilna Governorate (Lithuania), Eastern Manchuria, Primorye of Far East of Russia.

Key words: *Psilotophyta, Polypodiophyta, Herbarium Florae Rossicae, botanical collection, National dendrological park "Sofiyivka" of NAS of Ukraine.*

Вступ

Розвиток гербарної справи в Україні потребує каталогізації та таксономічного опрацювання наявних у ряді ботанічних установ історичних гербаріїв (Шиян, 2014). Одна з таких колекцій зберіглася і в останні роки віднайдена для опрацювання фахівцями в Уманському національному університеті садівництва (УНУС) – правонаступнику Уманського училища рільництва та садівництва.

У 2008 р. невелика частина історичної гербарної колекції (181 гербарний зразок) була люб'язно передана до новосформованого наукового гербарію Національного дендрологічного парку «Софіївка» НАН України (SOF) доцентом УНУС З.В.Геркіял (Гербарії ..., 2011), а згодом – опрацьована нами. Майже чверть цієї колекції (42 г. зр.) становлять збори представників птеридофлори. На прикладі саме цієї частини колекції нам вдалося відновити початковий характер розташування гербарних зразків Основного Гербарію Уманського училища рільництва та садівництва на час створення цієї колекції (1900 р.). У той період Основний Гербарій виконував функції навчального гербарію (Львов, 1897), а нині він набув історичної цінності. У зв'язку з цим метою нашої роботи було опрацювати збори папоротей історичного гербарію Уманського училища рільництва та садівництва (кінець XIX – початок XX ст.), які зберігаються у науковому гербарії Національного дендрологічного парку «Софіївка» НАН України.

Методика

Опрацювання гербарної колекції проводилося у науковому гербарії Національного дендрологічного парку «Софіївка» НАН України шляхом аналізу гербарних зразків та гербарних етикеток. Інформацію про колекторів шукали у доступних літературних джерелах. За результатами опрацювання колекції склали базу даних у форматі Excel, у якій таксономічна приналежність наводилася за інформаційною системою «The Plant List» (<http://www.theplantlist.org>).

Результати та обговорення

Гербарні зразки папоротей були зібрані впродовж 1897–1907 рр. у різних регіонах тодішньої Російської імперії та суміжних територій – від Фінляндії (В.Шохін) та Віленської губернії (нині Литва) (А.Лоначевський) на північному заході – до Кавказу (Ю.М.Воронов, Н.А.Десулаві, В.І.Липський, В.Маркович) на півдні, Східної Маньчжурії (Д.І.Литвинов) та Приморської області на Далекому Сході (Н.Пальчевський). У гербарії наявні збори із Санкт-Петербурзької (Н.Пуриг), Псковської (В.Д.Андреев), Тульської (М.В.Цингер), Пермської (П.Ф.Сюзев), Новгородської (Є.Ісполатов) губерній. Колекторами були як професійні ботаніки: Д.І.Литвинов, Ю.М.Воронов, В.І.Липський, П.В.Сюзев, М.В.Цингер, так і аматори – краєзнавці, любителі природи, лісничі.

Крім ексикат, у гербарії представлені 15 гербарних зразків, зібраних на Уралі М.О.Нікітіним. На гербарних етикетках цих зборів зазначено: «Музей Уральського общества любителей естествознания». У складі зазначеної колекції 12 видів дублюють наявні у складі ексикат та один – *Athyrium filix-femina* (L.) Roth – відсутній серед ексикат.

Одним із фундаторів «Herbarium Florae Rossicae» Д.І.Литвиновим був власноруч зібраний унікальний г.зр. *Lepisorus thunbergianus* (Kaulf.) Ching зі Східної Маньчжурії. Цей реліктовий південно-азійський вид, що приурочений здебільшого до тінистих вологих скель (Красноборов, 1988), було зібрано на стовбурах дерев поблизу залізничної станції Кяолинзи між Харбіном і Владивостоком. На час збору зазначеного виду (1902 р.) Д.І.Литвинов обіймав посаду консерватора СПб Ботанічного музею (1898–1929 рр.), паралельно працюючи у складі експедицій Переселенського управління. Крім Маньчжурії, він збирав рослини також у Середній Азії, на Кавказі. Збори Д.І.Литвинова представлені в ряді гербаріїв України, зокрема LWS, YALT, КНЕМ (Гербарии ..., 1975; Гербарії ..., 2011). Колектором «Herbarium Florae Rossicae» був і В.І.Липський – один з організаторів Академії наук України, випускник Київського університету, а згодом співробітник кафедри ботаніки та Ботанічного саду цього ж університету (1887–1894). Його збори папороті *Polystichum aculeatum* (L.) Roth ex Mert., як і інших видів кавказької флори, були зроблені у 1898 р. в Осетії, у петербурзький період творчої діяльності (1894–1917). Гербарні збори вченого зберігаються нині у ряді крупних гербаріїв (LE, YALT, MSUD, КНЕМ). Штатним співробітником Гербарію LE був Ю.М.Воронов, у 1900–1905 рр. він збирав рослини на Кавказі (Абхазія). Спільно із М.А.Бушем і В.В.Марковичем у 1905–1911 рр. випустив 375 номерів «Flora Caucasica exsiccata ab Horto Botanico Petropolitano edita». Більш ранні кавказькі збори Ю.М.Воронова ввійшли до «Herbarium Florae Rossicae», серед них гербарні збори папоротей. Іншим відомим ботаніком – колектором дослідженої колекції був М.І.Цингер, життєвий та творчий шлях якого

пов'язаний з Росією та Україною. Після закінчення Московського університету, де серед його вчителів були професори І.Н.Горожанкін та К.А.Тімірязев, продовжував займатися ботанікою під керівництвом професора С.Г.Навашина в Київському університеті. Збори папоротей зроблені М.В.Цингером на мохуватих луговинах Тульської губ. та представлені *Ophioglossum vulgatum* L. Ботанік-флорист, краєзнавець, фенолог, географ П.В.Сюзев гербаризував на Далекому Сході навіть під час російсько-японської війни 1904–1905 рр., на яку був мобілізований. В гербарії папоротей представлені більш ранні збори *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex Kunze) Sa. Kurata з хвойних лісів Пермської губернії.

Упродовж тривалого часу колектором «Herbarium Florae Rossicae» був краєзнавець В.Д.Андрєєв, який вивчав флору Псковської губернії. Серед його зборів представлені в тому числі і папороті. Н.А.Десулаві наприкінці XIX – початку XX ст. гербаризував рослини флори Кавказу. Ним зібрано папороть *Notholaena marantae* (L.) R. Br. (= *Paraceterach marantae* (L.) R.M. Tryon) на скелястих тінистих місцях поблизу станції Ларс на Військово-Грузинській дорозі. Його більш пізні збори з Далекого Сходу належать до найважливіших далекосхідних колекцій Ботанічного музею у Санкт-Петербурзі (нині LE), частково збори колектора представлені у Гербарії Херсонського краєзнавчого музею (КНЕМ). Починаючи з 1901 р. гербаризував в околицях Києва і зібрав великі колекції А.А.Лоначевський. Серед зборів папоротей опрацьованої колекції є його зразки, зібрані у 1903 р. у Віленській губернії. У зборах колектора флори Уралу М.О.Нікітіна представлено 13 видів із різних родин. На початку 1900-х рр. він займав посаду хранителя Верх-Ісетського заводського геологічного музею, багато екскурсував у заболочених ялинових лісах Верх-Ісетської, Верх-Ташлицької та інших лісових дач неподалік Єкатеринбурга. На основі обробки власних гербарних зборів М.О.Нікітін опублікував огляд флори регіону в журналі Уральського товариства любителів природи (Зорина, 1996). Н.А.Пальчевський був військовим лісничим Південно-Уссурійського краю, також любителем природи, під впливом ботаніка К.І.Максимовича він зібрав одну з найбільших дореволюційних гербарних колекцій Примор'я та Сахаліну, представлену в LE – 4 тис. видів, 10 тис. екземплярів. Саме в Приморській області, в лісі поблизу м.Владивосток, колектор зібрав *Polystichum tripterum* (Kunze) C. Presl – папороть, що згодом увійшла до ексикат папоротей опрацьованої нами колекції. Лісничий Н.І.Пуринг у 1900 р. екскурсував у Санкт-Петербурзькій губернії і зібрав у цей час кілька видів папоротей, що разом із іншими його зборами були видані як ексикати. В.Шохін у 1897–1899 рр. збирав папороті в околицях Гельсінгфорса (нині Гельсінкі) у Фінляндії. До його зборів папоротей належать 6 видів із лісових та петрофітних екоотопів. Ймовірно, любителями ботаніки були інші маловідомі колектори опрацьованої колекції – Є.Ісполатов, який зібрав у 1902 р. в старих ялинових лісах Новгородської губернії *Cystopteris montana* (Lam.) Bernh. ex Desv., та В.Маркович, який у 1898 р. гербаризував на Кавказі і зібрав в лісах Осетії *Phyllitis scolopendrum* (L.) Newman (= *Asplenium scolopendrium* L.) та на скелястих ектопах Терської обл. – *Woodsia fragilis* Liebm. (= *W. mollis* (Kaulf.) J. Sm.).

Аналіз екоотопічної приуроченості видів, наявних у гербарії, показав, що найповніше представлені папороті лісових екоотопів. Насамперед, це широко розповсюджені лісові види: *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *D. carthusiana* (Vill.) H.P.Fuchs, *D. cristata* (L.) A.Gray, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. На Кавказі, в лісах Осетії, В.Марковичем (1898) зібрано також *Asplenium scolopendrium* L. (= *Scolopendrium officinarum* Sw.). У західному Закавказзі, в тінистих букових лісах Пецкирської ущелини, Ю.М.Вороновим (1902), а в Осетії В.І.Липським (1900) загербаризовано *Polystichum aculeatum*. В тінистих лісах поблизу Гельсінгфорса у Фінляндії В.Шохіним (1898–1899) зібрано *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman і *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt. У хвойних лісах Пермської губ. П.Ф.Сюзевим (1898) зібрано унікальні зразки *Diplazium sibiricum*; на скелястих лісних ектопах по Військово-Грузинській дорозі Н.А.Десулаві зібрав *Notholaena marantae*; у лісі поблизу м.Владивосток М.Пальчевський (1902) гербаризував *Polystichum tripterum*, а в лісах Східної Маньчжурії Д.І.Литвинов (1902) – *Lepisorus thunbergianus*.

Заболочені лісові екоотопи представлені зборами *Thelypteris palustris* (A.Gray) Schott (= *Thelypteris confluens* (Thunb.) C.V.Morton) П.Ф.Сюзева (1897) із Пермської губ. та М.О.Нікітіна з Уралу. Останній з колекторів на берегах Аятського озера на Уралі, а Н.Пуринг (1898) у Санкт-Петербурзькій губ. зібрали *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.

На відслоненнях гірських порід були зібрані *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. (В.Д.Андрєєв, 1900, поблизу м. Псков; М.О.Нікітін, Урал); *Polypodium vulgare* L. (М.О.Нікітін, Урал; В.Шохін, 1897, Фінляндія); *Asplenium ruta-muraria* L. (В.Д. Андрєєв, 1899, Псковська губ.; М.О. Нікітін, Урал); *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. та *A. trichomanes* L. (В.Шохін, 1897; 1898, Фінляндія). Щодо знахідки

Таблиця.
 Характеристика колекції папоротей історичного гербарію Уманського училища рільництва та садівництва

Клас	Родина	Вид	Географія зборів	Екологічна приуроченість	Колектор	Число г.а.
Psilotophyta	Ophioglossaceae	<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	околиці Санкт-Петербургу	на мохуватих луках та галявинах	Н.Пуринг	2
		<i>Ophioglossum vulgatum</i> L.	Тульська губернія	на мохуватих луговинах	М.В.Цингер	1
Polypodiophyta	Asplenaceae	<i>Asplenium ruta-muraria</i> L.	Псковська губернія	в ущелинах вапнякових скель	В.Д.Андрєєв	1
		<i>A. scolopendrium</i> L. (= <i>Scolopendrium officinarum</i> Sw.)	Осетія	в лісах	В.Маркович	1
		<i>A. septentrionale</i> (L.) Hoffm.	Фінляндія	в ущелинах гранітних скель	В.Шохін	1
		<i>A. trichomanes</i> L.	Фінляндія	в ущелинах гранітних скель	В.Шохін	1
		<i>A. viride</i> Huds.	Урал	на скелях біля берега річки	М.О.Нікітін	1
		<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	Урал	в тінистих і вологих лісах, зарості вздовж річки	М.О.Нікітін	1
		<i>Diplazium sibiricum</i> (Turcz. ex Kunze) Sa. Kurata (= <i>Athyrium crenatum</i> (Sommerf.) Rupr.; <i>Asplenium crenatum</i> Desv.)	Пермська губернія	хвойні ліси	П.В.Сюзєв	1
		<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	поблизу м. Псков	на пенях біля джерела	А.Лоначевський	1
		<i>C. montana</i> (Lam.) Bernh. ex Desv.	Новгородська губернія	в ялинових лісах	Є.Ісполоатов	1
		<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman (= <i>Phegopteris dryopteris</i> (L.) Fée)	Фінляндія	в лісах	В.Шохін	1
		<i>Gymnocarpium robertianum</i> (Hoffm.) Newman (= <i>Phegopteris robertiana</i> (Hoffm.) A.Braun)	Псковська губернія	в тінистих ровах	В.Д.Андрєєв	1
		<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn (= <i>Pteris aquilina</i> L.)	Пермська губернія	на околицях лісів	П.В.Сюзєв	2

Dryopteridaceae	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P.Fuchs (= <i>Aspidium spinulosum</i> Sw.)	Пермська губернія	в хвойних лісах	П.В.Сюзев	5
	<i>D. cristata</i> (L.) A.Gray (= <i>Aspidium cristatum</i> (L.) Sw.)	Урал	на болоті та у вологих тінистих лісах	М.О.Нікітін	4
	<i>D. filix-mas</i> (L.) Schott (= <i>Aspidium filix-mas</i> (L.) Sw.; <i>Nephrodium filix-mas</i> (L.) Rich. in Marthe var. <i>palea</i>)	Закавказзя	в тінистих лісах	Ю.М.Воронов	2
	<i>Polystichum aculeatum</i> (L.) Roth ex Mert. (= <i>Aspidium aculeatum</i> (L.) Sw.; <i>Polystichum lobatum</i> (Huds.) C. Presl)	Закавказзя (Абхазія)	в тінистих букових лісах	В.І.Липський	1
	<i>P. tripterum</i> (Kunze) C. Presl	поблизу м. Владивосток	в лісі	Н.А.Пальчевський	1
Onocleaceae	<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod (= <i>Onoclea struthiopteris</i> (L.) Hoffm.)	Санкт-Петербургська губернія	у вільхових лісах	Н.Пуринг	2
Polypodiaceae	<i>Lepisorus thunbergianus</i> (Kaulf.) Ching (= <i>Polypodium lineare</i> Thunb.)	між Харбіном і Владивостоком (поблизу залізничної станції Кяолинзи)	стовбури дерев	Д.І.Литвинов	1
Pteridaceae	<i>Polypodium vulgare</i> L.	Фінляндія (біля Гельсінгфорса)	на тінистих схилах скель	В.Шохін	1
	<i>Adiantum capillus-veneris</i> L.	Закавказзя (Сухумський округ) Пецирська ущлина (р. Маджара)	на мокрих схилах	Ю.М.Воронов	1
	<i>Notholaena marantae</i> (L.) R. Br. (= <i>Paraceterach marantae</i> (L.) R.M. Tryon)	поблизу станції Ларс на Військово-Грузинській дорозі	скелясті місця	Н.А.Десулаві	1
Thelypteridaceae	<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt. <i>Thelypteris palustris</i> (A. Gray) Schott (= <i>Aspidium thelypteris</i> (L.) Sw.; <i>Thelypteris confluens</i> (Thunb.) C. V. Morton)	Фінляндія	в тінистих лісах	В.Шохін	1
Woodsiaceae	<i>Woodsia fragilis</i> Liebm. (= <i>W. mollis</i> (Kaulf.) J. Sm.)	Кавказ (Терська область)	на скельних місцях	В.І.Липський	1
	<i>W. ilvensis</i> (L.) R. Br. (= <i>W. hyperborea</i> R. Br. var. <i>rufidula</i> (Michx.) W.D.J. Koch).	Фінляндія (біля Гельсінгфорса)	в щілинах гранітних скель	В.Шохін	1

Asplenium viride Huds., М.О.Нікітін зауважує, що це був його єдиний збір цього виду на Уралі. До унікальних зборів петрофітних видів слід віднести також *Woodsia fragilis* із Терської області Кавказу (В.Маркович, 1899) та *W. ilvensis* (L.) R. Br. із Фінляндії (В.Шохін, 1897).

Офіоглосодні папороті представлені в аналізованому гербарії двома видами: *Botrychium lunaria* (L.) Sw. і *Ophioglossum vulgatum* L. Перший вид зібрано Н.Пурином (1898) в околицях м. Санкт-Петербург, другий – М.В.Цингером (1897) на мохуватих луговинах посеред чагарників у Тульському повіті Тульської ж губернії.

Наводимо (таблиця) перелік таксонів за сучасною номенклатурою відповідно до інформаційної системи The Plant List (<http://www.theplantlist.org>). Оскільки на час збору гербарію та включення його до видання ексикат «Herbarium Florae Rossicae» ряд видів мав іншу назву або фігурував у ботанічній літературі під кількома різними назвами, у дужках після сучасної назви ми наводимо синонімічні назви, які були вказані у якості основних на гербарних етикетках аналізованого гербарію.

Висновки

Таксономічне опрацювання показало, що у сучасному трактуванні проаналізований гербарій птеридофлори налічує 28 видів, чотири з яких не характерні для флори України, 19 родів (три з них відсутні в нашій флорі), 11 родин, що належать до двох відділів.

Таким чином, гербарні збори птеридофлори є однією з найцінніших колекцій історичного гербарію Уманського училища рільництва та садівництва, яка нині зберігається у науковому гербарії Національного дендрологічного парку «Софіївка» НАН України. Опрацьована колекція є досить різноманітною як за багатством представлених зразків, так і за географією їхнього збору. Разом із тим, вона має не лише історичне значення, але й використовується у якості довідкового гербарію співробітниками Національного дендрологічного парку «Софіївка» НАН України, а також вченими з різних установ нашої держави та зарубіжжя.

Список літератури

- Гербарии Советского Союза. Справочник / Сост. И.Т.Васильченко, Л.И.Васильева. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. – 60с. /Gerbarii Sovetskogo Soyuza. Spravochnik / Sost. I.T.Vasil'chenko, L.I.Vasil'yeva. – L.: Nauka. Leningr. otd-niye, 1975. – 60s./
- Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum / Ред.-укл. Н.М.Шиян. – К.: Альтерпрес, 2011. – 442с. /Gerbarii Ukrayiny. Index Herbariorum Ucrainicum / Red.-ukl. N.M.Shiyan. – K.: Al'terpres, 2011. – 442s./
- Зорина Л.И. Уральское общество любителей естествознания. 1870–1929. Из истории науки и культуры Урала // Ученые записки Свердловского областного краеведческого музея. Т.1. – Екатеринбург: Банк культурной информации, 1996. – 208с. /Zorina L.I. Ural'skoye obshchestvo lyubiteley estestvoznaniya. 1870–1929. Iz istorii nauki i kul'tury Urala // Uchenye zapiski Sverdlovskogo oblastnogo kraevedcheskogo muzeya. T.1. – Ekaterinburg: Bank kul'turnoy informatsii, 1996. – 208s./
- Красноборов И.М. Семейство Polypodiaceae // Флора Сибири. Lycopodiaceae-Hydrocharitaceae / Сост. Л.И.Кашина, И.М.Красноборов, Д.Н.Шауло и др. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. – С. 74–75. /Krasnoborov I.M. Semeystvo Polypodiaceae // Flora Sibiri. Lycopodiaceae-Hydrocharitaceae / Sost. L.I.Kashina, I.M.Krasnoborov, D.N.Shaulo i dr. – Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-niye, 1988. – S. 74–75./
- Львов В. Самостоятельные работы учеников по систематике растений // Уманское училище земледелия и садоводства на Киевской сельскохозяйственной и промышленной выставке в 1897 г. Объяснительный каталог экспонатов училища. – Киев, 1897. – 238с. /L'vov V. Samostoyatel'nyye raboty uchenikov po sistematike rasteniy // Umanskoye uchilishche zemledeliya i sadovodstva na Kiyevskoy sel'skokhozyaystvennoy i promyshlennoy vystavke v 1897 g. Ob'yasnitel'nyy katalog eksponatov uchilishcha. – Kiyev, 1897. – 238s./
- Шиян Н. Историчні гербарні колекції України та їх дослідження // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2014. – Вип.65. – С. 90–96. /Shiyan N. Istorychni gerbarni kolektsiyi Ukrayiny ta yikh doslidzhennya // Visnyk L'viv'skogo universytetu. Seriya biologichna. – 2014. – Vyp.65. – S. 90–96./

Представлено: І.С.Косенко / Presented by: I.S.Kosenko

Рецензент: Т.В.Догадіна / Reviewer: T.V.Dogadina

Подано до редакції / Received: 05.06.2015

УДК: 58.082.13("17"/.18"): 676.026.74: 003.51

Датування зразків історичних гербарних колекцій XVIII–XIX ст. за маркувальними знаками паперу Н.М.Шиян

*Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України (Київ, Україна)
herbarium_kw@ukr.net*

В роботі представлені результати дослідження паперу історичних гербарних колекцій XVIII–XIX ст. Національного гербарію України (KW). На прикладі колекції Ж.Е.Жілібера (XVIII ст.) показано ефективність застосування методу датування зразків за водяними знаками паперу (філіграням). В результаті достовірно доведено, що «Zielnik. Klassa V» та «Zielnik. Klassa VI–XI» не належать до зборів Ж.Е.Жілібера. На основі вивчення архівних джерел зроблено припущення про те, що цей гербарій початку XIX ст. належав одному з ботаніків Віленського університету і разом з іншими матеріалами потрапив до Києва у 1841 р. по ліквідації (1832) навчального закладу.

Ключові слова: *гербарій, водяні знаки, філіграні, папір.*

Датирование образцов исторических гербарных коллекций XVIII–XIX вв. по маркировочным знакам бумаги Н.Н.Шиян

В работе представлены результаты исследования бумаги исторических гербарных коллекций XVIII–XIX вв. Национального гербария Украины (KW). На примере гербария Ж.Э.Жилибера (XVIII в.) показана эффективность использования метода датировки образцов по водяным знакам бумаги (филиграням). В результате достоверно доказано, что «Zielnik. Klassa V» и «Zielnik. Klassa VI–XI» не принадлежат к сборам Ж.Э.Жилибера. На основании изучения архивных источников сделано предположение, что этот гербарий начала XIX в. принадлежал одному из ботаников Виленского университета и вместе с другими материалами был перевезен в Киев в 1841 г. после ликвидации (1832) учебного заведения.

Ключевые слова: *гербарий, водяные знаки, филигрань, бумага.*

The dating of specimens of the historical herbarium collections of XVIII–XIX cent. with using watermarks of paper N.M.Shiyan

Results of investigation of paper of the historical herbarium collections of XVIII–XIX cent. in the National Herbarium of Ukraine (KW) have been presented. The effectiveness of using the method of dating by watermarks of paper (filigrees) for herbarium specimens has been shown for the Collection of J.E.Gilbert (XVIII cent.) for example. As a result, it has been established that «Zielnik. Klassa V» and «Zielnik. Klassa VI–XI» do not belong to J.E.Gilbert's materials. Based on the study of archival sources it has been suggested that this herbarium of XIX century belonged to the Vilna University botanist, and along with other materials was transferred to Kiev in 1841 after the liquidation (1832) of the school.

Key words: *herbarium, watermark, filigrees, paper.*

Вступ

Історичні гербарні зібрання XVIII–XIX ст. займають особливе місце у науковій спадщині людства. Вони містять типові зразки новоописаних таксонів, репрезентують флори різних куточків планети, є документальними матеріалами до вивчення біографій колекторів, що їх створили, та демонструють норми і стандарти гербарної справи у відповідності до вимог ботанічної науки певного відрізка часу в минулому (Гербарії України, 2011; Шиян, 2014). Частина цих гербаріїв активно використовується в дослідженнях, але інша залишається поза увагою спеціалістів, у першу чергу через недостатню інформативність супровідних текстів, де часто відсутні відомості про місце та дату збору зразка. Залучення таких матеріалів до обігу наукової інформації є одним із завдань гербарної справи, як допоміжної ботанічної дисципліни.

Досліджуючи історичні гербарії XVII–XIX ст. у вітчизняних та закордонних колекціях, ми звернули увагу на папір, який використовувався для монтування та загортання зібраних рослин. Виявилось, що у тих випадках, коли гербарне зібрання не підлягало більш пізньому переоформленню із застосуванням сучасних матеріалів, наявний в ньому папір був ручного або машинного лиття і часто містив різного роду водяні знаки (філіграні) та штемпелі. Звернувшись до практики історичної науки, де в останнє століття широко використовується філігранологія, як один з надійних інструментів датування старовинних рукописів, ми зробили спробу адаптувати її методики для вирішення питання встановлення хронологічних меж збору гербарних матеріалів.

Фонди Національного гербарію України (KW) – Гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України, які на сьогодні нараховують близько 2 041 000 одиниць зберігання, на чверть складаються зі зразків, вік яких перевищує сто років. Це не лише окремі екземпляри рослин, а й меморіальні колекції видатних ботаніків та природознавців. Найдавнішою серед них є гербарій XVIII ст. французького медика і ботаніка Ж.Е.Жілібера (Jean Emmanuel Gilibert, 1741–1814) (Шиян и др., 2013; Skridaila et al., 2015). Свою колекцію він створив упродовж 1760–1783 рр. До неї увійшли переважно зразки видів європейської флори, але поодинокими екземплярами тут представлені флори Сибіру, Азії, Африки та Французької Гвіани. Згідно перепису гербарію Ж.Е.Жілібера за 1833 р., зробленого проф. С.Юндзілом на момент, коли ця колекція ще знаходилася у Вільно, до його складу входили 31 коробка «Herbarium Linneanum» з рослинами, розкладеними за системою К.Ліннея, 17 папок «Herbarium Turnefortianum» із обмінними та дарованими зразками, 6 папок «Herbarium Hortense» зі студентським гербарієм, який потребував перевизначення (ЛДІА: ф.567, оп.2, сп.3636, с.43). По ліквідації Віленського університету у 1841 р. матеріали Ж.Е.Жілібера разом з іншими гербаріями та частиною майна цього навчального закладу були передані до Києва. Колекції рослин потрапили до Ботанічного кабінету Університету Св.Володимира. Досліджуючи гербарій Ж.Е.Жілібера у 1893 р., проф. Й.К.Пачоський писав про те, що він складається з трьох частин: «Herbarium Linneanum», «Herbarium Grodnense» і «Hortus Grodnensis» (Paczoski, 1893). Після невдалої спроби окупантів вивезти колекцію до Німеччини в роки Другої світової війни, її було повернуто у 1943 р. і передано до фондів Гербарію Інституту ботаніки, де вона знаходиться й до тепер. Згідно проведеної нещодавно каталогізації матеріалів, які традиційно відносились до гербарію Ж.Е.Жілібера, встановлено, що ця збірка нараховує 7401 зразок рослин, розміщених на 7141 гербарному листі і розподілених між трьома самостійними частинами: «Herbarium Linneanum», «Herbarium Grodnense» та «Zielnik Klassa V. Pentandria» (Шиян и др., 2013). За датуванням етикеток «Herbarium Linneanum» – це найдавніша частина колекції, яка складається з 4755 видів переважно природної флори Західної та Центральної Європи, а також з рослин низки ботанічних садів. Ймовірно, що теперішня збірка «Herbarium Grodnense» зі 2360 зразками включає і колишню «Hortus Grodnensis». Виявлена серед досліджуваних матеріалів папка «Zielnik Klassa V. Pentandria», про яку не було нічого відомо до цього часу, вірогідно використовувалася для навчання студентів, тому її виготовлено у вигляді книжки. Хоча «Zielnik», який не містив жодної дати збору зразків, дуже відрізнявся за стилем оформлення від усієї колекції Ж.Е.Жілібера, був включений до неї.

Нещодавно у фондах KW нами виявлено ще одну книжку-травник, яка виявилася продовженням попередньої збірки зразків «Zielnik Klassa V. Pentandria» і включала гербаризовані рослини, розміщені за системою К. Ліннея від «Klassa VI. Hexandria» до «Klassa XI. Dodecandria». Папір цього зібрання містив низку маркувальних знаків і штемпелів, які спонукали нас повернутися до питання авторства матеріалів у зібранні «Zielnik».

Об'єкт та методи дослідження

За об'єкт досліджень обрано матеріали XVIII–XIX ст., що увійшли до колекції Ж.Е.Жілібера, та віднайдені у 2014 р. «Zielnik Klassa VI–XI», подібний до однієї з частин вище зазначеного гербарію.

Під час вивчення паперу історичних гербаріїв використовувалися рекомендації і прийоми, що застосовуються в палеографії для виявлення, фіксації та ідентифікації філіграней (Лихачев, 1899; Клепиков, 1959; Мацюк, 1974; Богданов, 1998; Есіпова, 2003; Рогулин и др., 2006). На початку зверталася увага на загальні візуальні характеристики паперу: колір, товщину, прозорість, фактуру, наявність чи відсутність водяних та інших маркувальних знаків. Фіксація філіграней проводилась методом прорисовки, коли на частину паперу з водяним знаком накладалася калька і на просвіт простим олівцем повторювався контур малюнка. Потому отримане зображення обводилось тушшю. У разі випуклого чи вдавленого штемпеля поверх нього накладалась калька і виконувалось густе

штрихування простим олівцем. Отриманий в результаті білий контур штемпеля наводився тушшю, а після її висихання сліди олівця витиралися гумкою. У тих випадках, коли рослина була міцно монтована на папері і не було можливості перемонтування без пошкодження зразка або самого паперу, здійснювалось фотографування на просвіт (рис. 1). Отримані зображення сортувались на дві групи: «філіграні» та «штемпелі», а далі за тематикою малюнку (герб, хрест, тварина, рослина, букви, цифри та ін.). Для ідентифікації маркувальних знаків та встановлення хронологічних меж їх використання проведено порівняння отриманих малюнків за альбомами філіграней (Лихачев, 1899, Ч. I–II; Клепиков, 1959; Мацюк, 1974) та доступними через Інтернет базами даних таких зображень (н-д, National Library of the Netherlands: Watermarks in Incunabula printed in the Low Countries <http://watermark.kb.nl/default/search/advanced/>; The Tomas L. Gravell Watermark Archive, <http://www.gravell.org/>; British Association of Paper Historians, <http://baph.org.uk/watermarks.html>; та ін.).

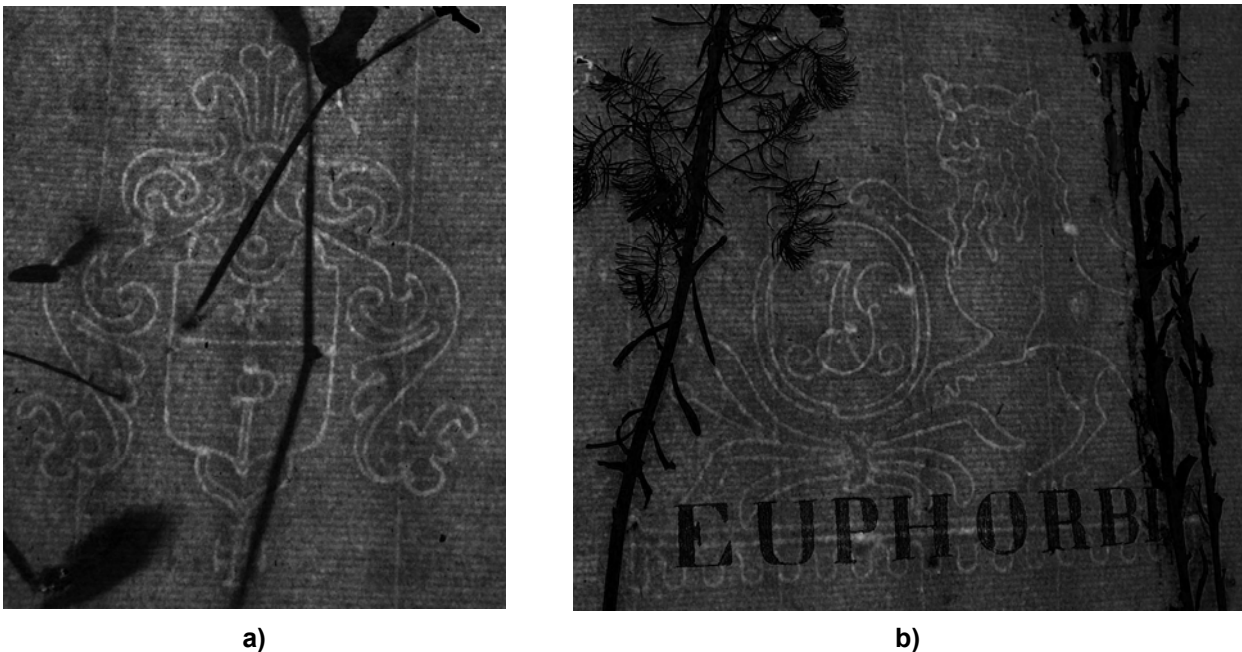


Рис. 1. Фрагменти композиції водяних знаків на папері 1837 р. виробництва (папірня А.Гончарова), які проглядаються на просвіт: а) філігрань, б) контрамарка

Результати та обговорення

Папір, який використано для оформлення гербарію Ж.Е.Жілібера, є автентичним і лише невелика його частина, через враження грибокком, замокання та грубі фізичні пошкодження була замінена. Наприклад, нами виявлено, що за час опікування колекцією проф. С.Юндзілом підкладки у екземплярів з родини Proteaceae замінені на цупкий папір синьо-зеленого кольору. Для кращого збереження об'ємних частин цих рослин гербарні листи перекладені спеціально зробленими за розміром аркуша валиками із сторінок друкованих видань (можливо сторінки з друкарським браком). Так, наприклад, використано листи з «Praelectiones in Universitate Littereum Caesarea Vilmensi...» з розгорнутою інформацією про викладачів Віленського університету та сторінки із праці С.Юндзіла «Płazy i guby», виданої у Вільно у 1807 р. у «Zoologia. Krótko zebrana».

Переважна більшість аркушів автентичного паперу, які слугують підкладками рослинним зразкам колекції Ж.Е.Жілібера, білого або брудно-білого кольору сорту «верже». На ньому добре видно на просвіт сітку з частих горизонтальних смужок «вержерів» (по 5–8 на 1 см) та більш потовщених, розмішених на відстані 2–2,5 см одна від одної вертикальних смужок «понтюзо». Рельєфний слід від сітки помітніший лише з одного боку паперового листа, розмір якого, як правило, становить 550×320 мм. В «Herbarium Linneanum» є біля 20 гербарних зразків (наприклад, KW 000066962, KW 000066982), ймовірно подарованих Ж.Е.Жіліберу іншим колектором, рослини на яких монтовані на більш цупкому, не прозорому на просвіт папері типу «ватман».

Папір у «Herbarium Linneanum» та «Herbarium Grodnense» колекції Ж.Е.Жілібера майже не містить маркувальних знаків. Лише на 12 листах (наприклад, KW 000086506, KW 000086518, KW 000086590) по центру є великі літерні філіграні «C&I Honig». Згідно палеографічним даним (Клепиков, 1959; Мацюк, 1974), це папір голландського ручного лиття, який з'явився в продажу у 40–60-х роках XVIII ст. На картонних кришках декількох папок «Herbarium Linneanum» виявлені крупні (150×170 мм) штемпелі червоного кольору, які не вдалося ідентифікувати за жодним з відомих альбомів і баз даних. В центрі штемпеля зображено сонце з людським обличчям, яке по колу оточує напис «COURONNESS AUSOLFII», в рамці під ним серед рослинного орнаменту міститься напис «Par Jordan & Fouquet ~A Amsterdam~». Порівняння палеографічних та інших історичних відомостей про час створення колекції Ж.Е.Жілібера не виявило жодних протиріч, тож матеріали «Herbarium Linneanum» та «Herbarium Grodnense» належать Ж.Е.Жіліберу.

У колекціях зразків «Zielnik Klasa V. Pentandria» та «Zielnik Klasa VI Hexandria – XI Dodecandria» використано папір як сорту «верже» з характерною сіткою, так і сортів машинного відливу без сітки. Обидва типи паперу рясніють філігранями і штемпелями. На низці листів є так звана «біла дата» – дата відливу партії паперу. Встановлено, що в обох папках «Zielnik» розмір використаного листа становить 365×475 мм. Судячи з виявлених філіграней, переважна більшість використаного тут паперу – російського виробництва. Це продукція Мединської папірні А.Гончарова (батька Н.М.Гончарової – дружини А.С.Пушкіна) 1835 та 1837 років виробництва (№3571, Лихачев, 1899, Ч.III; К №381, Клепиков, 1959). Зразок паперу 1835 р. з титулу «Zielnik Klasa V. Pentandria» містить по центру лівої частини листа філігрань «АГ», а в центрі правої частини є контрамарка у вигляді герба з вензелем у центрі й короною над ним. Тут же зверху по центру розгорнутого аркушу проглядається дата «1835». Зразки паперу 1837 р. виробництва (рис. 1), на яких монтовані екземпляри рослин KW 001001898, KW 001001900, KW 001001901, KW 001002045, мають філігрань у вигляді герба Гончарових з нашоломником, з спадаючими вниз по обидва боки герба гілками і приточеним знизу хрестом. Контрамарка на цьому листі у вигляді лева, що сперся на сферу з монограмою «АГ» в центрі. По центру аркуша зверху є дата «1837». У верхньому лівому кутку паперу 1837 року виробництва, складеного навпіл (формат in folio), на якому міститься зразок KW 001001909, окрім вище вказаних маркувальних знаків, є овальний штемпель, в середині якого зображена велика буква «Г» з короною.

Не встановленим на сьогодні є виробник паперу машинного лиття з філігранню «1838» в центрі листа (KW 001001931, KW 001001935) та з філігранню «БЛ и К» і відповідною контрамаркою «1840» (KW 001001938).

Виявлено низку цілих і половинок листів паперу, які містять філігрань «TROSZCZA». Дослідник С.А.Клепиков (1959) не встановив походження цього паперу, а датою застосування штемпеля цього ж таки виробника, де по овалу йде напис «TROSZCZA J.C.», а в середині зображено мамонта, і який ми виявили на листах в «Zielnik Klasa VI Hexandria – XI Dodecandria», зазначив 1848 р. В колекції зразків «Zielnik» нами знайдено цілі, не пошкоджені листи паперу такого виробництва. В центрі лівої частини такого листа є філігрань «J.C. TROSZCZA 1832 5» (KW 001002027) або «TROSZCZA 1832» (KW 001002039), а справа знаходиться контрамарка, подібна до герба «Seven Provinces» (в овалі лев у короні, що піднявся на задніх лапах з мечем, а над овалом імператорська корона (Клепиков, 1959)), а під ним монограма «ФТПБ». Виявлено декілька половинок листів такого паперу з філігранню «J.C. TROSZCZA 1832 1» (KW 001001914, KW 001001918, KW 001001919). Вірогідно, що цифри «5» та «1» після дати виготовлення вказують на сорт паперу. Отримані дані свідчать, що папір з маркувальним знаком «TROSZCZA» з датою застосування «1832» з'явився у користуванні на 16 років раніше, ніж йдеться у роботі С.А.Клепикова (1959). Тож завдяки палеографічним даним встановлено, що «Zielnik» було створено впродовж 1835–1840 років. Він не може бути віднесений до матеріалів з колекції Ж.Е.Жілібера, оскільки формування останньої завершено ще в 1783 р. Ймовірно, що ці гербарії належали одному з віленських ботаніків, які працювали в університеті на початку XIX ст. і які згідно акту прийому-передачі матеріальних цінностей учбового закладу (ЛДІА, ф.567, оп.2, сп.4954, с.15–16; ЛДІА, ф.567, оп.2, сп.3024, с.382) потрапили до Києва у 1841 р. разом з колекцією Ж.Е.Жілібера.

Висновки

Застосований вперше в практиці гербарної справи метод філігранології продемонстрував свою ефективність на прикладі матеріалів XVIII–XIX ст. з колекцій Національного гербарію України.

Завдяки ньому було достовірно доведено, що власне до гербарію Ж.Е.Жілібера належать лише дві збірки «Herbarium Linneanum» та «Herbarium Grodnense», створення яких завершено у 1783 році.

У той же час гербарій «Zielnik Klasy V Pentandria», який вважався зборами Ж.Е.Жілібера, не належить до таких. Разом з матеріалами «Zielnik Klasy VI Hexandria – XI Dodecandria» він становить дві частини неповного зібрання невідомого колектора, який створив його впродовж 1835–1840 років. Спираючись на архівні дані ЛДІА, ми вважаємо, що «Zielnik» є гербарієм одного з викладачів Віленського університету, матеріали якого разом з зразками Ж.Е.Жілібера потрапили до Києва. Для встановлення особистості колектора необхідні подальші детальні дослідження архівів і гербаріїв Києва та Вільнюса.

Зважаючи на досвід роботи з історичними гербарними матеріалами, маємо наголосити, що автентичний папір колекцій може бути ключем для з'ясування питань датування, авторства та походження зразків. Тож, при роботі з гербаріями, створеними до середини XIX ст., потрібно уважно вивчати не лише сам зразок, а й супутні матеріали колекції. В разі необхідності заміни створювати альбоми паперу при колекції або при Гербарії з метою збереження свідцтва формування колекцій в історичному аспекті.

Список літератури

- Богданов А.П. Основы филиграноведения. Теория. Методика. Практика. – М., 1998. – 326с. /Bogdanov A.P. Osnovy filigranovedeniya. Teoriya. Metodika. Praktika. – M., 1998. – 326s./
- Гербарії України. Index Herbariorum Ukrainicum / Редактор-укр. к.б.н. Н.М.Шиян. – Київ: Альтерпрес, 2011. – 442с. /Gerbariyi Ukrayiny. Index Herbariorum Ukrainicum / Red.-ukr. k.b.n. N.M.Shiyan. – Kyiv: Al'terpres, 2011. – 442s./
- Есипова В.А. Бумага как исторический источник (по материалам Западной Сибири XVII–XVIII вв.). – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2003. – С. 244–278. /Yesipova V.A. Bumaga kak istoricheskiy istochnik (po materialam Zapadnoy Sibiri XVII–XVIII vv.). – Tomsk: Izd-vo Tom. un-ta, 2003. – S. 244–278./
- Клепиков С.А. Филигранные и штемпели на бумаге русского и иностранного производства XVII–XX вв. – М.: Изд-во всесоюзной книжной палаты, 1959. – 304с. /Klepikov S.A. Filigrani i shtempeli na bumage russkogo i inostrannogo proizvodstva XVII–XX vv. – M.: Izd-vo vsesoyuznoy knizhnoy palaty, 1959. – 304s./
- Мацюк О.Я. Папір та філіграні на українських землях (XVI – поч. XX ст.). – К.: Наукова думка, 1974. – 295с. /Matsyuk O.Ya. Papir ta filigrani na ukrayins'kikh zemlyakh (XVI – poch. XX st.). – K.: Naukova dumka, 1974. – 295s./
- Литовський державний історичний архів (ЛДІА), ф.567, оп.2, сп.3024, с.382. – сп.3636, с.43. – сп.4954, с. 15–16. /Lytovskiy derzhavnyy istorychnyy arkhiv (LDIA), f.567, op.2, sp.3024, s.382. – sp.3636, s.43. – sp.4954, s. 15–16./
- Лихачев Н.П. Палеографическое значение бумажных водяных знаков. Ч.I: Исследование и описание филигранных. – СПб., 1899. – 512с. – Ч. II: Предметный и хронологический указатель. – СПб., 1899. – 254с. – Ч.III: Альбом снимков. – СПб., 1899. – 296с. /Likhachev N.P. Paleograficheskoye znachenije bumazhnykh vodyanykh znakov. Ch.I: Issledovaniye i opisaniye filigraney. – SPb., 1899. – 512s. – Ch. II: Predmetnyy i khronologicheskyy ukazatel'. – SPb., 1899. – 254s. – Ch.III: Al'bom snimkov. – SPb., 1899. – 296s./
- Рогулин Н.Г., Назаренко К.Б., Сиренов А.В. Специальные курсы по источниковедению истории России / Отв. ред. С.Г.Кашченко. – М., СПб.: Альянс-Архео, 2006. – С. 3–57. /Rogulin N.G., Nazarenko K.B., Sirenov A.V. Spetsial'nyye kursy po istochnikovedeniyu istorii Rossii / Otv. red. S.G.Kashchenko. – M., SPb.: Al'yans-Arkheo, 2006. – S. 3–57./
- Шиян Н.М. Історичні гербарні колекції України та їх дослідження // Вісник Львівського національного університету імені Івана Франка. Серія біологія. – 2014. – Вип.65. – С. 90–96. /Shiyan N.M. Istorychni gerbarni kolektsiyi Ukrayiny ta ikh doslidzhennya // Visnyk L'viv'skogo natsional'nogo universytetu imeni Ivana Franka. Seriya biologiya. – 2014. – Vyp. 65. – S. 90–96./
- Шиян Н.М., Завьялова Л.В., Оптасюк О.М. Гербарий Жана Эммануэла Жилибера. – К.: Альтерпрес, 2013. – 492с. /Shiyan N.M., Zav'yalova L.V., Optasyuk O.M. Gerbariy Zhana Emmanuela Zhilibera. – K.: Al'terpres, 2013. – 492s./
- Рачоски Ж. Zielnik Giliberta // Wszechświat. – 1893. – 12 (51). – S. 811–812.
- Skridaila A., Žilinskaitė S., Shiyan N. Jean Emmanuel Gilibert and Vilnius University Botanical Garden: results of current studies of archive material from Vilnius Archives, Göttingen University and National Herbarium of Ukraine (KW) // Kwartalnik Historii Nauki i Techniki. – 2015. – R.60, nr 1. – S. 95–116.

Представлено: І.А.Коротченко / Presented by: I.A.Korotchenko

Рецензент: Т.В.Догадіна / Reviewer: T.V.Dogadina

Подано до редакції / Received: 17.06.2015

••• ГЕНЕТИКА ••• GENETICS •••

УДК: 575.17

Украинские фамилии как квазигенетические маркёры. Ассоциация с группами крови и гаплогруппами Y-хромосомы М.Ю.Горпинченко¹, В.В.Буркова², О.М.Утевская¹, Л.А.Атраментова¹

¹Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)

²Институт проблем криобиологии и криомедицины НАН Украины (Харьков, Украина)
gelios-01@mail.ru

В статье обоснована правомерность использования украинских фамилий в качестве квазигенетических маркёров. На основании частот фамилий рассчитаны межпопуляционные расстояния, даны оценки инбридинга и этнической структуры популяций. Межпопуляционные расстояния, рассчитанные по частотам фамилий, положительно коррелировали с межпопуляционными генетическими расстояниями, рассчитанными по частотам алелей систем АВ0 и Rh ($r=0,69$; $p=0,007$), а также по частотам гаплогрупп Y-хромосомы ($r=0,60$; $p=0,06$). Коэффициенты случайного инбридинга, рассчитанные на основании фамилий, были обратно пропорциональны размерам популяций. Структура этнической принадлежности наиболее частых фамилий на Слобожанщине, в Закарпатье, Полесье и Запорожье объективно отражала исторические и приграничные миграции населения. В целом, украинские фамилии, подобно традиционным маркёрам, дают надёжные оценки структуры популяций, что подтверждает возможность их использования в качестве квазигенетических маркёров.

Ключевые слова: украинские фамилии, квазигенетические маркёры, гаплогруппы Y-хромосомы, группы крови АВ0 и Rh, случайный инбридинг.

Українські прізвища як квазігенетичні маркери. Асоціація з групами крові та гаплогрупами Y-хромосоми М.Ю.Горпинченко, В.В.Буркова, О.М.Утевська, Л.О.Атраментова

У статті обґрунтовується правомірність використання українських прізвищ в якості квазігенетичних маркерів. За частотами прізвищ розраховані міжпопуляційні відстані, надані оцінки інбридингу та етнічної структури популяцій. Міжпопуляційні відстані, розраховані за частотами прізвищ, позитивно корелювали з міжпопуляційними генетичними відстанями, розрахованими за частотами алелей систем АВ0 і Rh ($r=0,69$; $p=0,007$), а також за частотами гаплогруп Y-хромосоми ($r=0,60$; $p=0,06$). Коефіцієнти випадкового інбридингу, розраховані за прізвищами, були зворотно пропорційні розмірам популяцій. Структура етнічної приналежності найбільш частих прізвищ на Слобожанщині, в Закарпатті, Поліссі та Запоріжжі об'єктивно відображала історичні та прикордонні міграції населення. В цілому, українські прізвища, подібно до традиційних маркерів, дають надійні оцінки структури популяцій, що підтверджує можливість їх використання в якості квазігенетичних маркерів.

Ключові слова: українські прізвища, квазігенетичні маркери, гаплогрупи Y-хромосоми, групи крові АВ0 і Rh, випадковий інбридинг.

Ukrainian surnames as quasi-genetic markers. The correlation with blood group and Y-chromosome haplogroups M.Yu.Gorpynchenko, V.V.Burkova, O.M.Utevska, L.A.Atramentova

The article substantiates the validity of usage Ukrainian surnames as quasi-genetic markers. The inter-population distances, inbreeding values and ethnic population structure were estimated using the frequency of surnames. The interpopulation distances based on the surnames frequencies correlated positively with the inter-population genetic distances calculated from the allelic frequencies of АВ0 and Rh systems ($r=0.69$; $p=0.007$), and from the frequencies of Y-chromosome haplogroups ($r=0.60$; $p=0.06$). Random inbreeding coefficients obtained from the surnames frequencies, were inversely proportional to population size. The ethnic structure of the most common surnames in Slobozhanschyna, Transcarpathia, Polesie and Zaporozhye reflected objectively the historical and

cross-border migrations. In general, Ukrainian surnames provide reliable estimates of a population structure, that confirms the possibility of their use as quasigenetic markers.

Key words: *Ukrainian surnames, quasi-genetic markers, Y-chromosome haplogroups, blood groups ABO and Rh, random inbreeding.*

Вступ

С тех пор как в 1965 году Дж.Кроу и А.Мэндж (Crow, Mange, 1965) предложили использовать фамилии в качестве инструмента популяционно-генетических исследований, прошло полвека. Успехи, достигнутые за это время, показали, что фамилии хорошо работают в качестве маркёров при решении некоторых научных и практических задач, а в ряде случаев их использование имеет и преимущества. К последним относятся, прежде всего, техническая доступность материала и экономическая целесообразность работ. Высокая стоимость молекулярно-генетических анализов ограничивает объём выборок, что всякий раз создаёт проблему репрезентативности. Этого не происходит при работе с фамилиями, поскольку имеется возможность использовать тотальные списки населения.

Использование фамилий в качестве квазигенетических маркёров базируется на сходстве их передачи в поколениях с наследованием Y-хромосомы – по мужской линии (Crow, 1980; Почешхова и др., 2008). Установлено, что между популяционными показателями, полученными с использованием белковых и ДНК-маркёров, и теми же показателями, полученными с помощью фамилий, имеется хорошее соответствие (Казаченко и др., 1980; Старцева, 1994; Атраментова, Горпинченко, 2014; Горпинченко, Атраментова, 2015а). Коэффициент корреляции между показателями попарного сходства русских популяций, рассчитанных по частотам гаплогрупп Y-хромосомы и частотам фамилий, довольно высок и составляет примерно $r=0,6$ (Атраментова, Горпинченко, 2014). Изучение связи между фамилиями и Y-хромосомой на индивидуальном уровне также основано на сходстве их наследования по мужской линии (Ellis, Starmer, 1978; Lasker, Mascie-Taylor, 1983; Barrai et al., 1999, 2000; Rodriguer-Laralde et al., 2000; Sykes, Irvén, 2000; Yuan et al., 2000; Jobling, 2001; Zei et al., 2003; Immel et al., 2006; McEvoy, Bradley, 2006; King et al., 2006; King, Jobling, 2009a). Показано, что носители редких фамилий чаще оказывались родственниками, чем обладатели частых фамилий (Балановская и др., 2011). Анализ Y-хромосомы по STR и SNP маркёрам позволил датировать появление отдельных английских фамилий (Rodriguer-Laralde et al., 2000; McEvoy, Bradley, 2006; King, Jobling, 2009b), определить уровень полифилетичности русских фамилий (Балановская и др., 2011).

Имеющееся соответствие между квазигенетическими и биологическими маркёрами позволяет использовать фамилии для генетических прогнозов, в частности, при оценке уровня инбридинга и груза наследственной патологии (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971). Связь между фамилиями и ДНК-маркёрами даёт возможность использовать разнообразие Y-хромосомы и фамилий для взаимного прогноза (Vedoya et al., 2006; Балановская и др., 2011), поскольку предполагается, что популяции, сходные по набору фамилий, сходны и по фонду Y-хромосомы.

Украинские фамилии стали объектом внимания генетиков лишь недавно. Исследования были посвящены инвентаризации фамильного фонда украинцев (Горпинченко и др., 2013) и их возможности дифференцировать группы населения различных территориально-исторических образований Украины (Атраментова, Горпинченко, 2014; Горпинченко, Атраментова, 2015б). Цель данной работы – протестировать возможность использования украинских фамилий в качестве квазигенетических маркёров. Задачами исследования было: 1) оценить корреляции между фамилиями и генетическими маркёрами, 2) проверить возможность использования фамилий для оценки уровня эндогамии, 3) проверить возможность оценки миграционных потоков с помощью фамилий.

Материалы и методы

Фамилии в украинских популяциях

В качестве источника фамилий использованы полные списки граждан Украины состоянием на 03.02.2006 (52 884 414 записей о жителях 24 областей Украины и Автономной республики Крым). Хранение и преобразование информации обеспечено программой «Сronos». В табл. 1 представлен список популяций, взятых для статистического анализа в данной работе. Подготовка списков фамилий осуществлялась в программе Microsoft Office Excel 2007.

Группы крови и гаплогруппы Y-хромосомы

Использованы данные о частотах Y-гаплогрупп в популяциях украинцев, ранее опубликованные нами в работе (Kushniarevich et al., 2015). Частоты групп крови по системам АВ0 и Rh изучены в Житомирской (n=100), Ровенской (n=100), Черновицкой (n=100), Харьковской (n=56), Сумской (n=100) и Запорожской (n=86) областях (табл. 2). Частоты аллелей соответствующих локусов рассчитаны по формулам Харди-Вайнберга и Бернштейна (Ли, 1978) (табл. 3).

Корреляция между матрицами генетических расстояний

Для одних и тех же населённых пунктов из шести областей (Житомирской, Ровенской, Черновицкой, Харьковской, Сумской и Запорожской) построены три матрицы парных генетических расстояний, рассчитанных по частотам аллелей локусов АВ0 и Rhesus, по частотам гаплогрупп Y-хромосомы, а также по частотам фамилий. Для расчёта генетического расстояния между популяциями *i* и *j* использована формула Nei (Nei, 1975):

$$D_{NEI\ ij} = -\ln \frac{\sum_{a=1}^l p_{ai} \cdot p_{aj}}{\sqrt{\sum_{a=1}^l p_i^2 \sum_{a=1}^l p_j^2}}$$

где p_{ai} – частота аллеля *a* в популяции *i*, *l* – общее число аллелей в локусах, по которым проведено сравнение.

Коэффициенты корреляции (парные и частные) между матрицами генетических расстояний рассчитаны с помощью теста Мантеля в программе Arlequin 3.11 (Patterson et al., 2006). Многомерное шкалирование выполнено в программе Statistica 8.0.

Таблица 1.

Перечень украинских популяций для статистического анализа

Область	Район	Населённый пункт	Население, чел.	Число фамилий
Харьковская	Змиевской	с. Лиман	5 078	1 116
Харьковская	Изюмский	с. Пасека	48	24
Харьковская	Богодуховский	с. Мерло	593	154
Харьковская	Валковский	г. Валки	11 894	2 261
Ровенская	Сарненский	г. Сарны	35 720	4 858
Черновицкая	Вижницкий	г. Вижница	4 712	1 522
Сумская	Недригайловский	пгт Недригайлов	6 482	1 108
Запорожская	Бердянский	с. Осипенко	4 776	1 217
Житомирская	Володарск-Волынский	пос. Володарск-Волынский	9 423	1 437
Закарпатская	Ужгородский	с. Среднее	4 156	869

Таблица 2.

Частоты групп крови по системам АВ0 и Rh в украинских популяциях

Популяция	Частоты фенотипов, %					
	I(0)	II(A)	III(B)	IV(AB)	Rh +	Rh -
Житомирская область, г. Володарск-Волынский	31,0	42,0	17,0	10,0	88,0	12,0
Ровенская область, г. Сарны	27,3	45,5	18,2	9,0	88,1	11,9
Черновицкая область, г. Вижница	27,9	51,2	18,6	2,3	83,7	16,3
Харьковская область, г. Валки	35,3	43,1	19,6	2,0	86,0	14,0
Запорожская область, с. Осипенко	28,0	45,0	17,0	10,0	81,0	19,0
Сумская область, пгт Недригайлов	30,0	40,0	24,0	6,0	85,0	15,0

Таблиця 3.

Частоты аллелей I^A , I^B , i^0 , R , r в украинских популяциях

Популяция	Частоты аллелей				
	I^A	I^B	i^0	R	r
Житомирская область, пос. Володарск-Волинский	0,30	0,15	0,55	0,66	0,34
Ровенская область, г. Сарны	0,30	0,18	0,52	0,65	0,35
Черновицкая область, г. Вижница	0,29	0,19	0,53	0,60	0,40
Харьковская область, г. Валки	0,21	0,20	0,59	0,63	0,37
Запорожская область, с. Осипенко	0,22	0,12	0,66	0,66	0,34
Сумская область, пгт Недригайлов	0,27	0,13	0,58	0,61	0,39

Коэффициент случайного инбридинга

Значение показателя случайного инбридинга по частотам фамилий определяли по формуле:

$$f_{in} = \frac{I}{4}$$

где I – коэффициент изонимии (ожидаемая частота однофамильных браков в j -той популяции).

Коэффициент изонимии вычисляли по формуле

$$I = \sum P_j^2$$

где P_j – частота i -той фамилии в j -той субпопуляции (Crow, Mange, 1965; Crow, 1980).

Результаты и обсуждение**Генетические расстояния между популяциями**

Прямым доказательством правомерности использования фамилий как квазигенетических маркёров является соответствие результатов, полученных с их использованием, результатам, полученным с помощью обычных генетических маркёров. В данной работе были сопоставлены межпопуляционные генетические расстояния (Nei, 1975), рассчитанные по следующим маркёрам:

- 1) вариантам аллелей групп крови по системам ABO и Rhesus;
- 2) SNP маркёрам Y-хромосомы;
- 3) фамилиям.

Полученные матрицы расстояний визуализированы на графиках многомерного шкалирования (рис. 1). Обращает на себя внимание подобие графиков для Y-хромосомных маркёров и фамилий (рис. 1 б, в). Их общей чертой является относительная обособленность Запорожской и Черновицкой областей на фоне сгруппированных вместе популяций Слобожанщины и Полесья.

Между матрицами генетических расстояний рассчитаны парные и частные коэффициенты корреляции (табл. 4). Корреляция между матрицами расстояний, рассчитанных для истинных биологических маркёров, как и следовало ожидать, оказалась наиболее сильной ($r=0,69$). Парный коэффициент корреляции между матрицами для фамилий и Y-хромосомных маркёров равен $r=0,58$, для фамилий и групп крови – $r=0,60$. Эти значения указывают на достаточно сильное соответствие между фамилиями и биологическими маркёрами на популяционном уровне. Полученные результаты свидетельствуют о том, что украинские фамилии в целом достаточно хорошо отражают межпопуляционную структуру, которая оценивается по «настоящим» биологическим маркёрам – группам крови и гаплогруппам Y-хромосомы.

Оценка случайного инбридинга

Важнейшим фактором, определяющим уровень инбридинга, является размер популяции. С уменьшением численности населения в популяции возрастает уровень инбридинга. Мы оценили коэффициент случайного инбридинга как вероятность браков между однофамильцами при панмиксии для популяций разного размера (табл. 5). Коэффициент инбридинга оказался обратно пропорциональным количеству жителей в населённых пунктах, что полностью соответствует известному факту о большей вероятности родственных браков в малочисленных населённых пунктах по сравнению с крупными. Полученный результат показывает, что использование фамилий даёт адекватные оценки частоты родственных браков в популяции и применимо для оценки степени инбридинга.

Таблица 4.

Корреляции между матрицами генетических расстояний

Пары признаков	Коэффициенты корреляции, r	
	парные	частные
Фамилии – системы АВ0, Rh	0,69 ($p=0,007$)	0,53 ($p=0,033$)
Фамилии – Y хромосома	0,60 ($p=0,060$)	0,35 ($p=0,153$)
Y хромосома – системы АВ0, Rh	0,58 ($p=0,085$)	0,27 ($p=0,210$)

Примечание: p – уровень значимости.

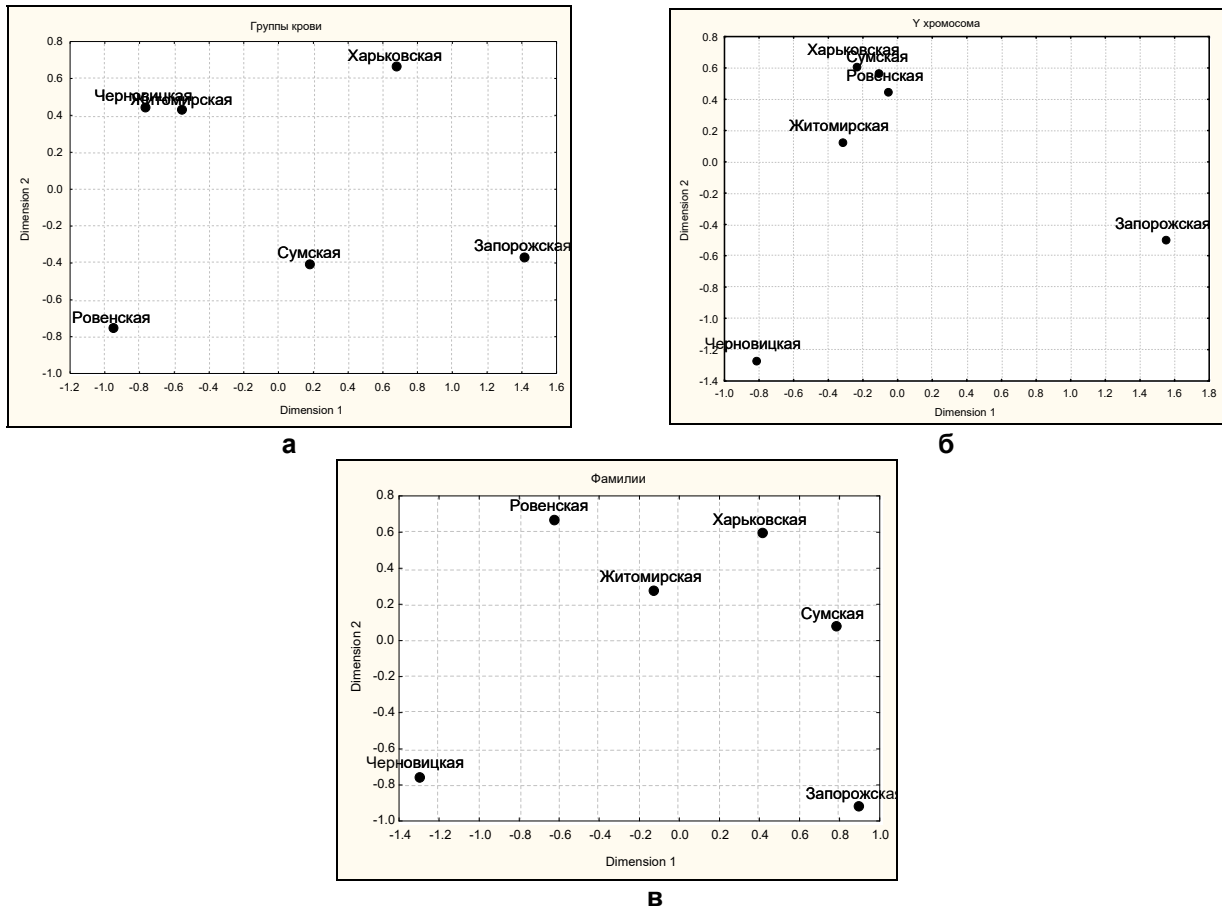


Рис. 1. Сходство украинских популяций по генетическим и квазигенетическим маркерам: а) по аллелям групп крови (алиенация=0,034, стресс=0,018), б) по гаплогруппам Y-хромосомы (алиенация=0,0005, стресс=0,0003), в) по фамилиям (алиенация=0,021, стресс=0,011)

Таблица 5.

Коэффициент случайного инбридинга в населённых пунктах разного размера (Харьковская область)

Населённый пункт	Население, чел.	Число фамилий	Коэф. случайного инбридинга f_r
с. Пасека, Изюмский район	48	24	0,0152
с. Мерло, Богодуховский район	593	154	0,0061
с. Лиман, Змиевской район	5078	1116	0,0008

Миграционные потоки

Происхождение фамилий довольно точно маркируется лингвистическими этномаркёрами – специфичными корнями, суффиксами, окончаниями. Используя данные по этномаркёрам (Редько, 1966, 1968), было определено вероятное происхождение десяти наиболее частых фамилий в ряде населённых пунктов из разных областей Украины (табл. 6, рис. 2).

Таблица 6.**Этническое происхождение фамилий**

Населенный пункт	Фамилия	Частота, %	Вероятное происхождение
с. Лиман, Змиевской район, Харьковская область	КОСТЕНКО	1,45	украинское
	КУЩ	1,18	украинское
	СОЛОНИН	1,12	российское
	ЮНОШЕВ	1,10	российское
	КРАВЧЕНКО	0,96	украинское
	ОЛЕЙНИК	0,93	общеславянское
	ГОРОБЕЦ	0,85	украинское
	РИЗВАН	0,85	татарское
	КОВАЛЕНКО	0,81	украинское
	СРИБНЫЙ	0,79	украинское
пос. Володарск-Волынский, Володарск-Волынский район, Житомирская область	ПАНЧЕНКО	2,41	украинское
	КОВАЛЬЧУК	1,25	белорусское
	МЕЛЬНИК	1,22	общеславянское
	ЯКОВЕНКО	1,21	украинское
	ТКАЧУК	1,09	белорусское
	ОПАНАСЮК	1,07	белорусское
	СИДОРЕНКО	1,07	украинское
	ДЕМЬЯНЧУК	1,06	белорусское
	ШАПИРЕНКО	1,06	украинское
	ФЕДОРЕНКО	1,00	украинское
пгт Среднее, Ужгородский район, Закарпатская область	СУРМАЙ	2,41	австро-венгерское
	СКАКАНДИЙ	1,27	австро-венгерское
	СТЕГУН	1,27	австро-венгерское
	САБОВЧИК	1,06	австро-венгерское
	БАЛОГ	1,03	австро-венгерское
	ВАРОДЫ	1,03	австро-венгерское
	БОИОК	1,01	австро-венгерское
	ШТЕФАНЯК	1,01	австро-венгерское
	ВЕЙГЕШИ	0,82	австро-венгерское
ОЛАГ	0,82	австро-венгерское	
пгт Недригайлов, Недригайловский район, Сумская область	ГОРДИЕНКО	3,27	украинское
	ТОКАРЕНКО	1,88	украинское
	ОЛЕЙНИК	1,65	общеславянское
	КОРЕНЕВ	1,27	российское
	ЗАХАРЧЕНКО	1,08	украинское
	ПИЛИПЕНКО	1,05	украинское
	СОКРУТА	0,96	белорусское
	СТРОКОЛИС	0,94	белорусское
	ЛЫСЕНКО	0,91	украинское
ВЕРЕТИЛЬНИК	0,83	российское	
с. Осипенко, Бердянский район, Запорожская область	СОЛОНСКИЙ	4,54	общеславянское
	ЗУБКО	1,72	украинское
	ГОЛОВАТЫЙ	1,51	украинское (казацк.)
	БЕЛОВОЛ	1,11	российское
	ГАВЯЗ	1,01	украинское?
	ПРОЦЕНКО	0,98	украинское
	КОЛОМОЕЦ	0,94	белорусское
	КАЛЬЧЕНКО	0,88	украинское
ПОГОРЕЛЫЙ	0,86	украинское (казацк.)	
МОСКАЛЕНКО	0,80	украинское	

В Харьковской области преобладают фамилии украинского происхождения, что согласуется с историей Слобожанщины, которая в XVII–XVIII вв. заселялась переселенцами из Правобережной Украины. Данный регион граничит с южными районами России, поэтому для него также характерно значительное присутствие русских фамилий. В Житомирской области, территориально граничащей с белорусским Полесьем, преобладают украинские и белорусские фамилии. В Закарпатской области наиболее частые фамилии имеют, предположительно, австро-венгерское происхождение, что вполне согласуется с историей региона. Сумская область расположена на стыке Украины, Белоруссии и России, что отражается в перечне наиболее частых фамилий. В Запорожской области вполне закономерно преобладание украинских фамилий и присутствие среди них характерных казачьих кличек (с. Осипенко – пункт расположения Азовского казачьего войска в XVIII–XIX вв.).

Таким образом, фамилии объективно отражают миграции населения, сопровождающиеся изменениями этнического состава.



Рис. 2. Этническое происхождение фамилий в украинских популяциях (среди десяти наиболее частых фамилий)

Заключение

Проведённые тесты показали, что украинские фамилии могут адекватно описывать генетическую структуру популяции. Коэффициенты случайного инбридинга, рассчитанные на основании фамилий, обратно пропорциональны размерам популяций исследуемых областей, что согласуется с теорией популяционной генетики. Генетические расстояния между популяциями, рассчитанные по фамилиям, и расстояния, рассчитанные по биохимическим и молекулярно-генетическим маркерам, проявляют сильную положительную корреляцию. Этническая принадлежность наиболее распространённых фамилий объективно отражает исторические и приграничные миграции населения. В целом, украинские фамилии, подобно традиционным маркерам, дают надёжные оценки структуры популяций, что подтверждает возможность их использования в качестве квазигенетических маркеров.

Список литературы

Атраментова Л.А., Горпинченко М.Ю. О возможности использования украинских фамилий для оценки уровня инбридинга // IX Міжн. наук. конф. «Фактори експериментальної еволюції організмів». – Умань, 2014. – Т.14. – С. 182–186. /Atramentova L.A., Gorpynchenko M.Yu. O vozmozhnosti ispolzovaniya ukrainiskikh familiy dlya otsenki urovnya inbridinnga // IX Mizhn. nauk. konf. «Faktery eksperymentalnoyi evolyutsiyi organizmiv». – Uman, 2014. – T.14. – S. 182–186./

- Балановская Е.В., Романов А.Г., Балановский О.П. Однофамильцы или родственники? Подходы к изучению связи между гаплогруппами Y-хромосомы и фамилиями // Молекулярная биология. – 2011. – Т.45, №3. – С. 473–485. /Balanovskaya Ye.V., Romanov A.G., Balanovskiy O.P. Odnofamiltzy ili rodstvenniki? Podkhody k izucheniyu svyazi mezhdz gaplogruppami Y-khromosomy i familiyami // Molekulyarnaya biologiya. – 2011. – T.45, №3. – S. 473–485./
- Горпинченко М.Ю., Атраментова Л.О. Популяційно-генетичні характеристики населення України, отримані з використанням прізвищ // Вісник КНУ. Біологія. – 2015а. – Т.1, №69. – С. 68–71. /Gorpychenko M.Yu., Atramentova L.O. Populyatsiyno-genetychni kharakterystyky naselennya Ukrayiny, otrymani z vykorystannyam pryzvyshch // Visnyk KNU. Biologiya. – 2015a. – T. 1, №69. – S. 68–71./
- Горпинченко М.Ю., Атраментова Л.О. Здатність показника I_p розрізняти українські популяції регіонального рівня // X Міжн. наук. конф. «Фактори експериментальної еволюції організмів». – Чернівці, 2015б. – Т.16. – С. 192–196. /Gorpychenko M.Yu., Atramentova L.O. Zdatnist pokaznyka I_p rozrinyaty ukrayinski populyatsiyi regionalnogo rinvya // X Mizhn. nauk. conf. «Faktozy eksperymentalnoyi evolyutsiyi organizmiv». – Chernivtsi, 2015b. – T. 16. – S. 192–196./
- Горпинченко М.Ю., Утевская О.М., Атраментова Л.А. Миграционная структура населения Валковского района Харьковской области по данным о квазігенетических маркерах // VIII Міжн. наук. конф. «Фактори експериментальної еволюції організмів». – Алушта, 2013. – Т.13. – С. 296–299. /Gorpychenko M.Yu., Utevsckaya O.M., Atramentova L.A. Migratsionnaya struktura naseleniya Valkovskogo rayona Kharkovskoy oblasti po dannym o kvazigeneticheskikh markerakh // VIII Mizhn. nauk. conf. «Faktozy eksperymentalnoyi evolyutsiyi organizmiv». – Alushta, 2013. – T.13. – S. 296–299./
- Казаченко Б.Н., Ревазов А.А., Тарлычева Л.В., Лавровский В.А. Использование фамилий для изучения факторов динамики популяционной структуры // Генетика. – 1980. – Т.16, №11. – С. 2049–2057. /Kazachenko B.N., Revazov A.A., Tarylcheva L.V., Lavrovskiy V.A. Ispolzovaniye familiy dlya izucheniya faktorov dinamiki populyatsionnoy struktury // Genetika. – 1980. – T.16, №11. – S. 2049–2057./
- Почешхова Э.А., Балановская Е.В., Серегин Ю.А. и др. Динамика генофонда во времени по данным о фамилиях и родословных // Мед. генетика. – 2008. – №7. – С. 3–10. /Pocheshkhova E.A., Balanovskaya Ye.V., Seregin Yu.A. i dr. Dinamika genofonda vo vremeni po dannym o familiyakh i rodoslovnykh // Med. genetika. – 2008. – №7. – S. 3–10./
- Редько Ю.К. Довідник українських прізвищ. – Київ: Радянська школа, 1968. – 256с. /Redko Yu.K. Dovidnyk ukrayinskykh pryzvyshch. – Kyuyiv: Radyanska shkola, 1968. – 256s./
- Редько Ю.К. Сучасні українські прізвища. – Київ: Наукова думка, 1966. – 216с. /Redko Yu.K. Suchasni ukrayinski pryzvyshcha. – Kyuyiv: Naukova dumka, 1966. – 216s./
- Старцева Е.А., Ельчинова Г.И., Мамедова Р.А., Гинтер Е.К. Использование индекса миграций, показателя разнообразия фамилий, энтропии и избыточности распределения фамилий при описании структуры популяций // Генетика. – 1994. – Т.30, №7. – С. 978–981. /Startseva Ye.A., Yelchinova G.I., Mamedova R.A., Ginter Ye.K. Ispolzovaniye indeksa migratsiy, pokazatelya raznoolbraziya familiy, entropii i izbytochnosti raspredeleniya familiy pri opisaniy struktury populyatsiy // Genetika. – 1994. – T.30, №7. – S. 978–981./
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. – Москва: Мир, 1978. – 560с. /Li Ch. Vvedeniye v populyatsionnyuyu genetiku. – Moskva: Mir, 1978. – 560s./
- Barral I., Rodriquer-Larralde A., Mamolini E. et al. Elements of the surname structure of Austria // Ann. Human Biol. – 2000. – Vol.27, №6. – P. 607–622.
- Barral I., Rodriquer-Larralde A., Mamolini E., Scapoli C. Isonymy and isolation by distance in Italy // Ann. Human Biol. – 1999. – Vol.71, №6. – P. 947–961.
- Bedoya G., Montoya P., Garcia J. Admixture dynamics in hispanics: a shift in the nuclear genetic ancestry of a South American population isolate // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2006. – Vol.103, №19. – P. 7234–7239.
- Cavalli-Sforza L.L., Bodmer W.F. The genetics of human populations. – San Francisco: W.H.Freeman and Co, 1971. – 965p.
- Crow J.F., Mange A. Measurement of inbreeding from the frequency of marriages between person of the same surname // Eugenics Quart. – 1965. – Vol.12. – P. 199–203.
- Crow J.F. The estimation of inbreeding from isonymy // Human Biol. – 1980. – Vol.52. – P. 1–12.
- Ellis W.S., Starmer W.T. Inbreeding as measured by isonymy, pedigrees and population size in Torbel, Switzerland // Amer. J. Hum. Genet. – 1978. – Vol.30. – P. 366–376.
- Immel U.D., Krawczak M., Udolph J. et al. Y-chromosomal STR haplotype analysis reveals surname associated strata in the East-German population // Eur. J. Hum. Genet. – 2006. – Vol.14 (5). – P. 577–582.
- Jobling M.A. In the name of the father: surnames and genetics // Trends Genet. – 2001. – Vol.17, №6. – P. 353–357.
- King T.E., Jobling M.A. Founders, drift, and infidelity: the relationship between Y chromosome diversity and patrilineal surnames // Mol. Biol. Evol. – 2009a. – Vol.26, №5. – P. 1093–1102.
- King T.E., Jobling M.A. What's in a name? Y chromosomes, surnames and the genetic genealogy revolution // Trends Genet. – 2009b. – Vol.25, №8. – P. 351–360.

-
- King T.E., Ballereau S.J., Schurer K.E., Jobling M.A. Genetic signatures of coancestry within surnames // *Current biology*. – 2006. – Vol.21, №16. – P. 384–388.
- Kushniarevich A., Utevskaya O., Chuhryaeva M. et al. Genetic heritage of the Balto-Slavic speaking populations: a synthesis of autosomal, mitochondrial and Y-chromosomal data // *PLoS One*. – 2015. – Vol.10 (9). – e0135820.
- Lasker G.W., Mascie-Taylor C.G.N. Surnames in the five English villages: relationship to each other, to surrounding areas and to England and Wales // *J. Biosoc. Sci.* – 1983. – Vol.15. – P. 25–34.
- McEvoy B., Bradley D.G. Y-chromosomes and the extent of patrilineal ancestry in Irish // *Hum. Genet.* – 2006. – Vol.119, № 1–2. – P. 212–219.
- Nei M. *Molecular population genetics and evolution*. – North-Holland American Elsevier, 1975. – 288p.
- Patterson N., Price A.L., Reich D. Population structure and eigenanalysis // *PLoS Genet.* – 2006. – Vol.2. – e190.
- Rodriguer-Larralde A., Morales J., Barrai I. Surnames frequency and the isonymy structure of Venezuela // *Am. Human. Biol.* – 2000. – Vol.12, №3. – P. 352–362.
- Sykes B., Irven I. Surnames and the Y chromosome // *Am. J. Hum. Genet.* – 2000. – Vol.66, №4. – P. 1417–1419.
- Yuan Y.D., Zhang C., Yang H.Ming Population genetics of Chinese surnames. I. Surname frequency distribution and genetic diversity in Chinese // *Acta Genet. Sin.* – 2000. – Vol.27, №6. – P. 471–476.
- Zei G., Lisa A., Fiorani O. et al. From surnames to the history of Y chromosomes: the Sardinian population as a paradigm // *Eur. J. Hum. Genet.* – 2003. – Vol.11, №10. – P. 802–807.

Представлено: О.В.Філіпцова / Presented by: O.V.Filipstova

Рецензент: Є.Є.Перський / Reviewer: Ye.E.Persky

Подано до редакції / Received: 04.10.2015

••• ЗООЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ •••
(спеціальний розділ, присвячений 120-річчю від дня народження
професора Іллі Борисовича Волчанецького)
••• ZOOLOGY AND ECOLOGY •••
(special section dedicated to the 120th birth anniversary of
Professor Ilya Borisovich Volchanetskiy)

УДК: 598.2: 591.4

**Морфологическое направление в орнитологических исследованиях
профессора И.Б.Волчанецкого
М.А.Есилевская**

Мюнхенское научное общество (Германия)
Yesilev@gmx.de

Профессор Илья Борисович Волчанецкий занимался морфологическими исследованиями птиц, изучая закономерности окраски и рисунка оперения близких видов и подвидов, обитающих в разных частях ареала. Этой тематике он посвятил более полувека, начав свою научную деятельность в 1927 г. Последняя его статья вышла в 1980 году. Согласно результатам его исследований, климатическое правило не может отражать всей сложности динамики окраски оперения птиц. Изменение наряда (посветление окраски или редукция рисунка) связано с историческим расселением определенной систематической группы птиц. И.Б.Волчанецкий впервые проанализировал окраску и другие морфологические особенности отдельной систематической группы птиц в целом, сопоставив их с ареалом вида. Были проанализированы: подсемейство Дятловых из семейства Дятлов, семейство Жаворонков, семейство Трясогузковых, подвиды сойки *Garrulus glandarius* L., длиннохвостой синицы *Aegithalos caudatus* L., серой мухоловки *Muscicapa striata* Pall. Профессор И.Б.Волчанецкий пришел к выводу, что географическое изменение наряда происходит в направлении окраины ареала и только иногда совпадает с изменением климата. Кроме того, И.Б.Волчанецкий приходит к общебиологическим вопросам истории становления видов и их расселения. Он высказывает предположение о возможном происхождении семейства Жаворонковых в Лесостепи.

Ключевые слова: история науки, птицы, окраска и рисунок оперения, центр происхождения вида, ареал.

**Морфологічний напрям в орнітологічних дослідженнях професора
І.Б.Волчанецького
М.А.Єсілевська**

Професор Ілля Борисович Волчанецький займався морфологічними дослідженнями птахів, вивчаючи закономірності забарвлення і малюнка оперення близьких видів і підвидів, що мешкають в різних частинах ареалу. Цій тематиці він присвятив понад півстоліття, почавши свою наукову діяльність в 1927 р. Остання його стаття вийшла в 1980 році. Згідно з результатами його досліджень, кліматичне правило не може відображати всієї складності динаміки забарвлення оперення птахів. Зміна наряду (посвітління забарвлення або редукція малюнка) пов'язана з історичним розселенням певної систематичної групи птахів. І.Б.Волчанецький вперше проаналізував забарвлення і інші морфологічні особливості окремої систематичної групи птахів в цілому, зіставивши їх з ареалом виду. Були проаналізовані: підродина Дятлових з родини Дятлів, родина Жайворонків, родина Плискових, підвиди сойки *Garrulus glandarius* L., синиці довгохвості *Aegithalos caudatus* L., сірої мухоловки *Muscicapa striata* Pall. Професор І.Б.Волчанецький прийшов до висновку, що географічна зміна наряду відбувається в напрямку окраїни ареалу і тільки іноді збігається зі зміною клімату. Крім того, І.Б.Волчанецький приходиться до загальнобіологічних питань історії становлення видів і їх розселення. Він висловлює припущення про можливе походження родини Жайворонків в Лісостепу.

Ключові слова: історія науки, птахи, забарвлення і малюнок оперення, центр походження виду, ареал.

The morphological trend in ornithological studies of Professor I.B.Volchanetskiy M.A.Yesilevska

Professor Ilya Borisovich Volchanetskiy carried out morphological investigations of birds by studying the patterns of color and plumage pattern of similar species and subspecies living in different parts of the area. To this subject he devoted more than half a century since beginning his scientific career in 1927. His last article was published in 1980. According to the results of his research, Gloger's rule cannot reflect the complexity of the dynamics of the whole plumage of birds. Change of plumage (color lightening or reduction of the drawing) is connected to the historic settlement of a certain taxonomic group of birds. I.B.Volchanetskiy first analyzed the color and other morphological features of a separate taxonomic group of birds in general, comparing them with the range of the species. There have been analyzed: the subfamily Picinae of the family Picidae, family Alaudidae, family Motacillidae, the subspecies of Jay *Garrulus glandarius* L., Long-tailed Tit *Aegithalos caudatus* L., and the Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* Pall. Professor I.B.Volchanetskiy has concluded that geographical change of plumage going towards the edges of the area, and only occasionally coincides with climate change. In addition, I.B.Volchanetskiy comes to questions of general biological history of the formation of species and their resettlement. He speculates about the possible origin of the family Alaudidae in the Forest-Steppe.

Key words: *history of science, birds, color and plumage pattern, center of species origin, area.*

Илья Борисович Волчанецкий был одним из ведущих зоологов бывшего Советского Союза. Его научная и преподавательская работа в основном связана с Харьковским университетом (1935–1980 гг.) Фаунистические работы И.Б.Волчанецкого по орнитофауне Северо-Восточной и Восточной Украины, Крыма, Предкавказья, Молдавии, по формированию орнитофауны полезащитных лесных насаждений хорошо известны.

Другое, морфологическое направление его работ, на наш взгляд, получило меньшее освещение, хотя они представляют значительный интерес не только для орнитологов, но и для большого круга зоологов, поскольку касаются многих общебиологических проблем. Этим морфологическим работам по изучению закономерностей изменений окраски и рисунка оперения в нескольких семействах и у отдельных видов птиц в различных частях их ареала, а также вытекающим отсюда предположениям о центрах их происхождения и расселения посвящена данная статья.

И.Б.Волчанецкий был зоологом широкого профиля. Он проявлял большой интерес к вопросам зоогеографии, видообразования и эволюции. Свои научные исследования он строил в направлении, заложенном зоологами-эволюционистами 20-го столетия – А.Н.Северцовым, И.И.Шмальгаузенем, В.В.Станчинским, М.А.Мензбиром и целой плеядой биологов первых десятилетий прошлого века. Естественно, что теоретические работы И.Б.Волчанецкого имеют эволюционную, эколого-зоогеографическую направленность. Илья Борисович отлично знал природу. Еще в молодости, а затем, работая в Саратовском университете, он много ездил с экспедициями. В послевоенные годы он стал заведующим кафедрой зоологии позвоночных Харьковского университета и оставался на этой должности 35 лет, до конца жизни. Успешную научную работу он сочетал с преподавательской деятельностью. После защиты докторской диссертации ему присвоили звание профессора.

Несмотря на чрезвычайно трудное положение в стране после разрушительной войны, профессор Волчанецкий сумел организовать многие комплексные экспедиции биологического факультета, в которых, кроме орнитологов, участвовали териологи, энтомологи, ботаники. Более 15 лет он был бессменным руководителем этих экспедиций.

И.Б.Волчанецкий тщательно готовился к экспедициям, предварительно собирая сведения по литературным источникам. Широко использовалась русская и зарубежная литература крупнейших библиотек: энциклопедии, сводки, монографии, каталоги, в том числе наиболее полный каталог Британского музея.

Выезжая в тот или иной пункт, он уже точно знал, где нужно искать определенные виды птиц и сколько их следует добывать. Совершая экспедиции в различные районы, он стремился собрать материал для изучения закономерностей изменения окраски и рисунка оперения близких видов и подвидов птиц, обитающих в разных частях ареала, а также для пополнения фондовой коллекции музея университета. Сведения, собранные в экспедициях, он дополнял, изучая фондовые коллекции наиболее крупных музеев страны: Института зоологии АН Украины (Киев), Зоологического института АН СССР (Ленинград), Зоологического музея Московского университета, Института зоологии Казахстана (Алма-Ата) и др.

Обладея незаурядными способностями рисовальщика, на основе собранного и изученного и материала Илья Борисович составлял типы рисунков оперения исследованных групп птиц. Для сравнения и анализа полученных результатов он наносил на контурные карты изменения окраски и рисунка оперения в разных частях ареала. Прделав огромную работу, на основе своих исследований И.Б.Волчанецкий делает интересные общебиологические выводы эволюционного характера.

Птицы, как и млекопитающие, находятся на вершине эволюционного развития животного мира. Однако, обладая многими сходными прогрессивными чертами, эти группы имеют и существенные различия, прежде всего потому, что произошли они от разных предков класса рептилий. Птицы, в отличие от млекопитающих, в основном дневные животные, поэтому для них окраска перьевого покрова играет существенную многоплановую роль. Еще в XIX в. Ч.Дарвин в своей фундаментальной работе «Происхождение человека и половой отбор» раскрывает значение полового диморфизма птиц в окраске оперения (Дарвин, 1953). Половой отбор – это процесс, в основе которого лежит конкуренция за полового партнера между особями одного пола. Это может быть причиной эволюции некоторых характерных черт вида, т.е. это, по определению Дарвина, частный случай естественного отбора. Так, яркая окраска наряда самца птиц, привлекая самок, способствует их половой стимуляции и, следовательно, развитию генофонда популяции. К тому же, охраняя территорию, самец привлекает на себя внимание своим ярким нарядом, голосом и поведением. Отвлекая хищников, он охраняет самку и сохраняет потомство. Это положение, высказанное Дарвином, широко обсуждалось впоследствии орнитологами XX века. Как и всякие новые гипотезы, оно подвергалось критике и в то же время нашло широкую поддержку и дальнейшее развитие во многих орнитологических работах. К примеру, можно привести книгу А.Б.Кистяковского «Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц», в которой автор уделил внимание наименее разработанным в то время вопросам полового отбора – опознавательным признакам в окраске и поведении птиц, указал на биологическое значение брачного полиморфизма на примере турухтана (Кистяковский, 1958). Он также представил закономерности географического распределения орнаментальных признаков птиц.

И.Б.Волчанецкий рассматривал изменение окраски и рисунка наряда птиц, анализируя распространение семейства, вида или иной систематической единицы. Он неоднократно подчеркивал многостороннее значение наряда. В одной из своих статей он пишет: «Наряд птиц – видимая поверхность оперения – как экран, отображает сложные формы преобразования информации, исходящей из глубоких внутренних источников, в генетическую и морфофизиологическую систему организма» (Волчанецкий, 1972).

Окраска животных, в частности оперения птиц, воспринимается в экологии, прежде всего, как покровительственная или защитная. Было широко распространено представление, что наиболее яркая насыщенная окраска характерна для животных, обитающих среди яркой растительности тропических лесов. Такое явление изменения окраски гомойотермных животных в связи с обитанием в различных климатических зонах выражено даже в правиле Глогера (1833) (так называемое климатическое правило). Оно заключается в том, что у животных с постоянной температурой тела в пределах одного вида или группы близких видов пигментация сильнее выражена у особей, обитающих в теплом климате. Однако, при изучении распространения различных систематических групп птиц, которое обычно проводится на большом материале фондовых коллекций, это правило заводило орнитологов в тупик, т.к. оно часто не соответствовало действительности.

Уже в своих первых работах по изучению окраски и рисунка оперения птиц И.Б.Волчанецкий установил ограниченность этого широко распространенного мнения. Очень подробно им было изучено семейство дятлов (Picidae), имеющее широкое распространение. По окраске и рисунку оперения дятлов И.Б.Волчанецкий опубликовал несколько статей (Волчанецкий, 1927, 1941, 1946а и др.) В список литературы мы включили все известные нам работы И.Б.Волчанецкого морфологического направления. В 1945 г. в Харькове он защитил докторскую диссертацию по теме: «Закономерности эволюции рисунка и окраски оперения дятлов (сем. Picidae)». В этих работах было показано, что, например, некоторые дятлы: большой пестрый дятел (*Dendrocopus major*), средний (*D. medius*) и малый (*D. minor*) имеют пестрое черно-белое оперение и красное пятно на темени или на всей голове, а также на подхвостье, т.е. они имеют яркую окраску, хотя обитают в умеренном и холодном климате. В наших лесах нет очень ярких цветов, тем более что дятлы в основном передвигаются по стволам. Если даже представить, что красный цвет на голове служит светофильтром и предохраняет головной мозг от солнечных лучей, то все равно остается непонятным, почему у некоторых птиц красное оперение на голове есть у самцов, а у самок его нет, и зачем тогда дятлам красное подхвостье.

Илья Борисович приходит к выводу, что климатическое правило не может отражать всей сложности окраски оперения. То, что климатическое правило поддерживалось многими исследователями, объяснялось тем, что они не проводили полного анализа какой-либо систематической группы птиц, сопоставляя изменения окраски оперения и рисунки наряда с их географическим распространением. Исследования, проведенные на дятлах, показали, что ни один тип их наряда не преобладает в каком-либо климате. Яркие элементы наряда свойственны видам как в тропиках, так и в умеренных широтах. И в тропиках есть дятлы со скромным нарядом, а в холодных широтах есть и яркие виды. Мнение о большей яркости тропических видов в значительной мере создается благодаря богатству видами тропической фауны и большому числу существующих там ярких форм. И.Б.Волчанецкий в своих работах по дятлам показал, что самые светлые дятлы обитают не в самом сухом и холодном климате: например, якутские пестрые дятлы темнее камчатских. В то же время побледнение окраски оперения появляется и среди дятлов, населяющих тропические леса. Некоторые наиболее яркие южноамериканские виды дятлов обитают на засушливом Тихоокеанском побережье. Исследования по дятлам приводят И.Б.Волчанецкого к интересному заключению: «географическое изменение наряда (главным образом, посветление окраски и рисунка оперения) происходит в направлении окраины ареала и только иногда совпадает с изменением климата» (Волчанецкий, 1941, 1946, 1948, 1959).

На основе обнаруженных закономерностей географического изменения наряда птиц И.Б.Волчанецкий приходит к общебиологическим вопросам истории становления видов и их расселения. По этому поводу он пишет: «Закономерные географические изменения наряда сводятся к посветлению или потемнению окраски, усилению или редукции рисунка в определенной их последовательности. Они происходят в онто- и филогенезе и зависят от истории расселения вида, от местных и исторических изменений географической обстановки». В этом направлении было подробно исследовано обособленное среди семейств отряда Воробьинообразных семейство Жаворонковых *Alaudidae* (Волчанецкий, 1968). В настоящее время жаворонки распространены преимущественно на открытых пространствах Африки, Южной, Центральной и передней Азии, и гораздо в меньшей степени – в Европе. Однако, как справедливо отмечает П.В.Серебровский (1937), наличие в данном месте многих родов и видов означает лишь, что место благоприятно для обособления вида или рода только в данный геологический момент. Но это не обязательный признак центра происхождения данной группы. Этот центр скорее можно определить по распространению примитивных форм, и окраска оперения в разных частях ареала систематической группы может показать или подтвердить, где находится центр ее происхождения и распространения. Именно для Европы характерны более насекомоядные роды жаворонков – лесной, полевой, хохлатый, рогатый. Как считает И.Б.Волчанецкий, вряд ли можно предположить, что питание насекомыми у жаворонков могло быть вторичным, связанным с упрощением клюва и всего челюстного аппарата, что лишило бы эти виды возможности питаться растительным кормом. Скорее, жаворонки могли произойти при соседстве леса и лесостепи от опушечных и лесопушечных насекомоядных птиц вроде коньков из семейства Трясогузовых. Расширение степей, вероятно, могло способствовать прогрессивному развитию приспособлений для питания зерном. В статье рассматриваются преимущественно палеарктические роды семейства: из африканских родов (*Alaemon*, африканские *Calandrella*, *Rhamphocoris* и некоторые другие).

Основываясь на собственных исследованиях изменения рисунка оперения различных видов жаворонков (рис. 1), а также исследованиях скелета челюстного аппарата и крыла палеарктических представителей этого семейства, проведенных автором данной статьи (Єсілевська, 1968), профессор И.Б.Волчанецкий высказывает предположение о возможном происхождении семейства Жаворонковых в лесостепи. Обособленное положение этого семейства объясняет различные точки зрения на его происхождение и связи с другими семействами в отряде Воробьинообразных. Новые данные, полученные в этом направлении, представляют немалый интерес для уточнения систематики семейства. Предположения И.Б.Волчанецкого о происхождении жаворонков расходятся с мнением некоторых зоологов (Воинственский, 1960), считающих жаворонков исходно связанными с открытыми пространствами. В то же время, точка зрения Ильи Борисовича дополняет высказывания других авторов (Beecher, 1953; Pätzold, 1963), связывающих жаворонковых с лесными биотопами.

Вот что пишет Илья Борисович о жаворонках по этому поводу: «Среди африканских родов нет ни одного с ротовым аппаратом столь насекомоядного типа, как у палеарктического рода *Lullula*. Приспособление жаворонков к жизни в пустыне, по-видимому, нужно считать позднейшим, потребовавшим изменения ротового аппарата, связанного с переходом к зерноядности. Выходу лесных предков жаворонков в открытые пространства, а также последующему приспособлению их к

суровым условиям пустыни, кроме процесса естественного, «добровольного» расселения, могли способствовать периоды усиленного развития пустынь – наступления степей и пустынь на лесную зону (Серебровский, 1937; Пидопличко, 1950)». В этой же статье выдвигается взгляд о вероятности родства жаворонков с насекомоядными лесопушечными и опушечными наземными видами воробьиных птиц семейства Трясогузковых (Motacillidae) – коньками (*Anthus*).

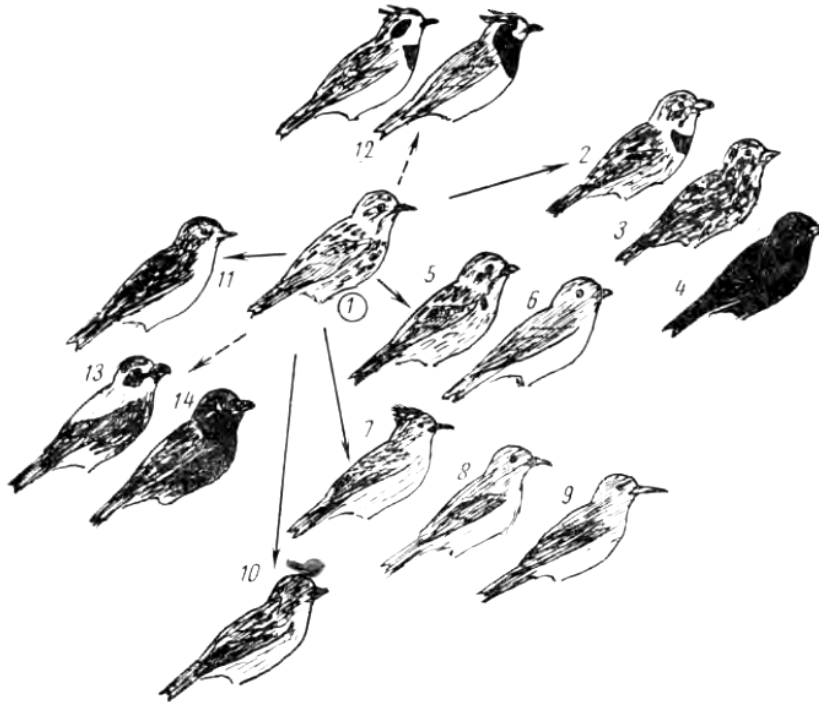


Рис. 1. Наряды жаворонковых: 1 – исходный «жаворонковый» наряд *Lullula – Alauda*; 2 – *Melanocorypha calandra* и *Pterocorus mongolica* (с порижением); 3 – *Saxilauda yeltonyensis* ♀; 4 – *Saxilauda yeltonyensis* ♂; 5 – *Ammomanes* (пустынный наряд); 6 – *Miraphra* («жаворонковый» наряд с покраснением); 11 – контрастированный «жаворонковый» наряд; 12 – *Eremophila*; 13 – *Rhamphocorys*; 14 – *Eremopteryx* (Волчанецкий, 1968)

В дальнейших исследованиях, связанных с изучением органов полета палеарктических жаворонков (Есилевская, 1972), были сделаны некоторые уточнения, касающиеся разделения жаворонковых на две группы внутри семейства – по результатам изучения строения их челюстного и летательного аппаратов. Однако, это не изменило общего представления о вероятной примитивности окраски оперения и ротового аппарата лесного жаворонка и филогенетической близости *Alaudida* с насекомоядным семейством *Motacillidae* (рис. 2).

При рассмотрении окраски оперения отдельных видов и родов этого семейства автор неоднократно ссылается на работы Е.В.Козловой (1952), В.В.Кучерука (1962), Л.А.Портенко (1954), И.Г.Пидопличко (1950), П.В.Серебровского (1937), а также S.Backer (1930), E.Hartert (1910), R.Pätzold (1963), R.Sharpe (1890).

В заключение И.Б.Волчанецкий делает предположение, что в связи с остепнением лесных территорий произошло обособление семейства Жаворонковых, все больший переход их к зерноядности и дальнейшее заселение ими открытых пространств Африки и Азии. В африканских степях и пустынях они нашли благоприятные для себя условия и дали большое разнообразие видов. Африка становится вторичным центром расселения видов семейства Жаворонков, где сейчас встречаются более разнообразные и специализированные формы по строению клюва и виды, имеющие сложный рисунок оперения. Предположение об обратном ходе приспособлений жаворонков

от толстоклювых, преимущественно зерноядных форм, к насекомоядным автор считает маловероятным.

Статья И.Б.Волчанецкого «К изучению географической изменчивости рисунка окраски оперения птиц» написана в результате дискуссии с сотрудниками Института экологии Уральского филиала АН СССР (Береговой, 1963; Береговой, Данилов, 1966). Авторы проводили исследования географической изменчивости интерьерных и экстерьерных отличий геногеографическим методом. Илья Борисович считал, что проведенная работа основана на небольшом выборе отличий – на немногих избранных признаках и на ограниченном числе видов. Это может привести к ложным выводам о географическом изменении наряда и не дать представления о связи этих изменений с расселением вида. Поэтому он исследовал на уровне подвидов те же виды птиц, что были использованы его коллегами – из воробьиных (семейство Трясогузковых) виды: белая трясогузка *Motacilla alba* L. с 14 подвидами (рис. 1), желтая трясогузка *Budytes flava* L. с 16 подвидами (рис. 2).

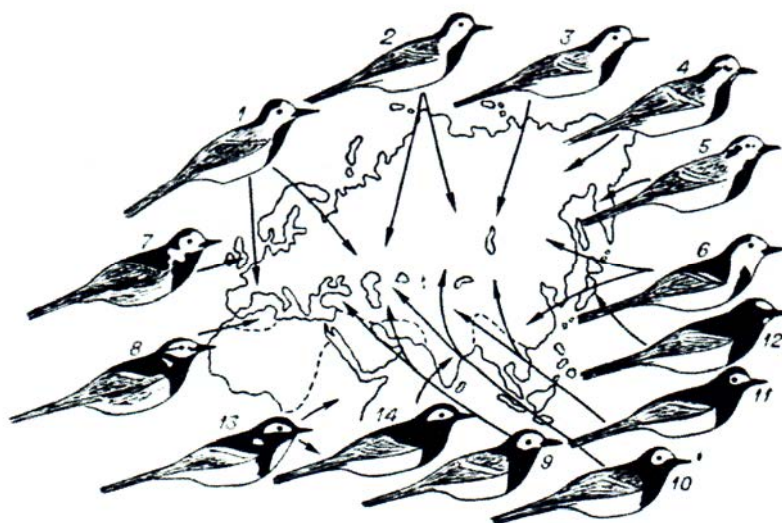


Рис. 2. Географическая изменчивость белой трясогузки. 1 – *Motacilla alba alba*; 2 – *M. a. dukhunensis*; 3 – *M. a. bajkalensis*; 4 – *M. a. ocularis*; 5 – *M. a. lugens*; 6 – *M. a. leucopsis*; 7 – *M. a. yarellii*; 8 – *M. a. subpersonata*; 9 – *M. a. persica*; 10 – *M. a. personata*; 11 – *M. a. alboides*; 12 – *M. a. grandis*; 13 – *M. a. aguimp*; 14 – *M. a. maderaspatensis* (Волчанецкий, 1972)

К этому в работе И.Б.Волчанецкого были добавлены: выделенная в отдельный вид желтоголовая трясогузка *B. citriola* Pall. с 4 подвидами. Дополнительно были исследованы отдельные виды: сойка *Garrulus glandarius* L. с 20 подвидами (рис. 5), долгохвостая синица *Aegithalos caudatus* L. с 21 подвидами (рис. 4), серая мухоловка *Muscicapa striata* Pall. с 4 подвидами. Анализ полученных данных проведен по 9 признакам. В них по анализу изменения рисунка были уточнены ареалы рассмотренных видов. На основе изменения рисунка в разных частях ареала выдвигается для каждой рассмотренной группы ее предполагаемое расселение.

Вместе с тем Илья Борисович подчеркивал значение гормональной системы для изменения наряда оперения: «Известно, что через гормональную систему условия среды воздействуют на обменные процессы, что в свою очередь, отражается на окраске оперения... наряд птиц при самых различных приспособлениях организма к новым экологическим условиям подвергается воздействию изменившегося гормонального режима организма». И дальше: «Однако, вместе с такими отраженными изменениями окраски и этим глубоким внутренним отбором наряд, несомненно, должен подвергаться также прямому отбору на непосредственную полезность (маскировка, распознаваемость и т.п.)».

Последняя работа профессора И.Б.Волчанецкого была связана с исследованием закономерностей географических изменений рисунка и окраски оперения основного подсемейства Овсянковых *Emberizidae* семейства Овсянок *Emberiza* (Волчанецкий, 1980). Эти исследования были проведены по фондовым коллекциям Зоологического института АН СССР в Ленинграде, а также – по

частным коллекциям, использованы цветные рисунки и описания, помещенные в отечественных и иностранных изданиях. Схематические красочные рисунки видов овсянок наносили на картосхемы ареалов. Путем сравнения выясняли характер и направление изменений их наряда.

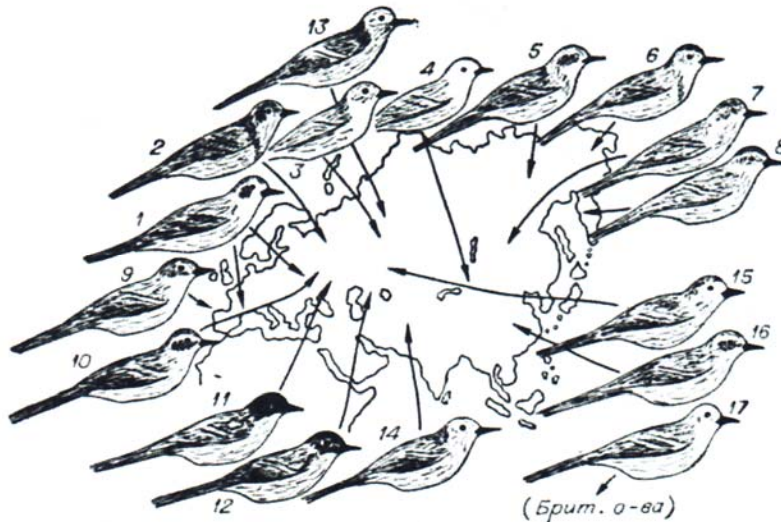


Рис. 3. Географическая изменчивость желтой, желтолобой и желтоголовой трясогузок. 1 – *Budytes flava flava*; 2 – *B. f. thunbergi*; 3 – *B. f. beema*; 4 – *B. f. leucocephala*; 5 – *B. f. plexa*; 6 – *B. f. tschutschensis*; 7 – *B. f. macronyx*; 8 – *B. f. simillima*; 9 – *B. f. iberae*; 10 – *B. f. dombrowskii*; 11 – *B. f. feldegg*; 12 – *B. f. melanogrisea*; 13 – *B. citreola citreola*; 14 – *B. c. calcarata*; 15 – *B. lutea lutea*; 16 – *B. l. tajiana*; 17 – *B. l. flavissima* (Волчанецкий, 1972)

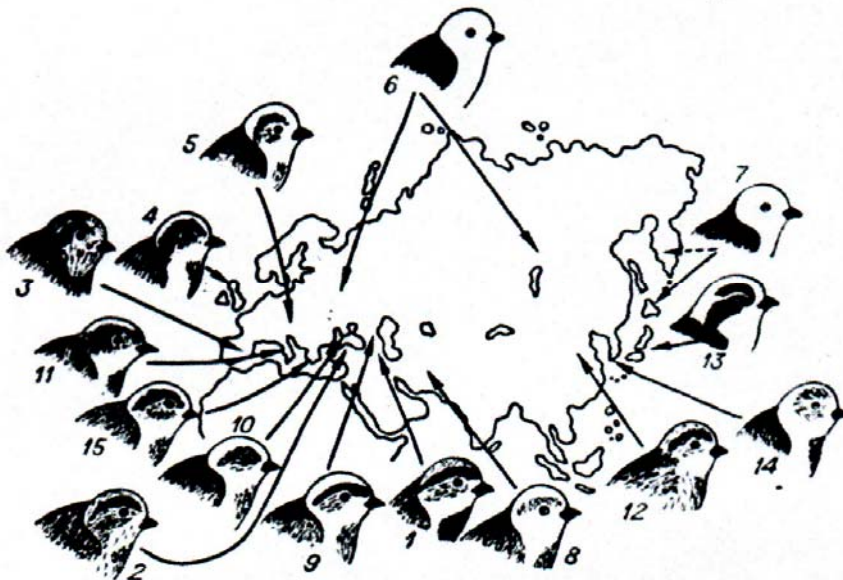


Рис. 4. Географическая изменчивость долгохвостой синицы. 1 – *Aegithalos caudatus alpinus*; 2 – *Aeg. c. tephronotus*; 3 – *Aeg. c. irbii*; 4 – *Aeg. c. rosaceus*; 5 – *Aeg. c. europaeus*; 6 – *Aeg. c. caudatus*; 7 – *Aeg. c. japonicus*; 8 – *Aeg. c. passeki*; 9 – *Aeg. c. major*; 10 – *Aeg. c. tauricus*; 11 – *Aeg. c. italiae*; 12 – *Aeg. c. glaucogularis*; 13 – *Aeg. c. trivirgatus*; 14 – *Aeg. c. magnus*; 15 – *Aeg. c. macedonicus* (Волчанецкий, 1972)

Овсянки составляют значительную часть обширной группы широко распространенных конусоклювых воробьиных, разнообразных по экологии и своему наряду. Было рассмотрено 80 видов овсянок: 40 видов американских овсянок из 17 родов и 40 видов овсянок Старого света из 14 родов. Как и в других работах, были прослежены закономерности морфологических превращений наряда, их повторяемость в разных родах в зависимости от экологических условий и вероятной истории расселения видов. Анализируя географическую изменчивость окраски и рисунка оперения у 80 видов овсянок, Илья Борисович выясняет, что у 6 видов с узким ареалом эта изменчивость не проявляется, у 37 она усиливается к окраинам ареалов по вероятным путям их расселения и не соответствует климатическому правилу. У 30 видов изменение окраски может лишь частично совпадать с правилом Глогера, и только у 4 видов изменение наряда более или менее отчетливо подчиняется этому правилу. По анализу географического изменения наряда было выяснено, что большинство американских овсянок имеет примитивный пятнистый (просяноквый) характер наряда. Более темный наряд свойственен овсянкам Атлантического побережья, наиболее светлый – птицам северо-восточных краев ареала вида. Иногда он может иметь прямое приспособительное значение или соответствовать комплексу новых экологических условий.

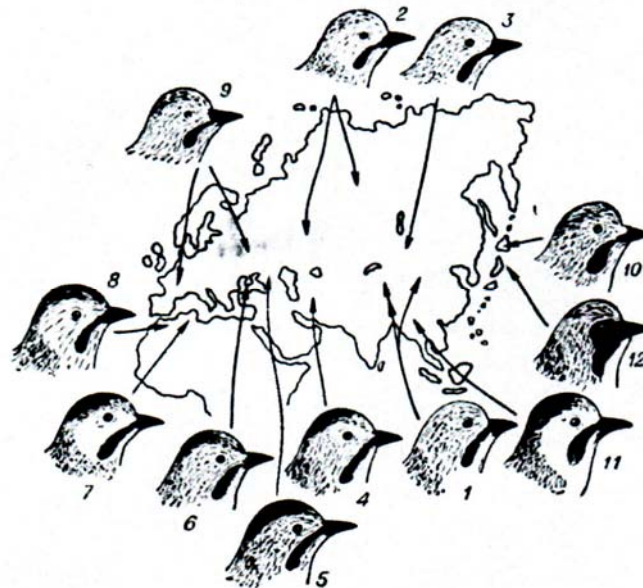


Рис. 5. Географическая изменчивость соек. 1 – *Garrulus glandarius bispecularis*; 2 – *G. gl. brandtii*; 3 – *G. gl. bambergi*; 4 – *G. gl. atricapillus*; 5 – *G. gl. kry nizski*; 6 – *G. gl. iphigeniae*; 7 – *G. gl. cepvicalis*; 8 – *G. gl. wita keris*; 9 – *G. gl. glandarius*; 10 – *G. gl. pallidifrons*; 11 – *G. gl. leucotis*; 12 – *G. gl. japonicus* (Волчанецкий, 1972)

На основании проведенных исследований И.Б.Волчанецкий высказывает некоторые соображения по систематике, зоогеографии и филогении овсянок. Предполагается, что общим предком овсянок, была американская просяноквая форма, близкая к *Passerculus*. Обособились они, очевидно, в травянисто-кустарниковых биотопах южной полосы умеренного пояса Северной Америки во время одного из периодов сокращения площади лесостепи. По геологическим данным (Берингия в кайнозое, 1976), образование моста между Северной Америкой и Азией через Берингов перешеек в третичном периоде происходит почти постоянно. И.Б.Волчанецкий считает, что овсянки, как эвритопные птицы, там обитали и отсюда могли расселяться как в Евразию, так и в Америку. Появление евроазиатских видов овсянок на Американском континенте, также как и обратное появление американских видов в Евразии, отмечалось и в настоящее время (Портенко, 1973). Приспособленность их к лесу, тундре или пустыне, вероятно, была вторичной. Сильный конический клюв должен был сделать овсянок и эврифагами и эвритопами. В этой статье, кроме уже упомянутых, используются работы Н.Н.Карташева (1974), Л.А.Портенко (1973), В.Е.Флинта с соавт. (1968),

W.Makatsch (1966), R.A.Paynter and R.W.Storer (1970), R.A.Paynter (1972), C.Vaurie (1965), A.Wetmore (1964).

Заклучение

Итак, морфологическими исследованиями по изучению закономерностей окраски и рисунка оперения близких видов и подвидов птиц, обитающих в разных частях ареала, И.Б.Волчанецкий занимался более полувека, с начала своей научной деятельности (1927 г.). Последняя его статья по овсянкам вышла в 1980 году. За это время, наряду с работой в других направлениях научной деятельности, интерес к этой теме не угасал. Им было исследовано огромное подсемейство Дятловых из семейства Дятлов, по этому материалу прошла защита докторской диссертации и было написано не менее 8 статей. Уже в этих работах было установлено, что изменение наряда связано с историческим расселением определенной систематической группы птиц. Посветление окраски или редукция рисунка происходит к краям ареала, и связано оно с изменением условий обитания, чаще всего с их ухудшением. Ни в одной климатической зоне нет абсолютного преобладания яркой окраски оперения, также как и наоборот. Потемнение окраски и обогащение рисунка происходит в направлении улучшения условий обитания для данной группы животных.

В семействе Жаворонков, обособленного среди семейств отряда Воробьинообразных птиц, исследовано изменение наряда в 12 родах. Было выдвинуто предположение: а) о вероятной близости жаворонков к семейству трясогузковых как первоначально лесоопушечных птиц; б) с расширением открытых пространств и перехода жаворонков на все большую зерноядность происходит их расселение по открытым пространствам Евразии; в) формирование в этом биотопе группы жаворонков с более мощным клювом и более богатой окраской; г) проникновение некоторых видов жаворонков в Африку, где они находят для себя благоприятные условия обитания; д) в Африке формируется вторичный центр расселения жаворонков с большим разнообразием форм по строению клюва и окраске оперения.

В публикации 1972 года проводился анализ изменения окраски наряда на подвидовом уровне нескольких видов отряда воробьиных птиц. Была показана значимость использования большого материала фондовых коллекций, привлечения многих признаков по изменению окраски оперения в различных частях ареала для установления закономерностей этих изменений и представления о путях распространения изучаемой систематической группы птиц. В последней работе по изменению окраски и рисунка оперения И.Б.Волчанецкий анализирует подсемейство овсянок (более чем 80 видов). На примере этого семейства была убедительно показана зависимость изменений окраски и рисунка оперения от условий обитания, с чем лишь изредка совпадало климатическое правило. По результатам исследования этой группы воробьиных птиц было сделано предположение о формировании семейства овсянок в травянисто-кустарниковом биотопе на юге умеренного пояса Северной Америки при сокращении лесных биотопов; дальнейшее расселение овсянок через Берингову сушу в Восточную Азию и затем – по всей Евразии.

По этой тематике опубликовано 16 статей, сделаны доклады на многих орнитологических и зоогеографических конференциях. В результате были уточнены ареалы изученных видов птиц, а также проведены важные исследования экологического, зоогеографического и эволюционного характера.

Заклучение по обзору работ И.Б.Волчанецкого морфологического направления хотелось бы сделать его словами «Исследования закономерных географических изменений рисунка и окраски оперения птиц показали, что изменения наряда сводятся к посветлению или потемнению окраски, усилению или редукции рисунка, определенной последовательности смены одних окрасок и форм рисунка другими. Эти смены происходят как в онтогенезе, так и в филогенетических ветвях, а также зависят от истории расселения вида и от местных исторических изменений географической обстановки. На основе закономерностей географических изменений наряда птиц можно попытаться восстановить историю их расселения».

Благодарности

Выражаю большую признательность и благодарность своей дочери Беровой Тамаре за безотказную техническую помощь при написании статьи, оформлении текста, рисунков и фотографий. Я также очень благодарна Татьяне Андреевне Атемасовой за помощь в поиске необходимой литературы.

Список литературы

- Береговой В.Е. Закономерности географической изменчивости и внутривидовая систематика птиц на примере трех видов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук / 03.00.08 – зоология. – Свердловск, 1963. – 25с. /Beregovoy V.Ye. Zakonomernosti geograficheskoy izmenchivosti i vnutrividovaya sistematika ptits na primere trekh vidov : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk / 03.00.08 – zoologiya. – Sverdlovsk, 1963. – 25s./
- Береговой В.Е., Данилов Н.Н. Внутривидовая изменчивость птиц и феногеография // Внутривидовая изменчивость животных и микроэволюция. Всес. Совец.: Труды. – Свердловск, 1965. – С.56. /Beregovoy V.Ye., Danilov N.N. Vnutrividovaya izmenchivost' ptits i fenogeografiya // Vnutrividovaya izmenchivost' zhivotnykh i mikroevolutsiya. Vses. Soveshch.: Trudy. – Sverdlovsk, 1965. – S. 56./
- Берингия в кайнозое. Материалы Всесоюзного симпозиума «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое». – Владивосток, 1976. – 597с. /Beringiya v kaynozoye. Materialy Vses. simpoziuma "Beringiyskaya susha i yeye znachenie dlya razvitiya golarkhticheskikh flor i faun v kaynozoye". – Vladivostok, 1976. – 597s./
- Воинственский М.А. Птицы степной полосы Европейской части СССР. – Киев, 1960. – 292с. /Voinstvenskiy M.A. Ptitsy stepnoy polosy Yevropeyskoy chasti SSSR. – Kiev, 1960. – 292s./
- Волчанецкий И.Б. Онтогенетические изменения рисунка оперения у птиц // Доклады АН СССР. Сер. А. – 1927. – №10. – С. 141–146. /Volchanetskiy I.B. Ontogeneticheskiye izmeneniya risunka opereniya u ptits // Doklady AN SSSR. Ser. A. – 1927. – N10. – S. 141 – 146./
- Волчанецкий И.Б. К вопросу о рисунке оперения птиц // Труды 3 Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов. – Л., 1928. – С.45. /Volchanetskiy I.B. K voprosu o risunke opereniya ptits // Trudy 3 Vseros. s'yezda zoologov, anatomov i gistologov. – L., 1928. – S.45./
- Волчанецкий И.Б. Дятлы рода *Picoides*, их распространение и превращения наряда // Труды науч.-иссл. зообиол. ин-та Харьковского гос. ун-та. – 1940. – С. 168–191. /Volchanetskiy I.B. Dyatly roda Picoides, ikh rasprostraneniye i prevrashcheniye naryada // Trudy nauch.-issl. zoobiol. in-ta Kharkovskogo gos. un-ta. – 1940. – S. 168–191./
- Волчанецкий И.Б. К вопросу систематики и филогении пестрых дятлов (*Dryobates boie* и близкие виды) // Труды науч.-иссл. зообиол. ин-та Харьковского гос. ун-та. – 1941. – Т. 10–11. – С. 381–387. /Volchanetskiy I.B. K voprosu sistematiki i filogenii pestykh dyatlov (*Dryobates boie* i blizkiye vidy) // Trudy nauch.-issl. zoobiol. in-ta Kharkovskogo gos. un-ta. – 1941. – T. 10–11. – S. 381–387./
- Волчанецкий И.Б. Закономерности эволюции рисунка и окраски оперения дятлов (сем. Picidae). Автореф. дис. ... докт. биол. наук / 03.00.08 – зоология. – Харьков, 1945. – 35с. /Volchanetskiy I.B. Zakonomernosti evolutsii risunka i okraski opereniya dyatlov (sem. Picidae). Avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk / 03.00.08 – zoologiya. – Kharkov, 1945. – 35s./
- Волчанецкий И.Б. Закономерности рисунка и окраска оперения дятлов (сем. Picidae) // Наукова хроніка Харк. держ. ун-та. – 1946а. – № 3–4 (6–7) – С.8. /Volchanetskiy I.B. Zakonomernosti risunka i okraska opereniya dyatlov (sem. Picidae) // Naukova khronika Khark. derzh. un-ta. – 1946a. – N 3–4 (6–7). – S.8./
- Волчанецкий И.Б. Окраска оперения дятлов и климат // Наук. зап. Харк. держ. пед. ін-ту. – 1946б. – Т. IX. – С. 203–209. /Volchanetskiy I.B. Okraska opereniya dyatlov i klimat // Nauk. zap. Khark. derzh. ped. in-tu. – 1946b. – T. IX. – S. 203–209./
- Волчанецкий И.Б. Превращение окраски и рисунка оперения дятлов (сем. Picidae) // Охрана природы. – 1948. – №5. – С.56–57. /Volchanetskiy I.B. Prevrashcheniye okraski i risunka opereniya dyatlov (sem. Picidae) // Okhrana prirody. – 1948. – N5. – S. 56–57./
- Волчанецкий И.Б. К распространению желчной и черноголовой овсянок // Природа. – 1950. – №8. – С. 45–47. /Volchanetskiy I.B. K rasprostraneniyu zhelchnoy i chernogolovoy ovsyank // Priroda. – 1950. – N8. – S. 45–47./
- Волчанецкий И.Б. Закономерные географические изменения наряда дятлов // Труды науч.-иссл. ин-та биол. и биол. фак-та Харьковского гос. ун-та. – 1959. – Т.28. – С. 161–184. /Volchanetskiy I.B. Zakonomernyye geograficheskiye izmeneniya naryada dyatlov // Trudy nauch.-issl. in-ta biol. i biol. fak-ta Kharkovskogo gos. un-ta. – 1959. – T.28. – S. 161–184./
- Волчанецкий И.Б. Про ендемізм Кримської орнітофауни // Доповіді АН УССР. – 1960. – №12. – С. 1642–1644. /Volchanetskiy I.B. Pro endemism Kryms'koy ornitofauny // Dopovidi AN USSR. – 1960. – N12. – S. 1642–1644./
- Волчанецкий И.Б. Эндемики Крымской орнитофауны с точки зрения закономерностей географической изменчивости // Тр. науч.-иссл. ин-та биол. и биол. ф-та Харьковского гос. ун-та – 1962. – Т.32. – С. 73–87. /Volchanetskiy I.B. Endemiki Krymskoy ornitofauny s tochki zreniya zakonomernostey geograficheskoy izmenchivosti // Trudy nauch.-issl. in-ta biol. i biol. fak-ta Kharkovskogo gos.un-ta. – 1962. – T.32. – S.73-87./
- Волчанецкий И.Б. О географической изменчивости наряда некоторых палеарктических птиц // Проблемы орнитологии. Сб. науч. трудов. – 1964. – С. 83–91. /Volchanetskiy I.B. O geograficheskoy izmenchivosti naryada nekotorykh palearkticheskikh ptits // Problemy ornitologii. Sb. nauch. trudov. – 1964. – S. 83–89./
- Волчанецкий И.Б. Закономерные географические изменения наряда жаворонков и вопрос о распространении этого семейства. // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1968. – Т.73, №2. – С. 5–17. /Volchanetskiy I. B. Zakonomernyye geograficheskiye izmeneniya naryada zhavoronkov i vopros o rasprostraneni etogo semeystva // Bull. MOIP, otd. biol. – 1968. – T.73, N2. – S. 5–17./

- Волчанецкий И.Б. К изучению географической изменчивости рисунка окраски оперения птиц // Проблемы эволюции. Сб. науч. трудов. – Новосибирск, 1972. – Т.2. – С. 56–78. /Volchanetskiy I.B. K izucheniyu geograficheskoy izmenchivosti risunka okraski opereniya ptits // Problemy evolyutsii. Sb. nauch. trudov. – Novosibirsk, 1972. – Т.2. – С. 56–78./
- Волчанецкий И.Б. Изменчивость рисунка и окраски оперения овсянок // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1980. – Т.85, вып.3. – С. 148–159. /Volchanetskiy I.B. Izmenchivost' risunka i okraski opereniya ovsyank // Bull. MOIP, otd. biol. – 1980. – Т.85, vyp.3. – С. 148–159./
- Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор. Пер. с англ. – М., 1953. – 1041с. /Proiskhozhdeniye cheloveka i polovoy otbor. Per. s angl. – M., 1953. – 1041s./
- Есилевская М.А. Эколого-морфологические особенности челюстного аппарата и органов полета палеарктических жаворонков. Автореф. дис. ... канд. биол. наук / 03.00.08 – зоология. – Харьков, 1968. – 25с. /Yesilevskaya M.A. Ekologo-morfologicheskiye osobennosti chelyustnogo apparata i organov polyota palearkticheskikh zhavoronkov. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk / 03.00.08 – zoologiya. – Kharkov, 1968. – 25s./
- Есилевская М.А. Эколого-морфологические особенности челюстного аппарата и органов полета жаворонков (Alaudidae) // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки – 1972. – №7. – С. 25–32. /Yesilevskaya M.A. Ekologo-morfologicheskiye osobennosti chelyustnogo apparata i organov polyota zhavoronkov (Alaudidae) // Nauch. dokl. Vyshey shkoly. Biol.nauki. – 1972. – N7. – С. 25–32./
- Карташев Н.Н. Систематика птиц. – М., 1974. – 367с. /Kartashov N.N. Systematika ptits. – M., 1974. – 367s./
- Кистяковский А.Б. Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц. Дис. ... докт. биол. наук / 03.00.08 – зоология. – К., 1958. – 200с. /Kistyakovskiy A.B. Polovoy otbor i vidovyye opoznavatel'nyye priznaki u ptits: dis. ... dokt. biol. nauk / 03.00.08 – zoologiya. – K., 1958. – 200s./
- Козлова Е.В. Авифауна Тибетского нагорья, ее родственные связи и история. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1952. – Т.IX, вып.4. – С. 45–78. /Kozlova Ye.V. Avifauna tibetskogo nagor'ya, yeye rodstvennyye svyazi i istoriya // Tr. Zool. in-ta AN SSSR. – 1952. – Т.IX, vyp.4. – С. 45–78./
- Кучерук В.В. Некоторые черты экологии рогатого жаворонка – типичного обитателя монгольских степей // Материалы 3 Всес. орнитол. конф. – Львов, 1962. – Т.2. – С.78. /Kucheruk V.V. Nekotoryye cherty ekologiy roगतого zhavoronka – tipichnogo obitatelya mongol'skikh stepey // Materialy 3 Vses. ornitol. konf. – L'vov, 1962. – Т.2. – С.78./
- Пидопличко И.Г. История фауны степей // Животный мир СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т.3. – С. 56–79. /Pidoplichko I.G. Istoriya fauny stepey // Zhivotnyy mir SSSR. – M.-L.: izd-vo AN SSSR, 1950. – Т.3. – С. 56–79./
- Портенко Л.А. Отряд Passeriformes – Воробьиные // Птицы СССР. Ч.3. – М.-Л.: изд-во АН СССР, 1954. – С. 1–256. /Portenko L.A. Otryad Passeriformes – Vorob'inye // Ptitsy SSSR. Ch.3. – M.-L. izd-vo AN SSSR, 1954. – С.1–256./
- Портенко Л.А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. – Л.: Наука, 1973. – Ч.2. – 343с. /Portenko L.A. Ptitsy Chukotskogo poluostrova i ostrova Vrangelya. – L.: Nauka, 1973. – Ch.2. – 343s./
- Серебровский П.В. Послеледниковое формирование современной фауны и воздействие человека на природу // Животный мир СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – Т.1. – С. 45–78. /Serebrovskiy P.V. Poslelednikovoye formirovaniye sovremennoy fauny i vozdeystviye cheloveka na prirodu // Zhivotny mir SSSR. – M.-L.: izd-vo AN SSSR, 1937. – Т.1. – С.45–78./
- Флинт В.Е., Бёме Р.Л., Костин Ю.В., Кузнецов А.А. Птицы СССР. – М.: Мысль, 1968. – 345с. /Flint V.Ye., Beme R.L., Kostin Yu.V., Kuznetsov A.A. Ptitsy SSSR. – M.: Mysl', 1968. – 345s./
- Backer S. Birds of British India. – London: A.Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt, 1923–1931. – 450p.
- Beecher W.A. Philogeny of the Osciens // Auk. – 1953. – Vol.70, N3. – С. 34–38.
- Hartert E. Vögel der paläarktischen Fauna. – Berlin, 1910. – 936s.
- Pätzold R. Die Feldlerche (*Alauda arvensis*). – Die neue Brehm-Bücherei, 1963. – 123p.
- Makatsch W. Wir beschtimmen die Vögel Europas. – Dresden, 1966. – 456p.
- Pätzold R. Die Feldlerche (*Alauda arvensis*). Die neue Brehm – Bücherei, 1963. – P. 56–58.
- Paynter R.A. Biology and evolution of the Atlapetes (Aves, Emberizinae) // Bull. Mus. Compar. Zool. – Cambridge: Mass., USA, 1972. – Vol.148, №7. – P.45.
- Paynter R.A., Storer R.W. Check-list of birds of the world. – Cambridge: Mass., USA, 1970. – Vol.13. Emberizinae. – 443p.
- Sharpe R.B. Katalog of British Museum. – London, 1890. – Т.XIII „Alaudidae“. – 568s.
- Vaurie C. Bunting // A New Dictionary of Birds. Edited by A. Landsborough Thomson. Nelson, London, and McGraw-Hill, New York, 1964. – P.817.
- Wetmore A. Song and garden birds of America. – Washington, 1964. – 400s.

Представлено: В.Л.Мешкова / Presented by: V.L.Meshkova
 Рецензент: В.А.Токарський / Reviewer: V.A.Tokarsky
 Подано до редакції / Received: 24.04.2015

УДК: 598.2(470.44/.47)

Орнитологические исследования Ильи Борисовича Волчанецкого на севере Нижнего Поволжья (к 120-летию со дня рождения)

Е.Ю.Мосолова¹, Є.В.Зав'ялов¹, В.Г.Табачишин²

¹Саратовский государственный университет (Саратов, Россия)

²Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции имени А.Н.Северцова РАН (Саратов, Россия)
ektmosolova@mail.ru

Проанализирован научный вклад И.Б.Волчанецкого в изучение орнитофауны севера Нижнего Поволжья. События его жизни в значительной степени отражают этапы формирования регионального сообщества орнитологов в первой половине XX века, а также становление данного направления в Саратовском государственном университете. Исследования орнитофауны Саратовского края начаты И.Б.Волчанецким в 1922 г. и инициировали значительный рост орнитологических исследований в регионе. С именем Ильи Борисовича в Саратовском университете связано начало формирования орнитологической научной коллекции.

Ключевые слова: *И.Б.Волчанецкий, орнитология, Саратовский государственный университет.*

Орнітологічні дослідження Іллі Борисовича Волчанецького на півночі Нижнього Поволжя (до 120-ліття з дня народження)

К.Ю.Мосолова, Є.В.Зав'ялов, В.Г.Табачишин

Проаналізовано науковий вклад І.Б.Волчанецького у вивчення орнитофауни півночі Нижнього Поволжя. Події його життя значною мірою відображають етапи формування регіонального співтовариства орнітологів в першій половині XX століття, а також становлення даного напрямку у Саратовському державному університеті. Дослідження орнітофауни Саратовського краю розпочаті І.Б.Волчанецьким у 1922 р. та ініціювали значний ріст орнітологічних досліджень у регіоні. З ім'ям І.Б.Волчанецького у Саратовському університеті пов'язаний початок формування орнітологічної наукової колекції.

Ключові слова: *І.Б.Волчанецький, орнітологія, Саратовський державний університет.*

Ornithological studies by I.B.Volchanetskiy in the northern part of Lower Volga Region (to the 120th birth anniversary)

E.Yu.Mosolova, E.V.Zavialov, V.G.Tabachishin

I.B.Volchanetskiy's scientific contribution to studying the avifauna of the northern part of Lower Volga Region has been analyzed. Events in his life largely reflect stages of the formation of the regional ornithologists community in the first half of the 20th century, as well as the formation of this direction in Saratov State University. The study of avifauna of Saratov Region was begun in 1922 and stimulated a significant increase in ornithological research in the region. The beginning of formation of ornithological scientific collection in Saratov University is also linked with the name of I.B.Volchanetskiy.

Key words: *I.B.Volchanetskiy, ornithology, Saratov State University.*

Известный орнитолог Илья Борисович Волчанецкий (07.06.1895–01.11.1974) был разносторонним зоологом. Он оставил заметный след в истории изучения птиц севера Нижнего Поволжья и сопредельных территорий.

После окончания Московского университета (1918) Илья Борисович Волчанецкий занимается научной и преподавательской деятельностью. С 1922 г. – в Саратовском университете в должности старшего ассистента, а после сдачи магистерских экзаменов в 1923 г. – в должности доцента. С 1930 по 1935 гг. Илья Борисович заведует кафедрой зоологии в Саратовском университете. С этого момента сложившийся коллектив сотрудников кафедры вел исследования исключительно по позвоночным животным.

С именем Ильи Борисовича в Саратовском университете связаны начало формирования орнитологической научной коллекции и значительный рост орнитологических исследований в регионе

(Завьялов и др., 2005, 2006). Одной из наиболее ранних его работ следует считать сообщение о природе окрестностей г. Саратова, явившееся результатом исследований орнитофауны Саратовского края, начатых в 1922 г. Примечательным является тот факт, что автор попытался не только охарактеризовать население птиц основных биотопов окрестностей города, но и проанализировать периодические явления в жизни природы, сопоставив динамику миграционного и репродуктивного поведения птиц со сроками основных фенологических явлений (Волчанецкий, 1925). Позднее автор уделяет внимание изучению поселений береговой ласточки (*Riparia riparia*) в окрестностях областного центра и ее роли в разрушении берегов (Волчанецкий, 1926). Наиболее детально И.Б.Волчанецким проанализированы сроки и пути пролета птиц в окрестностях областного центра (Волчанецкий, 1927).

Самыми значительными по продолжительности (1925–1928 гг.) и протяженности пройденных маршрутов являются исследования фауны птиц Волжско-Уральской степи, проведенные И.Б.Волчанецким. Наиболее тщательно в этот период были обследованы Новоузенский и Александровогайский административные районы Саратовской области. Предварительные результаты исследований были опубликованы в 1932 (Volcanetzkiy, 1932) и 1934 (Волчанецкий, 1934) годах. Полная орнитологическая сводка, посвященная Волго-Уральской степи, содержит очерки о 179 видах птиц, их биотопическом распределении, таксономическом статусе – с указанием объема и географии коллекционных сборов по каждому виду (Волчанецкий, 1937). Для Саратовской области наиболее значимыми, на наш взгляд, орнитологическими находками автора были гнездование каменного воробья (*Petronia petronia*) вблизи пос. Александров Гай и встреча молодых и взрослых особей орлана-долгохвоста (*Haliaeetus leucorhynchus*) в междуречье Узеней.

Несколько позже (июнь 1929 г. – октябрь 1930 г.) И.Б.Волчанецкий с сотрудниками Зоологического кабинета Саратовского госуниверситета проводит полевые фаунистические исследования на территории современных Краснокутского и Ровенского административных районов Саратовской области. Составной частью этих работ является анализ орнитофауны Приерусланской степи. В результате проведенных работ составлен список птиц, включающий 167 видов, обитающих в этом районе. Для некоторых из них на основе анализа коллекционных данных определен подвидовой статус, приводятся данные по питанию и этологии (Волчанецкий, Яльцев, 1934).

Во время работы в Саратовском госуниверситете (начало 1930-х гг.) И.Б.Волчанецким начаты работы по изучению закономерностей изменения рисунка и окраски оперения птиц, впоследствии послужившие материалом для его докторской диссертации. Было установлено, что постепенные изменения окраски и рисунка пера и всего оперения, появление ярких желтых, красных и зеленых тонов окраски не укладываются в климатические правила Глогера-Аллена, противоречат «климатическому онтогенезу» П.В.Серебровского и зависят от изменений в деятельности щитовидной железы под влиянием нового для расселяющегося вида комплекса условий среды в районах заселения.

В период заведования кафедрой зоологии Илья Борисович установил тесную связь с учреждениями здравоохранения, сельского хозяйства и ветеринарии, начав изучение грызунов с позиции переносчиков инфекционных болезней. Так, в 1930-е гг. на базе государственного института микробиологии и эпидемиологии Юго-Востока СССР «Микроб» И.Б.Волчанецкий и А.Д.Фурсаев (в то время – заведующий кафедрой морфологии и систематики растений биологического факультета Саратовского университета) с участием большого числа сотрудников провели широкое экологическое обследование энзоотичных по чуме степей и полупустынь Западно-Казахстанской области. Данные были сопоставлены со смежными, благополучными по этой инфекции местами. Было показано, что одним из ведущих условий энзоотии чумы является наличие плотных поселений сусликов, которые



И.Б.Волчанецкий – заведующий кафедрой зоологии Саратовского государственного университета (1930–1935)

тесно связаны с растительными ассоциациями и их комплексами. В дальнейшем начатые исследования были продолжены Б.К.Фенюком.

В годы работы в Харьковском университете интерес Ильи Борисовича к заволжской территории не ослабевает. Так, в 1948 и 1949 гг. в пределах Эльтонского района Заволжья проводит исследования экспедиция кафедры зоологии позвоночных Харьковского госуниверситета, которую возглавляет профессор И.Б.Волчанецкий. Особое внимание уделялось анализу населения птиц государственной пограничной полосы Куйбышев–Владимировка. Полученные данные детально сопоставляются с видовым составом и биотопической приуроченностью птиц в Краснокутских лесополосах Саратовской области. В качестве основных отличительных особенностей была выявлена обедненность видового состава искусственных насаждений на оз. Эльтон и замещение здесь садовой (*Emberiza hortulana*) и обыкновенной (*E. citrinella*) овсянок, столь массовых в саратовском Левобережье, черноголовой (*E. melanocephala*) и желчной (*E. bruniceps*), а славков – камышевки и бормотушкой (*Hippolais caligata*) (Волчанецкий и др., 1950).

Список литературы

- Волчанецкий И.Б. Очерки природы окрестностей Саратова // Тр. Ниж.-Волж. обл. науч. о-ва краеведения. Геогр. отд. (Вып.1). – Саратов, 1925. – Вып.34, ч.3. – С. 57–71. /Volchanetskiy I.B. Ocherki prirody okrestnostey Saratova // Tr. Nizh.-Volzh. obl. nauch. o-va krayevedeniya. Geogr. otd. (Vyp.1). – Saratov, 1925. – Vyp.34, Ch.3. – S. 57–71./
- Волчанецкий И.Б. О роли береговой ласточки в процессе разрушения берегов (под Саратовом) // Рус. гидробиол. журн. – 1926. – № 5–6. – С. 45–49. /Volchanetskiy I.B. O roli beregovoy lastochki v protsesse razrusheniya beregov (pod Saratovom) // Rus. gidrobiol. zhurn. – 1926. – N 5–6. – S. 45–49./
- Волчанецкий И.Б. Пути пролетных птиц над г. Саратовом (предварительное сообщение) // Учен. зап. Саратов. ун-та. – 1927. – Т.6, вып.3. – С. 331–339. /Volchanetskiy I.B. Puti proletnykh ptits nad g. Saratovom (predvaritel'noye soobshcheniye) // Uchen. zapiski Saratov. un-ta. – 1927. – T.6, vyp.3. – S. 331–339./
- Волчанецкий И.Б. Биологические обоснования организации дичного хозяйства на Камыш-Самарских озерах // Учен. зап. Саратов. ун-та. – 1934. – Т.11, вып.2. – С. 21–40. /Volchanetskiy I.B. Biologicheskiye obosnovaniya organizatsii dichnogo khozyaystva na Kamysh-Samarskikh ozerakh // Uch. zap. Saratov. un-ta. – 1934. – T.11, vyp.2. – S. 21–40./
- Волчанецкий И.Б. К орнитофауне Волжско-Уральской степи // Тр. НИ Зоолого-биологического ин-та. Сектор экологии. – Харьков, 1937. – Т.4. – С. 23–78. /Volchanetskiy I.B. K ornitofaune Volzhsko-Ural'skoy stepi // Tr. NI Zoologo-biologicheskogo in-ta. Sektor ekologii. – Kharkov, 1937. – T.4. – S. 23–78./
- Волчанецкий И.Б., Яльцев Н.П. К орнитофауне Приерусланской степи АССР НП // Учен. зап. Саратов. ун-та. – 1934. – Т.11, вып.1. – С. 63–93. /Volchanetskiy I.B., Yal'tsev N.P. K ornitofaune Priyeruslanskoy stepi ASSR NP // Uchen. zap. Saratov. un-ta. – 1934. – T.11, vyp.1. – S. 63–93./
- Волчанецкий И.Б., Капралова Н.И., Лисецкий А.С. Об орнитофауне Эльтонского района Заволжья и ее реконструкции в связи с пограничным насаждением // Зоол. журн. – 1950. – Т.29, вып.6. – С. 501–512. /Volchanetskiy I. B., Kapralova N.I., Lisetskiy A.S. Ob ornitofaune El'tonskogo rayona Zavolzh'ya i yeye rekonstruktsii v svyazi s polezashchitnym nasazhdeniye // Zool. zhurn. – 1950. – T.29, vyp.6. – S. 501–512./
- Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г. и др. Птицы севера Нижнего Поволжья. Кн. I. История изучения, общая характеристика и состав орнитофауны. – Саратов: изд-во Саратовского ун-та, 2005. – 296с. /Zav'yalov Ye. V., Shlyakhtin G.V., Tabachishin V.G. et al. Ptitsy severa Nizhnego Povolzh'ya. Kn. I. Istoriya izucheniya, obshchaya kharakteristika i sostav ornitofauny. – Saratov: izd-vo Saratovskogo un-ta, 2005. – 296s./
- Завьялов Е.В., Мосолова Е.Ю., Шляхтин Г.В. и др. Каталогизация зоологических коллекций. Вып.1. Теоретические и практические подходы на примере изучения авифауны севера Нижнего Поволжья. – Саратов: изд-во Саратовского ун-та, 2006. – 216с. /Zav'yalov Ye.V., Mosolova Ye.Yu., Shlyakhtin G.V. i dr. Katalogizatsiya zoologicheskikh kolleksiy. Vyp.1. Teoreticheskiye i prakticheskiye podkhody na primere izucheniya avifauny severa Nizhnego Povolzh'ya. – Saratov: izd-vo Saratovskogo un-ta, 2006. – 216s./
- Volcanetskiy I. Ueber die Verbreitung einiger Vögelarten in der Wolga-Uralsteppe // Ornithologische Monatsberichte. – 1932. – Bd.35, №6. – S. 161–163.

Представлено: А.Б.Ручин / Presented by: A.B.Ruchin
Рецензент: Т.А.Атемасова / Reviewer: T.A.Atemasova
Подано до редакції / Received: 17.04.2015

УДК: 591.9 (477)

Особенности генезиса орнитофауны на границе лесостепной и степной природных зон

Т.А.Атемасова, А.А.Атемасов

*Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
t.atemasova@karazin.ua*

Приводится анализ динамики ареалов некоторых видов птиц на границе Лесостепной и Степной зон в Харьковской области – центральной в Северо-восточном регионе Украины. Выделены виды, исчезнувшие в регионе за прошедшие 120 лет с момента опубликования работ Н.А.Зарудного и Н.Н.Сомова. Отмечено полное исчезновение характерных видов пустынно-степного фаунистического комплекса (дрофа, стрепет, кречетка). Имеют место процессы вселения новых видов – преимущественно представителей тропической фаунистической группы (большая белая цапля, рыжая цапля, кваква, малый подорлик). Для некоторых видов констатируется восстановление прежнего ареала (огарь, просянка). Антропогенная трансформация местообитаний приводит к исчезновению, сокращению численности и смене статуса ряда видов.

Ключевые слова: орнитофауна, зоогеографический анализ, фаунистический комплекс.

Особенности генезису орнитофауны на межэ лесостеповой та степовой природных зон

Т.А.Атемасова, А.А.Атемасов

Приводиться анализ динаміки ареалів деяких видів птахів на межі Лісостепової та Степової природних зон у Харківській області, що є центральною у Північно-Східному регіоні України. Виділено види, що зникли в регіоні за 120 років, що пройшли з моменту опублікування робіт М.О.Зарудного і М.М.Сомова. Зазначено повне зникнення видів, що були характерними для пустельно-степового фауністичного комплексу (дрофа, хохітва, чайка степова). Мають місце процеси вселення нових видів – переважно представників тропічної фауністичної групи (велика чепура, руда чапля, квак, підорлик малий). Для деяких видів констатовано відновлення колишнього ареала (огар, просянка). Антропогенна трансформація місцепомешкань призводить до зникнення, скорочення чисельності та зміни статусу низки видів.

Ключові слова: орнитофауна, зоогеографічний аналіз, фауністичний комплекс.

Features of the genesis of the avifauna on the border of Forest-Steppe and Steppe natural zones

Т.А.Атемасова, А.А.Атемасов

The analysis of dynamic of areas for some bird species at the Forest-steppe/Steppe boarder in the Northern-east of Ukraine are presented. The species extinted in the region during past 120 years since the publication of monographs by N.N.Somov and N.A.Zarudny have been determined. The some species, typical for the desert-steppe faunistical complex (such as Great Bustard, Little Bustard, Sociable Plover) have become absent completely. A process of immigration of new species, predominantly tropical faunistic group members (Great white Heron, Purple Heron, Black-crowned Night-heron, Lesser Spotted Eagle) occur now. Also restoration of areas of Ruddy Shelduck, Corn Bunting takes place. Anthropogenous transformation of habitats is a cause of populations decrease and change of status of some species.

Key words: ornitofauna, zoogeographical analysis, faunistical complexes.

Введение

Анализ происхождения и путей проникновения отдельных элементов локальных фаун на уровне эколого-фаунистических группировок дает возможность выявить общие закономерности формирования фауны и прогнозировать ее поведение в меняющихся условиях среды. На основном фоне широко распространенных и многочисленных палеарктических видов выступают элементы, проникающие с других территорий. В целом для орнитофауны Харьковской области за более чем 100 лет, прошедшие с момента опубликования первой фундаментальной сводки Н.Н.Сомова «Орнитологическая фауна Харьковской губернии» (1897) можно констатировать исчезновение, смену

местообитаний и статуса целого ряда видов, что вписывается в общую картину изменений, происходящих с орнитофауной Северо-востока Украины.

Целью настоящей работы было выявить пути и закономерности генезиса орнитофауны на границе лесостепной и степной природных зон.

Материалы и методы

Для оценки современного состояния отдельных элементов фауны использованы литературные данные, а также материалы собственных исследований, касающиеся распределения и численности птиц. Гнездовое население птиц изучали в ходе ежегодных полевых исследований в 1982–2014 гг. Обследованы участки пойменных дубрав, ивняков и ольшаников в среднем течении Сев. Донца; участки нагорной дубравы; байрачные дубовые леса на границе Лесостепной и Степной зон, байрачные леса в переходной зоне, степные участки и участки выходов мела в долине р. Оскол. Фауну зимующих птиц изучали в ходе долговременного мониторинга с 1996 г. на постоянных маршрутах в г. Харькове и пригородной полосе (р. Уды). Используются также материалы Красной книги Харьковской области (Червона книга..., 2013). Типология ареалов приводится по Б.К.Штегману (1938); классификация эколого-фаунистических групп – в соответствии с классификацией, предложенной В.П.Беликом (2000). Систематика – в соответствии с Перечнем птиц фауны мира (IOC World Bird List version 5.3).

Результаты и обсуждение

Одной из фундаментальных работ, посвященных орнитофауне Харьковской губернии конца XIX века, является монография Н.Н.Сомова (1897). Н.Н.Сомов делит Харьковскую губернию в фаунистическом отношении на «две несходные половины» – западную и восточную, выделяя из последней еще южный участок. Граница между западной и восточной частями совпадает с границей Степи и Лесостепи в современных представлениях (Демченко и др., 1971). Однако в западную половину губернии входили на тот момент некоторые районы современной Сумской области. Поэтому находки в этих районах нами из анализа исключены. Кроме того, мы учитывали, что в качестве границы между ареалами западных и восточных видов Н.Н.Сомов иногда указывает не р. Донец, а р. Оскол. Некоторые виды приводятся только по находкам Н.А.Зарудного (1892, 1911) в долине р. Орчик (бассейн р. Днепр) – западной части Харьковской области.

В лесостепной части губернии (западной, северо-западной) Н.Н.Сомов указывает 10 палеарктических европейских видов, гнездящихся исключительно здесь, и 13 видов, гнездящихся преимущественно в этой части. В эту часть губернии упомянутые виды проникали с запада и северо-запада и доходили в основном до Сев. Донца, реже – до р.Оскол. В том числе были представлены виды, характерные для фауны тайги (желна *Dryocopus maritus*). В современных зоогеографических представлениях это были элементы древне-лесостепного фаунистического комплекса (один из подвидов обыкновенного канюка "*Buteo vulgaris*" и черный аист *Ciconia nigra*), древне-неморального (вальдшнеп *Scolopax rusticola*), лесостепного (белый аист *Ciconia alba*, вяхирь *Columba palumbus*), неморального (средний пестрый дятел *Dendrocopos medius*, мухоловка-белошейка *Ficedula albicollis*). Довольно большая группа бореальных видов (малая мухоловка *Ficedula parva*, шилохвость *Anas acuta*, хохлатая чернеть *Fuligula cristata*, скопа *Pandion haliaetus*) дополняется видами, периодически проникающими в нашу фауну с севера (зимовки или случайные залеты): беркут *Aquila chrysaetos*, дербник *Falco columbarius*, хохлатая синица *Parus cristatus*, чиж *Spinus spinus*, пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus*. Два вида бореальной группы (дупель *Gallinago major* и дрозд-рябинник *Turdus pilaris*) найдены только Н.А.Зарудным (1892) в верховьях р.Орчик. С поймами рек связаны элементы аллювиальной фаунистической группировки (луговой конек *Anthus pratensis*) и лиманной группировки (пастушок *Rallus aquaticus*). Кроме того, в западной части губернии в конце XIX в. найден на гнездовании западный соловей *Luscinia megarhynchos*, вид, характерный для Карпатского округа (Сомов, 1897); в современных представлениях – элемент субсредиземноморского фаунистического комплекса (Белик, 2000), проникавший в те годы в нашу фауну с запада.

В современной орнитофауне лесостепной части области отсутствуют такие редко гнездившиеся ранее виды, как западный соловей, шилохвость, хохлатая чернеть и скопа; наличие пастушка маловероятно в связи с мелиоративными работами, проведенными в 80-е годы прошлого века. В целом эта часть области на сегодняшний день исследована в орнитологическом плане мало.

В восточной части Харьковской губернии Н.Н.Сомовым найдено 12 характерных видов. В орнітофаунистическом ядре представлены: элементы пустынно-степного фаунистического комплекса Номадийского типа фауны (стрепет *Otis tetrah*, авдотка *Burchinus oedicnemus*, степной жаворонок *Melanocorypha calandra*, полевой конек *Anthus campestris*, просянка *Emberiza calandra*); элементы тропической группы (малый жаворонок *Calandrella cinerea* и кулик-сорока *Haematopus ostralegus*), последний считался редко залетным, хотя и предполагалось спорадическое его гнездование (Сомов, 1897). Лесные и луговые участки вдоль рек в степной части содержали виды неморального (ястреб-тювик *Accipiter brevipes*, проникающий в нашу фауну с юго-запада) и лесостепного фаунистических комплексов (кобчик *Falco vespertinus*, садовая овсянка *Emberiza hortulana*), а также лиманной эколого-фаунистической группировки (степная тиркушка *Glareola nordmanni*).

Кроме того, Н.Н.Сомовым выделяется еще один небольшой фаунистический подрайон на границе западной и восточной частей губернии с 8 характерными палеарктическими видами: представителями тропической (погоныш-крошка *Porzana pusilla*; малая белая цапля *Egretta gargetta*) и лиманной (широкохвостая камышевка *Cettia cetti*) фаунистических группировок и видом из северной подобласти Палеарктики, вклинивающимся в нашу фауну с северо-запада – красноголовым сорокопутом *Lanius rufus*.

Помимо автохтонных видов, в формирование общей фаунистической картины вносят свой вклад виды-вселенцы, проникающие в фауну с запада и юго-запада. Это представители тропической фаунистической группировки (гнездящиеся: змеяй *Circaetus gallicus*, выпь-волчок *Ixobrychis minutus*, кваква *Nycticorax nycticorax* и малая поганка *Tachybaptus ruficollis*; негнездящиеся: малый подорлик *Aquila pomarina*, малая белая цапля *Egretta gargetta*); лиманной группировки (гнездящиеся: соловьиный сверчок *Locustella luscinioides*; негнездящиеся: усатая синица *Panurus biarmicus*, савка *Oxiura leucocephala*). Проникают в меньшем количестве представители неморального (средний пестрый дятел, сплюшка *Scops giu*) и лесостепного (могильник *Aquila heliaca*) фаунистических комплексов. С юго-запада проникают птицы средиземноморского, дунайского округов и балканской возвышенности, представители лиманной фаунистической группировки широкохвостая камышевка; случайно залетные – пеганка *Tadorna tadorna*; огарь *T. ferruginea*, тонкоклювый кроншнеп *Numenius tenuirostris* и др. (Сомов, 1897). За прошедшие годы некоторые представители тропической и лиманной группировок (малый подорлик, малая белая цапля, малая поганка, огарь и усатая синица) сменили статус – с редко залетных на гнездящихся.

Северная граница ареала в Харьковской губернии проходила в основном у элементов пустынно-степного фаунистического комплекса Номадийского типа фауны (полевой конек, степной жаворонок, авдотка), представителей и тропической группы (погоныш-крошка (граница проводится по р. Оскол), белая цапля, малый жаворонок, малая поганка, кулик-сорока). Некоторые представители лесостепного комплекса (белый аист, кобчик), неморального комплекса (ястреб-тювик) и лиманной группировки (широкохвостая камышевка) также доходят здесь до северной границы ареала.

Южная граница распространения у представителей сибирского типа фауны (желна, дрозд-рябинник), древне-неморального комплекса (черный аист, вальдшнеп), бореальной группы (дупель; хохлатая чернеть, обыкновенная чечевица *Caprodacus erytrinus*), аллювиальной группировки (лугового конька, чирка-свистунка *Querquedula crecca*).

Восточную границу имеют представители лиманной фаунистической группировки (широкохвостая камышевка, тростниковая камышевка *Acrocephalus streperus* (р. Оскол – восточный предел); неморального фаунистического комплекса (среднего дятла, мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*); древне-лесостепного комплекса (канюк); лесостепного комплекса (белый аист).

Западного предела распространения в Харьковской губернии достигал только один вид – палеаркт, зимующий и редко залетный сибирский жаворонок *Melanocorypha sibirica* (Сомов, 1897).

Дополняющие и уточняющие сведения об орнітофауне Харьковской губернии в начале XX в. были опубликованы В.Г.Авериным (1910). Его работа посвящена орнітофауне Изюмского уезда (Балаклеяский и Изюмский район современной Харьковской области). Большинство видов из перечисленных Н.Н.Сомовым для западной части губернии, среди птиц, указываемых В.Г.Авериным, не встречаются или имеют статус редких случайно залетных, что подтверждает правильность выделения Н.Н.Сомовым западной орнітофаунистической группировки. В то же время, В.Г.Аверин уточняет распространение белого аиста, описывая места гнездования южнее, чем определенные Н.Н.Сомовым. Кроме того, в качестве обыкновенных гнездящихся видов указаны представители пустынно-степного фаунистического комплекса (дрофа, стрепет, степная тиркушка). Отмечает

В.Г.Аверин группу видов, заходящих в южные части Харьковской губернии с лесами долины Сев. Донца: это представитель древне-неморального фаунистического комплекса белоспинный дятел *Dendrocopos leucotos*, западнопалеарктический вид – зеленый дятел *Picus viridis*, элементы лесостепного комплекса (клинтух *Columba oenas*, вяхирь и кобчик). Вне лесных массивов встречаются все четыре вида луней (лиманная, аллювиальная группировки, пустынно-степной комплекс); а также представитель тропической фаунистической группы рыжая цапля (*Ardea purpurea*). Целый ряд видов, связанных с пойменными лесами Сев. Донца, упомянутых в работе В.Г.Аверина, сохранили свой статус в данном районе по сей день.

Исследования орнитофауны Харьковской области 20-х–40-х годов XX в. были посвящены отдельным группам птиц (Рудинский, 1937; Рудинский, Горленко, 1937). Группа хищных птиц была все еще богато представлена – в крупных лесных массивах, где сохранялись еще кварталы старых насаждений, в качестве гнездящихся указывается представитель северной части Палеарктики беркут (в современной фауне-зимующий), орел-могильник, осоед (*Pernis apivorus*), орел-карлик (*Hieraaetus pennatus*), балобан (*Falco cherrug*), большой подорлик (*Aquila clanga*). В бору у п. Савинцы отмечен филин (*Bubo bubo*). Однако змеяд из этих лесов уже исчез.

В 40-е гг. XX в. в фауне Харьковской области появились два новых вида: представитель неморального фаунистического комплекса мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*, проникшая сюда с севера, и элемент пустынно-горного фаунистического комплекса, пришедшая из степной зоны, каменка-плешанка *Oenanthe pleshanka* (Лисецкий, 1952).

Обширные фаунистические исследования в Харьковской области были возобновлены в 50-е гг. XX в. профессором И.Б.Волчанецким. Было отмечено, что южные и юго-восточные подвиды широко распространенных видов идут гораздо дальше на север и северо-запад в лесостепную зону, чем это считалось ранее (Волчанецкий, 1950, 1954; Лисецкий, 1965 и др.).

Отельные заметки, сделанные по наблюдениям в послевоенные годы, дают нам ценные данные о таком степном обитателе, как стрепет. В 1947 г. он был добыт в центре Харьковской области «...впервые за последние 40–50 лет». Те же авторы указывают на кочевки степных жаворонков в районе биостанции Гайдары в начале зимы 1951–52 гг. (Гусев и др., 1952).

Фундаментальные исследования орнитофауны Изюмских пристепных боров провел в 1952 г. А.С.Лисецкий. В субори он отмечает представителя лесостепного комплекса клинтуха. Ранее этот вид был встречен в широколиственных лесах поймы Сев. Донца. В Изюмских лесах были обнаружены редкие в настоящее время представители пустынно-горного фаунистического комплекса (сокол-балобан, филин, сизоворонка), элемент древне-неморальной фауны (длиннохвостая синица) и лесостепные представители (чернолобый сорокопут и садовая овсянка). Кроме того, в Изюмских борах автором найден представитель пустынно-степного комплекса – авдотка (в статусе вероятно гнездящейся в молодых посадках сосны). Видимо здесь, на фрагментах песчаных арен надпойменной террасы тогда еще сохранились остатки популяции этого специфического кулика. Мухоловка-белошейка, вид, более характерный для западной части области (Сомов, 1897) находится здесь в статусе пролетно-залетного (Лисецкий, 1952). Мухоловка-пеструшка, обычная в Курской области, в районе Изюма Харьковской области достигает южного предела своего распространения (Волчанецкий, 1954). Таким образом, Изюмские боры в орнитофаунистическом отношении представляли собой сочетание степных и лесостепных видов, а также содержали элементы фауны западной части области, проникающей сюда с лесами долины Сев. Донца; здесь проходила южная граница распространения у одного из неморальных видов с пульсирующим ареалом (мухоловка-пеструшка).

В 1950–54 гг. благодаря масштабным экспедициям кафедры зоологии позвоночных были получены сведения о птицах многих лесных массивов Северо-востока Украины. Орнитофауне окрестностей биологической станции Гайдары посвящен один из фундаментальных трудов (Букаченко, Наглов, 1954). В окрестностях биостанции, расположенной у южных границ Лесостепи, отмечена впервые садовая камышевка *Acrocephalus dumetorum* – элемент восточной фауны, ареал которой располагался к востоку от бассейна Дона и к северу от Воронежа. Кроме того, в эти годы в центре Харьковской области, в борах был найден в обстановке, указывающей на гнездование, дрозд-рябинник – представитель Сибирского типа фауны. О рябиннике, как о редком гнездящемся виде писал еще Н.А.Зарудный (1911). В современных зоогеографических представлениях группа видов, регистрировавшихся в начале 60-х гг. XX в окрестностях биостанции, разнородна: балобан представляет пустынно-горный фаунистический комплекс Номадийского типа фауны, могильник и орел-карлик – лесостепной, а осоед, средний дятел и сплюшка – неморальный. Присутствуют в те

годы в нагорной дубраве и представители древне-неморального фаунистического комплекса древнего евро-китайского типа фауны, характерные для широколиственных лесов (зеленый, белоспинный *Dendrocopos leuconotus* и малый *Dendrocopos minor* дятлы, вальдшнеп). Сплюшка в те годы довольно часто отмечалась во всех типах лесов, так же как и клинтух, элемент лесостепного фаунистического комплекса. Представитель того же фаунистического комплекса, кобчик был найден в борах и субориях преимущественно к северу и северо-западу от Харькова. В качестве обычного гнездящегося вида в лесах отмечена ракша (сизоворонка). Будучи представителем пустынно-горного фаунистического комплекса Номадийского типа фауны, этот вид занимал необлесенные обрывистые участки посреди лесных массивов. Кроме того, были отмечены виды, «типичные для лесостепья» – просянка (пустынно-степной фаунистический комплекс), желтая трясогузка *Motacilla flava* (бореальная группа), луговой чекан *Saxicola rubetra* (аллювиальная эколого-фаунистическая группировка). В окрестностях Харькова и кое-где севернее, уже в пределах Лесостепья наблюдался большой степной жаворонок (пустынно-степной фаунистический комплекс) и малый жаворонок (тропическая группа). Видимо, такая разнородность происхождения фаунистических элементов возможна именно в условиях Лесостепи.

По результатам экспедиций проф.И.Б.Волчанецкого 60-х гг. XX в. был уточнен статус многих представителей орнітофауны: зеленый дятел в Харьковской области приобрел статус редкого на границе ареала, а для дрозда-рябинника указывается полоса непостоянного гнездования у южного края ареала, проходящая по Сев. Донцу; желна указана как зимующий вид (Волчанецкий, 1954).

Таким образом, в группе обитателей различных типов лесов долины Сев. Донца выделяется древний фаунистический слой и виды, пришедшие в фауну несколько позже, но сформированные в широколиственных лесах (неморальный комплекс). Кроме того, здесь присутствуют автохтонные виды – представители лесостепного фаунистического комплекса и виды, относящиеся к разнообразным эколого-фаунистическим группировкам, находящие в лесостепи оптимальные условия существования. Такое высокое разнообразие представителей различных эколого-фаунистических группировок характерно именно для границ двух природных зон.

Одной из экспедиций под руководством проф.И.Б.Волчанецкого в те же годы были обследованы пойменные леса вдоль Сев. Донца, в т.ч. участок, о котором писал В.Г.Аверин (1910). Отмечено отсутствие вальдшнепа, повсеместное уменьшение численности хищных птиц. В частности, очень редки луны – степной *Circus macrourus* и полевой *Circus cyaneus*, мало кобчика и пустельги *Falco tinnunculus*; орел-карлик отмечен только в четырех участках придонских лесов. Единичные случаи нахождения большого подорлика, могильника, скопы, болотной совы *Asio flammeus*. Снижение видового разнообразия в начале 70-х гг. XX в. в группе хищных птиц автор связывает с типом природопользования и прямым преследованием (Волчанецкий и др., 1954).

В начале 70-х годов XX в. появились аналитические обзоры, оценивающие изменения в орнітофауне Северо-востока Украины за последние 100 лет. Большинство изменений в фауне связываются с уничтожением степей – из фауны исчезли представители пустынно-степного фаунистического комплекса (стрепет, кречетка и белокрылый жаворонок *Melanocorypha leucoptera*), лиманной группировки (степная тиркушка). Очень редкими на гнездовье еще указываются такие представители пустынно-степного фаунистического комплекса, как дрофа, степной лунь и авдотка. Единственный вид из этой группы, о котором можно определенно сказать, что его численность возросла, – это степной жаворонок, которого Н.Н.Сомов (1897) считал очень редкой гнездящейся птицей Харьковской губернии. В.Г.Аверин (1910) уже наблюдал по нескольку пар за день, в середине 70-х годов XX в. это одна из обычных наших птиц (Волчанецкий, 1963; Лисецкий, 1966, Лисецкий и др., 1978).

Изменения в лесной орнітофауне в эти годы коснулись, дневных хищных птиц (18 видов стали редкими), а также дуплогнездящих. В конце прошлого столетия редкими считались 6 лесных видов (вяхирь, дербник, перепелятник, змеяяд, беркут и черный аист) и очень редкими – 3 вида (большая белая цапля, скопа, дрозд рябинник). К середине 70-х гг. XX ст. 9 видов уже не гнездились (дербник, тювик, орлан-белохвост, беркут, змеяяд, осоед, скопа, большая белая цапля, черный аист).

Столь разнородная зоогеографически группа видов – редких или вовсе исчезнувших к середине 70-х гг. XX ст. содержит виды древне-лесостепного фаунистического комплекса и виды, формировавшиеся в широколиственных лесах (неморального комплекса – черный аист, орлан-белохвост, ястреб-тювик, осоед). Примечательно, что тювик, орлан-белохвост и осоед, ранее были обыкновенными. Черный аист и беркут заходили в Харьковскую губернию с запада (Сомов, 1897), и

их гнездование скорее следует рассматривать как исключение. Дрозд-рябинник в долине Сев. Донца находился в полосе непостоянного гнездования (Волчанецкий, 1954). Такие виды, как скопа, змеяяд и дербник, разнородные по своему происхождению, одновременно пострадали от уничтожения мест гнездования и прямого преследования, широко развернувшегося в те годы.

Существенное сокращение разнообразия дуплогнездников связывали с омоложением лесов. Из ранее обычных, стали встречаться редко виды древненеморального фаунистического комплекса (серая неясыть *Strix aluco*, малый пестрый и седой дятлы *Picus canus*, болотная гаичка *Parus palustris* и пищуха *Certhia familiaris*), представители неморального комплекса (средний пестрый дятел и мухоловка-белошейка), бореальной группы (малая мухоловка *Ficedula parva*) и лесостепного комплекса (клинтух). Из дуплогнездников исчезли представители северной фауны со специфическими требованиями к среде обитания – зеленый дятел, белоспинный дятел и желна, что, видимо, связано с отсутствием отмирающих старых деревьев, пней, гниющего бурелома, избыточного личинками насекомых (Лисецкий, 1966). Перечисленные виды в настоящее время имеют границу ареала, проходящую севернее и северо-западнее рассматриваемого региона.

Обычными дуплогнездниками стали виды с широкой зоной толерантности, которые могут гнездиться не только в дуплах деревьев, а и в других дуплообразных пустотах – большой пестрый дятел и связанные с ним вторичные дуплогнездники (поползень *Sitta europea*, синицы и др.).

Фауна птиц Харьковской области пополнилась в те годы представителем бореальной фаунистической группы – зеленой пеночкой *Phylloscopus trochiloides*, отмечено появление представителей средиземноморского типа фауны – малого баклана *Phalacrocorax pygmeus*. В качестве гнездящегося отмечается представитель тропической группы кулик-сорока (Лисецкий, 1966). В 60-е годы XX в. в фауне Харьковской области появляется пустынно-степной вид – каменка-плясунья *Oenanthe isabellina*, что расценивается как показатель опустынивания пастбищ вследствие неумеренного выпаса (Кривицкий и др., 1990). В настоящее время это немногочисленный гнездящийся вид восточной и юго-восточной части, а с начала 2000-х годов и центральной части исследуемого региона (Банік, Вергелес, 2003) – связанный с остатками сохранившихся степей в балках.

Широко расселились, благодаря искусственным насаждениям, виды лесостепного комплекса, которые формировались в экотонных местообитаниях (обыкновенная горлица *Streptopelia turtur*, зеленушка *Chloris chloris*, сорокопут-жулан *Lanius collurio*); а также славки – серая *Sylvia communis* и ястребинка *Sylvia nisoria* (субсредиземноморский фаунистический комплекс), садовая *Sylvia borin* и завирушка *Sylvia curruca* (неморальный). Экологически группа славков представляет собой кустарниковые виды, приуроченные к краевым структурам лесных ценозов. Зоогеографически представители неморального комплекса, формировавшиеся в широколиственных лесах, находят в широких лесополосах условия, характерные для исходного биоценоза и соответствующие их требованиям. Лесные полезащитные полосы, насаженные несколько десятилетий назад, имеют по краю кустарниковую полосу, достаточную для обитания указанных видов.

Отмечается смена мест обитания некоторых видов. Так, черный стриж *Apus apus* (L.) и галка – элементы пустынно-горного фаунистического комплекса Номадийского типа фауны, ранее обитавшие в лесах, стали обычными в городских кварталах (Лисецкий, 1965).

В 1956 г. в центре г. Харькова впервые отмечена горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros*, которая, видимо, расселяется из западных областей Полесья и Лесостепи на восток (Лисецкий, 1959) и, будучи по происхождению видом пустынно-горного фаунистического комплекса, успешно осваивает городские кварталы. В 1988 г. в Харькове был впервые отмечен сирийский дятел *Dendrocopos syriacus* (представитель субсредиземноморского фаунистического комплекса) (Кривицкий и др., 1990). Кольчатая горлица *Streptopelia decaocto*, представитель тропической группы, появилась в фауне г. Харькова в 1964 г., расселяясь к востоку (Лисецкий и др., 1976).

В конце 60-х – начале 70-х гг. XX в. в Харьковской области отмечено появление такого вида тропической фаунистической группы, как черноголовый чекан *Saxicola torquata* (Волчанецкий и др., 1979). В начале XX в. он был в статусе залетного (Зарудный, 1911). В конце 70-х гг. XX в. – расселился по всей области (Гудина, 1986) и был найден в сопредельных областях – Донецкой (еще в 60-е годы) и Белгородской. Таким образом, расширение ареала происходило на восток и север. Это было обусловлено как сменой климатических условий, так и образованием благоприятных территорий, с большим количеством границ ландшафтных контуров и линейных объектов (Банік, 1999).

В середине 80-х гг. XX ст. в фауне Харьковской области были обнаружены виды, ранее бывшие редко залетными или крайне редкими: виды бореальной фаунистической группы озерная чайка *Larus ridibundus* и речная крачка *Sterna hirudo*, а также представитель тропической группы – белошековая крачка *Chlidonias hybrida*. Большую роль в этом сыграли техногенные водоемы – пруды Печенежского рыбхоза (Лисецкий и др., 1978). Сооружение водохранилищ привлекает чаек и крачек: в большом количестве в континентальную часть Украины внедрилась хохотунья *Larus cachinans*. Обычным пролетным видом стала сизая чайка *Larus canus*. Птицы, не характерные для природной зоны (краснозобая казарка *Rubifrenta ruficollis*, морская чернеть *Aythya marila*), попадали на Печенежское и Краснооскольское водохранилища в период пролета (Есилевская и др., 1988).

В 1976 г. на юго-востоке и юго-западе области обнаружены на гнездовании представители тропической фаунистической группы – большая и малая белые цапли (считались редкими залетными видами). Некоторыми исследователями высказывается предположение, что такое расселение связано с естественными процессами заполнения послеледникового фаунистического вакуума, с заселением молодыми видами потенциального ареала. Большинство видов расселяется на север, восток и северо-восток, меньше – на запад и юг (Бутьев, 2006). В работах разных лет отмечается постепенное продвижение большой белой цапли с юга на север (Лисецкий и др., 1978; Книш, 2006).

Серый гусь (лиманная эколога-фаунистическая группировка), о гнездовании которого ранее сведений не было, обнаружен гнездящимся в пойме р. Берека. В 1988 г. появился на гнездовании вид из той же группы, лебедь-шипун. В конце 70-х – начале 80-х гг. XX ст. были найдены на гнездовании виды, проникающие в нашу фауну с севера: представитель неморального фаунистического комплекса, дрозд-дереяба и виды из бореальной фаунистической группы, дрозды белобровик и рябинник (в эти годы регистрируются также большие стаи рябинника в период зимовки). Гнездование дрозда-белобровика на окраине Харькова подтверждено в 1975 г.; в 1973–76 гг. он стал встречаться чаще, сразу в нескольких районах, а затем исчез (Кривицкий и др., 1990). Периодически встречается чиж (*Spinus spinus*), основной ареал которого находится севернее (Дементьев, 1954). В 1968 г. гнездо чижа было найдено в центре Харькова (Лисецкий и др., 1978). В конце 80-х гг. XX века в качестве случайно гнездящегося вида стала появляться желтоголовая трясогузка (*Motacilla citreolla*), элемент бореальной группы. (Есилевская и др., 1988). Этот статус она сохраняет и в настоящее время. В то же время, на крайнем юго-западе Харьковской области обнаружена последняя популяция авдотки – когда-то многочисленного обитателя песчаных ценозов (Кривицкий и др., 1990).

В целом, было констатировано появление в конце 80-х годов XX века новых элементов орнітофауны, экологически и зоогеографически неравнозначных утраченным. Это привело к усилению несоответствия существующих комплексов птиц ландшафтными подразделениями, увеличилась мозаичность распределения птиц по территории (Волчанецкий и др., 1979).

Ревизия орнітофауны Харьковской области выполнена в начале последнего десятилетия XX века И.А.Кривицким (1991). Отмечено, что наряду с исчезновением ряда видов, ранее определявших зоогеографический облик региона, таких как дрофа, стрепет *Tetrax tetrax*, журавль-красавка *Anthropoides virgo*, степной орел *Aquila rapax* (всего около 20 видов), идет и процесс пополнения фауны новыми видами. Эти птицы не только «приходят» вслед за изменением ландшафтов, спровоцированным человеком, но и расселяются в связи с многолетней динамикой ареалов. Таким образом, в фауне исследуемого региона появились, кроме видов, названных выше, пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus*, основной ареал которой проходит севернее и восточнее, а также усатая синица *Panurus biarmicus* (лиманная фаунистическая группировка). Вместе с тем, наметилась тенденция к исчезновению сизоворонки, редким стал черный коршун *Milvus migrans* (Кривицкий, 1991).

В начале последнего десятилетия XX века такие крупные хищники, как могильник и орлан-белохвост, практически исчезнувшие в 30–40-е гг. XX ст. (Рудинский, Горленко, 1937), восстанавливают численность: могильник гнездится в количестве не менее 20 пар между Чугуевом и Кременной; а орлан-белохвост в 90-х гг. XX в. начал расселяться (происходило расширение донской популяции) (Ветров, 1993). Создание крупных массивов сосновых культур на сыпучих песках оказалось благоприятным для могильника и орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla* (Банник, Коршунов, 2014). Змеяд возможно гнездится в Змиевском и Изюмском районах; известны места гнездования балобана. Беркут определен как редкий зимующий вид. Полевой лунь остался пролетным видом, отчасти – зимующим; луговой лунь западнее Оскола на гнездовье не найден. Что касается ранее исчезнувших скопы и осоеда (Лисецкий, 1965), они гнездятся, хотя и малочисленны (Ветров, 1993).

Тенденция к снижению численности кобчика в Харьковской области наметилась еще в конце XX века; в начале XXI в. уже не гнезвился (Ветров, 2003). Этот лесостепной вид тяготеет к степным байрачным лесам (Сомов, 1897). В настоящее время отдельные пары встречаются на крайнем юге и юго-востоке Харьковской области. Ю.И.Милобогом доказана биоценотическая связь грача и кобчика. Исчезновение колоний грачей стало причиной сокращения и перемещения к югу гнездящихся кобчиков (Милобог, 2012). Оптимум ареала ястреба-тювика лежит в поймах рек степной зоны, и плотность его гнездования в бассейне Сев. Донца снижается при продвижении вверх по течению (Белик, Ветров, 1998, 1999). Таким образом, тювик в Харьковской области находился в субоптимальной части ареала и при общем падении численности ареал сократился в сторону оптимума.

В конце 90-х годов XX века изменения в составе орнитофауны региона связаны и с восстановлением прежних ареалов некоторых как южных представителей лиманной и тропической фаунистических групп (огарь, большая белая цапля), так и северных, представителей древне-лесостепного фаунистического комплекса (черный аист). Виды, имеющие **пульсирующий ареал**, различны по происхождению: преимущественно южные – представители лиманной группировки (лебедь-шипун и огарь), тропической фаунистической группы (белошекая крачка, кваква, малая белая цапля), пустынно-степного комплекса (просянка и каменка-плясунья). Преимущественно северные – представители бореальной группы, дрозды – белобровик и рябинник появлялись и исчезали на гнездовании с интервалом в 3–4 года. Рябинник доходил до южных пределов Харьковской области – поймы р. Орель (Чаплыгина, Кривицкий, 1996). Желна – таежный вид с флуктуирующей южной границей ареала, в некоторые годы доходит до границы Лесостепной зоны, был найден на гнездовании в центре Харьковской области в 2012 г. (Витер, 2013). Подвижна южная граница ареала и у представителя неморального фаунистического комплекса, мухоловки-пеструшки.

В течение последних десятилетий идет процесс **расширения ареала** у представителей тропической эколого-фаунистической группы: на север и северо-запад расширяют ареал большой баклан *Phalacrocorax carbo* и большая белая цапля; рыжая цапля и ходулочник *Himantopus himantopus* (расселение стимулируется специфическими техногенными сооружениями). Малый подорлик *Aquila pomarina*, вид, расселяющийся с запада, доходит до поймы Сев. Донца (Домашевский, 2013). Представители лиманной эколого-фаунистической группировки: чайка-хохотунья, наращивает численность на крупных озерах, водохранилищах и рыбопродуктивных прудах (Ветров, 2001); индийская камышевка *Acrocephalus agricola*, вероятно, вселяется в нашу фауну с юга и востока (Надточий, 2013). Представитель пустынно-горного фаунистического комплекса, канюк-курганник, постепенно расселяется на север, восток и юго-восток – в лесостепную и лесную зоны (Ветров, 2013).

С севера к южным границам Лесостепи и вдоль пойм рек – в степную зону расселяются: представитель древне-лесостепного фаунистического комплекса черный аист, широко распространенный палеарктический кулик – черныш *Tringa ochropus*, представители бореальной группы – зеленая пеночка *Phylloscopus trochiloides* и чиж *Spinus spinus* (Надточий, 2013), а также представитель европейского типа фауны – хохлатая синица (*Parus cristatus*). Принимая во внимание значительную роль речных пойм в распространении отдельных лесных видов, можно предположить периодические инвазии такого вида, как длиннохвостая синица *Aegialos caudatus* (древне-неморальный фаунистический комплекс) вдоль пойменных лесов Сев. Донца. В леса Приосколья ополовник может также попадать с севера, расселяясь из основного ареала.

Ряд южных и восточных видов обитали в Харьковской области в субоптимальной части ареала. Целый ряд неблагоприятных факторов может привести к сокращению численности и, как следствие, к **сокращению ареала** в сторону оптимума. Для представителей пустынно-горного фаунистического комплекса (сизоворонки, степного жаворонка), пустынно-степного (авдотки) тропической фаунистической группы (малый жаворонок) границы ареалов в настоящее время смещаются к югу и востоку; причинами указываются снижение численности популяции, разрушение местообитаний. Среди разнообразных причин разрушения гнездопригодных биотопов в последнее время выделяются климатические – иссушение климата приводит, кроме прочего, к снижению обводненности биотопов. Особенно это сказывается на представителях лиманной (серый гусь, серошекая поганка *Podiceps grisegena*, поручейник *Tringa stagnatilis*, чибис *Vanellus vanellus*, травник *Tringa totanus*, большого веретенника *Limosa limosa*) и тропической (черношейная поганка) фаунистических группировок. Серый журавль *Grus grus*, вид из бореальной эколого-фаунистической группы, заходит в Лесостепь и

в степную зону с поймами рек. Гнездование на южной границе ареала почти прекратилось из-за низкого уровня воды в гнездовых биотопах.

Часто северные и южные границы ареалов размещаются по линии, совпадающей с течением Сев. Донца, образуя сгущения – синператы, которые могут свидетельствовать о прохождении здесь зоогеографических границ. Однако некоторые виды широколиственных лесов (древне-неморальные и неморальные) и пойменных лугов (лиманной и аллювиальной группировки) заходят довольно далеко в степную зону с поймой Сев. Донца, нарушая эту линейность.

Вдоль Сев. Донца проходит одна из основных синперат, где встречаются южные и северные границы ареалов. Виды, основной ареал которых расположен севернее, северо-восточнее и северо-западнее этой линии – это широкораспространенные палеарктические (черныш, пеночка-весничка), западнопалеарктические (садовая камышевка, деряба), представители европейского (хохлатая синица) типа фауны. Присутствует также большая группа бореальных видов (чирок-трескунок, серый журавль, желна, зеленая пеночка, чиж, белобровик). Представители неморального (мухоловка-пеструшка) и древне-неморального комплекса (черный аист, вальдшнеп) немногочисленны. Вдоль пойменных лугов встречаются элементы аллювиальной эколого-фаунистической группировки (луговой конёк, чирок-свистунок). В качестве зимующих до пойм Сев. Донца и Оскола доходят с севера представители трансголарктической фауны (серый сорокопуд *Lanius excubitor*) и европейско-китайского типа фауны (крапивник *Troglodytes troglodytes*).

Северной границы ареала достигает большое количество видов тропической фаунистической группы, связанной со специфическими водоемами степной зоны (черношейная поганка, большой баклан, малая белая цапля, белошекая крачка, ходулочник, малый жаворонок, рыжая цапля большая белая цапля, малая белая цапля малая выпь *Ixobrychus minutus*, малый зук *Charadrius dubius*). В меньшем количестве представлены лиманная группировка (белоглазый нырок *Aythya nyroca*, поручейник, индийская камышевка), пустынно-горный (курганник, сизоворонка) и пустынно-степной фаунистические комплексы (жаворонок степной), а также лесостепной комплекс (кобчик, тювик).

Кроме того, в Харьковской области проходит восточная граница ареала одного из видов тропической фаунистической группы – малого подорлика, и западная граница ареала огаря, представителя лиманной эколого-фаунистической группировки, в настоящее время восстанавливающего ареал и численность.

Таким образом, в современной орнітофауне лесостепной части области на сегодняшний день виды бореальной группы, ранее находившиеся в статусе редких, исчезли. В степной части отмечается исчезновение ряда представителей пустынно-степного фаунистического комплекса с одновременным расширением ареала представителей лиманной и тропической фаунистических группировок, вселяющихся с запада и юго-запада. Последние за 120 лет сменили статус с редко залетных на гнездящихся. Отмечается смещение на юг границ ареалов представителя лесостепного (кобчик) и неморального комплексов (ястреб-тювик). Южную границу ареала сохранили практически все виды, перечисленные у Н.Н.Сомова в качестве таковых. Из видов, указанных Н.Н.Сомовым на восточной границе ареала, исчез один – широкохвостая камышевка, остальные сохранились в том же статусе, а лесостепной вид – белый аист продвинулся дальше на восток.

Проникновение новых видов в фауну области наблюдается как с севера, так и с юга: новые виды были зарегистрированы еще в 40-е годы XX в. (элементы неморального и пустынно-горного фаунистических комплексов). Наиболее интересны и разнообразны в орнітофаунистическом отношении участки на границе двух природных зон – Лесостепи и Степи, здесь отмечено максимальное разнообразие представителей различных эколого-фаунистических группировок. Долина р. Сев. Донец представляет собой природный коридор, по которому далеко в степь проникают элементы фауны западной части области. Изюмские леса представляют собой сочетание степных и лесостепных видов, в т.ч. для некоторых видов здесь проходит южная граница ареала.

Исчезновение большинства представителей пустынно-степного фаунистического комплекса констатируется в начале 70-х годов XX в. Большинство изменений в фауне связываются, главным образом, с уничтожением степей. В то же время, наблюдается расселение некоторых лесных видов, стимулированное созданием искусственных полевых защитных полос, которые в определенном возрасте обеспечивают гнездовые условия представителям неморального, лесостепного, субсредиземноморского фаунистических комплексов, изначально формировавшихся в экотонных местообитаниях. Городские кварталы с высотной застройкой привлекают представителей пустынно-горного комплекса, в ряде случаев эти виды сменяют гнездовой биотоп с естественного на

антропогенный. Техногенные сооружения иногда стимулируют продвижение на север и освоение новых областей представителям лиманских и тропических фаунистических группировок, отчасти заменяя им естественные местообитания. В связи с пастбищной деградацией ценозов в орнитофауне появляются виды пустынно-степного фаунистического комплекса, что служит индикатором процессов опустынивания. Фауна птиц Харьковской области периодически пополняется представителями бореальной фаунистической группы и неморального комплекса. Некоторые из них гнездятся одиночно или не ежегодно. Процесс расширения ареала происходит у представителей тропической эколого-фаунистической группы в основном – на север и северо-запад; пустынно-горного фаунистического комплекса – на север, восток и юго-восток. Часто это связано с сооружением водохранилищ, рыбопродуктивных прудов и технических водоемов; кроме того, появление некоторых видов обусловлено сменой климата и формированием оптимальных микростадий.

С севера к южным границам Лесостепи и вдоль пойм рек – в степную зону расселяются: представители древне-лесостепного и древне-неморального фаунистического комплекса, а также бореальной группы. Значительную роль в этом играют лесные массивы вдоль речных пойм.

Наблюдается сдвиг границ ареалов южных и восточных видов в сторону оптимума. Для ряда представителей пустынно-горного и пустынно-степного фаунистического комплекса, а также тропической фаунистической группы границы ареалов смещаются к югу и востоку; причинами указываются снижение численности популяций вследствие разрушения местообитаний. Среди разнообразных причин разрушения гнездопригодных биотопов выделяются климатические, приводящие к снижению обводненности. В основном это сказывается на представителях лиманной, а также тропической и бореальной фаунистических группировок.

Список литературы

- Аверин В.Г. К орнитологии Харьковской губернии // Труды общества испытателей природы при Харьковском университете. – 1910. – Т. 43 (1909). – С. 243–293. /Averin V.G. K ornitologii Khar'kovskoy gubernii // Trudy obshchestva ispytateley prirody pri Khar'kovskom universitete. – 1910. – Т. 43 (1909). – С. 243–293./
- Банік М.В. Розширення ареалу чорноголової трав'янки (*Saxicola torquata* L.) в Україні та його можливі причини // Біологія та валеологія. – 1999. – Вип.3. – С. 36–49. /Banik M.V. Rozshyrennya arealu chornogolovoyi trav'yanky (*Saxicola torquata* L.) v Ukraini ta yogo mozhyvi prychny // Biologiya ta valeologiya. – 1999. – Vyp.3. – С.36–49./
- Банік М.В., Вергелес Ю.И. Динамика сообществ гнездящихся птиц Лиманской озерной системы и урочища «Горелая Долина» // Птицы бассейна Северского Донца. Материалы 7–10 совещания «Изучение и охрана птиц бассейна Северского Донца». – Х., 2003. – Вып.8. – С. 3–16. /Banik M.V., Vergeles Yu.I. Dinamika soobshchestv gnezdyashchikhsya ptits Limanskoy ozerney sistemy i urochishcha «Gorelaya Dolina» // Ptitsy basseyna Severskogo Dontsa. Materialy 7–10 soveshchaniya "Izucheniye i okhrana ptits basseyna Severskogo Dontsa". – Kh., 2003. – Vyp.8. – С. 3–16./
- Банік М.В., Коршунов А.В. Наземные позвоночные украинской части бассейна Северского Донца: современное состояние, тенденции изменения численности и проблемы охраны // Вестник Харьковского национального ун-та. Сер.: биология. – 2014. – Вып.20. – С. 91–103. /Banik M.V., Korshunov A.V. Nazemnyye pozvonochnyye ukrainskoy chasti basseyna Severskogo Dontsa: sovremennoye sostoyaniye, tendentsii izmeneniya chislennosti i problemy okhrany // Vestnik Khar'kovskogo natsional'nogo un-ta. Ser.: biologiya. – 2014. – Vyp.20. – С. 91–103./
- Белик В.П. Птицы степного Придонуя. – Ростов-на Дону: Ростовский педагогический университет, 2000. – 375с. /Belik V. P. Ptitsy stepnogo Pridon'ya. – Rostov-na-Donu: Rostovskiy pedagogicheskiy universitet, 2000. – 375s./
- Белик В.П., Ветров В.В. Европейский тювик на территории СНГ. Сообщ. 1. Распространение и численность // Бранта: сб. научн. тр Азово-Черноморской орнитол. станции. – 1998. – Вып.1. – С.25–36. /Belik V.P., Vetrov V.V. Yevropeyskiy tyuvik na territorii SNG. Soobshch. 1. Rasprostraneniye i chislennost' // Branta: sb. nauchn. tr. Azovo-Chernomorskoy ornitol. stantsii. – 1998. – Vyp.1. – С.25–36./
- Белик В.П., Ветров В.В. Европейский тювик на территории СНГ. Сообщ. 2. Биология и перспективы охраны // Бранта: сб. научн. тр. Азово-Черноморской орнитол.станции. – 1999. – Вып.2. – С.7–25. /Belik V.P., Vetrov V.V. Yevropeyskiy tyuvik na territorii SNG. Soobshch. 2. Biologiya i perspektivy okhrany // Branta: sb. nauchn. tr. Azovo-Chernomorskoy ornitol. stantsii. – 1999. – Vyp.2. – С. 7–25./
- Букаченко Л.И., Наглов В.А. К орнитофауне лесов близ Донецкой биостанции Харьковского университета // Ученые записки Харьковского университета. – 1954. – Т.52. (Труды н.-и. ин-та биол. и биол. ф-та. – Т.20. – Работы каф. зоологии позвоночных). – С. 65–77. /Bukachenko L.I., Naglov V.A. K ornitofaune lesov bliz Donetskoy biostantsii Khar'kovskogo universiteta // Uchenye zapiski Khar'kovskogo universiteta. – 1954. – Т.52. (Trudy n.-i. in-ta biol. i biol. f-ta. – Т.20. – Raboty kaf. zoologii pozvonochnykh). – С. 65–77./
- Бутьев В.Т. Динамика ареалов птиц и орнитогеографическое районирование // Орнитологические исследования в Северной Евразии. Тез. докл. XII межд. орнитологической конф. Северной Евразии. –

- Ставрополь, 2006. – С. 104–105. /But'yeV V.T. Dinamika arealov ptits i ornitogeograficheskoye rayonirovaniye // Ornitologicheskiye issledovaniya v Severnoy Yevrazii. Tez. dokl. XII mezhd. ornitologicheskoy konf. Severnoy Yevrazii. – Stavropol', 2006. – S. 104–105./
- Ветров В.В. Состав и распределение хищных птиц бассейна Северского Донца // Птицы бассейна Северского. Материалы конференции «Изучение и охрана птиц бассейна Северского Донца». – Донецк: ДонГУ, 1993. – Вып.1. – С. 33–38. /Vetrov V.V. Sostav i raspredeleniye khischnykh ptits basseyna Severskogo Dontsa // Ptitsy basseyna Severskogo Dontsa. Materialy konferentsii "Izucheniye i okhrana ptits basseyna Severskogo Dontsa". – Donetsk: DonGU, 1993. – Vyp.1. – S. 33–38./
- Ветров В.В. Современное состояние европейского тювика *Accipiter brevipes* на Украине // Рус. орнитол. журн. – 2003. – №12 (226). – С. 682–683. /Vetrov V.V. Sovremennoye sostoyaniye yevropeyskogo tyuvika Accipiter brevipes na Ukraine // Rus. ornitol. zhurn. – 2003. – №12 (226). – S. 682–683./
- Ветров В.В. Большой баклан – гнездящийся вид Луганской области // Беркут. – 2001. – Т.10, вып.2. – С.88. /Vetrov V.V. Bol'shoy baklan – gnezdyashchiysya vid Luganskoy oblasti // Berkut. – 2001. – T.10, vyp.2. – S. 88/
- Ветров В.В. Степовый канюк // Червона книга Харківської області. Тваринний світ / За ред. Г.О.Шандикова, Т.А.Атемасової. Гол. ред. В.А.Токарський. – Х., 2013. – С.310. /Vetrov V.V. Stepovyy kanyuk // Chervona knyga Kharkivs'koyi oblasti. Tvarynnyy svit / Za red. G.O.Shandykova, T.A.Atemasovoi. Gol. red. V.A.Tokars'kyi. – Kh., 2013. – S. 310./
- Витер С.Г. Гнездование желны *Dryocopus martius* в Харьковской области: новые границы области гнездования вида // Рус. орнитол. журн. – 2013. – Т.22. Экспресс-выпуск №881. – С.1384–1388. /Viter S.G. Gnezdovaniye zhelny Dryocopus martius v Khar'kovskoy oblasti: novyye granitsy oblasti gnezdovaniya vida // Rus. ornitol. zhurn. – 2013. – T.22. Ekspress-vypusk №881. – S. 1384–1388./
- Волчанецкий И.Б. Птицы опушек лиственных лесов Харьковской и Сумской областей // Ученые записки Харьковского гос. ун-та. – Т.33 (Труды н.-и. ин-та биологии. Т.14–15). – Х., 1950. – С. 222–223. /Volchanetskiy I.B. Ptitsy opushek i listvennykh lesov Kharkovskoy i Sumskoy oblastey // Uchenyye zapiski Khar'kovskogo universiteta. – 1950. – T.33 (Tr. n.-i. in-ta biol. – T.14–15). – S. 222–223./
- Волчанецкий И.Б. К орнітофауне Северо-восточной Украины // Ученые записки Харьковского университета. – 1954. – Т.52 (Тр. н.-и. ин-та биол. – Т.20. Работы каф. зоологии позвоночных). – С. 63–64. /Volchanetskiy I.B. K ornitofaune Severo-vostochnoy Ukrainy // Uchenyye zapiski Khar'kovskogo universiteta. – 1954. – T.52 (Tr. n.-i. in-ta biol. – T.20. Raboty kaf. zoologii pozvonochnykh). – S. 63–64./
- Волчанецкий И.Б. Об орнітофауне Восточной Украины // Вторая межвед. научн. конф. по изучению природных и трудовых ресурсов, размещению пром. и с\х Левобережной Украины и их использованию. Тез. докл. Вып.7. Почвенно-биологическая секция. – Харьков, 1963. – С. 74–77. /Volchanetskiy I.B. Ob ornitofaune Vostochnoy Ukrainy // Vtoraya mezhd. nauchn. konf. po izucheniyu prirodnykh i trudovykh resursov, razmeshcheniyu prom. i s/kh Levoberezhnoy Ukrainy i ikh ispol'zovaniyu. Tez. dokl. Vyp.7. Pochvenno-biologicheskaya sektsiya. – Kharkov, 1963. – S. 74–77./
- Волчанецкий И.Б., Лисецкий А.С., Капралова Н.И. К орнітофауне лесов бассейна Северского Донца // Ученые записки Харьковского университета. – Х., 1954. – Т.52 (Тр. н.-и. ин-та биол. – Т.20. Работы каф. зоологии позвоночных). – С. 33–45. /Volchanetskiy I.B., Lisetskiy A.S., Kapralova N.I. K ornitofaune lesov basseyna Severskogo Dontsa // Uchenyye zapiski Khar'kovskogo universiteta. – Kh., 1954. – T.52 (Tr. n.-i. in-ta biol. – T.20. – Raboty kaf. zoologii pozvonochnykh). – S. 33–45./
- Волчанецкий И.Б., Лисецкий А.С., Кривицкий И.А., Есилевская М.А. О современном облике орнітофауны Харьковской области // Тез. докл. VII Всес. зоогеографич. конф. – М., 1979. – С.190. /Volchanetskiy I.B., Lisetskiy A.S., Krivitskiy I.A., Yesilevskaya M.A. O sovremennom oblike ornitofauny Khar'kovskoy oblasti // Tez. dokl. VII Vses. zoogeografich. konf. – M., 1979. – S. 190./
- Гудина А.Н. Редкие птицы бассейна Орели // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тез. докл. 1 Всес. Съезда орнитол. об-ва и IX Всесоюзн. орнитол. конф. – 1986. – Ч.1. – С.179. /Gudina A.N. Redkiye ptitsy basseyna Oreli // Izuchenie ptits SSSR, ikh okhrana i ratsional'noye ispol'zovaniye. Tez. dokl. 1 Vses. S'yezda ornitol. ob-va i IX Vsesoyuzn. ornitol. konf. – 1986. – Ch.1. – S. 179./
- Гусев В.М., Лисецкий А.С., Куниченко А.А. Теплая осень и зима 1947/48 гг. в жизни животных окрестностей Харькова // Ученые записки ХГУ. – 1952. – Т.44. (Тр. Н.-и. Ин-та биол. Т.16). – С. 93–97. /Gusev V.M., Lisetskiy A.S., Kunichenko A.A. Teplaya osen' i zima 1947/48 gg. v zhizni zhivotnykh okrestnostey Khar'kova // Uchenyye zapiski KhGU. – 1952. – T.44. (Tr. N.-i. In-ta biol. T.16). – S. 93–97./
- Демет'єв Г.П. Семейство вьюрковые // Птицы СССР. – 1954. – Т.6. – С. 200–204. /Dement'yev G.P. Semeystvo v'yurkovyye // Ptitsy SSSR. – 1954. – T.6. – S. 200–204./
- Демченко М.А., Демченко О.М. Физико-географическое районирование Харьковской области // Харьковская область: природа и хозяйство: материалы Харьковского отдела Географического общества Украины. – Харьков, 1971. – Вып.8. – С. 54–67. /Demchenko M.A., Demchenko O.M. Fiziko-geograficheskoye rayonirovaniye Khar'kovskoy oblasti // Khar'kovskaya oblast': priroda i khozyaystvo: materialy Khar'kovskogo otdela Geograficheskogo obshchestva Ukrainy. – Khar'kov, 1971. – Vyp.8. – S. 54–67./

Домашевський С.В. Малий підорлик // Червона книга Харківської області. Тваринний світ / За ред. Г.О.Шандикова, Т.А.Атемасової. Гол. ред. В.А.Токарський. – Харків, 2013. – С.314. /Domashevskiy S.V. Malyy pidorlyk // Chervona knyga Kharkivs'koyi oblasti. Tvarynnyy svit / Za red. G.O. Shandikova, T.A.Atemasovoi. Gol. red. V.A.Tokars'kyu. – Kharkiv, 2013. – S.314./

Есилевская М.А., Кривицкий И.А., Лисецкий А.С. и др. О новых орнитологических находках в Северо-Восточной оконечности Украины. Сообщение 1. // Вестник Харьковского университета. – 1988. – №313 (Проблемы физиологии и биохимии онтогенеза и физиологической генетики). – С. 84–85. /Yesilevskaya M.A., Krivitskiy I.A., Lisetskiy A.S. i dr. O novykh ornitologicheskikh nakhodkakh v Severo-Vostochnoy okonechnosti Ukrainy. Soobshcheniye 1. // Vestnik Khar'kovskogo universiteta. – 1988. – №313 (Problemy fiziologii i biokhimii ontogeneza i fiziologicheskoy genetiki). – S. 84–85./

Зарудный Н.А. Птицы долины р. Орчик и окололежащей степи // Материалы к познанию фауны и флоры российской империи. Отд. зоол. – 1892. – Вып.1. – С. 138–155. /Zarudnyy N.A. Ptitsy doliny r. Orchik i okololezhashchey stepi // Materialy k poznaniyu fauny i flory rossiyskot imperii. Otd. zool. – 1892. – Vyp.1. – S. 138–155./

Зарудный Н.А. Несколько заметок по орнитофауне Харьковской и Полтавской губерний // Орнитологический вестник. – 1911. – № 3–4. – С. 272–277. /Zarudnyy N.A. Neskol'ko zametok po ornitofaune Khar'kovskoy i Poltavskoy gubernii // Ornitologicheskii vestnik. – 1911. – № 3–4. – S. 272–277./

Книш М.П. Нові дані про деяких рідкісних, маловивчених і залітних птахів Сумської області // Екологія і раціональне природокористування. Зб. наук. праць. – Суми, 2006. – С. 150–162. /Knysh M.P. Novi dani pro deyakykh ridkisnykh, malovyvchenykh i zalitnykh ptakhiv Sums'koyi oblasti // Ekologiya i ratsional'ne pryrodokorystuvannya. Zb. nauk. prats'. – Sumy, 2006. – S. 150–162./

Кривицкий И.А., Есилевская М.А., Лисецкий А.С., Кныш Н.П. О новых орнитологических находках в Северо-Восточной оконечности Украины. Сообщение 2 // Вестн. Харьк. ун-та. – 1990. – №346. Новые исслед. по онтогенезу, гетерозису и экологии животных. – Харьков: Основа при Харьк. ун-те, 1990. – С. 80–82. /Krivitskiy I.A., Yesilevskaya M.A., Lisetskiy A.S., Knysh N.P. O novykh ornitologicheskikh nakhodkakh v Severo-Vostochnoy okonechnosti Ukrainy. Soobshcheniye 2 // Vestn. Khar'k. un-ta. – 1990. – №346. Novyye issled. po ontogenezu, geterozisu i ekologii zhyvotnykh. – Kharkov: Osnova pri Khar'k. un-te, 1990. – S. 80–82./

Кривицкий И.А. Ревизия орнитофауны Харьковской области // Мат. X Всесоюзной орнитологической конф. – Ч.1. – Минск, 1991. – С. 93–94. /Krivitskiy I.A. Reviziya ornitofauny Khar'kovskoy oblasti // Mat. X Vsesoyuznoy ornitologicheskoy konf. – Ch.1. – Minsk, 1991. – S. 93–94./

Лисецкий А.С. Орнитофауна Изюмских пристепных боров и пути ее обогащения полезными птицами // Ученые записки Харьковского университета. – 1952. – Т.44 (Труды н.-и. ин-та биол., Т.16). – С. 55–72. /Lisetskiy A.S. Ornitofauna Izyumskikh pristepnykh borov i puti yeye obogashcheniya poleznymi ptitsami // Uchenyye zapiski Khar'kovskogo universiteta. – 1952. – T.44 (Trudy n.-i. in-ta biol., T.16). – S. 55–72./

Лисецкий А.С. Некоторые новые данные о распространении птиц и млекопитающих на Украине // Ученые записки Харьковского университета. – 1959. – Т.56 (Тр. н.-и. ин-та биологии и биол. ф-та. Т.28). – С. 157–159. /Lisetskiy A.S. Nekotoryye novyye dannyye o rasprostraneniі ptits i mlekopitayushchikh na Ukraine // Uchenyye zapiski Khar'kovskogo universiteta. – 1959. – T.56 (Tr. n.-i. in-ta biologii i biol. f-ta. T.28). – S. 157–159./

Лисецкий А.С. Об изменении фауны птиц Восточной Украины за последние сто лет // Новости орнитологии. Мат. IV Всес. орнитол. конф. – Алма-Ата, 1965. – С. 219–221. /Lisetskiy A.S. Ob izmenenii fauny ptits Vostochnoy Ukrainy za posledniye sto let // Novosti ornitologii. Mat. IV Vses. ornitol. konf. – Alma-Ata, 1965. – S. 219–221./

Лисецкий А.С. Об изменении фауны птиц Харьковской области за последние сто лет // Природные и трудовые ресурсы Левобережной Украины и их использование. Мат. II Межвед. научн. конф. – 1966. – Т.7. Геоморфология, климат, почвы, растительность и животный мир. – С. 297–301. /Lisetskiy A.S. Ob izmenenii fauny ptits Khar'kovskoy oblasti za posledniye sto let // Prirodnyye i trudovyye resursy Levoberezhnoy Ukrainy i ikh ispol'zovaniye. Mat. II Mezhdved. nauchn. konf. – 1966. – T.7. Geomorfologiya, klimat, pochvy, rastitel'nost' i zhyvotnyy mir. – S. 297–301./

Лисецкий А.С., Пальмер Л.В. О некоторых особенностях гнездящейся орнитофауны древесных насаждений г. Харькова // Вестник Харьковского университета. – 1976. – №135 (Проблемы онтогенеза, гетерозиса и биоэкологии животных). – С. 125–127. /Lisetskiy A.S., Pal'mer L.V. O nekotorykh osobennostyakh gnezdyashcheysya ornitofauny drevesnykh nasazhdeniy g. Khar'kova // Vestnik Khar'kovskogo universiteta. – 1976. – №135. Problemy ontogeneza, geterozisa i bioekologii zhyvotnykh. – S. 125–127./

Лисецкий А.С., Кривицкий И.А., Куниченко А.А., Шурубуря П.В. Заметки о некоторых редких и исчезающих птицах Харьковской области // Вестник Харьковского университета. – 1978. – №164 (Проблемы онтогенеза, гетерозиса и экологии животных). – С. 97–100. /Lisetskiy A.S., Krivitskiy I.A., Kunichenko A.A., Shurubura P.V. Zametki o nekotorykh redkikh i ischezayushchikh ptitsakh Khar'kovskoy oblasti // Vestnik Khar'kovskogo universiteta. – 1978. – №164 (Problemy ontogeneza, geterozisa i ekologii zhyvotnykh). – S. 97–100./

Милобог Ю.В. Соколообразные (Falconiformes) степной зоны Украины: видовой состав, территориальное распределение, динамика численности и охрана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук / 03.00.08 – зоология. – Киев, 2012. – 28с. /Milobog Yu.V. Sokoloobraznyye (Falconiformes) stepnoy zony Ukrainy: vidovoy

sostav, territorial'noye raspredeleniye, dinamika chislenosti i okhrana. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk / 03.00.08 – zoologiya. – Kiyev, 2012. – 28s./

Надточий Г.С. Індійська очеретянка // Червона книга Харківської області. Тваринний світ / За ред. Г.О.Шандикова, Т.А.Атемасової. Гол. ред. В.А.Токарський. – Х., 2013. – С. 353. /Nadtochy G.S. Indiy'ska ochereyanka // Chervona kniga Kharkivs'koyi oblasti. Tvarynnyy svit / Za red. G.O.Shandykova, T.A.Atemasovoi. Gol. red. V.A.Tokars'kiy. – Kh., 2013. – S. 353./

Надточий Г.С. Зелений вівчарик // Червона книга Харківської області. Тваринний світ / За ред. Г.О.Шандикова, Т.А.Атемасової. Гол. ред. В.А.Токарський. – Х., 2013. – С. 356 /Nadtochy G.S. Zelenyy vivcharyk // Chervona kniga Kharkivs'koyi oblasti. Tvarynnyy svit / Za red. G.O.Shandykova, T.A.Atemasovoi. Gol. red. V.A.Tokars'kyu. – Kh., 2013. – S. 356./

Рудинський О.М. Про гніздування дрозда-омелюха *Turdus viscivorus viscivorus* L. і чаєчки північної *Penthestes atricapillus borealis* Selys. у Харківській області // Ін-т зоології та біології АН УРСР. Збірник праць зоологічного музею. – 1937. – №20. – С. 133–137. /Rudyns'ky O.M. Pro gnizduvannya drozda-omelyukha *Turdus viscivorus viscivorus* L. i chayechky pivnichnoyi *Penthestes atricapillus borealis* Selys. u Kharkivs'kiy oblasti // In-t zoologii ta biologiyi AN URSSR. Zbirnyk prats' zoologichnogo muzeyu. – 1937. – №20. – S. 133–137./

Рудинський О.М., Горленко Л.С. До фауни хижих птахів середньої течії р.Північного Дінця // Пр. Ін-ту зоол. та біол. АН УРСР. – 1937. – Т.18 (36. Праць зоол. музею. №20). – С. 141–155. /Rudyns'ky O.M., Gorlenko L.S. Do fauny khyzhykh ptakhiv seredn'yoiy techiyi r.Pivnichnogo Dintsya // Pr. In-tu zool. ta biol. AN URSSR. – 1937. – T.18 (Zb. Prats' zool. muzeyu. №20). – S. 141–155./

Сомов Н.Н. Орнитологическая фауна Харьковской губернии. – Харьков: тип. А.Дарре, 1897. – 689с. (Отд. прил. к 26 тому «Трудов Общества испытателей природы при Харьковском имп. ун-те»). /Somov N.N. Ornitologicheskaya fauna Khar'kovskoy gubernii. – Khar'kov: tip. A.Darre, 1897. – 689s. (Otd. pril. k 26 tomu “Trudov Obshhestva ispytateley prirody pri Khar'kovskom imp. un-te”)./

Чаплыгина А.Б., Кривицкий И.А. Рябинник в условиях трансформированных ландшафтов Харьковской области // Беркут. – 1996. – Т.5, №2. – С. 158–162. /Chaplygina A.B., Krivitskiy I.A. Ryabinnik v usloviyakh transformirovannykh landshaftov Khar'kovskoyi oblasti // Berkut. – 1996. – T.5, №2. – S.158–162./

Червона книга Харківської області. Тваринний світ / За ред. Г.О.Шандикова, Т.А.Атемасової. Гол. ред. В.А.Токарський. – Харків: ХНУ імені В.Н.Каразіна, 2013. – 472с. /Chervona knyga Kharkivs'koyi oblasti. Tvarynnyy svit / Za red. G.O.Shandykova, T.A.Atemasovoi. Gol. red. V.A.Tokars'kyu. – Kharkiv: KhNU imeni V.N.Karazina, 2013. – 472s./

Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. – М.-Л.: АН СССР, 1938. – Т.1. Ч.2. – С. 1–157. /Shtegman B.K. Osnovy ornitogeograficheskogo deleniya Palearktiki // Fauna SSSR. Ptitsy. – M.-L.: AN SSSR, 1938. – T.1. Ch.2. – S. 1–157./

IOC World BirdList version 5.3 (International Ornithological Committee World BirdList). (<http://www.worldbirdnames.org/>)

Представлено: М.Д.Матвеев / Presented by: M.D.Matveev

Рецензент: В.А.Токарський / Reviewer: V.A.Tokarsky

Подано до редакції / Received: 01.09.2015

УДК: 598.288.5 (470.6)

Особенности взаимоотношений двух подвидов черноголового чекана (*Saxicola torquata*) на Северном Кавказе

М.В.Банік

НИИ биологии, Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
mikbanik@ukr.net

Особенности взаимоотношений двух подвидов черноголового чекана (*Saxicola torquata* s.l.) на Северном Кавказе проанализированы на основе материалов Музея природы Харьковского национального университета и экспедиционных исследований в Республике Дагестан (Россия) в 1998 г. Представители расы *variegata* (восточнопалеарктическая группа подвидов) надёжно отличаются от встречающихся на Кавказе черноголовых чеканов расы *rubicola* (западнопалеарктическая группа подвидов) по длине крыла. Представители кавказских популяций *rubicola* отличаются от восточнукраинских птиц того же подвида по размерам, но эти различия недостоверны. Вопреки данным, отражённым в фаунистических сводках, ареал подвида *rubicola* доходит на восток до окраин Кавказской горной страны. Для популяций *rubicola* и *variegata* на Северном Кавказе характерно высотное и экотопическое разделение. Особенности распространения и экологии двух форм черноголового чекана на Северном Кавказе подтверждают обоснованную на генетическом материале видовую самостоятельность западной и восточной групп подвидов в Палеарктике.

Ключевые слова: черноголовый чекан (*Saxicola torquata sensu lato*), Северный Кавказ, морфометрические признаки, распространение, высотное и биотопическое распределение.

Особливості взаємовідносин двох підвидів чорноголової трав'янки (*Saxicola torquata*) на півночі Кавказу

М.В.Банік

Особливості взаємовідносин двох підвидів чорноголової трав'янки (*Saxicola torquata* s.l.) на півночі Кавказу проаналізовані на основі матеріалів Музею природи Харківського національного університету і експедиційних досліджень у Республіці Дагестан (Росія) у 1998 р. Представники раси *variegata* (східнопалеарктична група підвидів) надійно відрізняються від кавказьких трав'янок раси *rubicola* (західнопалеарктична група підвидів) за довжиною крила. Представники кавказьких популяцій *rubicola* відрізняються від східноукраїнських птахів того ж підвиду за розмірами, проте ці відмінності не є достовірними. Всупереч даним, що містяться у фаунистичних зведеннях, ареал підвиду *rubicola* доходить на схід до окраїн Кавказької гірської країни. Для популяцій *rubicola* і *variegata* на півночі Кавказу характерним є висотне та екотопічне розділення. Особливості розповсюдження і екології двох форм чорноголової трав'янки на півночі Кавказу підтверджують доведену на генетичному матеріалі видову самостійність західної та східної груп підвидів у Палеарктиці.

Ключові слова: чорноголова трав'янка (*Saxicola torquata sensu lato*), Північний Кавказ, морфометричні ознаки, розповсюдження, висотний і біотопічний розподіл.

Some aspects of relationships of two subspecies of the Common Stonechat (*Saxicola torquata*) in Northern Caucasus

M.V.Banik

Some aspects of relationships of two subspecies of the Common Stonechat (*Saxicola torquata* s.l.) in Northern Caucasus were analysed with use of collections of the Natural History Museum of Kharkiv National University and own field data gathered in expeditions of 1998 year in Dagestan Republic (Russia). Stonechats of *variegata* race (Eastern Palearctic group of subspecies) may be reliably discerned from Caucasian representatives of *rubicola* race (Western Palearctic group of subspecies) by wing length. Caucasian representatives of *rubicola* race differ from Eastern-Ukrainian individuals of the same subspecies by size but these differences are not significant. Contrary to the opinion expressed in major compendiums the range of *rubicola* race spreads to the east up to the borders of Caucasus mountains. There is a clear altitudinal and habitat separation of *rubicola* and *variegata* populations in Northern Caucasus. The data on distribution and ecology of two races of Common Stonechat in Northern Caucasus corroborate the treatment of Western and Eastern Palearctic groups of subspecies as separate species based on molecular phylogeny.

Key words: Common Stonechat (*Saxicola torquata sensu lato*), Northern Caucasus, morphometric characters, geographic range, altitudinal and habitat distribution.

Введение

В последние десятилетия на фоне расцвета филогенетической систематики и рутинного применения методов молекулярной филогении происходит процесс «разукрупнения» многих родов и видов птиц. Для большинства орнитологов такие изменения выглядят пугающим новшеством. Однако, на самом деле, мы всего лишь являемся свидетелями возвращения к старой, «дохартертовской» систематике XIX века. Именно выдающийся немецкий систематик Э.Хартерт (1859–1933) был инициатором объединения многих родов и видов палеарктических птиц (см. например, Hartert, 1903–1910; Rothschild, 1934; Бианки, 1907). Одновременно в его классическом труде «Птицы Палеарктической фауны» последовательно применён принцип триноминальной номенклатуры и узаконено понятие о подвиде как географической внутривидовой форме.

В настоящее время для многих групп птиц получены убедительные свидетельства в пользу необходимости разделения ещё недавно признанных «крупных» видов на более «мелкие». Показателен в этом смысле пример исключительно богатого географическими формами комплекса черноголовых чеканов (*Saxicola torquata* s.l.) – группы небольших по размеру мухоловковых птиц (семейство Muscicapidae), широко распространённых в открытых ландшафтах Палеарктики и Афротропической области. По представлениям разных авторов группа черноголовых чеканов объединяет 23–25 подвидов (Urquhart, 2002; Dickinson, 2003). Её ареал охватывает большую часть области распространения самого рода *Saxicola*.

Попытки выделения внутри упомянутого комплекса ряда видов, отчасти соответствующего делению этих форм в конце XIX столетия, были предприняты уже в начале 1990-х гг. Американские орнитологи по результатам гибридизации ДНК предлагали придать видовой статус комплексу из шести восточнопалеарктических подвидов (*maura*, *variegata*, *armenica*, *indica*, *przewalskii*, *stejnegeri*) (Sibley, Monroe, 1990). С середины 1990-х гг. взгляды об обособленности восточной (см. выше) и западной (*rubicola*, *hibernans*) групп палеарктических подвидов черноголового чекана получили подтверждение в работах немецких исследователей по секвенированию митохондриального гена цитохрома *b*, а также по анализу микросателлитов ядерной ДНК (Wittmann et al., 1995; Wink et al., 2002a, б). Те же данные свидетельствовали о видовой самостоятельности группы подвидов, распространённых в Афротропической области. Расхождение трёх комплексов подвидов, по данным молекулярной филогении, произошло от одного до трёх миллионов лет назад (Wink et al., 2002б). Их представители отличаются по морфологическим признакам, особенностям роста и линьки, по характеру звуковых сигналов, числу нормальных попыток размножения в году и контролю жизненных циклов и поэтому вполне могут рассматриваться как «хорошие» виды (Wink et al., 2002б).

В конце 2000-х гг. появились новые данные, согласно которым линии африканских и палеарктических черноголовых чеканов разделились 3,6 млн лет назад, а расхождение между западной и восточной группами подвидов в Палеарктике произошло приблизительно 2,5 млн лет назад (Illera et al., 2008). По уровню накопленных генетических различий (5,3–5,7 %) они вполне сравнимы с видами, надёжно выделяемыми внутри других близких таксономических групп, например, обыкновенным (*Luscinia luscinia*) и южным (*L. megarhynchos*) соловьями (6,6%), обыкновенной каменкой (*Oenanthe oenanthe*) и каменкой-плясуньей (*Oe. isabellina*) (5,0%), певчим дроздом (*Turdus philomelos*) и рябинником (*T. pilaris*) (3,4%; Wink et al., 2002a,б).

В ещё одном недавнем исследовании был подтверждён видовой статус западнопалеарктических (*rubicola*) и центральнопалеарктических (*maura*) черноголовых чеканов, но, кроме того, обоснована необходимость корректировки таксономического положения дальневосточных и восточносибирских популяций (*stejnegeri*) (Zink et al., 2009, 2010). Филогенетическая реконструкция показывает, что эта группа отделилась от единого ствола черноголовых чеканов ранее разделения остальных палеарктических и африканских форм и поэтому также заслуживает видового статуса.

Для анализа взаимоотношений между западно- и восточнопалеарктическими группами подвидов черноголового чекана ключевым представляется Кавказский регион. Именно здесь перекрываются ареалы европейской расы *rubicola* и представителей восточного комплекса – *variegata* и *armenica* (Urquhart, 2002). К сожалению, до сих пор генетический материал по кавказским популяциям был использован в построении молекулярной филогении рода *Saxicola* лишь однажды (Zink et al., 2009, 2010). Что же касается исследований в природе, то они показывают определённую степень биотопической и высотной сегрегации этих подвидов в местах их совместного обитания на Кавказе (Бутурлин, 1929; Даль, 1946). К настоящему времени наиболее полно особенности распространения черноголовых чеканов подвидов *rubicola* и *variegata* на Северном Кавказе

рассмотрены в работе Б.А.Казакова и Г.Б.Бахтадзе (1999). Тем не менее, любые дополнительные сведения по их морфологии, географическому и биотопическому распределению, поведению в области симпатрии на Кавказе представляют значительный интерес. Они важны для выяснения истории взаимоотношений западной и восточной линий палеарктических черноголовых чеканов.

В настоящей работе проанализированы такие дополнительные данные по материалам коллекции Музея природы Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина (ХНУ). Основную их часть составляют сборы экспедиций по Ставропольскому краю и Дагестану (Российская Федерация), осуществлённых в 1954 г. и 1963–65 гг. под руководством профессора И.Б.Волчанецкого. Кроме того, в работе использованы собственные данные автора по высотному и биотопическому распределению черноголовых чеканов в Дагестане, собранные в 1998 г., а также результаты изучения морфометрических признаков птиц, относящихся к расе *rubicola* и гнездящихся в Харьковской области (Украина).

Методика

Для уточнения особенностей распространения и морфологических характеристик разных подвидов черноголовых чеканов на Кавказе нами были выполнены измерения и описания окраски экземпляров в коллекции Музея природы ХНУ. Особое внимание уделяли проблеме определения таксономической принадлежности коллекционных экземпляров по размерам и признакам окраски оперения. При этом пользовались известными признаками, отличающими представителей встречающегося на Северном Кавказе представителя восточнопалеарктических форм (подвид *variegata*) от западноевропейских чеканов (Гладков, 1954; Cramp, 1988; Urquhart, 2002). Размеры чеканов подвида *variegata* существенно больше, чем птиц формы *rubicola*, что особенно хорошо прослеживается по длине крыла у самцов. Особенности окраски также являются надёжными признаками, по которым этих птиц можно легко определять не только в руках, но и при наблюдениях в природе. Для самцов формы *variegata* в брачном оперении характерно большее развитие белого цвета на шее, по бокам груди, на крыловой полосе, рулевых перьях, что проявляется, в частности, в общем более светлом облике птиц. Оранжевый цвет у самцов образует достаточно ограниченное пятно на груди и не простирается на бока и живот, как у птиц подвида *rubicola*. Подмышечные перья у взрослых самцов *variegata* чёрного цвета. У европейских птиц они окрашены в светлые тона (Cramp, 1988; Urquhart, 2002). Птицы подвида *variegata* отличаются от других форм большим развитием белого цвета на крайних рулевых (обычно он занимает около $\frac{3}{4}$ длины пера), и этот признак может быть использован при определении подвидовой принадлежности птиц в природе. Особенности окраски служили основным диагностическим признаком для определения подвидовой принадлежности экземпляров коллекции Музея природы ХНУ.

Измерения коллекционных экземпляров и живых птиц проводили, пользуясь стандартными рекомендациями (Виноградова и др., 1976). В том числе, для измерения длины крыла пользовались методом «прижатого и выпрямленного крыла» (Виноградова и др., 1976). Всего просмотрено и измерено 28 экземпляров из коллекции Музея природы ХНУ и 18 особей, отловленных в пойме р. Муром в Харьковском районе Харьковской области в 1994–2003 гг. Это дало возможность сравнить размерные характеристики кавказских и восточнукраинских представителей расы *rubicola*. Для сравнения выборки применяли методы непараметрической статистики (Компьютерная..., 1990).

Результаты и обсуждение

Морфометрия и признаки окраски оперения птиц подвидов *variegata* и *rubicola* на Кавказе

Тщательное изучение экземпляров черноголовых чеканов, собранных на Кавказе коллекторами И.Б.Волчанецкого, показало ошибочность определения подвидовой принадлежности части этих птиц. Фактически, все добытые в экспедициях И.Б.Волчанецкого черноголовые чеканы были отнесены к расе *variegata*, хотя среди них, несомненно, есть и представители западноевропейского подвида *rubicola*. 16 экземпляров, первоначально определённых как *variegata*, были отнесены нами к расе *rubicola*. Дополнительно мы определили также подвиговую принадлежность остальных экземпляров черноголовых чеканов в коллекции Музея природы ХНУ, добытых на территории Кавказа, Предкавказья, Закавказья и в низовьях Волги.

Птицы обеих форм в коллекции Музея природы ХНУ хорошо отличаются по размерам: длина крыла для самцов *rubicola* составила 61,5–66,0 мм (средняя – $63,9 \pm 0,5$ мм; $n=12$), для самок этого подвида – 60,0–65,0 мм (средняя – $63,0 \pm 0,8$ мм; $n=5$), для самцов *variegata* – 68,0–71,5 мм (средняя –

69,4±0,5 мм; n=9). Как видно, по признаку длины крыла самцов значения для этих двух подвидов вообще не перекрываются. Анализ доступной литературы показывает, что между представителями восточных популяций подвида *rubicola* и популяций *variegata* почти не бывает перекрывания по такому признаку, как длина крыла (табл.).

Таблица.

Длина крыла черноголовых чеканов подвидов *rubicola* (Восточное Средиземноморье и Кавказ) и *variegata*

Географ. р-н; источник сведений	Длина крыла, мм											
	Подвид <i>rubicola</i>						Подвид <i>variegata</i>					
	Самцы			Самки			Самцы			Самки		
	n	lim	среднее	n	Lim	среднее	n	Lim	среднее	n	lim	среднее
Кавказ ¹ Колл. Музея природы ХНУ	12	61,5–66,0	63,9±0,5	5	60,0–65,0	63,0±0,8	9	68,0–71,5	69,4±0,5	–	–	–
Южная Югославия, Греция и Турция; Статр, 1988	58	63,0–69,0	64,8±1,4	28	62,0–66,0	63,9±1,3	–	–	–	–	–	–
Кавказ; Бутурлин, 1929	9	61,5–67,0	63,1	–	–	–	12	66,0–74,0	68,9	–	–	–
Армения; Даль, 1946	9	61,6–63,2	–	8	62,0–65,0	–	3	68,2–70,8	–	2	67,5–69,1	–
Волго-Уральский регион и Судан (зимовки); Статр, 1988	–	–	–	–	–	–	7	70,0–74,0	71,9	3	68,0–72,0	70,2
Волго-Уральский регион; Urquhart, 2002	–	–	–	–	–	–	7	68,0–75,0	70,6	9	68,0–72,5	69,0

Длина хвоста у кавказских представителей расы *rubicola* в коллекции Музея природы ХНУ колебалась в пределах 40,5–52,5 мм, составляя, в среднем, 46,4±0,5 мм (n=18). Длина хвоста у чеканов подвида *variegata* составляла 47,0–54,0 мм, в среднем 50,4±0,9 мм (n=10). Различия по этому признаку оказались достоверными (тест Манна-Уитни; U=34,0; p<0,05; n₁=18, n₂=10).

Важным диагностическим признаком является степень развития белого цвета на рулевых перьях. У всех кавказских представителей расы *rubicola* белый цвет на рулевых полностью отсутствовал. У чеканов, определённых нами как *variegata*, максимальная длина белого участка на рулевых перьях составляла 27–45 мм, в среднем 34,8±1,8 мм (n=10). Выраженная в процентах эта же величина колебалась в пределах 56,9–84,9 %, в среднем 69,0%. Длина белого участка на рулевых перьях птиц в коллекции Британского Музея Естественной Истории составляла 32,5–47,0 мм (n=16;

¹ Для *rubicola* включая Предкавказье, для *variegata* включая Предкавказье, Закавказье и район нижней Волги.

Urquhart, 2002). У всех, кроме двух экземпляров, белый цвет занимал 67–90 % от общей длины хвоста, в среднем 81,8% (n=14; Urquhart, 2002). Таким образом, развитие белого цвета на рулевых перьях является надёжным признаком, позволяющим отличать черноголовых чеканов подвида *variegata*, в том числе и от представителей расы *armenica*, у которых обычно белый участок занимает менее половины длины хвоста (33,8–55,2 %, в среднем 42,8%; n=10; Urquhart, 2002).

Размеры птиц из восточнoукраинских и кавказских популяций подвида *rubicola*

В своё время черноголовые чеканы западнопалеарктической группы, обитающие на Кавказе, были выделены С.А.Бутурлиным в отдельный подвид *amaliae* (Бутурлин, 1929). По его данным, черноголовые чеканы, гнездящиеся в горах Западного и Северного Кавказа на высотах от 700 до 2600 м, отличаются от типичных *rubicola* более тёмной окраской оперения, формой крыла и меньшими размерами. Позднее, в 1935 г., форма *amaliae* была синонимизирована с *rubicola* Б.К.Штегманом (Штегман, 1935). Последнее по времени исследование подвидовых признаков кавказских чеканов подтвердило правильность этой синонимизации (Казаков, Бахтадзе, 1999).

Мы сравнили размеры черноголовых чеканов, добытых на Кавказе и отловленных в Харьковской области, и характеризующихся окрасочными признаками расы *rubicola*. Длина крыла самцов для выборки из восточнoукраинской популяции составила 63,0–69,0 мм (средняя – 65,4±0,7 мм; n=9). Длина крыла самок в той же выборке колебалась в пределах 60,5–67,0 мм (средняя – 64,0±0,8 мм; n=9). Сравнение выборок показало, что между кавказскими и восточнoукраинскими птицами нет значимых отличий по длине крыла (тест Манна-Уитни; для самцов U=29,5; p>0,05; n₁=12; n₂=9; для самок U=16,5; p>0,05; n₁=5; n₂=9). Тем не менее, в целом, размеры птиц, добытых на Кавказе, действительно оказываются ощутимо меньшими (рис. 1). Поэтому, хотя подвидовой статус кавказских популяций *rubicola* пока не подтверждается, желателен изучение этого вопроса на хороших сериях не только с использованием морфометрических данных, но и с применением методов анализа ДНК.

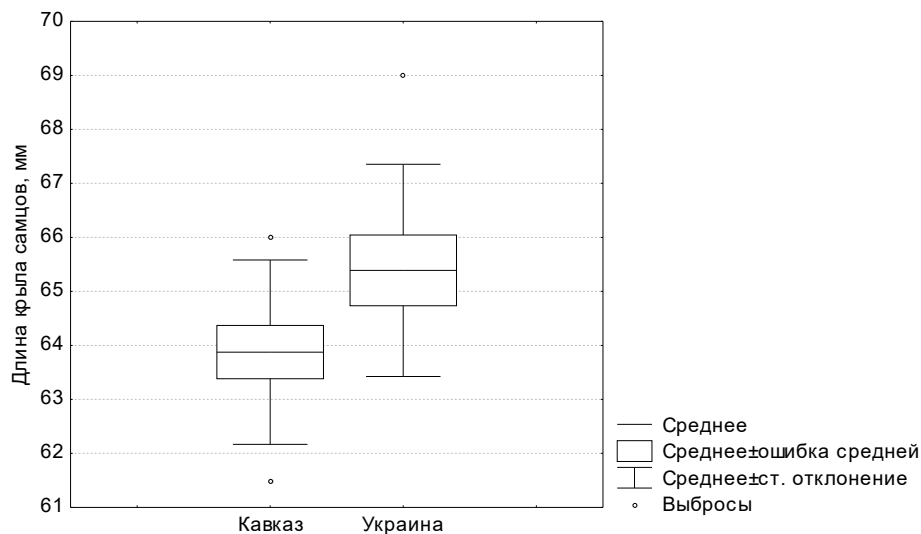


Рис. 1. Длина крыла самцов из кавказских и восточнoукраинских популяций подвида *rubicola*

Высотное и биотопическое распределение черноголовых чеканов на Кавказе

Интересен характер распространения подвидов *rubicola* и *variegata* на Кавказе. В цитированной работе С.А.Бутурлина (1929) на основании данных Л.Б.Бёме указывалось, что восточная граница ареала западноевропейской формы проходит приблизительно по меридиану Владикавказа (44° в.д.). Эта информация была воспроизведена в нескольких крупных русскоязычных сводках (Гладков, 1954; Степанян, 1990, 2003) и, вероятно, оттуда попала в ряд западных изданий (см., например, Urquhart, 2002; Hellström, Waern, 2011). В действительности, сложно ожидать меридиональной границы распространения в пределах горной страны, простирающейся преимущественно в широтном

направлени. Помилка в визначенні меж розповсюдження форми *rubicola* на Кавказі була виправлена в обзорній роботі Б.А.Казакова і Г.Б.Бахтадзе (1999). Матеріали зборів І.Б.Волчанецького і наші дані також вказують на те, що ареал чорноголових чеканів форми *rubicola* на Великому Кавказі простягається на схід до окраїн Горного Дагестану.

Підвид *variegata* являється пов'язаним у своєму розповсюдженні з низменностями, оточуючими Каспійський басейн, але, крім того, він зустрічається повсюдно в Передкавказ'ї. Які ж його взаємовідносини з підвидом *rubicola*? Симпатричні ці форми? С.А.Бутурлін (1929) першим звернув увагу на суттєві відмінності в висотному і біотопічному розподілі чорноголових чеканів на Кавказі. Він вказував, що в місцях перекриття ареалів на сході цієї гірської країни пташки підвиду *variegata* займають низинні і краще зволожені ділянки. Темнохвоста ж європейська форма вибирає для гніздування виключно гірські райони.

За даними Б.А.Казакова і Г.Б.Бахтадзе (1999), зустрічаються в регіоні Великого Кавказу і в Передкавказ'ї підвиди чорноголового чекана майже повністю просторово розділені через суттєві відмінності в вимогах до гніздових місцьобитання. Пташки форми *rubicola* гніздяться переважно в гірсько-лісовому поясі на лугових ділянках і тільки вздовж південного макросхилу Великого Кавказу спускаються до рівня моря. Чекани підвиду *variegata* ухиляються від гірських умов і віддають перевагу добре зволеним місцьобитанням (заливні луки, сільськогосподарські землі) в напівпустинній і степній зонах.

Аналіз колекційних матеріалів Музею природи ХНУ підтверджує висновки Б.А.Казакова і Г.Б.Бахтадзе (1999). Так, майже всі пташки, визначені нами як *rubicola*, були здані в різних районах Північного Кавказу на висотах від 500 до 1400 м. В той же час, всі екземпляри *variegata* походять з рівнинних районів з висотами від -10 до 50 м.

Собственні дослідження в Дагестані в травні і червні 1998 р. підтвердили особливості розповсюдження і екологічних зв'язків двох форм чорноголового чекана в регіоні (рис. 2).

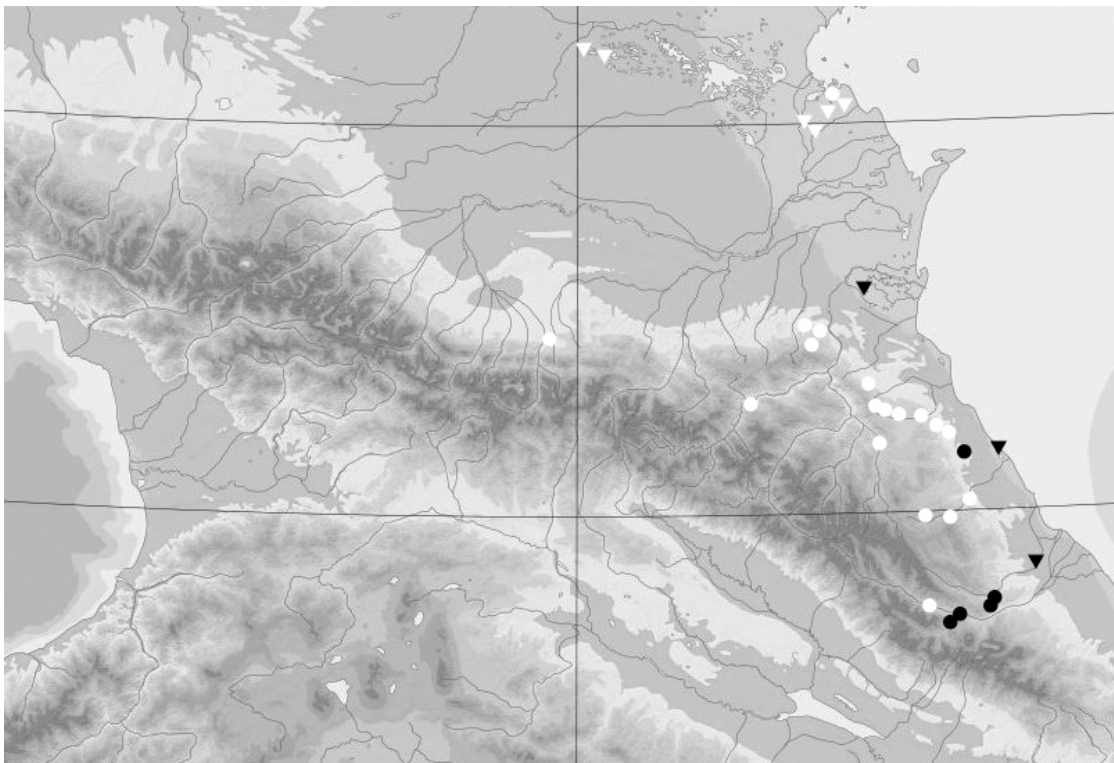


Рис. 2. Висотне розподілення підвидів чорноголового чекана на Північно-східному Кавказі (колішки – зустрічі підвиду *rubicola*, трикутники – зустрічі підвиду *variegata*; білі – за матеріалами Музею природи Харківського національного університету, чорні – за даними експедиції 1998 р. в Дагестані)

Особи подвида *variegata* были обнаружены нами только в равнинных районах. Эти птицы гнездились на небольших участках засоленных лугов вдоль ирригационных каналов и тростниковых зарослей в полупустынных районах Приморской низменности (оз. Папас, оз. Алтаусское; -20 – -5 м над уровнем моря), а также на полях и виноградниках Южного Дагестана (с. Бут-Казмаляр Магарамкентского р-на, около 200 м над уровнем моря). Особи подвида *rubicola* были обнаружены нами в нескольких районах Горного Дагестана от пояса предгорий до верхней границы леса на границе с субальпийскими лугами: вдоль опушек и на картофельных огородах около с. Икра Курахского р-на (950 м), на полянах среди сухих предгорных лесов из дуба пушистого (*Quercus pubescens*) около с. Алхаджакент Новокаякентского р-на (400 м), на сухих склонах с кустарниками в долине р. Самур вблизи с. Хрюг Ахтынского р-на (1000 м) и вдоль верхней границы соснового леса на хребте Кябяттепе (2200–2300 м).

Как видно из приведенных данных (рис. 2), повсеместно на востоке Кавказа между подвидами *variegata* и *rubicola* сохраняется высотное разделение. Во всяком случае, данных о встречах птиц первой формы в горных районах (даже в низкогорье) нет вовсе. Для подвида *rubicola* известны отдельные находки на низменности. Так, одну особь этого подвида встретили 9.04.1930 г. в низовьях р. Сулак у с. Хаджи-Дада в Дагестане (высота -10 м над уровнем моря; Туров, Красовский, 1933). В коллекции Музея природы ХНУ есть один экземпляр *rubicola* (молодая птица, частично завершившая постювенальную линьку), добытый на территории Прикаспийской низменности, на р. Таловке в районе Кизлярского залива 24.07.1915 г. (высота – -20 м над уровнем моря). Однако эти встречи могут рассматриваться как случайные залёты в период миграционных и послегнездовых перемещений.

Биогеографические и экологические данные свидетельствуют в пользу того, что подвиды *rubicola* и *variegata* в зоне соприкосновения их ареалов на Кавказе ведут себя как настоящие виды. Таким образом, подтверждается обоснованная на генетическом материале видовая самостоятельность западной и восточной групп подвидов черноголовых чеканов в Палеарктике. Стойкие морфологические отличия позволяют надёжно определять формы *rubicola* и *variegata*, в том числе и при наблюдениях в природе. Вопрос о самостоятельности (подвидовом статусе) кавказских черноголовых чеканов в ряду других западных форм требует дополнительного изучения.

Благодарности

Автор благодарен Г.С.Джамирзоеву за помощь при проведении полевых исследований в Республике Дагестан (Российская Федерация) в 1998 году. Автор также весьма признателен хранителям орнитологической коллекции Музея природы Харьковского национального университета, В.Ф.Черникову и Т.Н.Девятко за предоставленную возможность работать с коллекционными экземплярами птиц.

Список литературы

- Бианки В.Л. Формы родов *Montifringilla* Brehm, *Pyrgilauda* Verr. и *Onychospiza* Przew., сем. Fringillidae // Ежегодн. Зоол. музея Импер. Акад. наук. – 1907. – Т.12, №4. – С. 555–597. /Bianki V.L. Formi rodov *Montifringilla* Brehm, *Pyrgilauda* Verr. i *Onychospiza* Przew., sem. Fringillidae // Ezhegodnik Zool. museya Imper. Akad. nauk. – 1907. – Т.12, №4. – С. 555–597./
- Бутурлин С.А. Птицы Северного Кавказа. Систематические записки. – Махач-Кала: Ассоциация Северо-Кавказских горских краеведческих организаций, 1929. – 43с. /Buturlin S.A. Ptitsy Severnogo Kavkaza. Sistematicheskiye zapiski. – Makhach-Kala: Assotsyatsiya Severo-Kavkazskikh gorskikh kraevedcheskikh organisatsiy, 1929. – 43s./
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Справочник. – М.: Наука, 1976. – 189с. /Vinogradova N.V., Dol'nik V.R., Yefremov V.D., Payevskiy V.A. Opredeleniye pola i vozrasta vorobyinykh ptits fauny SSSR. Spravochnik. – M.: Nauka, 1976. – 189s./
- Гладков Н.А. Дроздовые // Птицы Советского Союза. – Т.6. – М.: Гос. изд-во «Советская наука», 1954. – С. 405–621. /Gladkov N.A. Drozdovye // Ptitsy Sovetskogo Soyuz. Т.6. – М.: Gos. izd-vo "Sovetskaya nauka", 1954. – С. 405–621./
- Даль С.К. Данные о распространении черноголового чекана (*Saxicola torquata* L.) в Армянской ССР // Докл. АН Арм. ССР. – 1946. – Т.4, №2. – С. 51–54. /Dal' S.K. Dannyye o rasprostraneni chernogolovogo chekana (*Saxicola torquata* L.) v Armyanskoy SSR // Dokl. AN Arm. SSR. – 1946. – Т.4, №2. – С. 51–54./
- Казakov Б.А., Бахтadze Г.Б. О распространении двух форм черноголового чекана на юге Европейской части России // Кавк. орнитол. вестн. – 1999. – Вып.11. – С. 58–70. /Kazakov B.A., Bakhtadze G.B. O rasprostraneni dvukh form chernogolovogo chekana na yuge Yevropeyskoy chasti Rossii // Kavk. ornithol. vestn. – 1999. – Vyp.11. – С. 58–70./

- Компьютерная биометрика / Под ред. В.Н.Носова. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 232с. /Kompyuternaya biometrika / Pod red. V.N.Nosova. – M.: Izd-vo MGU, 1990. – 232s./
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. – М.: Наука, 1990. – 728с. /Stepanyan L.S. Konspekt ornitologicheskoy fauny SSSR. – M.: Nauka, 1990. – 728s./
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). – М.: Академкнига, 2003. – 808с. /Stepanyan L.S. Konspekt ornitologicheskoy fauny Rossii i sopredelnykh territoriy (v granitsakh SSSR kak istoricheskoy oblasti). – M.: Akademkniga, 2003. – 808s./
- Туров С.С., Красовский Д.Б. Очерк фауны Присулакского оленьего заповедника // Зоол. журн. – 1933. – Т.12, Вып.4. – С. 35–56. /Turov S.S., Krasovskiy D.B. Ocherk fauny Prisolakskogo olenyego zapovednika // Zool. zhurn. – 1933. – T.12, vyp. 4. – S. 35–56./
- Штегман Б.К. К распространению и географической изменчивости черноголового чекана // Докл. АН СССР. Нов. сер. – 1935. – Т.3 (8), №1 (61). – С. 45–47. /Shtegman B. K. K rasprostraneniyu i geographicheskoy izmenchivosti chernogolovogo chekana // Dokl. AN SSSR. Nov. ser. – 1935. – T.3 (8), №1 (61). – S. 45–47./
- Cramp S. (ed.). Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol. 5. – Royal Society for the Protection of Birds, Oxford university press, 1988. – 1063p.
- Dickinson E.C. (ed.). The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 3rd ed. – London: Christopher Helm, 2003. – 1039p.
- Hartert E. Die Vögel der paläarktischen Fauna. Systematische Übersicht der in Europa, Nord-Asien und der Mittelmeerregion vorkommenden Vögel. Bd. I. – Berlin: Verlag von R. Friedländer und Sohn, 1903–1910. – XLIX. – 832S.
- Hellström M., Waern M. Field identification and ageing of Siberian Stonechats in spring and summer // Br. Birds. – 2011. – Vol.104, №5. – P. 236–254.
- Illera J.C., Richardson D.S., Helm B. et al. Phylogenetic relationships, biogeography and speciation in the avian genus *Saxicola* // Mol. Phylogenet. Evol. – 2008. – Vol.48, iss.3. – P. 1145–1154.
- Rotschild L.W. Ernst Johann Otto Hartert (1859–1933): An Appreciation // Ibis. – 1934. – Vol.76, iss.2. – P. 350–377.
- Sibley C.G., Monroe Jr.B.L. The distribution and taxonomy of the birds of the world. – New Haven & London: Yale University Press, 1990. – 1111p.
- Urquhart E. Stonechats. A Guide to the Genus *Saxicola*. III. by Adam Bowley. – London: Christopher Helm, 2002. – 320p.
- Wink M., Sauer-Gürth H., Heidrich P. et al. A molecular phylogeny of Stonechats and related Turdids // Urquhart E. Stonechats. A guide to the genus *Saxicola*. III. By Adam Bowley. – London: Christopher Helm, 2002a. – P. 22–30.
- Wink M., Sauer-Gürth H., Gwinner E. Evolutionary relationships of stonechats and related species inferred from mitochondrial-DNA sequences and genomic fingerprinting // Br. Birds. – 2002b. – Vol.95, №6. – P. 349–355.
- Wittmann U., Heidrich P., Wink M., Gwinner E. Speciation in the Stonechat (*Saxicola torquata*) inferred from nucleotide sequences of the cytochrome-b gene // J. Zool. Syst. Evol. Res. – 1995. – Vol.33. – P. 116–122.
- Zink R.M., Pavlova A., Drovetski S. et al. Taxonomic status and evolutionary history of the *Saxicola torquata* complex // Mol. Phyl. Evol. – 2009. – Vol.52, iss.3. – P. 769–773.
- Zink R.M., Pavlova A., Drovetski S. et al. Corrigendum to “Taxonomic status and evolutionary history of the *Saxicola torquata* complex” [Mol. Phylogenet. Evol. 52 (2009) 769-773] // Mol. Phyl. Evol. – 2010. – Vol.57, iss.1. – P. 481–482.

Представлено: А.Л.Пономаренко / Presented by: A.L.Ponomarenko

Рецензент: А.А.Атемасов / Reviewer: A.A.Atemasov

Подано до редакції / Received: 01.10.2015

УДК: 576.316.23: 597.851

Изменчивость размеров районов ядрышковых организаторов в кариотипах зеленых лягушек

О.В.Бірюк¹, Ю.М.Розанов², С.Н.Литвинчук², Р.А.Пасынкова²

¹Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)

²Институт цитологии Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия)
tykhailova.o.v@gmail.com

Поиск видоспецифичных маркеров на хромосомах озерной *Pelophylax ridibundus* и прудовой лягушек *P. lessonae* является актуальной задачей для изучения цитогенетических механизмов гемиклонального наследования на примере их гибрида *P. esculentus*. В работе применен метод Ag-окрашивания. Изучена изменчивость размеров района ядрышкового организатора (ЯОР) у 65 особей родительских видов и гибридов из 22 локалитетов. Измерения не показали значимых отличий в относительной длине ЯОР на хромосомах родительских видов. Предположение о том, что у гибридов ЯОРы асимметричнее по относительной длине, чем у родительских видов, также не подтвердилось. Сделан вывод о том, что длина ЯОР не может служить надежным видоспецифичным маркером. Выявлены случаи удвоения ЯОР, а также отклонения от нормального количества ЯОР в кариотипе гибридов.

Ключевые слова: ядрышковый организатор, *Pelophylax esculentus* complex, кариотип, триплоидия.

Мінливість розмірів районів ядерцевих організаторів у кариотипах зелених жаб

О.В.Бірюк, Ю.М.Розанов, С.М.Литвинчук, Р.А.Пасинкова

Пошук видоспецифічних маркерів на хромосомах озерної *P. ridibundus* та ставкової жаб *P. lessonae* є актуальним завданням для цілей вивчення цитогенетичних механізмів геміклонального успадкування на прикладі їх гібрида *P. esculentus*. У даній роботі було застосовано метод Ag-зabarвлення. Вивчено мінливість розмірів району ядерцевого організатора (ЯОР) у 65 особин батьківських видів та гібридів із 22 локалітетів. Виміри не показали значущих відмінностей у відносній довжині ЯОР на хромосомах батьківських видів. Припущення про те, що у гібридів ЯОРи більш асиметричні за відносною довжиною, ніж у батьківських видів, теж не підтвердилось. Було зроблено висновок про те, що довжина ЯОР не може служити надійним видоспецифічним маркером. Зареєстровані випадки подвоєння, а також відхилення від нормальної кількості ЯОР у кариотипах гібридів.

Ключові слова: ядерцевий організатор, *Pelophylax esculentus* complex, кариотип, триплоїдія.

Variability of nucleolus organizer region sizes in green frog karyotypes

O.V.Biriuk, J.M.Rosanol, S.N.Litvinchuk, R.A.Pasynkova

Search for species-specific markers on chromosomes of the lake (*Pelophylax ridibundus*) and the pond (*P. lessonae*) frogs is an actual problem to study the cytogenetic mechanisms of hemiclinal inheritance in hybrid frog, *P. esculentus*. In this paper the method of Ag-staining was used. The variability of nucleolus organizer region (NOR) sizes in 65 individuals of parental species and hybrids from 22 localities was studied. We found no significant differences in the relative length of NORs on parental species chromosomes. We also assumed that NOR relative length in hybrids is more asymmetrical if compared with parental species. This suggestion was not confirmed as well. Therefore we concluded that the length of NOR cannot be used as reliable species-specific marker. Cases of NOR doubling and deviations from the normal number of NORs in hybrid karyotypes were recorded.

Key words: nucleolus organizer, *Pelophylax esculentus* complex, karyotype, triploidy.

Введение

В 1964 г. было обнаружено, что съедобная лягушка *P. esculentus* (Linnaeus, 1758), которую со времен Линнея считали полноценным видом, является результатом межвидовой гибридизации между прудовой лягушкой *P. lessonae* (Camerano, 1882) и озерной лягушкой *P. ridibundus* (Pallas, 1771) (Berger, 1964). Гибридные лягушки *P. esculentus* фертильны. Благодаря специфическим цитогенетическим изменениям в гаметогенезе они передают в гаметы геном одного из родителей без

изменений, т.е. клонально, минуя процесс рекомбинации (Tunner, 1974; Tunner, Heppich-Tunner, 1991).

Кариотипы зеленых лягушек изучались, начиная с первой половины XX века. Примерно в это время были впервые обнаружены и описаны триплоидные особи (Wickbom, 1945). Зеленые лягушки, которых сейчас относят к роду *Pelophylax* (Frost et al., 2006), в двойном наборе несут 26 хромосом: 5 пар больших и 8 пар маленьких. Хромосомы относятся к метацентрическому и субметацентрическому типу (Schmid, 1978; Сурядная, 2003). После открытия гибридного происхождения съедобной лягушки стала актуальной проблема поиска различий между хромосомами родительских видов. Отличая родительские геномы в клетках гибрида, можно детально изучать цитогенетические процессы, происходящие в их гаметогенезе, понимать, на каком этапе и какой из геномов удаляется или удваивается у той или иной формы гибридов в той или иной гемиклональной популяционной системе (Шабанов и др., 2009). Однако большинство авторов сходятся на том, что хромосомы *P. lessonae* и *P. ridibundus* нельзя отличить по их внешней морфологии, используя только рутинное окрашивание, так как хромосомы-ортологи имеют сходную длину и центромерный индекс (Günther, 1970; Plotner, Klinkhardt, 1992) (рис. 1). В связи с этим для решения проблемы определения родительских геномов исследователи начали применять различные дифференциальные окрашивания. Применение С-бэндинга на соматических метафазных пластинках позволило получить первое цитологическое доказательство того, что *P. esculentus* является гибридом (Heppich, 1978). Определенный успех на отдельных популяциях имело также применение двойного окрашивания флуоресцентными красителями Actinomycin D/33258 Hoechst (Heppich et al., 1982; Tunner, Heppich-Tunner, 1991). Интересные данные, касающиеся кариотипов зеленых лягушек, были получены также методом BrdU-Hoechst-Giemsa бэндинга (Schempp, Schmid, 1981). В последние годы для дифференциации геномов *P. ridibundus* и *P. lessonae* стали применять молекулярные методики: флуоресцентную *in situ* гибридизацию (FISH) и даже геномную *in situ* гибридизацию (GISH) (Ragghianti et al., 2007; Marracci, Ragghianti, 2008; Zalesna et al., 2011; Dedukh et al., 2015). Однако в литературе отсутствуют данные по изменчивости у группы зеленых лягушек (*P. esculentus* complex) такого просто выявляемого участка генома, как ядрышковый организатор (ЯОР). Ag-окрашивание ранее применялось лишь для выявления локализации ЯОР, при описании кариотипов (Schmid, 1982; Birstein, 1984; Schmid et al., 1995). У большинства видов рода *Pelophylax* ЯОР локализован на длинном плече одной из малых хромосом, однако по различным источникам эту хромосому помещают на кариограммах под номерами 9, 10 и даже 11 (Heppich, 1978; Plotner, Klinkhardt, 1992; Miura, 1995; Сурядная, 2003; Кайбелева и др., 2004; Манило и др., 2007). В данной работе мы считаем ЯОР-несущими хромосомами 9-ю пару гомологов.

На предварительном этапе нашего исследования было отмечено, что при окрашивании кариотипов нитратом серебра (AgNO_3) у некоторых особей *P. lessonae* и *P. ridibundus* явно выражена разница по длине ЯОРов (рис. 1). Мы выдвинули гипотезу, что в геномах прудовой лягушки ЯОР имеет заметно большую длину, чем у озерной лягушки. Чтобы проверить эту гипотезу, мы поставили цель оценить изменчивость района ядрышкового организатора в кариотипах родительских видов и гибридов. Такая оценка даст возможность понять, может ли ЯОР служить видоспецифичным хромосомным маркером.

Материалы и методы

Лягушки были отловлены в течение полевых сезонов 2009–2014 г. в 22 локалитетах на территории Украины, Российской Федерации, Молдавии, Болгарии, Хорватии и Турции. Всего проанализировано 121 метафазные пластинки (65 особей). Для измерений были выбраны 45 пластинок, полученных при изучении 22 особей: 7 – *P. ridibundus*, 5 – *P. lessonae* и 10 – *P. esculentus*, из которых 6 триплоидов и 4 диплоида. Кроме того, для качественной оценки использовали кариотипы 43 особей из Харьковской области: 16 – *P. ridibundus*, 27 – *P. esculentus*, из которых 21 диплоид и 6 триплоидов (табл. 1).

Видовая принадлежность и состав геномов 24 особей были определены методом проточной ДНК-цитометрии. Метод основан на различии между родительскими видами по количеству ядерной ДНК в клетках и позволяет не только подтвердить принадлежность особей к видам *P. lessonae* (генотип LL), *P. ridibundus* (генотип RR) или к диплоидной гибридной форме *P. esculentus* (LR), но и определить состав геномов у триплоидных особей (Vinogradov et al., 1990). Триплоидных гибридов, несущих два хромосомных набора *P. lessonae* и один *P. ridibundus*, принято обозначать LLR, а

лягушек с одним геномом *P. lessonae* и двумя *P. ridibundus* – соответственно LRR. Для остальных особей видовая принадлежность определялась по комплексу внешних признаков (Plötner, 2005), а уровень пloidности – по количеству хромосом на кариологических препаратах.

Таблица 1.

Названия локалитетов, координаты, видовая принадлежность, пол, генотипы (LL, RR, LR, LRR в LLR) и пloidность (2n и 3n), количество ядерной ДНК (пикограммы), количество изученных кариотипов (N) и среднее значение относительной длины ЯОР (в процентах от длины 9-й хромосомы)

Вид	Пол	Генотип	Количество ДНК	Область (страна)	Локалитет	Координаты	N	ЯОР, %
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. esculentus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. esculentus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	2	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. esculentus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	2	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	3	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	2	
<i>P. esculentus</i>	m	3n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. esculentus</i>	f	3n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	4	
<i>P. esculentus</i>	m	3n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гинеевка	49°41'N 36°26'E	1	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Добрик	49°32'N 36°16'E	1	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Добрик	49°32'N 36°16'E	2	
<i>P. esculentus</i>	m	3n	-	Харьковская, Украина	Добрик	49°32'N 36°16'E	1	
<i>P. esculentus</i>	m	LR	15,16	Харьковская, Украина	Добрик	49°32'N 36°16'E	2	8
<i>P. esculentus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Иськов пруд	49°37'N 36°17'E	1	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Иськов пруд	49°37'N 36°17'E	4	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Иськов пруд	49°37'N 36°17'E	2	
<i>P. esculentus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Иськов пруд	49°37'N 36°17'E	2	
<i>P. esculentus</i>	m	LR	15,20	Херсонская, Украина	Корсунка	46°45'N 33°11'E	1	8
<i>P. esculentus</i>	m	LR	15,02	Молдавия	Мокра	47°38'N 29°09'E	1	7
<i>P. esculentus</i>	m	LRR	22,53	Харьковская, Украина	р. Чепель	49°16'N 36°55'E	5	8
<i>P. esculentus</i>	f	LLR	21,87	Донецкая, Украина	Дробышево	49°01'N 37°41'E	2	10
<i>P. esculentus</i>	m	LLR	21,89	Донецкая, Украина	Дробышево	49°01'N 37°41'E	3	9
<i>P. esculentus</i>	f	LLR	22,22	Донецкая, Украина	Дробышево	49°01'N 37°41'E	2	6
<i>P. esculentus</i>	m	LR	15,08	Днепропетровская, Украина	Николаевка	48°31'N 34°43'E	1	5
<i>P. esculentus</i>	m	LLR	22,02	Харьковская, Украина	Сухая Гомольша	49°32'N 36°20'E	1	10
<i>P. esculentus</i>	m	LR	14,04	Харьковская, Украина	Сухая Гомольша	49°32'N 36°20'E	1	
<i>P. esculentus</i>	m	LRR	23,37	Харьковская, Украина	Сухая Гомольша	49°32'N 36°20'E	1	8
<i>P. esculentus</i>	m	3n	-	Харьковская, Украина	Эсхар	49°47'N 36°35'E	4	
<i>P. esculentus</i>	f	3n	-	Харьковская, Украина	Эсхар	49°47'N 36°35'E	2	
<i>P. esculentus</i>	f	3n	-	Харьковская, Украина	Эсхар	49°47'N 36°35'E	1	
<i>P. lessonae</i>	m	LL	13,82	Марий Эл, Россия	Большая Кокшага	56°39'N 47°15'E	3	11

<i>P. lessonae</i>	m	LL	13,84	Марий Эл, Россия	Большая Кокшага	56°39'N 47°15'E	2	13
<i>P. lessonae</i>	f	LL	13,83	Новгородская, Россия	оз. Соминец	58°35'N 35°11'E	2	7
<i>P. lessonae</i>	f	LL	13,95	Кировоградская, Украина	Черный лес	48°46'N 32°32'E	1	10
<i>P. lessonae</i>	m	LL	14,06	Кировоградская, Украина	Черный лес	48°46'N 32°32'E	3	9
<i>P. ridibundus</i>	m	RR	16,30	Волгоградская, Россия	Большой Еруслан	50°30'N 46°30'E	6	9
<i>P. ridibundus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. ridibundus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. ridibundus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. ridibundus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	2	
<i>P. ridibundus</i>	m	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	2	
<i>P. ridibundus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. ridibundus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	3	
<i>P. ridibundus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. ridibundus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	1	
<i>P. ridibundus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	2	
<i>P. ridibundus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Гайдары	49°37'N 36°20'E	2	
<i>P. ridibundus</i>	f	RR	16,17	Болгария	Галемо Буково	42°11'N 27°11'E	1	8
<i>P. ridibundus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Дергачи	50°07'N 36°07'E	1	
<i>P. ridibundus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Дергачи	50°07'N 36°07'E	4	
<i>P. ridibundus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Иськов пруд	49°37'N 36°17'E	1	
<i>P. ridibundus</i>	f	2n	-	Харьковская, Украина	Иськов пруд	49°37'N 36°17'E	2	
<i>P. ridibundus</i>	f	RR	16,68	Хорватия	оз. Поникве	45°05'N 14°33'E	1	8
<i>P. ridibundus</i>	f	RR	16,16	Волынская, Украина	оз. Свитязь	51°29'N 23°51'E	1	9
<i>P. ridibundus</i>	f	RR	16,04	Турция	Финике	36°18'N 30°08'E	2	8
<i>P. ridibundus</i>	m	RR	15,30	Харьковская, Украина	Харьков, ул. Клочковская	50°00'N 36°21'E	6	
<i>P. ridibundus</i>	f	RR	16,10	Марий Эл, Россия	оз. Яльчик	56°00'N 48°23'E	3	10
<i>P. ridibundus</i>	m	RR	16,11	Марий Эл, Россия	оз. Яльчик	56°00'N 48°23'E	1	9
Всего пластинок							121	
Всего пластинок <i>P. lessonae</i>							11	
Всего пластинок <i>P. ridibundus</i>							46	
Всего пластинок <i>P. esculentus</i>							64	
Использовано в измерениях <i>P. lessonae</i>							10	
Использовано в измерениях <i>P. ridibundus</i>							14	
Использовано в измерениях <i>P. esculentus</i> 2n							5	
Использовано в измерениях <i>P. esculentus</i> 3n							13	
Всего измерено							42	

Кариологические препараты были приготовлены из кишечника методом раскапывания суспензии клеток на нагретое стекло, а затем окрашены нитратом серебра. Подробное описание методики было опубликовано ранее (Вегерина и др., 2013).

Часть препаратов изучалась с помощью тринокулярного микроскопа Axioscop-DFS360 и фотографировалась с помощью USB-камеры Leica DFC365 FX на базе Института цитологии РАН, г. Санкт-Петербург. Эти более четкие фотографии использовались нами для измерений. Другая часть препаратов была изготовлена и обработана в Харьковском национальном университете имени В.Н.Каразина. Последние мы изучали с помощью микроскопа MicroStar A10 Spencer Optics (American Optical) и фотографировали с помощью USB-камеры TOUPCAM UHCCD05100KPA. Эти фотографии были использованы только для построения рядов гомологов и для оценки общей изменчивости (рис. 4).

На отобранных фотографиях мы находили гомологи 9-й пары хромосом, вырезали и строили ряды из гомологов. Затем часть отобранных хромосом измеряли в программе ImageJ. Мы измеряли каждое плечо хромосомы, проводя ломаную линию от центромеры до конца плеча, а также измеряли

длину участка занимаемого ЯОР. Затем вычисляли общую среднюю длину хромосомы, путем деления на два суммы длин всех плечей хромосомы, а также оценивали среднюю длину Ag-бэнда для каждой хромосомы. Используя полученную общую длину, рассчитывали относительную длину ЯОР на каждой хромосоме. Кроме того, вычисляли центромерный индекс каждой хромосомы, как отношение короткого плеча к общей длине хромосомы (Levan et al., 1964). Статистический анализ проводили с помощью стандартного статистического пакета Statistica 8. Мы сравнивали группы особей с помощью непараметрического критерия Манна-Уитни для сравнения двух независимых групп.

Результаты

По результатам измерений было установлено, что относительная длина ЯОР у *P. lessonae* варьирует от 7 до 13% от длины хромосомы, а у *P. ridibundus* – от 6% до 13%. У диплоидных *P. esculentus* ЯОР имел длину 6–10%. Исключение составляла одна особь *P. esculentus*, у которой на одном из гомологов вообще не было ЯОР (0%), в то время как другая хромосома 9-й пары несла ярко-выраженный ЯОР нормального размера (рис. 2). Следует отметить, что все ядра клеток у этой особи также имели только один ЯОР. У триплоидных особей обеих форм мы наблюдали наибольший разброс в размерах ЯОР: от 5% до 14% (рис. 3). Сравнение родительских видов с использованием критерия Манна-Уитни не выявило значимых различий по данному признаку.

Центромерные индексы гомологов 9-й пары у *P. ridibundus* и у *P. lessonae* варьировали в одинаковых пределах (32–42%). У гибридов диапазон изменчивости данного признака оказался немного шире (28–40%). Значимых различий при сравнении хромосом родительских видов по этому признаку мы также не обнаружили.

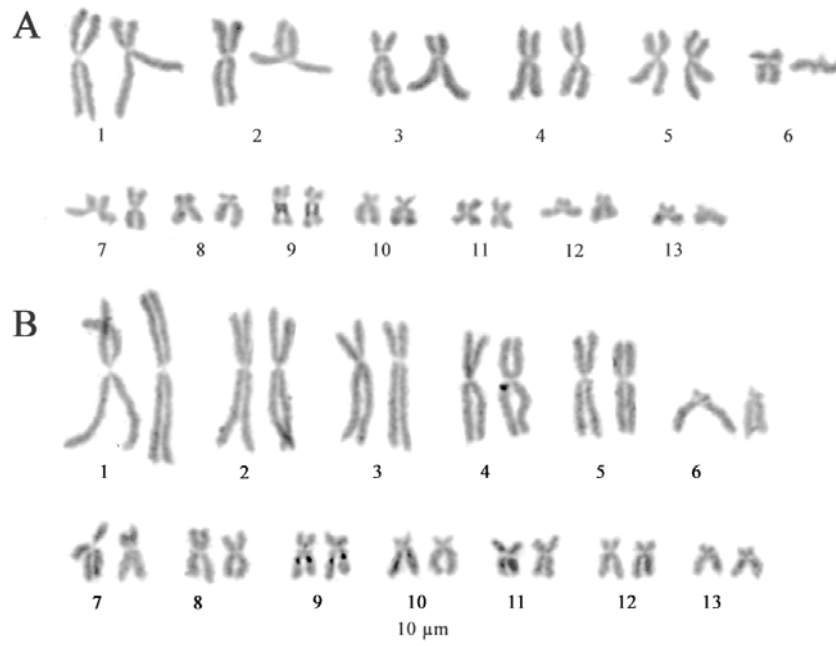


Рис. 1. Кариотипы родительских видов: А – *P. lessonae*, Республика Марий Эл, с. Большая Кокшага; В – *P. ridibundus*, Волгоградская область, с. Большой Еруслан

В соответствии с изначальной гипотезой, мы также проверили предположение, что асимметрия между двумя (тремя в случае триплоидов) ЯОРами в одной клетке у гибридов выше, чем у родительских видов. Для каждой пластинки мы рассчитали разницу относительных длин ЯОР, расположенных на двух гомологах (гомеологах). В случае триплоидов рассчитывали средний показатель асимметрии от попарных сравнений внутри каждой тройки ЯОР-несущих хромосом. Затем мы сравнили по этому признаку родительские виды с гибридами. Различия в асимметрии между двумя группами также оказались не значимыми.

На рис. 4 представлен ряды ЯОР-несущих хромосом всех изученных особей, расположенные в ячейках, соответствующих определенному локалитету и виду.

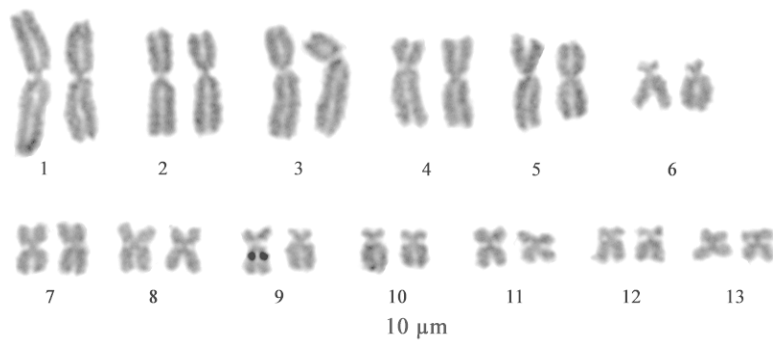


Рис. 2. Кариограмма диплоидной особи *P. esculentus*, Днепропетровская область, с. Николаевка. ЯОР несет только один из гомологов 9-й пары

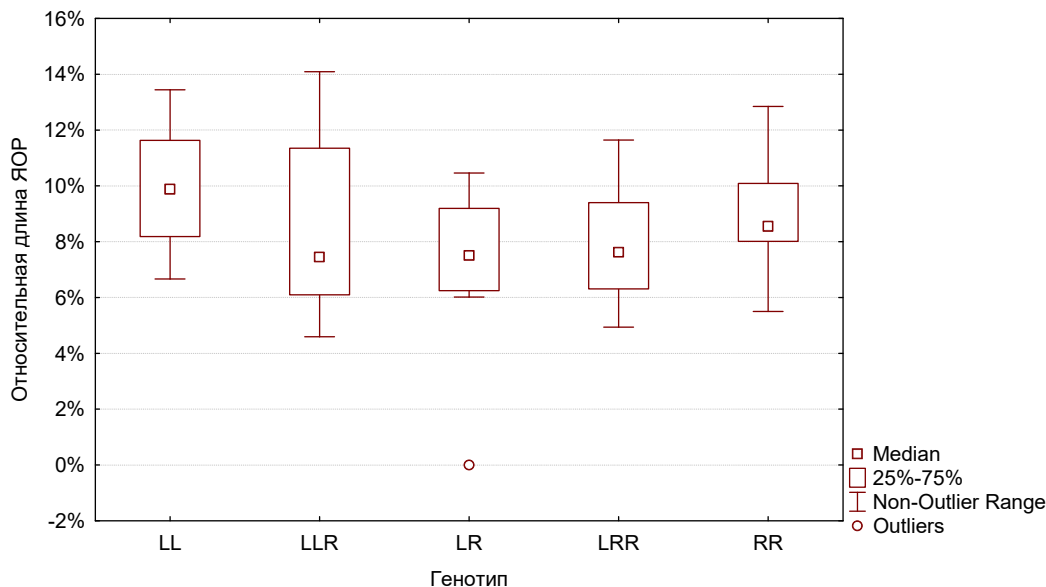


Рис. 3. Относительная длина ЯОР на хромосомах родительских видов и разных форм гибридов *Pelophylax esculentus* complex. Outliers – 9-я хромосома, не имеющая выраженного ЯОР (см. рис. 2)

Обсуждение

На рис. 4 можно заметить, что гибриды часто имеют гомеологи, заметно отличающиеся по форме и размерам ЯОР, как, например, особи из с. Дробышево, Иськова пруда, Гайдар и Сухой Гомольши. Однако среди изученных нами *P. ridibundus* также встречаются особи, у которых один ЯОР был заметно больше второго (Большой Еруслан и Гайдары), а у особи, отловленной в черте г. Харькова, на ул. Клочковская, одна из хромосом несла четко разделенный двойной ЯОР. Удвоенный ЯОР также был обнаружен у LRR триплоида из р. Чепель (Харьковская область). Интересно, что у этой особи в некоторых метафазах на той же хромосоме ЯОР выглядел как одиночный, но увеличенный в размерах, а в некоторых случаях вообще не отличался от обычного ЯОР (рис. 4). Удвоенные ЯОРы ранее были описаны у ряда амфибий, в том числе и у *P. ridibundus* (Schmid, 1982).

Локалитет	<i>P. lessonae</i>	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. esculentus</i>
Республика Марий Эл, Большая Кокшага			
Республика Марий Эл, Яльчик			
Волгоград, Большой Еруслан			
Харьков, р. Чепель			
Кировоград, Черный лес			
Донецк, Дробышево			
Турция, Финике			
Болгария, Голямо			
Хорватия, оз.Поникве			
Волынь, оз. Свитязь			
Новгород, оз.Соминец			
Херсон, Корсунка			
Молдавия, Мокра			
Днепропетровск, Николаевка			
Харьков, с. Гайдары			
Харьков, с. Гинеевка			


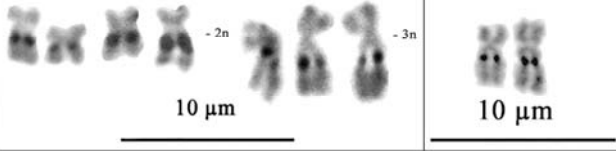
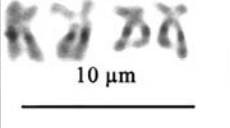

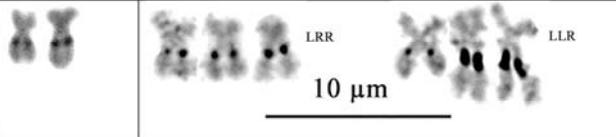
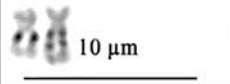

Локалітет	<i>P. lessonae</i>	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. esculentus</i>
Харьков, г. Дергачи			
Харьков, Добрицкий пруд			
Харьков, Иськов пруд			
Харьков, Сухая Гомольша			
Харьков, пруд на ул. Клочковской			
Харьков, с. Эсхар			

Рис. 4. ЯОР-несущие хромосомы зеленых лягушек родительских видов (первая и вторая колонки) и гибридов зеленых лягушек *Pelophylax esculentus* complex. Каждая пара (тройка) хромосом соответствует одной особи

Примечания: * – две приведенные тройки хромосом принадлежат одной особи, однако на второй из них третья по счету хромосома несет удвоенный ЯОР, в то время как на первой все ЯОРы обычные; ** – хромосомы триплоидной особи, у которой одна из больших хромосом несет дополнительный ЯОР (см. рис. 6).

У троих из четырех триплоидов, для которых состав геномов был определен как LLR, две хромосомы несут заметно более длинные ЯОРы, чем третья (Донецк, Дробышево; Харьков, Сухая Гомольша), в то время как на хромосомах лягушек с генотипом LRR обычно одна хромосома несет ЯОР чуть более крупный, чем остальные две. Отсюда можно сделать вывод, что хромосомы с большим ЯОР соответствуют геномам *P. lessonae*. Однако такое предположение не подтвердилось измерениями ЯОРов на хромосомах родительских видов.

Как известно, серебром окрашиваются не только ЯОРы на метафазных хромосомах, но и ядрышки в интерфазных ядрах. По нашим наблюдениям, у диплоидных особей в ядрах может быть видно одно или два ярко окрашенных ядрышка, в то время как у триплоидов присутствуют ядра с одним, двумя и тремя ядрышками (рис. 5). Это явление, возможно, связано с тем, что в интерфазе не все ЯОР могут быть транскрипционно активны (Summer, 2003). Однако, просматривая достаточно большое количество Ag-окрашенных ядер соматических клеток, по максимальному числу ядрышек можно определить ploidy особи (рис. 5). Таким образом, серебрение можно использовать, как удобный метод для определения ploidy гибридов при отсутствии на препаратах качественных метафаз. Однако в некоторых исключительных случаях количество ядрышек может не совпадать с ploidy. Например, диплоидный гибрид из с. Николаевка (Днепропетровская область) во всех ядрах имел только по одному ядрышку из-за утери или инактивации ЯОР в одном из геномов (рис. 2). У другого триплоидного гибрида, напротив, мы обнаружили дополнительный ЯОР на одной из больших хромосом (рис. 6, А). Видимо, дополнительный ЯОР появился вследствие транслокации или неравного кроссинговера. Наличие дополнительного активного ЯОР привело к тому, что во многих ядрах были видны 4 ядрышка (рис. 6, В). Поэтому в тех случаях, когда не удается получить

качественные метафазы, определение плоидности по количеству ядрышек нужно использовать в сочетании, например, с измерением размера эритроцитов (Бондарева и др., 2012).

Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что размер ЯОР не может быть использован как надежный видоспецифичный хромосомный маркер. Однако метод серебрения может быть полезен для определения плоидности гибридов и позволяет регистрировать такие явления, как удвоение района ядрышкового организатора, утеря или появление дополнительного активного ЯОРа.

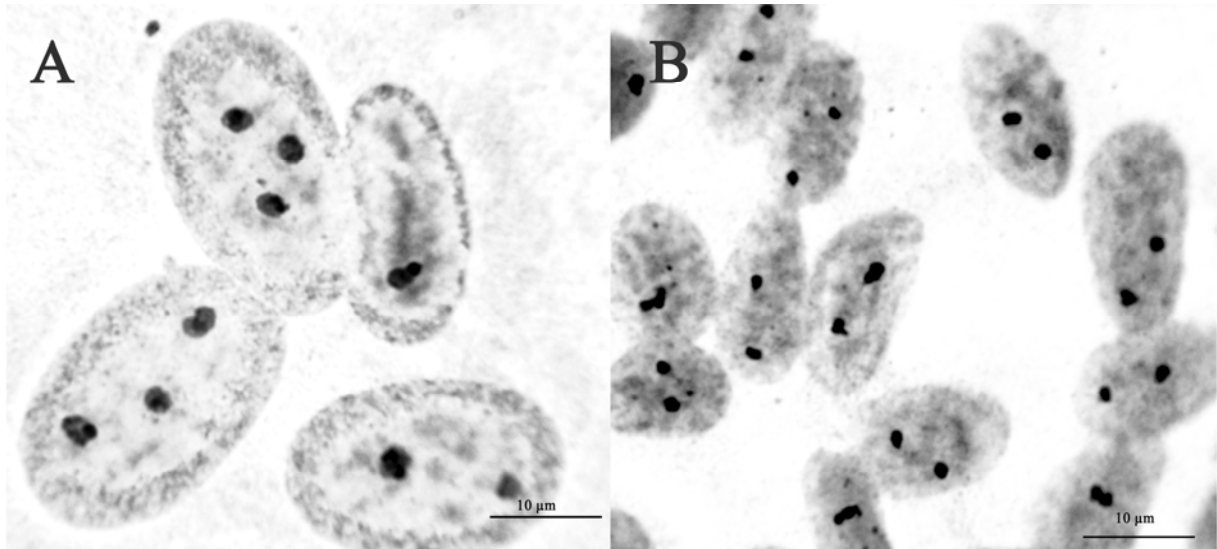


Рис. 5. Аг-окрашенные ядра соматических клеток зеленых лягушек. Ядрышки видны в виде интенсивно окрашенных областей: А – триплоидная особь *P. esculentus*; В – диплоидная особь *P. esculentus*

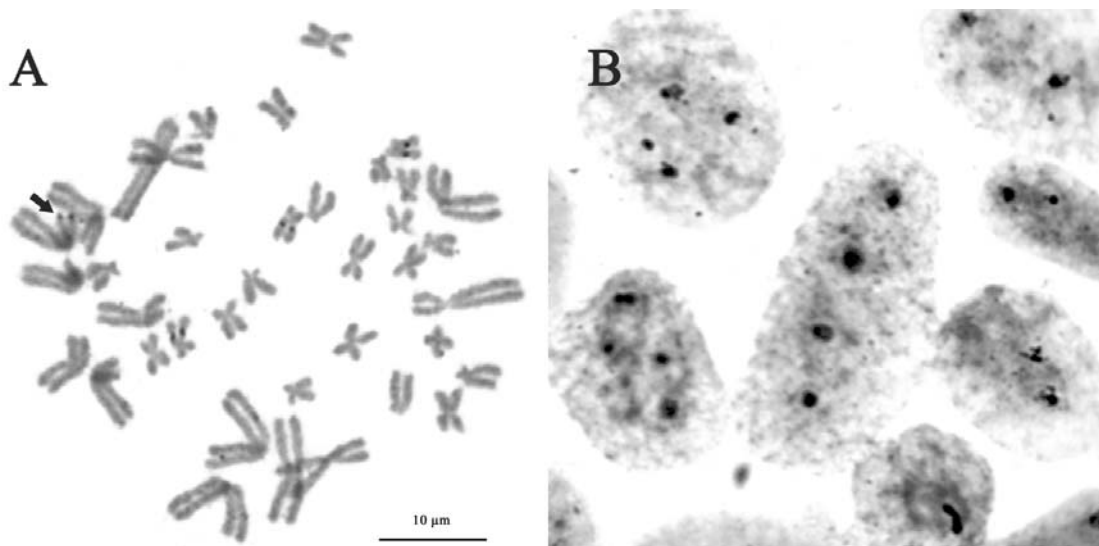


Рис. 6. Клетки триплоидной особи *P. esculentus* из окрестностей с. Гайдары. Аг-окрашивание: А – метафазная пластинка. Стрелка указывает на нетипичный дополнительный ЯОР на одной из больших хромосом. В – четыре ядрышка в интерфазе

Благодарности

Мы искренне признательны Г.Мазепе, К.Д.Мильто, А.О.Свинину, Д.В.Скоринову, О.В.Безман-Мосейко и А.В.Коршунову за сбор и предоставление нам для изучения зелёных лягушек, а также

Д.А.Шабанову за помощь на всех этапах работы. Данное исследование было частично профинансировано грантами РФФИ 15-04-05068 и 15-29-02546.

Список литературы

- Бондарева А.А., Бибик Ю.С., Самило С.М., Шабанов Д.А. Цитогенетические особенности эритроцитов зеленых лягушек из Северско-Донецкого центра разнообразия *Pelophylax esculentus* complex // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2012. – Вип.15 (№1008). – С. 116–123. /Bondareva A.A., Bibik Yu. S., Samilo S. M., Shabanov D. A. Tsitogeneticheskiye osobennosti eritrotsitov zelenykh lyagushek iz Seversko-Donetskogo tsentra raznobraziya *Pelophylax esculentus* complex // Visnyk Kharkivsk'ogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2012. – Vyp.15 (№1008) – S. 116–123./ http://batrachos.com/Бондарева_2012_Цитогенетические
- Вегерина А.О., Мелешко Е.В., Пырина И.С. и др. Определение соотношения диплоидов и триплоидов среди метаморфов зеленых лягушек в Северско-Донецком центре разнообразия *Pelophylax esculentus* complex // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2013. – Вип.18 (№1079). – С. 107–113. /Vegerina A.O., Meleschko Ye.V., Pyrina I.S et al. Opredeleniye sootnoscheniya diploidov i triploidov sredi metamorphov zelenykh lyagushek v Seversko-Donetskom tsentre raznobraziya *Pelophylax esculentus* complex // Visnyk Kharkivsk'ogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2013. – Vyp.18 (№1079). – S. 107–113./ http://batrachos.com/Вегерина_др_2014_Метаморфы/
- Кайбелева Э.И., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Эколого-кариологические особенности озерных лягушек севера Нижнего Поволжья // Поволжский экологический журнал. – 2004. – №3. – С. 318–319. /Kaybeleva E.I., Zav'yalov Ye.V., Tabachishin V.G. Ekologo-kariologicheskiye osobennosti ozernykh lyagushek severa Nizhnego Povolzh'ya // Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal. – 2004. – №3. – S.318–319./
- Манило В.В., Радченко В.И., Коршунов А.В. Исследование каріотипа съедобной лягушки (*Rana kl. esculenta*) из Харьковской области Украины // Науковий вісник Ужгородського університету. Сер. Біологія. – 2007. – Вип.21. – С. 68–73. /Manilo V.V., Radchenko V.I., Korschunov A.V. Issledovaniye kariotipa s'yedobnoy lyaguschki (*Rana kl. esculenta*) iz Kharkovskoy oblasti Ukrainy // Naukovy visnyk Uzhgorodsk'ogo universytetu. Ser. Biologia. – 2007. – Vyp.21. – S.68–73./
- Сурядная Н.Н. Материалы по каріологии зеленых лягушек (*Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, *Rana esculenta*) с территории Украины // Вестн. зоол. – 2003. – №37 (1). – С. 33–40. /Suryadnaya N.N. Materialy po kariologii zelenykh lyagushek (*Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, *Rana esculenta*) s territorii Ukrainy // Vestn. zool. – 2003. – №37 (1). – S. 33–40./
- Шабанов Д.А., Коршунов О.В., Кравченко М.О. Які ж зелені жаби населяють Харківську область? Термінологічний і номенклатурний аспекти проблеми // Біологія та валеологія. – Вип.11. – Харків: ХДПУ, 2009. – С. 116–125. /Shabanov D.A., Korshunov O.V., Kravchenko M.O. Yaki zh zeleni zhaby naselyayut' Kharkivsk'ku oblast'? Terminologichnyy i nomenklaturnyy aspekty problemy // Biologiya ta valeologiya. – Kharkiv: KhDPU, 2009. – Vyp. 11. – S. 116–125./ http://batrachos.com/Шабанов_ін_2009_Які_зелені_жаби
- Berger L. Is *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species? // Ann. Zool. PAN. – 1964. – Vol.22, №13. – P. 245–261.
- Birstein V.J. Localization of nors in karyotypes of four rana species // Genetica. – 1984. – Vol.64, No 3. – P. 149–154.
- Dedukh D., Litvinchuk S., Rosanov J. et al. Optional endoreplication and selective elimination of parental genomes during oogenesis in diploid and triploid hybrid european water frogs // Plos One. – 2015. – Vol.10, No 4. – P. 1–19.
- Frost D.R., Grant T., Faivovich J. et al. The amphibian tree of life // B. Am. Mus. Nat. Hist. – 2006. – Vol.297. – 370 p.
- Günther R. Der Karyotyp von *Rana ridibunda* Pall. und das Vorkommen von Triploidie bei *Rana esculenta* L. (Anura, Amphibia) // Biol. Zentralblatt. – 1970. – №89 (3). – P. 327–342.
- Heppich S. Hybridogenesis in *Rana esculenta*: C-band karyotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana esculenta* // Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. – 1978. – Vol. 16. – P. 27–39.
- Heppich S., Tunner H., Greilhuber J. Premeiotic chromosome doubling after genome elimination during spermatogenesis of the species hybrid *Rana esculenta* // Theor. Appl. Genet. – 1982. – Vol.61. – P. 101–104.
- Levan A., Fredga K., Sandberg A. Nomenclature for centromeric position at chromosomes // Hereditas. – 1964. – P. 201–220.
- Marracci S., Raghianti M. The hybridogenetic *Rana (Pelophylax) esculenta* complex studied in a molecular context // Italian Journal of Zoology. – 2008. – Vol.75, No 2. – P. 109–112.
- Miura I. The late replication banding patterns of chromosomes are highly conserved in the genera rana, *Rana*, *Hyla*, and *Bufo* (Amphibia: Anura) // Chromosoma. – 1995. – Vol.103, No 8. – P. 567–574.

- Plötner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche. – Bielefeld: Laurenti-Verlag, 2005. – 161S.
- Plotner J., Klinkhardt M. Investigations on the genetic structure and the morphometry of a pure hybrid population of *Rana k. esculenta* (Anura, Ranidae) in North Germany // Zool. Anz. – 1992. – Vol.229, No 3/4. – P. 163–184.
- Ragghianti M., Bucci S., Marracci S. et al. Gametogenesis of intergroup hybrids of hemiclinal frogs // Genetical research. – 2007. – Vol.89, No 1. – P. 39–45.
- Schempp W., Schmid M. Chromosome banding in Amphibia. VI. BrdU-replication patterns in Anura and demonstration of XX/XY sex chromosomes in *Rana esculenta* // Chromosoma. – 1981. – P. 697–710.
- Schmid M. Chromosome banding in Amphibia. II. Constitutive heterochromatin and nucleolus organizer regions in Ranidae, Microhylidae and Rhacophoridae // Chromosoma. – 1978. – Vol.68. – P. 131–148.
- Schmid M. Chromosome banding in amphibia VII. Analysis of the structure and variability of NORs in Anura // Chromosoma. – 1982. – Vol.87. – P. 327–344.
- Schmid M., Feichtinger W., Weimer R. et al. Chromosome banding in Amphibia. XXI. Inversion polymorphism and multiple nucleolus organizer regions in *Agalychnis callidryas* (Anura, Hylidae) // Cytogenet. Genome Res. – 1995. – Vol.69. – P.1826.
- Summer A.T. Chromosomes – organization and function. – Blackwell, 2003. – 294s.
- Tunner H.G. Die Klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation // Z. zool. Syst. und Evolut.-forsch. – 1974. – Bd.12, №4. – P. 309–314.
- Tunner H.G., Heppich-Tunner S. Genome exclusion and two strategies of chromosome duplication in oogenesis of a hybrid frog // Naturwissenschaften. – 1991. – Vol.78. – P. 32–34.
- Vinogradov A.E., Borkin L.J., Günther R., Rosanol J.M. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry // Genome. – 1990. – Vol.33. – P. 619–627.
- Wickbom T. Cytological studies on dipnoi, urodela, anura, and emys // Hereditas. – 1945. – Vol.31, No 3–4. – P. 241–346.
- Zaleśna A., Choleva L., Ogielska M. et al. Evidence for integrity of parental genomes in the diploid hybridogenetic water frog *Pelophylax esculentus* by genomic in situ hybridization // Cytogenetic and Genome Research. – 2011. – Vol.134, No 3. – P. 206–212.

Представлено: Т.Ю.Маркіна / Presented by: T.Yu.Markina

Рецензент: Н.Є.Волкова / Reviewer: N.Ye.Volkova

Подано до редакції / Received: 01.10.2015

УДК: 598.288.4: 591.552

Коллективные ночевки дрозда-рябинника (*Turdus pilaris* L.) в Харьковской области

О.А.Брезгунова

НИИ биологии, Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
 olga_bresgunova@ukr.net

Рассмотрены особенности ночевочного поведения дрозда-рябинника (*Turdus pilaris* L.). Приведены данные по распределению 36 мест ночевочных скоплений в Харьковской области. В 77,8% случаев они располагались в пределах пойменной террасы, в 16,7% случаев – были приурочены к овражно-балочной системе. Рябинники чаще ночуют в зарослях ивы пепельной (*Salix cinerea*) и тростника (*Phragmites australis*) (55,6%), а также в зарослях интродуцентов – 27,8% (*Acer negundo*, *Robinia pseudoacacia*, *Elaeagnus angustifolia*, *Gleditsia triacanthos*). Реже устраиваются на ночлег на ветвях ивы белой (*S. alba*) (8,3%), боярышника (*Crataegus* sp.) и терна (*Prunus spinosa*) (5,6%). 30 из 36 мест ночевки рябинников находились на участках традиционного ночлега сорок. Всего выявлен 21 вид птиц, ночующих совместно с рябинниками. В работе приведены наблюдения за ночевочным поведением дроздов в период размножения.

Ключевые слова: дрозд-рябинник, коллективные ночёвки, виды-спутники.

Колективні ночівлі чикотня (*Turdus pilaris* L.) у Харківській області

О.О.Брезгунова

У роботі описані особливості ночівельної поведінки чикотня (*Turdus pilaris* L.). Приведені дані розподілу 36 місць колективних ночівель у Харківській області. З них 77,8% були розташовані у межах заплавної тераси, а 16,7% пов'язані з яружно-балочною системою. Виявлено, що чикотні віддають перевагу декільком видам рослин – найчастіше ночують у зарослях верби сірої (*Salix cinerea*) та очерету (*Phragmites australis*) (55,6%), а також у зарослях інтродуцентів (*Acer negundo*, *Robinia pseudoacacia*, *Elaeagnus angustifolia*, *Gleditsia triacanthos*) (27,8%). Рідко влаштовуються на ночівлю у кронах верби білої (*S. alba*) (8,3%), зарослях глоду (*Crataegus* sp.) і терну (*Prunus spinosa*) (5,6%). З 36 місць ночівель чикотнів 30 – це ділянки традиційних ночівель сорок. Виявлено, що 21 вид птахів приймає участь в формуванні спільних з чикотнем ночівель. В статті надані дані спостережень за ночівельною поведінкою чикотнів у період розмноження.

Ключові слова: чикотень, колективні ночівлі, види-супутники.

The Fieldfare (*Turdus pilaris* L.) communal roosts in the Kharkiv Region (Ukraine)

O.O.Bresgunova

The aspects of roosting behaviour of Fieldfare have been reviewed. The distribution of 36 communal roosting sites in Kharkiv city has been described. 77.8% of communal roost sites are confined to floodplain terraces and 16.7% relate to ravines and gullies. Fieldfares prefer to sleep in willow bushes (*Salix cinerea*) and reeds (*Phragmites australis*) (55.6%), and in thickets of introduced trees (27.8%; *Acer negundo*, *Robinia pseudoacacia*, *Elaeagnus angustifolia*, *Gleditsia triacanthos*). Rarely Fieldfares roost at branches of White willow (*S. alba*) (8.3%), hawthorn (*Crataegus* sp.) and blackthorn (*Prunus spinosa*) (5.6%). 30 of 36 communal roosting sites of Fieldfare were at traditional roosting areas of Magpie (*Pica pica*). We have detected 21 bird species which join to Fieldfares' roosts. The data of observations of birds' roosting behaviour in breeding period have been presented.

Key words: Fieldfare, communal roosting, mixed-species roost.

Введение

Общеизвестно, что представители рода *Turdus* формируют коллективные ночевки. Наиболее изученным остается ночевочное поведение североамериканского странствующего дрозда (*T. migratorius*), который образует коллективные ночевки в течение всего года (Eiserer, 1976, 1980). Среди дроздов р. *Turdus*, обитающих в Западной Палеарктике, коллективные ночевки описаны для белозобого (*T. torquatus*), черного (*T. merula*), краснозобого (*T. ruficollis*) дроздов, рябинника (*T. pilaris*), певчего дрозда (*T. philomelos*; небольшие группы), белобровика (*T. iliacus*) и дерябы (*T. viscivorus*)

(Handbook..., 1988). Стоит отметить, что ночевочное поведение азиатских, африканских и южноамериканских дроздов практически не изучено. Среди представителей р. *Turdus* в Южной Америке коллективные ночевки отмечены лишь у большого (*T. fuscater*) (Escobar Riomalo et al., 2014) и красношейного (*T. rufitorques*) (Soberanes-González et al., 2013; Collar, Bonan, 2015) дроздов.

Дрозд-рябинник интересен своим социальным поведением – птицы формируют крупные стаи, колонии и коллективные ночевки, численность на которых превышает 10 тысяч особей (Аверин, Ганя, 1970; Handbook..., 1988). Другими словами, рябинник демонстрирует стремление к групповому образу жизни и, следовательно, является прекрасным объектом для исследования особенностей социальных связей между особями популяции в течение всего года. В Харьковской области дрозд-рябинник встречается на гнездовании и зимовке. И если гнездовая биология рябинника на территории области достаточно изучена (Чаплыгина, 1998; Чаплыгина, Кривицкий, 1996), то вопросы ночевочного поведения практически не исследованы. Мы предполагаем, что полученные данные по распределению мест ночевочных скоплений дроздов, а также наши наблюдения за ночевками в период размножения помогут планировать комплексные детальные исследования поведения дроздов-рябинников в разные периоды года.

Методика

Исследования проводили в 2002–2009 гг. на территории Харьковской области, преимущественно в пределах г. Харькова. Данные по распределению мест ночевки рябинников получены в ходе комплексного исследования ночевочного поведения сорок (*Pica pica*) (Брезгунова, 2011), с которыми дрозды формируют коллективные ночевки на традиционных местах. За указанный период нами было обнаружено 30 мест совместного коллективного ночлега сорок и рябинников, и 6 ночевочных скоплений дроздов без участия первого вида. За двумя совместными скоплениями сорок и рябинников ежемесячно наблюдали в 2004–2006 гг.

Численность рябинников на коллективных ночевках определяли в течение полутора часов в вечерние сумерки во время прилета птиц, реже – на утреннем разлете. Подсчет начинали за 1 ч (реже за 1,5 ч) до захода солнца, а прекращали через 30 мин после захода. Расстояние от учетчика до места ночлега варьировало от 50 до 150 м, в зависимости от условий каждого места ночевки. Численность птиц на большинстве мест коллективных ночевки определяли дважды в течение зимнего сезона. При подсчете численности на ночевках в утренние часы наблюдения начинали за 40–45 мин до восхода солнца и прекращали после разлета всех птиц скопления (Брезгунова, 2011).

Кроме того, с 29 апреля по 4 мая 2007 г. в пойме р. Харьков (в пределах г. Харькова) в вечернее время проводились наблюдения у 4 гнезд дроздов-рябинников одной колонии; в гнездах находились кладки или нелетные птенцы.

Результаты

В г. Харькове рябинники появляются на местах коллективных ночевки в конце июля (редко – с конца июня) – начале августа (рис. 1, 2). В декабре и январе численность дроздов возрастает, а в середине февраля на местах ночевки рябинники практически не встречаются. Как исключение, группы до 10 дроздов попадают на ночевки в апреле-мае (рис. 1, 2).

Из 36 мест, использованных дроздами-рябинниками для коллективных ночевки, 30 – это участки совместного отдыха с сороками на местах их традиционных ночевочных скоплений (Брезгунова, 2007, 2010, 2012). Рябинники присоединяются ко всем коллективным ночевочным скоплениям сорок в пределах г. Харькова (15 ночевочных скоплений сорок и рябинников, каждое из которых использует от 1 до 3 традиционных мест для ночлега). Если сороки перемещаются на ночевку с одного традиционного участка на другой, то рябинники в течение месяца покидают прежнее место отдыха и присоединяются к сорокам (Брезгунова, 2012). В 13 из 15 случаев совместного ночлега в пределах г. Харькова дрозды пытались устроиться на ночь ближе к сорокам, на двух – рябинники держались обособленно.

Максимальная численность рябинников на 16 местах ночевочных скоплений в г. Харькове – 650 особей, в среднем по годам – 128 (15–600, в среднем 175 (2004–2005), 5–570, в среднем 104 (2005–2006), 5–510, в среднем 134 (2006–2007), 10–240, в среднем 97 (2007–2008); среднее значение по 15 ночевочным скоплениям рябинников).

На семи участках (6 из которых расположены в пределах г. Харькова) отмечена охота ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*) на дроздов, еще на двух наблюдали появление ястреба в вечернее

время. Зарегистрирован один случай удачной охоты на дрозда. Спустя несколько секунд после появления тетеревиатника дрозды-рябинники перемещаются вглубь куста, на котором находились, или перелетают на соседний. На местах совместных ночевок сороки прогоняют и преследуют пытающихся приблизиться к ним рябинников, которым, в большинстве случаев, удается устроиться на ночлег рядом с ними уже в густых сумерках.

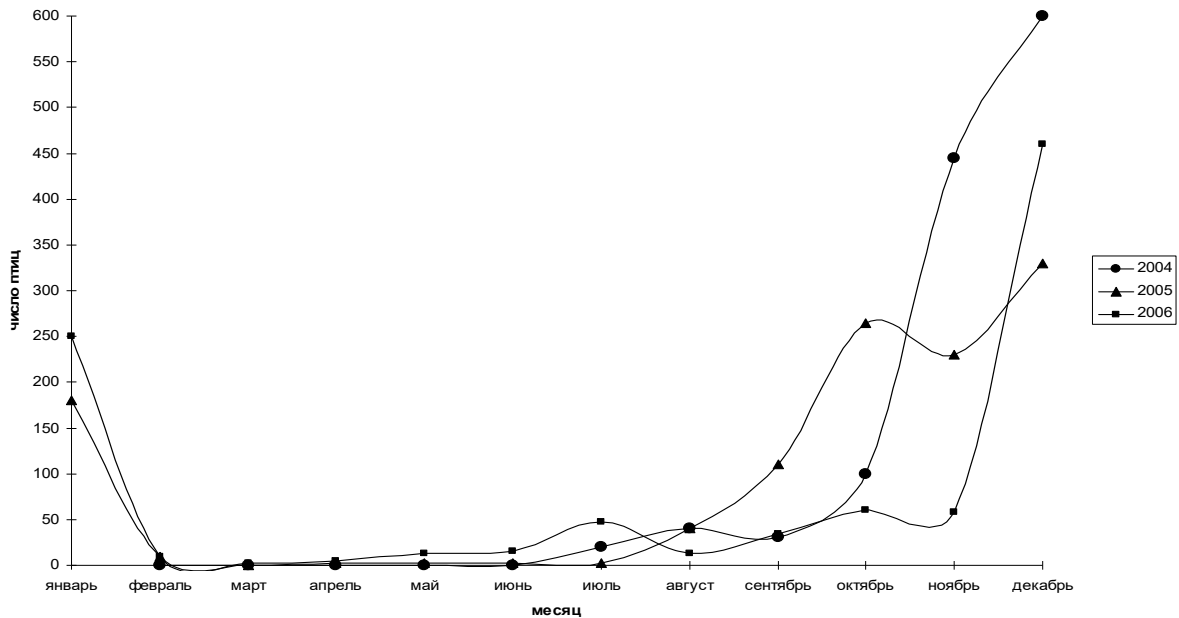


Рис. 1. Динамика численности дрозда-рябинника (*Turdus pilaris*) на совместной с сорокой (*Pica pica*) коллективной ночевке в пойме р. Харьков (г. Харьков, Украина) в 2004–2006 гг.

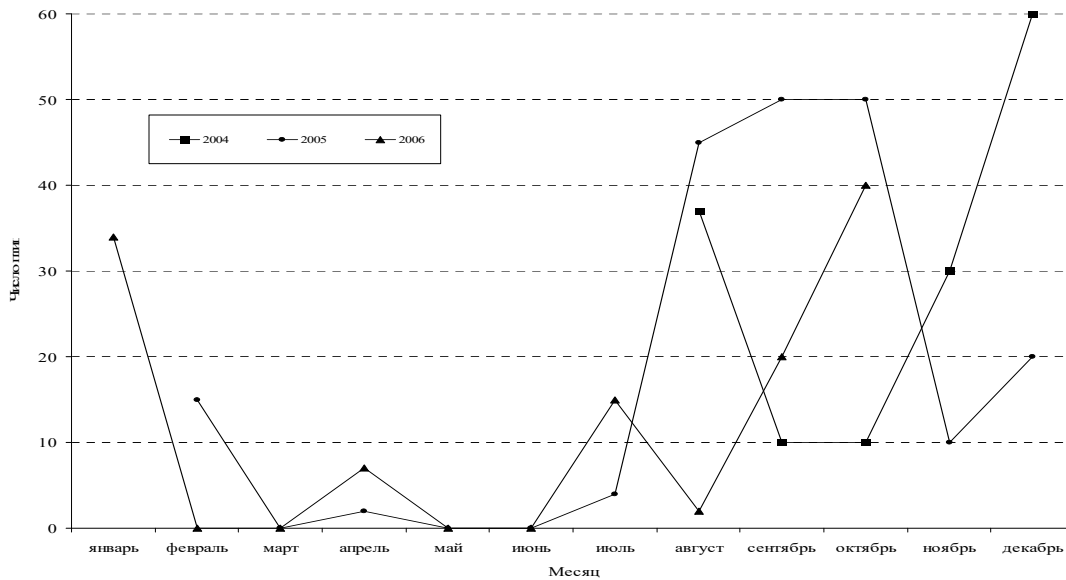


Рис. 2. Численность дрозда-рябинника (*Turdus pilaris*) на совместной с сороками (*Pica pica*) ночевке (пос. Жуковского, Шишковская балка, г. Харьков, Украина)

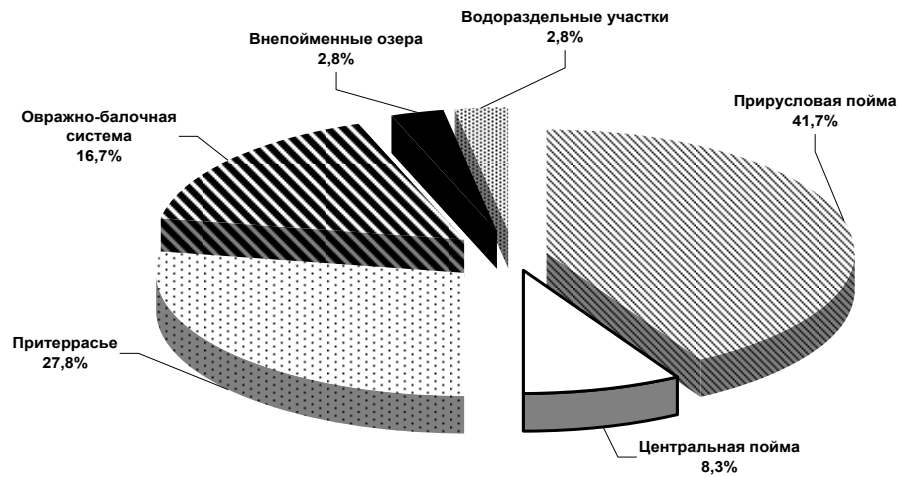


Рис. 3. Распределение мест коллективных ночевок дроздов-рябинников (*Turdus pilaris*) (n=36)

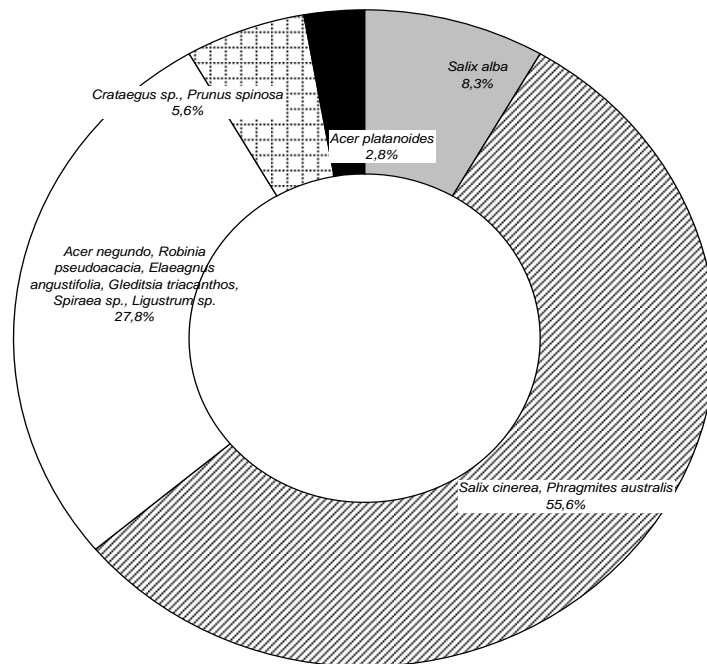


Рис. 4. Растения, используемые дроздами-рябинниками (*Turdus pilaris*) для отдыха на местах коллективных ночевок (n=36)

Рябинники собираются на коллективную ночевку в течение 1–1,5 ч. Основная масса прилетает к моменту захода солнца, последние особи – через 30 мин после него.

Большинство мест, на которых рябинники формируют коллективные ночевки, расположены в пределах пойменной террасы (77,8%) и в овражно-балочных системах (16,7%) (рис. 3).

Ночуют рябинники чаще в зарослях ивы пепельной (*Salix cinerea*) и тростника (*Phragmites australis*) (55,6%), а также в зарослях интродуцентов из Северной Америки и Азии (27,8%), таких как клен ясенелистный (*Acer negundo*), робиния лжеакация (*Robinia pseudoacacia*), лох узколистный (*Elaeagnus angustifolia*), гледичия (*Gleditsia triacanthos*), спирея (*Spiraea* sp.), бирючина (*Ligustrum* sp.) (рис. 4). Птицы могут также устраиваться на ночлег в кронах ивы белой (*S. alba*) (8,3%) и в зарослях боярышника (*Crataegus* sp.) и терна (*Prunus spinosa*) (5,6%), редко – в поросли клена остролистного (*Acer platanoides*) (2,8%).

Всего на коллективных ночевках в пределах г. Харькова в разные годы учтено от 1,5 до 2,5 тысяч рябинников.

На местах коллективных ночевок рябинников встречено более 20 видов птиц (табл.).

В гнезде рябинника насиживающая птица остается в гнезде на ночь, а вторая в сумеречное время у гнезда не появляется (4 гнезда). При этом на территории колонии отмечено скопление из 5–17 (в разные дни) дроздов-рябинников, которые ночевали в кронах тополей (*Populus* sp.). Можно предположить, что в состав этого небольшого ночевочного скопления входили размножающиеся птицы, не участвовавшие в насиживании.

Таблица.

Виды-спутники коллективных ночевок дроздов-рябинников (*Turdus pilaris*)

№	Вид	Количество мест совместного ночлега	Период формирования скопления
1	сорока (<i>Pica pica</i>)	30	в течение года
2	ворон (<i>Corvus corax</i>)	1	август
3	сойка (<i>Garrulus glandarius</i>)	1	зимний период
4	скворец (<i>Sturnus vulgaris</i>)	7	в течение года
5	певчий дрозд (<i>Turdus philomelos</i>)	3	июль-август
6	черный дрозд (<i>T. merula</i>)	1	август
7	белобровик (<i>T. iliacus</i>)	1	декабрь
8	зарянка (<i>Erithacus rubecula</i>)	1	октябрь
9	свиристель (<i>Bombycilla garrulus</i>)	1	зимний период
10	полевой воробей (<i>Passer montanus</i>)	2	июль-ноябрь; февраль
11	лазоревка (<i>Parus caeruleus</i>)	2	сентябрь-октябрь
12	большая синица (<i>P. major</i>)	2	сентябрь-октябрь
13	зеленушка (<i>Chloris chloris</i>)	1	осень
14	коноплянка (<i>Carduelis cannabina</i>)	2	зимний период
15	щегол (<i>C. carduelis</i>)	1	зимний период
16	чиж (<i>C. spinus</i>)	1	зимний период
17	дубонос (<i>Coccothraustes coccothraustes</i>)	1	зимний период
18	обыкновенная овсянка (<i>Emberiza citrinella</i>)	1	июль
19	ласточка деревенская (<i>Hirundo rustica</i>)	1	июль
20	береговушка (<i>Riparia riparia</i>)	1	июль
21	желтоголовая трясогузка (<i>Motacilla citreola</i>)	1	июнь

Обсуждение

В результате данного исследования выявлены места коллективных ночевок рябинников, приуроченные к поймам рек г. Харькова и области. Однако полученные данные вряд ли могут быть использованы для оценки общей численности зимующих в городе дроздов, так как часть птиц может не придерживаться традиционных мест ночлега на зимовках. Более того, рябинники формируют коллективные ночевки не только в тростниковых, ивовых и боярышниковых зарослях, но и в сосновых лесах, дубравах, березняках (Stiefel, 1979; Handbook..., 1988), пригородных лесах (Бутьев и др., 1983), где исследования нами практически не проводились. Рябинники могут ночевать на дубах с засохшей листвой (Сомов, 1897) и даже на земле (Collar, 2005).

Известно, что в формировании совместных коллективных ночевок с рябинниками принимают участие другие виды птиц. Так, виды-спутники рябинников на ночевках – черный дрозд, белобровик, овсянка обыкновенная (Handbook..., 1988), к этому списку мы можем добавить еще 18 видов птиц.

Дрозд-рябинник на территории Харьковской области является наиболее традиционным видом-спутником коллективных ночевок сорок (Брезгунова, 2012). Наши наблюдения показали, что рябинники способны перемещаться вслед за сороками при смене места ночевки последними. Аналогичное поведение описано и для других видов птиц (Gadgil, 2001). Немаловажное значение имеет то, что сорока и дрозд-рябинник ночуют в сходных местах. Рябинники и в других регионах предпочитают ночевать в густых зарослях тростника или на ветвях лоха (Завьялов, Табачишин, 1998), но по сравнению с сорокой используют для ночлега более разнообразные местообитания (Stiefel, 1979).

Совместные ночевки рябинников с черными и певчими дроздами также достаточно обычное явление. Вероятно, одиночные певчие дрозды на ночевках рябинников могут оставаться неучтенными. На одиночных ночевках они наблюдаются в Харьковской области, по крайней мере, с конца июня до второй декады октября, часто в кронах ивы белой в прирусловой пойме, на ветвях деревьев у водохранилищ, в усыхающих насаждениях по склонам, в тростнике. Только за 2008 год отмечено восемь таких ночевок. Остальные виды, зарегистрированные на совместных с рябинниками ночевках, предпочитают сходные с дроздами (и сороками) места для ночлега или являются традиционными спутниками сорок на ночевках (как, например, скворец).

Характерное падение численности рябинника на местах коллективного ночлега в середине февраля известно и в других частях ареала (Бутьев и др., 1983) и совпадает с датами весеннего пролета.

В период размножения в вечернее время в колонии отмечены только насиживающие рябинники, вероятно, самки, так как обычно самцы не принимают участия в насиживании (Handbook..., 1988). Для черного (Swann, 1975; Hill, Cresswell, 1997) и странствующего (*T. migratorius*) (Eiserer, 1976, 1980) дроздов известно, что размножающиеся самцы могут покидать гнездовой участок на ночь и присоединяться к коллективному скоплению. Для рябинников описано поведение, когда после выхода из гнезда молодых птиц самка с самцом следуют на коллективные ночевки (Handbook..., 1988). Необходимо проводить дальнейшие исследования с обязательным мечением дроздов, с целью выяснения особенностей ночевки самцов и самок в период размножения, а также для определения факторов, влияющих на поведение птиц. Так, например, расстояние между местом коллективного ночлега и гнездовой территорией, цикл (первый или повторный) и стадия размножения (инкубация, гнездовые птенцы или птенцы на территории после выхода из гнезда) влияют на поведение размножающихся самцов сорок в вечернее время (Брезгунова, 2011). У странствующего дрозда самцы в период размножения посещают коллективные ночевки, а самки присоединяются к ним сразу после завершения гнездования (Eiserer, 1976, 1980; Sallabanks, James, 1999).

Таким образом, установлено, что с конца июля до середины февраля рябинники участвуют в формировании коллективных ночевки, чаще всего присоединяясь к скоплениям сорок в поймах рек и в овражно-балочных системах, ночуя на ветвях ив, в тростниках или в зарослях растений-интродуцентов. Всего на совместных с рябинниками ночевках отмечен 21 вид птиц.

Список литературы

Аверин Ю.В., Ганя И.М. Птицы Молдавии. – Кишинев, 1970. – Т.1. – 237с. /Averin Yu.V., Ganya I.M. Ptitsy Moldavii. – Kischunev, 1970. – Т.1. – 237s./

Брезгунова О.А. Многовидовые ночевочные скопления с участием сороки обыкновенной // Птицы бассейна Северского Донца. Материалы 13-14 совещания Рабочей Группы «Изучение и охрана птиц бассейна Северского Донца». – Харьков, 2007. – Вып.10. – С. 111–125. /Brezgunova O.A. Mnogovidovyye nochevochnyye skopleniya s uchastiyem soroki obyknovennoy // Ptitsy basseyna Severskogo Dontsa. Materialy 13-14 soveshchaniya Rabochey Gruppy «Izucheniye i okhrana ptits basseyna Severskogo Dontsa». – Kharkov, 2007. – Vyp.10. – S. 111–125/.

Брезгунова О.А. Совместные коллективные ночевки сороки *Pica pica* (L.) и других видов птиц // Орнитология в Северной Евразии. Тез. докл. XIII Межд. орнитол. конф. Северной Евразии. – Оренбург, 2010. – С. 72–73. /Brezgunova O.A. Sovmestnyye kollektivnyye nochevki sorok *Pica pica* (L.) i drugikh vidov ptits // Ornitologiya v Severnoy Yevrazii. Tez. dokl. XIII Mezhd. ornitol. konf. Severnoy Yevrazii. – Orenburg, 2010. – S.72–73/.

Брезгунова О.А. Ночевки сорок (*Pica pica*): индивидуальные стратегии поведения, организация коллективных ночевки и биотопические предпочтения // Экология птиц: виды, сообщества, взаимосвязи. Научн. конф., посвящ. 150-летию со дня рождения Н.Н.Сомова. Труды: в 2-х кн. Кн.1. –

- Харьков, 2011. – С. 163–213. (Сомовская библиотека. Вып.1. Кн.1.). /Brezgunova O.A. Nochevki sorok (*Pica pica*): individual'nyye strategii povedeniya, organizatsiya kollektivnykh nochevok i biotopicheskiye predpochteniya // *Ecologiya ptits: vidy, soobshchestva, vzaimosvyazi*. Nauchn. conf., posvyashch. 150-letiyu so dnya rozhdeniya N.N. Somova. Trudy: v 2-kh kn. Kn.1. – Kharkov, 2011. – S. 163–213. (Somovskaya biblioteka. Vyp.1, kn.1.)/
- Брезгунова О.А. Виды-спутники коллективных ночевок сорок // Орнитология. – М.: МГУ, 2012. – Т.37. – С. 60–83. /Brezgunova O.A. Vidy-sputniki kollektivnykh nochevok sorok // *Ornitologiya*. – М.: MGU, 2012. – Т.37. – С. 60–83./
- Бутьев В.Т., Константинов В.М., Бабенко В.Г. и др. Зимняя авифауна г. Москвы // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов. Межвуз. сб. научн. тр. – М., 1983. – С. 3–36. /But'yev V.T., Konstantinov V.M., Babenko V.G. i dr. Zimnyaya avifauna g. Moskvy // *Vliyaniye antropogennykh faktorov na strukturu i funktsionirovaniye biotsenozov*. Mezhevuz. sborn. nauchn. tr. – М., 1983. – С. 3–36./
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Формирование стабильных зимовок рябинников *Turdus pilaris* на севере Нижнего Поволжья // *Рус. орнитол. журнал*. – 1998. – Экспресс-вып.33. – С. 12–14. /Zavyalov Ye.V., Tabachishin V.G. Formirovaniye stabil'nykh zimovok ryabinnikov *Turdus pilaris* na severe Nizhnego Povolzh'ya // *Rus. ornitol. zhurnal*. – 1998. – Ekspress-vyp.33. – S.12–14./
- Сомов Н.Н. Орнитологическая фауна Харьковской губернии. – Харьков: тип. А.Даре, 1897. – 800с. (Отд. прил. к 26-му тому «Тр. о-ва испыт. природы»). /Somov N.N. *Ornitologicheskaya fauna Kharkovskoy gubernii*. – Kharkov: tip. A.Darre, 1897. – 800s. (Otd. pril. k 26-mu tomu „Tr. o-va ispyt. prirody“)/
- Чаплыгина А.Б. Біогеоценологічні та популяційні адаптації птахів в трансформованих ландшафтах Північно-Східної України (на прикладі роду *Turdus*). Автореф. дис. ... канд. біол. наук / 03.00.16 – екологія. – Дніпропетровськ, 1998. – 18с. /Chaplygina A.B. Biogeotsenotychni ta populyatsiyni adaptatsiyi ptakhiv v transformovanykh landshaftakh Pivnichno-skhidnoyi Ukrayiny (na prykladi rodu *Turdus*). Avtoref. dys.... kand. biol. nauk / 03.00.16 – ekologiya. – Dnipropetrovs'k, 1998. – 18s./
- Чаплыгина А.Б., Кривицкий И.А. Рябинник в условиях трансформированных ландшафтов Харьковской области // *Беркут*. – 1996. – Т.5, вып.2. – С. 158–162. /Chaplygina A.B., Krivitskiy I.A. Ryabinnik v usloviyakh transformirovannykh landshaftov Kharkovskoy oblasti // *Berkut*. – 1996. – Т.5, вып.2. – С. 158–162./
- Collar N. (2005). Fieldfare (*Turdus pilaris*) // J.del Hoyo, A.Elliott, J.Sargatal et al. (eds.). *Handbook of the birds of the world alive*. – Barcelona: Lynx Editions, 2014. (<http://www.hbw.com/node/58255>).
- Collar N., Bonan A. 2015. Rufous-collared Robin (*Turdus rufitorques*) // J.del Hoyo, A.Elliott, J.Sargatal et al. (eds.). *Handbook of the birds of the world alive*. – Barcelona: Lynx Editions, 2014. (<http://www.hbw.com/node/58317>).
- Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa: The birds of the Western Palearctic / S.Cramp, K.E.L.Simmons (eds.) – Oxford: Oxford University Press, 1988. Vol.V: Tyrant Flycatchers to Thrushes. – 1063p.
- Eiserer L. The American Robin: A backyard institution. – Chicago: Nelson-Hall, 1976. – 175p.
- Eiserer L.A. Roosting behaviour of the American Robin // *Passenger Pigeon*. – 1980. – Vol.42. – P. 96–101.
- Escobar Riomalo, María Paula, Esteban Gongora, Sophie Arsitizabal Leost. Great Trush (*Turdus fuscater*) // *Neotropical birds online* / Ed. T.S.Schulenberg. – Ithaca: Cornell Lab of Ornithology, 2014. (http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=552236)
- Gadgil M. Project Lifescape 9. Crows // *Resonance*. – 2001. – Vol.6. – P. 74–82.
- Hill I.F., Cresswell B. The use of a communal summer roost by radio-tagged Blackbirds *Turdus merula* // *Bird Study*. – 1997. – Vol.44 (1). – P. 114–116.
- Sallabanks R., James F.C. American Robin (*Turdus migratoris*) // *The Birds of North America Online* / Ed. A.Poole. – Ithaca: Cornell Lab of Ornithology, 1999. (<http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/462>)
- Soberanes-González C., Rodríguez-Flores C., Arizmendi M.C. et al. Rufous-collared Robin (*Turdus rufitorques*) // *Neotropical birds online* / Ed. T.S.Schulenberg. – Ithaca: Cornell Lab of Ornithology, 2013. (http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=553196)
- Stiefel A. Ruhe und Schlaf bei Vögeln // *Wittenberg Lutherstadt: A.Ziemsen Verlag*, 1979. – 216p.
- Swann R.L. Seasonal variations in suburban Blackbird roosts in Aberdeen // *Ring and Migr.* – 1975. – Vol.1. – P. 37–42.

Представлено: А.Б. Чаплыгина / Presented by: A.B. Chaplygina

Рецензент: Т.А. Атемасова / Reviewer: T.A. Atemasova

Подано до редакції / Received: 14.09.2015

УДК: 502.53: 591.521: 599.742.(43+17)

Оценка благоприятности участка «Лес на Ворскле» государственного природного заповедника «Белогорье» для обитания хищников-норников* Н.А.Брусенцова¹, П.А.Украинский²

¹Национальный природный парк «Слобожанский» (Краснокутск, Украина);

²Белгородский национальный исследовательский университет (Белгород, Россия)
n_brusentsova@ukr.net; ukrainski@bsu.edu.ru

Изучено расположение нор лисы и барсука на участке «Лес на Ворскле» государственного природного заповедника «Белогорье». Проанализировано влияние антропогенных, биотических и абиотических факторов на их размещение. Выявленные закономерности описаны при помощи линейных регрессионных моделей. При помощи метода наименьших квадратов (МНК) создана общая для всей территории модель. При этом выявленные закономерности оказались нестабильными и варьирующими в пространстве. Для преодоления проблемы пространственной нестационарности применен метод географически взвешенной регрессии (ГВР), при помощи которого построены локальные модели для ячеек сетки 100×100 м. ГВР-модель показала себя эффективнее МНК-модели. У нее выше коэффициент детерминации и меньше величина информационного критерия Акаике. Выявленные и описанные закономерности использованы для построения карты относительной благоприятности территории для обитания лисы и барсука.

Ключевые слова: лисица, барсук, геоинформационные системы, «Лес на Ворскле», пространственный анализ, факторы среды.

Оцінка сприятливості ділянки «Ліс на Ворсклі» державного природного заповідника «Білогір'я» для існування хижаків-норників Н.О.Брусенцова, П.О.Український

Проведено вивчення розташування нір лисиці та борсука на ділянці «Ліс на Ворсклі» державного природного заповідника «Білогір'я». Проаналізовано вплив антропогенних, біотичних та абіотичних чинників на їх розташування. Закономірності, які були виявлені, були описані за допомогою лінійних регресійних моделей. За допомогою методу найменших квадратів (МНК) створена загальна для всієї території модель. Закономірності, що були виявлені, виявились нестабільними та змінюються у просторі. Для подолання проблеми просторової нестационарності застосовували метод географічно виваженої регресії (ГВР), за допомогою якого побудовані локальні моделі для осередків мережі 100×100 м. ГВР-модель показала себе ефективнішою, ніж МНК-модель. У неї вищий коефіцієнт детермінації та менше значення інформаційного критерію Акаїке. Закономірності, які були виявлені та описані, були використані для побудови карти відносної сприятливості території для існування лисиці та борсука.

Ключові слова: лисиця, борсук, геоінформаційні системи, «Ліс на Ворсклі», просторовий аналіз, фактори середовища.

Evaluation of the favorability of the area "Les na Vorskle" of the State Nature Reserve "Belogorye" for burrowing predators' habitat N.A.Brusentsova, P.A.Ukrainkiy

The location of the fox dens and badger setts in the area "Les na Vorskle" of the State Nature Reserve "Belogorye" has been studied. The influence of anthropogenic, biotic and abiotic factors on their location was analyzed. The identified regularities were described by means of linear regression models. Using the method of least squares (OLS) the total model for the entire territory was established. At the same time identified regularities turned out to be unstable and varied in space. The method of geographically weighted regression (GWR) was used to overcome the problem of spatial non-stationary, that was used to build local models for network of 100×100 m cells. The GWR model proved to be more efficient than the OLS model. It has a higher coefficient of determination and lower value of the Akaike information criterion. Discovered and described regularities have been used to construct maps of relatively favorable area for foxes and badgers living.

Key words: fox, badger, geoinformation systems, "Les na Vorskle", spatial analysis, environmental factors.

* Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект 14-35-50659 мол-нр.

Введение

Норные хищники (барсук, лисица) – территориальные животные, в высокой степени зависимые от характеристик мест обитания. Пространственная организация их популяций состоит в специфическом размещении участков отдельных семейных групп. Конфигурация и площадь семейного участка напрямую связаны с размещением подземных убежищ (Kowalczyk et al., 2004; Davison et al., 2008; Сидорчук, Рожнов, 2010; Брусенцова, 2014). Из этого следует, что существует возможность смоделировать пространственную структуру популяций хищников-норников на основе анализа факторов среды, влияющих на размещение подземных убежищ. К этим факторам относятся количество и распространение кормовых объектов, наличие удобных мест для создания убежищ, фактор беспокойства и т.д. (Руковский, 1991; Mickevičius, 2002; Kowalczyk et al., 2004; Дикий, 2004; Palphramand et al., 2007; Сидорчук, Рожнов, 2010; Biancardi et al., 2014).

Для эффективного анализа пространственных закономерностей необходимо использовать специализированные методы и подходы, которые в полной мере реализованы в геоинформационных системах (ГИС). ГИС в мире стали активно использоваться для изучения экологии животных с 1990-х годов (Gough, Rushton, 2000). В странах Европы к этому времени накопились большие массивы пространственных данных по лисце и барсуку. Их обработка требовала современных методов анализа. И потребность в таких методах была удовлетворена с внедрением ГИС. В результате появилось большое количество работ, посвященных изучению влияния факторов среды (биотических, абиотических и антропогенных) на выбор мест обитания норными хищниками (Schippers et al., 1996; Gloor, 2002; Mickevičius, 2002; Santos, Beier, 2008; Biancardi et al., 2014).

В этом ключе выполнена и представленная работа, описывающая опыт ГИС-анализа влияния факторов среды на пространственную организацию популяций барсука и лисцы на участке «Лес на Ворскле» государственного природного заповедника (ГПЗ) «Белогорье».

Материалы и методы

Исследование проведено в 2014 году на участке «Лес на Ворскле» ГПЗ «Белогорье» (Борисовский район Белгородской области, Россия). Он представляет собой кленово-липовую нагорную дубраву площадью 1038 га (10,38 км²). С трех сторон его окружают реки: с юга и востока – Ворскла, с запада – Готня (приток Ворсклы) с притоком Локня. Возраст насаждений в основном 100–110 лет, около 160 га занимают дубравы старше 300 лет. На большей части территории, кроме возвышенного северо-востока (окраина междуречного плато), преобладает склоновый рельеф. Центральную, северо-западную, западную и частично южную часть участка занимают пологие склоны, спускающиеся в направлении долин Готни, Локни и Ворсклы. На периферии они переходят в крутые склоны речных долин, обрамляющие всю западную половину периметра леса. Склоны прорезаны многочисленными оврагами. Максимальная высота составляет 217 м, минимальная – 137 м. На юго-востоке участок граничит с районным центром пгт. Борисовка, а на северо-западе – с селом Красный Куток.

Первые данные по норным хищникам участка «Лес на Ворскле» с учётом стационального распределения, расположения убежищ, особенностей питания и др. были приведены А.К.Крень (1939). Позже, О.В.Петров (1971, 1986) проводит более детальное исследование. В рамках программы «Летопись природы» в заповеднике «Белогорье» на участке «Лес на Ворскле» с 2000 года проводится ежегодная проверка нор хищников. Количество жилых нор барсуков и лисиц не постоянно из года в год и зависит от многих факторов, в первую очередь от обилия кормов. На 2013 год известно 23 убежища норных хищников.

Проведенное исследование включает четыре этапа: сбор исходных данных и приведение их к единому формату, корреляционный анализ, регрессионный анализ и картографирование благоприятности среды для размещения убежищ норных хищников. Все процедуры анализа выполнены в программе ArcGIS 10.1.

Сведения о факторах среды, обуславливающих размещение убежищ норных хищников, получены преимущественно из фондовых материалов ГПЗ «Белогорье». Из материалов лесоустройства и топографических карт взяты сведения о границе заповедника, рельефе, растительности, водоемах, лесных тропах и дорогах, близлежащих населенных пунктах. Отсутствующие данные взяты частично из OSM, частично отвекторизованы по мозаике космических снимков ArcGIS World Imagery, которая доступна всем пользователям ArcGIS. Дополнительно с

помощью GPS-навигатора проведено уточнение прохождения лесных дорог, границ населённых пунктов, особенностей лесорастительных условий.

Для корреляционного анализа все показатели, характеризующие абиотические, биотические и антропогенные факторы, были преобразованы в растровый формат (в зависимости от фактора использовались растры плотности, дистанции или тематические растры-поверхности). Затем при помощи инструмента «Статистика набора каналов» были созданы корреляционные матрицы, показывающая корреляцию плотности размещения нор с антропогенными, абиотическими и биотическими факторами. На основании их анализа выделены факторы, имеющие наибольшее влияние на размещение убежищ норных хищников. Размещение нор было охарактеризовано через растр плотности, построенный с радиусом поиска 1000 м. Для построения всех других растров плотности выбран такой же радиус поиска, чтобы обеспечить сравнимость данных.

В качестве абиотических факторов рассмотрены морфометрические показатели: густота оврагов, абсолютная высота, уклон, экспозиция, кривизна в плане и кривизна в профиле. Густота оврагов передана через растр плотности, а остальные показатели – тематические растры, производные от цифровой модели рельефа.

Из антропогенных факторов рассмотрены удаленность от населенных пунктов, удаленность от дорог, плотность сети лесных дорог и троп. Первые два фактора переданы через растры дистанции, а третий – через растр плотности.

Биотические факторы (растительный покров) проанализированы через вегетационные индексы GNDVI, NDVI, NDWI и NDGR, представленные в виде тематических растров. NDVI – это нормированная разность отражения в ближней инфракрасной и красной части спектра. Его значения отражают различия растительности по фитомассе. NDWI – это нормированная разность отражения в средней инфракрасной и ближней инфракрасной части спектра. Его значения связаны с содержанием воды в зеленой фитомассе. NDGR – это нормированная разность отражения в зеленой и красной части спектра. Его значения отражают смену типов растительности. GNDVI – это нормированная разность отражения в ближней инфракрасной и зеленой части спектра. Его значения отражают различия растительности по активности хлорофилла.

Расчет вегетационных индексов выполнен в программе ENVI 4.8. на основе космического снимка со спутника Landsat 5TM от 6 мая 2007 года (номер сцены (path/row) 176/025). Пространственное разрешение снимка – 30 м/пиксель. Этого достаточно для выявления пространственной неоднородности древостоя в нагорной дубраве.

Для регрессионного анализа были отобраны факторы среды, имеющие высокую корреляцию с плотностью нор и слабо зависящие друг от друга. Поскольку в ArcGIS 10.1 регрессионный анализ выполняется только для векторных данных, тематические растры были преобразованы в векторный вид. Для этого при помощи процедуры «Зональная статистика» значения растров были извлечены в таблицу атрибутов регулярной векторной сетки с ячейкой 100 на 100 м. В ходе регрессионного анализа создано два типа моделей, описывающих связь факторов среды и плотности размещения нор. При помощи метода наименьших квадратов (МНК) создана глобальная (единая для всей исследуемой территории) линейная регрессионная модель. При помощи географически взвешенной регрессии (ГВР) созданы локальные линейные регрессионные модели для каждой ячейки регулярной сетки.

Картографирование благоприятности территории для обитания норных хищников выполнено по факторам, положительно и отрицательно влияющим на популяцию исследуемых видов. Для рассмотрения взяты наиболее значимые факторы с теснотой связи (коэффициент корреляции) не ниже средней. Растры, соответствующие этим факторам, были подвергнуты переклассификации. Были выделены значения факторов выше среднего, ниже среднего и близкие к средним. Переклассифицированные растры переведены в полигональные векторные слои. Над этими слоями проведена оверлейная операция – пересечение. Ее результат, содержащий все существующие комбинации факторов, положен в основу карты благоприятности территории для обитания норных хищников.

Результаты и обсуждение

Общая плотность подземных убежищ норных хищников для участка «Лес на Ворскле» ГПЗ «Белогорье» составляет 2,22 нор/км². Локальные плотности колеблются в пределах 0–8,95 нор/км². На плотность размещения нор лисы и барсука на исследуемой территории оказывают влияние, в

первую очередь, абиотические (рельеф) и антропогенные факторы (табл. 1 и табл. 3). Влияние биотических факторов (лесорастительных условий) значительно слабее (табл. 2). Слабое влияние лесорастительных условий связано с их относительной однородностью в пределах заповедного участка, в то время как рельеф и антропогенное влияние заметно меняются в пространстве.

Таблица 1.
Корреляционная матрица для абиотических факторов участка «Лес на Ворскле»

	Норы	Овраги	Высота	Уклон	Экспозиция	Профильная кривизна	Плановая кривизна
Норы	1,00	0,66	0,08	-0,03	-0,01	-0,02	-0,02
Овраги	0,66	1,00	-0,04	0,09	-0,06	-0,01	-0,05
Высота	0,08	-0,04	1,00	-0,47	-0,07	-0,29	0,07
Уклон	-0,03	0,09	-0,47	1,00	-0,17	0,01	0,04
Экспозиция	-0,01	-0,06	-0,07	-0,17	1,00	0,003	0,02
Профильная кривизна	-0,02	-0,01	-0,29	0,01	0,003	1,00	-0,29
Плановая кривизна	-0,02	-0,05	0,07	0,04	0,02	-0,29	1,00

Среди характеристик рельефа наиболее тесную связь с плотностью размещения нор имеет густота эрозионной сети ($r=0,66$). Между этими показателями имеется положительная корреляция средней силы. При моделировании расположения нор на исследуемой территории в качестве абиотического фактора имеет смысл включать в модель только этот показатель. Для остальных же морфометрических показателей корреляция очень слабая. Именно густая эрозионная сеть обеспечивает хищников-норников удобными местами для создания убежищ.

Для барсука, который, среди средних хищников, является основным создателем подземных убежищ в нагорных дубравах, большое значение имеют кормовые биотопы (Miskevičius, 2002; Ralphramand et al., 2007). По данным разных авторов, ведущую роль в его питании занимают беспозвоночные, особенно в весенний период (Дикий, 2004; Ralphramand et al., 2007; Сидорчук, Рожнов, 2010). В нагорных дубравах подходящими кормовыми биотопами являются влажные участки леса, днища яров и балок. Анализ корреляции плотности нор и вегетационных индексов показал, что для всех индексов корреляция очень низкая. Наибольшую корреляцию с плотностью нор показал индекс NDGR (табл. 2). Это связано с тем, что этот индекс хорошо отражает различия в типах растительности. В «Лесу на Ворскле», кроме нескольких лиственных пород (имеют более высокий NDGR), есть и хвойные, которые имеют более низкий NDGR. Тип растительности, в свою очередь, отражает микроклиматические условия местности. Но вопрос о моделировании влияния лесорастительных условий на основе космических снимков требует дополнительной проработки. Необходимо использование усредненных данных за несколько лет. Кроме того, возможно, правильнее использовать не абсолютные значения вегетационных индексов, а относительные, рассчитанные относительно значения для самого влажного и самого сухого лесного биотопа.

Таблица 2.
Корреляционная матрица для биотических факторов участка «Лес на Ворскле»

	Норы	NDWI	NDVI	GNDVI	NDGR
Норы	1,00	0,06	0,02	-0,07	0,12
NDWI	0,06	1,00	-0,83	-0,72	-0,62
NDVI	0,02	-0,83	1,00	0,85	0,75
GNDVI	-0,07	-0,72	0,85	1,00	0,29
NDGR	0,12	-0,62	0,75	0,29	1,00

Среди антропогенных факторов в «Лесу на Ворскле» ведущий фактор не столь выражен, как среди абиотических. С плотностью размещения нор наиболее тесную связь (связь средней силы) имеет удаленность от населенных пунктов ($r=0,58$). Удаленность от дорожно-тропиночной сети и густота сети троп и дорог влияют в меньшей степени, показывая корреляцию слабой силы (табл. 3). Соотношение влияния антропогенных факторов может иметь и другой характер в разных частях

областей распространения лисицы и барсука из-за местных особенностей природных условий и населения (Meia, Weber, 1992; Schippers et al., 1996; Remonti et al., 2006; Davison et al., 2008; Владимирова, Мозговой, 2005; Брусенцова, 2012; Biancardi et al., 2014). В «Лесу на Ворскле» оно обусловлено тем, что здесь слабо развита тропиновая сеть, зато соседствующие населенные пункты достаточно крупные. Кроме того, в силу жесткого и длительного природоохранного режима в «Лесу на Ворскле» лесные тропы используются менее интенсивно, чем в лесах без ограничения доступа населения.

Таблица 3.

Корреляционная матрица для антропогенных факторов участка «Лес на Ворскле»

	Плотность нор	Плотность дорог	Расстояние от дорог	Расстояние от населенных пунктов
Плотность нор	1,00	-0,22	0,23	0,58
Плотность дорог	-0,22	1,00	-0,54	-0,34
Расстояние от дорог	0,23	-0,56	1,00	0,27
Расстояние от населенных пунктов	0,58	-0,34	0,27	1,00

По результатам корреляционного анализа отобраны три фактора для дальнейшего (регрессионного) анализа: густота эрозионной сети, удаленность от населенных пунктов и значение вегетационного индекса NDGR. При помощи МНК создана трехфакторная модель (1), описывающая зависимость плотности нор лисы и барсука от антропогенных, абиотических (рельефа) и биотических (лесорастительные условия) факторов:

$$D_n = -1,27 + 0,79 \cdot G - 6,58 \cdot V + 2,15 \cdot A, (1)$$

где A – антропогенный фактор (расстояние от населенного пункта), V – фактор лесорастительных условий (вегетационный индекс NDGR), G – фактор рельефа (плотность овражной сети).

Коэффициенты при переменных модели являются статически значимыми на уровне 99%. Значения фактора, увеличивающего дисперсию ($VIF < 7,5$), указывают на то, что ни одна из переменных не является избыточной (табл. 4).

Таблица 4.

Результаты, полученные методом наименьших квадратов (МНК). Коэффициенты модели

Коэффициенты	Станд. ошибка	t-статистика	p-значение	VIF
*Int	0,15 (0,14)	-8,43 (-9,15)	<0,01 (<0,01)	-
G	0,06 (0,07)	12,84 (10,84)	<0,01 (<0,01)	1,13
A	0,09 (0,10)	22,81 (22,73)	<0,01 (<0,01)	1,17
V	1,55 (1,35)	4,24 (4,88)	<0,01 (<0,01)	1,05

Примечание: * Intercept – координата пересечения оси Y; для стандартных ошибок, t-статистики, p-значений в скобках дано устойчивое (робастное) значение.

МНК-модель в целом является статистически значимой, что подтверждается статистически значимыми величинами соединенной F-статистики. Также статистически значимой является величина статистики Кенкера. Это свидетельствует о наличии нестационарности в закономерностях (табл. 5). Поскольку результаты МНК показали наличие нестационарности, оправданным является применение ГВР.

Результаты моделирования плотности размещения нор методом ГВР приведены в табл. 6 и на рис. 1.

Таблиця 5.

Результаты МНК – диагностики модели*

Характеристики модели	Показатели	Значение
Производительность модели	R ²	0,50
	Критерий Акаике	3781,09
Значимость модели	Соединенная F-статистика	355,84
	Соединенная статистика Вальда	691,48
Смещение модели	Статистика Жака –Бера	94,53
Стационарность модели	Статистика Кенкера	371,12
Автокорреляция невязок	Глобальный индекс Морана I	0,26

*Примечание: показатели значимости смещения, стационарности и автокорреляции невязок моделей статистически значимы на уровне 99%.

Таблиця 6.

Результаты географически взвешенной регрессии (ГВР)

	Локальный R ²	Локальные коэффициенты регрессии*			
		Intercept	Плотность оврагов	Антропогенный фактор	Вегетационный индекс
Минимум	0,11	-2,77±0,18	-0,50±0,06	-1,33±0,09	-9,61±1,60
Среднее	0,52	-1,23±0,23	0,97±0,10	2,07±0,15	5,89±2,34
Максимум	0,82	0,95±0,43	3,09±0,37	4,40±0,41	30,36±4,47
СКО	0,14	1,01±0,04	0,65±0,04	1,41±0,05	10,19±0,54

*Примечание: значения коэффициентов ГВР даны со среднеквадратичной ошибкой.

ГВР-модели имеют большую производительность по сравнению с МНК-моделями, на что указывают более высокие значения коэффициента детерминации ($R^2=0,76$). На большую эффективность ГВР по сравнению с результатами МНК также указывает более низкое значение информационного критерия Акаике (3042,44 против 3781,09 у МНК-модели). Общий индекс Морана I для невязок модели меньше, чем при МНК, и составляет 0,17. Это указывает на то, что ГВР лучше описывает закономерности при неполной информации о влияющих факторах.

География локального коэффициента детерминации показывает, в каких частях «Леса на Ворскле» удалось наиболее точно смоделировать плотность нор лисы и барсука. Лучше всего модель передает уменьшение плотности нор по мере удаления от центра леса к восточной его окраине. Здесь, с одной стороны, уменьшается плотность овражной сети, а с другой – уменьшается расстояние от населенного пункта. Хуже всего моделируется плотность нор в юго-западном углу леса. Тут плотность нор повышенная, несмотря на близость к населенному пункту и небольшую плотность овражной сети. Также эффективность моделирования снижена в северо-западной части леса. Очевидно, тут проблемы возникают, когда при одинаковой удаленности от населенного пункта степень антропогенного влияния различается, что также отмечалось нами в другой работе для Национального природного парка «Гомольшанские леса» (Брусенцова, Украинский, 2014). Так, видимо, имеет значение то, что расположенный на северо-западе участка «Лес на Ворскле» посёлок Красный Куток имеет меньшую численность населения, чем расположенный на юго-востоке районный центр Борисовка.

География локальных коэффициентов при переменных модели позволяет проследить, где тот или иной фактор влияет сильнее, а где слабее. Для локальных коэффициентов при переменной G отчетливо выделяются два участка с пониженными значениями. Это участки, примыкающие к Красному Кутку и Борисовке. Здесь количество нор пониженное, несмотря на наличие густой эрозионной сети. Высокие значения коэффициента при переменной G отмечаются там, где плотность нор либо низкая из-за низкой плотности овражной сети, либо наоборот – высокая из-за высокой плотности овражной сети. При этом в центральной части леса, где самая высокая плотность нор, значения локальных коэффициентов при переменной G не самые высокие. Это связано с тем, что

здесь в равной мере размещению нор благоприятствуют и рельеф, и удаленность от населенных пунктов. А вот в юго-западной части леса, (тут, несмотря на близость к населенному пункту присутствуют норы) значения локальных коэффициентов при переменной G самые высокие, поскольку положительное влияние рельефа здесь преобладает над отрицательным влиянием близости пгт. Борисовка.

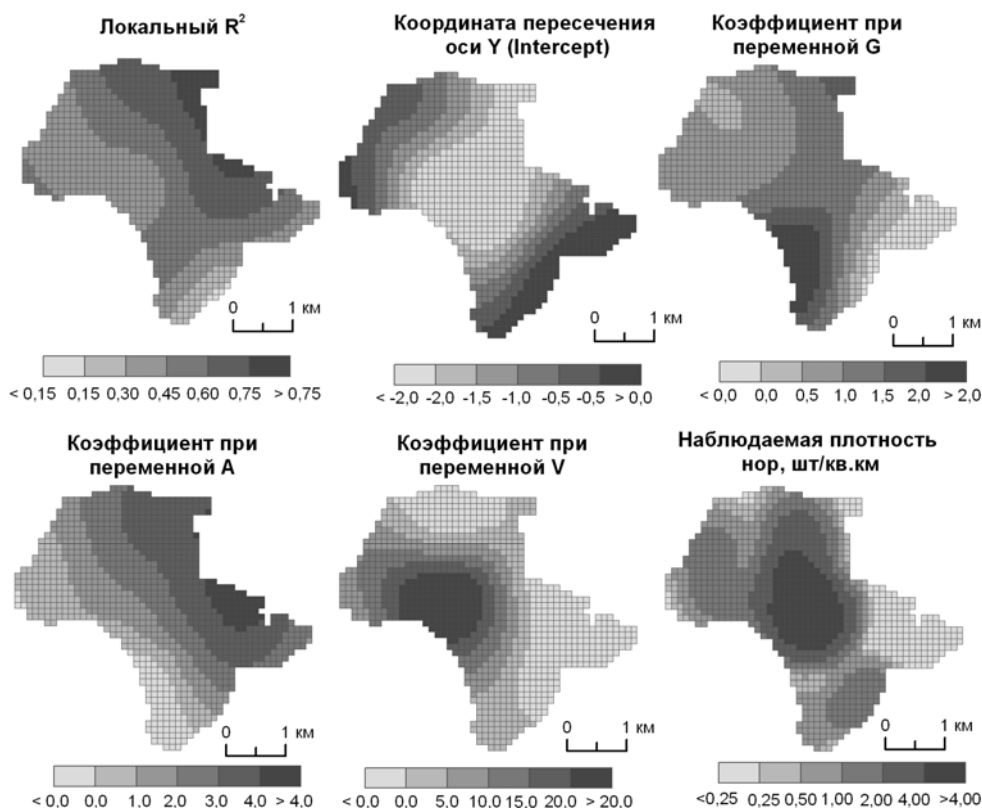


Рис. 1. Результаты ГВР для участка «Лес на Ворскле»

География повышенных значений коэффициента при факторе A показывает, что близость пгт. Борисовка больше всего сказывается в северо-восточной части участка. Здесь нет естественных преград для проникновения человека. На противоположном периметре границы леса влияние человека сказывается меньше, поскольку проникновение по крутым склонам затруднено. Самые низкие значения коэффициента при переменной A характерны для девятого квартала «Леса на Ворскле», где склоны достигают наибольшей крутизны.

Стоит обратить внимание на следующую особенность географии коэффициентов при переменных A и G. Линии равных значений у них перпендикулярны друг другу. Это вызвано двумя факторами. Во-первых, плотность размещения нор с густотой эрозионной сети имеет положительную корреляцию, а с удаленностью от населенных пунктов – отрицательную. Во-вторых, участки с наиболее густой эрозионной сетью и участки, наиболее удаленные от населенных пунктов, в значительной степени совпадают в пространстве.

Локальные коэффициенты при факторе V принимают самые большие значения там, где коэффициенты при факторе G низкие, а при факторе A – высокие. То есть там, где, несмотря на малую густоты эрозионной сети или высокое антропогенное влияние, норы присутствуют. На таких участках благоприятные лесорастительные условия частично компенсируют неблагоприятные абиотические и антропогенные факторы.

Исходя из результатов корреляционного анализа, при создании карты относительной благоприятности территории для обитания норных хищников в основу были положены два фактора: удаленность от населенных пунктов (наиболее значимый фактор, отрицательно влияющий на размещение нор) и густота овражной сети (наиболее значимый фактор, положительно влияющий на

размещение нор). Специфическое сочетание этих двух факторов и изменение его в пространстве определяет характер размещения нор лисы и барсука в «Лесу на Ворскле» (рис. 2).

Особенностью участка «Лес на Ворскле» является то, что наиболее благоприятные природные условия совпадают с низким влиянием антропогенного фактора. В результате, в центральной части участка происходит синергетический эффект, обуславливающий максимальную плотность нор. Такое сочетание факторов имеет первоочередное значение для барсука, который использует норы именно там. Лисица в меньшей степени зависит от лесорастительных условий и антропогенной нагрузки, поэтому может использовать норы, которые находятся в неблагоприятных условиях (Meia, Weber, 1992; Владимирова, Мозговой, 2005; Брусенцова, 2012). В данном случае, большинство брошенных барсуком нор по периферии участка «Лес на Ворскле» занимают лисицы.

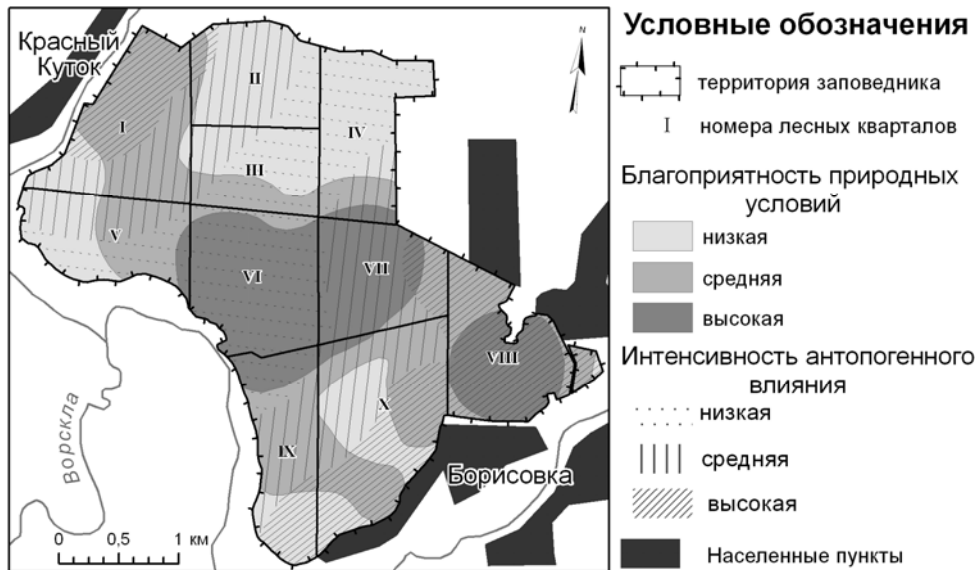


Рис. 2. Карта благоприятности территории участка «Лес на Ворскле» ГПЗ «Белогорье» для обитания норных хищников

Выводы

Установлено, что на распределение нор лисицы и барсука в пространстве на участке «Лес на Ворскле» ГПЗ «Белогорье» наибольшее влияние оказывает рельеф, а именно густота эрозионной сети. Выявлено влияние человека на особенности размещения и используемость подземных убежищ.

Реализованные в ГИС инструменты пространственной статистики показали себя как полезный и мощный инструмент в выявлении закономерностей пространственной организации популяций хищников-норников. Используемые методы и подходы позволили создать карту благоприятности территории для обитания лисицы и барсука, которая хорошо отражает реальные места концентрации нор.

Список литературы

- Брусенцова Н.А. Поселения хищников-норников в условиях высокой антропогенной нагрузки // Экология, эволюция и систематика животных: мат. межд.науч.-практ.конф. – Рязань: НП «Голос губернии», 2012. – С. 200–201. /Brusentsova N.A. Poseleniya khishchnikov-nornikov v usloviyakh vysokoy antropogennoy nagruzki // Ecologiya, evolutsia i systematika zhivotnykh: mat. mezhd. nauch-prakt. conf. – Ryazan', 2012. – S. 200–201./
- Брусенцова Н.А. Норные системы барсуков (*Meles meles* L.) на территории Национального природного парка «Гомольшанские леса» // Вісник ХНУ імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2014. – Вип.20, №1100. – С. 104–111. /Brusentsova N.A. Nornyye systemy barsukov (*Meles meles* L.) na territorii Natsional'nogo prirodnogo parka "Gomol'shanskiye lesa" // Visnyk KhNU imeni V.N.Karazina. Ser. Biologiya. – 2014. – Vyp.20, N1100. – S. 104–111./
- Брусенцова Н.А., Украинский П.А. Влияние близости населенных пунктов на размещение и использование убежищ барсука (*Meles meles* L.) в условиях нагорной дубравы Национального природного парка «Гомольшанские леса» // Современные проблемы науки и образования. – 2014. –

- №6. /Brusentsova N.A., Ukrainiski P.A. Vliyaniye blizosti naselyennykh punktov na razmeshcheniye i ispol'zovaniye ubezhishch barsuka (*Meles meles* L.) v usloviyakh nagornoj dubravy natsional'nogo prirodnogo parka "Gomol'schanskiye lesa" / Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya. – 2014. – №6. / (<http://www.science-education.ru/120-16285>)
- Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Влияние антропогенных факторов на экологию лисицы обыкновенной в окрестностях Самары // Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия. – 2005. – №5 (39). – С. 169–178. /Vladimirova E.D., Mozgovoy D.P. Vliyaniye antropogennykh faktorov na ekologiyu lisitsy obyknovennoy v okrestnostyakh Samary // Vestnik SamGU. – Yestestvennonauchnaya seriya. – 2005. – N 5. (39). – С. 169–178./
- Дикий І. Борсук (*Meles meles* L., 1758) на заході України (морфологія, поширення, екологія, охорона). Автореф. дис. ... канд. біол. наук / 03.00.08 – зоологія. – Київ, 2004. – 20с. /Dykyi I. Borsuk (*Meles meles* L., 1758) na zakhodi Ukrainy (morphologiya, poshyrennya, ekologiya, okhorona). Avtoferat dys. ... kand. biol. nauk / 03.00.08 – zoologia. – Kyiv, 2004. – 20s./
- Крень А.К. Позвоночные животные заповедника «Лес на Ворскле» // Ученые записки Ленинградского гос. ун-та. – 1939. – Т.28. – С. 184–206. /Kren' A.K. Pozvonochnyye zhyvotnyye zapovednika "Les na Vorskle" // Uchenyye zapiski Leningradskogo gos. un-ta. – 1939. – T.28. – S.184–206./
- Петров О.В. Млекопитающие учлесхоза «Лес на Ворскле» и его окрестностей // Ученые записки Ленинградского гос. ун-та. – 1971. – №351. – С. 127–132. /Petrov O.V. Mlekovitayushchiye uchleskhoza "Les na Vorskle" i yego okrestnostey // Uchenyye zapiski Leningradskogo gos. un-ta. – 1971. – N351. – S.127–132./
- Петров О.В. Роющая деятельность барсука в дубраве «Лес на Ворскле» // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав. – Л.: Наука, 1986. – С. 113–117. /Petrov O.V. Roushchaya deyatel'nost' barsuka v dubrave "Les-na-Vorskle" // Kompleksnyye issledovaniya biogeotsenozov lesostepnykh dubrav. – L.: Nauka, 1986. – S. 113–117./
- Руковский Н.Н. Убежища четвероногих. – М.: Агропромиздат, 1991. – 143с. /Rukovskiy N.N. Ubezishcha chetveronogikh. – M.: Agropromizdat, 1991. – 143s./
- Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. Европейский барсук в Дарвинском заповеднике: традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 122с. /Sidorchuk N.V., Rozhnov V.V. Yevropeyskiy barsuk v Darvinskom zapovednike: traditsionnyye i novyye metody v izuchenii ekologii i povedeniya nornykh khishchnikov. – M.: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010. – 122s./
- Biancardi C.M., Rigo V., Azzolini S., Gnoli C. Eurasian badger (*Meles meles*) habitat and sett site selection in the northern Apennines // Natural History Sciences Atti della Società italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano. – 2014. – Vol.1, №1. – P. 41–48.
- Davison J., Huck M., Delahay R.J., Roper T.J. Urban badger setts: characteristics, patterns of use and management implications // Journal of Zoology. – 2008. – Vol.275. – P. 190–200.
- Gough M.C., Rushton S.P. The application of GIS-modelling to mustelid landscape ecology // Mammal Rev. – 2000. – Vol.30, № 3, 4. – P. 197–216.
- Gloor S. The rise of urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Switzerland and ecological and parasitological aspects of a fox population in the recently colonized city of Zurich. Dissertation, Dr. sc. nat. – Zürich, 2002. – 118p.
- Kowalczyk R., Zalewski A., Jedrzejewska B. Seasonal and spatial pattern of shelter use by badgers *Meles meles* in Bialowieza Primeval Forest (Poland) // Acta Theriologica. – 2004. – Vol.49 (1). – P. 75–92.
- Meia J.S., Weber J.M. Characteristics and distribution of breeding dens of the Red fox (*Vulpes vulpes*) in mountainous habitat // Z. Säugetierk. – 1992. – Vol.47. – P. 137–143.
- Mickevičius E. Distribution of badger (*Meles meles*), fox (*Vulpes vulpes*) and raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) burrows in different habitats and soil types of Lithuania // Acta Zoologica Lituonica. – 2002. – Vol.12, №2. – P. 159–166.
- Palphramand K.L., Newton-Cross G., White P.C.L. Spatial organization and behavior of badgers (*Meles meles*) in a moderate-density population // Behav. Ecol. Sociobiol. – 2007. – Vol.61. – P. 401–413.
- Remonti L., Balestrieri A., Prigioni C. Factors determining badger *Meles meles* sett location in agricultural ecosystems of NW Italy // Folia Zool. – 2006. – Vol.55 (1). – P. 19–27.
- Santos M.J., Beier P. Habitat selection by European badgers at multiple spatial scales in Portuguese Mediterranean ecosystems // Wildlife Research. – 2008. – Vol.35. – P. 835–843.
- Schippers P., Verboom J., Knaapen J.P., van Apeldoorn R.C. Dispersal and habitat connectivity in complex heterogeneous landscapes : an analysis with a GIS-based random walk model // Ecography. – 1996. – Vol.19. – P. 97–106.

Представлено: І.В.Загороднюк / Presented by: I.V.Zagorodnyuk

Рецензент: В.А.Токарський / Reviewer: V.A.Tokarsky

Подано до редакції / Received: 11.06.2015

УДК: 595.789+591.9

Глобально рідкісні види лускокрилих (Lepidoptera) долини р. Оріль
К.К.Голобородько, О.Є.Пахомов, В.О.Махіна*Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара (Дніпропетровськ, Україна)*
holoborodko.kk@gmail.com

Розглянуто сучасні особливості існування комплексу глобально рідкісних видів лускокрилих (Lepidoptera) в умовах долини р. Оріль. У результаті досліджень зареєстровано 46 видів, що мають різні охоронні статуси (14 видів занесені до списку МСОП; 22 – до Червоної книги України; 9 – до Європейського Червоного списку тварин і рослин, що перебувають під загрозою зникнення у світовому масштабі; 46 – до Червоних книг Дніпропетровської та Харківської областей). Строкатість умов долини р. Оріль обумовлює формування складного зоогеографічного комплексу, представленого шістьма основними групами (палеарктичною – 35% зареєстрованих рідкісних видів, середземноморською – 22%, європейською – 13%, євросибірською – 13%, західнопалеарктичною – 11%, понтоазійською – 6%). Більшість знайдених глобально рідкісних видів лускокрилих (52%) належить до мезофільного угруповання, що цілком відповідає азональним умовам долини.

Ключові слова: *глобально рідкісні види, Lepidoptera, фауна, долина ріки Оріль.*

Глобально редкие чешуекрылые (Lepidoptera) долины р. Орель
К.К.Голобородько, А.Е.Пахомов, В.О.Махина

Рассмотрены современные особенности существования комплекса глобально редких видов чешуекрылых (Lepidoptera) в условиях долины р. Орель. В результате исследований зарегистрировано 46 видов, имеющих различные охранные статусы (14 видов занесены в список МСОП; 22 – в Красную книгу Украины; 9 – в Европейский список животных и растений, находящихся под угрозой исчезновения в мировом масштабе; 46 – в Красные книги Днепропетровской и Харьковской областей). Разнообразие условий долины р. Орель позволило сформироваться смешанному зоогеографическому комплексу, представленному шестью основными группами (палеарктической – 35%; средиземноморской – 22%; европейской – 13%; евросибирской – 13%; западнопалеарктической – 11%, понтоазиатской – 6%). Большинство обнаруженных глобально редких видов (52%) принадлежит к мезофильной группе, что полностью отвечает азональным условиям долины.

Ключевые слова: *глобально редкие виды, Lepidoptera, фауна, долина р. Орель.*

Globally rare species of Lepidoptera in the valley of Oril River
K.K.Holoborodko, O.Ye.Pakhomov, V.O.Makhina

Modern features of the existence of a set of globally rare Lepidoptera species in the Oril River valley are considered. The studies reported 46 species of various conservation statuses (14 species are included in the list of IUCN; 22 in the Red Book of Ukraine; 9 in the European list of animals and plants threatened with extinction on a global scale, 46 in the Red Books of Dnipropetrovsk and Kharkiv Regions). A variety of living conditions in the Oril valley enables formation of a mixed zoogeographical complex represented by six major groups (Palearctic – 35% of the rare species registered; Mediterranean – 22%; European – 13%; Eurosiberian – 13%; Western Palearctic – 11%, Pontoasian – 6%). The majority of globally rare species (52%) recorded in the area in question belongs to the mesophilic group that meets azonal conditions of the valley.

Key words: *globally rare species, Lepidoptera, fauna, the Oril River valley.*

Вступ

Серед лускокрилих (Lepidoptera) фауни України є певна частка видів, що перебувають під загрозою зникнення в глобальному масштабі. Їх охорона є визначним завданням загальнодержавного масштабу, що засвідчене підписанням низки міжнародних конвенцій та угод. Дані, які були отримані останніми роками, свідчать про ймовірні суттєві зміни статусу і чисельності глобально рідкісних видів. Для багатьох з них можна припустити, що чинниками сучасних змін є природні процеси перерозподілу особин в межах ареалу внаслідок глобальних коливань клімату (Settele et al., 2008), що накладаються на регіональні відміни у впливі антропогенних факторів (Барсов, 1997; Голобородько та ін., 2010).

Адекватна оцінка змін статусу не може бути виконана без аналізу регіональних відмін чисельності і розподілу видів, усвідомлення того, наскільки узгодженими є ці зміни у різних частинах країни (Плющ, 1989). Зміни статусу глобально рідкісних видів потребують негайної корекції стратегії їх збереження в Україні, в багатьох випадках – змін у застосуванні схеми територіальної охорони. Оцінити сучасний стан популяцій представників комплексу глобально рідкісних видів лускокрилих – складне, але актуальне завдання, адже щорічне зменшення природних біотопів усіх типів зрештою може призвести до повного зникнення значної кількості видів.

У степовій зоні України долина р. Оріль визнана важливою складовою екологічної мережі держави. В її межах на національному рівні виділяють дві ключові території – Приорільську та Дніпровсько-Орільську (ділянки долини середньої та нижньої течії) і Орільський широтний екологічний коридор (верхів'я течії) (Екомережа..., 2013). Долина р. Оріль майже повністю знаходиться в екотоні Лісостепової-Степової зон, а більшість екосистем долини є азональними. Такі екологічні умови стали запорукою формування тут цікавого фауністичного комплексу, до складу якого входять глобально рідкісні види лускокрилих.

Лепідоптерологічні дослідження на цій території тривають понад сто років. За цей час маємо цілу низку робіт із фактами знахідок глобально рідкісних видів (Ярошевский, 1879, 1880; Штандель, 1958; Барсов, 1968; Москаленко, 1991; Голобородько, 2003; Каролинский, Савчук, 2010). Певні дані можна знайти у регіональних зведеннях, присвячених окремим таксонам Lepidoptera (Голобородько, Пахомов, 2007; Голобородько та ін., 2010; Ключко та ін., 2011). Спеціальні дослідження комплексу глобально рідкісних видів лускокрилих у межах долини р. Оріль започатковані В.О.Барсовим майже 50 років тому, результати цих досліджень містяться у серії праць (Барсов, 1968, 1975, 1983, 1984), які зараз мають безцінне ретроспективне значення. Видатним результатом, безперечно, є вихід регіональних Червоних книг тварин Дніпропетровської (2011) та Харківської (2013) областей, де наведені дані про знахідки 32-х глобально рідкісних видів лускокрилих з долини р. Оріль.

У новітні часи розпочато спеціалізовані дослідження комплексу глобально рідкісних видів лускокрилих долини р. Оріль. Сучасний стан природних ландшафтів долини привертає посилену увагу у зв'язку із проектом організації першого в Дніпропетровській області Національного природного парку «Приорільський» (Барановський та ін., 2013). Унікальність ландшафтів і ступінь збереження екосистем досліджуваної території безперечно заслуговує на спеціальне більш поглиблене вивчення її флори і фауни. Отже, метою нашої роботи було дослідити сучасний склад комплексу глобально рідкісних видів лускокрилих долини р. Оріль.

Матеріали та методи

Основним матеріалом для аналізу слугували власні збори з території досліджень, що проводились протягом останніх десяти років. Окрім власних зборів, оброблено матеріали ентомологічних фондів кафедри зоології та екології Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара (переважно меморіальну колекцію В.О.Барсова).

Польовими дослідженнями охоплено всі основні за розмірами та ступенем збереження екосистеми долини р. Оріль. Збір імаго булавовусих лускокрилих проводили методом маршрутного обліку (Descimon, Napolitano, 1990; Кузякин, Мазин, 1993). Імаго видів із нічною активністю збирали переважно на різні джерела світла, менше на принади та методом ручного збору. Основну частину матеріалу зібрано за загальноприйнятою методикою лову на світло (Фасулати, 1961). Джерело випромінювання (РВЛ 500 Вт та ДРЛ-250) знаходилось на відстані 1,0–1,5 м від поверхні ґрунту, позаду лампи закріплено білий екран (1,5×1,0 м), під екраном розміщували світле полотно (відбивач). Метеликів збирали з екрану відкритою морилкою. Також лускокрилих збирали вдень за допомогою ентомологічного сачка, вигодовували з гусені та виводили із зібраних лялечок.

При аналізі біотопічної перферентності лускокрилих, екологічні групи надані за (Masek et al., 2007). Групи виділено на основі поширення видів в долині р. Оріль.

Результати та обговорення

В долині р. Оріль зареєстровано 46 видів лускокрилих, які мають різний охоронний статус (табл. 1). Таксономічна структура комплексу доволі різноманітна й презентує всі основні родини вищих різновусих і булавовусих лускокрилих, у яких є види, що охороняються. У таксономічному відношенні цей комплекс утворений представниками чотирьох надродин (Bombycoidea, Noctuoidea, Hesperioidea,

Papilionoidea) та 14 родин. Найбільше представництво видів, як в цілому по степовій зоні Палеарктики, так і в Україні, належить совкам (Noctuidae).

Таблиця 1.

Перелік видів лускокрилих фауни долини р. Оріль, занесених до різних Червоних списків

№	Назва виду	Категорія				
		Червона книга		Європейський Червоний список ¹	Червона книга	
		МСОП ²	України		Дніпропетровської області	Харківської області
Lasiocampidae Harris, 1841						
1	<i>Gastropacha populifolia</i> (Esper, 1784)				зникаючий	
Endromidae Boisduval, 1828						
2	<i>Endromis versicolora</i> (Linnaeus, 1758)		вразливий		вразливий	вразливий
Saturniidae Boisduval, 1834						
3	<i>Agria tau</i> (Linnaeus, 1758)		вразливий		вразливий	вразливий
4	<i>Saturnia pyri</i> ([Denis et Schiffermüller, 1775])		вразливий	E	вразливий	вразливий вид на межі ареалу
5	<i>Eudia pavonia</i> (Linnaeus, 1758)		рідкісний		рідкісний	
6	<i>E. spini</i> ([Denis et Schiffermüller, 1775])		зникаючий		зникаючий	зникаючий
Lemoniidae Hampson, 1918						
7	<i>Lemonia dumii</i> (Linnaeus, 1761)				рідкісний	вразливий
8	<i>L. taraxaci</i> ([Denis et Schiffermüller, 1775])		вразливий		вразливий	вразливий
Sphingidae Latreille, 1802						
9	<i>Acherontia atropos</i> (Linnaeus, 1758)		рідкісний		рідкісний	
10	<i>Marumba quercus</i> ([Denis et Schiffermüller, 1775])		рідкісний		рідкісний	вразливий вид на межі ареалу
11	<i>Proserpinus proserpina</i> (Pallas, 1772)	DD	рідкісний	V	рідкісний	рідкісний вид з нестабільною чисельністю
12	<i>Hyles hypophaes</i> (Esper, [1793])	DD		V		
13	<i>Hemaris tityus</i> (Linnaeus, 1758)		рідкісний		рідкісний	рідкісний
Noctuidae Latreille, 1809						
14	<i>Catocala sponsa</i> (Linnaeus, 1767)		рідкісний		рідкісний	вразливий вид з нестабільною чисельністю
15	<i>C. fraxini</i> (Linnaeus, 1758)		вразливий		вразливий	вразливий вид з низькою чисельністю
16	<i>C. electa</i> (Vieweg, 1790)					вразливий вид з низькою чисельністю
17	<i>Cucullia splendida</i> (Stoll, 1782)		рідкісний		рідкісний	невизначений.
18	<i>Periphanes delphinii</i> (Linnaeus, 1758)		вразливий		вразливий	рідкісний вид з низькою чисельністю

¹ Європейський Червоний список тварин і рослин, що перебувають під загрозою зникнення у світовому масштабі www.ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/index_en.htm

² www.iucnredlist.org/

№	Назва виду	Категорія				
		Червона книга		Європей- ський Червоний список ¹	Червона книга	
		МСОП ²	України		Дніпропетров- ської області	Харківської області
19	<i>Catephia alchyminsta</i> (Denis et Schiffmüller, 1775)					рідкісний вид з низькою чисельністю
20	<i>Calyptra thalictri</i> (Borkhausen, 1790)					рідкісний вид з низькою чисельністю
21	<i>Staurophora celsia</i> (Linnaeus, 1758)		рідкісний		рідкісний	рідкісний вид з низькою чисельністю
22	<i>Hecatera cappa</i> (Hübner, [1809])				вразливий	рідкісний вид з низькою чисельністю
Arctiidae Leach, 1815						
23	<i>Callimorpha dominula</i> (Linnaeus, 1758)		вразливий		вразливий	вразливий
24	<i>Euplagia quadripunctaria</i> (Poda, 1761)				вразливий	
25	<i>Rhyparia purpurata</i> (Linnaeus, 1758)				рідкісний	
Hesperiidae Latreille, 1809						
26	<i>Syrichtus tessellum</i> (Hübner, [1802])			К	рідкісний	
27	<i>Heteropterus morpheus</i> (Pallas, 1771)					рідкісний
Papilionidae Latreille, 1802						
28	<i>Zerynthia polyxena</i> (Denis et Schiffmüller, 1775)		вразливий	*	вразливий	відносно благополучний
29	<i>Parnassius mnemosyne</i> (Linnaeus, 1758)		вразливий	*	вразливий	рідкісний
30	<i>Papilio machaon</i> (Linnaeus, 1758)		вразливий		вразливий	відносно благополучний
31	<i>Iphiclidea podalirius</i> (Linnaeus, 1758)		вразливий		вразливий	відносно благополучний
Pieridae Duponchel, 1835						
32	<i>Colias myrmidone</i> (Esper, [1777])	VU			рідкісний	зникаючий
33	<i>C. chrysotheme</i> (Esper, [1777])	VU			вразливий	вразливий
Nymphalidae Swainson, 1827						
34	<i>Apatura metis</i> (Freyer, 1829)	NT		Е	вразливий	
35	<i>Nymphalis xanthomelas</i> (Esper, 1781)	VU			вразливий	
36	<i>Euphydryas maturna</i> (Linnaeus, 1758)	VU			рідкісний	вразливий
37	<i>Melitaea britomartis</i> (Assman, 1848)	VU			вразливий	
Satyridae Boisduval, 1833						
38	<i>Lopinga achine</i> (Scopoli, 1763)	VU			зникаючий	
39	<i>Hipparchia statilinus</i> (Hufnagel, 1766)		зникаючий		зникаючий	
Lycaenidae Leach, 1815						
40	<i>Glaucopsyche alexis</i> (Poda, 1761)	VU				
41	<i>Maculinea arion</i> (Linnaeus, 1758)	EN		V	вразливий	
42	<i>Pseudophilotes vicrama</i> (Moore, 1865)	VU			вразливий	вразливий

№	Назва виду	Категорія				
		Червона книга		Європей- ський червоний список ¹	Червона книга	
		МСОП ²	України		Дніпропетров- ської області	Харківської області
43	<i>Scolitantides orion</i> (Pallas, 1771)	VU			рідкісний	
44	<i>Meleageria daphnis</i> ([Denis et Schiffermüller], 1775)				вразливий	
45	<i>Plebejus argyrognomon</i> (Bergsträsser, 1779)	NT		*		
Riodinidae Grote, 1895						
46	<i>Hamearis lucina</i> (Linnaeus, 1758)		вразливий			відносно благополучний
Всього		14	22	9	38	29

Примітки: категорії видів та їх скорочення надані за:

* www.iucnredlist.org/; ** www.ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/index_en.htm

Високе таксономічне різноманіття лускокрилих можна пояснити унікальним географічним положенням долини р. Оріль. Її територія, окрім того, що знаходиться майже повністю в азональних умовах, ще й, на нашу думку, є екотоном між лісостеповою та степовою зонами України. Таке положення дає змогу проникати сюди групам видів з різним географічним поширенням. Зоогеографічний аналіз глобально рідкісних видів лускокрилих дозволив виділити шість основних груп (рис. 1 а). Виявилось, що у більшості видів палеарктичний ареал. Специфічності цьому компоненту фауни додають так звані «північні» види, які становлять 60% (представники палеарктичної, євросибірської та європейської груп). Їх існування в умовах долини можливе лише завдяки наявності бореальних екосистем.

У долині Орїлі презентовані майже всі варіанти екосистем, притаманні степовій зоні: степові, лучні, заплавні лісові та біляводні. Наявність такого строкатого набору стацій обумовлює формування різноманітного комплексу лускокрилих. Аналіз біотопічної преферентності глобально рідкісних видів лускокрилих показав присутність представників всіх шести екологічних угруповань, що виділяються для фауни лускокрилих Центральної Європи (Macek et al., 2007). Як видно на рис. 1 б, більшість глобально рідкісних видів належить до мезофільного угруповання (мезофіли-1 – види, які існують в лучних екосистемах, та мезофіли-2 – види, які населяють лісові екосистеми), що цілком відповідає екологічним умовам району досліджень.

На особливу увагу заслуговує угруповання мезофілів-1, адже на території Дніпропетровської області саме у долині р. Оріль знаходяться найбільші за площею та ступенем збереження природні лучні екосистеми. У цих умовах збереглися популяції обох видів *Lemonia Hübner*, [1820] 1816, *P. mnetosyne* та *L. achine*, які перебувають на південній межі свого ареалу. Більшість цих видів трофічно пов'язана із лучною рослинністю, а отже перебуває в умовах екологічної невідповідності, через що стан їх популяцій можна розглядати як потенційно загрозливий.

Друге місце займають види ксеротермофільного комплексу (ксеротермофіли-1 – види, які існують в умовах ксеротермних плакорних трав'яних ценозів та на степових схилах давніх балкових систем, їх можна назвати типовими ксеротермофілами; ксеротермофіли-2 – види, які існують в умовах сусідства степових формацій з чагарниками та рідколіссям, відповідно – екотонні ксеротермофіли), де домінують середземноморські елементи (*S. pyri*, *A. atropos*, *P. delphinii*, *H. statilinus*). Тільки двома видами представлена гідрофільна група – *G. populifolia* та *A. metis*. Останній вид в Україні відомий тільки із долин Дніпра та Дунаю. У долині Орїлі, нижня течія якої орографічно входить до долини Дніпра, він постійно реєструється в прибережних біотопах течії. Лише один вид – *P. machaon* належить до убівківців (евритопний вид, який завдяки широкому трофічному зв'язкам як імаго, так і гусені, постійно спостерігається у межах всієї долини).

Згідно з сучасною оцінкою МСОП, серед 46 видів глобально рідкісних лускокрилих, зареєстрованих у долині р. Оріль, найбільша небезпека загрожує синявцю *M. arion*. У глобальному вимірі стан його популяцій оцінюється статусом EN (види, що перебувають під загрозою зникнення).

За нашими даними, цей вид трапляється щорічно. Занепокоєння місцева популяція *M. arion* не викликає, адже реєструється на всіх степових ділянках протягом всієї течії р. Оріль, де є елементом субдомінантної групи комплексу *Lycaenidae*. Більшість глобально рідкісних видів (45%) досліджуваної території занесені до Червоного списку МСОП і мають статус вразливих (VU). Видами, що перебувають у стані, близькому до загрозового (NT), оцінені *A. metis* та *P. argyrognomon*. Якщо перший трапляється спорадично, реєструючись у невеликих за площею фітоценозах, то другий є фоновим видом у межах всієї долини. *P. proserpina* та *H. hyppophaes* мають статус видів, для оцінки яких не вистачає даних (DD). Перший трапляється поодинокими особинами, виключно в лучних екосистемах, переважно нижньої частини долини. Другий є єдиним глобально рідкісним видом лускокрилих, який за останні 50 років розширює свій ареал в Україні і заселяє екосистеми із штучними насадженнями кормових рослин – видів лохів (*Elaeagnus* L.), з якими трофічно пов'язана гусінь.

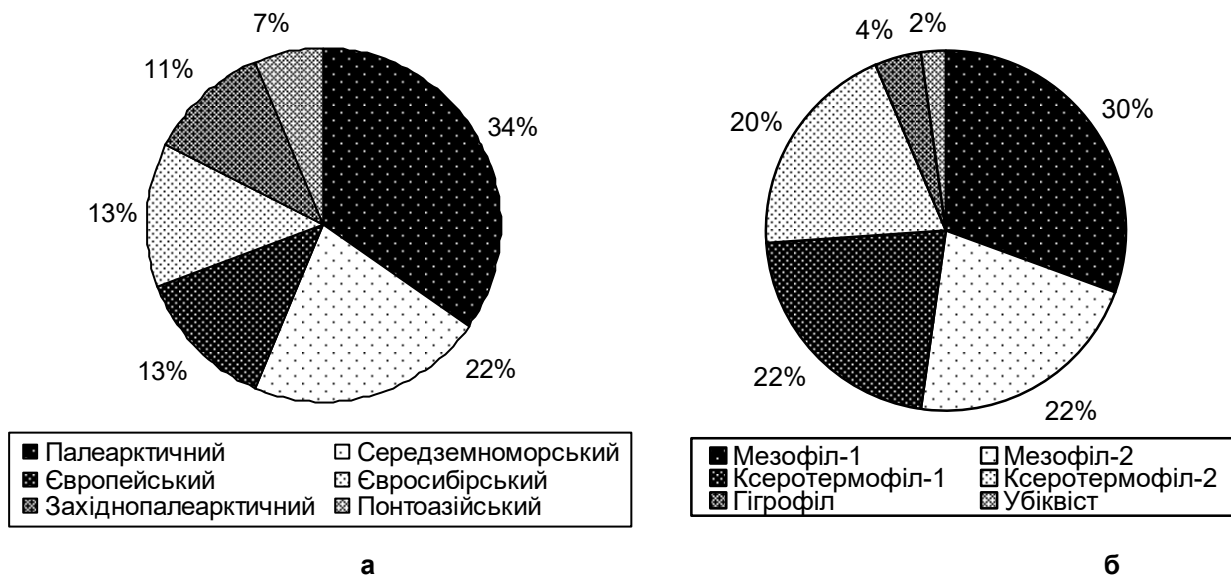


Рис. 1. Зоогеографічна (а) та екологічна (б) структури комплексу глобально рідкісних видів лускокрилих долини р. Оріль. Умовні позначення див. у тексті

Однією із головних умов збереження рідкісних і зникаючих видів, у тому числі й лускокрилих, є складання національних Червоних списків (Червона книга України, 2009). 37% видів лускокрилих, занесених до Червоної книги України, зареєстровані у долині р. Оріль. Аналіз категорій цих видів засвідчив, що лише *E. spini* та *H. statilinus* оцінюються в національному масштабі як зникаючі, решта мають категорії вразливих (54%) та рідкісних (36%). Серед видів, занесених до Червоної книги України, особливої уваги через стійкість і чисельність популяції у долині р. Оріль заслуговують *S. pyri*, *M. quercus* та *Z. poluxena*.

Важливим інструментом для збереження біологічного та ландшафтного різноманіття в Європі є «Конвенція про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі» (Берн, 1979). У 1996 році в Україні прийнято Закон про приєднання до Бернської конвенції. У долині р. Оріль зареєстровано два (із трьох в Україні) види різновусих лускокрилих, які перебувають під охороною Бернської конвенції (*H. hyppophaes* і *P. proserpina*), та три види булавовусих лускокрилих – *A. metis*, *Lycaena dispar rutila* (Werneburg, 1864) та *M. arion*.

Висновки

У межах долини р. Оріль зареєстровано 46 видів глобально рідкісних видів лускокрилих, занесених до охоронних списків різних категорій (14 видів до списку МСОП; 22 – Червоної книги України; 9 – Європейського Червоного списку тварин і рослин, що перебувають під загрозою зникнення у світовому масштабі; 46 – Червоних книг Дніпропетровської та Харківської областей). Таксономічна структура виявилась різноманітною – у комплексі глобально рідкісних видів є представники 4 надродин та 14 родин. Завдяки географічному положенню, у долині репрезентовані майже всі варіанти екосистем, притаманні степовій зоні: степові, лучні, заплавні лісові та болотяні

біляводні. Саме строкатість умов існування обумовлює формування складного зоогеографічного комплексу, представленого шістьма основними групами (палеарктична – 35 %, середземноморська – 22%, європейська – 13%, євросибірська – 13 %, західнопалеарктична – 11%, понтоазійська – 6%). Цей фактор визначає також екологічну структуру комплексу. Лучні мезофіли складають 30% видів, а частка таких різних за вимогами груп, як типові, екотонні ксеротермофіли та лісові мезофіли, майже не відрізняється (20–22 %). До гігрофілів належить 4% видів, до убіквістів – 2%.

Список літератури

- Барановський Б.О., Манюк В.В., Дем'янов В.В. та ін. Сучасний екологічний стан басейну річки Оріль у контексті створення національного природного парку «Приорільський» // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2013. – №2 (32). – С. 55–60. /Baranovs'kyi B.O., Manyuk V.V., Dem'yanov V.V. ta in. Suchasnyy ekologichnyy stan baseynu richky Oril' u konteksti stvorenniya natsional'nogo prirodnogo parku «Pryoril's'kyu» // Visnyk Dnipropetrovskogo derzhavnogo agramogo universytetu. – 2013. – №2 (32). – S. 55–60./
- Барсов В.А. К фауне дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) окрестностей Днепропетровска // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Вып.1. – Днепропетровск: ДГУ, 1968. – С. 145–149. /Barsov V.A. K faune dnevnykh babochek (Lepidoptera, Rhopalocera) okrestnostey Dnepropetrovsk // Voprosy stepnogo lesovedeniya i okhrany prirody. – Vyp.1. – Dnepropetrovsk: DGU, 1968. – S. 145–149./
- Барсов В.А. К фауне чешуекрылых степей юго-востока Украины // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Вып.5. – Днепропетровск: ДГУ, 1975. – С. 205–211. /Barsov V.A. K faune cheshuyekrylykh stepyey yugo-vostoka Ukrainy // Voprosy stepnogo lesovedeniya i okhrany prirody. – Vyp.5. – Dnepropetrovsk: DGU, 1975. – S. 205–211./
- Барсов В.А. Охрана открытых ландшафтов, их растительности и энтомофауны в условиях степного Приднепровья // Исчезающие и редкие растения, животные и ландшафты Днепропетровщины. – Днепропетровск: ДГУ, 1983. – С. 103–110. /Barsov V.A. Okhrana otkrytykh landshaftov, ikh rastitel'nosti i entomofauny v usloviyakh stepnogo Pridneprov'ya // Ischezayushchiye i redkiye rasteniya, zhyvotnyye i landshafty Dnepropetrovshchiny. – Dnepropetrovsk: DGU, 1983. – S. 103–110./
- Барсов В.А. Отряд Lepidoptera – чешуекрылые // Метод. указ. к изуч. темы «Редкие и исчезающие беспозвоночные Приднепровья». – Днепропетровск: ДГУ, 1984. – С. 24–41. /Barsov V.A. Otryad Lepidoptera – cheshuyekrylyye // Metod. ukaz. k izuch. temu «Redkiye i ischezayushchiye bespozvonochnyye Pridneprov'ya». – Dnepropetrovsk: DGU, 1984. – S. 24–41./
- Барсов В.А. Состояние генофонда энтомофауны Днепропетровской области // IV Міжнародна конференція «Франція та Україна, науково-практичний досвід у контексті діалогу національних культур». Тези доп. – Екологічна культура та проблеми охорони навколишнього середовища. – Дніпропетровськ: Поліграфіст, 1997. – Т.2., Част.2. – С. 5–6. /Barsov V.A. Sostoyaniye genofonda entomofauny Dnepropetrovskoy oblasti // IV Mizhnarodna konferentsiya. "Frantsiya ta Ukrayina, naukovo-praktychnyy dosvid u konteksti dialogu natsional'nykh kul'tur": Tezy dop. – Ekologichna kul'tura ta problemy okhorony navkolyshn'yogo seredovishcha. – Dnipropetrovsk: Poligrafist, 1997. – T.2., Chast.2. – S. 5–6./
- Голобородько К.К. Ландшафтно-біотопічний аналіз фауни денних лускокрилих (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) Дніпропетровської області // Вісник ДНУ. Серія біологія, екологія. – Вип.11, Т.1. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2003. – С. 85–96. /Goloborod'ko K.K. Landshaftno-biotopichnyy analiz fauny denniykh luskokrylykh (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) Dnipropetrovskoy oblasti // Visnyk DNU. Seriya biologiya, ekologiya. – Vyp.11, T.1. – Dnipropetrovsk: DNU, 2003. – S. 85–96./
- Голобородько К.К., Пахомов О.Є. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Булавовусі лускокрилі (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) / За заг. ред. проф. О.Є.Пахомова. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2007. – 302с. /Goloborod'ko K.K., Pakhomov O.Ye. Biologichne riznomanittya Ukrainy. Dnipropetrovsk'a oblast'. Bulavovusi luskokryli (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) / Za zag. red. prof. O.Ye.Pakhomova. – Dnipropetrovsk: vyd-vo Dnipropetr. un-tu, 2007. – 302s./
- Голобородько К.К., Плющ І.Г., Пахомов О.Є. Біорізноманіття України. Дніпропетровська область. Вищі різновусі лускокрилі. Частина 1 (Lepidoptera: Lasiocampoidea, Bombicoidea, Noctuoidea (частина)) / За заг. ред. проф. О.Є.Пахомова. – Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ, 2010. – 296с. /Goloborod'ko K.K., Plyushh I.G., Pakhomov O.Ye. Bioriznomanittya Ukrainy. Dnipropetrovsk'a oblast'. Vyshchi riznovusi luskokryli. Chastyna 1 (Lepidoptera: Lasiocampoidea, Bombicoidea, Noctuoidea (chastyna)) / Za zag. red. prof. O.Ye.Pakhomova. – Dnipropetrovsk: Vyd-vo DNU, 2010. – 296s./
- Екомережа степової зони України: принципи створення, структура, елементи / Ред. Д.В.Дубина, Я.І.Мовчан. – К., 2013. – 409с. /Ekomerezha stepovoi zony Ukrainy: pryntsyipy stvorenniya, struktura, elementy / Red. D.V.Dubyna, Ya.I.Movchan. – K., 2013. – 409s./
- Каролинский Е.А., Савчук В.В. Новые находки булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) в Харьковской области Украины // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2010. – Вып.3. – С. 69–75. /Karolinskiy Ye.A., Savchuk V.V. Novyye nakhodki bulavouslykh cheshuyekrylykh (Lepidoptera, Rhopalocera) v Khar'kovskoy oblasti Ukrainy // Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana. – 2010. – Vyp.3. – S. 69–75./

- Ключко З.Ф., Голобородько К.К., Пахомов О.Є., Афанасьєва В.О. Біорізноманіття України. Дніпропетровська область. Вищі різновусі лускокрилі. Частина 2. Совки (Lepidoptera: Noctuidae). – Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ, 2011. – 504с. /Klyuchko Z.F., Goloborod'ko K.K., Pakhomov O.Ye., Afanas'yeva V.O. Bioriznomanittya Ukrayiny. Dnipropetrovs'ka oblast'. Vyshchi riznovusi luskokryli. Chastyna 2. Sovky (Lepidoptera: Noctuidae). – Dnipropetrovs'k: Vyd-vo DNU, 2011. – 504s./
- Кузякин А.П., Мазин Л.Н. Маршрутный учёт имаго булавоусых чешуекрылых методом вылова за единицу времени // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование экосистем и их отдельные компоненты. – М.: МПУ, 1993. – С. 61–66. /Kuzyakin A.P., Mazin L.N. Marshrutnyy uchet imago bulavousykh cheshuyekrylykh metodom vylova za edynitsu vremeni // Vliyaniye antropogennykh faktorov na strukturu i funktsionirovaniye ekosistem i ikh otdef'nnyye komponenty. – M.: MPU, 1993. – S. 61–66./
- Москаленко Д.Ю. Фауна и экология булавоусых чешуекрылых на границе лесостепной и степной зон Левобережной Украины // Энтомолог. обозр. – 1991. – Т.70, №4. – С. 785–792. /Moskalenko D.Yu. Fauna i ekologiya bulavousykh cheshuyekrylykh na granitse lesostepnoy i stepnoy zon Levoberezhnoy Ukrainy // Entomol. obozr. – 1991. – T.70, №4. – S. 785–792./
- Плющ И.Г. Проблемы и перспективы охраны насекомых в СССР. Препринт. – К.: Ин-т зоологи АН УССР, 1989. – 26с. /Plyushch I.G. Problemy i perspektivy okhrany nasekomykh v SSSR. Preprint. – K.: In-t zoologii AN USSR, 1989. – 26s./
- Фасулати К.К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1961. – 287с. /Fasulati K.K. Polevoye izucheniye nazemnykh bespozvonochnykh. – M.: Vysshaya shkola, 1961. – 287s./
- Червона книга Дніпропетровської області. Тварини / Під ред. О.Є. Пахомова. – Дніпропетровськ: ВКК «Баланс-Клуб», 2011. – 488с. /Chervona knyga Dnipropetrovs'koyi oblasti. Tvaryny / Pid red. O.Ye. Pakhomova. – Dnipropetrovs'k: VKK «Balans-Klub», 2011. – 488s./
- Червона книга України. Тваринний світ / За ред. І.А.Акімова. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 623с. Chervona knyga Ukrayiny. Tvarynnyy svit / Za red. I.A.Akimova. – K.: Globalkonsalting, 2009. – 623s./
- Червона книга Харківської області. Тваринний світ / За ред. Г.О.Шандикова, Т.А.Атемасової. Гол. ред. В.А.Токарський. – Харків: ХНУ імені В.Н. Каразіна, 2013. – 472с. /Chervona knyga Kharkivs'koyi oblasti. Tvarynnyy svit / Za red. G.O.Shandykova, T.A.Atemasovoi. Gol. red. V.A. Tokars'kyi. – Kharkiv: KhNU imeni V.N.Karazina, 2013. – 472s./
- Штандель А.Е. Дневные бабочки (Lepidoptera, Rhopalocera) окрестностей Харькова // Энтомолог. обозр. – 1958. – Т.37, №4. – С. 900–902. /Shtandel' A.Ye. Dnevnyye babochki (Lepidoptera, Rhopalocera) okrestnostey Khar'kova // Entomol. obozr. – 1958. – T.37, №4. – S. 900–902./
- Ярошевский В.А. К сведениям о фауне чешуекрылых насекомых (Lepidoptera) Харькова и его окрестностей // Тр. о-ва испыт. прир. при Имп. Харьков. ун-те. – 1879. – Т.13. – С. 69–88. /Yaroshevskiy V.A. K svedeniyam o faune cheshuyekrylykh nasekomykh (Lepidoptera) Khar'kova i yego okrestnostey // Tr. o-va ispyt. prir. pri Imp. Khar'kov. un-te. – 1879. – T.13. – S. 69–88./
- Ярошевский В.А. Материалы для энтомологии Харьковской губернии. 1. Дополнение к спискам *Diptera* и *Lepidoptera* и перечень *Orthoptera*. 2. Дополнение к списку чешуекрылых насекомых (*Lepidoptera*) Харькова и его окрестностей // Тр. о-ва испыт. прир. при Имп. Харьков. ун-те. – 1880. – Т.13. – С. 150–154. /Yaroshevskiy V.A. Materialy dlya entomologii Khar'kovskoy gubernii. 1. Dopolneniye k spiskam Diptera i Lepidoptera i perechen' Orthoptera. 2. Dopolneniye k spisku cheshuyekrylykh nasekomykh (Lepidoptera) Khar'kova i yego okrestnostey // Tr. o-va ispyt. prir. pri Imp. Khar'kov. un-te. – 1880. – T.13. – S. 150–154./
- Descimon H., Napolitano M. L'étude quantitative des populations de Papillons (Lepidoptera) // Alexanor. – 1990. – Vol.16, №7. – P. 413–426.
- European Red List (www.ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/index_en.htm)
- The IUCN Red List of Threatened Species 2015-3 (www.iucnredlist.org)
- Macek J., Dvořák J., Traxler L., Červenka V. Motýli a housenky střední Evropy. Vol.1. Noční motýli. – Praha: Academia, 2007. – 371p.
- Settele J., Kudrna O., Harpke A. et al. Climatic risk atlas of European butterflies. BioRisk 1 (Special Issue). – Sofia-Moscow: Pensoft, 2008. – 709p.

Представлено: Ю.І.Грицан / Presented by Yu.I.Grytsan
Рецензент: Н.Ю.Полчанінова / Reviewer: N.Yu.Polchaninova
Подано до редакції / Received: 11.09.2015

УДК: 598.244.2(476.5)

Чёрный аист (*Ciconia nigra*) в Белорусском Поозерье в 2001–2014 годах В.В.Ивановский

Витебский государственный университет имени П.М.Машерова (Витебск, Беларусь)
ivanovski@tut.by

В 2001–2014 гг. в Белорусском Поозерье на 10 гнездовых участках прослежено 27 случаев размножения чёрного аиста. В гнёздах с пуховыми птенцами было отмечено в среднем по $3,7 \pm 0,2$ птенца на выводок. В гнёздах с оперёнными птенцами незадолго до вылета зафиксировано в среднем $3,5 \pm 0,2$ молодых на выводок. Успех размножения ($n=9$) составил 100%. За рассматриваемый период по сравнению с промежутком 1991–2000 гг. ширина экологической ниши по параметру «гнездовой биотоп» сузилась с 1,776 до 1,200, а для параметра «порода гнездового дерева» наблюдается сужение с 5,319 до 2,778. Обсуждаются возможные причины этого явления.

Ключевые слова: чёрный аист, *Ciconia nigra*, мониторинг, экологическая ниша, продуктивность, успех размножения, Белорусское Поозерье.

Чорний лелека (*Ciconia nigra*) у Білоруському Поозер'ї у 2001–2014 роках В.В.Івановський

У 2001–2014 рр. у Білоруському Поозер'ї на 10 гніздових ділянках простежено 27 випадків розмноження чорного лелеки. У гніздах з пуховими пташенятами було зафіксовано у середньому по $3,7 \pm 0,2$ пташеняти на выводок. У гніздах з опереними пташенятами незадовго до вильоту зафіксовано в середньому $3,5 \pm 0,2$ молодих на выводок. Успіх розмноження ($n=9$) склав 100%. За період, що розглядається, у порівнянні з 1991–2000 рр. ширина екологічної ніші за параметром «гніздовий біотоп» зменшилася з 1,776 до 1,200, а за параметром «порода гніздового дерева» спостерігається звуження з 5,319 до 2,778. Обговорюються можливі причини даного явища.

Ключові слова: чорний лелека, *Ciconia nigra*, моніторинг, екологічна ніша, продуктивність, успіх розмноження, Білоруське Поозер'я.

Black stork (*Ciconia nigra*) in the Belorussian Lakeland in 2001–2014 years V.V.Ivanovskiy

During 2001–2014 years in the Belorussian Lakeland 27 cases of reproduction of black stork were detected on 10 nesting areas. In the nests with down nestlings in average 3.7 ± 0.2 nestlings were revealed. In the nests with feathered nestlings in average 3.5 ± 0.2 nestlings were registered. Reproduction success ($n=9$) was 100%. During this period compared with the period of 1991–2000 years the width of ecological niche by the parameter of nesting biotop narrowed from 1,776 to 1,200. The parameter of nesting tree species also narrowed from 5,319 to 2,778. Possible reasons of such event are discussed.

Key words: black stork, *Ciconia nigra*, monitoring, ecological niche, production, breeding success, Belorussian Lakeland.

Введение

Чёрный аист (*Ciconia nigra*) включён в Красные книги Беларуси, Украины и многих государств Европы. Мониторинг гнездовой группировки этого вида в Белорусском Поозерье (Витебская область) имеет многолетнюю историю (Ивановский, 1983, 1990, 1992, 2001, 2013; Ivanovsky, 1998).

Целью настоящего сообщения является анализ экологических параметров гнездовой группировки вида за последние 14 лет.

Методика

Применялись стандартные методики, подробно описанные для хищных птиц (Методы изучения..., 1990). Полученные данные обработаны в MS Excel. В качестве ширины некоторых параметров экологической ниши использован индекс полидоминантности Симпсона, который рассчитывался по формуле $V = (\sum p_i^2)^{-1}$ (Krebs, 1999), где p_i – доля определённого ресурса,

используемого гнездовой группировкой чёрного аиста. Достоверность различий оценивалась по критерию Стьюдента.

Результаты

В 2001–2014 гг. в Белорусском Поозерье на 10 гнездовых участках прослежено 27 случаев размножения. Гнездовые биотопы ($n=10$) представляли собой влажные или сильно заболоченные старовозрастные смешанные участки в центре крупных лесных массивов (89,3%) или на островах среди болот (7,1%), или по краю болот (3,6%).

Фенология размножения чёрного аиста в Белорусском Поозерье за рассматриваемый период приведена ниже.

Начало насиживания в третьей декаде апреля (24.04.2012); начало вылупления птенцов зафиксировано 19.05.2011 (несмотря на то, что мы находились в течение получаса у гнезда, птица так и не слетела); 7–17 июня в гнезде пуховые птенцы; начало появления контурного оперения на плечах зафиксировано 12.06.2005; с 5.06 раскрываются опахала маховых и рулевых перьев; 11.07 птенцы оперены полностью; 13.07 старший птенец спланировал на землю; 17.07.2011 и 22.07.2007 по четыре молодых птицы разлетелись при попытке исследователя попасть в гнездо; 22.07.2008 четыре слётка разлетелись при нашем подходе; 23.07.2007 одна молодая птица сидела на ветке у гнезда, а три остальных находились в гнезде; 26.07.2011 молодые птицы покинули гнездо, и мы их у гнезда не застали; 27.05.2005 – разлетелись при нашем подходе; 28.07.2002 все 4 птенца разлетелись, и лишь один пойман в 40 м от гнезда; в другом гнезде 28.07.2004 два птенца ещё сидели в гнезде и не слетели; 30.07.2004 все 5 птенцов разлетелись при нашем подходе к гнезду.

На осине было построено 51,9% гнёзд ($n=27$), на дубе – 25,9%, на берёзе и сосне по 11,1%, причём все гнёзда на соснах были искусственными, построенными человеком. Высота расположения гнёзд колебалась от 7 до 18 м, в среднем $14,9\pm 0,6$ м. Расположение гнёзд ($n=27$) выглядело следующим образом: в развилке главного ствола было построено 51,9% всех гнёзд, у основания двух или трёх мощных боковых ветвей, отходящих от главного ствола, – 29,6%; искусственные гнёзда, построенные на двух горизонтальных ветвях у ствола, составляли 11,1%; на изгибе ствола при поддержке двух ветвей располагалось 7,4% гнёзд. Чёрные аисты – скрытные птицы и строят свои гнёзда в глубине лесных массивов, часто у просек или заброшенных лесовозных дорог, что, очевидно облегчает им полёт к гнезду. Но пары, гнездящиеся на островах среди болот и по берегам болот, часто строят гнёзда в 20–30 м от открытых пространств или даже на самом краю острова. Так, одна пара чёрных аистов заняла искусственное гнездо, построенное для беркута (*Aquila chrysaetus*), на самой границе острова и болота.

При обследовании гнёзд и кольцевании птенцов были зафиксированы следующие объекты питания (это, как правило, отрывки птенцов) ($n=38$): лягушки (*Rana* sp.) – 89,5%, травяная лягушка (*Rana temporaria*) – 2,6%, щука (*Esox lucius*) – 2,6%, налим (*Lota lota*) – 5,3%. Уникальный случай каннибализма удалось зафиксировать 8.06.2011 г. в урочище Дыманово. В гнезде было 4 пуховых птенца, в том числе 1 мёртвый. Одна из взрослых птиц всё время находилась на гнезде. После того как вторая птица из пары в течение нескольких часов не приносила корм, взрослая птица, находившаяся на гнезде, проглотила мёртвого птенца. Кроме того, в особо жаркие дни было отмечено три случая, когда чёрные аисты приносили в зобу воду и пытались поить птенцов, сливая её струйкой.

Мы практически не посещали гнёзд в период насиживания кладок и анализ приводим только для гнёзд с пуховыми птенцами и оперёнными молодыми незадолго до вылета. С пуховыми птенцами было обследовано 16 гнёзд, в которых было отмечено от 2 до 5 птенцов, в среднем $3,7\pm 0,2$ птенца на выводок. Обследовано 15 гнёзд с оперёнными птенцами за одну-две недели до вылета или накануне вылета, где зафиксировано 1–5 птенцов, в среднем $3,5\pm 0,2$ птенца на выводок. Успех размножения, рассчитанный для 9 гнёзд, посещавшихся за сезон не менее двух раз (второй раз незадолго до вылета или в период вылета), составил 100%.

Обсуждение

Ширина экологической ниши по параметру «гнездовой биотоп» за период 2001–2014 гг. по сравнению с 1991–2000 гг. сузилась с 1,776 до 1,200. Для параметра «порода гнездового дерева» наблюдается сужение экологической ниши по сравнению с периодом 1991–2000 гг. с 5,319 до 2,778.

Различия средних данных по высоте расположения гнёзд за периоды 1991–2000 и 2001–2014 гг. недостоверны. Интересно, что нам не встретилось ни одного «классического» гнезда чёрного аиста, расположенного в 2–3 м от главного ствола на боковых ветвях, как это отмечалось в 1976–2000 гг. (Ивановский, 1983, 1990, 1992, 2001; Ivanovsky, 1998). По всей видимости, это связано с интенсификацией сплошных рубок, в том числе и на островах среди болот, что привело к резкому омоложению лесов. Чёрным аистам всё труднее найти старые деревья с оптимальной архитектурой кроны в укромных уголках леса. Выходом из этой ситуации является создание парка искусственных гнездовий, которые могли бы строиться лесничествами в рамках выполнения ежегодных плановых биотехнических мероприятий для редких птиц, как это уже делается, например, для мелких воробьиных.

Согласно критерию Стьюдента, для уровня вероятности 0,95 и степени свободы $df=29$, различие в среднем количестве пуховых и оперённых птенцов в гнёздах за период 2001–2014 гг. недостоверно. Среднее количество слётков на успешное гнездо $3,0 \pm 1,2$ ($n=20$) и $3,5 \pm 0,2$ ($n=15$), это различие оказалось также недостоверно.

Выборки по питанию за эти два периода не репрезентативны и поэтому сравнивать их проблематично, можно лишь отметить, что в спектре питания почти в два раза возросла доля лягушек и более чем в три раза уменьшилась доля рыб.

Практически никто из современных орнитологов не отрицает негативного влияния пресса исследования на успешность размножения птиц, но работ, статистически подтверждающих это, очень мало. Обследование гнёзд особенно нежелательно на ранних стадиях размножения. Даже при очень квалифицированном обследовании гнёзд черного аиста на это уходит минимум 20 минут. Этого времени порой бывает вполне достаточно, в зависимости от конкретных климатических условий, защищенности гнезда, индивидуальной реакции взрослой птицы на факт беспокойства и т.д., чтобы наступило переохлаждение или, наоборот, перегрев кладки или маленьких пуховых птенцов. Даже когда исследователь быстро покинул гнездо, он в большинстве случаев не имеет информации о том, через какое время взрослая птица успокоится и вернется на гнездо. При обследовании подавляющего большинства гнёзд после 15 июля молодые птицы из них разлетаются, не всех удаётся найти на земле, чтобы вернуть в гнездо, и их дальнейшая судьба остаётся неизвестной (Ивановский, 2013).

Подростки птенцы черного аиста довольно агрессивны: они сильно клюются, зачастую ломая при этом еще неокрепшее подклювье, передвигаются на край гнезда; иногда падают. Для предотвращения подобных случаев исследователь, поднявшись к гнезду, должен в обязательном порядке застраховаться у гнезда специальным страховочным поясом, чтобы чувствовать себя уверенно и освободить обе руки. Нужно избегать по возможности любых контактов с клювами птенцов и стараться не давать им возможности отползти на край гнезда. Это достигается несколькими простыми, но достаточно эффективными приемами. Во-первых, если позволяет архитектура конкретного гнезда, нужно стараться укрепиться на дереве на расстоянии 50–100 см от края гнезда. С этого расстояния удобно брать птенца за клюв или шею, подтягивать его к себе, удерживать голову под мышкой и производить измерения и кольцевание. Во-вторых, полезно использовать ветку с сучком, отходящим от нее под острым углом. Это нехитрое приспособление позволяет доставать птенцов, цепляя их этим своеобразным «крючком» за шею из гнёзд, расположенных вдали от ствола на тонких боковых ветвях, а также возвращать в центр лотка птенцов, выбравшихся на край гнезда.

Следует отметить более высокий успех размножения (100%) чёрного аиста в 2001–2014 гг. по сравнению с 1991–2000 гг. (72,4%). С 1991 г. практически не изменились: фенология размножения черного аиста, высота расположения гнёзд и продуктивность гнездования.

Сужение частных экологических ниш отмечено для параметров «гнездовой биотоп» и «порода гнездового дерева». Видимо, сплошные рубки привели к тому, что гнездовья черного аиста сохранились только в самых труднодоступных участках леса (в очень заболоченных или на небольших островах среди болот), куда ещё не добрались лесхозы и леспромхозы. В связи с этим возникает вопрос о том, сократилась ли численность гнездовой группировки чёрного аиста в Белорусском Поозерье или эта группировка перераспределилась. Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо проведение специальных учётов этого скрытного и редкого вида на значительной площади.

Исходя из опыта наших исследований, оптимальными сроками для обследования гнезд черного аиста и кольцевания птенцов является период с 20 июня по 10 июля.

Список литературы

- Ивановский В.В. О распространении и экологии черного аиста в Витебской области // Тез. докл. XI Прибалтийской орнитологической конференции. – Таллинн, 1983. – С. 95–98. /Ivanovskiy V.V. O rasprostraneni i ekologii chernogo aista v Vitebskoy oblasti // Tez. dokl. XI Pribaltiyskoy ornitologicheskoy konferentsii. – Tallinn, 1983. – S. 95–98./
- Ивановский В.В. Состояние популяции черного аиста в Витебской области в 1983–1989 годах // Аисты: распространение, экология, охрана. – Минск, 1990. – С. 206–211. /Ivanovskiy V.V. Sostoyaniye populyatsii chernogo aista v Vitebskoy oblasti v 1983–1989 godakh // Aisty: rasprostraneniye, ekologiya, okhrana. – Minsk, 1990. – S. 206–201./
- Ивановский В.В. Черный аист на Витебщине в 1991 году // Аисты: распространение, экология, охрана. Материалы II и III Всесоюзных совещаний рабочей группы по аистам ВОО. – Минск, 1992. – С. 198–199. /Ivanovskiy V.V. Chernyy aist na Vitebshchine v 1991 godu // Aisty: rasprostraneniye, ekologiya, okhrana. Materialy II i III Vsesoyuznykh soveshchaniy rabochey gruppy po aistam VOO. – Minsk, 1992. – S. 198–199./
- Ивановский В.В. Черный аист *Ciconia nigra* в северной Белоруссии в 1991–2001 годах // Русский орнитологический журнал. – 2001. – Экспресс-выпуск 144. – С. 403–406. /Ivanovskiy V.V. Chernyy aist *Ciconia nigra* v severnoy Belorussii v 1991–2001 godakh // Russkiy ornitologicheskiy zhurnal. – 2001. – Express-vypusk 144. – S. 403–406./
- Ивановский В.В. К вопросу о влиянии пресса исследований на успешность размножения черного аиста (*Ciconia nigra*) // Изучение, сохранение и восстановление естественных ландшафтов: III Межд. науч.-практ. конф. Сб. статей. – М.: Планета, 2013. – С. 213–215. /Ivanovskiy V.V. K voprosu o vliyaniy pressa issledovaniy na uspechnost' raznozheniya chernogo aista (*Ciconia nigra*) // Izucheniye, sokhraneniye i vosstanovleniye yestestvennykh landshaftov: III Mezhd. nauch.-prakt. konf. Sb. statey. – M.: Planeta, 2013. – S. 213–215./
- Методы изучения и охраны хищных птиц (методические рекомендации). – Москва, 1990. – 315с. /Metody izucheniya i okhrany khishchnykh ptits (metodicheskiye rekomendatsii). – Moskva, 1990. – 315s./
- Ivanovsky W.W. Zum gegenwertigen Status des Schwarzstorches in Weissrussland // Ornithologische Mitteilungen. – 1998. – №3. – P. 71–76.
- Krebs J.K. Ecological Methodology. 2-nd ed. – Oslo, 1999. – 620p.

Представлено: В.В.Гричик / Presented by: V.V.Grichik
Рецензент: Т.А.Атемасова / Reviewer: T.A.Atemasova
Подано до редакції / Received: 07.04.2015

УДК: 598

Історія вивчення орнітофауни сіл і природних біотопів Подільського Побужжя В.В.Новак

*Інститут зоології НАН України ім.І.І.Шмальгаузена (Київ, Україна)
novakvova@ukr.net*

У роботі розглянуто історію дослідження орнітофауни Подільського Побужжя. Проаналізовано матеріали орнітологічних публікацій за останні 300 років, авторами яких є більш як 30 дослідників. Орнітофауна Подільського Побужжя інтенсивно досліджувалась, починаючи з 20-х років XVIII сторіччя: першим дослідником-орнітологом був Г.Рачинський. Чималий вклад у вивчення орнітофауни краю зробив К.Ф.Кесслер у середині XIX сторіччя, описуючи тваринний світ Київського учбового округу. Досить повне зведення з орнітофауни Поділля зробив у 30-ті роки XX сторіччя В.П.Храневич. Дослідження орнітофауни мають значну перерву: з середини 30-х і до початку 70-х років XX сторіччя. На початку 70-х років XX сторіччя вивчення орнітофауни Подільського Побужжя відновив В.І.Гулай, що опублікував більш 20 фундаментальних робіт. Наразі фауну Подільського Побужжя досліджує група науковців з Кам'янець-Подільського (М.Д.Матвеев), Львова (А.А.Бокотей), Києва (М.Л.Клестов, В.А.Костюшин), Хмельницької області (В.О.Новак, С.В.Ільїнський).

Ключові слова: історія науки, орнітофауна, Подільське Побужжя.

История изучения орнитофауны сёл и природных биотопов Подольского Побужья В.В.Новак

В работе рассматривается история исследований орнитофауны Подольского Побужья. Проанализированы материалы орнитологических публикаций за последние 300 лет, авторами которых являются более чем 30 исследователей. Орнитофауна Подольского Побужья интенсивно исследовалась, начиная с 20-х годов XVIII столетия: первым исследователем-орнитологом был Г.Рачинский. Значительный вклад в изучение орнитофауны края сделал К.Ф.Кесслер в середине XIX столетия, описавший животный мир Киевского учебного округа. Довольно полную сводку по орнитофауне Подолья собрал в 30-е годы XX столетия В.П.Храневич. Исследования орнитофауны имеют значительный перерыв: с середины 30-х и до начала 70-х годов XX столетия. В начале 70-х годов XX столетия изучение орнитофауны Подольского Побужья возобновил В.И.Гулай, который опубликовал более 20 фундаментальных работ. В настоящее время фауну Подольского Побужья исследует группа ученых из Каменец-Подольского (Н.Д.Матвеев), Львова (А.А.Бокотей), Киева (Н.Л.Клестов, В.А.Костюшин), Хмельницкой области (В.О.Новак, С.В.Ильинский).

Ключевые слова: история науки, орнитофауна, Подольское Побужье.

History of the study of avifauna in villages and natural biotopes of the Podolia Pobuzhya V.V.Novak

The article presents the history of avifauna study in Podolia Pobuzhya. Publications on ornithology over the past 300 years, by more than 30 researchers, are analyzed. Avifauna of Podolia Pobuzhya was intensively studied since the 20-ies of the XVIII century: the first researcher-ornithologist was H.Rachynsky. A big contribution to the study of avifauna K.F.Kessler has made. He has described the fauna of the Kiev school district in the middle of the XIX century. Quite complete compilation of avifauna of Podolia was made by V.P.Hranevych in the 30-ies of the twentieth century. Researches of avifauna had significant break: since middle of 30-ies until early 70-ies of the XX century. In the early 70-ies of the XX century study of avifauna of Podolia Pobuzhya were restored by V.I.Gulay, who published more than 20 basic articles. Currently the fauna of Podolia Pobuzhya is studied by the group of scientists from Kamyanets-Podolsky (M.D.Matveyev), Lviv (A.A.Bokotey), Kyiv (M.L.Klyestov, V.A.Kostyushin), Khmelnytsky Region (V.O.Novak, S.V.Ilyinsky).

Key words: history of science, avifauna, Podolia Pobuzhya.

Вступ

Унікальні природні ландшафти, утворені в басейні Південного Бугу, завжди притягували до себе природодослідників. Адже, на порівняно невеликій території, можна було побачити різноманітні природні угруповання. Серед них – водно-болотні угіддя, які були утворені Південним Бугом та його притоками і зберігали свій первісний вигляд практично до 50-х років ХХ століття. Крім того, тут наявні степові угруповання, широколистяні ліси, у яких старі насадження (віком понад 80 років) займали понад третину площ ще до кінця 20-х років ХХ століття. Є на цій території своєрідна ділянка «Подільського Полісся» в басейні р. Згар і Згарок (з набором видів флори і фауни, характерних для типового Полісся), а ще гірські ландшафти Південнобузького каньйону, який розпочинається за с. Новокостянтинів та Кудинка і, як окремий неповторний біотоп, було і залишається подільське село.

Досліджуючи формування сучасної орнітофауни Побужжя в динаміці, ми маємо можливість, в процесі порівняння, робити висновки як про саму орнітофауну, так і про розвиток орнітологічної науки в регіоні, і на основі зібраних даних висвітлити історію вивчення орнітофауни сіл та природних біотопів Подільського Побужжя. При опрацюванні наукових публікацій простежувалися певні етапи вивчення птахів у регіоні та їх результативність.

Методика

З метою дослідження історії вивчення орнітофауни Подільського Побужжя, отримання достовірних даних по темі роботи опрацьовувались наукові публікації за останні 300 років, що містили матеріали по орнітофауні Подільського Побужжя. Також враховані усні повідомлення окремих орнітологів про власні спостереження та деяка інформація про відомі їм дослідження інших орнітологів в регіоні.

Результати

Перші фрагментарні дані по орнітофауні Подільського Побужжя наведені у роботах Г.Рачинського (XVIII століття), який описав тогочасну орнітофауну Польщі, до складу якої входила й частина Побужжя (Rzaczynski, 1721, 1742). Після цього оригінальні відомості про птахів регіону не зустрічаються у літературних джерелах майже впродовж 100 років (можливо, просто ще нами не знайдені).

В 1814, 1816, 1818, 1822–24, 1834 роках Антон Лук'янович Анджейовський, досліджуючи флору межиріччя Південного Бугу і Дністра, паралельно проводив і деякі орнітологічні дослідження регіону (Andrzejowski, 1930).

В середині ХІХ століття виходить ряд публікацій професора університету святого Володимира (м. Київ) К.Ф.Кесслера, який подає аналіз орнітофауни регіонів Київського навчального округу (Поділля – одна із цих територій). Не відомо, чи був особисто Кесслер на території Подільського Побужжя, але дані по орнітофауні регіону присутні у його публікаціях (Кесслер, 1851, 1853). Для цього періоду також відомі публікації Е.Ейхвальда та І.Глузінського, де розглядалась орнітофауна всього Поділля, але теж не відомо, чи були вони особисто в регіоні Побужжя (Eichwald, 1830; Gluzinski, 1859).

Свої враження (в тому числі й орнітологічні) після обстеження Поділля в 1885 році опублікував Микола Павлович Барбот-де-Марні, який тут проводив геологічні дослідження (Барбот-де-Марні, 1886).

Деякі відомості про орнітофауну Подільського Побужжя кінця ХІХ – початку ХХ століття залишив мисливець-любитель А.Подільський. Він у кількох замітках в журналі «Український мисливець і рибалка» описав якісні і кількісні зміни, які відбулися серед мисливських видів птахів за вищезгаданий період (Подільський, 1928). Більш детальну інформацію про тогочасну орнітофауну регіону і зміни природних біотопів в ХІХ столітті внаслідок господарської діяльності населення подає В-Г.Ю.Герхнер. Свої дослідження він проводив до 1910 року. Пізніше воював на Румунському фронті, а під час громадянської війни безслідно зник в 1922 році (спогади М.Шарлеманя) (Герхнер, 1928).

В 1926 році за завданням «Московского Общества Испытателей Природы» з ініціативи відомого орнітолога М.А.Мензбіра досліджувати орнітофауну Подільського Побужжя приїхав орнітолог Л.А.Портенко. Ним були детально обстежені природні біотопи Подільського Побужжя (на сучасній території Хмельницької області), поля та села Масівці, Пирогівці, Голосків, Лисогірка, Меджибіж, Головинці, Горбасів, Марківці та інші. Свої дослідження Портенко проводив з 21 червня до 25 серпня 1926 року. Завдяки цим дослідженням ми маємо детальний якісний і кількісний аналіз тогочасної

орнітофауни Подільського Побужжя. Саме цей науковець встановив перебування в регіоні 147 видів птахів та навіть унікальні описи тогочасних сіл Побужжя (Портенко, 1928).

Влітку та восени 1929 та 1932 років орнітологічні дослідження в регіоні проводив М.О. Бурчак-Абрамович разом з колегами О.Лозіним, Г.Прожигою, Г.Станіславишиним. Ними було обстежено села та природні біотопи по долині р. Вовк (від м. Деражня до смт Летичів), по долині р. Згар (в межах сучасного Летичівського району і до с. Микулинці на Вінничині), по долині р. Рів та р. Південний Буг (від смт Летичів до с. Суслівці). Саме завдяки цим дослідженням ми знаємо про спостереження в межах регіону прудкої очеретянки *Acrocephalus paludicola* та короткохвостого поморника *Stercorarius parasiticus* (Бурчак-Абрамович, 1934).

В цей же період орнітофауну Поділля (а отже і Подільського Побужжя) досліджував відомий біолог, професор Василь Полікарпович Храневич. Народився він в 1887 році у с. Пирогівці (Хмельницький р-н., регіон Подільського Побужжя) в сім'ї священика. В 1901–1907 роках навчався у Кам'янець-Подільській духовній семінарії, а пізніше в Харківському університеті. У 1918–20 роках працював в Українському державному університеті (м. Кам'янець-Подільський), з 1921 – в інституті народної освіти, а з 1922 – в сільськогосподарському інституті. У 1934 році Храневич був репресований: отримав 7 років таборів, будував Біломоро-Балтійський канал, у 1939 році, після перегляду справи, отримав ще 15 років таборів і був відправлений у табори Воркути. Саме завдяки його дослідженням ми маємо чи не найкраще зведення по орнітофауні Поділля (Храневич, 1925, 1926, 1929).

В різних публікаціях, як автори орнітологічних спостережень для цього періоду, вказуються М.Григорієв-Наш, О.Гурський, І.Білявенцев, Г.Проппе, В.Слісаренко. Але їх власні орнітологічні публікації нам невідомі.

З середини 30-х і до початку 70-х років ХХ століття орнітологічних публікацій по орнітофауні Подільського Побужжя практично не було. Очевидно, орнітологічні дослідження в регіоні не проводились взагалі. Для цього періоду відома лише публікація М.І.Черкащанка та І.М.Кірика про гніздування сов у Летичівському районі (Черкащанко, Кірик, 1970).

На початку 70-х років орнітологічні дослідження регіону знову активізуються. В першу чергу завдяки зусиллям відомого орнітолога Володимира Івановича Гулая, який працював у Кам'янець-Подільському сільськогосподарському інституті. Основна територія його досліджень – це водойми басейну Південного Бугу (Подільське Побужжя). На основі цих досліджень у 1980 році він захистив дисертацію кандидата біологічних наук, а на початку 90-х років – дисертацію доктора біологічних наук (Гулай, 1980). За результатами досліджень у регіоні Подільського Побужжя В.І.Гулай має понад 20 публікацій. Саме він вперше звернув увагу на особливості синантропізації припутня *Columba palumbus* у селах і містах Побужжя (Гулай, 1994). Свої дослідження в регіоні до середини 90-х років він проводив разом з сином В.В.Гулаєм.

Якщо В.І.Гулай, в основному, досліджував водно-болотні види, то вивченням інших груп птахів, а особливо представників родини синицеві, зайнявся Микола Дмитрович Матвеев. В 1986 році, після закінчення біологічного факультету Харківського державного університету імені В.Н.Каразіна, Микола Дмитрович приїхав на постійне місце проживання у м. Кам'янець-Подільський і активно включився у вивчення орнітофауни Хмельницької області. В регіоні Подільського Побужжя багато працював у 1990–1995 роках в рамках програми «Складання кадастру флори і фауни Хмельницької області». М.Д.Матвеев працював у нашому регіоні під час виконання досліджень з інших програм в 1998, 2006, 2009, 2011–14 роках. Результати його досліджень висвітлені в ряді публікацій та були використані при захисті дисертації кандидата біологічних наук в 1998 році (Матвеев, 1996, 1998, 2003, 2007).

В 1986–88 роках орнітофауну Побужжя вивчав львівський орнітолог Андрій Андрійович Бокотей. На жаль, можливості його досліджень були обмежені, оскільки в цей час він проходив службу в лавах Радянської армії на даній території. Ним була досліджена орнітофауна сіл Богданівці, Іванківці, Масівці (Бокотей та ін., 1994; Бокотей, 1996).

З 1989 року розпочалися комплексні дослідження орнітофауни Подільського Побужжя учителем Голосківської ЗОШ I–III ступенів В.О.Новаком. На сьогодні ним проведені дослідження орнітофауни Подільського Побужжя від м. Хмельницький та м. Деражня Хмельницької області до м. Хмільник та м. Бар Вінницької області. За час досліджень на даній території було виявлено 245 видів птахів (Новак, 2010). Серед них канюк степовий (*Buteo rufinus*), кречет (*Falco rusticolus*), мартин середземноморський (*Larus melanocephalus*), мартин каспійський (*Larus ichthyæetus*), крячок каспійський (*Hydroprogne caspia*), плиска жовтоголова (*Motacilla citreola*) та вівчарик арктичний (*Phylloscopus*

borealis) зареєстровані вперше для Хмельницької області. Завдяки цим дослідженням в національний перелік ІВА територій ввійшли: ІВА №431 «Долина р. Бужок», ІВА №233 «Долина р. Південний Буг», ІВА №114/025 «Долина р. Іква». За результатами досліджень є понад 50 публікацій (Новак, 1994а, б, 1996, 2003, 2006, 2010; Новак, Новак, 1998, 2015).

На початку 1990-х років заповідні території Побужжя обстежував київський орнітолог М.Л.Клестов (результати досліджень не опубліковані, але є рукописні звіти в обласному і районних управліннях екобезпеки).

В 1997 році в рамках проведення досліджень по програмі ІВА (виявлення територій, які мають міжнародне значення для збереження птахів) долину р. Вовк в околицях м. Деражня обстежив І.В.Шидловський (директор зоологічного музею Львівського національного університету). Завдяки його дослідженням ця територія включена до українського та європейського переліку ІВА територій під №220/026.

З кінця 90-х років ХХ століття дослідження в центральних районах Хмельницької області проводить орнітолог-аматор В.Волковський. Ним зібрано багато цікавого матеріалу, який зараз готується до публікації. Орнітофауну Побужжя в межах Вінницької області досліджує старший викладач Вінницького національного університету О.А.Матвійчук, приділяючи основну увагу водно-болотним видам. За результатами досліджень у 2011 році захистив дисертацію кандидата біологічних наук (Матвійчук, 2005, 2006, 2009, 2011; Матвійчук, Гулеватий, 2008; Матвійчук, Пірхал, 2008; Матвійчук, Серебряков, 2010).

В цей же час у рамках програми «Pagus» зимову орнітофауну м. Тульчин і лісових урочищ півдня Вінницької області досліджує Д.Г.Очеретний (Очеретный, 1998).

З початку ХХІ століття орнітофауну м. Хмельницький (особлива увага приділяється Вороновим) та прилеглих територій вивчає С.В.Ільїнський – викладач гуманітарно-педагогічної академії м. Хмельницький (Ільїнський, 2008а, б).

З 2002 по 2007 рік хижих птахів регіону досліджувала Н.В.Камінська (Каминская, 2008).

В 2006 році комплексне вивчення басейну Південного Бугу (від витоків до впадіння у Чорне море) проводив київський орнітолог В.А.Костюшин та фотограф-анімалист С.Гладкевич. В межах Хмельницької області спільно з ними працювали науковці з Кам'янця-Подільського М.Д.Матвеев, М.В.Тарасенко (орнітологи), М.Козак (ботанік), І.Касьяник (географ), а у Летичівському районі – В.О.Новак (орнітолог) (Костюшин та ін., 2007).

В 2009 році під час проведення міжнародних обліків водно-болотних птахів водойм Побужжя знову відвідали орнітологи з Кам'янця-Подільського: М.Д.Матвеев та М.Дребет.

З 2006 року в регіоні Подільського Побужжя проводяться й наші орнітологічні дослідження. Ще в рамках МАН (під час навчання у Голосківській ЗОШ I–III ступенів) нами розпочато дослідження зимової орнітофауни сіл Подільського Побужжя. В наступні роки (під час навчання на природничому факультеті Кам'янець-Подільського університету імені І.Огієнка) вже проводиться комплексне вивчення орнітофауни сіл регіону. Результати досліджень висвітлені у публікаціях та дипломній роботі (5-й курс Кам'янець-Подільського національного університету імені І.Огієнка) (Новак, 2010, 2011, 2012; Новак, Новак, 2007). Зараз наші дослідження спрямовані на проведення порівняльного аналізу орнітофауни різних типів сільських населених пунктів регіону та вивчення особливостей формування орнітофауни сіл в історичному плані (Новак, 2014, 2015а-в).

Список літератури

Барбот-де-Марни Н.П. Отчет о поездке в Галицию, Волынь и Подолию в 1885 году // Записки минералогического об-ва. – Спб., 1886. /Barbot-de-Marni N.P. Otchet o poyezdke v Galitsiyu, Volyn' i Podoliyu v 1885 godu // Zapiski mineralogicheskogo ob-va. – Spb., 1886./

Бокотей А.А. Про способи гніздування хатнього горобця // Беркут. – 1996. – Т.5, вип.2. – С.173. /Bokotey A.A. Pro sposoby gnizduvannya khatnyogo gorobtsya // Berkut. – 1996. – Т.5, вип.2. – С. 173./

Бокотей А.А., Горбань І.М., Костюшин В.А., Фесенко Г.В. Гніздування чикотня в природних і урбанізованих ландшафтах Західної України // Беркут. – 1994. – Т.3, вип.1. – С. 22–26. /Bokotey A.A., Gorban' I.M., Kostyushyn V.A., Fesenko G.V. Gnizduvannya chykotnya v pryrodnykh i urbanizovanykh landshaftakh Zakhidnoy' Ukrayiny // Berkut. – 1994. – Т.3, вип.1. – С. 22–26./

Бурчак-Абрамович М.О. До орнітофауни Північного Поділля // Збірник праць музею зоології. – 1934. – №14. – С. 137–141. /Burchak-Abramovych M.O. Do ornitofauny Pivnichnogo Podillya // Zbirnyk prats' muzeyu zoologiyi. – 1934. – №14. – С. 137–141./

- Герхнер В.Ю. Матеріали до вивчення птахів Поділля // Збірник праць зоологічного Музею АН УРСР. – 1928. – №5. – С. 151–192. /Gerkhner V.Yu. Materialy do vyvchennya ptakhiv Podillya // Zbirnyk prats' zoologichnogo Muzeyu AN URSR. – 1928. – №5. – S. 151–192./
- Гулай В.И. Экологическая характеристика водноболотных охотничьих птиц западной лесостепи Украины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Днепропетровск, 1980. – 23с. /Gulay V.I. Ekologicheskaya kharakteristika vodnobolotnykh okhotnich'ikh ptits zapadnoy lesostepi Ukrainy. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. – Dnepropetrovsk, 1980. – 23s./
- Гулай В.И. Новый экологичний тип припутнів // Матеріали 1-ї конференції молодих орнітологів України. – Чернівці, 1994. – С. 53–54. /Gulay V.I. Novyy ekologichnyy typ pryputniv // Materialy 1-yi konferentsiyi molodykh ornitologiv Ukrainy. – Chernivtsi, 1994. – S. 53–54./
- Ільїнський С.В. Поширення й біотопічний розподіл грака *Corvus frugilegus* L. і сороки *Pica pica* L. у м. Хмельницький (гніздовий період) // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія біологічна. – Ужгород, 2008а. – Вип.23. – С. 47–53. /Il'yins'kyy S.V. Poshyrennya y biotopichnyy rozpodil graka *Corvus frugilegus* L. i soroky *Pica pica* L. u m. Khmel'nyts'kyu (gnizdovyy period) // Naukovyy visnyk Uzhgorods'kogo universytetu. Seriya biologichna. – Uzhgorod, 2008. – Vyp.23. – S.47–53./
- Ільїнський С.В. Сучасний стан орнітофауни м. Хмельницький // Міжвідомчий науковий тематичний збірник «Птахівництво», 2008б. – Вип.61. – С. 1–9. /Il'yins'kyy S.V. Suchasnyy stan ornitofauny m. Khmel'nyts'kyu // Mizhvidomchyy naukovyy tematychnyy zbirnyk «Ptakhivnytstvo», 2008. – Vyp.61. – S.1–9./
- Каминская Н.В. Хищные птицы Подолья // Изучение и охрана большого и малого подорликов в Северной Евразии. Материалы V межд. конф. по хищным птицам Северной Евразии. – Иваново: Иван. гос. ун-т, 2008. – С. 243–244. /Kaminskaya N.V. Khishchnyye ptitsy Podol'ya // Izucheniye i okhrana bol'shogo i malogo podorlikov v Severnoy Yevrazii. Materialy V mezhd. konf. po khishchnym ptitsam Severnoy Yevrazii. – Ivanovo: Ivan. gos. un-t, 2008. – S. 243–244./
- Кесслер К.Ф. Птицы воробьиные губерний Киевского учебного округа // Труды комиссии для описания Киевского учебного округа. – К., 1851. – Т.1. – 136с. /Kesler K.F. Ptitsy vorobyinye guberniy Kiyevskogo uchebnogo okruga // Trudy komissii dlya opisaniya Kiyevskogo uchebnogo okruga. – K., 1851. – T.1. – 136s./
- Кесслер К.Ф. Птицы хищные и куринные губерний Киевского учебного округа // Труды комиссии для описания Киевского учебного округа. – К., 1851. – Т.1. – 56с. /Kesler K.F. Ptitsy khishchnyye i kurinye guberniy Kiyevskogo uchebnogo okruga // Trudy komissii dlya opisaniya Kiyevskogo uchebnogo okruga. – K., 1851. – T. 1. – 56s./
- Кесслер К.Ф. Птицы голенастые и водные // Естественная история губерний Киевского учебного округа. – К., 1853. – Вып.4. – 102с. /Kesler K.F. Ptitsy golenastyia i vodnyia // Yestestvennaya istoriya guberniy Kiyevskogo uchebnogo okruga. – K., 1853. – Vyp.4. – 102s./
- Костюшин В., Кузьменко А., Онищенко В. та ін. Південно-бузький меридіальний екологічний коридор: стислий огляд біорізноманіття та найцінніші території. – Чорноморська програма Ветландс Інтернешнл. – Київ, 2007. – 92с. /Kostyushyn V., Kuz'menko A., Onyshchenko V. ta in. Pivdenno-buz'kyu merydial'nyy ekologichnyy korydor: styslyy oglyad bioriznomanittya ta naysinnishi terytoriyi. – Chornomors'ka programa Vetlands Interneshnl. – Kyiv, 2007. – 92s./
- Матвеев М.Д. Особливості розмноження великої синиці на Поділлі // Матеріали 2-ї конф. молодих орнітологів України. – Чернівці, 1996. – С. 123–126. /Matveyev M.D. Osoblyvosti rozmnozhennya velykoyi synytsi na Podilli // Materialy 2-yi konf. molodykh ornitologiv Ukrainy. – Chernivtsi, 1996. – S. 123–126./
- Матвеев М.Д. Птахи родини синицеві (Paridae) в умовах Поділля (структура популяцій, біологія розмноження, міжвидові зв'язки). Автореф. дис. ... канд. біол. наук / 03.00.08 – зоологія. – К., 1998. – 16с. /Matveyev M.D. Ptakhy rodyny synytsevi (Paridae) v umovakh Podillya (struktura populyatsiyi, biologiya rozmnozhennya, mizhvydovi zv'yazky). Avtoref. dys. ... kand. biol. nauk / 03.00.08 – zoologiya. – K., 1998. – 16s./
- Матвеев М.Д. Орнітофауна східного Поділля // Пріоритети орнітологічних досліджень. Матеріали і тези доповідей VIII наукової конференції орнітологів заходу України, присвяченої пам'яті Густава Бельке. – Львів–Кам'янець-Подільський, 2003. – С. 49–56. /Matveyev M.D. Ornitofauna skhidnogo Podillya // Priorytety ornitologichnykh doslidzhen'. Materialy i tezy dopovidey VIII naukovoyi konferentsiyi ornitologiv zakhodu Ukrainy, prysvyachenoyi pam'yati Gustava Bel'ke. – L'viv–Kam'yanets'-Podil's'kyu, 2003. – S. 49–56./
- Матвеев М.Д. Фауна // Верхнє Побужжя. Проектований Національний природний парк України (Хмельницька область). – Кам'янець-Подільський, 2007. – С. 20–25. /Matveyev M.D. Fauna // Verkhnye Pobuzhzhya. Proektovanyy Natsional'nyy pryrodnyy park Ukrainy (Khmel'nyts'ka oblast'). – Kam'yanets'-Podil's'kyu, 2007. – S. 20–25./
- Матвійчук О.А. Орнітофауна водно-болотних комплексів м. Вінниці // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – 2005. – №1–2 (25). – С. 40–44. /Matviychuk O.A. Ornitofauna vodno-bolotnykh kompleksiv m. Vinnytsi // Naukovi zapysky Ternopil's'kogo natsional'nogo pedagogichnogo universytetu im. Volodymyra Gnatyuka. Seriya: Biologiya. – 2005. – №1–2 (25). – S. 40–44./
- Матвійчук О.А. Сучасний стан і проблеми охорони авіфауни Вінницької області // Актуальні питання географічних, біологічних та хімічних наук. Основні наукові проблеми та перспективи дослідження. – Вип.3. – Вінниця, 2006. – С. 90–91. /Matviychuk O.A. Suchasnyy stan i problemy okhorony avifauny Vinnyts'koyi oblasti //

Aktual'ni pytannya geografichnykh, biologichnykh ta khimichnykh nauk. Osnovni naukovyi problemy ta perspektyvy doslidzhennya. – Vyp. 3. – Vinnytsya, 2006. – S. 90–91./

Матвійчук О.А. Стан популяції денних хижих птахів у Вінницькій області // Актуальні питання географічних, біологічних та хімічних наук. Основні наукові проблеми та перспективи дослідження. Збірник наукових праць ВДПУ. – 2009. – Вип.6 (11). – С. 111–113. /Matviychuk O.A. Stan populyatsiyi dennykh khyzhnykh ptakhiv u Vinnyts'kiy oblasti // Aktual'ni pytannya geografichnykh, biologichnykh ta khimichnykh nauk. Osnovni naukovyi problemy ta perspektyvy doslidzhennya. Zbirnyk naukovykh prats' VDP. – 2009. – Vyp.6 (11). – S. 111–113./

Матвійчук О.А. Видова структура орнітоценозів Верхнього і Середнього Побужжя в умовах антропогенної трансформації екосистем. Автореф. дис. ... канд. біол. наук / 03.00.16 – екологія. – Одеса, 2011. – 20с. /Matviychuk O.A. Vydova struktura ornitotsenoziv Verkhnyogo i Serednyogo Pobuzhzhya v umovakh antropogennoyi transformatsiyi ekosystem. Avtoref. dys. ... kand. biol. nauk / 03.00.16 – ekologiya. – Odesa, 2011. – 20s./

Матвійчук О.А., Гулеватий О.В. Осінньо-зимова авіфауна водойм м. Вінниці // Актуальні питання географічних, біологічних та хімічних наук. Основні наукові проблеми та перспективи дослідження. – Вип.5 (10). – Вінниця, 2008. – С. 73–75. /Matviychuk O.A., Gulevaty O.V. Osynnye-zymova avifauna vodoym m. Vinnytsi // Aktual'ni pytannya geografichnykh, biologichnykh ta khimichnykh nauk. Osnovni naukovyi problemy ta perspektyvy doslidzhennya. – Vyp.5 (10). – Vinnytsya, 2008. – S. 73–75./

Матвійчук О.А., Пірхал А.Б. Заходи щодо збереження орнітофауни водно-болотних комплексів Східного Поділля // Еколого-фауністичні особливості водних та наземних екосистем. Всеукр. наук. конф. – Львів, 2008. – С. 109–113. /Matviychuk O.A., Pirkhal A.B. Zakhody shchodo zberezhennya ornitofauny vodno-bolotnykh kompleksiv Skhidnogo Podillya // Ekologo-faunistychni osoblyvosti vodnykh ta nazemnykh ekosystem. – L'viv, 2008. – S. 109–113./

Матвійчук О.А., Серебряков В.В. Орнітофауна Верхнього і Середнього Побужжя. – К.: Фітосоціоцентр, 2010. – 280с. /Matviychuk O.A., Serebryakov V.V. Ornitofauna Verkhnyogo i Serednyogo Pobuzhzhya. – K.: Fitosotsiotsentr, 2010. – 280s./

Новак В.В. Гніздова орнітофауна сіл Летичівського Побужжя: вороніві Corvidae // Збірник наукових праць студентів і магістрантів Кам'янець-Подільського національного ун-ту ім. І.Огієнка. Природничі науки. – 2010. – Вип.4. – С. 40–46. /Novak V.V. Gnizdova ornitofauna sil Letychiv'skogo Pobuzhzhya: voronovi Corvidae // Zbirnyk naukovykh prats' studentiv i magistrantiv Kam'yanets-Podil'skogo natsional'nogo un-tu im. I. Ogiyenka. Pryrodnychi nauky. – 2010. – Vyp.4. – S. 40–46./

Новак В.В. Рідкісні зимуючі птахи сіл Подільського Побужжя // Фундаментальні та прикладні дослідження в біології: Матеріали II міжн. наук. конф. студентів, аспірантів та молодих учених. – Донецьк, 2011. – С.61. /Novak V.V. Ridkisini zymuyuchi ptakhy sil Podil'skogo Pobuzhzhya // Fundamental'ni ta prykladni doslidzhennya v biologiyi: Materialy II mizhn. nauk. konf. studentiv, aspirantiv ta molodykh uchenykh. – Donets'k, 2011. – S.61./

Новак В.В. Біотопічний розподіл птахів у селах Подільського Побужжя // Збірник наукових праць студентів і магістрантів Кам'янець-Подільського національного університету ім. І.Огієнка. Природничі науки. – 2012. – Вип.6. – С. 95–101. /Novak V.V. Biotopichnyy rozpodil ptakhiv u selakh Podil'skogo Pobuzhzhya // Zbirnyk naukovykh prats' studentiv i magistrantiv Kam'yanets-Podil'skogo natsional'nogo universytetu im. I. Ogiyenka. Pryrodnychi nauky. – 2012. – Vyp. 6. – S. 95–101./

Новак В.В. Зимовка соколообразных в селах Подольского Побужья // Хищные птицы Северного Кавказа и сопредельных территорий: распространение, экология, динамика популяций, охрана: Материалы межд. конференции. – Ростов-на-Дону, 2014. – С. 299–301. /Novak V.V. Zimovka sokoloobraznykh v selakh Podol'skogo Pobuzh'ya // Khishchnyye ptitsy Severnogo Kavkaza i sopredel'nykh territoriy: rasprostraneniye, ekologiya, dinamika populyatsiy, okhrana: Materialy mezhd. konferentsii. – Rostov-na-Donu, 2014. – S. 299–301./

Новак В.В. Черный стриж в селах Подольского Побужья // Байкальский зоологический журнал. – 2015а. – №1 (16). – С. 34–35. /Novak V.V. Chernyy strizh v selakh Podol'skogo Pobuzh'ya // Baykal'skiy zoologicheskiy zhurnal. – 2015a. – №1 (16). – S. 34–35./

Новак В.В. Значення сільських населених пунктів у збереженні різноманіття орнітофауни Подільського Побужжя // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Матеріали I (XII) Міжнародної наукової конференції молодих учених. – Львів, 2015б. – С. 74–77. /Novak V.V. Znachennya sil's'kykh naselenykh punktiv u zberezhenni riznomanit'tya ornitofauny Podil'skogo Pobuzhzhya // Naukovi osnovy zberezhennya biotychnoyi riznomanitnosti: Materialy I (XII) Mizhnarodnoyi naukovoyi konferentsiyi molodykh uchenykh. – L'viv, 2015b. – S. 74–77./

Новак В.В. Зимующие птицы сёл Подольского Побужья // Тезисы XIV Международной орнитологической конференции Северной Евразии. – Алматы, 2015в. – С. 365–367. /Novak V.V. Zimuyushchiye ptitsy syol Podol'skogo Pobuzh'ya // Tezisy XIV Mezhdunarodnoy ornitologicheskoy konferentsii Severnoy Yevrazii. – Almaty, 2015c. – S. 365–367./

Новак В.О. Якісний аналіз орнітофауни Хмельницької області // Матеріали 1-ї конф. молодих орнітологів України. – Чернівці, 1994а. – С. 4–5. /Novak V.O. Yakisnyy analiz ornitofauny Khmel'nyts'koyi oblasti // Materialy 1-yi konf. molodykh ornitologiv Ukrainy. – Chernivtsi, 1994a. – S. 4–5./

- Новак В.О. Попередній аналіз орнітофауни Летичівського району // Матеріали 1-ї конф. молодих орнітологів України. – Чернівці, 1994б. – С. 5–7. /Novak V.O. Poperedniy analiz ornitofauny Letychiv'skogo rayonu // Materialy 1-yi konf. molodykh ornitologiv Ukrainy. – Chernivtsi, 1994b. – S. 5–7./
- Новак В.О. Зимівля в'юркових на Поділлі // Матеріали 2-ї конф. молодих орнітологів України. – Чернівці, 1996. – С. 131–135. /Novak V.O. Zymivlya vyurkovykh na Podilli // Materialy 2-yi konf. molodykh ornitologiv Ukrainy. – Chernivtsi, 1996. – S. 131–135./
- Новак В.О. Зимова орнітофауна східних районів Поділля // Беркут. – 2003. – Т.12, вип. 1–2. – С. 14–20. /Novak V.O. Zymova ornitofauna skhidnykh rayoniv Podillya // Berkut. – 2003. – T.12, vyp. 1–2. – S. 14–20./
- Новак В.О. Перше спостереження арктичного вівчарика в Україні // Беркут. – 2006. – Т.15, вип. 1–2. – С. 14–20. /Novak V.O. Pershe sposterezhennya arktychnogo vivcharyka v Ukraini // Berkut. – 2006. – T.15, vyp. 1–2. – S. 14–20./
- Новак В.О. Попередній аналіз орнітофауни проєктованого Національного природного парку «Верхнє Побужжя» // Подільський природничий вісник. – Кам'янець-Подільський, 2010. – Вип.1. – С. 132–152. /Novak V.O. Poperedniy analiz ornitofauny proektovanogo Natsional'nogo pryrodnogo parku "Verkhnye Pobuzhzhya" // Podil's'kyu pryrodnychyy visnyk. – Kam'yanets'-Podil's'kyu, 2010. – Vyp.1. – S. 132–152./
- Новак В.О., Новак Л.М. Орнітофауна Хмельницької області. – Хмельницький, 1998. – 46с. /Novak V.O., Novak L.M. Ornitofauna Khmel'nyts'koyi oblasti. – Khmel'nyts'kyu, 1998. – 46s./
- Новак В.В., Новак В.О. Особливості зимівлі і видовий склад птахів урбанізованих територій Поділля // Збірник матеріалів наук. досліджень студентів і магістрантів Кам'янець-Подільського держ. ун-ту. Природничі науки. – 2007. – Вип.2. – С. 37–43. /Novak V.V., Novak V.O. Osoblyvosti zymivli i vydovyy sklad ptakhiv urbanizovanykh terytoriy Podillya // Zbirnyk materialiv studentiv i magistrantiv Kam'yanets'-Podil's'kogo derzh. un-tu. Pryrodnychi nauky. – 2007. – Vyp.2. – S. 37–43./
- Новак В.В., Новак В.А. Современная орнітофауна Подольского Побужья // Тезиси XIV Международной орнітологической конференции Северной Евразии. – Алматы, 2015. – С. 367–368. /Novak V.V., Novak V.A. Sovremennaya ornitofauna Podol'skogo Pobuzh'ya // Tezisy XIV Mezhdunarodnoy ornitologicheskoy konferentsii Severnoy Yevrazii. – Almaty, 2015. – S. 367–368./
- Очеретный Д.Г. Зимняя орнітофауна юга Винницкой области // Авіфауна України. – 1998. – Вип.1. – С. 36–39. /Ocheretnyy D.G. Zimnyaya ornitofauna yuga Vinnitskoy oblasti // Avifauna Ukrainy. – 1998. – Vyp.1. – S. 36–39./
- Подільський А. Про зменшення пернатой дичини в найкращих мисливських угіддях на Поділлі // Український мисливець і рибалка. – 1928. – № 11–12. /Podil's'kyu A. Pro zmenshennya pernatoyi dychyny v naykrashchykh myslyvs'kykh ugiddyakh na Podilli // Ukrainys'kyu myslyvets' i rybalka. – 1928. – № 11–12./
- Портенко Л.А. Очерк фауны птиц Подольской губернии // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – Т.XXXVII. – М., 1928. – С. 4–204. /Portenko L.A. Ocherk fauny ptits Podol'skoy gubernii // Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskoy. – T.XXXVII. – M., 1928. – S. 4–204./
- Храневич В.П. Огляд фавни птахів Поділля // Нарис фавни Поділля. – Ч.1. – Вінниця, 1925–1926. – С. 34–90. /Khramevych V.P. Oglyad favny ptakhiv Podillya // Narys favny Podillya. – Ch.1. – Vinnytsya, 1925–1926. – S. 34–90./
- Храневич В.П. Недавнє минуле фавни птахів // Минуле фавни Поділля. – Вінниця, 1926. – С. 18–19. /Khramevych V.P. Nedavnye mynule favny ptakhiv // Mynule favny Podillya. – Vinnytsya, 1926. – S. 18–19./
- Храневич В.П. Матеріали орнітофауни західних округ України // Записки Кам'янець-Подільської науково-дослідної катедри. – Полтава, 1929. – Т.1. – С. 5–43. /Khramevych V.P. Materialy ornitofauny zakhidnykh okrug Ukrainy // Zapysky Kam'yanets'-Podil's'koyi naukovo-doslidnoi katedry. – Poltava, 1929. – T.1. – S. 5–43./
- Черкашчанко М.І., Кірик І.М. Екологія вухатої та сірої сов Хмельницької області УРСР // Матеріали 4-ї наук. конф. пед. ін-тів. – Горький, 1970. – С. 402–403. /Cherkashchanko M.I., Kiryk I.M. Ekologiya vukhatoi ta siroi sov Khmel'nyts'koi oblasti URSR // Materialy 4-yi nauk. konf. ped. in-tiv. – Gor'kyu, 1970. – S. 402–403./
- Andrzejowski A. Rys botaniczny krain zwiedzonych miedzy Bohem i Dniestrem od Zbryczy do morza Czarnego odbytych w latach 1823–1824. – Wilno, 1830. – S. 8–93.
- Gluzinski I. O ptactwie dzikem na Podolu. – Warszawa, 1859.
- Eichwald E. Naturhistorische Skizzen von Lithaeun, Vilhynien und Podolien. – Wilno, 1830.
- Rzaczynski G. Historia naturalis Regni Poloniae etc. – 1721.
- Rzaczynski G. Auotuarium Historiae Naturalis. – 1742.

Представлено: М.Д.Матвеев / Presented by: M.D. Matveyev
Рецензент: С.Ю.Утевський / Reviewer: S.Yu.Utevsky
Подано до редакції / Received: 21.04.2015

УДК: 574.5 + 591.524.1(28) + 597.2/5

Сучасна характеристика іхтіофауни каналу «Дніпро–Донбас»

Р.О.Новіцький¹, В.М.Кочет², О.О.Христов³, В.Є.Кузора³

¹Дніпропетровський національний університет імені О.Гончара (Дніпропетровськ, Україна)

²Природний заповідник «Дніпровсько-Орільський» (Дніпропетровськ, Україна)

³Дніпропетровська обласна громадська організація «Дніпровська природна інспекція» (Дніпропетровськ, Україна)

zoolog@ukr.net; dopz@ukr.net; info@dogodpi.com.ua

В 2014 р. проведені комплексні дослідження іхтіофауни чотирьох ділянок каналу «Дніпро–Донбас». В складі рибного населення відзначено 26 видів риб. Практично всі зареєстровані види належать до лімнофільного екологічного комплексу, 3 види – реофіли. Спостерігається позитивний ефект від робіт з охорони водних біоресурсів каналу. В межах ділянок виявлено оптимізований розвиток і формування сталих популяцій аборигенних риб регіону. Спостерігається потужний біомеліоративний ефект від вселення рослиноїдних риб. Отримані первісні дані свідчать про наявність значного біопродукційного потенціалу каналу.

Ключові слова: канал «Дніпро-Донбас», іхтіофауна, видовий склад, стан біоресурсів.

Современная характеристика ихтиофауны канала «Днепр–Донбасс»

Р.А.Новицкий, В.Н.Кочет, О.А.Христов, В.Е.Кузора

В 2014 г. проведены комплексные исследования ихтиофауны четырех участков канала «Днепр–Донбасс». В составе рыбного населения насчитывается 26 видов рыб. Практически все зарегистрированные виды относятся к лимнофильному экологическому комплексу, 3 вида – реофилы. Наблюдается положительный эффект от работ по охране водных биоресурсов канала. В границах участков выявлено оптимизированное развитие и формирование устойчивых популяций аборигенных рыб региона. Наблюдается мощный биомеліоративный эффект от вселения растительноядных рыб. Полученные первичные данные свидетельствуют о наличии значительного биопродукционного потенциала канала.

Ключевые слова: канал «Днепр-Донбасс», ихтиофауна, видовой состав, состояние биоресурсов.

Current characteristics of ichthyofauna of the channel «Dnieper–Donbass»

R.A.Novitskiy, V.N.Kochet, O.O.Khrystov, V.Ye.Kuzora

In 2014 comprehensive studies of the fish fauna of four sites of the channel «Dnieper–Donbass» were conducted. 26 species of fish were recorded. Almost all the registered species belong to limnophilic ecological complexes, 3 species are rheophils. There is a clear positive effect of the protection of aquatic biological resources of the channel. Within the boundaries of all the studied sites there have been revealed an optimized development and formation of stable populations of native fish of the region. There is a powerful biomelioration effect from the invasion of herbivorous fish species. The data obtained indicate the significant bioproduction potential of the channel.

Key words: channel «Dnieper–Donbass», fish fauna, species composition, state of bioresources.

Вступ

Магістральний канал «Дніпро–Донбас» є штучною гідротехнічною спорудою, збудованою у 1970–1980 рр. з метою забезпечення водою східних регіонів України. На території Дніпропетровської області канал практично повністю проходить по заплаві р. Оріль, лівобережної притоки Дніпра. Розпочинається канал головною водозабірною спорудою (ГВС) по лівому березі Дніпродзержинського водосховища. На першій ділянці каналу розташовані дюкерні переходи через р. Оріль. Від ГВС до насосної станції №1 вода надходить самопливом, далі – за допомогою насосних станцій. Далі канал йде у Харківську область, де в межах його акваторії створено два водосховища – Орільське і Краснопавлівське (Вишневський, 2003).

З моменту побудови каналу і пуску його першої черги (1982 р.) відбулися негативні зміни у цій штучній гідроекосистемі: погіршення гідрологічного режиму, якості і санітарних характеристик води, замулення, заростання водною рослинністю тощо. В окремі роки влітку і взимку спостерігалися явища

задухи, періодично виникає «цвітіння» води (Гидробиология каналов..., 1990; Кочет, 2010). Багаторічні дослідження каналів України свідчать про те, що процеси продукування надлишкової біомаси створюють серйозні біологічні перешкоди експлуатації каналів (Гидробиология каналов..., 1990; Gorączko, 2012; Пилипенко, 2012). Ця проблема перетинається із загальними процесами евтрофікації як штучних водойм, так і малих та середніх рік степової зони України (Вишневський, 2003; Кочет, 2010).

Погіршення загальноекологічної та санітарної ситуації на акваторії каналу «Дніпро–Донбас» обумовило необхідність впровадження системи заходів з оптимізації. Одним з найбільш економічно вигідних є застосування біологічної меліорації з використанням рослиноїдних риб (Вовк, 1974; Коваль і др., 1987).

Мета роботи – визначення сучасного стану іхтіофауни ділянок каналу «Дніпро–Донбас», які експлуатуються обласною громадською організацією «Дніпровська природна інспекція» (ДОГО «ДПІ») (54 км), оцінка екологічного ефекту біомеліорації.

Об'єкти і методи дослідження

Іхтіологічні дослідження чотирьох ділянок каналу «Дніпро–Донбас» проводили в 2014 р. від його початку (ГВС) до насосної станції №3 (загальна протяжність 54 км). Ці ділянки мають певні відмінності і відокремлені одна від одної дюкерними переходами або насосними станціями.

Відбір проб та обробку матеріалів проводили за стандартними іхтіологічними методиками (Маркевич, 1954; Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Методи гідроекологічних..., 2006). Використовували стандартний набір знарядь лову: ставні сітки з кроком вічка від 21 мм до 110 мм, довжиною від 30 до 50 м кожна, у загальній кількості 10 шт. Всього здійснено 52 сіткопідйоми на 4 ділянках. Стан прибережних угруповань і рівня поповнення визначався за допомогою дрібновіркової волокуші довжиною 15 м з розміром вічка в крилах 7,0 мм, у кулі – 3 мм. Глибина відбору проб – до 1,7 м. Всього було відібрано 12 інтегральних проб на 4 ділянках. Проаналізовано 1492 екз. риб різних видів і вікових груп.

Результати і обговорення

Іхтіофауна каналу «Дніпро–Донбас» формувалась на основі іхтіокомплексу Дніпродзержинського водосховища. В процесі експлуатації каналу (з 1982 р.) значно змінилися параметри цієї штучної екосистеми. Гідрологічний режим практично повністю змінився. Подавання води по трасі каналу здійснюється вкрай неритмічно, з великими перервами (понад 1 і до 9 місяців), обсяги прокачування води значно зменшилися. Це дає змогу на сьогодні класифікувати водойму як лімнічну (озероподібну) систему. В окремі періоди спостерігається значне прокачування обсягів води, що однак тільки пригнічує розвиток окремих лімnofільних груп гідробіонтів, не дає повноцінно розвиватися представникам реофільної групи. Біотичні компоненти не встигають змінюватися у відповідності до цих змін, тому вони функціонують в напруженому режимі.

З метою поліпшення екологічного стану каналу «Дніпро–Донбас», для ефективно охорони і раціональної експлуатації водних біоресурсів була створена Дніпропетровська обласна громадська організація «Дніпровська природна інспекція» (ДОГО «ДПІ»). Для поліпшення якості води та зменшення негативних природних чинників на процеси регулювання подачі та розподілу води на каналі «Дніпро–Донбас» з 2010 р. ДОГО «ДПІ» проводяться меліоративні роботи біологічної очистки рибами-біомеліорантами на ділянці від головної водозабірної споруди до насосної станції №9 (згідно проекту УкрНІІЕП х/д № 184/1.1).

Для проведення масштабних біомеліоративних заходів на каналі «Дніпро–Донбас» ДОГО «Дніпровська природна інспекція» спільно з ВТФ «Елегія» ТОВ та фермерським господарством «Схід» відновила роботу Царичанського рибгоспу, який не працював понад 7 років, для отримання власного зарибку рослиноїдних риб. Рибгосп має 28 ставків загальною площею водного дзеркала 340 га, виробнича потужність – до 500 тон на рік рибопосадкової та товарної продукції.

За проектними даними, зариблення каналу рибами-біомеліораторами дає можливість з мінімальними затратами контролювати рівень заростання рослинністю, яка сьогодні причинає зменшення швидкості течії в каналі, а на деяких ділянках – приводить до застою води та погіршення її властивостей.

В 2011–2014 рр. зариблення окремих ділянок каналу проводилося в полікультурі в загальному обсязі: короп – 37,25%, білий амур – 39,22%, товстолобик білий – 23,53%. Щільність посадки

варіювала в межах 500–2700 екз./га, що перевищує оптимальні показники по іншим водоймам з пасовищним типом рибництва. Але можна констатувати, що заходи, які були застосовані користувачем (ДОГО «ДПІ») для відновлення та збереження туводної іхтіофауни регіону в межах каналу, повністю себе виправдали і є вкрай ефективними. Спостерігається також потужний біомеліоративний ефект від вселення видів-інтродуцентів (зменшення рослинної маси в каналі, підвищення прозорості води).

Проведеними влітку 2014 р. іхтіологічними дослідженнями в складі іхтіофауни каналу «Дніпро–Донбас» зареєстровано 26 видів риб з 7 родин: Щукові (Esocidae) – щука звичайна (*Esox lucius*); Коропові (Cyprinidae) – головень звичайний (*Leuciscus cephalus*), бобирець дніпровський (*Leuciscus borysthenticus*), плітка звичайна (*Rutilus rutilus*), краснопірка *Scardinius erythrophthalmus*), білий амур (*Ctenopharyngodon idella*), білізна звичайна (*Aspius aspius*), верховодка звичайна (*Alburnus alburnus*), верховка звичайна (*Leucaspilus delineatus*), плоскирка європейська (*Blicca bjoerkna*), лящ звичайний (*Abramis brama*), товстолобик білий (*Hypophthalmichthys molitrix*), товстолобик строкатий (*Aristichthys nobilis*), гірчак європейський (*Rhodeus sericeus amarus*), чебачок амурський (*Pseudorasbora parva*), короп (сазан) європейський (*Cyprinus carpio*), карась сріблястий (*Carassius auratus gibelio*), лин озерний (*Tinca tinca*); В'юнові (Cobitidae) – щипавка звичайна (*Cobitis taenia*); Сомові (Siluridae) – сом європейський (*Silurus glanis*); Голкові (Syngnathidae) – морська голка пухлощока чорноморська (*Syngnathus nigrolineatus*); Окуневі (Percidae) – судак звичайний (*Stizostedion lucioperca*), окунь звичайний (*Perca fluviatilis*), йорж звичайний (*Gymnocephalus cernuus*); Бичкові (Gobiidae) – бичок кругляк (*Neogobius melanostomus*), бичок гонець (*Neogobius gymnotrachelus*), бичок мартовик (*Mesogobius batrachocephalus*), бичок цуцик (*Proterorhinus marmoratus*).

Видовий склад іхтіофауни каналу «Дніпро-Донбас» дещо збіднений, що обумовлюється відсутністю умов для повноцінного існування видів реофільного та деяких видів лімнофільного комплексів, вкрай обмеженими площами природних нерестовищ. Видовий склад риб на окремих ділянках варіює від 7 до 17 видів. Дослідженнями не виявлені такі звичайні для приток Дніпра види, як тюлька, атерина, чехоня, карась золотий, в'юн, минь, два види колючок, бичок пісочник, бичок головач, бичок пуголовок зірчастий.

Видів, що занесені до Червоної Книги України, дослідженнями не встановлено. Зареєстрований один вид з Червоної Книги Дніпропетровської області (2011) – бобирець дніпровський (*Leuciscus borysthenticus*, Kessler, 1859), категорія – вразливий вид.

За походженням представники іхтіофауни належать до 5 фауністичних комплексів. Найбільш представленим є, природно, понтокаспійський прісноводний фауністичний комплекс (10 видів). На другому місці – бореальний рівнинний комплекс (6 видів), далі йде понтокаспійський морський – 5 видів. Китайський рівнинний комплекс повністю складається з адвентивних видів (4 види). Третинний рівнинний прісноводний комплекс налічує 3 види.

Більшість зареєстрованих видів належать до лімнофільного екологічного комплексу. Реофільних видів – усього 3.

20 видів риб (71,4% видового складу) є аборигенними видами Дніпра. Це доволі високий показник для штучних водойм. На всіх обстежених ділянках спостерігається оптимізований розвиток та формування сталих популяцій туводних риб. Особливо це стосується таких видів, як плітка, плоскирка, краснопірка, щука, окунь, лин.

Необхідно констатувати факт, що за розміром і вагою практично всі досліджені аборигенні риби з каналу випереджають риб з будь-яких річок регіону. Найкращі показники темпів росту і ваги – у плітки *R. rutilus* та лина *T. tinca*.

В каналі є 5 видів чужорідних риб, з яких три види в природному стані не відтворюються (*H. molitrix*, *A. nobilis*, *C. idella*). Зариблення цими видами далекосхідного комплексу дозволяє більш повно формувати біомеліоративний ефект за рахунок вилучення надлишків рослинної біомаси. Так, зокрема, відсутнє суцільне заростання акваторії досліджених ділянок водною і надводною рослинністю, прозорість води в серпні сягає 2 м і більше (за диском Секкі).

Інші два чужорідних види з'явилися у водоймах Дніпропетровської області в різні часи. Так, карась сріблястий активно розповсюджувався, в тому числі як об'єкт рибництва, у водойми в 1960–1970 роках. На сьогодні цей невибагливий до умов існування, наявності корму і відтворення вид є фоновим видом більшості водних екосистем Дніпропетровщини. *C. auratus gibelio* є основою промислу та основним об'єктом вилучення рибалками-аматорами.

Інший чужорідний вид – чебачок амурський *P. parva* – був випадково завезений разом із рослиноїдними рибами і натуралізувався в водоймах регіону. З 1990-х років *P. parva* є одним з найбільш поширених і чисельних видів в прибережних угрупованнях риб.

З інших груп слід зазначити трьох представників родини бичкових – саморозселенців (бички – кругляк, мартовик, гонець), які, подібно до водосховищ дніпровського каскаду і їх приток, самостійно розселилися по акваторії каналу «Дніпро–Донбас».

Позитивним моментом є відсутність на момент досліджень у складі іхтіофауни каналу сонячного окуня (*Lepomis gibbosus* Linnaeus, 1758), чужорідного виду, який в останнє десятиріччя інтенсивно засвоює усі типи водойм Дніпропетровської області, в тому числі і дніпровські водосховища, а також малі і середні водойми, в тому числі і канали.

З визначеного якісного складу 19 видів мають ресурсне (господарське) значення, є об'єктами промислового лову і любительського рибальства. З групи цінних ресурсних видів відзначимо наявність ляща та судака, популяція коропа формується на основі періодичних зариблень з можливістю наступного природного відтворення і формування усталеної популяції.

Усереднений показник загальної чисельності молоді риб на мілководдях каналу складає 927,1 екз./100 м², біомаса – 2245,4 г/100 м². Це доволі високі показники для водойм такого типу, а також для водойм зі штучно спрямованим руслом.

Разом із тим, висока чисельність риб в літоралі обумовлена надмірним розвитком на окремих ділянках функціонально небезпечною гірчака *Rh. sericeus amarus* та малоцінної верховодки *A. alburnus* – відповідно 18,6% та 21,8% від загальної чисельності риб у прибережжі.

Зі складу іхтіофауни два види – *Rh. sericeus amarus* та *P. parva* є загрозливими для усталеного функціонування іхтіоценозу, особливо прибережних угруповань риб. В літоралі каналу здійснюється нерест, інкубація ікри та подальший нагул молоді всіх представників іхтіокомплексу. Гірчак і чебачок амурський (74,28 екз./100 м² мілководь) є трофічними конкурентами молоді інших видів, і тому числі і промислово-цінних.

Загалом слід зазначити, що біологічний потенціал акваторії каналу «Дніпро–Донбас» є доволі значним. Навіть на основі отриманих первинних даних можна констатувати наявність загальноекологічного і біомеліоративного ефекту від здійснення на цій водоймі комплексу охоронних та меліоративних заходів. Рекреаційний потенціал акваторії каналу (місце відпочинку, здійснення любительського та спортивного рибальства) є доволі суттєвим і має усі перспективи прогресуючого розвитку.

Висновки

1. В 2014 р. у складі іхтіофауни каналу «Дніпро–Донбас» на території Дніпропетровської області дослідженнями зареєстровано 26 видів риб. Практично всі зареєстровані види належать до лімнофільного екологічного комплексу, 3 види – реофіли. Видів, що занесені до Червоної книги України (2009), не встановлено.

2. Видовий склад рибного населення на окремих ділянках варіює від 7 до 17 видів риб. На всіх обстежених ділянках спостерігається оптимізований розвиток та формування сталих популяцій туводних риб (плітка, плоскирка, краснопірка, щука, окунь, лин). За розміром і вагою досліджені аборигенні риби з каналу випереджають таких риб з будь-яких річок регіону. Найкращі показники темпів росту і ваги – у плітки *R. rutilus* та лина *T. tinca*.

3. Спостерігається потужний меліоративний ефект від зариблення каналу рибами-біомеліораторами. Наприклад, відсутнє суцільне заростання акваторії досліджених ділянок водною і надводною рослинністю, прозорість води влітку сягає 2 м і більше.

4. Біологічний потенціал акваторії каналу «Дніпро–Донбас» є доволі значним. Спостерігається позитивний ефект від здійснення комплексу охоронних та меліоративних заходів. Рекреаційний потенціал акваторії каналу є суттєвим і має усі перспективи для подальшого розвитку.

Список літератури

- Вишневський В.І. Гідрологічні характеристики річок України. – К.: Ніка-Центр, 2003. – 324с. /Vishnevskiy V.I. Hidrologichni kharakterystyky richok Ukrayiny. – K.: Nika-Tsentr, 2003. – 324s./
- Вовк П.С. О возможности использования белого толстолобика для повышения рыбопродуктивности и снижения уровня эвтрофикации днепровских водохранилищ // Вопр. ихтиологии. – 1974. – №14. – С. 406–414. /Vovk P.S. O vozmozhnosti ispol'zovaniya belogo tolstolobika dlya povysheniya ryboproduktivnosti i snizheniya urovnya evtrofikatsiyi dneprovskikh vodokhranilishch // Vopr. ikhtiologii. – 1974. – N14. – S. 406–413./

- Гидробиология каналов Украинской ССР. – К.: Наук. думка, 1990. – 240с. /Gidrobiologiya kanalov Ukrainskoy SSR. – K.: Nauk. dumka, 1990. – 240s./
- Коваль Н.В., Шевченко П.Г., Колесников В.Н. Видовой состав молоди рыб и некоторые черты формирования ихтиофауны канала Днепр–Донбасс. – Киев, 1987. – 19с. – Рукопись деп. в ВИНТИ, №2161–В87. /Koval' N.V., Shevchenko P.G., Kolesnikov V.N. Vidovoy sostav molodi ryb i nekotorye cherty formirovaniya ikhtiofauny kanala Dnepr–Donbass. – Kiyev, 1987. – 19s. – Rukopis' dep. v VINITI, №2161–V87./
- Кочет В.М. Сучасний стан іхтіофауни малих річок Дніпропетровської області // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Серія Біологія. – 2010. – №2 (43). – С. 280–283. /Kochet V.M. Suchasnyy stan ikhtiofauny malykh richok Dnipropetrovs'koyi oblasti // Nauk. zap. Ternop. nats. ped. un-tu. Seriya Biologiya. – 2010. – №2 (43). – S. 280–283./
- Маркевич О.П. Визначник прісноводних риб УРСР. – К.: Рад. школа, 1954. – 208с. /Markevich O.P. Vyznachnyk prysnovodnykh ryb URSR. – K.: Rad. shkola, 1954. – 208s./
- Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / Під ред. В.Д.Романенко – К.: Логос, 2006. – 408с. /Metody gidroekologichnykh doslidzhen' poverkhnivykh vod / Pid red. V.D.Romanenko – K.: Logos, 2006. – 408s./
- Пилипенко Ю.В. Екологічні основи раціональної експлуатації гідроекосистем штучного походження степової зони України // Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона: мат-лы VII межд. науч.-техн. конф. – Керчь: ЮГНИРО, 2012. – Т.2. – С. 44–45. /Pylypenko Yu.V. Ekologichni osnovy ratsional'noyi ekspluatatsiyi gidroekosystem shtuchnogo pokhodzhennya stepovoyi zony Ukrainy // Sovremennyye rybokhozyaystvennyye i ekologicheskiye problemy Azovo-Chernomorskogo regiona: mat-ly VII mezhd. nauch.-tekh. konf. – Kerch': YugNIRO, 2012. – T.2. – S. 44–45./
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб.– М.: Пищ. пром-сть, 1966. – 243с. /Pravdin I.F. Rukovodstvo po izucheniyu ryb.– M.: Pishch. prom-st', 1966. – 243s./
- Червона книга Дніпропетровської області (Тваринний світ). – Д.: ТОВ «Новий друк», 2011. – 488с. /Chervona knyga Dnipropetrovs'koyi oblasti (Tvarynnyy svit). – D.: TOV «Novyy druk», 2011. – 488s./
- Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. – М.: АН СССР, 1959. – 164с. /Chugunova N.I. Rukovodstvo po izucheniyu vozrasta i rosta ryb. – M.: AN SSSR, 1959. – 164s./
- Gorączko M. Wpływ wezbrań na warunki funkcjonowania żeglugi w rejonie Bydgoskiego Węzła Wodnego // Promotio Geographica Bydgosiensia. – 2012. – T.VIII, UKW, Bydgoszcz. – S. 65–73.

Представлено: І.Ю.Бузевич / Presented by: I.Yu.Buzevych

Рецензент: Д.А.Шабанов / Reviewer: D.A.Shabanov

Подано до редакції / Received: 10.09.2015

УДК: 595.44

Кицевские пески – резерват редких видов пауков (Aranei) Харьковской области

Н.Ю.Полчанинова

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
 polchaninova@mail.ru

Приведен список 62 видов пауков, найденных в Кицевских песках. Регионально редкие виды составляют 29% локальной фауны, из них три вида включены в Красную книгу Харьковской области (*Yllenus vittatus*, *Mustelicoso dimidiata*, *Xysticus mongolicus*), два вида (*Yllenus arenarius*, *Philodromus pictus*) приводятся для области впервые. Для одиннадцати видов (*Aculepeira ceropegia*, *Haplodrassus bohemicus*, *Micaria lenzi*, *Mustelicoso dimidiata*, *Philodromus pictus*, *Pellenes nigrociliatus*, *Sitticus penicillatus*, *Yllenus arenarius*, *Y. vittatus*, *Xysticus mongolicus*, *X. sabulosus*) это единственное известное местообитание в северо-восточной Украине.

Ключевые слова: пауки (Aranei), редкие виды, песчаные биотопы, Харьковская область.

Кицівські піски – резерват рідкісних видів павуків (Aranei) Харківської області

Н.Ю.Полчанинова

Наведено список 62 видів павуків, знайдених в Кицівських пісках. Регіонально рідкісні види складають 29% локальної фауни, з них три види занесені до Червоної книги Харківської області (*Yllenus vittatus*, *Mustelicoso dimidiata*, *Xysticus mongolicus*), два види (*Yllenus arenarius*, *Philodromus pictus*) наводяться уперше для області. Для одинадцяти видів (*Aculepeira ceropegia*, *Haplodrassus bohemicus*, *Micaria lenzi*, *Mustelicoso dimidiata*, *Philodromus pictus*, *Pellenes nigrociliatus*, *Sitticus penicillatus*, *Yllenus arenarius*, *Y. vittatus*, *Xysticus mongolicus*, *X. sabulosus*) це єдине відоме місцеперебування у північно-східній Україні.

Ключові слова: павуки (Aranei), рідкісні види, піщані біотопи, Харківська область.

Kytsivka sands as a refuge of the rare spider species (Aranei) of Kharkiv Region (Ukraine)

N.Yu.Polchaninova

A checklist of 62 spider species found at the sands near the village of Kytsivka is given. Regionally rare species comprise 29% of the local spider fauna; three of them are listed in the Red Data Book of Kharkiv Region (*Yllenus vittatus*, *Mustelicoso dimidiata*, *Xysticus mongolicus*), two species are new for the Region (*Yllenus arenarius*, *Philodromus pictus*). For eleven species (*Aculepeira ceropegia*, *Haplodrassus bohemicus*, *Micaria lenzi*, *Mustelicoso dimidiata*, *Philodromus pictus*, *Pellenes nigrociliatus*, *Sitticus penicillatus*, *Yllenus arenarius*, *Y. vittatus*, *Xysticus mongolicus*, *X. sabulosus*), it is a single known locality in northeastern Ukraine.

Key words: spiders (Aranei), rare species, sandy habitats, Kharkiv Region.

Введение

Незакрепленные пески возле села Кицевка Печенежского района (49°52'с.ш. 36°49'в.д.) называют «Харьковской пустыней». Это древняя боровая терраса р. Северский Донец, на которой сохранились естественные дюны. Большая часть террасы засажена сосной обыкновенной, часть зарастает степной растительностью, прилегающая пойма занята лугами с отдельно стоящими группами деревьев.

Эта территория давно привлекала внимание ботаников и зоологов. Здесь зарегистрировано 3 вида пауков, 27 видов насекомых и 3 вида рептилий, внесенных в Красную книгу Харьковской области; из них 7 видов внесены в Красную книгу Украины (Червона книга..., 2013). 55 видов пауков, найденных в Кицевских песках, включены в аннотированный список пауков Харьковской области (Полчанинова, 2009; Полчанинова, Слуцкий, 2013) и Левобережной Украины (Polchaninova, Prokopenko, 2013). Цель данной работы – представить собранный материал, дополнить список новыми видами и проанализировать распространение редких видов.

Материалы и методы

Основная часть материала была собрана автором в мае-июне 2009, сентябре 2012, мае 2012 и сентябре 2015 гг. Кроме того, в список включены сборы А.И.Слуцкого и А.Е.Ткаченко, проведенные в разные годы. Пауки отлавливались почвенными ловушками, сачком и вручную. Материал составил 336 экземпляров пауков.

В аннотированном списке мы указываем количество самцов (m) и самок (f), дату сбора, биотоп. Собственные сборы мы не отмечаем, материал А.С.Слуцкого приведен с пометкой АИС, А.Е.Ткаченко – АЕТ. Список включает виды, найденные в песчаной степи (степь), на обнаженных или слабо задернированных песках (пески) и на прилежащем к ним песчаном лугу (луг).

Результаты и обсуждение

На сегодняшний день в песчаных биотопах в окрестностях с. Кицевка обнаружено 62 вида пауков из 11 семейств. Лучше всего представлены семейства Thomisidae, Salticidae (по 11 видов) и Araneidae (10 видов). Преимущественно это виды, обитающие в травостое. Семейства Gnaphosidae и Lycosidae, обычно разнообразны в степном герпетобии, в наших сборах насчитывали, соответственно, семь и пять видов.

В песчаной степи обнаружено 43 вида пауков. В травостое доминируют *Agalenatea redii*, *Dictyna arundinacea*, *Mangora acalypha*, *Phylloneta impressa*, *Xysticus striatipes* – виды, типичные для травянистой растительности открытых сухих биотопов лесостепной зоны. Отличительной особенностью является наличие индикаторов песчаного травостоя – *Gibbaranea ullrichi*, *Philodrimus histrio* и *Uloborus wakckenaerius*. Интересно, что *Oxyopes heterophthalmus*, обычный в песчаных биотопах степной зоны, в Кицевке нами не обнаружен. На почве при сборе почвенными ловушками доминировали *Berlandina cinerea*, *Thanatus arenarius*, *Alopecosa accentuata* и *Haplodrassus bohemicus*. Первый вид встречается на хорошо прогреваемых участках с разреженной растительностью, и в Харьковской области был найден как у края болота, так и на меловых обнажениях и сухих степных склонах (Полчанинова, Слуцкий, 2013). *Th. arenarius* обитает в степях и на сухих лугах, *A. accentuata* – на лугах разной увлажненности, в луговой и разнотравной степи. Для *H. bohemicus* это единственная находка в Харьковской области и самая северная точка распространения на Русской равнине. На юге степной зоны он встречается в различных биотопах – лесополосах, степях, на лугах и солончаках (Polchaninova, Prokopenko, 2013), и часто бывает доминантом на опушках колков и на скальных дубравах. В лесостепной зоне, кроме песчаной степи, мы отмечали его в агроценозах и на солончаковых лугах в Полтавской области (данные не опубликованы).

На незадернованных песках отмечено всего 19 видов, при этом все они были немногочисленными. Если исключить единичные находки, ни один вид нельзя считать стенотопным или индикаторным. Луговые биотопы целенаправленно нами не изучались, тут найдено 15 видов пауков.

Три вида пауков, обнаруженных в окрестностях Кицевки, внесены в Красную книгу Харьковской области (Червона книга..., 2013). Для *Mustelicosia dimidiata* и *Xysticus mongolicus* это западная часть ареала, в которой их можно считать индикаторами песчаных сообществ. Далее на восток они встречаются в разных биотопах. *Yllenus vittatus* распространен от Словакии и Венгрии до Казахстана. Кицевские пески находятся на северной границе его ареала, в Украине он тоже отмечается преимущественно на песках. Два вида, *Yllenus arenarius* и *Thanatus pictus*, найдены впервые в Харьковской области. Ареал *Y. arenarius* охватывает Среднюю Европу и на юг доходит до Греции и Азербайджана, вид указывается как обитатель песчаных биотопов (Nentwig et al., 2015). В Левобережной Украине зарегистрирован в Днепропетровской, Луганской и Донецкой областях, тоже на песках (Polchaninova, Prokopenko, 2013). Ареал *Th. pictus* на восток тянется от Средней Европы (Германия, Австрия) до Алтая, а с севера на юг – от Польши и Новосибирска до Турции (Kastrygina, Kovblyuk, 2013). В Украине отмечался локально от Черниговской обл. до Крыма (Polchaninova, Prokopenko, 2013; Kastrygina, Kovblyuk, 2013), встречается в степной растительности на разных почвах, в том числе и на песках.

К редким в Харьковской области видам относятся *Tibellus macellus*, *Thanatus oblongiusculus*, *Xysticus marmoratus*, *Pellenes nigrociliatus*, *Gnaphosa licenti*, которые приурочены к сухим степям или засоленным почвам, и *Sitticus penicillatus*, предпочитающий каменистые или меловые обнажения. *Micaria lenzi* – довольно редкий мозаично распространенный западно-центрально-палеарктический вид, также часто отмечаемый на песчаных почвах.

Большинство вышеперечисленных редких видов имеют южное распространение и продвигаются на север по азональным биотопам. *Aculepeira ceropegia* – полизональный западнопалеарктический вид, но в степной зоне встречается нечасто и для Харьковской области это единственная достоверная находка.

В целом на Кицевских песках найдено 18 регионально редких видов, что составляет 29% локальной фауны пауков.

Аннотированный список.

Семейство ULOBORIDAE

1. *Uloborus walckenaerius* Latreille, 1806 (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 5f, 26.05.2009, 1m3f, 20.05.2012, степь; 1f, 29.05.2012, степь, АИС; 1f, 20.05.2012, пески.

Семейство THERIDIIDAE

2. *Phylloneta impressa* (L. Koch, 1881): (Полчанинова, 2009 как *Theridion impressum*; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 4m6f, 26.05.2009, 3f, 16.06.2009, 3m3f, 20.05.2012, 4f, 26.09.2015, степь; 2f, 20.05.2012, пески.
3. *Simitidion simile* (C.L. Koch, 1836): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1f, 17.07.2012, луг.

Семейство LINYPHIIDAE

4. *Agyneta rurestris* (C.L. Koch, 1836): (Полчанинова, 2009 как *Meioneta r.*; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1f, 20.05.2012, степь.
5. *Porrhomma microphthalmum* (O. Pickard-Cambridge, 1871): (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1f, 20.05.2012, степь.
6. *Stemonyphantes lineatus* (Linnaeus, 1758): 1f, 18.09.2012, степь.

Семейство ARANEIDAE

7. *Aculepeira ceropegia* (Walckenaer, 1802): (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1m, 4.05.2012, степь.
8. *Agalenatea redii* (Scopoli, 1763): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 7f, 26.05.2009, 2m6f, 4.05.2012, 4f, 20.05.2012, степь; 1f, 20.05.2012, луг.
9. *Araneus diadematus* Clerck, 1757: 2f, сосна, 18.09.2012.
10. *Araneus quadratus* Clerck, 1757: (Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1f, 27.08.2004, луг, АЕТ.
11. *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772): 3f, 27.08.2004, луг, АЕТ; 2m juv., луг, 16.06.2009; 2f 26.09.2015, луг.
12. *Cyclosa oculata* (Walckenaer, 1802): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 2m, 26.05.2009, степь; 1f, 29.05.2012, степь, АИС.
13. *Gibbaranea ullrichi* (Hahn, 1835): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 2m6f, 26.05.2009, 1f, 4.05.2012, степь.
14. *Hyposinga sanguinea* (C. L. Koch, 1844): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1f, 20.07.2008, степь, АЕТ.
15. *Mangora acalypha* (Walckenaer, 1802): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 2m9f, 26.05.2009, 1f, 16.06.2009, 8f, 20.05.2012, степь; 1f, 20.05.2012, пески; 6f, 26.05.2009, луг.
16. *Neoscona adianta* (Walckenaer, 1802): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 2f, 26.07.2004, степь, АЕТ; 1m, степь, 16.06.2009; 1f juv. 16.06.2009, пески.

Семейство LYCOSIDAE

17. *Alopecosa accentuata* (Latreille, 1817): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 4f, 26.05-16.06.2009, степь.
18. *Alopecosa cuneata* (Clerck, 1757): 1f, 26.05-16.06.2009, луг.
19. *Alopecosa cursor* (Hahn, 1831): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1f, 26.05-16.06.2009, степь.
20. *Mustelicosia dimidiata* (Thorell, 1875): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 4m, 26.05-16.06.2009, степь; 2m, 26.05-16.06.2009, пески.
21. *Xerolycosa miniata* (C.L. Koch, 1834): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 4m, 26.05-16.06.2009, степь; 1m, 26.05-16.06.2009, пески, 2m, 26.05-16.06.2009, луг.

Семейство DICTYNIDAE

22. *Dictyna arundinacea* (Linnaeus, 1758): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 5f, 26.05.2009, 6m4f, 4.05.2012, 2m7f, 20.05.2012, степь; 2f, 26.05.2009, 1m1f, 4.05.2012, 3f, 26.05.2009, луг.

Семейство EUTRICHURIDAE

23. *Cheiracanthium erraticum* (Walckenaer, 1802): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 3m1f, 26.05.2009, степь.
24. *Cheiracanthium pennyi* O. Pickard-Cambridge, 1873: (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 4m1f, 26.05.2009, степь; 1m, 26.05.2009, луг.
25. *Cheiracanthium puncturum* (Villers, 1789): 1f, 18.09.2012, луг; 1m juv., луг, 29.06.2012, АЛС.
26. *Cheiracanthium virescens* (Sundevall, 1832): (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1m, 20.05.2012, степь.

Семейство GNAPHOSIDAE

27. *Berlandina cinerea* (Menge, 1872): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 8m2f, 26.05-16.06.2009, степь; 1f, 29.06.2012, АЛС, степь; 3m, 26.05-16.06.2009, пески.
28. *Drassodes pubescens* (Thorell, 1856): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1m, 26.05-16.06.2009, степь.
29. *Drassyllus pusillus* (C. L. Koch, 1833): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1f, 26.05-16.06.2009, степь.
30. *Gnaphosa licenti* Schenkel, 1953: (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1m, 4-20.05.2012, степь.
31. *Haplodrassus bohemicus* Miller & Buchar, 1977: (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 7m, 26.05-16.06.2009, степь.
32. *Micaria lenzi* Bosenberg, 1899: (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1m, 20.05.2012, пески.
33. *Zelotes longipes* (L. Koch, 1866): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 2f, 26.05-16.06.2009, степь; 1f 26.05-16.06.2009, пески.

Семейство PHILODROMIDAE

34. *Philodromus cespitum* (Walckenaer, 1802): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1f, 26.05.2009, опушка.
35. *Philodromus histrio* (Latreille, 1819): (Polchaninova, Prokopenko, 2013). (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1f juv., 4.05.2012, степь.

36. *Thanatus arenarius* L. Koch, 1872: (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 8m, 26.05-16.06.2009, степь; 3m, 26.05-16.06.2009, пески.
37. *Thanatus oblongusculus* (Lucas, 1846): (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1f, 9.06.2012, степь, АИС.
38. *Thanatus pictus* L. Koch, 1881: 1m, 26.09-5.10.2015, степь.
39. *Tibellus macellus* Simon, 1875: (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1m, 20.05.2012, степь.
40. *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1m3f, 26.05.2009, степь; 1f, 16.06.2009, луг.

Семейство THOMISIDAE

41. *Heriaeus oblongus* Simon, 1918: (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1f, 27.07.2012, степь, АИС.
42. *Misumena vatia* (Clerck, 1757): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1f juv., 4.05.2012, степь.
43. *Thomisus onustus* Walckenaer, 1805: (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 2m4f, 26.05-16.06.2009, степь; 1f, 20.05.2012, пески.
44. *Xysticus cristatus* (Clerck, 1758): (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1f, 26.05.2009, 1f, 4.05.2012, 3f, 20.05.2012, степь; 1f, 16.06.2009, луг.
45. *Xysticus kochi* Thorell, 1872: (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1m1f, 4.05.2012, 1f, 20.05.2012, степь.
46. *Xysticus lanio* C. L. Koch, 1835: (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1m, 31.05.2012, степь, АИС.
47. *Xysticus luctatus* L. Koch, 1870: (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1f, 21.02.2012, степь, АИС.
48. *Xysticus marmoratus* Thorell, 1875: (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1m2f, 28.07.2012, степь, АИС.
49. *Xysticus mongolicus* Schenkel, 1863: (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1m, 27.08.2004, степь, АЕТ; 2m1f, 15.09.2012, степь, АИС; 8m2f, 26.09.2015, 1m, 26.09-5.10.2015, степь; . 5m, 26.09-5.10.2015, пески.
50. *Xysticus sabulosus* (Hahn, 1832): 1f, 18.09.2012, степь.
51. *Xysticus striatipes* L. Koch, 1870: (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 2m5f, 27.08.2004, степь, АЕТ; 3f, 18.09.2012, 4m2f 26.09.2015; 3m 26.09-5.10.2015, степь; 1m4f, 18.09.2012, 2m1f 26.09.2015, 3m, 26.09-5.10.2015, пески.

Семейство SALTICIDAE

52. *Aelurillus v-insignitus* (Clerck, 1757): (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1m, 4.05.2012, степь.
53. *Dendryphantus rudis* (Sundevall, 1833): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1f, 16.06.2009, на сосне.
54. *Evarcha arcuata* (Clerck, 1757): (Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1f, 4.05.2012, степь; 1m1f, 16.06.2009, луг; 1m, 21.06.2012, луг, АИС.
55. *Heliophanus auratus* C.L. Koch, 1835: (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1f, 21.06.2012, луг, АИС; 1m1f, 26.05.2009, на сосне.
56. *Heliophanus cupreus* (Walckenaer, 1802): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 2f, 26.05.2009, степь; 2f, 16.06.2009, луг; 1f, 21.06.2012, луг, АИС; 1f, 26.05.2009, на сосне.
57. *Heliophanus flavipes* (Hahn, 1832): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 4f, 26.05.2009, 1m, 4.05.2012, 3m2f, 20.05.2012, степь.
58. *Pelienes nigrociliatus* (Simon 1875): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1m, 26.05-16.06.2009, пески.
59. *Philaeus chrysops* (Poda, 1761): (Полчанинова, Слуцкий, 2013). 1m, 4.05.2012, степь.
60. *Sitticus penicillatus* (Simon, 1875): (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1, 26.05-16.06.2009, пески.
61. *Yllenus arenarius* Menge, 1868: 1m1f, 26.09.-5.10.2015, пески.
62. *Yllenus vittatus* Thorell, 1875: (Полчанинова, 2009; Polchaninova, Prokopenko, 2013). 1m1f, 26.05-16.06.2009, 1f, 16.06.2009, степь; 1f, 16.06.2009, пески.

Список литературы

Полчанинова Н.Ю. Аннотированный список пауков (Araneae) Харьковской области (Украина) // Вісник Харківськ. нац. ун-ту. Сер. біологія. – 2009. – №856, вип.9. – С. 136–142. /Polchaninova N.Yu. Annotirovannyi spisok paukov (Araneae) Khar'kovskoy oblasti (Ukraina) // Visnyk Kharkivsk'k. nats. un-tu. Ser. biologiya. – 2009. – №856, vyp.9. – S. 136–142./

Полчанинова Н.Ю., Слуцкий А.И. Дополнение к аннотированному списку пауков (Araneae) Харьковской области (Украина) // Вісник Харк. ун-ту. Сер. біологія. – 2013. – №1056, вип.17. – С. 120–128. /Polchaninova N.Yu., Slutsky A.I. Dopolneniye k annotirovannomu spisku paukov (Araneae) Khar'kovskoy oblasti (Ukraina) // Visnyk Kharkivsk'k. nats. un-tu. Ser. biologiya. – 2013. – №1056, vyp.17. – S. 120–128./

Червона книга Харківської області. Тваринний світ / Під ред. Т.А.Атемасової та Г.О.Шандікова. Гол. ред. В.А.Токарський. – Харків: Вид-во Харківськ. ун-ту, 2013. – 462с. /Chervona knyha Kharkivskoi oblasti. Tvarynnyi svit / Pid red. T.A.Atemasovoi, G.O.Shandikova. Gol. red. V.A.Tokarsky. – Kharkiv: Vyd-vo Kharkivsk'k. un-tu, 2013. – 462s./

Kastrygina Z.A., Kovblyuk M.M. A review of the spider genus *Thanatus* C.L. Koch, 1837 in Crimea (Aranei: Philodromidae) // Arthrop. Sel. – 2013. – Vol.22. – P. 239–254.

Nentwig W., Blick T., Gloor D. et al. Spinnen Europas. – 2015. (www.araneae.unibe.ch)

Polchaninova N.Yu., Prokopenko E.V. Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of Left-Bank Ukraine // Arthropoda Selecta. Supplement No 2. – Moscow, KMK Scientific Press, 2013. – 268p.

Представлено: І.П.Леженіна / Presented by: I.P.Lezhenina

Рецензент: В.А.Токарський / Reviewer: V.A.Tokarsky

Подано до редакції / Received: 01.09.2015

УДК: 502.4+502.74:591.5+598.2

**Аналіз функціонального складу орнітофауни природного заповідника
«Дніпровсько-Орільський»
О.Л.Пономаренко^{1,2}, Р.А.Онуфріїв³**¹Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара (Дніпропетровськ, Україна)²Природний заповідник «Дніпровсько-Орільський» (Дніпропетровськ, Україна)³Державне підприємство «Дніпропетровське лісове господарство» (Дніпропетровськ, Україна)

Стаття описує сучасний стан орнітофауни природного заповідника «Дніпровсько-Орільський». На даний момент орнітофауна заповідника нараховує 185 видів птахів. Домінуючим за кількістю видів є водно-болотний орнітокомплекс (41,62%), субдомінантами – лісовий (31,35%) та узлісний (12,97%). За останні 8 років список орнітофауни збільшився на 9 видів. Основною тенденцією зміни орнітофауни заповідника є зменшення кількості гніздуючих видів та збільшення кількості мігрантів та видів, які гніздяться за межами заповідника, але постійно в ньому живляться. Причиною цього є обміління та заростання водойм та деградація заплавної лісової території. Частковим рішенням цієї проблеми можуть бути біотехнічні заходи: прочистка пригірлових ділянок проток та створення нових острівців та кіс.

Ключові слова: птахи, природний заповідник «Дніпровсько-Орільський», функціональний склад, заростання водойм.

**Анализ функционального состава орнитофауны природного заповедника
«Днепровско-Орельский»
А.Л.Пономаренко, Р.А.Онуфриев**

Статья описывает современное состояние орнитофауны природного заповедника «Днепровско-Орельский». На данный момент орнитофауна заповедника насчитывает 185 видов птиц. Доминирующим по числу видов является водно-болотный орнитокомплекс (41,62%), субдоминантами – лесной (31,35%) и опушечный (12,97%). За последние 8 лет список фауны птиц увеличился на 9 видов. Основной тенденцией изменения орнитофауны заповедника является уменьшение количества гнездящихся видов и увеличение числа видов мигрантов и видов, которые гнездятся за пределами заповедника, но постоянно в нем питаются. Причиной этого является обмеление, зарастание водоемов и деградация пойменных лесов. Частичным решением этой проблемы могут стать биотехнические мероприятия: прочистка приустьевых участков проливов и создание новых островков и кос.

Ключевые слова: птицы, природный заповедник «Днепровско-Орельский», функциональный состав, зарастание водоемов.

**Analysis of functional composition of avifauna of "Dniprovsko-Orilsky" Nature Reserve
O.L.Ponomarenko, R.A.Onufrijiv**

The article describes the modern state of avifauna of "Dniprovsko-Orilsky" Nature Reserve. Now the avifauna of the reserve comprises 185 bird species and consists predominantly of aquatic and wetland birds (41,62%). Forest (31,35%) and forest-edge birds (12,97%) are subdominant groups. For the last 8 years the list of bird fauna increased by 9 species. The basic tendency of change of avifauna of the reserve is diminishing the number of breeding species and rise of the number of migrant species and species which nest outside the reserve but use its territory as feeding grounds. The cause is in shallowing and overgrowing of reservoirs and degradation of streamside forests. Biotechnical measures can become the decision of this problem e.g. clearing of estuarine parts of channels and creation of new small islands and spits.

Key words: birds, "Dniprovsko-Orilsky" Nature Reserve, functional composition, overgrowing of reservoirs.

Вступ

Орнітофауна є одним з найбільш рухливих, пластичних компонентів екосистем і має досить високу діагностичну цінність у визначенні стану певних природних об'єктів, в тому числі об'єктів ПЗФ. Протягом довготривалих моніторингових досліджень видовий склад орнітофауни заповідника змінюється, відповідно може змінюватися співвідношення різноманітних функціональних груп, які своєю наявністю, чисельністю свідчать про певні тенденції зміни природного середовища в

заповіднику.

Орнітофауна природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» досліджена достатньо повним чином. Співробітники заповідника за 25 років його існування опублікували велику кількість праць щодо цього компоненту екосистем (Онуфрієв, Пономаренко, 2000, 2007; Пономаренко, Онуфріїв, 2008, 2011, 2012), але аналіз функціональних груп з метою опису стану природних екосистем заповідника в досить повному обсязі був зроблений лише у 2008 році (Пономаренко, Онуфріїв, 2008). З того часу видовий склад орнітофауни заповідника певною мірою змінився, змінився також і статус перебування окремих видів птахів, що свідчить про зміну стану природних екосистем в заповіднику. Саме цьому питанню і присвячена дана стаття.

Методика та матеріали

Матеріал про видовий склад птахів був зібраний протягом 1991–2015 років на моніторинговій основі на території природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» (N48°29'54,34", E34°47'43,32", загальна площа заповідника – 3766,2 га) в основних типах біотопів (акваторії заповідника, довгозаплавні діброви, осокірники, аренні бори, короткозаплавні діброви, заплавні луки). Облік птахів на акваторіях проводився згідно рекомендацій «Програми Літопису природи» (Андрієнко та ін., 2002; Исаков, 1952) за методикою відносного обліку на одиницю довжини маршруту. Обліки видового складу водно-болотних птахів здійснювалися на акваторіях з човна у весняний (березень-травень), літній (червень) та осінній (друга половина вересня – перша декада грудня) період щотижня. Загальна довжина маршрутів по акваторіях заповідника складає близько 39 км.

Облік видового складу птахів в різних типах лісових екосистем заповідника проводився методом маршрутного обліку з фіксованою шириною облікової смуги (Андрієнко та ін., 2002; Владышевский, 1960). Загальна довжина постійних маршрутів для обліку лісових видів птахів на території заповідника складає більше 12 км.

Результати та обговорення

Фауна птахів заповідника за період досліджень 1991–2014 рр. налічує 185 видів птахів (табл. 1), які належать до 6 екологічних груп (комплексів): водно-болотного, лісового, лучного, синантропного, степового, узлісно-чагарникового.

Домінуючим є водно-болотний комплекс, доля його видів складає 41,62% від загального видового складу. Причиною цього є той факт, що в складі заповідника наявні досить великі за площею акваторії (близько 1000 га, не рахуючи боліт) з великими плесами, різноманітними типами заростання і, відповідно, із великою площею місць, зручних для гніздування представників саме цього комплексу. Слід зазначити, що досліджений об'єкт ПЗФ був створений як раз з метою збереження в першу чергу заплавних екосистем з системою проток Таромського та Миколаївського уступів та Обухівської заплави.

З іншого боку, показник проективного заростання макрофітами на деяких з цих акваторій, особливо на протоках між озерами, сягає 50–70 %, що є надмірним для збалансованого існування водно-болотного комплексу птахів. Це, перш за все, впливає на представництво видів, пов'язаних з голими берегами та піщаними косами, в основному куликів. Слід зазначити, що фауна куликів заповідника досить небагата (табл. 1), крім того, переважаюча частина куликів має статус мігруючих через територію заповідника. Основними групами видів, які формують водно-болотний комплекс заповідника, є види, пов'язані з водними плесами (гагари, пірникози, качки) та види, пов'язані із заростями макрофітів (чаплі, пастушкові, болотні крячки). Усе це свідчить про процес заростання водойм заповідника, що в майбутньому вплине на видове різноманіття його орнітофауни.

Субдомінуючими є лісовий комплекс (31,35% від загального видового складу) та узлісний комплекс (12,97%). Основою мешкання лісового орнітокомплексу є, перш за все, довгозаплавні діброви та осокірники Таромського та Миколаївського уступів та короткозаплавні діброви Обухівської заплави. Перші характеризуються великою висотою деревостою (місцями до 30 м) та дещо спрощеною просторовою структурою. У більшості випадків такі ліси мають два яруси замість можливих трьох, але нижній ярус (підлісок) дуже густий і створює потужне затінення, необхідне для облаштування гнізд птахами. Тому в цих лісах домінуючими за чисельністю є види, пов'язані у своїй активності з нижнім ярусом лісу. Значним чином на формування нижнього ярусу довгозаплавних лісів впливає інтенсивне саморозселення аморфи кущової (*Amorpha fruticosa* L.). Цей чагарник є справжньою екологічною проблемою заповідника, він інтенсивно витісняє в умовах заповідника інші чагарники нижнього ярусу лісу, тому умови гніздування птахів в довгозаплавних лісах можуть істотно змінитися. Розріджена структура верхньої частини деревостою сприяє проникненню в ці ліси узлісних видів птахів. Короткозаплавні діброви на окремих ділянках мають три яруси, але малі за площею.

Значна частина заплави р. Протовч (Обухівської заплави) ще до створення заповідника засаджена штучними лісовими монокультурами, що негативно впливає на різноманіття птахів у цій частині заповідника.

Таблиця 1.

Видовий склад орнітофауни природного заповідника «Дніпровсько-Орільський», 1991–2015 рр.

№ п/п	Латинська назва виду	Комплекс	Характер перебування	ЧКУ	ЧҚДО	№ п/п	Латинська назва виду	Комплекс	Характер перебування	ЧКУ	ЧҚДО
1	<i>Gavia stellata</i> (Pontoppidan, 1763)	В-Б	М		РД	94	<i>Athene noctua</i> (Scopoli, 1769)	СИН	ГН		ВР
2	<i>Gavia arctica</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М		РД	95	<i>Strix aluco</i> Linnaeus, 1758	ЛІС	ГН		ВР
3	<i>Podiceps ruficollis</i> (Pallas, 1764)	В-Б	ГН		РД	96	<i>Caprimulgus europaeus</i> Linnaeus, 1758	УЗЛ	ГН		
4	<i>Podiceps nigricollis</i> C.L.Brehm, 1831	В-Б	ЖМ		РД	97	<i>Apus apus</i> (Linnaeus, 1758)	СИН	ЖМ		
5	<i>Podiceps griseigena</i> (Boddaert, 1783)	В-Б	ЖМ		РД	98	<i>Coracias garrulus</i> Linnaeus, 1758	УЗЛ	ГН	ЗК	РД
6	<i>Podiceps cristatus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			99	<i>Alcedo atthis</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН		
7	<i>Pelecanus crispus</i> Bruch, 1832	В-Б	ЗАЛ	ЗК	ЗК	100	<i>Merops apiaster</i> (Linnaeus, 1758)	СТ	ГН		
8	<i>Phalacrocorax carbo</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ЖМ			101	<i>Upupa epops</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	ГН		
9	<i>Botaurus stellaris</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			102	<i>Jynx torquilla</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН		
10	<i>Ixobrychus minutus</i> (Linnaeus, 1766)	В-Б	ГН			103	<i>Picus canus</i> (Gmelin, 1788)	ЛІС	ОС		
11	<i>Nycticorax nycticorax</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			104	<i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
12	<i>Egretta alba</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ЖМ			105	<i>Dendrocopos syriacus</i> (Hemprich et Ehrenberg, 1833)	ЛІС	ОС		
13	<i>Egretta garzetta</i> (Linnaeus, 1766)	В-Б	ЖМ			106	<i>Dendrocopos medius</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		РД
14	<i>Ardea cinerea</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ЖМ			107	<i>Dendrocopos minor</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
15	<i>Ardea purpurea</i> (Linnaeus, 1766)	В-Б	ГН			108	<i>Riparia riparia</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН		
16	<i>Ciconia ciconia</i> (Linnaeus, 1758)	СИН	ЖМ			109	<i>Hirundo rustica</i> Linnaeus, 1758	СИН	ГН		
17	<i>Ciconia nigra</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ЖМ	РД	РД	110	<i>Delichon urbica</i> (Linnaeus, 1758)	СИН	ГН		
18	<i>Anser anser</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			111	<i>Galerida cristata</i> (Linnaeus, 1758)	СТ	ОС		
19	<i>Anser fabalis</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М			112	<i>Calandrella cinerea</i> (Gmelin, 1789)	СТ	ГН		
20	<i>Anser albifrons</i> (Scopoli, 1769)	В-Б	М			113	<i>Melanocorypha calandra</i> (Linnaeus, 1766)	СТ	ГН		
21	<i>Cygnus olor</i> (Gmelin, 1789)	В-Б	ЖМ			114	<i>Lullula arborea</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	ГН		
22	<i>Anas platyrhynchos</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ОС			115	<i>Alauda arvensis</i> (Linnaeus, 1758)	СТ	ГН		
23	<i>Anas crecca</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ЖМ			116	<i>Anthus trivialis</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	ГН		
24	<i>Anas strepera</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М	РД	РД	117	<i>Anthus pratensis</i> (Linnaeus, 1758)	ЛУЧ	М		
25	<i>Anas penelope</i> Linnaeus, 1758	В-Б	М			118	<i>Motacilla flava</i> (Linnaeus, 1758)	СТ	ГН		
26	<i>Anas acuta</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН		ВР	119	<i>Motacilla alba</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН		
27	<i>Anas querquedula</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			120	<i>Lanius collurio</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	ГН		
28	<i>Anas clypeata</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН		РД	121	<i>Lanius minor</i> (Gmelin 1789)	УЗЛ	ГН		
29	<i>Aythya ferina</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			122	<i>Lanius excubitor</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	З	РД	РД
30	<i>Aythya nyroca</i> (Güldenstädt, 1770)	В-Б	М	ВР	ЗК	123	<i>Oriolus oriolus</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН		
31	<i>Aythya fuligula</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М			124	<i>Sturnus vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН		
32	<i>Aythya marila</i> (Linnaeus, 1761)	В-Б	М			125	<i>Garrulus glandarius</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
33	<i>Bucephala clangula</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М	РД	ВР	126	<i>Pica pica</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
34	<i>Mergus albellus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М, З		РД	127	<i>Corvus monedula</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
35	<i>Mergus serrator</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М	ВР	РД	128	<i>Corvus frugilegus</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
36	<i>Mergus merganser</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М, З			129	<i>Corvus cornix</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
37	<i>Pandion haliaeetus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М	ЗК	РД	130	<i>Corvus corax</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
38	<i>Pernis apivorus</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН		РД	131	<i>Bombicilla garrulus</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	З		
39	<i>Hieraaetus pennatus</i> (Gmelin, 1788)	ЛІС	М	РД	РД	132	<i>Troglodytes troglodytes</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	З		
40	<i>Milvus migrans</i> (Boddaert, 1783)	ЛІС	ГН	ВР	ВР	133	<i>Locustella luscinioides</i> (Savi, 1824)	В-Б	ГН		
41	<i>Circus cyaneus</i> (Linnaeus, 1766)	СТ	М	РД	ВР	134	<i>Locustella fluviatilis</i> (Wolf, 1810)	В-Б	ГН		РД
42	<i>Circus pygargus</i> (Linnaeus, 1758)	СТ	М	ВР	ЗК	135	<i>Acrocephalus schoenobaenus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН		
43	<i>Circus aeruginosus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			136	<i>Acrocephalus palustris</i> (Bechstein, 1798)	В-Б	ГН		
44	<i>Accipiter gentilis</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС			137	<i>Acrocephalus scirpaceus</i> (Hermann, 1804)	В-Б	ГН		
45	<i>Accipiter nisus</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС			138	<i>Acrocephalus arundinaceus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН		

46	<i>Buteo lagopus</i> (Pontoppidan, 1763)	УЗЛ	З			139	<i>Hippolais icterina</i> (Vieillot, 1817)	ЛІС	ГН		
47	<i>Buteo buteo</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН			140	<i>Sylvia atricapilla</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН		
48	<i>Buteo rufinus</i> (Pontoppidan, 1763)	ЛІС	ЖМ	РД	РД	141	<i>Sylvia borin</i> (Boddaert, 1783)	УЗЛ	ГН		
49	<i>Circaetus gallicus</i> (Gmelin, 1788)	ЛІС	М	РД	ВР	142	<i>Sylvia communis</i> (Latham, 1787)	УЗЛ	ГН		
50	<i>Aquila heliaca</i> Savigny, 1809	ЛІС	М	РД	РД	143	<i>Sylvia curruca</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	ГН		
51	<i>Haliaeetus albicilla</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ОС	РД	РД	144	<i>Phylloscopus trochilus</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	М		
52	<i>Falco subbuteo</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН		РД	145	<i>Phylloscopus collybita</i> (Vieillot, 1817)	ЛІС	ГН		
53	<i>Falco columbarius</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	З			146	<i>Phylloscopus sibilatrix</i> (Bechstein, 1793)	ЛІС	ГН		
54	<i>Falco vespertinus</i> (Linnaeus, 1766)	УЗЛ	ГН		РД	147	<i>Regulus regulus</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	З		
55	<i>Falco tinnunculus</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	ГН			148	<i>Ficedula hypoleuca</i> (Pallas, 1764)	ЛІС	ГН		
56	<i>Perdix perdix</i> (Linnaeus, 1758)	СТ	ОС			149	<i>Ficedula albicollis</i> (Temminck, 1815)	ЛІС	ГН		
57	<i>Coturnix coturnix</i> (Linnaeus, 1758)	СТ	ГН			150	<i>Muscicapa striata</i> (Pallas, 1764)	УЗЛ	ГН		
58	<i>Phasianus colchicus</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	ОС			151	<i>Saxicola rubetra</i> (Linnaeus, 1758)	СТ	ГН		
59	<i>Grus grus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М	РД	РД	152	<i>Saxicola torquata</i> (Linnaeus, 1766)	СТ	ГН		
60	<i>Rallus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			153	<i>Oenanthe oenanthe</i> (Linnaeus, 1758)	СТ	ГН		
61	<i>Porzana porzana</i> (Linnaeus, 1766)	В-Б	ГН			154	<i>Oenanthe isabellina</i> (Temminck, 1829)	СТ	М		РД
62	<i>Porzana parva</i> (Scopoli, 1769)	В-Б	ГН			155	<i>Phoenicurus phoenicurus</i> (Linnaeus, 1758)	СИН	ГН		
63	<i>Crex crex</i> (Linnaeus, 1758)	ЛУЧ	ГН		ВР	156	<i>Phoenicurus ochruros</i> (S.G.Gmelin, 1774)	СИН	ГН		
64	<i>Gallinula chloropus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			157	<i>Erithacus rubecula</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН, З		
65	<i>Fulica atra</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			158	<i>Luscinia luscinia</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН		
66	<i>Charadrius dubius</i> (Scopoli, 1786)	В-Б	ГН			159	<i>Luscinia svecica</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН		
67	<i>Vanellus vanellus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			160	<i>Turdus pilaris</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
68	<i>Haematopus ostralegus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН	ВР	ВР	161	<i>Turdus merula</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН		
69	<i>Tringa ochropus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М			162	<i>Turdus philomelos</i> (C.L.Brehm, 1831)	ЛІС	ГН		
70	<i>Tringa glareola</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М			163	<i>Turdus viscivorus</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	З		РД
71	<i>Tringa totanus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			164	<i>Panurus biarmicus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ОС		
72	<i>Tringa stagnatilis</i> (Bechstein, 1803)	В-Б	М	ЗК	РД	165	<i>Aegithalos caudatus</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
73	<i>Actitis hypoleucos</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М			166	<i>Remiz pendulinus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН		
74	<i>Calidris minuta</i> (Leisler, 1812)	В-Б	М			167	<i>Parus palustris</i> Linnaeus, 1758	ЛІС	ОС		
75	<i>Calidris temminckii</i> (Leisler, 1812)	В-Б	М			168	<i>Parus caeruleus</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
76	<i>Lymnocyptes minimus</i> (Brönnich, 1764)	В-Б	М			169	<i>Parus major</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
77	<i>Gallinago gallinago</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М			170	<i>Sitta europaea</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
78	<i>Scolopax rusticola</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	М			171	<i>Certhia familiaris</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
79	<i>Limosa limosa</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	М		РД	172	<i>Passer domesticus</i> (Linnaeus, 1758)	СИН	ОС		
80	<i>Larus ridibundus</i> (Linnaeus, 1766)	В-Б	ОС			173	<i>Passer montanus</i> (Linnaeus, 1758)	СИН	ОС		
81	<i>Larus cachinnans</i> (Pallas, 1811)	В-Б	ОС			174	<i>Fringilla coelebs</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
82	<i>Larus canus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ЗАЛ			175	<i>Fringilla montifringilla</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	М, З		
83	<i>Chlidonias niger</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			176	<i>Chloris chloris</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН		
84	<i>Chlidonias leucopterus</i> (Temminck, 1815)	В-Б	ГН			177	<i>Spinus spinus</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	З		
85	<i>Sterna hirundo</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН			178	<i>Carduelis carduelis</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	ОС		
86	<i>Sterna albifrons</i> (Pallas, 1764)	В-Б	ГН	РД	РД	179	<i>Acanthis cannabina</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	ОС		
87	<i>Columba palumbus</i> Linnaeus, 1758	ЛІС	ГН			180	<i>Pyrrhula pyrrhula</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	З		
88	<i>Streptopelia decaocto</i> (Fridvaldszky, 1838)	СИН	ОС			181	<i>Coccothraustes coccothraustes</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ОС		
89	<i>Streptopelia turtur</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН			182	<i>Emberiza calandra</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	ГН		
90	<i>Cuculus canorus</i> Linnaeus, 1758	УЗЛ	ГН			183	<i>Emberiza citrinella</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	ГН		
91	<i>Asio otus</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН			184	<i>Emberiza schoeniclus</i> (Linnaeus, 1758)	В-Б	ГН		
92	<i>Asio flammeus</i> (Pontoppidan, 1763)	В-Б	ГН	РД	РД	185	<i>Emberiza hortulana</i> (Linnaeus, 1758)	УЗЛ	ГН		
93	<i>Otus scops</i> (Linnaeus, 1758)	ЛІС	ГН	РД	ВР						

Примітка: комплекси: В-Б – водно-болотний; ЛІС – лісовий; УЗЛ – узлісно-чагарниковий; СТ – степовий; СИН – синантропний; ЛУЧ – лучний; статус перебування: ГН – гніздує, перелітний; ЖМ – живиться на території заповідника, мігрує через його територію, З – зимуючий; М – мігруючий; ОС – осілий; ЗАЛ – залітний; природоохоронні списки ЧКУ – Червона книга України; ЧКДО – червона книга Дніпропетровської області; категорії рідкісних видів: ВР – вразливий; ЗК – зникаючий; РД – рідкісний.

Основою для мешкання птахів-узлісників є амфіценози на межі осокирників, аренних борів та лучних екосистем у Таромському та Миколаївському уступах. Крім того, значно освітлений верхній ярус осокирників з густим підліском також є привабливим для цієї групи. Виходячи з цього, цілком логічним є субдомінування представників комплексу у видовому складі.

Інші комплекси не сягають рівня субдомінуючих (менше 10% від загального видового складу). Показник степового комплексу (7,57% від загального видового складу) пояснюється загалом невеликою кількістю видів, які входять до його складу, та малою площею угідь, що придатні для гніздування цих видів. У заповіднику переважають піщані ґрунти, і на відкритих місцях утворюється

переважно псамофільний степ з дуже низьким показником (15–25 %) проективного покриття трав'янистої рослинності. В таких умовах немає сенсу очікувати високої щільності гніздування та великого видового різноманіття. Синантропний комплекс має досить високий показник (5,41%), який пояснюється тим, що заповідник практично з усіх боків оточений населеними пунктами та дачними селищами. За таких умов синантропи активно проникають на територію заповідника, перш за все для живлення. Низький показник лучного комплексу (1,08%) пояснюється малою площею лучних екосистем.

За статусом перебування домінуючою групою є гніздові перелітні птахи (майже 51% від загального видового складу). Це свідчить про те, що угіддя заповідника мають достатньо високий потенціал для підтримання, перш за все, заплавної екосистем. Поки що основні гніздові стації заповідника зберігають свої головні позитивні якості. Субдомінантами в орнітофауні заповідника є мігранти (24,32% від загального видового складу). Причиною цього є той факт, що заповідник знаходиться в долині р. Дніпро, де пролягає потужний міграційний шлях для багатьох видів птахів. Крім того, угіддя заповідника є чи не єдиною ділянкою заплави Дніпра, яка в верхів'ях Запорізького водосховища зберегла порівняно непорушений гідробудівництвом вигляд. Другою субдомінуючою групою є осілі птахи – 18,92% від загального числа видів. Цей показник є в цілому типовим для регіону, на більшості територій частка осілих видів птахів коливається в межах 14–20 % від загального числа видів. Зимуючі види складають 6,49% від загального числа видів, що є досить низьким показником для даної екологічної групи. Основними місцями перебування зимуючих птахів є плавневі системи, що ще раз свідчить про їх цінність.

Слід звернути увагу на характеристику орнітофауни заповідника з точки зору природоохоронних списків. 12,43% видів занесені до Червоної книги України (ЧКУ), 10,27% (всього 22,7% разом з видами ЧКУ, які автоматично занесені до регіонального списку) занесені до Червоної книги Дніпропетровської області, офіційний перелік якої затверджений рішенням Дніпропетровської обласної ради «Про затвердження Переліку рідкісних видів, що перебувають під загрозою зникнення на території Дніпропетровської області» від 27 грудня 2011 р. № 219-10/VI. 3,78% занесені до Червоного списку МСОП із категоріями VU, NT, 5,40% занесені до Червоного списку Європейського союзу, 95,13% видів занесені до Додатків Бернської конвенції, 47,56% видів занесені до Додатків Бонської конвенції, 14,59% занесені до Додатків Вашингтонської конвенції (CITES). Також природний заповідник «Дніпровсько-Орільський» включений до списку угідь Рамсарської конвенції. Такі показники підкреслюють цінність заповідника, як об'єкта, що охороняє плавні середнього Дніпра.

Одним з цікавих моментів даної роботи є порівняльний аналіз стану фауни птахів на 2007 рік (Пономаренко, Онуфріїв, 2008) та сучасної орнітологічної ситуації в заповіднику.

Перше, що слід відзначити, що список видів, які трапляються на території заповідника, збільшився зі 176 видів до 185, тобто за останні 8 років зареєстровано 9 нових видів птахів. Більшість з цих нових для заповідника видів є мігрантами. З нашої точки зору це є цілком логічним процесом. Мігранти, за нашими спостереженнями, досить часто, як мінімум раз на декілька років, міняють шляхи прольоту в регіоні. Яскравим прикладом цього є ситуація в заповіднику з міграцією морської та чубатої черні. Протягом практично 20 років існування заповідника на його території під час міграцій траплялася виключно морська чернь, але у 2012 році під час осінньої міграції з'явилася чернь чубата і в той сезон морську чернь не спостерігали. Морська чернь було зареєстровано лише через 2 роки. Можливою причиною для зміни міграційних шляхів під час прольоту в регіоні може бути пресинг людської діяльності (полювання, гідробудівництво, вирубка лісів, турбування тощо). Підсумовуючи вищевказане, вважаємо, що подальше збільшення інвентаризаційного списку орнітофауни в заповіднику, з нашої точки зору, буде відбуватися головним чином за рахунок мігруючих видів птахів.

Співвідношення долі основних орнітокомплексів за 8 років досліджень істотним чином не змінилося. У 2007 році водно-болотний орнітокомплекс був також домінуючим – 39,77% від загального числа видів. Інші орнітокомплекси мали на той час наступні показники: лісовий – 32,99%, узлісний – 14,20%, степовий – 7,39%, синантропний – 5,11%, лучний 1,14%. Таким чином, топоморфічний розподіл видів свідчить про те, що територія заповідника потужних перетворень не відчуває.

Досить симптоматичною є ситуація розподілу птахів за групами перебування. Станом на 2007 рік домінуючою були гніздові перелітні птахи – 69,32%, мігранти становили лише 11,36% видового складу, осілі – 13,64%, літаючі – 2,27%, зимуючі – 13,07%. Найбільш помітною є зміна долі гніздових видів: зменшення від майже 70% до 50%. Це, з одного боку, пов'язано зі збільшенням кількості видів мігрантів, що видно по показниках їх частки, з іншого – зміною статусу перебування колись гніздових видів. Певна частина видів на даний момент гніздиться за межами заповідника, хоча і стабільно його відвідує і живиться на його території. До видів, які перестали гніздитися на території заповідника,

належать пірникоза сірощока, чапля сіра, лебідь-шипун, чирянка мала, змієїд та інші. Такі види, як кулик-сорока, крячок малий, совка, сова сіра, дятел середній значно зменшили свою чисельність на гніздуванні. Значна частина мігрантів (качки, пірникози, гагари) під час міграцій змістили свою активність до частин акваторій заповідника, розташованих ближче до русла р. Дніпро. Така тенденція свідчить про поступову втрату гніздового потенціалу територій заповідника. З нашої точки зору, основною причиною цього є часткова деградація довгозаплавних лісів, зміління та заростання водойм заповідника, заростання колись голих острівців та кіс. Ці явища є наслідком порушення гідрологічного режиму р. Дніпро. Суттєвим негативним фактором є також міждбові коливання рівня води у водосховищі, які призводять до підтоплення кладок водно-болотних видів птахів. Ще з часів відновлення греблі Запорізької ГЕС після другої світової війни територія плавнів заповідника не мала катастрофічних повеней, які були характерні для цих угідь за давніх часів. Відновити такий повеневий режим на даний момент технічно неможливо, тому територія заповідника потребує хоча б часткових біотехнічних заходів щодо відновлення історичного вигляду плавневих екосистем. Одним з варіантів таких заходів може стати прочистка гирлових ділянок проток Таромського та Миколаївського уступів та плавні р. Протовч. Також необхідним було б створення нових піщаних островів та кіс з метою приваблювання червонокнижних видів птахів, пов'язаних саме з цими біотопами.

Список літератури

- Андрієнко Т.Л., Попович С.Ю., Парчук Г.В. та ін. Програма Літопису природи для заповідників та національних природних парків: Метод. посіб. / Під ред. Т.Л.Андрієнко. – К.: Академперіодика, 2002. – 103с. /Andriyenko T.L., Popovich S.Yu., Parchuk G.V. ta in. Programa Litopysu pryrody dlya zapovidnykiv ta natsional'nykh pryrodnykh parkiv: metod. posib. / Pid red. T.L.Andriyenko. – K.: Akadempriodyka, 2002. – 103s./
- Владышевский Д.В. Население птиц сосновых лесов Киевщины // Орнитология. – 1960. – Вып.3. – С. 114–121. /Vladyshvskiy D.V. Naseleniye ptits sosnovykh lesov Kiyevshchiny // Ornitologiya. – 1960. – Vyp.3. – S. 114–121./
- Исаков Ю.А. Методы количественного учета водоплавающих птиц // Методы учета численности и количественного распределения наземных позвоночных. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – С. 280–293. /Isakov Yu.A. Metody kolichestvennogo ucheta vodoplavayushchikh ptits // Metody ucheta chislennosti i kolichestvennogo raspredeleniya nazemnykh pozvonochnykh. – M.: Izd-vo AN SSSR, 1952. – S. 280–293./
- Онуфриев Р.А., Пономаренко А.Л. О гнездовой орнитофауне Днепровско-Орельского заповедника // Материалы юбилейной международной научной конференции, посвященной 20-летию Азово-Черноморской орнитологической рабочей группы. – Одесса: «АстроПринт», 2000. – С. 48–49. /Onufriyev R.A., Ponomarenko O.L. O gnezdovoy ornitofaune Dneprovsko-Orel'skogo zapovednika // Materialy yubileynoy mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii, posvyashchennoy 20-letiyu Azovo-Chernomorskoy ornitologicheskoy rabochey grupy. – Odessa: "Astro-Print", 2000. – S. 48–49./
- Онуфріїв Р.А., Пономаренко О.Л. Сучасний стан орнітофауни Дніпровсько-Орільського заповідника // Птахи степового Придніпров'я: минуле, сучасне, майбутнє. Матеріали перших Вальхівських читань. – Дніпропетровськ, 2007. – С. 108–113. /Onufriyev R.A., Ponomarenko O.L. Suchasnyy stan ornitofauny Dniprovs'ko-Ori'l'skogo zapovidnyka // Ptakhy stepovogo Prydniprov'ya: mynule, suchasniś, maybutnye. Materialy pershykh Valkhivs'kykh chytan'. – Dnipropetrovs'k, 2007. – S. 108–113./
- Пономаренко О.Л., Онуфріїв Р.А. Орнітофауна Дніпровсько-Орільського природного заповідника // Науковий вісник Ужгородського університету. – Серія біологія. – 2008. – Вип.23 – С. 114–119. /Ponomarenko O.L., Onufriyiv R.A. Ornitofauna Dniprovs'ko-Ori'l'skogo pryrodnogo zapovidnyka // Naukovyy visnyk Uzhgorodskogo universytetu. – Seriya biologiya. – 2008. – Vyp.23. – S. 114 – 119./
- Пономаренко О.Л., Онуфріїв Р.А. Функціональна структура фауни птахів природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах: Мат. VI межд. научн. конф. – Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 2011. – С. 303–304. /Ponomarenko O.L., Onufriyiv R.A. Funktsional'na struktura fauny ptakhiv pryrodnogo zapovidnyka "Dniprovs'ko-Ori'l'skiy" // Bioraznoobraziye i rol' zhivotnykh v ekosistemakh: Mat. VI mezhd. nauchn. konf. – Dnepropetrovsk: Izd-vo DNU, 2011. – S. 303–304./
- Пономаренко А.Л., Онуфриев Р.А. Орлан-белохвост в природном заповеднике «Днепровско-Орельский» // Хищные птицы в динамической среде третьего тысячелетия: Мат. VI межд. конф. по соколообразным и совам Северной Евразии. – Кривой Рог: изд. ФЛ-П Чернявский Д.А., 2012. – С. 386–393. /Ponomarenko A.L., Onufriyev R.A. Orlan-belokhvost v prirodnom zapovednike "Dneprovsko-Orel'skiy" // Khishchnyye ptitsy v dinamicheskoy srede tret'yego tysyacheletiya: Mat. VI mezhd. konf. po sokolooobraznym i sovam Severnoy Yevrazii. – Krivoy Rog: izd. FL-P Chernyavskiy D.A., 2012. – S. 386–393./

Представлено: А.А.Бокотей / Presented by: A.A.Bokotey

Рецензент: А.А.Атемасов / Reviewer: A.A.Atemasov

Подано до редакції / Received: 09.07.2015

УДК: 598.243.8

**Миграции и зимовки клуши (*Larus fuscus* Linnaeus, 1758) в
Азово-Черноморском регионе**
А.Г.Руденко*Национальный природный парк «Джарылгачский» (Скадовск, Украина)
antonia-luis@yandex.ru*

Работа построена на анализе опубликованных материалов по миграциям и зимовкам клуши (*Larus fuscus* L.) в Азово-Черноморском регионе с конца XIX века по настоящее время. Проанализированы изменение численности, пространственное распределение и фенологические особенности миграции и зимовок. Особое внимание уделено анализу данных, полученных автором в результате учетных работ в районе Тендровского, Ягорлыцкого и Джарылгачского заливов Черного моря в 1984–2014 гг. В Азово-Черноморском регионе в конце XIX и в первой половине XX века численность клуши была относительно низкой. Постепенно она росла и в 1950–1970-х гг. была, очевидно, максимальной, после чего начался постепенный спад. Это вполне соответствует тенденциям изменения общей численности подвида в Европе.

Ключевые слова: клуша, *Larus fuscus*, Азово-Черноморский регион, численность, распространение, миграции, зимовка.

**Міграції та зимівлі мартина чорнокрилого (*Larus fuscus* Linnæus, 1758) в
Азово-Черноморському регіоні**
А.Г.Руденко

Робота побудована на аналізі опублікованих матеріалів по міграціях та зимівлях мартина чорнокрилого (*Larus fuscus* L.) у Азово-Черноморському регіоні з кінця XIX століття до нашого часу. Проаналізовано зміни чисельності, просторового розподілу та фенологічні особливості міграцій та зимівлі. Особливу увагу приділено аналізу даних, отриманих автором під час облікових робіт у районі Тендрівської, Ягорлицької та Джарилгачської заток Чорного моря у 1984–2014 рр. У Азово-Черноморському регіоні наприкінці XIX та у першій половині XX ст. чисельність мартина чорнокрилого була відносно низькою. Поступово вона зростала і у 1950–1970-х рр. була, очевидно, максимальною, після чого розпочалося поступове падіння. Це відповідає тенденціям змін загальної чисельності підвиду в Європі.

Ключові слова: мартин чорнокрилий, *Larus fuscus*, Азово-Черноморський регіон, чисельність, розподіл, міграції, зимівля.

**Survey of Lesser Black-backed Gull (*Larus fuscus* Linnaeus, 1758) migration
and wintering in the Azov-Black Sea region**
A.G.Rudenko

This article is completed on the analysis of the published and original materials about migrations and wintering of Lesser Black-backed Gull (*Larus fuscus* L.) in the Azov-Black Sea coasts region from the end XIX century to present days. The change of numbers, spatial distribution and phenological features during migration and wintering are analyzed. The special attention is spared to the analysis of the data, got by the author as a result of count works in the district of Tendra, Yagorlitsky and Dzharylilgatchsky bays of the Black sea in 1984–2014 years. At the Azov-Black Sea region in the late nineteenth and the first half of the twentieth century, the number of Lesser Black-backed Gull was relatively low. Gradually, it grew up and in 1950–1970-ies was obviously maximal, and then a gradual decline began. This is consistent with trends in the total number of subspecies in Europe.

Key words: Lesser Black-backed Gull, *Larus fuscus*, Azov-Black Sea coasts region, numbers, distribution, migration, wintering.

Введение

В Азово-Черноморском регионе, как и в целом в Украине, клуша (*Larus fuscus* L.) имеет статус малочисленного пролетного и зимующего вида. В Международном Красном списке МСОП (IUCN) относится к категории LC (Least Concern – вызывающий наименьшее опасение). Имеет охранный статус в Европе (EU Council Directive on the Conservation of Wild Birds (Annex II – Приложение II) и

подлежит охране согласно Соглашению о сохранении мигрирующих афро-евразийских водно-болотных птиц (AEWA, Annex II).

По последним генетическим исследованиям, вид *Larus fuscus* разделяют на 5, иногда 6 подвидов (Sangster et al., 2005; Collinson et al., 2008). Раньше вид разделялся на два или три подвида – *Larus fuscus fuscus*, *L. f. graellsii* и *L. f. intermedius* (Дементьев, 1951; Степанян, 1990; Dwight, 1925; Barth, 1975; Cramp, Simmons, 1983; Crochet et al., 2002).

Подвид *Larus fuscus fuscus*, как наиболее уязвимый и малочисленный, занесен в отдельные региональные (Карелия, Ленинградской области, Российская Федерация) и национальные Красные Книги (Финляндии, Норвегии, Швеции, Эстонии). Данный подвид рекомендован для дальнейшей охраны Конвенцией OSPAR (Convention on the Protection of the Marine Environment of the North-East Atlantic – Конвенция сохранения морской среды северо-восточной Атлантики). В Украине вид охраняется на общих основаниях согласно Закону Украины «О животном мире». Специальных мероприятий по охране данного вида не существует. В украинской части Азово-Черноморского региона мигрирующие и зимующие птицы охраняются в ряде объектов природно-заповедного фонда (заповедниках, национальных парках) и водно-болотных угодьях международного значения.

По данным кольцевания, которое проводилось в местах гнездования вида (Дементьев, Вучетич, 1947; Бианки, 1967; Юдин, Фирсова, 2002), на Азовском и Черном морях встречается балтийская клуша *Larus fuscus fuscus*. Это подтверждается и современными данными кольцевания, полученными с мест гнездования в Норвегии (Helberg et al., 2009), Финляндии и северо-запада России (Olsen, Larsson, 2003; Гагинская и др., 2011). Косвенно подтверждает это и работа В.А.Костюшина с соавторами (Kostiushin et al., 2011b), в которой использованы данные Украинского центра кольцевания. Хотя подвидовая принадлежность в работе не указана, но судя по графическим изображениям мест кольцевания – это гнездовая территория номинативного подвида *L. f. fuscus*.

В Европе численность данного подвида сокращается (Delany, Scott, 2006), в последние годы изменяются пути миграций и места зимовок (Background document..., 2009). В Азово-Черноморском регионе из-за малочисленности остается малоизученным. Цель данной работы – обобщение максимального количества работ по состоянию зимовок и миграций подвида в Азово-Черноморском регионе, опубликованных с конца XIX века по настоящее время. Определить, по возможности, произошедшие изменения численности и распределения вида в данном регионе. Особое внимание уделить анализу данных, полученных в результате собственных учетных работ в районе Тендровского, Ягорлыцкого и Джарылгачского заливов Черного моря за 1984–2014 годы.

Материал и методика

Для анализа сведений по распространению и численности вида в Азово-Черноморском регионе использовались опубликованные учетные данные (Directory..., 2003; Kostuysin et al., 2011a, b). Результаты по численности и распространению вида в 2000-х годах получены в ходе работ Программы «Регионального орнитологического мониторинга» и учетов в рамках Черноморской программы Wetlands International, при участии автора. Проанализированы все доступные опубликованные и представленные в Интернете материалы по всем странам Азово-Черноморского региона. Особое внимание уделено анализу состояния вида в районе трех заливов Черного моря – Тендровского, Ягорлыцкого и Джарылгачского.

Материалы автора, представленные в данной работе, охватывают период 1983–2010 и 2012–2014 годов и получены в ходе мониторинговых работ на территориях Черноморского биосферного заповедника и Национального природного парка «Джарылгачский».

Из-за малой численности специальных исследований по изучению миграций и зимовок клуши в Азово-Черноморском регионе нами не проводилось. Сведения о виде получены в ходе изучения других видов чайковых (Laridae) птиц, мониторинговых работ по изучению зимующих и мигрирующих птиц (Руденко, Ардамацкая, 1993; Руденко, Яремченко, 2001).

Результаты и обсуждение

Ареал, численность и распределение в Азово-Черноморском регионе

Гнездовой ареал подвида *Larus f. fuscus* – побережье и острова Балтийского моря в Финляндии, Швеции, на севере Норвегии, в западной части Кольского полуострова, на западе Белого моря, в Эстонии. В незначительном количестве гнездится в восточной Дании. Все другие места гнездования, а именно южное побережье Исландии, северо-западное побережье Франции, Голландия, Германия,

Гренландия и северо-западное побережье Испании – гнездовой ареал других подвидов (Anker-Nilssen et al., 2000; Gilissen et al., 2002). В целом все подвиды, гнездящиеся в Европе, составляют группировку численностью 300 тысяч пар. Рост наблюдается с 1970-х годов. Однако, балтийская клуша, которая посещает Черное и Азовское моря, имеет устойчивую тенденцию снижения численности. Гнездовая популяция подвида в 2000-х годах составляла около 15–20 тысяч гнездовых пар, причем большинство птиц гнездятся в Швеции и Финляндии и их численность стабильно низкая (Gilissen et al., 2002). Численность птиц, гнездящихся в северо-западной части России, постепенно растет (Cherenkov et al., 2007).

Во время миграций и зимовки клуша встречается по всему Азово-Черноморскому региону, хотя ее распределение неравномерно и имеет свои временные, территориальные и количественные особенности (рис. 1, табл. 1).

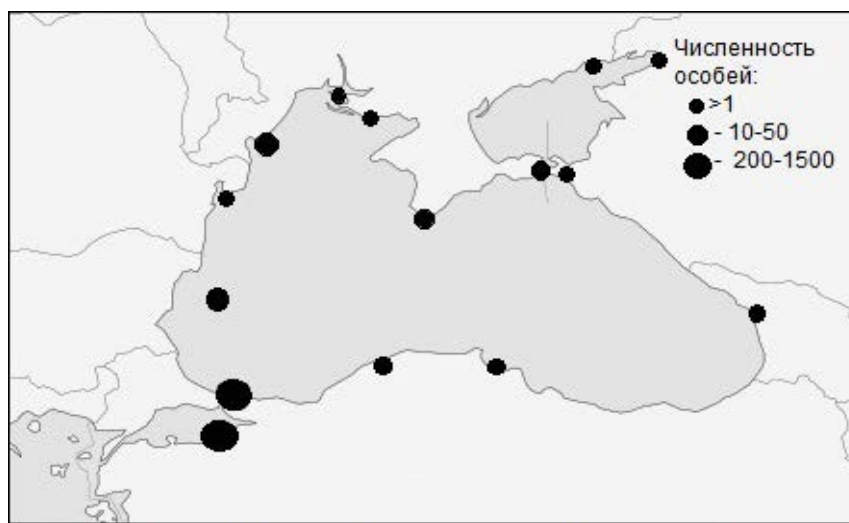


Рис. 1. Распределение и численность клуши *Larus fuscus fuscus* в Азово-Черноморском регионе в 2000-е годы

Анализ научной литературы по орнитологии XIX и первой трети XX столетия дает возможность представить уровень информации по данному виду на то время. Мы представим сведения, которые касаются современной территории украинской части Азово-Черноморского региона, включая крымское побережье, а также Восточное Приазовье. Уже в то время существовали некоторые разногласия в систематике вида, которые мы в данной работе не рассматриваем, а лишь представим сведения о виде, который в тот период называли желтоногой клушей *Larus fuscus* L. В наиболее раннем источнике, известной работе Г.Радде (1855) «Животная жизнь на Сиваше», автор сообщает, что уже в марте к другим видам чаек, которые летят из Сиваша в степь, присоединяется клуша, где вместе с ними собирает насекомых и личинок. Остальное время года вид держится в открытом море. Автор подчеркивает, что данный вид «...меньшим ростом, чем Соловецкая чайка, с желтыми ногами». Мы можем только предположить, что здесь упоминается восточная клуша (*L. heuglini* Bree, 1876), хотя известно, что в прошлом, на Соловецких островах было несколько видов крупных белоголовых чаек (Поляков, 1929).

М.И.Мензбир (1904–1909) в своей работе «Птицы» определил ареал вида: «...широко распространена в Европе и доходит к югу до северо-западной Африки и Красного моря». В конце XIX столетия клуша отмечена А.М.Никольским (1891) в Крыму. Согласно представленной в работе таблице, вид отмечается на соленых озерах и морском побережье летом.

Более достоверную видовую принадлежность клуши дает на основании музейных коллекций И.К.Пачоский (1911). В коллекции Естественно-исторического Музея Херсонского Губернского Земства находились 2 экземпляра клуши, добытых в сентябре 1902 и 1904 гг. под Херсоном и в Коблево.

В известных работах А.А.Браунера (1884, 1898) о видовом составе птиц Херсонской губернии и Крыма сведений о клуше нет. Однако в 1910 г. он встречается две клуши, путешествуя на пароходе из Евпатории в Одессу (Браунер, 1910).

В тот же временной период Б.С.Вальх (1911) отмечает, что *Larus fuscus* – большие черноспинные чайки – не редки на пролете. На Азовском море они встречаются не часто, но держатся все лето, а на Днепре встречаются уже с июля. Подтверждает присутствие вида на Азовском море С.Н.Алфераки (1910). Автор неоднократно отмечал клушу вблизи Таганрога и на Кривой косе. По данным же М.М.Алфераки, 26.06.1916 г. С.Т.Павлов видел летевших клуш над береговыми обрывами Азовского моря у с. Порт-Катон, Ростовского округа (Белик и др., 2012).

У берегов г. Очаков в начале XX века вид отмечался в последней трети марта, летом отсутствовал, а в сентябре стайками по 8–10 птиц клуши перелетали с севера на юг. С начала октября вид не встречался (Подушкин, 1912). Таким образом, судя по литературным данным, численность клуши в Азово-Черноморском регионе была относительно низкой.

В Азово-Черноморском регионе в первой половине XX века статус и численность вида уже точно были определены. Клуша встречалась в УССР во время миграций, значительное количество птиц наблюдали на Днепре. Отдельные особи и стайки отмечались летом на Днепре, Черном и Азовском морях (Шарлемань, 1938).

М.И.Клименко (1950) указывает, что клуша в районе Днепра у Херсона и Голой Пристани пролетает весной и осенью. О пребывании клуши на заливах, вблизи островов, в данной работе сведений нет. Нет сведений о пребывании клуши и в районе Джарылгачского залива и о. Джарылгач (Шарлемань, Шуммер, 1930).

Большая часть наблюдений данного периода относится к бассейну реки Днепр. За день осеннего пролета учитывали свыше 100 особей, птицы летели группами вдоль Днепра по 10–20 в стае (Кістяківський, 1957). В 1950–1960-х годах в Северном Причерноморье (о. Тендра) ее численность была максимальной и составляла 10 особей/5 км (Руденко, Ардамацкая, 1993). Уже на рубеже 1980–1990-х годов численность клуши во время миграций сокращается, и она становится малочисленным пролетным и зимующим видом. В 1970–1990-х годах встречались мигрирующие группы по 3–8 особей, а за сезон крупные водохранилища реки Днепр посещали не более 30–50 птиц (Клестов, Фесенко, 1990). На побережье Черного и Азовского морей в 1980–1990-х годах численность клуши во время миграций начинает снижаться (рис. 2). В период с 1983 по 2000 годы в районе трех заливов Черного моря (Джарылгачский, Тендровский и Ягорлыцкий) суммарная численность встреченных особей составляла от 1 до 9 особей. Чаще всего птицы встречались на о. Тендра и о. Джарылгач, реже на озерах материковых участков Черноморского биосферного заповедника. В течение 1980–1990-х годов здесь численность клуши была низкой, но стабильной и составляла 2 особи на километр морского побережья о. Тендра (Ардамацкая, Руденко, 1996). С середины 1990-х годов снижение численности стало более заметным. В 2000-х годах численность клуши по результатам учетных работ в Азово-Черноморском регионе (август–октябрь) резко снизилась – встречались лишь одиночные особи, а в 2010 г. вид на территориях Рамсарских угодий юга Украины не встречался. На Черноморском побережье Румынии и Грузии в октябре 2010 г. клуша также не отмечена. На Черноморском побережье Турции учтено 12 особей (Kostiushyn et al., 2011a).

На Крымском полуострове клуша в настоящее время редкая пролетная и очень редкая в летний период птица (Бескаравайный, 2008; Костин, 2010). Здесь также сохраняется общая тенденция снижения численности вида в регионе. Однако в первой половине XX столетия вид был более многочисленный, в отдельные дни пролетали сотни птиц (Костин, 1983). В 1970-х и начале 1980-х годов в разных частях Крымского побережья во время миграций отмечались от 2–3 до 10–15 и более особей (Бескаравайный, 2008).

В восточных районах Азово-Черноморского региона, на территориях водно-болотных угодий Краснодарского Края (Россия) в начале 2000-х годов клушу не встречали (Directory..., 2003; Лохман, Емтыль, 2007). Есть сведения о пребывании клуши в Таганрогском заливе во время миграций и кочевков осенью, в холодное время (Миноранский, 2004). На восточном побережье Азовского моря и лиманах Таманского полуострова в последние годы клуша – залетный и очень редкий на зимовке вид (Лебедева и др., 2001; Белик и др., 2009).

В Болгарии клушу считают редким пролетным и зимующим видом Черноморского побережья (Michev, Profirov, 2003). После обследования территориальных вод Болгарии, осенью 2009 и 2011 годов обнаружено, что в открытом море клуша встречается в относительно большом количестве.

Учено более 40 птиц, причем максимальное их количество наблюдалось на расстоянии 100–150 миль от побережья (Boyan et al., 2014).

В Турции отмечены наиболее массовые скопления во время миграций и зимовок. Подвид *L. f. fuscus* широко здесь распространен, в отдельных частях страны многочисленный. В восточной части Средиземного моря и в проливе Босфор учитывалось 200 и 1750 особей соответственно. На побережье Черного моря численность гораздо ниже (Guclusoy et al., 2014). Данные по распространению и численности клуши в Румынии и Грузии очень ограничены, хотя в списках птиц этих стран она присутствует. В Грузии встречается во время зимовок и миграций (Georgian biodiversity database, 2013). Во время международных зимних учетов (IWC) в период 1997–1999 годов в Грузии в 1998 г. учтена 1 особь клуши. В Румынии не отмечалась (Gilissen et al., 2002).

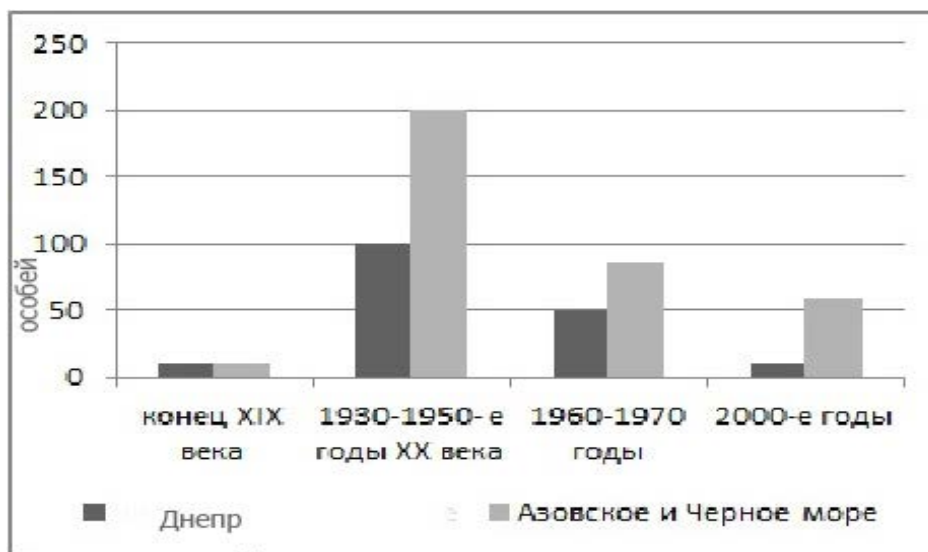


Рис. 2. Численность клуши *Larus fuscus* L. в Украине (конец XIX – начало XXI вв.)

Сроки миграций и зимовка на юге Украины

В Украине клуша – редкий и стабильно малочисленный зимующий вид. Распространен неравномерно, зимующих группировок не образует (Горбань, 2004). Чаще всего в Северном Причерноморье во время зимовки встречается на морском побережье островов Тендра и Джарылгач, а также на южном побережье Крыма (Андрющенко и др., 2012). В 2000-х годах численность зимующих птиц в Северном Причерноморье сокращается. В последнее время на зимовке клуши здесь почти не встречаются или встречаются отдельными особями (Ардамацкая, 1999; Руденко, Яремченко, 2001). Чаще клуши зимуют на западном побережье Черного моря (Русев и др., 1999). Отмечена тенденция концентрации клуши на полигонах твердых бытовых отходов в крупных городах, в частности в Одессе, где в период зимовки учитывают от 20 до 50 клуш (Курочкин, 2013). Небольшие скопления клуши в местах свалок твердых бытовых отходов и очистных сооружений отмечалось и нами в 1988–1989 гг. Это может быть подтверждением общей тенденции сокращения численности вида в природных условиях, где в зимний период уровень кормовой базы низкий.

Данные, полученные в результате многолетних средnezимних учетов зимующих птиц на Джарылгачском, Тендровском и Ягорлыцком заливах Черного моря, приведены в табл. 1.

В середине 1980-х годов численность клуш во время средnezимних учетов составляла 4–5 особей. С 1989 по 1999 годы учтено 1–4 особи. С 2000-х годов клуша не отмечалась. Она встречалась в январе и феврале в районе Каховской ГЭС (1–4 особи в 2000-х годах), где есть условия для успешной зимовки (незамерзающие участки водохранилища, скопления тюльки (*Clupeonella cutriventris*) и других рыб).

Клуша мигрирует на дальние расстояния. Обобщенные сведения по миграциям и зимовкам вида на Черном и Азовском морях более раннего периода есть в фундаментальных орнитологических

работах (Дементьев, 1951; Иванов и др., 1953; Кістяківський, 1957; Юдин, Фирсова, 1988, 2002; Olsen, Larsson, 2003).

Таблица 1.
Численность клуши (*Larus fuscus* L.) на Тендровском, Ягорлыцком и Джарылгачском заливах в период зимовки (1989–2014 гг.)

Количество учтенных особей	Годы регистрации
0–1	1990, 1993, 1995, 1998
2	1989, 1991, 1996
3–4	1992, 1994, 1997
4–5	1984, 1986
0	2000-е

Во время миграций часть популяции клуши придерживается русла Днепра, перемещаясь на побережье Черного и Азовского морей, где и проводит зимовки (Дементьев, 1951; Кістяківський, 1957). 26 птиц зарегистрированы в дельтах Дуная и Днепра, западном побережье Черного моря (Одесская область), на Кинбурнском полуострове, западном побережье Крыма и на Керченском полуострове, а также северном побережье Азовского моря (Kostiushyn et al., 2011b). Известно, что окольцованные птицы, встреченные в районе Кременчугского водохранилища, помечены в Финляндии (Полуда, Илюха, 2012). Другая группировка балтийской клуши, окольцованной в Швеции и Норвегии, мигрирует в Северо-Западное Причерноморье, придерживаясь более западного направления (Kostiushyn et al., 2011b). Часть популяции из Северной Европы зимует в северо-западной Европе, Прибалтике, Дании и Великобритании. Самая многочисленная группа двигается через европейский континент и останавливается на зимовку в Средиземном море и в Центральной Африке (Helberg et al., 2009). Две птицы, окольцованные в Норвегии в 2010 г., встречены в Одесской области в 2012 г. (Morten Helberg, устное сообщение), еще две птицы, окольцованные ранее, встречены на побережье Азовского моря и на северо-западном побережье Черного моря (Bakken et al., 2003, цит. по: Helberg et al., 2009). Все норвежские птицы принадлежали к номинативному подвиду *Larus f. fuscus*.

Из мест гнездования неполовозрелые птицы улетают уже в конце июня, а птицы, которые гнездятся, оставляют колонии с конца июля до сентября (Olsen, Larsson, 2003). Во время миграций используют восточно-европейский Черноморский миграционный маршрут. Часть птиц остается в Украине и восточной части Средиземного моря, значительное количество мигрантов летит в Эфиопию и дальше в район озер Кении, Танзании и Уганды. В Уганде на озере Виктория скапливается значительная часть популяции (Delany, Scott, 2006). В Африке птицы находятся с октября по апрель.

По данным прошлых лет, клуши в Украине появляются в августе в долинах больших рек, массово пролетают во второй половине сентября и в октябре. На юге часто встречается в середине сентября до конца октября, иногда до времени замерзания водоемов (Воїнственський, Кістяківський, 1962). Южные зимовки птицы покидают в феврале и марте (Olsen, Larsson, 2003). Весеннюю миграцию в Украине чаще всего наблюдали в третьей декаде апреля и первой половине мая (Дементьев, Вучетич, 1947; Дементьев, 1951; Кістяковський, 1957; Юдин, Фирсова, 1988, 2002; Клестов, Фесенко, 1990; Ардамацкая, Руденко, 1996). К местам гнездования взрослые птицы возвращаются в конце апреля – начале июня (Olsen, Larsson 2003).

По нашим данным, наиболее поздние встречи птиц в зимний период в районе Северного Причерноморья – последние числа февраля (29.02.1984 г.). Птицы появляются здесь в третьей декаде марта. Наиболее ранняя встреча – 23.03.1990 г. Чаще всего во время учетов птицы встречаются с 6 по 17 апреля (8 встреч в разные годы). Эти сроки можно считать периодом массового весеннего пролета клуш в районе трех заливов Черного моря. Наиболее поздние встречи отмечаются в период с 14 по 18 мая. Четыре встречи в 1984, 1990, 1991, 2010 годах отмечались в районе о. Орлов (Тендровский залив), в местах массового гнездования птиц. Одна из птиц была обследована, наседных пятен не имела, отмечались остатки ювенильного оперения.

В июне и июле нами не отмечалась. Первые особи в районе Тендровского, Ягорлыцкого и Джарылгачского заливов появляются уже в начале августа (наиболее ранние встречи – 2 и 5 августа). Скорее всего, они появляются здесь из южных мест летних кочевок (Крым). В течении августа их

численность медленно растет от 1 до 4 особей. Заметно больше становится клуш в сентябре, когда во время учетов можно встретить от 3 до 9 особей. Период с 12 по 20 сентября, когда птиц становится больше, можно считать массовым осенним пролетом. В октябре их численность сокращается. Наиболее поздняя встреча в октябре на о. Тендра – 10.10.1989 г. Нерегулярно клуша отмечается в ноябре. Нам известны две встречи: 10.11.1992 г. и 14.11.1997 г. (по 1 особи в Тендровском заливе и у Конских островов, Ягорлицкий залив). В декабре известны две встречи: 01.12.1994 г. и 25.12.1992 г.

Выводы

На сегодня нет сведений о пребывании в Азово-Черноморском регионе других подвигов *Larus fuscus*, кроме балтийской клуши *Larus fuscus fuscus*. Как малочисленный, этот подвид нуждается в охране и дальнейшем изучении. Особое внимание необходимо обратить на возможность проникновения в регион других подвигов.

На протяжении более чем ста лет статус подвида в Азово-Черноморском регионе на территории современной Украины не менялся. Клуша остается малочисленным мигрирующим и зимующим видом. Распределение мест зимовки и остановок во время миграций изменилось незначительно. Наиболее массовые скопления отмечаются в Турции; появились скопления птиц в открытом море вблизи берегов Болгарии. В Одесской области скопления существуют на полигонах твердых бытовых отходов.

В Азово-Черноморском регионе в конце XIX и в первой половине XX века, численность клуши была относительно низкой. Постепенно она росла и в 1950–1970-х гг. была, очевидно, максимальной, после чего начался постепенный спад. Это вполне соответствует тенденциям изменения общей численности подвида в Европе.

Заметных изменений в фенологии пролета клуши не отмечено. Учитывая все данные, можно предположить, что наиболее ценными местами зимовки и остановки во время миграций в Азово-Черноморском регионе для Балтийской клуши являются северо-западное и западное побережье Черного моря и Босфор. В природных условиях Северного Причерноморья клуш становится меньше, возможно из-за кормовой специализации, которую они приобрели, кормясь на свалках в крупных городах.

Благодарности

Автор статьи искренне благодарит своих коллег из Северо-Восточного отделения Украинского орнитологического общества имени К.Ф.Кесслера за ценные советы и замечания. Особую благодарность выражаю коллеге Азово-Черноморской орнитологической рабочей группы Панченко Павлу за предоставление научных работ по орнитологии прошлых лет.

Список литературы

- Алфераки С.Н. Птицы Восточного Приазовья // Орнитологический вестник. – 1910. – №2. – С. 77–87. /Alferaki S.N. Ptitsy Vostochnogo Priazovya // Ornitoligicheskii vestnik. – 1910. – N2. – S.77–87./
- Андрющенко Ю.А., Бескаравайный М.М., Костин С.Ю. и др. О зимовке птиц на юге Крыма в экстремальных условиях зимы 2011/2012 гг. // Бранта: сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2012. – Вып.15. – С. 140–147. /Andryushchenko Yu.A., Beskaravaynyy M.M., Kostin S.Yu. i dr. O zimovke ptits na yuge Kryma v ekstremal'nykh usloviyakh zimy 2011/2012 gg. // Branta: sbornik nauchnykh trudov Azovo-Chernomorskoy ornitologicheskoy stantsii. – 2012. – Vyp.15. – S. 140–147./
- Ардамацкая Т.Б. Условия зимовки водно-болотных птиц в районе Джарылгачского залива в 3-й декаде января 1999 г. // Зимние учеты птиц на Азово-Черноморском побережье Украины. – Мелитополь-Одесса-Киев, 1992. – Вып.2. – С. 3–7. /Ardamatskaya T.B. Usloviya zimovki vodno-bolotnykh ptits v rayone Dzharylgachskogo zaliva v 3-y dekada yanvarya 1999 g. // Zimniye uchety ptits na Azovo-Chernomorskom poberezh'ye Ukrainy. – Melitopol'-Odessa-Kiyev, 1992. – Vyp.2. – S. 3–7./
- Ардамацкая Т.Б., Руденко А.Г. Аннотированный список птиц Черноморского биосферного заповедника // Вестник зоологии. – 1996. – Отд. вып. Позвоночные животные Черноморского биосферного заповедника. – №1. – С. 19–38. /Ardamatskaya T.B., Rudenko A.G. Annotirovannyi spisok ptits Chernomorskogo biosfernogo zapovednika // Vestnik zoologii. – 1996. – Otd. vyp. Pozvonochnyye zhiivotnyye Chernomorskogo biosfernogo zapovednika. – N1. – S. 13–98./
- Белик В.П., Ветров В.В., Милобог Ю.В. Материалы к орнитофауне Таманского полуострова // Бранта: сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. –

2009. – Вып.12. – С. 7–26. /Belik V.P., Vetrov V.V., Milobog Yu.V. Materialy k ornitofaune Tamanskogo poluostrova // Branta: sbornik nauchnykh trudov Azovo-Chernomorskoy ornitologicheskoy stantsii. – 2009. – Вып.12. – С. 7–26./
- Белик В.П., Шергалин Е.Э., Франк'ен И.Ж., Алфераки М.М. Птицы Нижнего Дона: Non-Passeriformes // Стрепет. – 2012. – Т.10, вып.1. – С. 5–53. /Belik V.P., Shergalin Ye.E., Frank'yen I.Zh., Alferaki M.M. Ptitsy Nizhnego Dona : Non-passeriformes // Strepet. – 2012. – Т.10, вып.1. – С. 5–53./
- Бескаравайный М.М. Птицы морских берегов южного Крыма. – Симферополь: «Н. Ортаида», 2008. – С. 68–69. /Beskaravaynyy M.M. Ptitsy morskikh beregov yuzhnogo Kryma. – Simpheropol': "N.Ortaida", 2008. – С. 68–69./
- Бианки В.В. Кулики, чайки и чистиковые Кандалакшского залива // Труды Кандалакш. заповедника. – Мурманск, 1987. – Вып.6. – 366с. /Bianki V.V. Kuliki, chayki i chistikovyye Kandalakshskogo zaliva // Trudy Kandalaksh. zapovednika. – Murmansk, 1987. – Вып.6. – 366s./
- Браунер А.А. Заметки о птицах Херсонской губернии // Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. – 1884. – Т.ХІХ, вып.1. – С. 39–93. /Brauner A.A. Zametki o ptitsakh Khersonskoy gubernii // Zapiski Novorossiyskogo obshchestva yestestvoispytateley. – 1884. – Т.ХІХ, вып.1. – С. 39–93./
- Браунер А.А. Заметки о птицах Крыма. – Одесса: типография А.Шульце, 1898. – 44с. /Brauner A.A. Zametki o ptitsakh Kryma. – Odessa, 1898. – 44s./
- Браунер А.А. О пище клуши (*Larus fuscus* L.) // Орнитологический вестник. – 1910. – №3. – С. 224. /Brauner A.A. O pishche klushi (*Larus fuscus* L.) // Ornitologicheskii vestnik. – 1910. – N3. – S. 224./
- Вальх Б.С. Материалы для орнитологии Екатеринославской губернии // Орнитологический вестник. – 1911. – № 3–4. – С. 242–271. /Val'kh B.S. Materialy dlya ornitofauny Yekaterinoslavskoy gubernii // Ornitologicheskii vestnik. – 1911. – N 3–4. – S. 242–271./
- Воїнственський М.А., Кістяківський О.Б. Визначник птахів УРСР. – К.: «Радянська школа», 1962. – С.101. /Voyinstvens'kiy M.A., Kistyakivskiy O.B. Vyznachnyk ptakhiv URSR. – K.: "Radyans'ka shkola", 1962. – S.101./
- Гагинская А.Р., Семашко В.Ю., Тертицкий Г.М., Черенков А.Е. Заметки о миграциях и местах зимовок номинативного подвида клуши *Larus fuscus fuscus* // Русский орнитологический журнал. – 2011. – Т.ХХ (Экспресс-выпуск №622). – С. 3–8. /Gaginskaya A.R., Semashko V.Yu., Tertitskiy G.M., Cherenkov A.Ye. Zametki o migratsiyakh i mestakh zimovok nominativnogo podvida klushi *Larus fuscus fuscus* // Russkiy ornitologicheskii zhurnal. – 2011. – Т.ХХ (Express-vypusk №622). – S. 3–8./
- Горбань І. Розміри популяцій зимуючих птахів // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2004. – Вип.35. – С. 23–39. /Gorban' I. Rozmiry populyatsiy zymuyuchykh ptakhiv // Visnyk Lviv. un-tu. Ser. Biologichna. – 2004. – Вып.35. – С. 23–29./
- Дементьев Г.П. Отряд чайки (*Lariformes*) // Птицы Советского Союза. – М.: Сов. Наука, 1951. – С. 448–454. /Demyntsev G.P. Otryad Chayki (*Lariformes*) // Ptitsy Sovetskogo Soyuza. – M.: Sov. Nauka, 1951. – S. 448–454./
- Дементьев Г.П., Вучетич В.Н. Сезонное размещение и миграция чаек по данным кольцевания в СССР // Центральное бюро кольцевания. Труды. – М., 1947. – Вып.5. – 31с. /Demynt'ev G.P., Vuchetich V.N. Sezonnoye razmeshcheniye i migratsiya chayek po dannym kol'tsevaniya v SSSR // Central'noye Byuro kol'tsevaniya. Trudy. – M., 1947. – Вып.5. – 31s./
- Иванов А.И., Козлова Е.В., Портенко Л.А., Тугаринов А.Я. Птицы СССР. – М.–Л.: изд-во АН СССР. – 1953. – Ч.ІІ. – С. 149–151. /Ivanov A.I., Kozlova Ye.V., Portenko L.A., Tugarinov A.Ya. Ptitsy SSSR. – M. –L.: izd-vo AN SSSR. – 1953. – Ch.II. – S. 149–151./
- Кістяківський О.Б. Фауна України. Птахи. – Київ: Наукова думка, 1957. – Т.4. – С. 336–339. /Kistyakivskiy O.B. Fauna Ukrayiny. Ptakhy. – Kyiv: Naukova dumka, 1957. – Т.4. – С. 336–339./
- Клестов Н.Л., Фесенко Г.В. Чайковые птицы водохранилищ Днепровского каскада. – Киев, 1990. – 50с. (Препринт / Ин-т зоологии АН УССР). /Klestov N.L., Fesenko G.V. Chaykovyye ptitsy vodokhranilishch Dneprovskogo kaskada. – Kiyev, 1990. – 50s. (Preprint / In-t zoologii AN USSR)/
- Клименко М.И. Материалы по фауне птиц района Черноморского государственного заповедника // Тр. Черноморского гос. зап-ка. – Киев: изд-во Киевского гос. ун-та, 1950. – С.22. /Klimenko M.I. Materialy po faune ptits rayona Chernomorskogo gosudarstvennogo zapovednika // Tr. Chernomorskogo gos. zap-ka. – Kiyev: izd-vo Kiyevskogo gos. un-ta, 1950. – S.22./
- Костин Ю.В. Птицы Крыма. – М.: Наука, 1983. – 240с. /Kostin Yu.V. Ptitsy Kryma – M.: Nauka, 1983. – 240s./
- Костин С.Ю. Общие аспекты состояния фауны птиц Крыма. Сообщение 2. Ретроспективный анализ состава авифауны и характера пребывания птиц равнинного Крыма // Бранта: Сб. научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2010. – Вып.13. – С. 89–115. /Kostin Yu.V. Obshchiye aspekty sostoyaniya fauny ptits Kryma. Soobshcheniye 2. Retrospektivnyy analiz sostava avifauny i kharaktera prebyvaniya ptits ravninnogo Kryma // Branta: Sb. nauchnykh trudov Azovo-Chernomorskoy ornitologicheskoy stantsii. – 2010. – Вып.13. – С. 89–115./
- Курочкин Л.С. Повышение эффективности методов отпугивания и снижения опасности столкновения самолетов с птицами в КП «Международный Аэропорт Одесса» // Птицы и окружающая среда: Сб. научных работ / Под ред. И.Т.Русева, В.П.Стойловского, А.И.Корзюкова, Д.А.Кивганова. – Одесса: Апрель, 2013. – С. 122–129. /Kurochkin L.S. Povysheniye effektivnosti metodov otpugivaniya i snizheniya opasnosti stolknoveniya samoletov s ptitsami v KP "Mezhdunarodnyy Aeroport Odessa" // Ptitsy i okruzhayushchaya sreda : Sb. nauchnykh rabot / Pod red. I.T.Ruseva, V.P.Stoylovskogo, A.I.Korzyukova, D.A.Kivganova. – Odessa: Aprel', 2013. – S. 122–129./

- Лебедева Н.В., Савицкий Р.М., Маркитан Л.В., Денисова Т.В. Зимующие птицы лиманов Причерноморья // Кавказский орнитол. вестник. – 2001. – Вып.13. – С. 79–85. /Lebedeva N.V., Savitskiy R.M., Markitan L.V., Denisova T.V. Zimuyushchiye ptitsy limanov Prichernomor'ya // Kavkazskiy ornitol. vestnik. – 2001. – Vyp.13. – S.79–85./
- Лохман Ю.В., Емтыль М.Х. Ключевые орнитологические территории международного значения Краснодарского края. – Краснодар, 2007. – 60с. /Lokhman Yu.V., Yemtyl' M.Kh. Kluchevyye ornitologicheskiye territorii mezhdunarodnogo znacheniya Krasnodarskogo kraya. – Krasnodar, 2007. – 60s./
- Мензбиръ М.А. Птицы. – СПб., 1904–1909. – С.732. /Menzbir M.A. Ptitsy. – SPb., 1904–1909. – S.732./
- Миноранский В.А. Уникальные экосистемы: дельта Дона (природные ресурсы и их сохранение). – Ростов-на-Дону: изд-во ООО «УВВР», 2004. – 234с. /Minoransky V.A. Unikal'nyye -ekosistemy: del'ta Dona (prirodnyye resursy i ikh sokhraneniye). – Rostov-na-Donu: izd-vo ООО "UVVP", 2004. – 234s./
- Никольский А.М. Позвоночные животные Крыма. – Санкт-Петербург: Типография имп. Академии Наук, 1891. – 484с. – Приложение к 68 т. /Nikol'skiy A.M. Pozvonochnyye zhivotnyye Kryma. – Sankt-Peterburg: Tipografiya imp. Akademii Nauk, 1891. – 484s. – Prilozheniye k 68 t./
- Пачоский И.К. К орнитофауне Херсонской губернии // Орнитологический вестник. – 1911. – № 3–4. – С.215. /Pachoskiy I.K. K ornitofaune Khersonskoy gubernii // Ornitologicheskii vestnik. – 1911. – N 3–4. – S.215./
- Подушкин Д.А. Заметки о миграциях и гнездовании птиц в районе Днепровского лимана // Труды Крымского натуралист. общества. – 1912. – №11. – С. 76–77. /Podushkin D.A. Zametki o migratsiyakh i gnezdovanii ptits v rayone Dneprovskogo limana // Trudy Krymskogo naturalisticheskogo.obshchestva. – 1912. – N11. – S. 76–77./
- Полуда А.М., Ілюха О.В. Значення району Кременчуцького водосховища на Дніпрі для мігруючих птахів (аналіз результатів кільцювання) // Збірник праць Зоол. Музею. – 2012. – №43. – С. 78–91. /Poluda A.M., Ilyukha O.V. Znachennya rayonu Kremenchuts'kogo vodoshkovyshcha na Dnipro dlya migruyuchykh ptakhiv / Zbirnyk prats' Zoologichnogo muzeyu. – 2012. – N43. – S. 78–91./
- Поляков Г.И. К познанию орнитофауны Соловецких островов // Материалы Соловецкого общества краеведения. – 1929. – Вып. XX. – 56с. /Polyakov G.I. K poznaniyu ornitofauny Solovetskikh ostrovov // Materialy Solovetskogo obshchestva krayevedeniya. – 1929. – Vyp. XX. – 56s./
- Радде Г. Животная жизнь на Сиваше // Вестник естественных наук. имп. об-ва испытателей природы. – 1855. – №1. – С. 7–20. /Radde G. Zhivotnaya zhizn' na Sivashe // Vestnik yestestvennykh nauk imp. ob-va ispytateley pryrody. – 1855. – N1. – S. 7–20./
- Руденко А.Г., Ардамацкая Т.Б. Послегнездовые скопления чайковых птиц на морском побережье о.Тендра в Черноморском заповеднике // Бюллетень МОИП, отд. биол. – 1993. – Т.98, вып.4. – С. 3–16. /Rudenko A.G., Ardamskaya T.B. Poslegnezdovyye skopleniya chaykovykh ptits na morskome poberezh'ye o.Tendra v Chernomorskom zapovednike // Bulletin MOIP, otd. biol. – 1993. – T.98, vyp.4. – S. 3–16./
- Руденко А.Г., Яремченко О.А. Особенности зимовки птиц водно-болотных угодий района Черноморского заповедника в 1999–2000 гг. // Зимние учеты птиц на Азово-Черноморском побережье Украины. – Одесса–Киев, 2001. – Вып. 3. – С. 34–43. /Rudenko A.G., Yaremchenko O.A. Osobennosti zimovki ptits vodno-bolotnykh ugodiy rayona Chernomorskogo zapovednika v 1999–2000 gg. // Zimniye uchety ptits na Azovo-Chernomorskom poberezh'ye Ukrainy. – Odessa–Kiyev, 2001. – Vyp.3. – S. 34–43./
- Русев И.Т., Корзюков А.И., Сацык С.Ф. Мониторинг зимующих птиц в Северо-Западном Причерноморье в 1999 г. // Зимние учеты птиц на Азово-Черноморском побережье Украины. – Мелитополь–Одесса–Киев, 1999. – Вып.2. – С. 47–60. /Rusev I.T., Korzyukov A.I., Satsyk S.F. Monitoring zimuyushchikh ptits v Severo-Zapadnom Prichernomor'ye v 1999 g. // Zimniye uchety ptits na Azovo-Chernomorskom poberezh'ye Ukrainy. – Melitopol'–Odessa–Kiyev, 1999. – Vyp.2. – S. 47–60./
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. – М.: Наука, 1990. – С.219. /Stepanyan L.S. Konspekt ornitologicheskoy fauny SSSR. – M.: Nauka, 1990. – S.219./
- Шарлемань М.В. Птихи УРСР. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1938. – С. 237. /Sharleman' M.V. Ptakhy URSR. – Kiyev: Vyd-vo AN URSR, 1938. – S. 237./
- Шарлемань М.В., Шуммер О.О. Матеріали до орнітофауни острова Джарилгача на Чорному морі // Труды фіз.-мат. відділ. ВУАН. – 1930. – Т.15, вип.2. – С. 203–219. /Sharleman' M.V., Shummer O.O. Materialy do ornitofauny ostrova Dzharylgacha na Chornomu mori // Trudy fiz.-mat. viddilu VUAN. – 1930. – T.15, vyp.2. – S. 203–219./
- Юдин К.А., Фирсова Л.В. Клуша *Larus fuscus* // Птицы СССР. Чайковые. – М., 1988. – С. 118–126. /Yudin K.A., Firsova L.V. Klusha *Larus fuscus* L. // Ptitsy SSSR. Chaykovyye. – M., 1988. – S. 118–126./
- Юдин К.А., Фирсова Л.В. Клуша *Larus fuscus* // Птицы России и сопредельных стран. – СПб: Наука, 2002. – Т.2, вып.2. Ржанкообразные. – Ч.1. – С. 286–299. /Yudin K.A., Firsova L.V. Klusha *Larus fuscus* L. // Ptitsy Rossii i sopredel'nykh stran. – SPb: Nauka, 2002. – T.2, vyp.2. Rzhankoobraznyye. – Ch.1. – S. 286–299./
- Anker-Nilssen T., Bakke V., Strom H. et al. The status of marine birds breeding in the Barents Sea region. – Norwegian Polar Institute Report. – 2000. – No 113. – 213p.
- Background document for Lesser black backed gull *Larus fuscus fuscus*. – OSPAR Commission, 2009. – 16p.

- Barth E.K. Moults and taxonomy of the Herring gull *Larus argentatus* and Lesser black-backed gull *L. fuscus* in Northwestern Europe // *Ibis*. – 1975. – Vol.117. – P. 384–387.
- Boyan M.T., Peev S.G., Tanyo M. Birds of open waters of the Bulgarian Black Sea coast // *Acta Zool. Bulg.* – 2014. – Vol.66 (4). – P. 485–492.
- Cherenkov A., Semashko V., Tertitski G. Current status and population dynamics of nominate subspecies of Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus fuscus* in the White Sea // *Ornis Svecica*. – 2007. – Vol.17. – P. 29–36.
- Cramp S., Simmons K. The birds of the Western Holarctic. – London-New York: Oxford Univ. Press., 1983. – Vol.3. – P. 801–813.
- Crochet P.A., Lebreton J.D., Bonhomme F. Systematics of large white-headed gulls: patterns of mitochondrial DNA variation in western European taxa // *The Auk*. – 2002. – Vol.119 (3). – P. 603–620.
- Collinson J.M., Parkin D.T., Knox A.G. et al. Species boundaries in the Herring and Lesser Black-backed Gull complex // *British Birds*. – 2008. – Vol.101. – P. 340–363.
- Directory of Azov-Black Sea Coastal Wetlands: Revised and updated. – Kyiv: Wetlands International, 2003. – P. 188–191.
- Dwight J. The gulls (Laridae) of the world; their plumages, moults, variations, relationships and distribution // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* – 1925. – Vol.52, art.3. – P. 63–408.
- Georgian biodiversity database. (<http://www.biodiversity-georgia.net/>)
- Gilissen N., Haanstra L., Delany S. et al. Numbers and distribution of wintering waterbirds in the Western Palearctic and Southwest Asia in 1997, 1998 and 1999. Results from the International Waterbird Census // *Wetlands International Global Series*. – 2002. – No 11. – 182p.
- Guclusoy H., Karaus E.S., Orkun K.S., Bilecenoglu M. Checklist of marine tetrapods (reptiles, seabirds, and mammals) of Turkey // *Turk. J. Zool.* – 2014. – Vol.38. – P. 1–9.
- Helberg M., Systad G.H., Birkeland I. et al. Migration patterns of adult and juvenile Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus* from northern Norway // *Ardea*. – 2009. – Vol.97 (3). – P. 281–286.
- Kostiushin V., Chernichko J., Goradze I. et al. Result of the autumn 2010 migratory waterbirds count in the Azov-Black Sea coastal wetlands of Ukraine, Georgia and Turkey // *Wetlands International Black Sea Program*. – 2011a. – 36p.
- Kostiushin V.A., Chernichko I.I., Poluda A.M., Chernichko R.N. Analysis of information sources on waterbird migration in the Azov-Black Sea region of Ukraine: bibliography, count result and ring recoveries // *Wetlands International Black Sea Programme*. – 2011b. – 90p.
- Michev T., Profirov L. Midwinter numbers of waterbirds in Bulgaria (1977–2001) // *Results from 25 years of midwinter count carried out at the most important Bulgarian Wetlands*. – Publ. House Pensoft, Sofia, 2003. – 160p.
- Olsen K.M., Larsson H. Gulls of North America, Europe, and Asia. – Princeton and Oxford, 2003. – P. 363–388.
- Sangster G., Collinson M., Helbig A.J. et al. Taxonomic recommendations for British birds: third report // *Ibis*. – 2005. – Vol.147. – P. 821–826.
- Delany S., Scott D. Waterbird Population Estimates. – 2006. – 4th ed. – Wageningen: Wetlands International. (www.wetlands.org möglich)

Представлено: А.Б.Чаплиціна / Presented by: A.B.Chaplygina

Рецензент: А.А.Атемасов / Reviewer: A.A.Atemasov

Подано до редакції / Received: 24.05.2015

УДК: 581.5; 591.5; 599 (477.54)

Стационарные экологические исследования балочной степи северо-востока Украины: предварительные итоги 25-летних наблюдений
В.А.Токарский¹, В.И.Ронкин¹, Г.А.Савченко^{1,2}¹Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)²Национальный природный парк «Двуречанский» (Харьковская область, Украина)
ronkinvl@discover-ua.com

На участке овражно-балочной сети у с. Нестеривка стационарные исследования ведутся с 1991 г. По результатам картирования в настоящее время отмечено возрастание доли площадей без выпаса с 10% до 60% за счет сокращения площадей с умеренным выпасом с 50% до 10% и площадей с интенсивным выпасом с 40% до 30%. Зарегистрированы даты и места начала экспансии древесно-кустарниковой растительности. Описаны первые этапы демутиационного процесса сообществ, находящихся на последней стадии пастбищной дигрессии. Закартированы все семейные участки степного сурка изучаемого поселения, регистрируется процесс сокращения числа участков сурка и его зависимость от уменьшения пастбищной нагрузки. Обсуждаются изменения в населении наиболее заметных представителей животного мира балочной степи и прилегающих территорий.

Ключевые слова: *выпас, пастбищная дигрессия, трансформация растительности, млекопитающие степей.*

Стационарні екологічні дослідження балкового степу південного сходу України: попередні підсумки 25-річних спостережень
В.А.Токарський, В.І.Ронкін, Г.О.Савченко

На ділянці яружно-балкової системи біля с. Нестерівка проводяться стаціонарні дослідження з 1991 р. За результатами картування відмічається зростання площ, де випасання відсутнє, з 10% до 60%, внаслідок скорочення площ з помірним випасанням з 50% до 10% та площ з інтенсивним випасанням з 40% до 30%. Зареєстровано дати та місця початку експансії деревинно-чагарникової рослинності. Описано перші етапи демутиаційного процесу рослинності, що знаходилася на останньому ступені пасовищної дигресії. Родинні ділянки степового бабака нанесені на мапу, реєструється процес скорочення чисельності ділянок та його залежність від зменшення пасовищного навантаження. Обговорюються зміни у населенні найбільш значимих представників тваринного світу балкового степу та прилеглих територій.

Ключові слова: *випасання, пасовищна дигресія, трансформація рослинності, ссавці степу.*

Stationary environmental studies of the gully steppe of northeastern Ukraine: preliminary results of the 25-year observations
V.A.Tokarsky, V.I.Ronkin, G.A.Savchenko

In 1991 a site for long-term monitoring was set in the gully steppe system near the village of Nesterivka. Current site mapping shown that proportion of the area without grazing increased from the initial 10% to 60% due to reduction of the areas with moderate grazing (from 50% to 10%) and intensive grazing (from 40% to 30%). Data and places of the initial arboreal and shrub vegetation encroachment were registered. First phases of the vegetation changes at the last stage of pascual degradation were described. All family sites of the Steppe Marmot settlements were mapped; reducing the marmots' sites and its dependence on the grazing decrease was registered. Population changes of the most significant mammal species of the gully steppe and adjacent areas are discussed.

Key words: *grazing, pascual degradation, plant cover transformation, steppe mammals.*

Введение

Университетские научные стационары дают возможность проведения многолетних мониторинговых исследований на территориях, подверженных воздействию различных антропогенных факторов: выпасу, сенокошению, стихийным пожарам, изменению характера землепользования и др. Подобные работы особенно ценны тем, что проводятся вне территорий природно-заповедного фонда, дополняя данные, полученные на территориях с заповедным режимом,

сведениями об аналогичных биотопах, находящихся под антропогенным влиянием. Это позволяет получить целостное представление о процессах, происходящих в природных биогеоценозах, определить ключевые факторы, обуславливающие те или иные особенности биологии и экологии изучаемых видов, что является одним из основных принципов объяснительного начала экологии.

В начале 90-х гг. прошлого столетия были начаты полевые исследования в типичном для нашего региона природном поселении байбака в обширной балочной системе вблизи с. Нестеривка, Великобурлукского р-на Харьковской области (50° 0' 43" N, 37° 25' 41" E). Изначально работы планировались как изучение питания и поведения степного сурка в природе. В этот период, в связи с развалом СССР, стали происходить резкие изменения в характере землепользования сельскохозяйственных территорий. Особенно драматичными эти изменения оказались в сфере животноводства. Резко сократилась численность домашнего скота и пастбищная нагрузка, а значительная часть пастбищ и сенокосов была заброшена. Мы стали свидетелями восстановительных сукцессий, происходящих на обширных площадях, изменений во флоре и фауне изучаемой территории. Эти процессы оказались столь масштабны и интересны, что исследования вышли за пределы экологии сурка и в настоящее время продолжают уже как изучение трансформации растительности и изменений в населении наиболее заметных представителей животного мира балочной степи и прилежащих территорий под влиянием изменяющихся внешних факторов.

Материал и методика исследований

Работа была начата в 1991 г. Район исследований относится к Бурлук-Оскольскому геоморфологическому району (Демченко, Демченко, 1971) и расположен на востоке Харьковской области. Для стационарных наблюдений за популяцией степного сурка было выбрано типичное поселение в Великобурлукском районе Харьковской области (около 90 км к северо-востоку от г. Харькова). Это поселение размещено на участке овражно-балочной системы правого берега р. Великий Бурлук. Исследованиями была охвачена овражно-балочная сеть от урочищ «Бабачий яр» и «Мережковатое» вблизи с. Зеленый Гай до выезда из деревни Нестеривка. Общая площадь, в пределах которой проводили маршрутный учет численности животных, картирование семейных участков, выделение характерных типов местообитаний сурка (для балочного типа поселений) и оценку растительности, составляла около 500 га.

Растительный покров балок представляет собой остатки степей, сохранившихся на склонах благодаря непригодности их для распашки. Сведения об их прошлом видовом составе приводятся в работе Ф.Я.Левиной (Левина, 1933). По оценкам автора, эта степь занимала промежуточное положение между луговыми степями и разнотравно-типчачково-ковыльными степями. Кроме балочной степи, на территории исследований имеют место байрачные леса, болота, луга. Все плакоры, пологие склоны и часть приречных осушенных лугов занимают пахотные земли. Целинные участки стационара впоследствии вошли в РЛП «Великобурлукская степь» (без изъятия территории из хозяйственного использования), который был создан в 2000 г.

Облик незатронутых распашкой степей на момент начала исследований определялся, в основном, пастбищной нагрузкой. По этому признаку и проводилось разделение различных типов участков. Было выделено три типа целинных участков: 1) практически не используемые в хозяйственных целях, т.е. без выпаса и ежегодного сенокосения; 2) с периодическим (умеренным) выпасом или ежегодным сенокосением и последующим выпасом по отаве; 3) подверженные постоянному (интенсивному) выпасу крупного рогатого скота. Это разделение одновременно соответствовало трем характерным типам местообитаний степного сурка в балочной степи (Ронкин, Савченко, 2000; Середнева, Незговор, 1977) и этапам пастбищной дигрессии, которая являлась основным фактором трансформации растительных сообществ. Для характеристики хода пастбищной дигрессии мы использовали шкалу Л.Г.Раменского (1938): от первой стадии, которая соответствует начальному сообществу, через вторую (раннюю), третью (среднюю) и четвертую (позднюю) до пятой (самой поздней) стадии. В первый тип вошли участки, где отмечалась первая-вторая стадии дигрессии, во второй – вторая-третья, в третий – третья-пятая.

Для исследований была выбрана часть поселения сурка, на которой были компактно представлены все типы участков. Существовавший на тот момент характер землепользования был отражен нами на карте, основой которой послужила топографическая карта с масштабом 1:25 000. На эту же карту наносились семейные участки степного сурка (рис. 1).

Детальные сведения о конкретных формах землепользования (распашка, сенокосение, выпас, прекращение хозяйственного использования и т.д.) на различных участках в пределах исследуемой территории в прошлом были получены нами из опросов местного населения и архивных материалов (справки архивного отдела Великобурлукской государственной администрации, основанные на документах постоянного хранения фонда управления сельского хозяйства: Ф.283, оп. 1, оп. 2).

Результаты и обсуждение

Исторические сведения о хозяйственном использовании района исследований. Быстрое возрастание численности населения Слобожанщины и заселенности ее территории начинается с конца XVIII в. (Гильденштедт, 1891; Багалій, 1918, цит. по изданию: Багалій, 1993). На «Генеральной карте Харьковской губернии», датируемой 1821 г., с. Средний Бурлук (ближайшее соседнее село от д. Нестеривка в то время) уже указывается как «село и слобода». Цепь хуторов связывала села по долинам рек и примыкающим к ним балкам. Традиционное занятие населения – трехпольное земледелие, пастбищное скотоводство и сенокосение. Выращивали преимущественно зерновые культуры, начинали сеять картофель и сахарную свеклу. Байрачные леса интенсивно вырубались для строительства жилья, производства селитры, винокурения и т.д. С 70-х гг. XIX в. начинается эпоха так называемой запашки. С ростом народонаселения все залежи и степь постепенно превращались в пашню. Оставшиеся участки использовались под выпас скота и сенокосение. В результате к середине XX в. каждый нераспаханный клочок земли испытывал большую или меньшую хозяйственную нагрузку.

Во второй половине XX в., когда в СССР был взят курс на развитие животноводства, пастбищные нагрузки достигли максимальных значений. В каждом хозяйстве были фермы, летние стойбища для КРС, кошары для овец. На путях ежедневных прогонов скота с ферм на летние пастбища и вблизи стойбищ образовывались значительные площади скотосбоев, а растительность подавляющей части пастбищ характеризовалась 4–5 степенью пастбищной дигрессии. С конца XX в. пастбищная нагрузка резко упала, она стала распределяться на все меньшие и меньшие территории, в основном в поймах рек. За десятилетие (1995–2005 гг.) численность домашнего скота сократилась почти в 4 раза (документы фонда управления сельского хозяйства: Ф.283, оп.1, оп.2). Соответственно сократилась и пастбищная нагрузка (в 2–3 раза), а часть пастбищ и сенокосов была заброшена. На значительных площадях действие выпаса, как фактора изъятия растительной массы, полностью прекратилось. Как следствие, с конца 90-х гг. и на степных, и на луговых участках начали регистрироваться пожары. В настоящее время осенние и весенние палы разной площади и интенсивности, стали характерным постоянным фактором элиминирования мортмассы. Причем воспоминания местных старожилов свидетельствуют о том, что как минимум с послевоенных лет (1945 г.) они таких явлений не наблюдали, доступная для изъятия фитомасса травяных сообществ использовалась на корм скоту.

Трансформация растительного покрова балочной степи. В начальный период наблюдений целинные территории стационара соотносились приблизительно следующим образом: до 10% – без выпаса, до 50% – с умеренным выпасом и до 40% – с интенсивным. Растительность находилась в основном на третьей стадии пастбищной дигрессии: менее 1% площади занимали группировки, присущие первой стадии дигрессии, около 2% – второй, 56% – третьей, 9% – четвертой и 6% – пятой; около 26% площадей приходилось на различные промежуточные демулационные травостои (там, где пастбищная дигрессия не дошла до четвертой-пятой стадий).

К 2012–2013 гг. соотношение значительно изменилось в сторону резкого возрастания площадей без выпаса (до 60%) за счет перехода в эту категорию площадей с умеренным выпасом (рис. 1, 2). До 30% составляют площади, которые мы пока еще относим к типу интенсивно выпасаемых, однако численность крупного рогатого скота и, соответственно, пастбищная нагрузка продолжают уменьшаться.

На значительной части территории, которая на момент начала наблюдений была обозначена как невыпасаемая (не менее чем на четверти площадей, где был прекращен выпас), наблюдается экспансия древесно-кустарниковой растительности. Среди деревьев преобладает груша (*Pyrus communis* L.), встречаются также черешня (*Cerasus avium* (L.) Moench) и яблоня (*Malus domestica* (Pall.) Borkh.); среди кустарников чаще всего отмечаются шиповник собачий (*Rosa canina* L.) и слива колючая (*Prunus spinosa* L.) Наиболее быстро зарастают балки; зарастание начинается с их днищ, а затем постепенно распространяется на склоны. На плакорные участки древесно-кустарниковая

растительность внедряется медленнее, однако процесс этот идет и здесь (несмотря на периодические пожары).

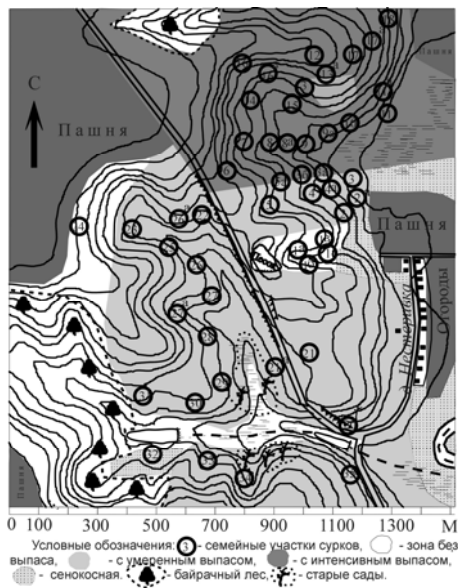


Рис. 1. Хозяйственное использование стационарного участка исследований в 1991–1992 гг. и размещение семейных участков степного сурка

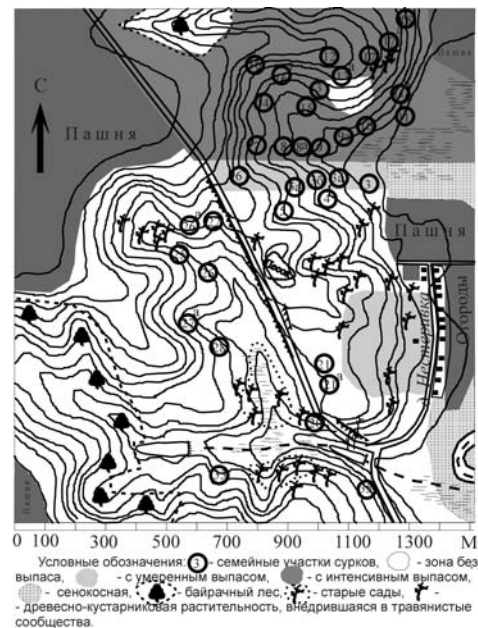


Рис. 2. Хозяйственное использование стационарного участка исследований в 2012–2013 гг. и размещение семейных участков степного сурка

На первом этапе демуляции, когда в середине 90-х гг. XX в. были заброшены значительные площади, в т.ч. и вокруг стационара, в местах сбоев, где пастбищная дигрессия дошла до последней стадии и степная дерновина была полностью разрушена, возникли заросли чертополоха акантовидного (*Carduus acanthoides* L.) и, реже, татарника колючего (*Onopordum acanthium* L.), превышавшие рост человека. Такое господство чертополоха продолжалось около пяти лет. С третьего года заросли изреживались и, по мере возникновения конкуренции со стороны других вселенцев, становились ниже, постепенно сменяясь монодоминантным травостоем из тысячелистника почтиобыкновенного (*Achillea submillefolium* Klok. et Krytzka), а через восемь лет на этих участках можно было найти лишь отдельные небольшие экземпляры *Carduus acanthoides*, приуроченные, в основном, к выбросам сурков или слепышей. На сегодняшнем этапе трансформации растительности на участках бывшего скотосбоя наблюдается преобладание группировок с доминированием мятлика узколистного (*Poa angustifolia* L. + разнотравье).

В настоящее время растительность целинных территорий стационара находится, в основном, на различных этапах демуляционного процесса.

Изменения в населении наиболее заметных представителей животного мира балочной степи и прилегающих территорий. В региональных фаунистических работах прошлого столетия указывались следующие представители фауны млекопитающих целинных степей, например, в таком порядке: «первое место принадлежит байбаку... Из других настоящих степняков... можно встретить большого тушканчика... и слепыша. Через Харьковскую область проходит граница распространения двух сусликов – западного крапчатого и восточного серого или малого» (Лисецкий, 1971, с. 98–99). Из более или менее эвритопных видов были обычны микромаммалии (грызуны и насекомоядные), заяц-русак (*Lepus europaeus* Pallas), лисица (*Vulpes vulpes* Linnaeus), мелкие куны и др.

Поскольку наши исследования начинались с изучения экологии степного сурка (*Marmota bobak* Müller), то наиболее подробная информация собрана по этому виду. В начальный период наблюдений лишь 5 семей степного сурка обитало на территории без выпаса. Основная часть поселения размещалась в выпасаемых местообитаниях, 24 семьи – на участках второго типа, 22 семьи – на участках третьего типа. В ходе комплексных исследований питания, поведения,

пространственной структуры и воспроизводства был сделан вывод, что территория с интенсивным выпасом (3-й тип местообитаний) соответствует наиболее благоприятным условиям обитания для степного сурка (Савченко, Ронкин, 2008). Здесь находился экологический центр поселения, а периферия примерно соответствовала участку без выпаса и сенокошения (1-й тип местообитаний). К настоящему времени в связи с уменьшением пастбищной нагрузки и сокращением территорий, подверженным этой нагрузке, произошли значительные изменения в структуре поселения сурка. Все пять семейных участков, первоначально размещавшихся на невыпасаемой территории, и десять семей на территории с умеренным выпасом, который прекратился в конце 1990-х, перешли в разряд нежилых (рис. 2). Восемь семейных участков с интенсивным выпасом перешли в умеренно выпасаемые, десять участков с умеренным выпасом – в невыпасаемые. Положение центра поселения пока не изменилось. Как и в начале наблюдений, он находится на интенсивно выпасаемой территории, где в настоящее время обитает 18 семей.

В первые годы наблюдений мы отмечали совместное обитание степного сурка и крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Gldenstaedt) в экологическом центре поселения сурков. По мере трансформации растительности в связи с изменением режима выпаса суслики исчезли в поселении к 1997–1998 г. Тот же процесс в другом поселении крапчатого суслика (расположенном приблизительно в 15 км от стационара) мы наблюдали вплоть до 2011 г. В конце 90-х гг. XX в. исчез большой тушканчик (*Allactaga major* Kerr) – еще один вид, существование которого связано с интенсивным выпасом.

Наши наблюдения и опросы местных охотников свидетельствуют о значительном сокращении численности зайца-русака (*Lepus europaeus* Pallas). Возможно, это связано с увеличением пресса хищников, в частности лисы (*Vulpes vulpes* Linnaeus), численность которой стабильно высокая. Вполне очевидно, что численность этих двух наиболее распространенных охотничьих видов в значительной степени определяется целесообразностью их добывания. Например, шкурки лисы стали невостребованными, и ее отстрел снизился. Из видов, в прошлом относящихся к добываемым, здесь обычен также слепыш (*Spalax microphthalmus* Gldenstaedt). Когда за пойманного слепыша перестали выплачивать вознаграждение (как это было в советский период), численность его стала возрастать, а затем стабилизировалась, по-видимому, в соответствии с емкостью местообитаний. С 2002 г. регулярно отмечаются выводки куропатки (*Perdix perdix* Linnaeus). По сравнению с началом 1990-х гг., когда куропаток было так мало, что встречи их были большой редкостью, численность данного вида возросла, но рост сдерживается, по-видимому, прессом хищников и охотой. К видам, популяции которых были в свое время практически уничтожены человеком, относится волк (*Canis lupus* Linnaeus). В окрестностях стационара видели волка (и слышали о нем) в последний раз в 1998 г.

В 1990-е годы мы наблюдали высокую плотность и численность курганчиковой мыши (*Mus hortulanus* Nordmann (*M. spicilegus* Peteny)). Это явление, безусловно, было связано с тем, что значительные площади полей были заброшены. На них буйно развивалась рудеральная растительность, в некоторых случаях вперемежку с самосевом культурных растений. Подобные поля были просто усеяны курганчиками. К началу 2000-х годов, с восстановлением определенного уровня сельхозкультуры, численность курганчиковой мыши вернулась к фоновым значениям. В последние годы в невыпасаемых сухо-степных местообитаниях отмечались нестабильные (временные) поселения степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas). Связано ли это с трансформацией растительного покрова или с изменениями в сельхозкультуре, пока однозначно сказать нельзя.

С 2010 г. отмечаются единичные заходы бобров (*Castor fiber* Linnaeus) в реку Великий Бурлук в районе с. Нестеривка. В последние десятилетия бобр значительно увеличил свою численность и активно расселяется. Мы предполагаем, что это явление связано с газификацией крупных сел и, одновременно, с сокращением числа небольших деревень и их населения. Эти две тенденции привели к разрастанию пойменной древесной растительности, которая ранее активно вырубалась. С расширением кормовой базы численность бобров стала возрастать.

Анализ изменения населения наиболее заметных представителей фауны показывает зависимость этих изменений от различных сторон жизненного уклада и хозяйственной деятельности человека. По характеру такой зависимости нам кажется правомерным выделить следующие основные категории видов. В первую из них входят животные, численность которых контролируется охотой (заяц, лиса, волк и другие политоппные виды). Ко второй категории можно отнести виды, ключевые факторы экологических ниш которых в современных условиях определяются наличием хозяйственной деятельностью человека. Так, для степного сурка, сусликов, большого тушканчика в

настоящее время только выпас домашнего скота в степных биотопах способен создать своеобразный пастбищный ценоз, необходимый для стабильного существования их популяций. К третьей категории мы относим виды, способные давать резкие всплески численности в ответ на временные изменения в среде обитания, вызванные либо прекращением хозяйственной деятельности, либо привнесением нового ее вида, как, например, забрасывание пашни временно создает оптимальные условия для курганчиковой мыши. Четвертая категория – виды, для которых человек при определенном укладе жизни стал конкурентом в использовании общего ресурса. При изменении условий жизни человека (переход с дровяного на газовое отопление, вымирание малых сел и хуторов и т.д.) конкуренция может ослабевать, позволяя животным восстанавливать свою численность и расширять ареал, как это происходит в настоящее время с бобром. Пятая категория – это животные, для которых деятельность человека создает оптимальные, по сравнению с исходными, условия, что позволяет им значительно увеличить численность и область распространения. К этой категории можно отнести лисицу, для которой фермы и подворья стали почти неисчерпаемым источником корма, особенно в зимний период, домовую мышь, серую крысу, большинство вредителей сельхозкультур. Это деление не является жестким и может быть предметом дискуссии. Многие виды животных при детальном изучении их экологии можно отнести не к одной, а одновременно (или в разные периоды) к нескольким категориям сразу. Бесспорно только то, что в современных условиях та или иная сторона деятельности человека является определяющей для большинства представителей фауны.

Заключение

Собранные данные по изменению хозяйственного использования площадей вокруг стационара служат основой для дальнейшего анализа процессов, происходящих в балочной степи и на прилегающих территориях. За годы существования стационара по итогам проведенных исследований было опубликовано более 60 работ. В том числе совместно с проф. А.А.Никольским были изучены различные аспекты биологии и экологии степного сурка; опубликовано более 30 научных статей и защищены две кандидатские диссертации. Тематика этих работ кратко изложена в публикации «Нестеривка – территория сотрудничества» (Никольский, 2014).

С 2008 г. начаты исследования аранео- и энтомофауны. Материал, собранный на стационаре, вошел в список пауков Харьковской области (Полчанинова, 2009; Полчанинова, Слуцкий, 2013) и в Каталог пауков Левобережной Украины (Polchaninova, Prokopenko, 2013). Два вида пауков (*Gnaphosa lugubris* C.L.Koch, *Eresus kollari* Rossi) внесены в Красную книгу Харьковской области (Червона книга..., 2013).

Благодарности

Пользуемся случаем выразить благодарность проф. А.А.Никольскому за многолетнее сотрудничество и плодотворные идеи. Благодарим жителей с. Нестеривка, семью Н.И.Приходько и З.И.Бирюкову за их подробные воспоминания о прошлом хозяйственном использовании территорий вокруг стационара. Отдельная благодарность всем сотрудникам и студентам биологического ф-та ХНУ имени В.Н.Каразина, принимавшим участие в исследованиях и благоустройстве стационара в разные годы.

Список литературы

- Багалій Д.І. Історія Слобідської України. – Харків: «Дельта», 1993. – 256с. /Bagaliy D.I. Istoriya Slobids'koyi Ukrayiny. – Kharkiv: «Del'ta», 1993. – 256s./
- Демченко М.А., Демченко О.М. Физико-географическое районирование Харьковской области // Харьковская область: природа и хозяйство. Мат-лы Харьковского отдела Географического общества Украины. – Харьков: изд-во ХГУ. – 1971. – Вып.8. – С. 112–127. /Demchenko M.A., Demchenko O.M. Fiziko-geograficheskoye rayonirovaniye Khar'kovskoy oblasti // Khar'kovskaya oblast': priroda i khozyaystvo. Mat-ly Khar'kovskogo otdela Geograficheskogo obshchestva Ukrainy. – Khar'kov: izd-vo KhGU. – 1971. – Vyp.8. – S. 112– 127./
- Гильденштедт И.А. Дневник путешествия по Слободско-Украинской губернии академика Санкт-Петербургской академии наук Гильденштедта в августе и сентябре 1774 г. // Харьковский сборник: литературно-научное приложение к Харьковскому календарю на 1891 год. Вып.5, отд.2. – Харьков, 1891. – С. 85–153. /Gil'denshtedt I. A. Dnevnik puteshestviya po Slobodsko-Ukrainskoy gubernii akademika Sankt-Peterburgskoy akademii nauk Gil'denshteda v avguste i sentyabre 1774 g. // Khar'kovskiy sbornik: literaturno-nauchnoye prilozheniye k Khar'kovskomu kalendaryu na 1891 god. Vyp.5, otd.2. – Khar'kov, 1891. – S. 85–153./

- Левіна Ф. Залишки цілинної степової рослинності на Куп'янщині у Велико-Бурлуцькому районі // Журнал Біо-ботан. циклу ВУАН. – 1933. – № 5–6. – С. 185–199. /Levina F. Zalyshky tsilynnoyi stepovoyi roslynnosti na Kup'yanshchyni u Velyko-Burluts'komu rayoni // Zhurnal Bio-botan. tsiklu VUAN. – 1933. – №5–6. – S. 185–199./
- Лисецький А.С. Животный мир Харьковской области // Харьковская область: природа и хозяйство. Материалы Харьковского отдела Географического общества Украины. – Харьков: Изд-во ХГУ, 1971. – Вып.8. – С. 95–104. /Lisetskiy A.S. Zhivotnyy mir Khar'kovskoy oblasti // Khar'kovskaya oblast': priroda i khozyaystvo. Materialy Khar'kovskogo otdela Geograficheskogo obshchestva Ukrainy. – Khar'kov: Izd-vo KhGU. – 1971. – Vyp.8. – S. 95–104./
- Никольский А.А. Нестеривка – территория сотрудничества // Млекопитающие Украины и сопредельных стран. Прошлое, современное, будущее. Мат. Межд. научн. териологической конф. – Харьков, 2014. – С. 9–10. /Nikol'skiy A.A. Nesterivka – territoriya sotrudnichestva // Mlekovitayushchiye Ukrainy i sopredel'nykh stran. Proshloye, sovremennoye, budushcheye. Mat. Mezhd. nauchn. teriologicheskoye konf. – Khar'kov, 2014. – S. 9–10./
- Полчанинова Н.Ю. Аннотированный список пауков (Araneae) Харьковской области (Украина) // Вісник Харківського нац. ун-ту. – Сер. біологія. – 2009. – №856, вип.9. – С.136–142. /Polchaninova N.Yu. Annotirovanny spisok paukov (Araneae) Khar'kovskoy oblasti (Ukraina) // Visnyk Kharkivs'kogo nats. un-tu. – Ser. biologiya. – 2009. – №856, vyp.9. – S. 136–142./
- Полчанинова Н.Ю., Слущкий А.И. Дополнение к аннотированному списку пауков (Araneae) Харьковской области (Украина) // Вісник Харківського ун-ту. Сер. біологія. – 2013. – №1056, вип.17. – С. 120–128. /Polchaninova N.Yu., Slutskiy A.I. Dopolneniye k annotirovannomu spisku paukov (Araneae) Khar'kovskoy oblasti (Ukraina) // Visnyk Kharkivskogo un-tu. Ser. biologiya. – 2013. – №1056, vyp.17. – S. 120–128./
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620с. /Ramenskiy L.G. Vvedeniye v kompleksnoye pochvenno-geobotanicheskoye issledovaniye zemel'. – M.: Sel'khozgiz, 1938. – 620s./
- Ронкин В.И., Савченко Г.А. Зависимость пригодности местообитаний для степного сурка *Marmota bobak* (Rodentia, Sciuridae) от структуры растительного покрова // Зоол. журн. – 2000. – Т.79, №10. – С. 1229–1234. /Ronkin V.I., Savchenko G.A. Zavisimost' prigodnosti mestoobitaniy dlya stepnogo surka *Marmota bobak* (Rodentia, Sciuridae) ot struktury rastitel'nogo pokrova // Zool. zhurn. – 2000. – T.79, №10. – S. 1229–1234./
- Савченко Г.А., Ронкин В.И. Пространственная структура поселения *Marmota bobak* на северо-востоке Украины // Вісник Харківського національного університету ім. В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2008. – №814, вип.7. – С. 110–116. /Savchenko G.A., Ronkin V.I. Prostranstvennaya struktura poseleniya *Marmota bobak* na severo-vostoke Ukrainy // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu im. V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2008. – №814, vyp.7. – S. 110–116./
- Середнева Т.А., Незговоров А.Л. Численность и продуктивность степного сурка (*Marmota bobac*) на пастбищных и заповедных территориях Украины // Зоол. журн. – 1977. – Т.56, вып.8. – С. 1216–1225. /Seredneva T.A., Nezgovorov A.L. Chislennost' i produktivnost' stepnogo surka (*Marmota bobac*) na pastbishchnykh i zapovednykh territoriyakh Ukrainy // Zool. zhurn. – 1977. – T.56, vyp.8. – S. 1216–1225./
- Червона книга Харківської області. Тваринний світ / Гід ред. Т.А.Атемасової та Г.О.Шандікова. Гол. ред. В.А.Токарський. – Харків: Вид-во Харківськ. ун-ту, 2013. – 462с. /Chervona knyha Kharkivs'koi oblasti. Tvarynnyy svit / Pid red. T.A.Atemasovoi ta G.O.Shandikova. Gol. red. V.A.Tokars'kyy. – Kharkiv: Vyd-vo Kharkivs'k. un-tu, 2013. – 462s./
- Polchaninova N.Yu., Prokopenko E.V. Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of Left-Bank Ukraine // Arthropoda Selecta. Supplement No 2. – Moscow, KMK Scientific Press, 2013. – 268p.

Представлено: А.М.Волох / Presented by: A.M.Volokh
Рецензент: Н.Ю.Полчанинова / Reviewer: N.Yu.Polchaninova
 Подано до редакції / Received: 24.05.2015

УДК: (57.022+57.032):591.84:591.158.1:597.851

Внутрипопуляционные онтогенетические стратегии у зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex)

Е.Е.Усова, М.А.Кравченко, Д.А.Шабанов

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
e.e.usova@gmail.com, marinakravchenko2106@gmail.com, d.a.shabanov@gmail.com

С использованием скелетохронологии исследовали 575 представителей *Pelophylax esculentus* complex (193 *P. ridibundus*, 348 диплоидных и 34 триплоидных *P. esculentus*) из Харьковской области. Разнообразие лягушек по возрасту и длине тела описали с помощью аппроксимации по методу наименьших квадратов двумя линиями регрессии, соответствующими относительно более мелким и более крупным одновозрастным особям. Эти две группы особей сравнили по популяционно-биологическим параметрам и зарегистрировали синдромы (комплексы связанных признаков), позволяющие рассматривать их как проявления внутрипопуляционных онтогенетических стратегий (ВОС) малоразмерности и крупноразмерности. Малоразмерность/крупноразмерность характеризуются низкой/высокой скоростью роста, ранним/поздним началом участия в нересте самок и поздним/ранним - самцов, высокой/низкой продолжительностью жизни, низкой/высокой плодовитостью самок и большим/малым количеством сезонов размножения, в которых принимает участие особь. С использованием имитационного моделирования показали, что отличия *P. ridibundus* и *P. esculentus* по ВОС могут обеспечивать их устойчивое сосуществование в гемиклональной популяционной системе.

Ключевые слова: *Pelophylax esculentus* complex, скелетохронология, стратегия, малоразмерность, крупноразмерность, имитационное моделирование, гемиклональные популяционные системы.

Внутрішньопопуляційні онтогенетичні стратегії у зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex)

О.Е.Усова, М.О.Кравченко, Д.А.Шабанов

З використанням скелетохронології дослідили 575 представників *Pelophylax esculentus* complex (193 *P. ridibundus*, 348 диплоїдних і 34 триплоїдних *P. esculentus*) з Харківської області. Різноманітність жаб за віком і довжиною тіла описали за допомогою апроксимації за методом найменших квадратів двома лініями регресії, що відповідають відносно дрібнішим та більшим особинам одного віку. Дрібніших та більших особин порівняли за популяційно-біологічними параметрами і зареєстрували синдроми (комплекси пов'язаних ознак), що дозволяють розглядати їх як прояви внутрішньопопуляційних онтогенетичних стратегій (ВОС) малорозмірності та крупнорозмірності. ВОС малорозмірності/крупнорозмірності характеризуються низькою/високою швидкістю росту, раннім/пізнім початком участі у нересті самок і пізнім/раннім – самців, високою/низькою тривалістю життя, низькою/високою плодючістю самок і великою/низькою кількістю сезонів розмноження, в яких бере участь особина. Із застосуванням імітаційного моделювання показали, що відмінності *P. ridibundus* і *P. esculentus* за ВОС можуть забезпечувати їх стійке співіснування в геміклональній популяційній системі.

Ключові слова: *Pelophylax esculentus* complex, скелетохронологія, стратегія, малорозмірність, крупнорозмірність, імітаційне моделювання, геміклональні популяційні системи.

The water frogs' (*Pelophylax esculentus* complex) intrapopulation ontogenetic strategies

O.E.Usova, M.O.Kravchenko, D.A.Shabanov

575 representatives of *Pelophylax esculentus* complex (193 *P. ridibundus*, 348 diploid and 34 triploid *P. esculentus*) from Kharkivska oblast have been studied using skeletochronology. With approximation by the LS method, frogs' diversity on age and body length has been characterized by two regression lines, which correspond to relatively smaller and bigger individuals of the same age. We compared these individuals by population-biological parameters and registered syndromes (complexes of related traits), allowing their consideration as manifestation of intrapopulation ontogenetic strategies (IOS). IOS of undersized/oversized is characterized by relatively low/high growth rate, high/low life expectancy, low/high fertility of females and relatively large/small number of breeding seasons in which the individual takes part. Participation in spawning begins early/late in undersized/oversized females and vice versa in males. By using simulation it has been shown that

differences in IOS between *P. ridibundus* and *P. esculentus* can provide their sustainable coexistence in the hemiclinal population system.

Key words: *Pelophylax esculentus* complex, skeletochronology, strategy, undersized, oversized, simulation, hemiclinal population systems.

Введение

Гбридогенный комплекс зеленых лягушек, *Pelophylax esculentus* complex (= *Rana esculenta* complex) состоит из двух родительских видов: прудовой лягушки, *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), и озерной лягушки, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), а также их межвидовых гибридов различной пloidности (Plötner, 2005; Шабанов, Литвинчук, 2010). Для этих гибридов принято использовать имя, аналогичное видовому: съедобная лягушка, *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758). Для *P. esculentus* характерно гемиклональное наследование, при котором производимые ими гаметы несут или геном *P. ridibundus*, или геном *P. lessonae*, или и тот, и другой геном. Для *P. esculentus* характерно совместное обитание с представителями родительских видов в гемиклональных популяционных системах, ГПС (Кравченко, 2013; Шабанов, 2015). Известны также ГПС, состоящие исключительно из *P. esculentus*.

Один из способов обозначения типов ГПС связан с перечислением входящих в их состав форм лягушек, при этом литера L обозначает *P. lessonae*, R – *P. ridibundus*, а E – *P. esculentus*. Наличие в составе ГПС полиплоидов *P. esculentus* обозначается как E_p. В бассейне р. Северский Донец на территории Харьковской области описан Северско-Донецкий центр разнообразия *Pelophylax esculentus* complex, характеризующийся необычным составом ГПС (Borkin et al., 2004; Боркин и др., 2005; Mezherin et al., 2010; Шабанов, 2015). Для него характерны R-E-ГПС и R-E-E_p-ГПС, а также популяции *P. ridibundus*, а половозрелые представители *P. lessonae* полностью отсутствуют.

Ранее (Шабанов и др., 2014) была высказана гипотеза, что разнообразие особей внутри одной популяции или ГПС (в случае зеленых лягушек) может быть описано как проявление внутривидовых онтогенетических стратегий, ВОС. Онтогенетическая стратегия – это иерархия приоритетов, проявляющихся в развитии организма. Внутривидовая стратегия – один из дискретных или объединенных в континуум вариантов реализации видоспецифичной стратегии, встречающихся у представителей одной популяции или ГПС. ВОС характеризуется определенным синдромом (комплексом связанных признаков), отражающим специфику адаптации к среде.

Целью данной работы была выяснение того, отражает ли внутривидовое разнообразие представителей *Pelophylax esculentus* complex из Харьковской области различие их ВОС. Если это предположение верно, на одних и тех же этапах онтогенеза у одних особей приоритет имеет повышение их собственной жизнеспособности, а у других – размножение. Для достижения цели работы решались следующие задачи:

- определить формы, к которым относятся лягушки, измерить их длину, установить, с помощью скелетохронологии, их возраст и ретроспективно определить их динамику роста на протяжении последних лет жизни;
- изучить эмпирическое разнообразие изученных особей по размеру их тела в определенном возрасте, как по ведущему признаку (т.е. признаку, который может отражать ВОС);
- сравнить группы лягушек, отличающихся по ведущему признаку, по характеристикам, отражающим приоритеты в их онтогенезе: скорости роста, продолжительности жизни, плодовитости самок, времени начала участия в размножении;
- в случае значимых отличий между группами, выделенными по ведущему признаку, по связанным с онтогенетическими приоритетами характеристикам, описать особенности ВОС, реализуемых представителями этих групп;
- установить возможное значение разнообразия особей по их ВОС для устойчивости ГПС представителей *Pelophylax esculentus* complex.

Материал и методы

Состав изученной нами совокупности зеленых лягушек охарактеризован в табл. 1. Все лягушки были собраны в Харьковской области, 550 – в Северско-Донецком центре разнообразия *Pelophylax esculentus* complex (486 – в R-E-E_p-ГПС и 64 – в R-E-ГПС), а 25 – в бассейне Днепра (7 – в R-E-ГПС и 18 – в L-E-R-ГПС). Сбор лягушек проводился в время нереста в темное время суток.

Этапы обработки материала подробно описаны в публикации, касающейся части изученного в данной работе материала (Усова, 2014). Принадлежность особи к одной из форм *Pelophylax esculentus* complex определяли по внешним признакам и размеру эритроцитов (Бондарева и др., 2012). Состав геномов ряда изученных нами особей подтвердили с помощью проточной ДНК-цитометрии (Borkin et al., 2004). Проточную цитометрию проводили С.Н.Литвинчук и Ю.М.Розанов в ЦИН РАН (г. Санкт-Петербург, РФ).

Таблица 1.

Состав изученной совокупности зеленых лягушек с точки зрения их формы (принадлежности к родительскому виду, диплоидным или триплоидным гибридам) и пола

Форма	Незрелых, экз.	Самок, экз.	Самцов, экз.	Всего, экз.
<i>P. ridibundus</i>	13	149	31	193
<i>P. esculentus</i> , 2n	2	134	212	348
<i>P. esculentus</i> , 3n	2	12	20	34
Всего	17	295	263	575

У лягушек удаляли 2-й (длиннейший) палец задней ноги. Его 4-ю фалангу очищали, декальцинировали и получали срезы средней части диафиза (толщиной 20–22 мкм) на замораживающем микротоме. Срезы окрашивали гематоксилином Эрлиха, помещали в глицерин под покровным стеклом и фотографировали под микроскопом USB-камерой. На электронных фотографиях в программе Adobe Photoshop CS5 подсчитывали и измеряли линии склеивания. Результаты измерений переводили в микрометры, используя установленный при помощи фотографирования объект-микрометра коэффициент пересчета. Результаты измерений собирали и обрабатывали в базе данных, созданной в программе Statistica 8, StatSoft Inc.

При интерпретации скелетохронологических препаратов необходимо принять два решения. Во-первых, необходимо определить, какие линии склеивания образовались во время зимовок, а какие связаны с остановкой роста в теплый сезон. Во-вторых, следует принять предположение, сколько линий склеивания было резорбировано (разрушено) из-за расширения костномозговой полости, расположенной внутри кости. После определенного возраста расширение костномозговой полости прекращается, и она заполняется эндостальной костной тканью со своими линиями склеивания. Эти линии важно не спутать с линиями склеивания в периостальной части кости (Смирин, 1983).

Точно определить, сколько линий склеивания в периостальной части кости было резорбировано при расширении костномозговой полости, в ряде случаев невозможно. Однако обоснованное предположение о количестве таких линий можно принять, сравнивая препараты, полученных от разных индивидов из одного или близких местообитаний. Основаниями для принятия гипотезы о количестве резорбированных линий являются поперечник границы между эндостальной и периостальной частью кости (чем он больше, тем больше линий склеивания в периостальной кости могло быть резорбировано); размер первой полностью сохранившейся линии склеивания (которая по своим размерам может соответствовать первой, второй или последующим линиям склеивания, образующимся у лягушек в исследуемом местообитании); видимые на препарате остатки частично резорбированных линий. Принятые нами на этих основаниях предположения о количестве резорбированных линий у изученной совокупности лягушек отражены на рис. 1.

Вычисление длины тела лягушки во время прошлых зимовок основано на предположении, что $P/L = l_i/L_j$, где P – усредненный наружный поперечник кости (ее периостальной части) в момент исследования, L – длина тела в момент исследования, l_i – усредненный поперечник линии склеивания, образовавшейся в момент определенной зимовки, L_j – длина тела, которую особь имела во время соответствующей зимовки. В таком случае $L_j = L \times l_i / P$ (Усова, Шабанов, 2009). На основании оценок размера тела особи во время двух последовательных зимовок можно установить относительный годовой прирост длины тела $g_j = (L_j - L_{j-1}) / L_{j-1}$.

Поиск оптимальных значений коэффициентов для каждой из моделей, аппроксимирующих зарегистрированное нами эмпирическое разнообразие лягушек, осуществляли с помощью надстройки «Поиск решения» в Microsoft Excel. Для этого вычисляли сумму квадратов отклонений между наблюдаемой и расчетной (в соответствии с каждой из моделей) длиной тела каждой особи. Затем надстройка «Поиск решения» минимизировала сумму квадратов отклонений, изменяя значения коэффициентов, подставляемых в соответствующие используемым моделям уравнения.

Плодовитость самок определяли, получая кладки икры в искусственных условиях. Кладки фотографировали цифровым фотоаппаратом, а потом производили подсчет икринок по фотографии.



Рис. 1. Принятые в данной работе предположения о количестве резорбированных линий склеивания в периостальной кости у изученной совокупности лягушек

Изучение устойчивости ГПС *Pelophylax esculentus* complex проводили с использованием имитационной модели, разработанной в соответствии с поставленным нами заданием А.О.Леоновым при участии М.В.Владимировой, Г.Н.Жолткевича (ХНУ имени В.Н.Каразина), J.Newman и Q.Mair (Glasgow Caledonian University). Эта модель является консольным приложением для Java, которое имитирует изменения состава ГПС зеленых лягушек. На основании заданных начальных параметров модель пошагово проводит перестройку описываемой модельной ГПС (рис. 2).

К числу начальных параметров, которые задаются при моделировании, относятся:

- начальный состав (численность особей разных форм и возрастов) модельной ГПС;
- популяционно-биологические параметры всех рассматриваемых в ней групп лягушек (отличающихся по генотипам и возрасту), включающие ее жизнеспособность (вероятность выживания в неконкурентной среде), конкурентоспособность (вероятность сохранения в ходе конкурентного исключения), вероятность образования пары с партнером в ходе размножения, возраст первого размножения, максимальную продолжительность жизни, плодовитость и потребность в ресурсах;
- варианты всех возможных скрещиваний с указанием вероятностей появления различных генотипов в потомстве;
- емкость среды (количество доступных в ней ресурсов);
- сценарии иммиграции и эмиграции (при необходимости).

На каждом шаге работы модели судьба каждой особи в моделируемой ГПС (ее выживание и размножение) определяется случайными процессами и описывается вероятностями, заданными в начальных параметрах модели. С каждыми начальными условиями выполнялось по 10 имитаций. Исходы имитаций классифицировали в зависимости от состава форм лягушек, присутствующих в модельной ГПС через 500 циклов (соответствующих 500 годам), после чего определяли распределение вероятностей разных исходов имитаций в зависимости от начального состава ГПС и принятых параметров жизнеспособности.



Рис. 2. Вычисления в каждом цикле работы имитационной модели (Шабанов, 2015)

Результаты и обсуждение

1. Описание зависимости размера лягушек от их возраста. Зависимость размера изученных лягушек от их возраста показана на рис. 3. Отраженное на этом рисунке разнообразие особей может быть описано с помощью разных моделей (табл. 2).

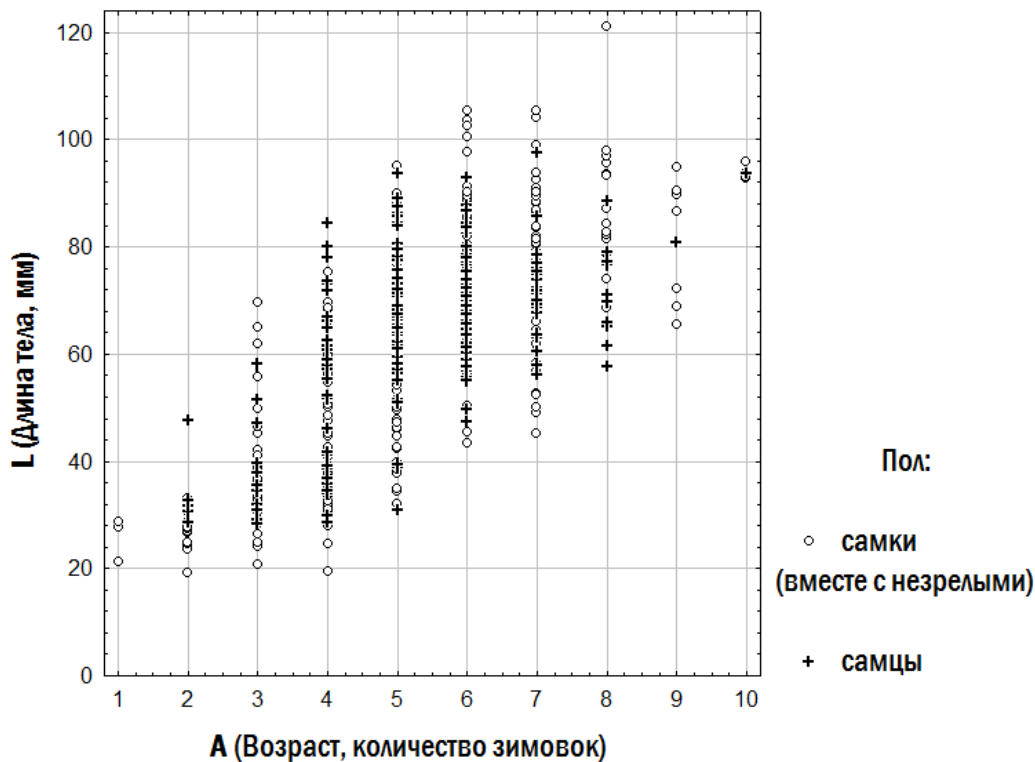


Рис. 3. Зависимость размера лягушек от их возраста

Таблиця 2.

Результати аппроксимации наблюдаемых соответствий возраста (A) и длины тела (L) зеленых лягушек с помощью трех различных моделей

Модели для описания эмпирических данных	Аппроксимация	Сумма квадратов отклонений
Линейная	$L = a + b \times A$ $L = 16,6 + 8,6 \times A$	105 087,5
Квадратичная	$L = a + b \times A + c \times A^2$ $L = -3,7 + 17,2 \times A - 0,8 \times A^2$	99 351,1
Две линейные зависимости для относительно меньших и относительно больших одновозрастных особей	${}^lL = {}^l a + {}^l b \times A$; ${}^bL = {}^b a + {}^b b \times A$	34 906,5
Три линейные зависимости для относительно меньших, промежуточных и больших особей	${}^lL = {}^l a + {}^l b \times A$; ${}^mL = {}^m a + {}^m b \times A$; ${}^bL = {}^b a + {}^b b \times A$	17 559,7

Третья из использованных нами моделей предусматривает, что разнообразие особей одного возраста по их размеру может быть описано с помощью двух линий регрессии, одна из которых соответствует относительно меньшим, а другая – относительно большим одновозрастным особям. Обозначения, использованные в табл. 2, связаны с английскими словами lesser – меньший и bigger – больший. При аппроксимации наблюдаемого разнообразия возраст-размерных соответствий лягушек использованный нами алгоритм вычислял значения коэффициентов двух линейных зависимостей, минимизируя сумму квадратов расстояний от каждой точки до ближайшей к ней прямой. Мы задали ограничения, в соответствии с которыми ${}^b a \geq {}^l a$ и ${}^b b \geq {}^l b$ (обозначения см. в табл. 2). Результат описания эмпирических данных с помощью двух линий регрессии, соответствующих относительно меньшим и относительно большим одновозрастным особям, показан на рис. 4. Модель с тремя линиями регрессии (табл. 2) построена аналогичным образом; в ней добавляется линия регрессии, соответствующая промежуточным (medium) по относительному размеру особям.

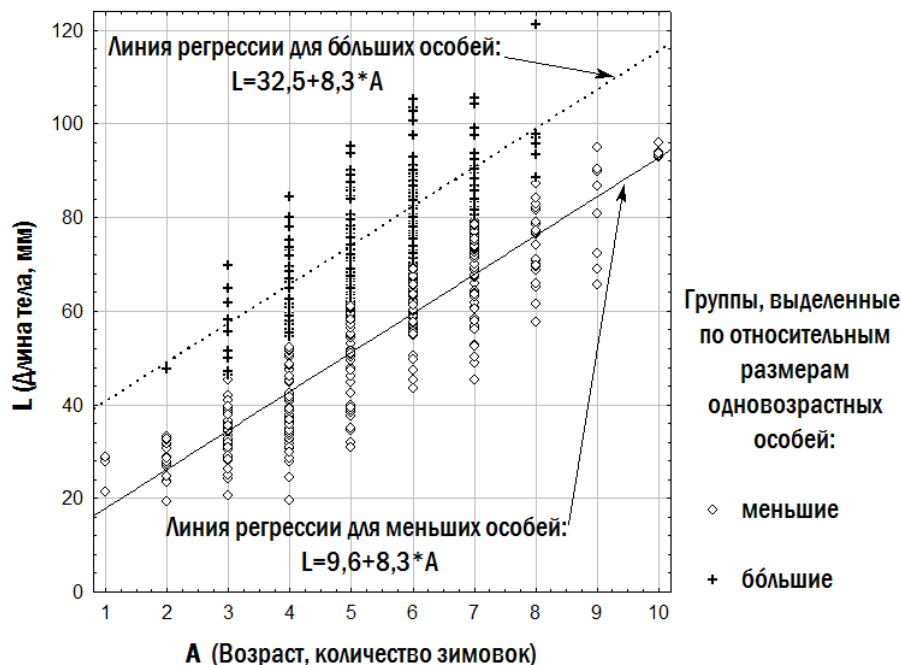


Рис. 4. Аппроксимация эмпирического возраст-размерного разнообразия зеленых лягушек с помощью двух линейных зависимостей

Количество моделей, с помощью которых можно описывать наблюдаемое разнообразие, потенциально неограниченно. Например, модель с тремя линиями регрессии дает лучший результат, чем с двумя. Для выбора оптимального уровня детальности описания можно использовать критерий каменистой осыпи Кэттеля (Халафян, 2007). Согласно этому критерию, для описания эмпирических данных следует использовать модель такого уровня детальности, которому соответствует наиболее острый перегиб зависимости суммы квадратов необъясненных ошибок от количества принимаемых в модели предположений. Этому критерию (рис. 5) соответствует модель с двумя линиями регрессии (рис. 4), которая и используется далее в данной работе.

2. Сравнение разных форм лягушек по ростовому показателю (G). Все рассмотренные нами формы лягушек (диплоиды и триплоиды *P. esculentus*, а также *P. ridibundus*) обоих полов присутствуют как среди относительно меньших, так и среди относительно больших особей. Чтобы сравнить относительные размеры особей разного возраста, необходима независимая от возраста мера. Такой мерой может быть предложенная нами величина G, названная ростовым показателем.

Ростовой показатель вычисляли по формуле $G_{x(j)} = \frac{2 \times (L_x - {}^1L_j)}{{}^bL_j - L_j} - 1$, где $G_{x(j)}$ – ростовой показатель

особи x возраста j ; L_x – длина тела особи x , 1L_j – ожидаемое значение длины особи возраста j , соответствующее линии регрессии для относительно меньших особей (рис. 4), а bL_j – ожидаемое значение длины особи возраста j , соответствующее линии регрессии относительно больших особей. Для лягушек, размер которых соответствует уравнению регрессии для относительно меньших особей, ростовой показатель принимает значение -1, для тех, которые лежат на линии регрессии для больших особей, $G=1$, а для тех, кто находится посередине между двумя линиями регрессии, – $G=0$.

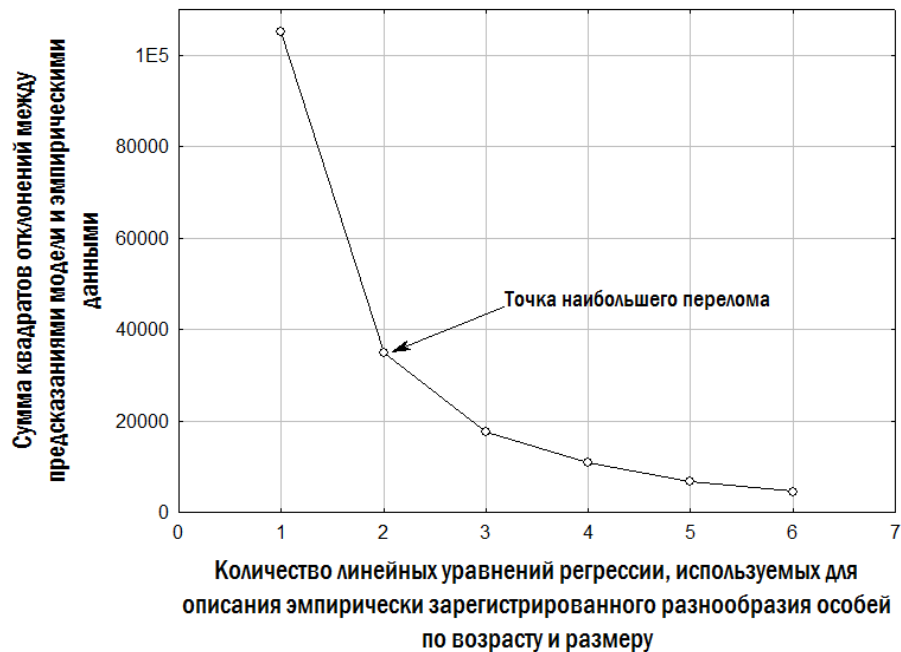


Рис. 5. Выбор сложности модели для описания эмпирически зарегистрированного разнообразия особей, с помощью критерия каменистой осыпи Кэттеля

С помощью критерия Краскела–Уоллиса (непараметрического аналога дисперсионного анализа) мы определили влияние на ростовой показатель (G) лягушек трех факторов: формы, пола и локалитетов, где собирали выборки. Мы сравнивали три локалитета с самыми многочисленными выборками: окрестности биостанции ХНУ имени В.Н.Каразина в с. Гайдары (132 особи), Иськов пруд в

окрестностях с. Гайдары (137 особей) и Нижний Добрицкий пруд в окрестностях с. Великая Гомольша (130 особей). Все эти три местообитания расположены в Змиевском районе Харьковской области в Национальном природном парке «Гомольшанские леса» или в его окрестностях. Единственный фактор, влияние которого на ростовой показатель (G) оказалось значимым, – форма представителей *Pelophylax esculentus* complex. Влияние пола оказалось незначимым и даже меньшим, чем влияние локалитета (рис. 6).

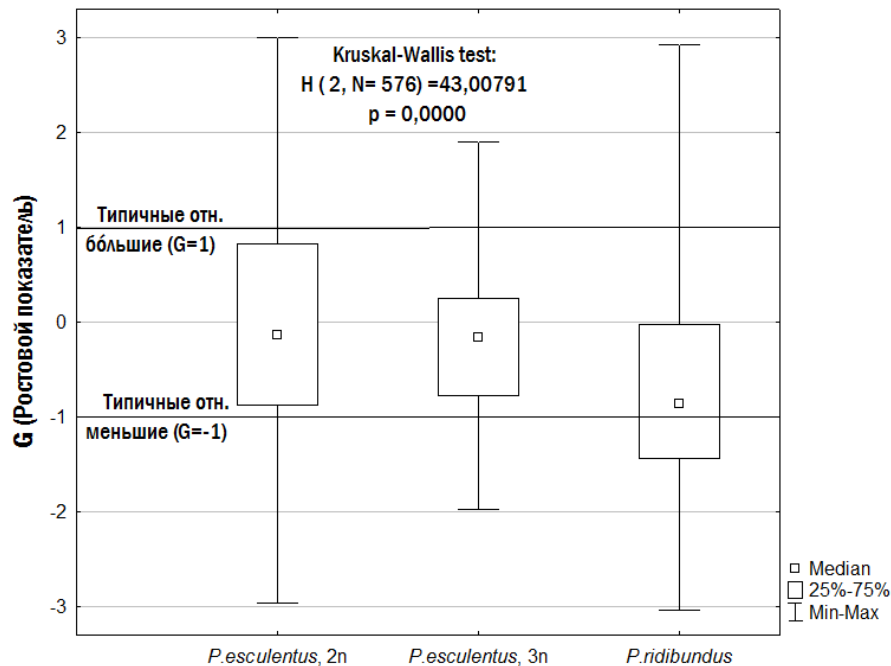


Рис. 6. Сравнение значений ростового показателя (G) у трех рассмотренных форм зеленых лягушек

Несмотря на то, что среди относительно меньших ($G < 0$) и относительно бóльших ($G > 0$) особей есть представители всех трех форм, представители родительского вида имеют более низкие значения ростового показателя (G), чем гибриды. Для всей изученной нами совокупности особей при попарном сравнении форм по Манну-Уитни ростовой показатель (G) значимо ниже у *P. ridibundus*, чем у диплоидов *P. esculentus* ($p < 0,000001$), и чем у триплоидов *P. esculentus* ($p = 0,0028$). Уровень отличий таков, что его следует считать значимым даже с учетом поправки на множественные сравнения. Отличия между диплоидами и триплоидами *P. esculentus* незначимы ($p = 0,59$).

3. Связь относительных размеров одновозрастных особей со скоростью их роста.

Показанные на рис. 4 линии регрессии описывают не динамику индивидуального роста каждой особи, а разнообразие особей, наблюдаемых в выборках из ГПС. Примеры динамики индивидуального роста показаны на рис. 7. На этом рисунке показаны все особи, для которых рассчитаны размеры для 7 последовательных зимовок (№№ 5–13 на рис. 7). Все эти особи (а также все, для которых получены оценки размеров для 6 зимовок) относятся к группе относительно меньших ($G < 0$). Среди относительно бóльших особей ($G > 0$) есть только 4, для которых рассчитаны размеры во время 5 зимовок (№№ 1–4 на рис. 7). Таким образом, на рис. 7 показаны особи обеих размерных групп, рост которых прослежен на протяжении наибольшего срока. Среди таких особей есть как *P. ridibundus*, так и *P. esculentus*; большинство этих особей – самки, но среди них есть и один самец (особь №8).

Разница между относительно меньшими ($G < 0$) и относительно бóльшими ($G > 0$) одновозрастными особями связана с разной скоростью их роста в возрасте 3–4 года (табл. 3). Переход из группы меньших особей в группу бóльших (примером которого может быть рост особи №2 на рис. 7) связан с периодом их ускоренного роста.

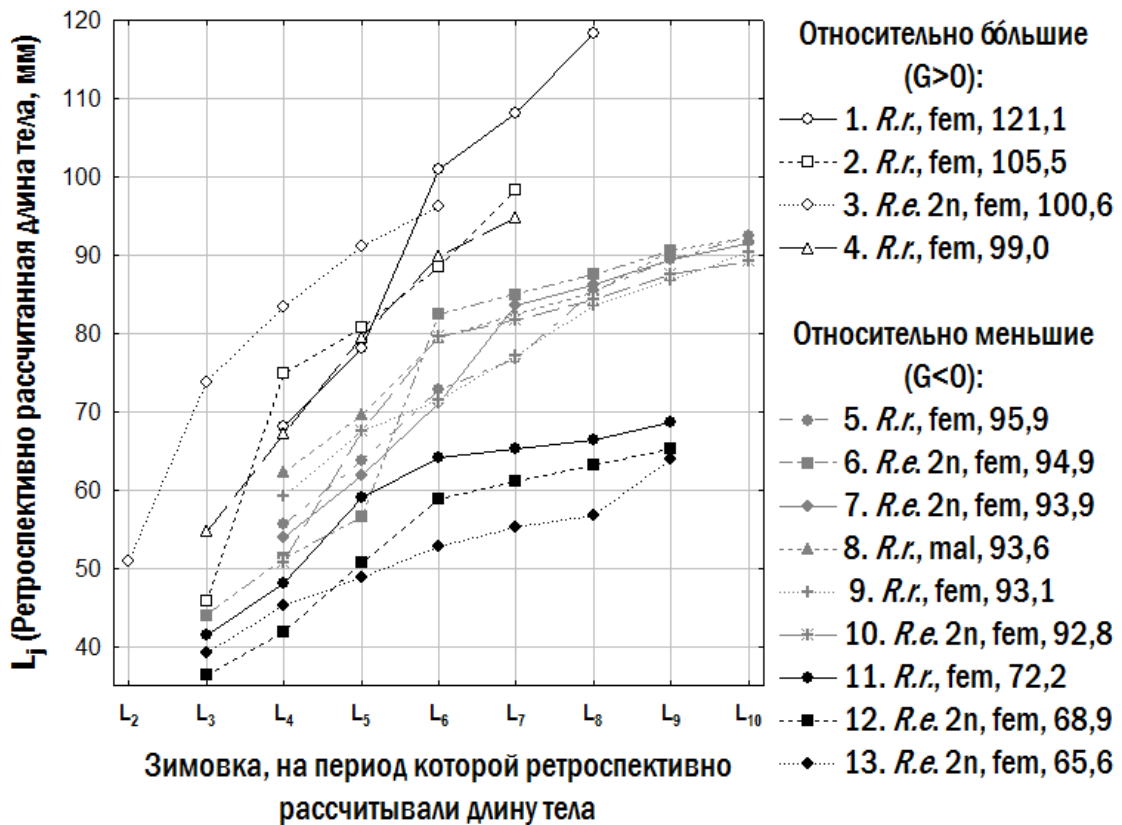


Рис. 7. Примеры динамики изменения длины тела отдельными представителями *Pelophylax esculentus* complex. Для каждой особи указана ее форма, пол и длина тела (в мм)

Таблица 3.
 Сравнение относительных приростов на 3-м и 4-м годах жизни относительно меньших (G<0) и относительно больших (G>0) одновозрастных особей

Показатель	Относительно меньшие особи (G<0)	Относительно большие особи (G>0)	p (по Манну-Уитни)
Медианное значение прироста на 3-м году	$l_g^{me_3} = 0,170$	$b_g^{me_3} = 0,450$	0,001
Медианное значение прироста на 4-м году	$l_g^{me_4} = 0,176$	$b_g^{me_4} = 0,288$	0,000007

4. Связь относительных размеров одновозрастных особей с плодовитостью самок. Чтобы проверить предположение (Шабанов и др., 2014), что относительно меньшие и большие особи отличаются по их внутривидовым онтогенетическим стратегиям (ВОС), надо сравнить эти группы особей по плодовитости самок, продолжительности жизни и сроку начала размножения.

Ростовой показатель (G) значимо связан с плодовитостью самок: коэффициент непараметрической корреляции Спирмана r_s равен 0,34 ($p=0,009$). Уравнение регрессии, описывающее связь плодовитости (F) с возрастом (A), имеет для относительно меньших самок вид $F = -1325 + 335 \times A$, а для относительно больших – $F = 179 + 316 \times A$. Сравняя плодовитость самок из двух размерных групп (рис. 8) для тех возрастов, по которым мы можем провести сравнение (5, 6 и 7 лет), мы можем убедиться, что и средние значения, и медианы откладываемого количества икринок у относительно больших самок в 2-3 раза выше, чем у относительно меньших самок того же возраста.

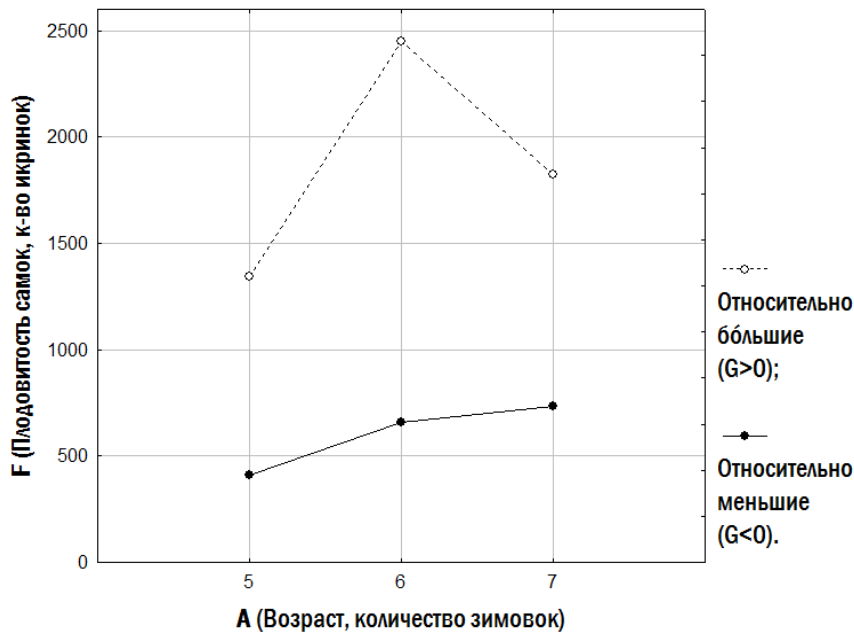


Рис. 8. Медианы количества икринок, откладываемых самками двух размерных групп

5. Связь относительных размеров одновозрастных особей с их продолжительностью жизни. Самые старые особи в изученной нами выборке относятся к группе меньших по размеру (рис. 4, рис. 7). Среди особей старше 6 лет возраст относительно меньших значимо ($p=0,045$ при сравнении по Манну-Уитни) превышает возраст относительно бóльших. Помимо этого, с ожидаемой продолжительностью жизни тесно связан прирост на 4-м году жизни (рис. 9).

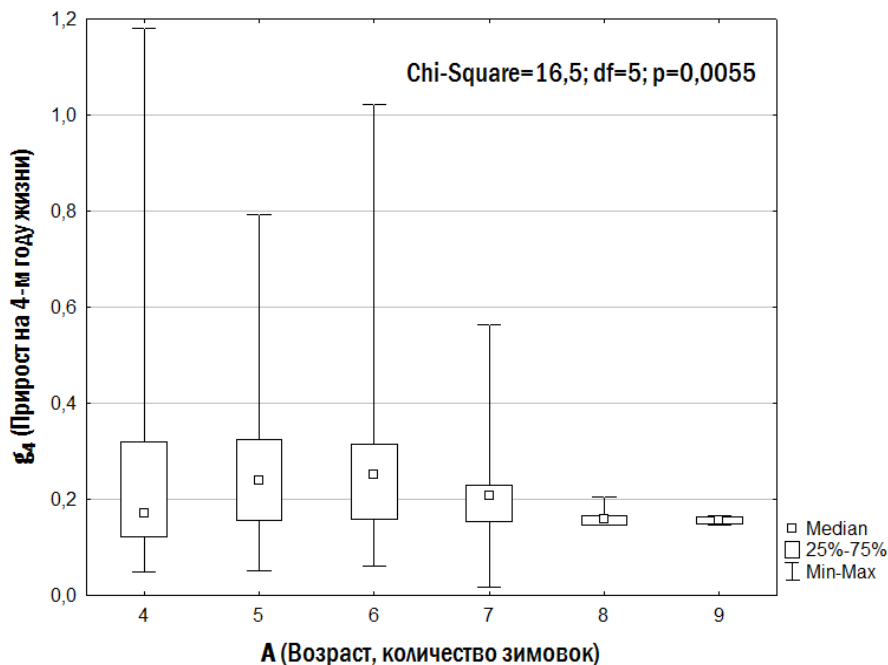


Рис. 9. Приросты 4-го года жизни, характерные для особей, доживших до разного возраста

На основании результатов, отраженных на рис. 9, можно установить, что у особей в возрасте от 4-х до 6-ти лет приросты 4-го года могут быть весьма различными: и небольшими (до 30%), и весьма значительными (до 100%). Большинство особей 7-ми лет и все особи более старших возрастов имеют небольшие приросты 4-го года. Это означает, что лягушки, которые быстро растут между третьей и четвертой зимовкой, имеют незначительные шансы оказаться «долгожителями».

6. Связь относительных размеров одновозрастных особей с наступлением половозрелости и началом участия в размножении. Для оценки времени созревания изучаемых нами лягушек могут быть использованы три группы данных.

Первый способ оценки времени наступления половой зрелости связан с изучением динамики роста особей в течение их жизни. До того, как особь начинает участвовать в нересте, вся полученная ею энергия, не затраченная на текущие потребности жизнедеятельности, тратится на ее рост и развитие. После того, как особь приступает к размножению, существенная часть затрат энергии (особенно у самок) оказывается связанной с размножением, и ее рост должен замедляться. Определив момент замедления роста в течение жизни особи, мы можем предположить, что он соответствует возрасту, в котором она начинает «инвестировать» не только в себя, но и в своих потомков. Подобный анализ можно выполнить по данным, представленным на рис. 10.

Снижение показанной на рис. 10 величины (отношения прироста в последующем году к приросту в предшествующем) означает замедление скорости роста в определенном возрасте, а значения, превышающие 1, – ускорение роста. На основании показанных на рис. 10 данных можно установить, что среди относительно меньших особей ($G < 0$) замедление роста у самок происходит на 4-м году жизни, а у самцов – на 5-м и 6-м; среди относительно больших особей ($G > 0$) у самок – на 6-м году жизни, а у самцов – на 5-м (снижение на 8-м году связано с тем, что показанное на рисунке значение вычислено по единственному самцу из этой группы, пережившему 8-ю зимовку).

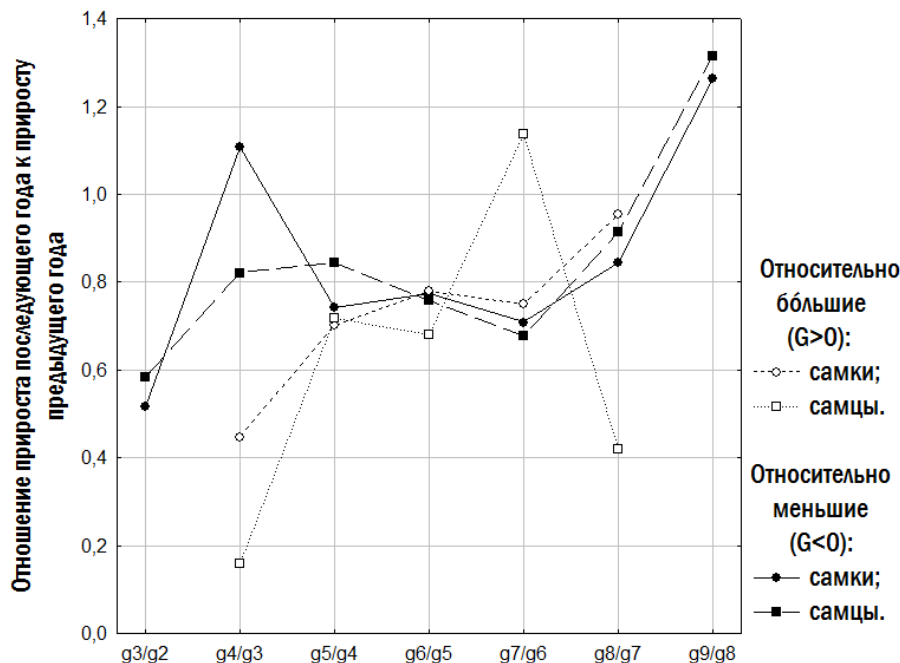


Рис. 10. Изменения средних отношений годовых приростов для двух последовательных годов жизни у самок и самцов групп, выделенных по относительным размерам одновозрастных особей

Второй способ оценки начала участия особей в размножении связан с анализом их возрастного состава в собранных на нересте выборках. Исследованных нами лягушек собирали на местах нереста во время нереста; единственное исключение было сделано для незрелых особей. Если

лягушки младших возрастных классов представлены в наших сборах меньше, чем представители старших, это означает, что во время нереста они находятся не на нерестилищах, а где-то в другом месте. С этой точки зрения, возрасту, в котором все особи впервые принимают участие в нересте, должен соответствовать максимум на показанных на рис. 11 гистограммах. Сокращение следующих по численности возрастных классов связано, в первую очередь, с их смертностью.

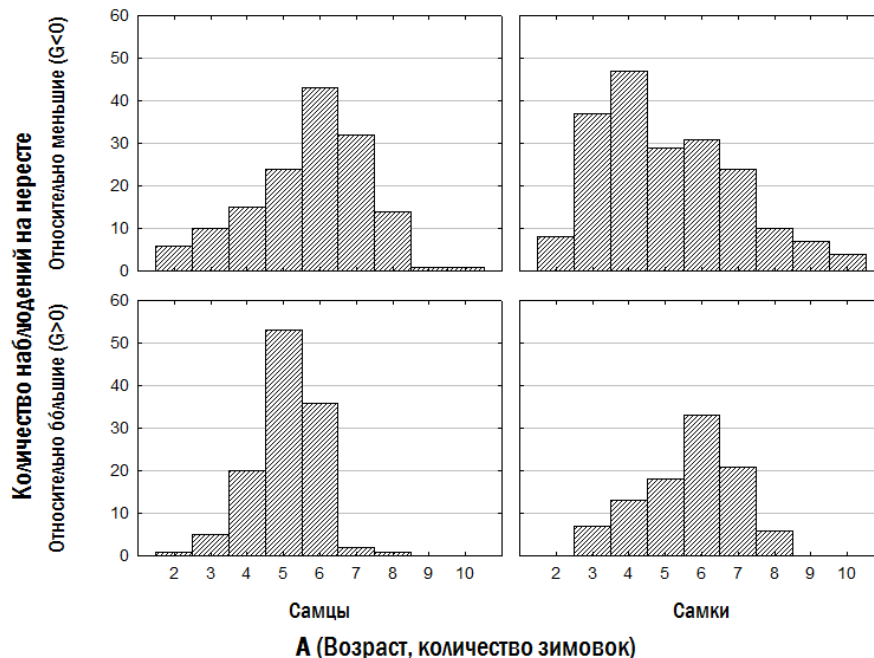


Рис. 11. Распределение лягушек в изученной нами выборке по полу и принадлежности к размерной группе

Бóльшие самцы приходят на нерест в полном составе раньше, чем меньшие: в 5 лет, а не в 6 (рис. 11). Бóльшие самки приходят позже, чем меньшие: в 6 лет, а не в 4. Эти результаты полностью соответствуют тем, которые были получены с использованием предыдущего метода оценки начала участия в размножении (рис. 10).

Наконец, третий способ определения срока созревания особей – определение наличия или отсутствия сформированных гамет у особей определенного возраста. Благодаря кариогенетическим исследованиям, которые проводила О.В.Бирюк, мы смогли установить наличие или отсутствие сформированных сперматозоидов в семенниках 37 молодых самцов всех трех рассматриваемых в данной работе форм (*P. ridibundus*, диплоидов и триплоидов *P. esculentus*). Среди 25 двухлеток сперматозоиды не производил 21, среди 9 трехлеток – 5. Все три изученных четырехлетних самца производили сперматозоиды. Среди двух- и трехлеток те, которые производили сперматозоиды, были мельче (незначимо), чем те, что еще не приступили к их продукции (Biriuk et al., 2015).

Резюмируя сказанное, мы можем установить, что, по всей видимости, физиологическое достижение половозрелости у всех лягушек в изученном нами регионе происходит к возрасту 3–4 года. Тем не менее, к полноценному участию в нересте (сопровождающемся присутствием на местах нереста и существенными затратами энергии на размножение) большинство лягушек переходит существенно позже.

7. Относительно бóльшие или меньшие размеры одновозрастных особей как проявления внутривидовых онтогенетических стратегий (ВОС). Мы установили, что лягушки двух выделенных нами групп отличаются по синдрому (связанному комплексу) признаков, отражающему специфику их адаптации к среде. Эти отличия соответствуют ранее изложенным представлениям о внутривидовых онтогенетических стратегиях (Шабанов и др., 2014). Согласно данным в

указанной статье определениям, тугорослость – ВОС, которая характеризуется относительно низкой скоростью роста, замедленным созреванием, уменьшенным количеством потомков за каждый цикл размножения и относительно большей продолжительностью жизни. В свою очередь, скороспелость – ВОС, которая характеризуется относительно высокой скоростью роста, ранним созреванием, повышенным количеством потомков за каждый цикл размножения и относительно более короткой продолжительностью жизни.

Изложенные в упомянутой статье предположения подтвердились во всех отношениях, кроме одного. В ней предполагалось, что связанная с меньшими размерами стратегия характеризуется замедленным созреванием, а связанная с большими размерами – с ускоренным созреванием. Это предположение основывалось в первую очередь на результатах исследования *Bufo bufo* (L., 1758), серых жаб (Маро и др., 2008). Как мы убедились, в отношении представителей *Pelophylax esculentus complex* это предположение не оправдывается; при переходе от одной стратегии к другой сроки созревания разных полов изменяются в разном направлении. В связи с этим, в табл. 4, обобщающей отличия зарегистрированных нами ВОС, рассматриваемые нами стратегии названы малоразмерностью и крупноразмерностью. Эти стратегии в целом соответствуют ранее описанным тугорослости и скороспелости (Шабанов и др., 2014), отличаясь от них более сложным характером вступления в размножение.

Таблица 4.

Сравнение внутривидовых онтогенетических стратегий (ВОС) малоразмерности и крупноразмерности

ВОС Характеристики	Малоразмерность (undersized); G<0		Крупноразмерность (oversized); G>0	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
Размеры	Относительно меньшие: ${}^lL = 9,7 + 8,3 \times A$		Относительно большие: ${}^bL = 32,5 + 8,3 \times A$	
Скорость роста в возрасте 3–4 года	Относительно низкая: ${}^l g^{me_3} = 0,170; {}^l g^{me_4} = 0,176$		Относительно высокая: ${}^b g^{me_3} = 0,450; {}^b g^{me_4} = 0,288$	
Полноценное участие в нересте	Относит. раннее: с 4 лет	Относит. позднее: с 6 лет	Относит. позднее: с 6 лет	Относит. раннее: с 5 лет
Продолжительность жизни	Относительно высокая: до 10 лет		Относительно низкая: до 8 лет	
Плодовитость самок	Относит. низкая: $F = -1325 + 335 \times A$	–	Относит. высокая: $F = 179 + 316 \times A$	–
Количество сезонов размножения	Особо большое: до 7 лет	Относ. большое: до 5 лет	Особо малое: до 3 лет	Относит. малое: до 4 лет

Следует особо подчеркнуть, что малоразмерные (G<0) и крупноразмерные (G>0) особи встречаются в одних и тех же местообитаниях и принадлежат как к *P. ridibundus*, так и к диплоидам и триплоидам *P. esculentus*. Тем не менее, как установлено нами (рис. 6), у *P. esculentus* ВОС крупноразмерности встречается значительно чаще, чем у *P. ridibundus*.

8. Возможное значение разнообразия ВОС, реализуемых представителями *Pelophylax esculentus complex* в одной ГПС. Поскольку ВОС малоразмерности и крупноразмерности встречаются у зеленых лягушек, совместно обитающих в одной ГПС, мы рассматриваем это разнообразие как приспособление к внутривидовым взаимодействиям. Для изучения его значения может быть полезно имитационное моделирование. Описанный ниже феномен был впервые зарегистрирован нами в ходе экспериментов с имитационной моделью ГПС зеленых лягушек, выполненной в среде Microsoft Excel (Кравченко, 2013). Затем он был детальнее исследован нами с использованием описанной выше модели А.О.Леонова (Shabanov et al., 2015).

Мы рассматривали R-E-ГПС, состоящие из *P. ridibundus* и диплоидных *P. esculentus*, которые передают в гаметах женский геном *P. lessonae*. Для обозначения геномов *P. ridibundus* мы используем литеру R, а для обозначения геномов *P. lessonae* – литеру L. Мужские геномы обозначаются надстрочным знаком Y, а женские – X (гетерогаметным полом у зеленых лягушек является мужской; Plötner, 2005). Клональный характер передачи генома обозначается заключением его символа в

скобки. Используя эти обозначения, можно перечислить все типы скрещиваний, которые могут происходить в описываемой ГПС:

- воспроизводство родительского вида: $\text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{X}}\text{R} \times \text{♂}^{\text{X}}\text{R}^{\text{Y}}\text{R} \rightarrow \text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{X}}\text{R} : \text{♂}^{\text{X}}\text{R}^{\text{Y}}\text{R}$;
- скрещивание представителей родительского вида с гибридами, при котором все потомство состоит из гибридов: $\text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{X}}\text{R} \times \text{♂}^{\text{Y}}\text{R}^{\text{X}}\text{L} \rightarrow \text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{X}}\text{L}$; $\text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{X}}\text{L} \times \text{♂}^{\text{X}}\text{R}^{\text{Y}}\text{R} \rightarrow \text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{X}}\text{L} : \text{♂}^{\text{Y}}\text{R}^{\text{X}}\text{L}$;
- скрещивание гибридов с образованием нежизнеспособных представителей отсутствующего в данной ГПС родительского вида: $\text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{X}}\text{L} \times \text{♂}^{\text{Y}}\text{R}^{\text{X}}\text{L} \rightarrow \text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{X}}\text{L} \times \text{♂}^{\text{Y}}\text{R}^{\text{X}}\text{L} \rightarrow \dagger$ (Plötner, 2005; Шабанов, 2015).

Трансформации описанной R-E-ГПС могут привести к одному из трех исходов:

- исход №1: переход к популяции *P. ridibundus*; вследствие исчезновения *P. esculentus*;
- исход №2: сохранение R-E-ГПС вследствие сосуществования *P. ridibundus* и *P. esculentus*;
- исход №3: гибель ГПС вследствие исчезновения в ней *P. ridibundus*.

Если популяционнобиологические параметры *P. ridibundus* и *P. esculentus*, принимаемые при моделировании, идентичны, доля *P. esculentus* в ГПС непрерывно растет, вследствие их более эффективного воспроизводства. В таком случае трансформации R-E-ГПС приводят к исходу №3. Такой результат означает, что представление об идентичности параметров жизнеспособности у *P. ridibundus* и *P. esculentus* не соответствует действительности. Если бы это предположение было справедливо, R-E-ГПС существовали бы относительно недолго и закономерно исчезали. В то же время нам известно, что такие системы широко распространены в бассейнах р. Мжа и р. Уды, правых притоков р. Северского Донца (Шабанов, 2015).

Мы предположили, что устойчивое сосуществование *P. ridibundus* и *P. esculentus* может объясняться более низкой жизнеспособностью *P. esculentus*. В соответствии с этим предположением, снижение жизнеспособности гибридов должно компенсировать преимущество в их воспроизводстве. Как показано на рис. 12, это предположение не оправдалось: в зависимости от соотношений смертности *P. ridibundus* и *P. esculentus* реализуется или исход №1, или исход №3.

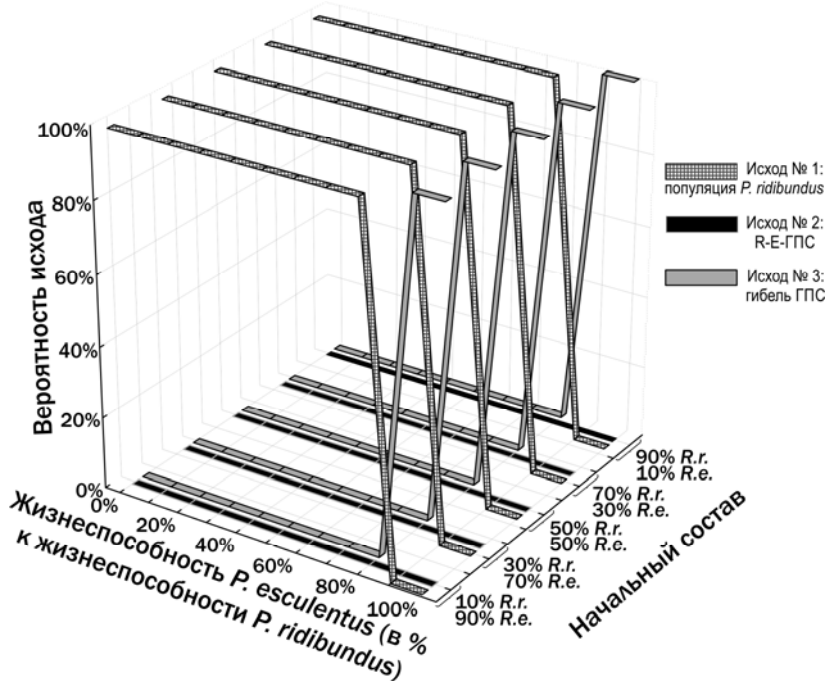


Рис. 12. Результаты моделирования трансформаций R-E-ГПС при предположении, что *P. ridibundus* и *P. esculentus* отличаются только по вероятности их гибели

Иной результат наблюдается в случае, если *P. ridibundus* и *P. esculentus* реализуют различные ВОС. На рис. 13 показаны результаты моделирования в том случае, если *P. ridibundus* реализует ВОС тугорослости, а *P. esculentus* – ВОС скороспелости (Шабанов и др., 2014). В этом случае возникает зона соотношения жизнеспособностей двух форм, где возможно их устойчивое сосуществование.

Мы предполагаем, что устойчивое существование R-E-ГПС связано с разнообразием внутривидовых онтогенетических стратегий особей в их составе.

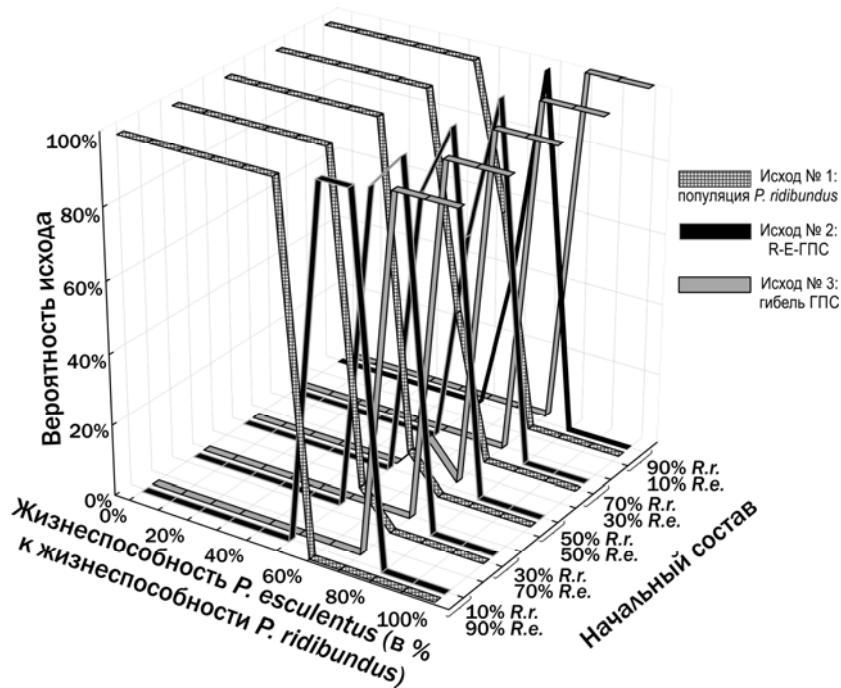


Рис. 13. Результаты моделирования трансформаций R-E-ГПС при предположении, что *P. ridibundus* и *P. esculentus* отличаются по их ВОС

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность классику скелетохронологических исследований амфибий Э.М.Смириной (г. Москва) за помощь в освоении использованной в работе методики, О.В.Бирюк за кариогенетические исследования ряда изученных нами особей лягушек, членам группы популяционной экологии амфибий Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина А.В.Коршунову, Е.В.Мелешко и другим за помощь в сборе и обработке материала, сотрудникам ЦИН РАН (г. Санкт-Петербург) С.Н.Литвинчуку и Ю.М.Розанову за определение генотипов ряда изученных особей с использованием проточной ДНК-цитометрии, а также А.О.Леонову, М.В.Владимировой, Г.Н.Жолткевичу (ХНУ имени В.Н.Каразина), J.Newman и Q.Mair (Glasgow Caledonian University) за помощь в имитационном моделировании. Кроме того, авторы выражают благодарность А.А.Атемасову за конструктивную критику данной работы.

Список литературы

- Бондарева А.А., Бибик Ю.С., Самило С.М., Шабанов Д.А. Цитогенетические особенности эритроцитов зеленых лягушек из Северско-Донецкого центра разнообразия *Pelophylax esculentus* complex // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразина. Серія «Біологія». – 2012. – Вип.15 (№1008). – С. 116–123. /Bondareva A.A., Bibik Yu.S., Samilo S.M., Shabanov D.A. Tsitogeneticheskiye osobennosti eritrotsitov zelenykh lyagushek iz Seversko-Donetskogo tsentra raznoobraziya *Pelophylax esculentus* complex // Visnyk Kharkiv'skogo natsional'nogo universitetu imeni V.N.Karazina. Seriya «Biologiya». – 2012. – Vyp.15 (№1008). – S. 116–123./ http://batrachos.com/Бондарева_2012_Цитогенетические
- Боркин Л.Я., Зиненко А.И., Коршунов А.В. и др. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на Востоке Украины // Матеріали І конференції Українського Герпетологічного Товариства – К.: Зоомузей ННПМ НАНУ, 2005. – С. 23–26. /Borkin L.Ya., Zinenko A.I., Korshunov A.V. i dr. Massovaya poliploidiya v gibridogennom komplekse *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) na Vostoke Ukrainyi // Materlali I konferentsiyi Ukrayinskogo Gerpetologichnogo Tovarisstva – K.: Zoomuzey NNPM NANU, 2005. – S. 23–26. http://batrachos.com/Боркин_др_2005_Полиплоидия
- Кравченко М.О. Экологічна стійкість популяційних систем гібридогенного комплексу зеленых жаб (*Pelophylax esculentus* complex). Автореф. дис. ... канд. біол. наук / 03.00.16 – екологія. –

- Дніпропетровськ, 2013. – 20с. /Kravchenko M.O. Ekologichna stiykist' populyatsiynykh system gibrydogennogo kompleksu zelenykh zhab (*Pelophylax esculentus* complex). Avtoref. dys. ... kand. biol. nauk / 03.00.16 – ekologiya. – Dnipropetrovs'k, 2013. – 20s. / http://batrachos.com/Кравченко_Автореферат
- Маро А.Н., Шабанова А.В., Шабанов Д.А. Могут ли условия развития головастика *Bufo bufo* определять темпы постметаморфического роста и созревания жаб? // Вопросы герпетологии. Материалы III съезда Герпетологического общества им. А.М.Никольского. – СПб, 2008. – С. 274–280. /Maro A.N., Shabanova A.V., Shabanov D.A. Mogut li usloviya razvitiya golovastikov *Bufo bufo* opredelyat' tempy postmetamorfoicheskogo rosta i sozrevaniya zhab? // Voprosy gerpetologii. Materialy III s'yezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A.M.Nikol'skogo. – SPb, 2008. – S. 274–280. / http://batrachos.com/Маро_др_2008_Стратегии_серых_жаб
- Смирин Э.М. Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // Зоол. журн. – 1983. – Т.63, №3. – С. 437–444. /Smirina E.M. Prizhiznennoye opredeleniye vozrasta i retrospektivnaya otsenka razmerov tela seroy zhaby (*Bufo bufo*) // Zool. zhurn. – 1983. – T.63, №3. – S. 437–444. /
- Усова Е.Е. Возраст и скорость роста зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) Нижнего Добрицкого пруда (Змиевской район Харьковской области) // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2014. – Вип.20, №1100. – С. 204–212. /Usova Ye.Ye. Vozrast i skorost' rosta zelenykh lyagushek (*Pelophylax esculentus* complex) Nizhnego Dobritskogo pruda (Zmiyevskoy rayon Khar'kovskoy oblasti) // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu imeni V.N. Karazina. Seriya: biologiya. – 2014. – Vyp.20, №1100. – S. 204–212. / http://batrachos.com/Усова_2014_Нижний_Добрицкий
- Усова Е.Е., Шабанов Д.А. Об оптимизации методики ретроспективной оценки динамики размеров тела представителей *Pelophylax esculentus* complex (Amphibia, Ranidae) при помощи скелетохронологии // Zoocenosis-2009. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 278–280. /Usova Ye.Ye., Shabanov D.A. Ob optimizatsii metodiki retrospektivnoy otsenki dinamiki razmerov tela predstaviteley *Pelophylax esculentus* complex (Amphibia, Ranidae) pri pomoshchi skeletokhronologii // Zoocenosis-2009. Bioriznomanityta ta rol' tvaryn v ekosistemakh. – Dnipropetrovs'k: Lira, 2009. – S. 278–280. / http://batrachos.com/Усова_Шабанов_2009
- Халафян А.А. Statistica 6. Статистический анализ данных. – М.: ООО «Бином-Пресс», 2007. – 512с. /Khalafyan A.A. Statistica 6. Statisticheskiy analiz dannykh. – M.: OOO «Binom-Press», 2007. – 512s. /
- Шабанов Д.А. Еволюційна екологія популяційних систем гібридогенного комплексу зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex) Лівобережного лісостепу України. Автореф. дис. ... д-ра біол. наук / 03.00.16 – екологія. – Дніпропетровськ, 2015. – 36с. /Shabanov D.A. Evolyutsiyna ekologiya populyatsiynykh system gibrydogennogo kompleksu zelenykh zhab (*Pelophylax esculentus* complex) Livoberezhnogo lisostepu Ukrainy. Avtoref. dys. ... d-ra biol. nauk / 03.00.16 – ekologiya. – Dnipropetrovs'k, 2015. – 36s. / http://batrachos.com/Shabanov_2015_аутограф
- Шабанов Д.А., Коршунов А.В., Кравченко М.А. и др. Внутрипопуляционные онтогенетические стратегии скороспелости и тугорослости: определение на примере бесхвостых амфибий // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2014. – Вип.22, №1126. – С. 115–124. /Shabanov D.A., Korshunov A.V., Kravchenko M.A. i dr. Vnutripopulyatsionnyye ontogeneticheskiye strategii skorospelosti i tugoroslosti: opredeleniye na primere beskhvostykh amfibiyy // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu imeni V.N. Karazina. Seriya: Biologiya. – 2014. – Vyp.22, №1126. – S. 115–124. / http://batrachos.com/Шабанов_др_2014_Стратегии
- Шабанов Д.А., Литвинчук С.Н. Зеленые лягушки: жизнь без правил или особый способ эволюции? // Природа. – 2010. – №3. – С. 29–36. /Shabanov D.A., Litvinchuk S.N. Zelenyye lyagusshki: zhizn' bez pravil ili osobyuy sposob evolyutsii? // Priroda. – 2010. – №3. – S. 29–36. / <http://batrachos.com/Лягушки>
- Biriuk O., Usova O., Meleshko O., Shabanov D. Composition and characteristic of subadult water frogs sample (*Pelophylax esculentus* complex) // Book of abstracts of the 3rd International workshop-conference: Research and conservation of European herpetofauna and its environment: *Bombina bombina*, *Emys orbicularis*, and *Coronella austriaca*. – Daugavpils, Latvia, 2015. – P.8. http://batrachos.com/Theses_in_Latvia
- Borkin L.J., Korshunov A.V., Lada G.A. et al. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine // Russian Journal of Herpetology. – 2004. – Vol.11, No 3. – P. 194–213. http://batrachos.com/Borkin_ea_2004_Mass_occurrence
- Plötner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche. – Bielefeld: Laurenti-Verlag, 2005. – 161s.
- Mezhzherin S.V., Morozov-Leonov S.Yu., Rostovskaya O.V. et al. The ploidy and genetic structure of hybrid populations of water frogs *Pelophylax esculentus* complex (Amphibia, Ranidae) of Ukraine fauna // Cytology and Genetics. – 2010. – Vol.44, No 3. – P. 212–216.
- Shabanov D., Usova O., Kravchenko M. et al. Sustainable coexistence of the parental species and hemiclinal specific hybrids is provided by the variety of ontogenetic strategies // Herpetological Facts Journal. – 2015. – Vol.2. – P. 35–43. http://batrachos.com/Shabanov_ea_2015_Sustainable_coexistence

Представлено: Т.Ю.Маркіна / Presented by: T.Yu.Markina

Рецензент: А.А.Атемасов / Reviewer: A.A.Atemasov

Подано до редакції / Received: 1.10.2015

УДК: 595.143: 57.063.6:591.522

Роль екологічних і історичних факторів та міжвидової конкуренції в формуванні ареалів п'явок (Hirudinida)

С.Ю.Утевський¹, М.В.Владимирська¹, Д.Палатов²

¹Харківський національний університет імені В.Н.Каразіна (Харків, Україна)

²Московський державний університет імені М.В.Ломоносова (Москва, Росія)

Досліджено і проаналізовано значення історичних, географічних і екологічних факторів, міжвидової конкуренції та гібридизації для видоутворення і формування ареалів у п'явок. Отримані результати щодо закономірностей поширення, філогеографії і репродуктивної біології свідчать про різні механізми формування ареалів у видів з наземними стадіями в життєвому циклі та у видів, які ведуть виключно водний спосіб життя. Видоутворення й формування ареалів видів, які не мають високої здатності розповсюджуватися на суходолі, відбувалося переважно через дію історичних факторів – виникнення географічних бар'єрів у минулому. Навпаки, види з наземними стадіями у життєвому циклі мають паскоподібні ареали, що простягаються зі сходу на захід і збігаються з головними природними зонами.

Ключові слова: п'явки, *Hirudo*, видоутворення, екологічна стратегія.

Роль экологических и исторических факторов и межвидовой конкуренции в формировании ареалов пиявок (Hirudinida)

С.Ю.Утевский, М.В.Владимирская, Д.Палатов

Исследовано и проанализировано значение исторических, географических и экологических факторов, межвидовой конкуренции и гибридизации для видообразования и формирования ареалов у пиявок. Полученные результаты по закономерностям распространения, филогеографии и репродуктивной биологии свидетельствуют о различных механизмах формирования ареалов у видов с наземными стадиями в жизненном цикле и у видов, которые ведут исключительно водный образ жизни. Видообразование и формирование ареалов видов, не имеющих высокой способности к распространению на суше, происходило в основном под действием исторических факторов – возникновения географических барьеров в прошлом. Напротив, виды с наземными стадиями в жизненном цикле имеют лентовидные ареалы, простирающиеся с востока на запад и совпадающие с основными природными зонами.

Ключевые слова: пиявки, *Hirudo*, видообразование, экологическая стратегия.

The role of ecological and historical factors and interspecific competition in range formation of the leeches (Hirudinida)

S.Yu.Utevsky, M.V.Vladymyrska, D.Palatov

The importance of historical, geographical and environmental factors, interspecific competition and hybridization for speciation and range formation in leeches was investigated and analyzed. The results regarding patterns of distribution, reproductive biology and phylogeography indicate different mechanisms of range formation in species with terrestrial stages in their life cycles and in species that are exclusively aquatic. Speciation and range formation of the species that do not have ability to spread on the land have occurred under the effect of historical factors: emergence of geographical barriers in the past. The species with terrestrial stages in their life cycles, vice versa, have belt-like ranges that extend from the east to the west and correspond to major terrestrial landscapes.

Key words: leeches, *Hirudo*, speciation, ecological strategy.

П'явки (Hirudinida) відіграють помітну роль у водних екосистемах, становлячи значну частину макрзообентосу, деякі види успішно опанували суходіл (Лукин, 1976; Утевський і др., 2001; Эпштейн, 1982; Sawyer, 1986). Кілька видів п'явок використовуються в медицині протягом тисячоліть (Баскова, Исаханян, 2004), а окремі представники цієї групи є небезпечними паразитами людини та тварин (Лукин, 1976; Эпштейн, 1987; Epshtein, Utevsky, 1993; Nagasawa, 1988). Гостро стоїть питання про охорону рідкісних видів п'явок (Wells, Coombes, 1987; Wells et al., 1983; Sağlam, 2011). Види роду *Hirudo* є модельними об'єктами експериментальної біології, а саме нейрофізіології, екотоксикології та

біології розвитку (Sawyer, 1986; Zapkuvienė, Petrauskienė, 2000; Petrauskienė, 2001, 2004, 2008), медичні п'явки знайшли своє місце в сучасній медицині (Whitaker et al., 2004a, b). До цього часу дуже мало було відомо про фактори і механізми видоутворення та формування ареалів у п'явок. Ця стаття присвячена огляду нещодавніх досліджень видоутворення в цій групі тварин.

Методологія досліджень еволюційної історії не може ґрунтуватися на безпосередньому спостереженні, натомість застосовуються різного роду опосередковані свідчення. Отже, мікроеволюція і видоутворення вивчаються на прикладі споріднених видів, які нещодавно і неповністю розійшлися. Це дає можливість виявити фактори і механізми видоутворення, які діють на його завершальних стадіях.

Видоутворення і формування ареалів у морських п'явок: вирішальна роль історичних факторів

Досить давно вже було помічено, що споріднені види займають протилежні сторони географічних бар'єрів. Дж.Аллен (Allen, 1907) назвав такий характер поширення споріднених і водночас географічно ізольованих видів законом Джордана, який було сформульовано таким чином: якщо взяти будь-які види у будь-якому регіоні, малоімовірно знайти найближчі споріднені види у тому ж регіоні, але скоріше вони будуть знайдені у сусідній області, відокремленій від першої певним бар'єром. Ернст Майр у своїх класичних працях (Mayr, 1942, 1963) вперше підсумував різноманітні й розпоршені свідчення вікаріантного алопатричного видоутворення. Джеррі Койн і Аллен Опп (Coyne, Opp, 2004) перелічили шість головних типів свідчень на користь цього процесу. Ми торкнемося деяких з них, що узгоджуються з результатами наших досліджень. Найсильнішим аргументом, що підтверджує вікаріантне видоутворення, є географічна узгодженість видових ареалів з географічними і кліматичними бар'єрами. Після спостереження того, що багато сестринських видів риб поширені по протилежних сторонах Панамського перешийку, Девід Старр Джордан назвав таких географічно ізольованих родичів «парами близнюкових видів» (Jordan, 1908). Їхнє географічне поширення свідчило про те, що новоутворений суходільний бар'єр сприяв видоутворенню. Наші власні спостереження поширення морських п'явок у Світовому океані привели до схожих висновків. Наприклад, розділення споріднених видів *Notostomum cyclostomum* Johansson, 1898 і *Notostomum laeve* Levinsen, 1882 виникло через закриття Берингової протоки (Utevsky et al., 2007). *Notostomum laeve* поширений в Арктиці та в суміжних водах Північної Атлантики, тоді як *N. cyclostomum* живе в північній частині Тихого океану (Епштейн, 1967). Іншим прикладом видоутворення, викликаного географічною ізоляцією, є *Pontobdella muricata* Linnaeus, 1758 і *Pontobdella vosmaeri* Apathy, 1888. Останній, за думкою Р.Сойєра (Sawyer, 1986), виник у Середземному морі через закриття Гібралтарської протоки. До цих двох видів можна також додати пару видів, один з яких живе у Північній Атлантиці і суміжних частинах Арктики – *Oceanobdella microstoma* (Johansson, 1898), і дуже схожий з ним *Oceanobdella alba* (Epshtein et Utevsky, 1996) з північної частини Тихого океану. Ще однією парою є, імовірно, *Crangonobdella fabricii* (Malm, 1863) з Арктики і Північної Атлантики та північнотихоокеанська *Crangonobdella maculosa* Utevsky, 2005. *Heptacyclus scorpii* (Malm, 1863) і *Heptacyclus virgatus* (Oka, 1910) – морфологічно дуже подібні види з амфібореальним поширенням, які теж можуть слугувати прикладом близнюкової пари.

Однак, цей підхід залишався дещо проблематичним. По-перше, парні види визначалися через морфологічні відмінності, не було свідчень щодо репродуктивної ізоляції між членами пари. По-друге, не було філогенетичних даних, які б доводили, що члени пари дійсно є сестринськими видами. Якщо це не так, то неможливо припустити, що ареал їхнього спільного предка був розділений географічним бар'єром. Нові філогенетичні методи показали, що існує принаймні одна пара близнюкових видів, що водночас є сестринськими. Наш філогенетичний аналіз свідчить, що *N. laeve* і *N. cyclostomum* є сестринськими видами (Utevsky et al., 2007). Щодо інших згаданих вище видів, то дуже схожі *H. scorpii* і *H. virgatus* не виявилися сестринськими (Williams, Burreson, 2006). На цей час бракує даних про філогенетичні відносини багатьох видів, що могли б вважатися близнюковими, натомість результати філогенетичних досліджень свідчать про те, що після появи географічного бар'єру між Тихим і Північним Льодовитим океанами виникло кілька споріднених видів, які, однак, не утворюють пар. Імовірно, пари сестринських видів, які були предками сучасних представників родів *Heptacyclus* і *Oceanobdella*, виникли завдяки неодноразовому закриттю Берингової протоки; згодом вони дивергували в умовах географічної ізоляції і дали значну кількість споріднених видів, які належать до родів *Heptacyclus* і *Oceanobdella*.

Вплив екологічних факторів і міжвидової конкуренції на формування ареалів видів роду *Hirudo*

Поширення чотирьох видів медичних п'явок досить точно корелює з основними типами ландшафтів у Західній Палеарктиці. Ареали видів роду *Hirudo* перетинаються, але жорстких географічних бар'єрів між ними не спостерігається. Це наводить на думку про можливість парапатричного видоутворення. Проте наразі ми не можемо впевнено стверджувати, чи насправді в цьому випадку має місце саме парапатричне видоутворення, оскільки близько споріднені види з ареалами, що межують або перетинаються, можуть виникнути також через алопатричне видоутворення і подальше розширення ареалів.

Медичні п'явки, будучи ектопаразитами, мають кращі можливості для розповсюдження, ніж більшість справжніх водних тварин. Їхні хазяї-хребетні можуть розповсюджувати п'явок, переносючи їх через суходіл і море. Висока мобільність хазяїв, а також здатність п'явок тривалий час жити поза водою (Епштейн, 1954; Banarescu, 1991) можуть пояснити, чому їхнє поширення не залежить від жодної річкової системи або басейну. Навпаки, поширення медичних п'явок, скоріше за все, залежить від можливості переносити несприятливі умови – низькі температури, сухість клімату та міжвидову конкуренцію. Результати біогеографічного аналізу свідчать про те, що саме кліматичні фактори вплинули на сучасний розподіл ареалів *Hirudo medicinalis* Linnaeus, 1758, *H. verbana* Carena, 1820, *H. orientalis* Utevsky & Trontelj, 2005 і *H. troctina* Johnson, 1816, що пояснюється високою здатністю медичних п'явок до розповсюдження. Історичні й антропогенні чинники мали невелику роль у формуванні сучасних ареалів цих видів (Utevsky et al., 2010).

Слід відзначити, що залишається невідомою тривалість контакту між п'явкою та її хазяїном поза водою в природних умовах. Беручи за основу повідомлення деяких спостерігачів, а також наші власні спостереження, можна стверджувати, що п'явки залишаються на своєму хазяїні протягом 20 хвилин і більше. Однак інші дослідники повідомляють, що п'явки моментально відчіплюються від хазяїна, коли той виходить із води (Elliott, 2008).

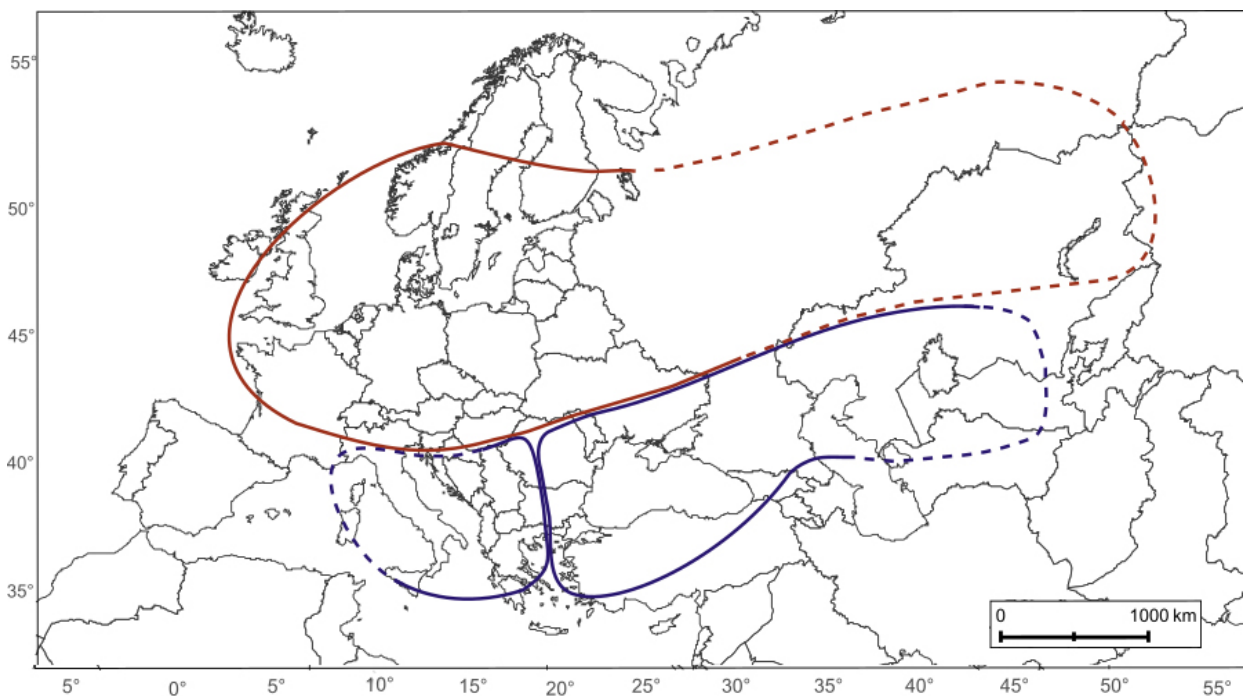


Рис. 1. Ареали *Hirudo medicinalis* (на півночі) та *Hirudo verbana* (на півдні) із західною та східною філогрупами останнього (Trontelj, Utevsky, 2012)

Видається дивовижним дуже невеликий ступінь перекриття ареалів *H. medicinalis* і *H. verbana* (рис. 1).

Схожий характер поширення притаманний деяким нижчим ракоподібним (Banarescu, 1991), що пояснюється мобільністю та екологічною толерантністю їхніх яєць. Поширення *H. verbana* відповідає степовій або пустельній провінції (Banarescu, 1991), яка простягається від Центральної Азії до півдня європейської частини Росії і до півдня України та Піренейського півострова, але, на відміну від нижчих ракоподібних, ареал цього виду не охоплює Іспанію та північно-західну Африку, оскільки ця територія зайнята ареалом вікаріантного виду *H. troctina*. У свою чергу, *H. medicinalis* можна віднести до арбореального фауністичного комплексу, оскільки ареал цієї п'явки збігається з територією, яка колись була вкрита листопадними лісами. *Hirudo orientalis* може розглядатися як євро-середземноморський вид (Banarescu, 1991), що проникає в сусідні зоогеографічні регіони.

Підсумовуючи отримані результати про географічне поширення медичних п'явок, можна висунути кілька припущень про походження різних видів цього роду. Сучасний ало- або парапатричний розподіл ареалів не дозволяє судити, який саме тип видоутворення – симпатричне, алопатричне, парапатричне – мав місце. Розширення видових ареалів, скоріше за все, приховало первинну картину поширення цих видів. Імовірно, ареали двох сестринських видів *H. medicinalis* і *H. orientalis* колись мали спільну межу. Проте процеси аридизації клімату призвели до того, що на великих територіях Західної Палеарктики умови стали більш придатними для існування *H. verbana*, яка віддає перевагу саме такому клімату. Цей вид поширився переважно в зоні степових і середземноморських ландшафтів, витіснивши *H. medicinalis* і *H. orientalis*. Екологічні вимоги всіх чотирьох видів медичних п'явок дуже схожі; вони, очевидно, розрізняються лише своїми температурними оптимумами і здатністю витримувати пересихання водою. Тому в даному випадку діяв принцип конкурентного витіснення, який містить два загальні положення, що стосуються симпатричних видів: по-перше, якщо два види займають одну і ту саму екологічну нішу, то майже напевно один з них перевершує інший в цій ніші і врешті-решт витіснить менш пристосований вид. Друге положення випливає з першого: якщо два види співіснують у стані стійкої рівноваги, то вони мають бути екологічно диференційовані, аби вони могли займати різні ніші (Грант, 1991). Незважаючи на те, що ареали чотирьох видів медичних п'явок дещо перетинаються, зазвичай популяції різних видів займають різні водойми. Наразі відомо лише два випадки синтопії *H. verbana* та *H. medicinalis* у світі, один з яких було нами досліджено упродовж кількох років (Kovalenko, Utevsky, 2012). Виявилось, що види мають різні екологічні стратегії, лише одна з яких (*H. verbana*) є успішною в умовах пересихаючого степового озера, що вплинуло на загальний стан популяції менш успішного виду.

Міжвидова конкуренція може приводити до різних кінцевих результатів. Один з них – заміщення видів. Міжвидовий добір (або видовий добір) – це збільшення чисельності і посилення екологічного домінування одного виду порівняно з іншим екологічно схожим видом. Міжвидова конкуренція веде до міжвидового відбору, при якому один вид має яку-небудь конкурентну перевагу порівняно з іншим симпатричним видом. Процес міжвидового добору може тривати аж до заміщення одного виду іншим. Певний вид може повністю замінити на деякій території інший вид, якщо умови середовища, за яких перший вид має перевагу, залишатимуться постійними. Саме таким чином, наприклад, динго (*Canis familiaris dingo*) впродовж історичного часу витіснив сумчастого вовка (*Thylacinus*) на більшій частині території Австралії (Грант, 1991). Заміщення видів вивчалось також у класичних лабораторних експериментах на парамеціях (Gause, 1934). Отже, ми отримали свідоцтво конкурентного витіснення і міжвидової конкуренції у п'явок, що привели до формування сучасних ареалів.

Видоутворення й формування ареалів видів, які не мають високої здатності розповсюджуватися на суходолі, відбувалося переважно через дію історичних факторів – виникнення географічних бар'єрів у минулому. Серед прісноводних п'явок, що не мають наземних стадій, невідомо про види, які б мали паскоподібні ареали, що простягаються зі сходу на захід і збігаються з головними природними зонами, як це спостерігається у видів роду *Hirudo*. Навпаки, ареали видів, що не розповсюджуються на суходолі, простягаються з півдня на північ; вони сформувалися через географічну ізоляцію. Прикладом може слугувати група споріднених видів – *Erpobdella vilnensis*, *Erpobdella* sp. та *Erpobdella japonica*. Ареал першого з них охоплює Піренейський півострів, Центральну і Південно-Східну Європу та Киргизстан. У наших роботах уперше повідомляється про знахідки *E. vilnensis* на півночі Одеської області та в Миколаївській області (Україна) (Utevsky et al., 2012), крім того, *E. vilnensis* поширена на Піренейському півострові (Іспанія) (Jueg, 2008). Цей вид трапляється також у Киргизстані (Jueg et al., 2013). На півострові Ямал і у Вірменії, за нашими неопублікованими даними, трапляються генетично близькі до *E. vilnensis*, але самостійні види роду *Erpobdella*.

Erpobdella sp. поширений у Приморському краї (Російська Федерація) та на Корейському півострові. *Erpobdella japonica* трапляється лише в Японії. Очевидно, що такий розподіл ареалів виник через географічні бар'єри між популяціями, які згодом утворили згадані види. Про значну роль історичних факторів свідчать розірвані ареали, які характерні для низки видів ерпобделід. Такий ареал має згадана вище *Erpobdella vilnensis* (рис. 2). Крім того, виявилось, що *Dina stschegolewi* також має розірваний ареал: південна частина басейну Дністра, Крим, чорноморське узбережжя Грузії та південний Азербайджан. Розірвані ареали виникли через фрагментацію єдиного ареалу в минулому завдяки виникненню географічних бар'єрів.

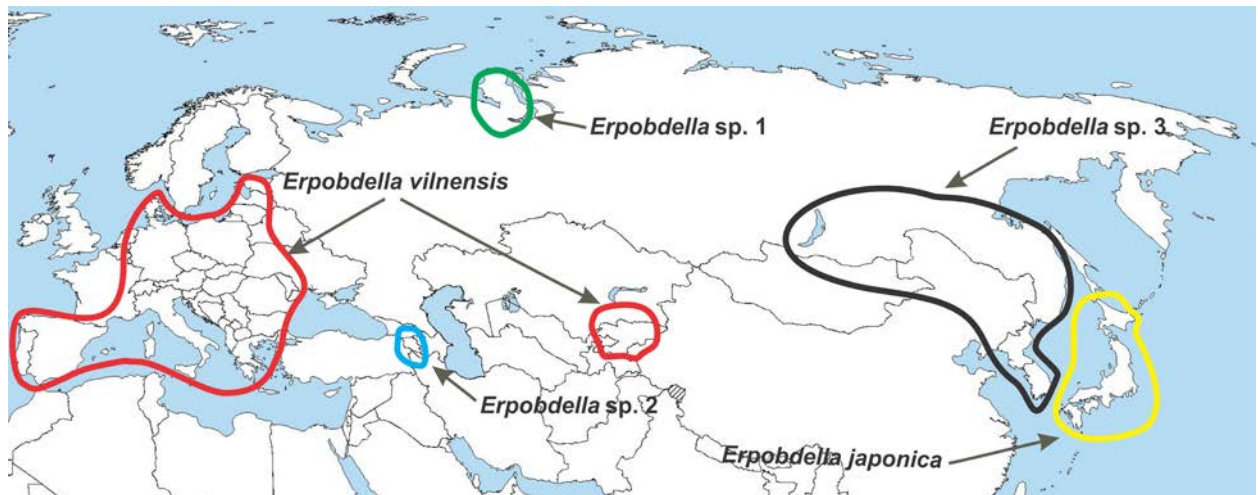


Рис. 2. Ареали споріднених видів глоткових п'явок, що не мають наземних стадій у своєму життєвому циклі, розподілені в напрямку із заходу на схід. Їхнє походження зумовлено виникненням географічних бар'єрів у минулому і географічною ізоляцією

Приклади симпатричного видоутворення

Симпатричне видоутворення є одним з найбільш суперечливих питань еволюційної біології. Наші дослідження дають небагато свідчень на користь цієї моделі видоутворення. Специфічний до хазяїна паразит може розглядатися як такий, що займає острів, який географічно ізолюваний від інших видів хазяїв. Споріднені паразити можуть мати різних, але разом з тим симпатричних хазяїв (Coyne, Orr, 2004). Серед риб'ячих п'явок таким прикладом є види *Johanssonia artica* (Johansson, 1898) і *Johanssonia kolaensis* Selensky, 1914, які спільно живуть у Баренцовому морі, але паразитують на різних видах риб: *J. artica* – на камбалах і трісці, а *J. kolaensis* – на зубатках (Utevsky, 2002). Однак молекулярний філогенетичний аналіз свідчить, що *J. kolaensis* генетично майже не відрізняється від *J. artica*. Тобто ці два види – скоріш за все, форми одного виду, що паразитують на різних хазяях.

Нещодавнє дослідження С.Траяновського та співавторів (Trajanovski et al., 2010) свідчить про симпатричне видоутворення у п'явок роду *Dina* (19 таксонів) в Охридському озері. Види цього роду утворюють окрему групу, яка виникла саме в цьому озері. Ця гіпотеза підтверджується трьома критеріями: видовим багатством, монофілією й ендемізмом. Можна казати скоріше про «внутрішньоозерне» (intralacustrine) видоутворення в Охридському озері. Виникає питання про те, які саме бар'єри, горизонтальні або вертикальні, сприяли еволюційним подіям. Вважалося, що існує горизонтальна диференціація видів у джерелах, що живлять озеро, і в озері як такому. Крім того, припускалося існування вертикальної диференціації між зонами над і під поясом харових водоростей, який заважає міграції бентосних організмів. С.Траяновський та співавтори дійшли висновку про більшу вагу горизонтальної диференціації між гаплотипами джерел та самого озера.

Окремим випадком симпатричного видоутворення є гібридогенне видоутворення, яке більш розповсюджене серед рослин і досить рідко трапляється у тварин. Відомі приклади такого видоутворення у метеликів (Mavárez et al., 2006), паличників, жаб (Bullini, 1994). Хоча в п'явок таке явище досі не було описано, результати деяких наших дослідів наводять на думку про можливість гібридогенного походження одного з видів (Kovalenko, Utevsky, 2013). Експерименти зі схрещення

H. orientalis та *H. verbana* завершилися отриманням гібридів, що мали забарвлення дорзальної сторони тіла, більш схоже на *H. medicinalis*, ніж на батьківські види, як того можна було б очікувати (рис. 3).

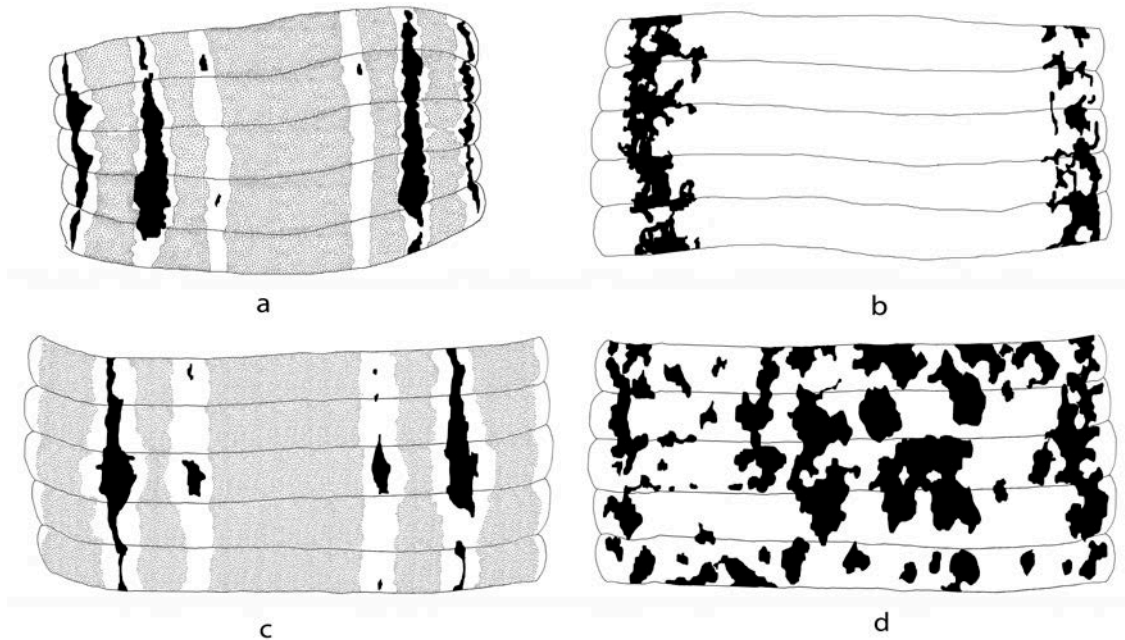


Рис. 3. Порівняння забарвлення *H. medicinalis* та гібридів *H. orientalis* x *H. verbana* (сегмент середини тіла): *a* – гібрид, вигляд з дорзальної сторони; *b* – гібрид, вигляд з вентральної сторони; *c* – *H. medicinalis*, вигляд з дорзальної сторони; *d* – *H. medicinalis*, вигляд з вентральної сторони (Kovalenko, Utevsky, 2013)

Екологічні стратегії та розподіл ареалів видів роду *Hirudo*

Наші дослідження показали, що чотири західнопалеарктичні види медичних п'явок віддають перевагу різним типам ландшафтів (Utevsky et al., 2010). Різні умови існування можуть викликати суттєві екофізіологічні відмінності між видами. Деякі аутоекологічні особливості медичних п'явок були виявлені Далією Запкувене (Запкувене, 1972а, б). Автор порівнювала два види медичних п'явок: *H. medicinalis* і *H. verbana* (*H. medicinalis* f. *serpentina* та *H. medicinalis* f. *officinalis* відповідно в оригінальній публікації). *Hirudo medicinalis* починає відкладати кокони при температурі на 2°С нижче, ніж *H. verbana*. Така відмінність може привести до різних фенологій у природі, наприклад до більш раннього початку розмноження *H. medicinalis* у біотопах із симпатричним поширенням обох видів. При існуванні в одній водоймі ці види можуть опинитися репродуктивно ізольованими завдяки різним температурним оптимумам, що є одним з різновидів екологічної ізоляції (Cooper, Orr, 2004). Тривалість сезону, сприятливого для розмноження, і тип водойми (тимчасова або постійна) – це ті умови, що, принаймні, почасти визначають плодючість і швидкість росту молоді. Д.Запкувене (Запкувене, 1972а, б) знайшла деякі відмінності в плодючості та швидкості росту *H. medicinalis* і *H. verbana*. Очевидно, різні умови довкілля можуть привести до різних біологічних особливостей споріднених видів.

Нами було показано, що три види медичних п'явок *H. medicinalis*, *H. orientalis* і *H. verbana* мають різні плодючість, швидкість росту й виживаність молоді, які корелюють з екологічними характеристиками цих видів (Petrauskienė et al., 2011). Наші спостереження свідчать про суттєві відмінності між репродуктивними ознаками трьох видів роду *Hirudo*. Відмінності були знайдені серед багатьох характеристик плодючості: частки п'явок, що відклали кокони, кількості коконів і кількості нитчаток. Найвища плодючість спостерігалася в *H. verbana*, а в *H. medicinalis* вона була найнижчою. З іншого боку, вага нитчаток була найбільшою в *H. medicinalis*, а *H. verbana* давала найменших нащадків. *Hirudo orientalis* має проміжну плодючість, а її нитчатки мають проміжні розміри. Крім того,

види відрізняються за швидкістю росту і смертністю. Незважаючи на те, що *H. verbana* породжує найменших нитчаток, які мають найнижчу виживаність, швидкість росту в цього виду була найвищою.

Два з видів роду – *H. medicinalis* і *H. orientalis* – дуже схожі за багатьма репродуктивними ознаками. Вони подібні за розподілом ваги нитчаток, швидкістю росту і виживаністю. Ці результати підтверджують сестринські відносини між *H. medicinalis* і *H. orientalis* та базальне положення *H. verbana* відносно них, що було виявлено за допомогою нашого філогенетичного аналізу (Trontelj, Utevsky, 2005; Phillips, Siddall, 2009). Той же патерн відносин був отриманий із зовнішньоморфологічних ознак (Utevsky, Trontelj, 2005), біохімічного складу слини (Baskova et al., 2008) та будови ротового апарату (Kovalenko, Utevsky, 2015).

Отже, *H. verbana* має найвищу плодючість і водночас найбільшу смертність молоді та найменші розміри нитчаток, а *H. medicinalis* і *H. orientalis* мають протилежні характеристики. Ці два різні способи розмноження і постембріонального розвитку можуть бути віднесені до r- і K-стратегій відповідно. *Hirudo verbana* може бути охарактеризована як вид з тенденцією до r-стратегії, який живе в нестабільних умовах, таких як тимчасові водойми аридних степових ландшафтів (Utevsky et al., 2008; Utevsky et al., 2010). Її висока плодючість і невеликі розміри молодих п'явок є рисами, що сформувалися під дією r-доброру. І навпаки, *H. medicinalis* і *H. orientalis* породжують меншу кількість нащадків більшого розміру та з меншою смертністю. Очевидно, що ці два види піддалися дії K-доброру. Вони живуть у більш стабільних і передбачуваних місцеперебуваннях: постійних ставках і озерах зони листопадних лісів Європи та гірських ландшафтів Кавказу і Центральної Азії.

Відмінність екологічних стратегій медичних п'явок також чітко проявляється в фенологічних дослідженнях синтопічних популяцій двох видів *Hirudo* у природних умовах. Популяції *H. verbana* та *H. medicinalis*, що живуть в ефемерному озері урочища Горіла Долина на сході України за однакових екологічних умов, фенологічно досить відрізняються. У диких популяціях *H. verbana* також схильна до r-стратегії, на відміну від *H. medicinalis*, яка дотримується K-стратегії (Kovalenko, Utevsky, 2012).

Характерні для r-стратегії риси *H. verbana* наводять на думку про те, що саме цей вид є найпридатнішим для утримання в аквакультури порівняно з іншими видами медичних п'явок, що адаптувались до досить специфічних умов своїх природних місцеперебувань. Дійсно, нещодавно виявилось, що п'явки, котрі постачалися у продаж як *H. medicinalis*, були насправді *H. verbana* (Siddall et al., 2007). Незважаючи на той факт, що в Європі існують життєздатні популяції *H. medicinalis*, саме *H. verbana* постачається п'явковими фермами і широко використовується як ефективний засіб у медицині, а в нейробіології – як модельний організм через свою здатність переносити умови аквакультури.

Ареали видів, що мають високу здатність розповсюджуватися на суходолі, сформувалися завдяки дії переважно екологічних (кліматичних) чинників і міжвидової конкуренції. Такі види характеризуються різними екологічними стратегіями. Споріднені (близнюкові) види п'явок, що не мають наземних стадій, та їхні ареали виникли завдяки дії історичних чинників (виникнення географічних бар'єрів у минулому).

Список літератури

- Баскова І.П., Исаханян Г.С. Гирудотерапия: наука и практика. – М.: Монолит, 2004. – 507с. /Baskova I.P., Isakhanyan G.S. Girudoterapiya: nauka i praktika. – М.: Monolit, 2004. – 507s./
- Грант В. Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории. – М.: Мир, 1991. – 488с. /Grant V. Evolyutsionnyy protsess: kriticheskiy obzor evolyutsionnoy teorii. – М.: Mir, 1991. – 488s.
- Запкувене Д.В. Разведение и выращивание медицинских пиявок в лабораторных условиях (1. Разведение *H. medicinalis* f. *serpentina* и *H. medicinalis* f. *officinalis*) // Труды Академии наук Литовской ССР, Серия В. – 1972а. – №3. – С. 71–76. /Zapkuviene D.V. Razvedeniye i vyrashchivaniye meditsinskikh piyavok v laboratornykh usloviyakh (1. Razvedeniye *H. medicinalis* f. *serpentina* i *H. medicinalis* f. *officinalis*) // Trudy Akademii nauk Litovskoy SSR, Seriya B. – 1972a. – №3. – S. 71–76./
- Запкувене Д.В. Разведение и выращивание медицинских пиявок в лабораторных условиях (2. Выращивание *Hirudo medicinalis* f. *serpentina* и *H. medicinalis* f. *officinalis*) // Труды Академии наук Литовской ССР, Серия В. – 1972б. – №3. – С. 77–84. /Zapkuviene D.V. Razvedeniye i vyrashchivaniye meditsinskikh piyavok v laboratornykh usloviyakh (2. Vyrashchivaniye *Hirudo medicinalis* f. *serpentina* i *H. medicinalis* f. *officinalis*) // Trudy Akademii nauk Litovskoy SSR, Seriya B. – 1972b. – №3. – S. 77–84./
- Лукин Е.И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. В серии: Фауна СССР. Пиявки. Т.1. – Л.: Наука, Ленингр. отд., 1976. – С. 1–484. /Lukin Ye.I. Piyavki presnykh i solonovatykh vodoyemov. V serii: Fauna SSSR. Piyavki. T.I. – L.: Nauka, Leningr. otd., 1976. – S. 1–484./

- Утевский А.Ю., Котенева Е.А., Утевский С.Ю., Утевская О.М. Оценка экологического разнообразия сообществ пиявок озера Белое, Змиевской район, Харьковская область, Украина // Вісник Харківського університету. – 2001. – №506. – С. 243–245. /Utevskiy A.Yu., Koteneva Ye.A., Utevskiy S.Yu., Utevskaia O.M. Otsenka ekologicheskogo raznoobraziya soobshchestv piyavok ozera Beloye, Zmiyevskoy rayon, Khar'kovskaya oblast', Ukraina // Visnyk Kharkivskogo universytetu. – 2001. – №506. – С. 243–245./
- Эпштейн В.М. О численности пиявок в экосистемах северо-западной части Тихого океана // Гидробиологический журнал. – 1982. – Т.18, №3. – С.103. /Epshteyn V.M. O chislennosti piyavok v ekosistemakh severo-zapadnoy chasti Tikhogo okeana // Gidrobiologicheskij zhurnal. – 1982. – Т.18, №3. – С.103./
- Эпштейн В.М. Тип кольчатые черви – Annelida // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. – Л.: Наука, 1987. – Т.3. – С. 340–372. /Epshteyn V.M. Tip kol'chatyye chervi – Annelida // Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb fauny SSSR. – L.: Nauka, 1987. – Т.3. – С. 340–372./
- Эпштейн В.М. Некоторые особенности водного обмена пресноводных пиявок // Зоологический журнал. – 1954. – Т.33, Вып.3. – С. 549–555. /Epshteyn V.M. Nekotoryye osobennosti vodnogo obmena presnovodnykh piyavok // Zoologicheskij zhurnal. – 1954. – Т. 33, Вып.3. – С. 549–555./
- Эпштейн В.М. О родственных связях и географическом распространении рыбьих пиявок (Hirudinea, Piscicolidae) из рода *Carcinobdella* Ока, 1910 // Зоологический журнал, 1967. – Т.46, вып.11. – С. 1648–1654. /Epshteyn V.M. O rodstvennykh svyazyakh i geograficheskom rasprostranenii ryb'yikh piyavok (Hirudinea, Piscicolidae) iz roda *Carcinobdella* Oka, 1910 // Zoologicheskij zhurnal. – 1967. – Т.46, вып.11. – С. 1648–1654./
- Allen J.A. Mutations and the geographic distribution of nearly related species in plants and animals // American Naturalist. – 1907. – Vol.41. – P. 653–655.
- Banarescu P. General distribution and dispersal of freshwater animals. – Weisbaden: AULA-Verlag, 1991. – 511p.
- Baskova I.P., Kostriukova E.S., Vlasova M.A. et al. Proteins and peptides of the salivary gland secretion of medicinal leeches *Hirudo verbana*, *H. medicinalis*, and *H. orientalis* // Biochemistry (Moscow). – 2008. – Vol.73. – P. 315–320.
- Bullini L. Origin and evolution of animal hybrid species // Trends in Ecology & Evolution. – 1994. – Vol.9. – P. 422–426.
- Coyne J.A., Orr H.A. Speciation. – Sunderland (MA): Sinauer Associates, Inc., 2004. – 545p.
- Elliott J.M. Population size, weight distribution and food in a persistent population of the rare medicinal leech, *Hirudo medicinalis* // Freshwater Biology. – 2008. – Vol.53. – P. 1502–1512.
- Epshtein V.M., Utevsky S.Y. *Phyllobdellina kozatshenkoi* gen. et sp. n. from coastal waters of the Kuril Islands (Hirudinea: Piscicolidae) // Zoosystematica Rossica. – 1993. – Vol.2. – P. 233–235.
- Gause G.F. Struggle for existence. – Baltimore: The Williams and Wilkins Company, 1934. – 163p.
- Jordan D.S. The law of geminate species // American Naturalist. – 1908. – Vol.42. – P. 73–80.
- Jueg U. Beitrag zur Egelfauna (Hirudinea) der Iberischen Peninsula // Lauterbornia. – 2008. – H.65. – S. 83–104.
- Jueg U., Grosser C., Pešić V. Bemerkungen zur Egelfauna (Hirudinea) von Kirgistan // Lauterbornia. – 2013. – H.76. – S. 103–110.
- Kovalenko M.V., Utevsky S.Y. Comparative structural analysis of jaws of selected blood-feeding and predacious arhynchobdellid leeches (Annelida: Clitellata: Hirudinida) // Zoomorphology. – 2015. – Vol.134, Issue 1. – P. 33–43.
- Kovalenko M.V., Utevsky S.Y. Transitional morphology in hybrids of *Hirudo verbana* and *H. orientalis* (Clitellata, Hirudinida) // Vestnik zoologii. – 2013. – Vol.47 (6). – P. 32–36.
- Kovalenko M.V., Utevsky S.Y. Size structures and comparative phenology of syntopic populations of *Hirudo verbana* and *Hirudo medicinalis* in eastern Ukraine // Biologia. – 2012. – Vol.67/5. – P. 934–938.
- Mavárez J., Salazar C.A., Bermingham E. et al. Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies // Nature. – 2006. – Vol.441, N15. – P. 868–871.
- Mayr E. Animal species and evolution. – Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 1963. – 797p.
- Mayr E. Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist. – New York: Columbia University Press, 1942. – 334p.
- Nagasawa K. A rare heavy infestation of *Levinsenia rectangulata* (Hirudinea) on a Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* in Hokkaido waters // Nippon Suisan Gakkaishi. – 1988. – Vol.54. – P.319.
- Petrauskienė L. Medicinal leech as a convenient tool for water toxicity assessment // Environmental Toxicology. – 2004. – Vol.19. – P. 336–341.
- Petrauskienė L. The use of the medicinal leech (*Hirudo* spp.) in ecotoxicological and other scientific research – a short review // Lauterbornia. – 2008. – Vol.65. – P. 163–175.

- Petrauskienė L. Water toxicity assessment using medicinal leeches // *Aquatic Ecosystem Health*. – 2001. – Vol.4. – P. 203–208.
- Petrauskienė L., Utevska O., Utevsky S. Reproductive biology and ecological strategies of three species of medicinal leeches (genus *Hirudo*) // *Journal of Natural History*. – 2011. – Vol.45. – P. 737–747.
- Phillips A.J., Siddall M.E. Poly-paraphyly of Hirudinidae: many lineages of medicinal leeches // *BMC Evolutionary Biology*. – 2009. – Vol.9, 246. – 11p.
- Sağlam N. Protection and sustainability, exportation of some species of medicinal leeches (*Hirudo medicinalis* L., 1758 and *Hirudo verbana* Carena, 1820) // *Journal of Fisheries Sciences.com*. – 2011. – Vol.5. – P. 1–15.
- Sawyer R.T. Leech biology and behavior. – Oxford: Clarendon Press, 1986. – Vol.2. – 374p.
- Siddall M., Trontelj E.P., Utevsky S.Y. et al. Diverse molecular data demonstrate that commercially available medicinal leeches are not *Hirudo medicinalis* // *Proceedings of The Royal Society*. – 2007. – Vol. 274. – P. 1481–1487.
- Trajanovski S., Albrecht C., Schreiber K. et al. Testing the spatial and temporal framework of speciation in an ancient lake species flock: the leech genus *Dina* (Hirudinea: Erpobdellidae) in Lake Ohrid // *Biogeosciences Discussions*. – 2010. – Vol.7. – P. 5011–5045.
- Trontelj P., Utevsky S.Y. Celebrity with a neglected taxonomy: molecular systematics of the medicinal leech (genus *Hirudo*) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2005. – Vol.34. – P. 616–624.
- Utevsky S.Y. Crustacean – leech relationships and leech speciation // *Abstracts of the 4th European crustacean conference*. – Lodz, 2002. – P. 109–110.
- Utevsky S.Y., Zinenko A.I., Atemasov A.A. et al. New information on the distribution of the medicinal leech (genus *Hirudo*) in the Iberian Peninsula, the Caucasus and Central Asia // *Lauterbornia*. – 2008. – Vol.65. – P. 119–130.
- Utevsky S.Y., Son M.O., Dyadichko V.G., Kaygorodova I.A. New information on the geographical distribution of *Erpobdella vilnensis* (Liskiewicz, 1925) (Hirudinida, Erpobdellidae) in Ukraine // *Lauterbornia*. – 2012. – Vol.75. – P. 75–78.
- Utevsky S.Y., Trontelj P. A new species of the medicinal leech (Oligochaeta, Hirudinida, *Hirudo*) from Transcaucasia and an identification key for the genus *Hirudo* // *Parasitology Research*. – 2005. – Vol.98. – P. 61–66.
- Utevsky S.Y., Utevsky A.Y., Schiaparelli S., Trontelj P. Molecular phylogeny of pontobdelline leeches and their place in the descent of fish leeches (Hirudinea, Piscicolidae) // *Zoologica Scripta*. – 2007. – Vol.36. – P. 271–280.
- Utevsky S., Zagmajster M., Atemasov A. et al. Distribution and status of medicinal leeches (genus *Hirudo*) in the Western Palaearctic: anthropogenic, ecological, or historical effects? // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. – 2010. – Vol.20. – P. 198–210.
- Wells S., Coombes W. The status of and trade in the medicinal leech // *Traffic Bulletin*. – 1987. – Vol.8. – P. 64–69.
- Wells S.M., Pyle R.M., Collins N.M. The IUCN Invertebrate Red Data Book. – IUCN – Cambridge: The World Conservation Union, 1983. – 632p.
- Whitaker I.S., Izadi D., Oliver D.W. et al. *Hirudo medicinalis* and the plastic surgeon // *British Journal of Plastic Surgery*. – 2004a. – Vol.57. – P. 348–353.
- Whitaker I.S., Rao J., Izadi D., Butler P.E. *Hirudo medicinalis*: ancient origins of, and trends in the use of medicinal leeches throughout history // *British Journal of Oral and Maxillofacial Surgery*. – 2004b. – Vol.42. – P. 33–137.
- Williams J.I., Burreson E.M. Phylogeny of the fish leeches (Oligochaeta, Hirudinida, Piscicolidae) based on nuclear and mitochondrial genes and morphology // *Zoologica Scripta*. – 2006. – Vol.35. – P. 627–639.
- Zapkuvienė D., Petrauskienė D. Medicinine dele anatomija, fiziologija, ekologija. – Vilnius: Ekologijos institutas, 2000. – 160p.

Представлено: М.О.Сон / Presented by: M.O.Son

Рецензент: А.І.Зіненко / Reviewer: A.I.Zinenko

Подано до редакції / Received: 1.10.2015

УДК: 595.132:574.4(477.51-2)

Перші відомості про ґрунтових нематод лучних екосистем Чернігівської області (Україна)

В.Л.Шевченко, Т.М.Жилина

Чернігівський національний педагогічний університет імені Т.Г.Шевченка (Чернігів, Україна)
valeosh@rambler.ru, zhylinat@mail.ru

Вперше на території двох районів у північно-східній та північно-західній частинах Чернігівської області досліджена фауна ґрунтових нематод природних лучних екосистем, яка представлена 62 видами з 7 рядів. Найбільшим видовим різноманіттям та чисельністю характеризуються ряди Tylenchida, Rhabditida та Dorylaimida. Середня чисельність нематод в ґрунтових зразках становила 756 особин/100 г. Одинадцять видів траплялися більше ніж в 50% проб, найпоширенішим видом є *Aphelenchus avenae*. Зареєстровано 12 видів фітогельмінтів.

Ключові слова: лучні екосистеми, ґрунтові нематоди, таксономічне багатство, Чернігівська область.

Первые сведения о почвенных нематодах луговых экосистем Черниговской области (Украина)

В.Л.Шевченко, Т.Н.Жилина

Впервые на территории двух районов в северо-восточной и северо-западной частях Черниговской области исследована фауна почвенных нематод естественных луговых экосистем, которая представлена 62 видами из 7 отрядов. Наибольшим видовым разнообразием характеризуются отряды Tylenchida, Rhabditida и Dorylaimida. Средняя численность нематод в почвенных образцах составляла 756 особей/100 г. Одиннадцать видов встречались в более чем 50% проб, самым распространенным оказался *Aphelenchus avenae*. Зарегистрировано 12 видов фитогельминтов.

Ключевые слова: луговые экосистемы, почвенные нематоды, таксономическое богатство, Черниговская область.

First information about soil nematodes in the meadow ecosystems of Chernihiv Region (Ukraine)

V.L.Shevchenko, T.M.Zhylina

Soil nematode fauna of the natural meadow ecosystems was studied for the first time in two administrative districts in the northeast and northwest of Chernihiv Region. A total of 62 species from 30 families and 7 orders was registered. The orders Tylenchida, Rhabditida and Dorylaimida were the most species-rich and numerous in individual numbers. Average nematode number in the soil samples was 756 specimens/100 g. Eleven species occurred in more than 50% of the samples. Of these, *Aphelenchus avenae* was the most widespread. There were 12 phytohelminth species recorded.

Key words: meadow ecosystems, soil nematodes, taxonomic richness, Chernihiv region.

Вступ

Значна частина Чернігівської області, особливо в заплавах річок, зайнята луками, у рослинному покриві яких переважають осоки та злаки. Саме вони створюють зелений фон, який доповнюється великим лучним різнотрав'ям.

Всім екосистемам притаманний свій склад тваринного світу, невід'ємною частиною якого є ґрунтові нематоди. Круглі черви, як ланка харчових ланцюгів, тісно пов'язані з рослинами, мікрофлорою, мікрофауною, також вони беруть участь в процесах трансформації органічної речовини (Груздева и др., 2005; Соловьева, 1986). Фітопаразитичні нематоди можуть суттєво впливати на продуктивність екосистем. Дослідженнями останніх 20 років також доведено, що нематоди можуть бути індикаторами забруднення і деградації середовища існування (Козловський, 2007; Wasilewska, 1997). В Чернігівській області ця група тварин вивчена недостатньо. Основні нематодологічні дослідження були проведені в агроценозах (Жилина, 2006). Останнім часом з'явилися роботи про

таксономічний склад ґрунтових нематод у лісових екосистемах (Шевченко, 2009). Відомості про різноманітність ґрунтових нематод природних луків Чернігівської області дотепер відсутні.

Для з'ясування ролі будь-якої групи тварин в тому чи іншому біогеоценозі, перш за все, необхідно вивчити їхній кількісний та якісний склад. Метою дослідження було з'ясувати таксономічний склад ґрунтових нематод лучних екосистем у північно-східній та північно-західній частинах Чернігівської області.

Об'єкти та методи дослідження

Дослідження проводили в 2013–2014 рр. на території двох районів Чернігівської області, а саме: Ріпкинського та Коропського (табл. 1). Луки на Ріпкинщині сконцентровані в північно-західній частині і займають 18% площі цього району (Мулярчук, 1970). Проби ґрунту відбирали в заплаві Дніпра (околиці смт Радуль). Для рослинного покриву характерне переважання осоково-злакових та осоково-злаково-бобових рослин. Серед злакових рослин найчастіше трапляються тонконіг лучний (*Poa pratensis*), костриця овеча (*Festuca ovina*), тимофіївка лучна (*Phleum pratense*); з осок – осока рання (*Carex praecox*), заяча (*C. leporina*), лисяча (*C. vulpina*); бобові представлені різними видами роду *Trifolium*.

У межах Коропського району проби ґрунту відбирали на території Мезинського національного природного парку. Луки у МНПП зосереджені переважно в заплаві Десни. Вони представлені справжніми і болотистими луками. Серед перших переважають лисохвостові та тонкомітлицеві формації. Болотисті луки навколо озер-стариць представлені угрупованнями бекманії звичайної (*Beckmannia eruciformis*) та мітлиці повзучої (*Agrostis stolonifera*). Суходільні луки представлені угрупованнями формації мітлиці звичайної (*Agrostis vulgaris*) та костриці овечої (*Festuca ovina*). На підвищених ділянках правого корінного берега Десни поширені остепнені луки з переважанням мітлиці виноградникової (*Agrostis vinealis*) та тонконогу вузьколистого (*Poa angustifolia*). На крейдяних ділянках відсутні специфічно крейдяні види, в якості домінантів і співдомінантів виступають тонконіг вузьколистий (*Poa angustifolia*), тонконіг стиснутий (*Poa compressa*), лядвенець український (*Lotus ucranicus*) та костриця овеча (*Festuca ovina*).

Таблиця 1.

Перелік досліджуваних територій

№ з/п	Район	Місце дослідження	Координати	Лучне угруповання
1	Ріпкинський	південно-західна околиця смт Радуль поблизу с. Новоселки, заплава р. Дніпро	h 103 m N 51°47'52,2" EO N 30°41'14,7"	Вузьколистотонконогове
2		південно-західна околиця смт Радуль поблизу с. Новоселки, заплава р. Дніпро	h 112 m N 51°47'54,7" EO N 30°41'10,6"	Вузьколистотонконогове
3		південно-західна околиця смт Радуль поблизу с. Новоселки, заплава р. Дніпро	h 109 m N 51°47'44,8" EO N 30°41'18,0"	Вузьколистотонконогове
4		поблизу с. Коробки, заплава р. Дніпро	h 102 m N 51°43'42,6" EO N 30°41'23,5"	Злаковорізнотравне
5	Коропський	МНПП, схил пагорба біля рекреаційного пункту «Старий лісосплав»	h 125 m N 51°49'6" EO N 33°4'26"	Злаковорізнотравне
6		МНПП, заплава річки Десна. Заболочена ділянка біля озера по дорозі Сverdlovka-Мезин	h 120 m N 51°48'29" EO N 33°4'16"	Болотнотонконогове
7		МНПП, крейдяна гора	h 121 m N 51°48'16" EO N 33°4'9"	Остепнено-різнотравне

Виділення нематод проводили загально визнаним лійковим методом Бермана. Експозиція виділення – 48 години. Нематод в пробірках фіксували ТАФ (триетаноламін, формалін, вода у співвідношенні 2 : 7 : 91). З фіксованих нематод готували тимчасові водно-гліцеринові препарати (Кириянова, Кралль, 1969).

Таксономічну структуру нематод наводили у відповідності до “Freshwater nematodes: ecology and taxonomy” (2006), проте залишаючи в ранзі ряду таксон Tylenchida.

Таксономічне багатство (ST) розраховували як суму таксонів угруповання на певній території (Емельянов, Загороднюк, 1990), індекс видового багатства Менхініка за формулою: $M=S/\sqrt{N}$, де S – кількість виявлених видів, N – загальна кількість особин всіх видів. Визначали коефіцієнт подібності Жаккара за формулою: $J=c/a+b-c$, де a і b – кількість видів в порівнюваних угрупованнях, c – кількість спільних видів. Для характеристики структури нематодофауни визначали частку участі кожного таксону в складі фауни, як відношення (%) кількості особин даного таксону до загальної кількості нематод. Розраховували коефіцієнт трапляння як відношення (%) кількості проб, в яких вид виявлений, до загальної кількості проб. Для визначення статусу домінування видів скористалися коефіцієнтом постійності виду Касагнау (Cassagnau, 1961). Домінуючими вважали види, які заселяють >50% зразків; частими – 5–49 %; рідкісними – <5% зразків.

Результати та обговорення

Всього в ґрунті обстежених лучних екосистем було виявлено 62 види нематод, які належать до 49 родів, 30 родин та 7 рядів. Для порівняння, в різних типах луків Карпат зареєстровано від 18 до 68 видів (Hánel, Čerevková, 2006), в лучних екосистемах островів Білого моря, Онезького та Ладозького озер виявили 68 видів (Груздева и др., 2005).

Серед зареєстрованих видів домінуючими виявилися 11, які траплялися більше ніж в 50% відібраних зразків ґрунту, а саме *Aphelenchus avenae* Bastian, 1985 (100%), *Aporcelaimellus obtusicaudatus* (Bastian, 1865) Heyns, 1965, *Aglenchus agricola* (De Man, 1921) Andrassy, 1954 (85,7%), *Tylencholaimus teres* Thorne, 1939, *Acrobeloides bütschlii* (de Man, 1884) Steiner et Buhrer, 1933, *Panagrolaimus rigidus* (Schneider, 1866) Thorne, 1937, *Nothotylenchus exiguous* Andrassy, 1958, *Tylenchorhynchus dubius* (Butschli, 1873) Filipjev, 1936 (71,4%), *Cephalobus persegnis* Bastian, 1865, *Eucephalobus oxyuroides* (De Man, 1880) Steiner, 1936, *Paratylenchus nanus* Cobb, 1923 (57,1%). 24 види нематод віднесено до частих, а 27 видів – до рідкісних.

В лучних екосистемах МНПП було зареєстровано 45 видів нематод, а в околицях смт Радуль – 41 вид. Спільними для обох досліджених територій виявилися лише 24 види, які складають 37,8% від загального видового складу. Коефіцієнт подібності Жаккара становить 0,39.

Показник таксономічного багатства угруповань ґрунтових нематод в околицях смт Радуль нижчий, ніж у Мезинському НПП (106 та 116 відповідно, табл. 2).

Таблиця 2.

Таксономічна різноманітність ґрунтових нематод досліджених луків Чернігівської області

Місце дослідження	Число таксонів				Таксономічне багатство (ST)	Видове багатство (M)
	види	роди	родини	ряди		
Мезинський НПП	45	38	26	7	116	1,55
сmt Радуль	41	35	24	6	106	1,65

Показники індекса Менхініка для фауни нематод лучних екосистем МНПП та смт Радуль суттєво не відрізняються.

Зареєстровані види нематод належать до 7 рядів: Enoplida, Triplonchida, Dorylaimida, Mononchida, Plectida, Rhabditida та Tylenchida. В ґрунті лучних екосистем МНПП виявлені види з усіх рядів, тоді як в околицях смт Радуль відсутні представники ряду Mononchida. На обох досліджених територіях переважаючими за кількістю видів рядами є Tylenchida, Rhabditida та Dorylaimida, які в МНПП становлять 44,5%, 24,4% та 20,0%, а в околицях смт Радуль – 26,8%, 26,8% та 22,0% відповідно (рис. 1). Четверте місце за видовою різноманітністю в околицях смт Радуль займає ряд Plectida (14,7%), тоді як в МНПП з цього ряду виявлений лише 1 вид (2,2%).

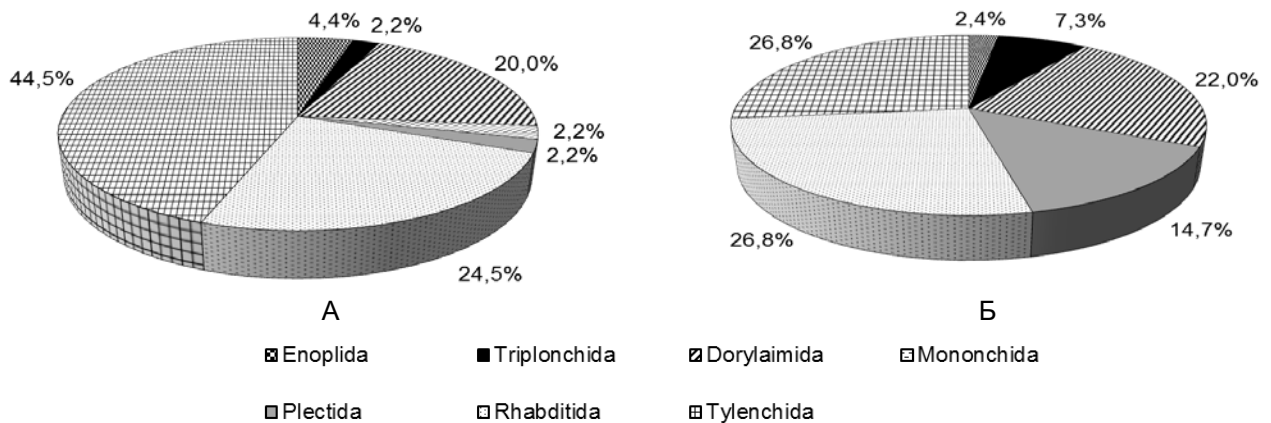


Рис. 1. Співвідношення видового багатства рядів ґрунтових нематод досліджених лучних екосистем Чернігівської області: А – Мезинський НПП, Б – околиці смт Радуль

Як зазначалось вище, виявлені види нематод належать до 30 родин. Найбільш багата родина Cephalobidae – дев'ять видів. Plectidae та Arhelenchoididae нараховують по п'ять видів. Dorylaimidae та Qudsianematidae – по чотири види. Родина Tylenchidae представлена трьома видами, п'ять родин, а саме: Tylencholaimidae, Neotylenchidae, Paratylenchidae, Criconematidae та Heteroderidae мають по два види (табл. 3).

Таблиця 3. Таксономічна структура комплексу ґрунтових нематод лучних екосистем Чернігівської області

№ з/п	Назва родини	Мезинський НПП		Околиці смт Радуль	
		число видів	(%)	число видів	(%)
Ряд Enoplida					
1	Alaimidae	1	0,8	1	0,2
2	Campydoridae	1	2,5	-	-
Ряд Triplonchida					
3	Prismatolaimidae	1	0,6	1	0,2
4	Diphtherophoridae	-	-	1	0,2
5	Trichodoridae	-	-	1	0,8
Ряд Dorylaimida					
6	Aporcelaimidae	1	1,2	1	2,1
7	Dorylaimidae	2	1	4	0,7
8	Qudsianematidae	3	6,9	4	0,5
9	Tylencholaimidae	2	3	1	24,4
10	Longidoridae	1	0,2	-	-
11	Nordiidae	-	-	1	0,2
Ряд Mononchida					
12	Mylonchulidae	1	0,2	-	-
Ряд Plectida					
13	Plectidae	1	1,3	5	7,2
14	Rhabdolaimidae	-	-	1	1
Ряд Rhabditida					
15	Cephalobidae	9	10,9	7	34
16	Panagrolaimidae	1	1,1	1	0,9
17	Rhabditidae	1	0,5	2	0,4
18	Mesorhabditidae	1	0,2	1	2,2

Ряд Tylenchida					
19	Aphelenchidae	1	11,1	1	2,8
20	Paraphelenchidae	1	1,5	-	-
21	Aphelenchoididae	3	1	2	1,4
22	Tylenchidae	3	8,4	2	5,8
23	Neotylenchidae	2	0,6	1	3,7
24	Paratylenchidae	2	7	1	1,6
25	Anguinidae	1	0,8	1	0,2
26	Tylenchorhynchidae	1	4,8	1	2,5
27	Pratylenchidae	1	0,2	-	-
28	Hoplolaimidae	1	20,5	1	0,2
29	Criconematidae	2	0,9	-	-
30	Heteroderidae	2	12,8	1	5,6
	Усього	45	100	41	100

Загальна чисельність нематод у ґрунті лучних екосистем коливалася від 80 до 1715 особин/100 г. В МНПП цей показник дорівнює 847 особин/100 г ґрунту, а в околицях смт Радуль – 621 особина/100 г ґрунту.

Найбільш численними в ґрунті виявилися ряди Tylenchida, Rhabditida та Dorylaimida (рис. 2). Проте їх частка участі в загальній чисельності нематод в ґрунті досліджених районів різна. Так, в МНПП за цим показником переважає ряд Tylenchida (69,6%), тоді як ряди Rhabditida та Dorylaimida займають майже однакове місце (12,7% та 12,3%, відповідно). В околицях смт Радуль найбільш рясним був ряд Rhabditida (37,5%), ряди Dorylaimida та Tylenchida менш чисельні і складають, відповідно, 29,1% та 23,8%. В МНПП найбільш численними родинами виявилися Hoplolaimidae (20,5%), Heteroderidae (12,8%), Aphelenchidae (11,1%), Cephalobidae (10,9%), тоді як в околицях смт Радуль – Cephalobidae (34%), Tylencholaimidae (24,4%), Plectidae (7,2%).

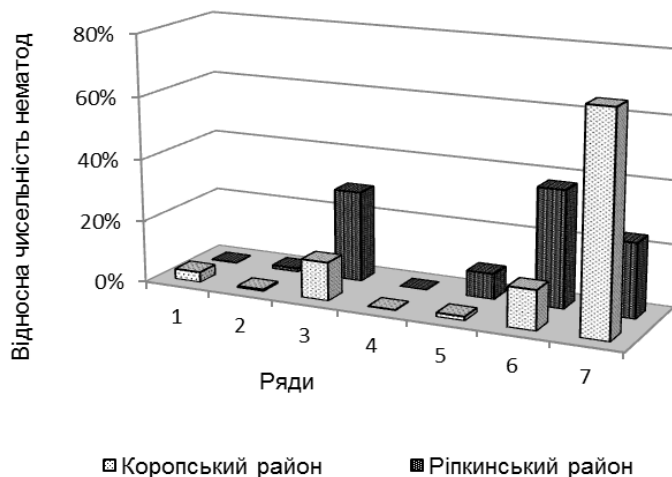


Рис. 2. Відносна чисельність нематод в ґрунті досліджених луків Чернігівської області: 1 – Ряд Enoplida, 2 – Ряд Triplonchida, 3 – Ряд Dorylaimida, 4 – Ряд Mononchida, 5 – Ряд Plectida, 6 – Ряд Rhabditida, 7 – Ряд Tylenchida

В ґрунті досліджених луків було виявлено 12 паразитичних видів нематод. З них 10 видів (*Gracilacus audriellus* Brown, 1959, *P. nanus*, *Ditylenchus dipsaci* (Kuhn, 1857) Filipjev, 1935, *T. dubius*, *Pratylenchus pratensis* (De Man, 1880) Filipjev, 1936, *Helicotylenchus dihystra* (Cobb, 1893) Sher, 1961, *Macroposthonia* sp., *Hemicycliophora* sp., *Heterodera* sp. 1, *Heterodera* sp. 2) є представниками ряду Tylenchida; *Paratrichodorus pachydermus* Siddiqi, 1973 належить до ряду Triplonchida, а *Longidorus elongatus* De Man, 1876 Thorne et Swanger, 1936 – до ряду Dorylaimida.

В Мезинському НПП було зареєстровано 11 видів фітогельмінтів, а в околицях смт Радуль – лише 6 видів. Спільними для обох територій виявилися 5 паразитичних видів нематод, а саме *P. nanus*, *D. dipsaci*, *T. dubius*, *H. dihystra*, *Heterodera* sp. 1. 6 видів (*L. elongatus*, *Gr. audriellus*, *Pr. pratensis*, *Macroposthonia* sp., *Hemicycliophora* sp., *Heterodera* sp. 2) відмічені тільки в МНПП, а 1 вид (*P. pachydermus*) – тільки в околицях смт Радуль.

Отже, за результатами попередніх досліджень в ґрунті лучних екосистем Чернігівської області зареєстровано 62 види нематод. Ядром фауністичного комплексу є три ряди: Tylenchida, Rhabditida та Dorylaimida, що співпадає з результатами досліджень інших вчених (Háněl, Čerevková, 2006). В Мезинському НПП найбільш численними були паразити рослин з родин Haplolaimidae та Heteroderidae, тоді як в околицях смт Радуль – сапробіотичні нематоди з родини Cephalobidae та споживачі мікроскопічних грибів з родини Tylencholaimidae.

Список літератури

- Груздева Л.И., Матвеева Е.М., Коваленко Т.Е. Фауна нематод луговых ценозов островов Белого моря, Онежского и Ладозжского озер // Биogeография Карелии. Труды Карельского научного центра РАН. – Петрозаводск, 2005. – Вып.7. – С. 39–47. /Gruzdeva L.I., Matveyeva Ye.M., Kovalenko T.Ye. Fauna nematod lugovykh tsenozov ostrovov Belogo morya, Onezhskogo i Ladozhskogo ozer // Biogeografiya Karelii. Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. – Petrozavodsk, 2005. – Vyp.7. – S. 39–47./
- Емельянов И.Г., Загороднюк И.В. Таксономическое разнообразие фаунистических комплексов и стратегия сохранения генофонда животного мира // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. – Фрунзе: Илим, 1990. – С. 45–46. /Yemel'yanov I.G., Zagorodnyuk I.V. Taksonomicheskoye raznoobrazie faunisticheskikh kompleksov i strategiya sokhraneniya genofonda zhiivotnogo mira // Problemy izucheniya i sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya. – Frunze: Ilim, 1990. – S. 45–46./
- Жилина Т.Н. Влияние продолжительности окультуривания ценоза на численность нематод в ризосфере картофеля // Современные проблемы популяционной экологии. Мат. IX межд. научно-практической экологической конф. – Белгород: Изд-во ПОЛИТЕРРА, 2006. – С. 68–70. /Zhilina T.N. Vliyaniye prodolzhitel'nosti okul'turivaniya tsenoza na chislennost' nematod v rizosfere kartofelya // Sovremennyye problemy populyatsionnoy ekologii. Mat. IX mezhd. nauchno-prakticheskoy ekologicheskoye konf. – Belgorod: Izd-vo POLITERRA, 2006. – S. 68–70./
- Кирьянова Е.С., Кралль Э.Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. – Л.: Наука, 1969. – Т.1. – 447с. /Kir'yanova Ye.S., Krall' E.L. Paraziticheskiye nematody rasteniy i mery bor'by s nimi. – L.: Nauka, 1969. – T.1. – 447s./
- Козловський М.П. Біоіндикаційні властивості фітонематодних угруповань наземних екосистем Карпатського регіону. Автореф. дис. ... докт. біол. наук. – Дніпропетровськ, 2007. – 38с. /Kozlovskyy M.P. Bioindykatsiyini vlastyivosti fitonematodnykh ugrupovan' nazemnykh ekosystem Karpats'kogo regionu. Avtoref. dys.... dokt. biol. nauk. – Dnipropetrovs'k, 2007. – 38s./
- Мулярчук С.О. Рослинність Чернігівщини – К.: Вища школа, 1970. – 209с. /Mulyarchuk S.O. Roslynnist' Chernigivshchyny – K.: Vyshcha shkola, 1970. – 209s./
- Соловьева Г.И. Экология почвенных нематод. – Л.: Наука, 1986. – 247с. /Solov'yeva G.I. Ekologiya pochvennykh nematod. – L.: Nauka, 1986. – 247s./
- Шевченко В.Л. Ґрунтові нематоди лісів регіонального ландшафтного парку «Міжріччинський» (Чернігівська область) // Заповідна справа в Україні. – 2009. – Т.15, вип.2. – С. 93–94. /Shevchenko V.L. Gruntovi nematody lisiv regional'nogo landshaftnogo parku "Mizhrichyns'kyi" (Chernigivs'ka oblast') // Zapovidna sprava v Ukrayini. – 2009. – T.15, vyp.2. – S. 93–94./
- Cassagnau P. Ecologie du sol dans les Pyrenees centrales // Les biocenoses de Collemboles. Problemes d'ecologie. – Paris: Hermann, 1961. – 235p.
- Freshwater nematodes: ecology and taxonomy / Eds. E.Abebe, I.Andrássy, W.Truanspurger. – Wallingford, Oxfordshire, UK; Cambridge, MA, USA: CABI Pub., 2006. – P. 13–30.
- Háněl L., Čerevková A. Diversity of soil nematodes in meadows of the White Carpathians // Helminthologia. – 2006. – Vol.43, issue 2. – P. 109–116.
- Wasilewska L. Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil-inhabiting nematodes // Russian J. of Nematology. – 1997. – Vol.5. – P. 113–126.

Представлено: С.В.Дерев'янку / Presented by: S.V.Derev'yanko
Рецензент: Н.Ю.Полчанінова / Reviewer: N.Yu.Polchaninova
Подано до редакції / Received: 24.04.2015

••• ЗООЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ ••• ZOOLOGY AND ECOLOGY •••

УДК: 595.142.3

Форморфы в системе экоморф почвенных животных

А.В.Жуков

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара (Днепропетровск, Украина)
Zhukov_dnepr@rambler.ru

Целью работы является установить место форморф почвенных животных в диатропической сети, которая определяется экоморфическими матрицами. Форические связи создают возможность физического транспорта объектов, вещества и энергии как в пределах одного, так и между различными биогеоценозами. Активное передвижение является специфической особенностью животных. Почвенные животные формируют экологические связи, содействуя перенесению других живых организмов, или сами могут использовать других животных или растения для перемещения в пространстве. Некоторые группы почвенных животных или сами выступают как активные агенты передвижения живых организмов по почвенному профилю, или оказывают значительное содействие этому передвижению. С другой стороны, в географическом аспекте расселение почвенных животных на значительные расстояния с помощью собственных приспособлений невозможно. Поэтому более подвижные организмы на поверхности почвы или в воздухе являются активным фактором расселения педобионтов. Характеристикой особенности активного участия почвенного животного в форических связях являются его адаптации к передвижению. Условия передвижения в почве настолько своеобразны, что привели к образованию специальных приспособлений у многих жителей этой среды. Почва как среда обитания требует от живущих в ней животных определенных адаптаций для передвижения. В контексте консортивной организации группировок животных эти адаптации имеют взаимосвязанный характер и с функциональной стороны имеют форетическое значение, на основании чего могут быть выделены экологические группы почвенных животных по признаку их форетических особенностей – форморфы. Форморфическая структура является важным функциональным признаком сообществ почвенных животных, так как предоставляет информацию о преобладающих направлениях форетической активности в соответствующих экологических условиях.

Ключевые слова: *форморфы, экоморфы, почвенная фауна, сообщества животных.*

Форморфи в системі екоморф ґрунтових тварин

О.В.Жуков

Метою роботи є встановити місце форморф ґрунтових тварин у діатропічній мережі, яка визначається екоморфічними матрицями. Форичні зв'язки створюють можливість фізичного транспорту об'єктів, речовини та енергії як у межах одного, так і між різними біогеоценозами. Активне пересування є специфічною особливістю тварин. Ґрунтові тварини формують екологічні зв'язки, сприяючи перенесенню інших живих організмів, або самі можуть використовувати інших тварин або рослин для поширення у просторі. Деякі групи ґрунтових тварин або самі виступають як активні агенти пересування живих організмів по ґрунтовому профілю, або значно сприяють цьому пересуванню. З іншого боку, у географічному аспекті розселення ґрунтових тварин на значні відстані за допомогою власних пристосувань неможливо. Тому більш рухливі організми на поверхні ґрунту або в повітрі є активним чинником розселення педобіонтів. Характеристикою особливості активної участі ґрунтової тварини у форичних зв'язках є її адаптації до пересування. Умови пересування в ґрунті настільки своєрідні, що привели до утворення спеціальних пристосувань у багатьох мешканців цього середовища. Ґрунт як середовище існування вимагає від живучих у ньому тварин певних адаптацій для пересування. У контексті консортивної організації угруповань тварин ці адаптації мають взаємозалежний характер і з функціонального боку мають форетичне значення, на підставі чого можуть бути виділені екологічні групи ґрунтових тварин за ознакою їх форетичних особливостей – форморфи. Форморфічна структура є важливою функціональною ознакою угруповань ґрунтових тварин, тому що надає інформацію про переважні напрямки форетичної активності у відповідних екологічних умовах.

Ключові слова: *форморфи, екоморфи, ґрунтова фауна, угруповання тварин.*

Phoromorphs in ecomorphs system of soil animals A.V.Zhukov

The aim of the present investigation is to reveal the role of phoromorphs of soil animals in the diatropic network defined by ecomorphic matrixes. Phoric communications create possibility of physical transport of objects, substance and energy both within one and between various biogeocoenoses. Active movement is specific feature of animals. Soil animals form ecological connections, promoting transferring of other live organisms, or can use other animals or plants for moving. Some groups of soil animals or act as active agents of movement of live organisms in a soil profile, or considerably assist this movement. On the other hand, in the geographical aspect moving soil animals on considerable distances by means of own adaptations is not probable. Therefore more mobile organisms on the surface of soil or in the air are the active factor of pedobionts moving. Adaptations for movement are the characteristic feature of active participation of a soil animal in phoric communications. Movement conditions in soil are so original, that have led to formation of special adaptations in many inhabitants of this environment. The soil as an inhabitancy, demands from animals living in it certain adaptations for movement. In the context of consortive organisation of animals groupings these adaptations have the interconnected character and have phoretic value, and ecological groups of soil animals on the basis of their phoretic features – phoromorphs can be allocated. The phoromorphic structure is the important functional feature of communities of soil animals as gives the information on prevailing directions of phoretic activity in corresponding ecological conditions.

Key words: *phoromorphs, ecomorphs, soil fauna, animal community.*

Введение

Экоморфические матрицы являются эффективным инструментом познания почвенной мезофауны (Жуков, 2009). Причина информационной ценности экоморфических матриц состоит в том, что они раскрывают связь животного населения почвы с ведущими экологическими факторами, генетическими особенностями почвообразовательного процесса, растительным покровом, а также указывают на функциональную роль мезофауны. Экоморфы по А.Л.Бельгарду (1950) отражают отношение живых организмов к экологическим факторам. По В.Р.Вильямсу (1947) к космическим факторам принадлежат свет и тепло, а к наземным – вода и пища. Отношение к космическим факторам отражают климаморфы, термоморфы, гелиоморфы растений и животных (Бельгард, 1950; Бельград, Травлеев, 1980; Жуков, 2009; Прокопенко и др., 2008), а также трофоценоморфы и топоморфы животных (Жуков, 2007). Отношение к наземным факторам отражают трофоморфы и гигроморфы. Консорции почвенных животных возникают как сосредоточение функциональной активности живых существ в экологическом гиперпространстве, деятельность которых непосредственно связана с осуществлением биологического кругооборота веществ и потоком энергии (Кунах и др., 2014). Биологический кругооборот определяет особенности структурной и функциональной организации биogeоценозов, а также ход и направление процессов почвообразования. Соответственно основным типам кругооборота веществ происходит структурное оформление функциональных комплексов почвенных животных в виде ценоморфических группировок, которые являются важнейшими консортивными объединениями. В условиях степной зоны в зональных, аazonальных и интразональных биogeоценозах это степные, луговые, лесные и болотные ценоморфы (Жуков, 2009).

В.Н.Беклемишев (1994) назвал земной организм «геомеридой»: «Из каких частей состоит Геомерида? Как тело метазоона не слагается непосредственно из клеток, и человечество из людей, так Геомерида не может непосредственно слагаться из отдельных животных и растений. Между ними и общей организацией Геомериды включены многочисленные промежуточные индивидуальности – большей частью мало индивидуализированные, расплывчатые, нестойкие». Организм и Геомерида состоят из органов, которые имеют форму: «Одно ясно: структура Геомериды, подобно структуре нашего тела, насквозь типична: она слагается из определенных частей, которые в свою очередь представляют комплекс частей следующего порядка» (Беклемишев, 1994). Взаимоотношения в пределах геомериды являются экологическими, поэтому органы геомериды являются экоморфами по А.Л.Бельгарду (1950). Экоморфы разнообразны. Рефрены лежат в основе любого разнообразия, в том числе биологического (Мейен, 1978). Рефрен – повторяющаяся, подчиненная одному правилу преобразования последовательность состояния мерона. Организм имеет органы, свойства, признаки, а таксон (в широком смысле) имеет мероны. Мероном может быть как орган (форма) любых организмов, так и их свойство (функция). Мерон определяется формами и функциями совместно

(Чайковский, 2008). Универсальный характер понятия рефрена позволяет говорить о том, что наблюдаемое разнообразие не хаотично, а образует единую диатропическую сеть. Рефренная упорядоченность разнообразия, или регулярность диасети, называется типологической упорядоченностью и является одним из основных свойств природы – неживой, живой и социальной (Чайковский, 2008). Общность структур объясняется не общностью происхождения, а общностью законов формы (Мейен, 1978). Таким образом, по С.В.Мейену (1978), мерон и рефрен являются компонентами диатропической сети, которая организует в соответствии с законами формы разнообразие, по меньшей мере, живых организмов. Учение А.Л.Бельгарда об экоморфах, которое возникло задолго до представлений С.В.Мейена о диатропике (науке о разнообразии), можно рассматривать как в полной мере диатропическое. В этой связи меронами являются экоморфы, а рефренами – закономерные ряды преобразования экоморф. Например, ценоморфа является мероном, а степанты, сивланты, пратанты и палюданты составляют рефрен. Аналогично в рефренный ряд разлагаются трофоморфы, гигроморфы и гелиоморфы. Диатропическая сеть, к которой принадлежит система экоморф растений, является основанием для расширения этой системы и на животных. Целостный и закономерный характер изменчивости живых организмов в рамках диатропической сети в контексте экоморф нашел свое отражение в представлении об экоморфических матрицах (Жуков, 2010).

В определении свойств биогеоценоза главнейшую роль сыграет растительный покров. Гигроморфическая и трофоценоморфическая структура группировок мезофауны указывают на экологические особенности животного населения почвы в разных типах растительного покрова. Гигроморфы характеризуют предпочтения организмов к градициям режима увлажнения почвы, а трофоморфы (трофоценоморфы животных) – к градициям трофности эдафотопы. Гигроморфы и трофоценоморфы почвенных животных выделяются с помощью изучения дифференциации животного населения в связи с растительным покровом. В отношении вертикальной дифференциации животного населения почв могут быть выделенные топоморфы – подстилочные, почвенные и норные формы. Топоморфы указывают на биогеоценотический ярус, который предпочитается экологической группой, а также на сосредоточение функциональной активности животных. Трофоморфы дифференцируют животное население по признаку способа питания и особенностей трофического влияния на среду существования (Кунах, 2006; Жуков, 2003, 2009).

Экологические группы почвенных животных, которые определены на основе их адаптаций к перемещению в почве и указывают на роль в образовании форических связей, называются форморфами.

Целью нашей работы является установить место форморф почвенных животных в диатропической сети, определенной экоморфическими матрицами.

Методика

В основе работы лежит учение М.С.Гилярова о почве как среде обитания живых организмов (Гиляров, 1949), типологические принципы лесов степной зоны Украины и учение об экоморфах А.Л.Бельграда (1950, 1971), учение о жизненных формах-биоморфах М.П.Акимова (1954), учение С.В.Мейена (1978) о диатропике и законах формы. Сведения о численности и разнообразии почвенных беспозвоночных собраны в результате полевых работ в период 1991–2014 гг. в составе Комплексной экспедиции Днепропетровского университета по изучению лесов степной зоны Украины. Видовое определение дождевых червей проведено по Т.С.Перель (1979), Т.С.Всеволодовой-Перель (1997), О.Н.Кунах и др. (Кунах та ін., 2010). Энхитреиды и пауки определены до уровня семейства. Сенокосцы определены Е.В.Прокопенко (Донецкий национальный университет) по Б.П.Чевризову (1979). Литобиоморфные мононожки определены по Н.Т.Залесской (1978), сколопендроморфные – по Н.Т.Залесской и А.А.Шилейко (1991), геофиломорфные – по Л.Бонато (Bonato, 2005), двупарноногие многоножки – по Н.Г.Черному и С.И.Головачу (1993). Имаго герпетобионтных жуков определены доктором биологических наук А.М.Сумароковым. Личинки насекомых определены по С.И.Медведеву (1952), З.В.Чадаевой (1964), В.Г.Долину (1978), Р.В.Андреевой (1990), О.Н.Кабакову (2006), по М.Г.Кривошеиной (2012). Мокрицы определены по К.Шмольцеру (Schmolzer, 1965), наземные моллюски – по И.М.Лихареву, Е.С.Раммельмейеру (1952) и Н.В.Гураль-Сверловой и Р.И.Гураль (2012).

Результаты и обсуждение

Форические связи создают возможность физического транспорта объектов, вещества и энергии как в пределах одного, так и между различными биогеоценозами. Активное передвижение является специфической особенностью животных (Грей, 2011). Почвенные животные формируют экологические связи, содействуя перенесению других живых организмов, или сами могут использовать других животных или растения для перемещения в пространстве (Жуков, 2009).

Почва как среда обитания требует особых адаптаций для передвижения, но не все животные, даже собственно почвенные, обладают такими специфическими приспособлениями (Гиляров, 1949). Некоторые группы почвенных животных или сами выступают как активные агенты передвижения живых организмов по почвенному профилю, или оказывают значительное содействие этому передвижению. С другой стороны, в географическом аспекте расселение почвенных животных на значительные расстояния с помощью собственных приспособлений невозможно. Поэтому более подвижные организмы на поверхности почвы или в воздухе являются активным фактором расселения педобионтов (Лебедева, Криволицкий, 2003).

Характеристикой особенности активного участия почвенного животного в форических связях являются его адаптации к передвижению (Жуков, 2009).

Передвижение животных в плотной среде осуществляется или при использовании ими естественной скважности среды, или путем раздвигания и дробления ее частей. У животных разных групп, которые живут в почве, в древесине, или других растительных тканях и плотных субстратах, вырабатываются разнообразные морфологические приспособления (Гиляров, 1949). Беспозвоночные, в частности, насекомые, для прокладывания ходов используют конечности, последний брюшной сегмент, части головной капсулы, иногда в них развиваются специальные опорные структуры на брюшных и грудных сегментах. В ряде случаев основную роль в движении животных играет сокращение мускулатуры тела (Стриганова, 1966).

В системе биоморф М.П.Акимова (1954) характер передвижения животных отвечает III порядку топоморф. Почвенные животные в этой системе охарактеризованы как роющие или сверлильщики. Спектр возможных адаптаций педобионтов к передвижению в почве детально был охарактеризован во многих работах почвенно-зоологической школы (Гиляров, 1949, 1960, 1970; Долин, 1961; Кабанов, 1973, 1975, 1977, 1978; Медведев, 1952; Стриганова, 1966).

Порядок I топоморф рабочей системы М.П.Акимова в наибольшей степени отвечает ценоморфам А.Л.Бельгарда (1950), т.е. экологическим группам, обеспечивающим горизонтальную дифференциацию живого покрова. Порядок II отвечает связи с определенными биогоризонтами, т.е. вертикальной дифференциации. Порядок III топоморф отображает особенности освоения животными среды как комбинации горизонтальной и вертикальной пестроты.

С терминологической стороны порядок I топоморф М.П.Акимова следует за А.Л.Бельгардом определять как ценоморфов. Значение пространственной (топической) составной в ценологических связях есть производной, а первичной есть функциональная своеобразность связей, которые формируются в пределах определенного типа кругооборота веществ, чем, собственно, и определяется тип ценоза, или тип кругооборота – лесной, степной, луговой, болотный. Пространственная компонента действует в тех границах, в которых простирается тот или другой ценоз.

Именно пространственная (топическая) компонента является важнейшей для определения порядка II топоморф, поэтому за этим порядком и следует оставить название – «топоморфы». Связь между горизонтальным размещением живого существа в биогеоценозе и ее экологическими особенностями очень сильна.

Порядок III на уровне детализации в системе М.П.Акимова тесно связан с порядком II, поэтому точно отвечает топической детерминации. Таким образом, если животное эдафобионт – то или роющий, или сверлящий, если животное стратобионт – то или бродящий, или бегающий. При более детальной характеристике почвенных животных (или животных из других биогоризонтов) возникает более широкий экологический спектр жизненных форм, а топическая компонента в некоторой степени отходит на задний план, а на первый выходят другие. С точки зрения консортивных связей, порядок III отвечает форическим и фабрическим связям.

Адаптации к передвижению указывают на то, могут ли животные оказывать содействие перемещению других животных, растений или органических веществ, или, наоборот, сами для своего передвижения в слое почвы нуждается в содействии других. Фабрическая компонента также связана с передвижением животных в почве, так как образование ходов является основой активности,

вследствие которой возникают зоогенные формы (дрилосфера, фодересфера, термитники). Фабрическая деятельность почвенных животных тесно связана с трофической. Поэтому порядок III системы М.П.Акимова в наибольшей степени соответствует форическим связям почвенных беспозвоночных.

Экологические группы почвенных животных, которые выделены на основе их адаптаций к передвижению в почве и указывают на роль в образовании форических связей, следует назвать форморфами.

Условия передвижения в почве настолько своеобразны, что привели к образованию специальных приспособлений у многих жителей этой среды (Гиляров, 1949). На основе анализа адаптаций почвенных животных к передвижению со стороны их форической роли нами была предложена концепция форморф почвенных животных, система которых приведена в табл. 1.

Соответственно предложенной системе форморф, почвенных животных можно разделить на два типа форморф – А и В.

Тип А – это форморфы, которые объединяют животных, передвигающихся в почве с помощью использования существующей скважности почвы или полостей в подстилке, без активного прокладывания ходов.

Тип В – это форморфы, которые объединяют животных, передвигающихся в почве с помощью активного прокладывания буровых скважин и ходов.

Каждый из этих типов характеризуется определенными адаптациями, в соответствии с которыми эти типы разделяются на разновидности.

Форморфа А

А. 1 – экологическая группа животных, размеры тела которых меньше, чем размеры скважин в почве.

Как указано в табл. 1, к экологической группе животных, имеющих меньшие размеры тела, чем размеры скважин в почве или полости в подстилке, принадлежат так называемые геогидробионты (Кривоуцкий, 1994). Геогидробионты – это простейшие (Protozoa) и некоторые малые по размерам многоклеточные организмы, которые передвигаются в почве как в водной среде, используя пленки воды для существования и передвижения. Особенностью почвенных форм простейших являются сравнительно меньшие размеры, чем у аналогичных форм из пресных водоемов. Специфических адаптаций к передвижению в почве у геогидробионтов нет (Гиляров, 1949). При передвижении эти животные используют существующую скважность почвы и пассивное движение воды по профилю почвы. Для ускорения передвижения как в горизонтальном, так и вертикальном направлениях они нуждаются в форической помощи со стороны более активных в локомоционном отношении педобионтов.

Форическая роль этих животных связана с распространением микроорганизмов – грибов и бактерий. Наиболее известная роль нематод как распространителей фитопатогенных микроорганизмов.

Для малых по размерам геоатмобионтов, которые имеют меньшие размеры сравнительно с существующими в почве скважинами, передвижение по скважинам в почве принципиально не отличается от передвижения по поверхности твердого субстрата. Поэтому у таких животных (клещи, ногохвостки, нематоды, тихоходки и прочие) также нет специфических приспособлений к передвижению в почве.

А. 2 – экологическая группа животных, размеры тела которых такие же, или немного больше, чем размеры скважин в почве.

Личинки насекомых, которые используют существующую скважность почвы, имеют преимущественно камподеовидную форму тела. Она очень распространена среди личинок жуков и сетчатокрылых. Главным локомоторным органом таких личинок являются конечности, приспособленные к передвижению по поверхности твердого субстрата. Камподеовидная форма является приспособлением к быстрому передвижению по извилистым и более широким ходам, чем тело животных. Это очень важно, так как личинки, которые имеют такую форму тела, являются преимущественно хищниками. Им необходимо быстро преследовать добычу без затрат времени на прокладывание ходов. Эта группа способна поддерживать существующую скважность почвы. Быстро передвигаются галереями ходов, содействуя распространению бактерий, грибов, простейших, яиц и ювенильных фаз паразитов. Преимущественно являются хищниками, поэтому важным аспектом их активности является форическое выравнивание трофической нагрузки.

Таблица 1.
Адаптации к передвижению, типы локомоции и форическая роль почвенных животных (фороморфы)

Фороморфы		Адаптации	Представители	Форическая роль
Тип	Разновидность			
А. Локомоция с помощью использования существующей скважности почвы или подстилки, без активного прокладывания ходов	1. Размеры тела меньше, чем размеры скважин в почве или полостей в подстилке	Специфических адаптаций нет, передвижение в почвенной среде как по поверхности или как в водной среде	Protozoa, Nematoda, Enchytraeidae, Acari, Micryphantidae, Collembola, личинки Carabidae, Staphilinidae, Neuroptera, Mollusca (микромоллюски – Valonia), Myriapoda и др.	Содействие перенесению грибов и микроорганизмов. Нуждаются в форической помощи от форм, способных активно прокладывать почвенные ходы
	2. Размеры тела такие же или немного больше, чем размер скважин в почве или полостей в подстилке	Червеобразная форма тела, увеличение количества сегментов, укрепление покровов	Enchytraeidae (крупные), Nematoda (крупные), Myriapoda, Elateridae (Cardiophorus), Therevidae	Выравнивание трофической нагрузки и газового режима в почве
	3. Подстилочные формы – размеры тела превышают полости в подстилке	Большие размеры (малая удельная поверхность тела), плотные покровы (раковина моллюсков), способность быстро принимать защитную позицию (сворачиваться в шар, как мокрицы, или скрываться в раковине, как моллюски).	Gastropoda, Myriapoda, Isopoda (Armadillidae, Cylistidae), Silphidae, Carabidae, Linyphiidae, Gnaphosidae, Agelenidae, Lycosidae	Значительная миграционная способность в горизонтальном направлении, межбиогeoценотические форические связи
В. Активное прокладывание буровых скважин и ходов	4. Передвижение с изменением толщины тела	Фиксирующие образования на конце или вдоль всего тела	Lumbricidae, Tipulidae, Limax, Lepidoptera, Tabanidae	Образование галереи ходов (дрилосферы), пригодной для передвижения других животных
	5. Перемещение без изменения толщины тела	Опорные органы на каудальном конце тела, хитинизированный покров, цилиндрическое тело	Личинки Elateridae, Tenebrionidae, Alleculidae, Carabus, Calosoma	Образование системы ходов в твердом субстрате (тяжелые по механическому составу почвы) или в дерновине
	6. Рытье нор с помощью конечностей или ротовых органов	Специализированные для копания конечности	<i>Lethrus apterus</i> , <i>Gryllotalpa gryllotalpa</i> , личинки Tenebrionidae, Alleculidae, имаго Melolonthonae, Coprini, Histeridae, Lycosa, Eresus, Alopecosa, Atypus, Nemesia, позвоночные – <i>Pelobates fuscus</i> , <i>Tapla europaea</i> , Spalax и др.	Образование системы ходов, которую могут использовать другие животные для передвижения или как норы-убежища. Образование фодересферы (землерои из мегафауны)
	7. С-образные личинки	Мягкие складчатые покровы, сильно хитинизированная головная капсула	Личинки Scarabaeidae, Curculionidae, Cerambicidae, Chrisomelidae	Системы ходов не формируются (личинки находятся в почвенной капсуле), но создаются благоприятные условия (рыхление почвы и поедание плотных корней) для передвижения в почве других животных

Энхитреиды, которые принадлежат или к геогидробионтам, или к малым геотатобионтам, на микроуровне выполняют функцию крупных экосистемных инженеров – дождевых червей. Они оказывают содействие аэрации, особенно в слишком увлажненных почвах – перенесение кислорода вглубь почвы и миграция окиси углерода к поверхности. Эта функция по сути форическая, особенно важная в почвах, которые испытывают периодические и кратковременные увлажнения. Энхитреиды, будучи животными, малыми по размерам, являются г-стратегами, в отличие от более крупных дождевых червей – К-стратегов. Жизненная стратегия энхитреид дает возможность быстро и существенно увеличивать свою численность. Периоды быстрого роста численности этих животных связаны со значительным увлажнением почвы, которое может вызвать развитие анаэробных условий в почве. Высокая численность и активность этих мелких червей оказывает содействие активизации миграции газов в почве и выравниванию их концентраций.

С увеличением размеров тела животных почва перестает быть для них только системой скважин и ходов и появляется необходимость в формировании специальных адаптаций к передвижению в почве (Гиляров, 1949).

А. 3 – экологическая группа животных, размеры тела которых больше, чем полости в подстилке.

Крупные герпетобионты, которые живут в подстилке на поверхности почвы или в ее верхних рыхлых слоях, также не имеют специфических адаптаций к передвижению в почве. Их передвижение происходит по поверхности субстрата. Размеры крупных герпетобионтов превышают размеры полостей между почвенными агрегатами или частями подстилки, но плотность этих субстратов незначительная, а сложение – рыхлое, поэтому части легко раздвигаются при локомоции животных. Адаптации этой группы животных связаны с экстремальным характером поверхности почвы и подстилки в сравнении с собственно почвой. Механически крепкие покровы (раковина у моллюсков), меньшая удельная поверхность тела, способность скручиваться в шар (некоторые мокрицы, многоножки) являются адаптациями к жизни и перемещению в подстилке. Эти особенности влияют на локомоционную активность почвенных животных. Необходимо также указать на то, что герпетобионтные почвенные животные отличаются наличием пигментации от обычно бесцветных (белесых, розоватых, сероватых) собственно почвенных животных.

Еще одним аспектом приспособлений к передвижению в почве представителей этой группы являются сенсорные системы для ориентации в пространстве. Возможность использования зрения или колебаний субстрата для ориентации как в почве, так и на её поверхности, а также в подстилке ограничены. Поэтому важнейшим источником информации об окружающем мире у почвенных животных являются органы тактильных ощущений. Это органы, которые значительно выступают вперед или назад от тела – антенны, волочащиеся конечности (у многоножек), церки (у насекомых), стебельки, на которых находится чувствительная поверхность кожи (моллюски).

Хорошо развитые бегающие конечности являются адаптацией к передвижению животных по поверхности почвы. Они также способны выполнять сенсорную функцию. Широко расставленная подошва у моллюсков хорошо выполняет функцию локомоции и органа тактильного ощущения.

Форическая функция этой экологической группы очень значительная, особенно в аспекте межбиогеоценологических связей, в силу значительной способности к горизонтальным миграциям. Зона активности многих крупных герпетобионтов выходит за пределы одного биогеоценоза на протяжении сезона. Обзор миграционного потенциала моллюсков приведен С.С.Крамаренко (2014). Известны миграции кивсяков из пойменных местопребываний в другие (Пришутова, 1988). Подобной миграционной активностью характеризуются жужелицы, пауки и другие герпетобионты.

Форморфа В

В. 4 – экологическая группа животных, которые передвигаются с помощью изменения толщины тела.

Дождевые черви и почвенные личинки долгоножек (Tipulidae) активно прокладывают ходы и передвигаются по уже имеющимся буровым скважинам, раздвигая частички почвы путем изменения толщины тела. За перемещающимся животным остается ход, по которому его могут догнать хищники. Формирование сложной постоянной системы нор – дрилосферы – является важной адаптацией для уменьшения прессинга хищников. Кроме того, ходы таких животных хорошо аэрируются, поэтому могут быстро изменять влажность воздуха, который находится в ходах. При использовании этого типа передвижения лимитирующим фактором является продолжительность существования в почве полостей соответствующего диаметра и потребность в незначительном противодействии при их

расширении. Эти факторы приводят к тому, что дождевые черви, личинки типулид и другие животные с таким типом передвижения преимущественно живут во влажных почвах тяжелого механического состава. Они избегают легких песчаных почв, где ходы быстро обсыпаются, или каменистых почв, где есть значительное противодействие расширению системы ходов (Гиляров, 1949).

Промежуточный тип локомоции между передвижением с изменением толщины тела и С-образным телом наблюдается у личинок чешуекрылых (Lepidoptera). Личинки этих животных способны легко передвигаться по ровному субстрату, что наблюдается среди многих жителей крон деревьев и кустов, которые очень распространены среди чешуекрылых. Покровы гусениц вооружены большим количеством чувствительных щетинок, расположенных вдоль всего тела, что свойственно животным, живущим на субстрате. Но среди Lepidoptera есть настоящие почвенные животные, например, некоторые совки (Noctuidae). Эти беспозвоночные довольно крупные, их размеры превышают размер скважин в почве. Покровы тела гусениц довольно плотные, но позволяют изменять толщину тела перистальтическими движениями. С другой стороны, личинки Lepidoptera имеют хорошо развитую и сильно склеротизированную голову (Чадаева, 1964). Челюсти значительно развиты, крепкие, способны потреблять крепкие части растений и измельчать части почвы во время движения. Брюшные ноги расположены на 3–6 и на 10-м сегментах и целиком отвечают определению «фиксирующие образования на конце или вдоль всего тела».

Важной форической функцией группы животных, которые передвигаются, изменяя толщину тела, является формирование галерей ходов в почве, которыми могут активно пользоваться другие животные. Такие галереи могут простираются на значительную глубину. По норам дождевых червей вглубь почвы проникают корни растений. Известна особенность дождевых червей затягивать в норы органические остатки в количестве, которое превышает их трофические потребности, вследствие чего минеральные почвенные горизонты обогащаются органикой, которая оказывает содействие активизации процессам гумификации. Развитая система ходов оказывает содействие транспорту газов и оптимизации газового и водного режимов почвы.

В. 5 – экологическая группа животных, которые активно прокладывают ходы без изменения толщины тела.

Способы передвижения насекомых в почве и их морфологические приспособления к рытью ходов детально освещены М.С.Гиляровым (1949), который выделил три морфоэкологические группы животных с разными типами приспособлений для рыхления почвы и фиксации тела в ходах. У насекомых, в частности – у многих личинок жуков, функцию рыхления и отбрасывания частей почвы выполняют или грудные конечности, или мандибулы и передний край головной капсулы, которые модифицируются соответствующим образом.

Переход камподеовидных личинок к активному прокладыванию ходов в почве нуждается в прочном положении тела при рытье и развитии опорных приспособлений на заднем конце тела и роющих – на переднем, а также общего уплотнения всего тела за счет склеротизации покровов, особенно головного и каудального отделов, развития сопротивляющихся урогомф на заднем конце тела, обретения более цилиндрической формы тела, специализации переднего отдела к рыхлению почвы (Гиляров, 1957).

В. 6 – экологическая группа животных, которые роют норы с помощью конечностей или ротовых органов.

Группу «классических» почвороев образуют животные, которые имеют специализированные органы, предназначенные для рытья почвы.

К этой группе принадлежат медведки *Gryllotalpa gryllotalpa*. Эти животные имеют сильные конечности, которыми они способны прорывать длинные и довольно широкие ходы. Чаще всего, медведки встречаются в сыроватых почвах, в которых система нор способна долго поддерживаться. В процессе рытья нор и для питания медведки перерабатывают корни растений. Ходами этих животных могут пользоваться беспозвоночные и мелкие позвоночные животные.

Мандибулы и головная капсула насекомых нередко выполняют функции, связанные с передвижением. В частности, у форм, которые живут в твердых естественных субстратах, эти органы принимают участие в рыхлении или раздвигании частей субстрата (Стриганова, 1966).

В плотных глинистых почвах распространены кравчики *Lethrus apterus* (Андриевская, 1946).

У пауков известны все переходы от простых углублений в почве до сложно устроенных норок. Морфологические приспособления для рытья и жизни в норах выражены у пауков в разной степени,

нередко жизнь в норке почти не сказывается на строении паука. Норки роются хелицерами, которые у пауков хорошо развиты и легко приспособляются к этой функции (Михайлов, 2012).

Слепыши (*Spalax*) создают систему нор с помощью рытья почвы зубами (резцами), действуя ими наподобие ковша. Система нор слепышей создает специфическую экологическую область, размеры которой превышают геометрические границы самих нор, что позволило эту область определить по аналогии с дрилосферой червей как фодересферу (Жуков и др., 2010).

В. 7 – экологическая группа животных с С-образным телом.

Более экологически совершенным является передвижение в почве с помощью измельчения почвы передним концом тела, сгребания почвы назад и закрывание ею хода позади животного, которое передвигается (Гиляров, 1949). С-образная форма тела личинок является адаптацией к активному движению в специфической, очень плотной по механическим свойствам среде, которой является почва или плотная растительная ткань.

Способ передвижения С-образных личинок пластинчатоусых в почве изучен и описан М.С.Гиляровым (1949). Детальный анализ морфологических адаптаций почвенных личинок пластинчатоусых представлен в работе С.И.Медведева (1952).

Форморфическая структура животного населения мезопедобионтов в градиенте экологических факторов

В формировании экологических условий биогеоценозов степного Приднепровья важную роль играют режим влажности и минерализация эдафотопов. Эти факторы определяют типы леса, а также особенности структуры и функционирования биотических компонентов биогеоценоза (Бельгард, 1950, 1971). Полученные результаты свидетельствуют о том, что в градиенте условий минерализации почвенного раствора форморфическая структура мезопедобионтов демонстрирует закономерную динамику (рис. 1).

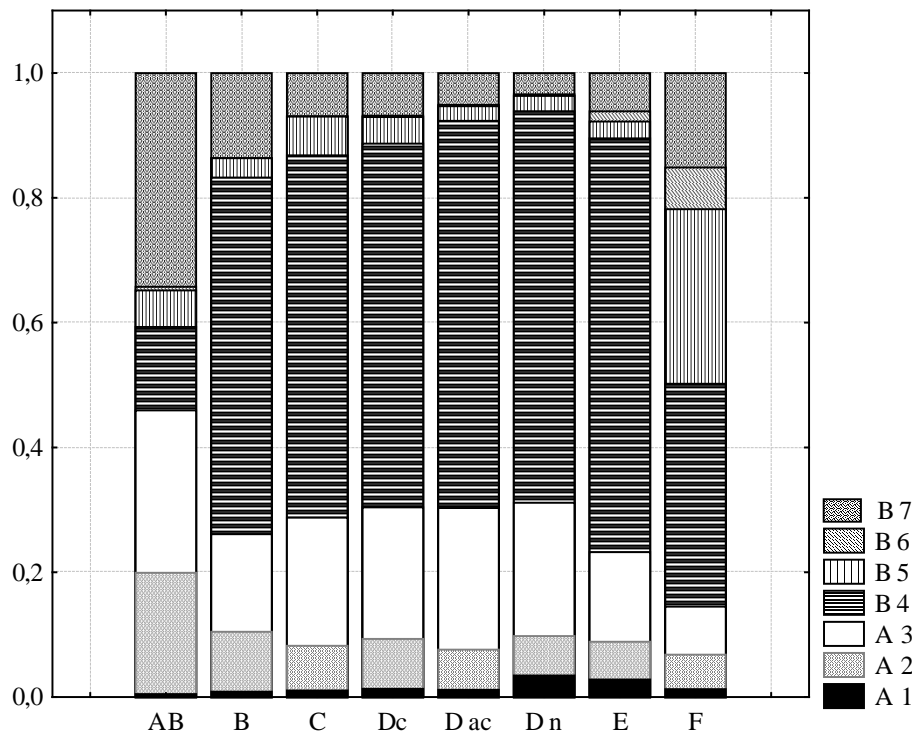


Рис. 1. Форморфическая структура животного населения мезопедобионтов в градиенте условий минерализации эдафотопов. По оси абсцисс – трофотопы (по А.Л.Бельгарду, 1950)

Анализ приведенных данных свидетельствует о том, что в градиенте от беднейших до наиболее богатых почв монотонно снижается доля форморфмы А 2. В богатейших почвах особенно

важную роль играют форморфы В 5. Очевидно, что в градиенте условий трофности эти форморфы являются взаимозаменяемыми.

Высокое значение почвенных животных как педотурбаторов подчеркивается значительной долей в сообществе форморфы В 4, т.е. тех животных, которые активно прокладывают буровые скважины в почве с помощью изменения толщины тела. Исключение составляют или очень бедные, или слишком богатые почвы. Последнее обстоятельство, скорее всего, связано с тем, что в богатейших почвах фактор минерализации часто совпадает с фактором дефицита влаги (физическая сухость) или с риском засоления (физиологическая сухость). Альтернативным заменителем форморф В 4 являются форморфы В 7, т.е. животные, которые обладают С-образной формой тела. Эти животные преобладают или в бедных, или в очень богатых почвах.

В градиенте условий влажности доля в сообществе мезопедобионтов форморф В 4 монотонно увеличивается с ростом влажности эдафотопов (рис. 2).

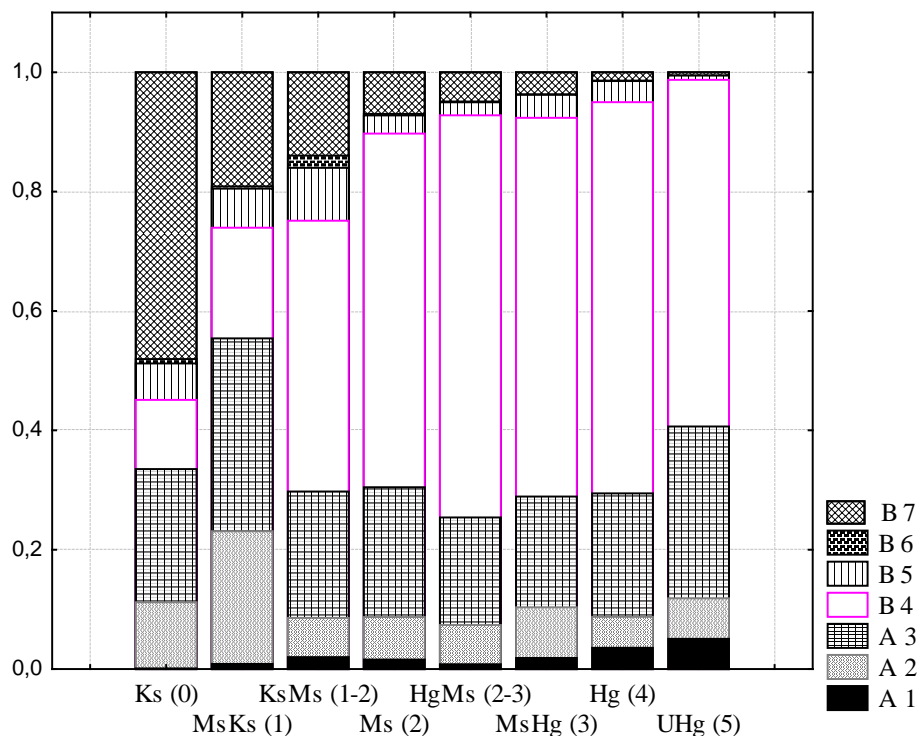


Рис. 2. Форморфическая структура животного населения мезопедобионтов в градиенте условий влажности эдафотоп. По оси абсцисс – гигротопы (по А.Л.Бельгарду, 1950)

Из рис. 2 становится понятным, что доля форморф А 3 незначительно изменяется в зависимости от увлажнения сравнительно с форморфами А 1 и А 2. Очевидно, причиной здесь есть фактор размеров животных: более крупные представители форморфы А 3 имеют меньшую удельную площадь поверхности, поэтому они являются более выносливыми относительно дефицита влаги. Представители форморфы В 7 наибольшее значение имеют в ксерофильных условиях, так как С-образная форма является адаптацией к дефициту влаги в почве.

Заключение

Таким образом, почва, как среда обитания, требует от живущих в ней животных определенных адаптаций для передвижения. В контексте консортивной организации группировок животных эти адаптации имеют взаимосвязанный характер и с функциональной стороны имеют форетическое значение, на основании чего могут быть выделены экологические группы почвенных животных по признаку их форетических особенностей – форморфы. Форморфическая структура является

важним функціональним признаком сообществ почвенных животных, так как предоставляет информацию о преобладающих направлениях форетической активности в соответствующих экологических условиях.

Список литературы

- Акимов М.П. Биоморфический метод изучения биоценозов // Бюллетень Московского о-ва исп. природы. – 1954. – Т. LIX (3). – С. 27–36. /Akimov M.P. Biomorficheskiy metod izucheniya biotsenozov // Byulleten' Moskovskogo o-va isp. prirody. – 1954. – Т. LIX (3). – С. 27–36./
- Андреева Р.В. Определитель личинок слепней. – К.: Наукова думка. – 1990. – 172с. /Andreyeva P.V. Opredelitel' lichinok slepney. – Kiyev: Naukova dumka, 1990. – 172s./
- Андреевская Н.Ю. К экологии жука-кравчика (*Lethrus apterus* Laxm.) в условиях Днепропетровской области УССР // Праці Одеського держ. ун-ту ім. І.І.Мечнікова. – 1946. – Т. 3, вип. 3 (64). – С. 33–53. /Andriyevskaya N.Yu. K ekologii zhuka-kravchika (*Lethrus apterus* Laxm.) v usloviyakh Dnepropetrovskoy oblasti USSR // Pratsi Odes'kogo derzh. un-tu im. I.I.Mechnikova. – 1946. – Т. 3, vyp. 3 (64). – С. 33–53./
- Беклемишев В.Н. Методология систематики. – М.: КМК Scientific Press Ltd, 1994. – 250с. /Beklemishev V.N. Metodologiya sistematiki. – M.: KMK Scientific Press Ltd, 1994 – 250s./
- Бельгард А.Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – Киев: Изд-во КГУ, 1950. – 263с. /Belgard A.L. Lesnaya rastitelnost' yugo-vostoka USSR. – Kiyev: Izd-vo KGU, 1950. – 263s./
- Бельгард А.Л., Травлеев А.П. Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. – М.: Изд-во МГУ. – 1980. – С. 155–163. /Belgard A.L., Travleyev A.P. Rol' pochvennoy fauny v indikatsii edafotopov. – M.: Izd-vo MGU, 1980. S. 155–163./
- Бельгард А.Л. Степное лесоведение. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 336с. /Belgard A.L. Stepnoye lesovedeniye. – M.: Lesnaya promyshlennost', 1971. – 336s./
- Вильямс В.Р. Почвоведение. – М.: Сельхозгиз, 1947. – 455с. /Wil'yams V.R. Pochvovedeniye. – M.: Selkhozgiz, 1947. – 455s./
- Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. – М.: Наука, 1997. – 102с. /sevolodova-Perel T.S. Dozhdevyye chervi fauny Rossii. – M.: Nauka, 1997. – 102s./
- Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 279с. /Gilyarov M.S. Osobennosti pochvy kak sredy obitaniya i yeye znacheniye v evolyutsii nasekomykh. – M., L.: Izd-vo AN SSSR, 1949. – 279s./
- Гиляров М.С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. – М.: Наука, 1970. – 275с. /Gilyarov M.S. Zakonomernosti prisposobleniya chlenistonogikh k zhizni na sushe. – M.: Nauka, 1970. – 275s./
- Гиляров М.С. Почвенные беспозвоночные как фактор плодородия почвы // Журн. общей биологии. – 1960. – Т. 21, №2. – С. 81–88. /Gilyarov M.S. Pochvennyye bespozvonochnyye kak faktor plodorodiya pochvy // Zhurn. obshchey biologii. – 1960. – Т. 21, №2. – С. 81–88./
- Гиляров М.С. Кивсяки и их роль в почвообразовании // Почвоведение. – 1957. – №6. – С. 74–78. /Gilyarov M.S. Kivsyaki i ikh rol' v pochvoobrazovanii. – Pochvovedeniye. – 1957. – №6. – С. 74–78./
- Грей Дж. Передвижение животных. – М.–Ижевск: Ижевский институт компьютерных исследований, НИЦ «Регулярная хаотичная динамика», 2011. – 556с. /Grey Dzh. Peredvizheniye zhyvotnykh. M.–Izhevsk: Izhevskiy institut komp'yuternykh issledovaniy, NITs "Regulayarnaya khaotichnaya dinamika", 2011. – 556s./
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.І. Визначник наземних молюсків України. – Львів, 2012. – 216с. /Gural-Sverlova N.V., Gural R.I. Vyznachnyk nazemnykh molyuskiv Ukrayiny. – Lviv, 2012. – 216s./
- Долин В.Г. Определитель личинок жуков-щелкунов фауны СССР. – К.: Урожай, 1978. – 126с. /Dolin V.G. Opredelitel' lichinok zhukov-shchelkunov fauny SSSR. – Kiyev: Urozhay, 1978. – 126s./
- Долин В.Г. Личинки жуков-щелкунов (Elateridae) Украинской ССР : автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. – К., 1961. – 16с. /Dolin V.G. Lichinki zhukov-shchelkunov (Elateridae) Ukrainskoy SSR : avtoref. dis. na soisk. uch. stepeni kand. biol. nauk. – K., 1961. – 16s./
- Жуков А.В. Зоологическая диагностика почв на основе анализа трофической структуры почвенной мезофауны степного Приднепровья // Экология и ноосферология. – 2003. – Т. 13, №1–2. – С. 104–112. /Zhukov A.V. – Zoologicheskaya diagnostika pochv na osnove analiza troficheskoy struktury pochvennoy mezofauny stepnogo Pridneprov'ya // Ekologiya i noosferologiya. – 2003. – Т. 13, №1–2. – С. 104–112./
- Жуков А.В., Кунах О.Н., Коновалова Т.П. Фодересфера слепышей (*Spalax microphthalmus*) // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2010. – Вып. 10, №1 – С. 105–123. /Zhukov A.V., Kunakh O.N., Konovalova T.M. Foderesfera slepyshey (*Spalax microphthalmus*) // Problemy ekologii i okhrany prirody tekhnogennogo regiona. – Donetsk: DonNU, 2010. – Vyp. 10, №1. – С. 105–123./
- Жуков О.В. Екоморфи Бельгарда–Акімова та екологічні матриці // Екологія та ноосферологія, 2010. – Т. 21, №3–4. – С. 109–111. /Zhukov O.V. Ekomorfy Bel'garda–Akimova ta ekologichni matrytsi // Ekologiya i noosferologiya. – 2010. – Т. 21, №3–4. – С. 109–111./

- Жуков О.В. Екоморфичний аналіз консорцій ґрунтових тварин. – Дніпропетровськ: Вид-во «Свідлер А.Л.», 2009. – 239с. /Zhukov O.V. Ekomorfichnyy analiz konsortsiy gruntovykh tvaryn. – Dnipropetrovsk: Vyd-vo "Svidler A.L.", 2009. – 239s./
- Жуков О.В. Трофоценоморфи ґрунтових тварин та їх діагностичне значення для встановлення трофотопів // Вісник Донецького університету. Серія А. Природничі науки. – 2007. – С. 277–291. /Zhukov O.V. Trofotsenomorfy gruntovykh tvaryn ta yikh diagnostychnye znachennya dlya vstanovlennya trofotopiv // Visnyk Donetskogo universytetu. Seriya A. Pryrodnychi nauky. – 2007. – S. 277–291./
- Залеская Н.Т. Определитель многоножек-костянок СССР. – М.: Наука, 1978. – 212с. /Zalesskaya N.T. Opredelitel mnogonozhek-kostyanok SSSR. – M.: Nauka, 1978. – 212s./
- Залеская Н.Т., Шилейко А.А. Сколопендровые многоножки. – М.: Наука, 1991. – 102с. /Zalesskaya N.T., Shileyko A.A. Skolopendrovyye mnogonozhki. – M.: Nauka, 1991. – 102s./
- Кабаков О.Н. Пластинчатоусые жуки подсемейства Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) фауны России и сопредельных стран. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 374с. /Kabakov O.N. Platinchatousyye zhuki podsemeystva Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) fauny Rossii i sopredelnykh stran. – M.: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2006. – 374s./
- Кабанов В.А. Экология широкого щелкуна – *Selatosomus latus* Fabry (Coleoptera, Elateridae) в Европейской части СССР // Вестник зоологии. – 1973. – №3. – С. 24–29. /Kabanov V.A. Ekologiya shirokogo shchelkuna – *Selatosomus latus* Fabry (Coleoptera, Elateridae) v Yevropeyskoy chasti SSSR // Vestnik Zoologii. – 1973. – №3. – S. 24–29./
- Кабанов В.А. Биология *Oodescelis polita* Sturm в лесостепи и степи Европейской части СССР // Вестник зоологии. – 1978. – №1. – С. 47–51. /Kabanov V.A. Biologiya *Oodescelis polita* Sturm v lesostepi i stepi Yevropeyskoy chasti SSSR. 1978.1, 47–51
- Кабанов В. А. О некоторых закономерностях динамики численности особей в локальных популяциях щелкунов // Проблемы почвенной зоологии. – Вильнюс. – 1975. – С. 163. /Kabanov V.A. O nekotorykh zakonomernostyakh dinamiki chislennosti osobey v lokalnykh populyatsiyakh shchelkunov // Problemy pochvennoy zoologii. – Vil'nyus. – 1975. – S. 163./
- Кабанов В.А. Биология песчаного медляка (*Opatrum sabulosum* L.) в лесостепной и степной зонах европейской части СССР // Биол. науки. – 1977. – №9. – С. 47–53. /Kabanov V.A. Biologiya peschanogo medlyaka (*Opatrum sabulosum* L.) v lesostepnoy i stepnoy zonakh yevropeyskoy chasti SSSR // Biol. nauki. – 1977. – № 9. – S. 47–53./
- Крамаренко С.С. Активная и пассивная миграция наземных моллюсков: обзор // Ruthenica. – 2014. – Т. 24, №1. – С. 1–14. /Kramarenko S.S. Aktivnaya i passivnaya migratsiya nazemnykh mollyuskov: obzor // Ruthenica. – 2014. – 24, No1. – S. 1–14./
- Кривоуцкий Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле. – М.: Наука, 1994. – 268с. /Krivolutskiy D.A. Pochvennaya fauna v ekologicheskom kontrole. – M.: Nauka, 1994. – 268s./
- Кривошеина М.Г. Определитель семейств и родов палеарктических двукрылых насекомых подотряда Nematocera по личинкам. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 244с. /Krivosheina M.G. Opredelitel semeystv i rodov palearkticheskikh dvukrylykh nasekomykh podotryada Nematocera po lichinkam. – M.: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012. – 244s./
- Кунах О.М., Жуков О.В., Пахомов О.Е. Морфология дождевых червяков (Lumbricidae). – Дніпропетровськ: ФОП Дрига Т.В., 2010. – 52с. /Kunakh O.M., Zhukov O.V., Pakhomov O.Ye. Morfologiya doshchovykh cherv'yakov (Lumbricidae). – Dnipropetrovsk: FOP Dryga T.V., 2010. – 52s./
- Кунах О.Н., Трифанова М.В., Ганжа Д.С. Зоо- и фитоиндикация роли автотрофной и гетеротрофной консорций в организации биогеоценоза // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2014. – №2. – С. 115–141. /Kunakh O.N., Trifanova M.V., Ganzha D.S. Zoo- i fitoindikatsiya roli avtotrofnoy i geterotrofnoy konsortsiy v organizatsii biogeotsenoza // Biologichnyy visnyk MDPU im. B. Khmel'nyts'kogo. – 2014. – №2. – S. 115–141./
- Кунах О.Н. Трофические группы почвенной мезофауны центральной поймы р. Самара // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2006. – Вып. 6. – С. 130–135. /Kunakh O.N. Troficheskiye grupy pochvennoy mezofauny tsentralnoy поймы r. Samara // Problemy ekologii i okhrany prirody tekhnogennogo regiona. – Donetsk: DonNU, 2006. – Vyp. 6. – S. 130–135./
- Лебедева Н.В., Кривоуцкий Д.А. Роль птиц в формировании биологического разнообразия почвенной микрофауны на островах Арктики // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Мат. II межд. науч. конф. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2003. – С. 127–129. /Lebedeva N.V., Krivolutskiy D.A. Rol ptits v formirovanii biologicheskogo raznoobraziya pochvennoy mikrofauny na ostrovakh Arktiki // Bioraznoobrazie i rol' zootsenoza v yestestvennykh i antropogennykh ekosistemakh. Mat. II mezhd. nauch. konf. – Dnipropetrovsk: DNU, 2003. – S. 127–129./
- Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 600с. /Likharev I.M., Rammelmeyyer Ye.S. Nazemnyye mollyuski fauny SSSR. – M., L.: Izd-vo AN SSSR, 1952. – 600s./
- Медведев С.И. Личинки пластинчатоусых жуков фауны СССР. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 342с. /Medvedev S.I. Lichinki platinchatousykh zhukov fauny SSSR. – M., L.: Izd-vo AN SSSR, 1952. – 342s./

- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журнал общей биологии. – 1978. – Т. 39, №4. – С. 495–508. /Meyen S.V. Osnovnyye aspekty tipologii organizmov. – Zhurnal obshchey biologii. – 1978. – Т. 39, №4. – С. 495–508./
- Михайлов К.Г. Общая арахнология. Краткий курс. Часть 2. Пауки: морфология, анатомия, биология. – М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2012. – 56с. /Mikhaylov K.G. Obshchaya arakhnologiya. Kratkiy kurs. Chast' 2. Pauki: morfologiya, anatomiya, biologiya. – M.: Tovariishchestvo nauchnykh izdaniy KMK. – 2012. – 56s./
- Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. – М.: Наука, 1979. – 272с. /Perel T.S. Rasprostraneniye i zakonmernosti raspredeleniya dozhdevykh chervey fauny SSSR. – M.: Nauka, 1979. – 272s./
- Пришутова З.Г. Некоторые особенности экологии кивсяка *Rossiulus kessleri* (Diplopoda, Julidae) в степной зоне // Зоологический журнал. – 1988. – Т. 67, №11. – С. 1652–1660. /Prishutova Z.G. Nekotoryye osobennosti ekologii kivsyaka *Rossiulus kessleri* (Diplopoda, Julidae) v stepnoy zone // Zoologicheskij zhurnal. – 1988. – Т. 67, №11. – С. 1652–1660./
- Прокопенко Е.В., Жуков А.В., Савченко Е.Ю. Экологическая структура населения пауков (Araneae) заповедника «Каменные Могилы»: ценоморфы, сезонные и циркадные группы // Проблемы экологии та охорони природи техногенного регіону. – Донецьк: ДонНУ, 2008. – Вип. 8. – С. 142–155. /Prokopenko Ye.V., Zhukov A.V., Savchenko Ye.Yu. Ekologicheskaya struktura naseleniya paukov (Araneae) zapovednika "Kamennyye Mogily": tsenomorfy, sezonnyye i tsirkadnyye grupy // Problemy ekologiyi ta okhorony pryrody tekhnogenogo regionu. – Donets'k: DonNU, 2008. – Vyp. 8. – S. 142–155./
- Стриганова Б.Р. Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых. – М.: Наука, 1966. – 128с. /Striganova B.R. Zakonomernosti stroyeniya organov pitaniya lichenok zhestkokrylykh. – M.: Nauka, 1966. – 128s./
- Чадаева З.В. Отряд Lepidoptera – чешуекрылые // Определитель обитающих в почве личинок насекомых. – М.: Наука, 1964. – С. 809–896. /Chadayeva Z.V. Otryad Lepidoptera – cheshuyekrylyye // Opredelitel obitayushchikh v pochve lichenok nasekomykh. – M.: Nauka, 1964. – S. 809–896./
- Чайковский Ю.В. Активный связный мир. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 726с. /Chaykovskiy Yu.V. Aktivnyy svyaznyy mir. – M.: Tovariishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008. – 726s./
- Чевризов Б.П. Краткий определитель сенокосцев (Opiliones) европейской части СССР // Фауна и экология паукообразных. – Л.: ЗИН АН СССР, 1979. – С. 4–27. /Chevrizov B.P. Kratkiy opredelitel senokostsev (Opiliones) yevropeyskoy chasti SSSR // Fauna i ekologiya paukoobraznykh. – L.: ZIN AN SSSR, 1979. – S. 4–27./
- Черный Н.Г., Головач С.И. Двупарноногие многоножки равнинной территории Украины. – Киев, 1993. – 58с. /Chernyy N.G., Golovach S.I. Dvuparnonogiyе mnogonozhki ravninnoy territorii Ukrainy. – Kiyev, 1993. – 58s./
- Bonato L. Geophilomorph centipedes of Latvia (Chilopoda, Geophilomorpha) // Latvijas entomologs. – 2005. – Vol. 42. – P. 5–15.
- Schmolzer K. Ordnung Isopoda. – Berlin: Akademie Verlag, 1965. – 189s.

Представлено: О.Л.Пономаренко / Presented by: O.L.Ponomarenko
Рецензент: Д.А.Шабанов, Ю.Г.Гамуля / Reviewer: D.A.Shabanov, Yu.G.Gamulya
Подано до редакції / Received: 05.10.2015

УДК: 632.493:595.754

Влияние изменений климата на параметры фотопериодической реакции у американской белой бабочки (*Hyphantria cunea* Drury)

Х.Ф.Кулиева, Б.А.Ахмедов

Институт зоологии НАН Азербайджана
hokuma.kuliyeva@yahoo.com; barat_ahmedov@yahoo.com

В статье на основе литературных и экспериментальных данных (2003–2009 г.) проведен анализ влияния изменений климата на фотопериодическую реакцию азербайджанской популяции американской белой бабочки *Hyphantria cunea* Drury. Установлено, что в новых условиях, с одной стороны, увеличивается благоприятный для активного развития период, а с другой – возрастает скорость развития отдельных онтогенетических фаз, что создает возможность перехода от бивольтинизма к тривольтинному циклу развития с образованием дополнительных неполных поколений в переходных зонах (Баку-Апшерон).

Ключевые слова: климатические условия, фотопериодические реакции, американская белая бабочка.

The influence of climatic changes on parameters of photoperiodic reaction in the American fall webworm (*Hyphantria cunea* Drury)

Kh.F.Kuliyeva, B.A.Akhmedov

In this paper we review available literature and experimental data (2003–2009) on the influence of climate change on photoperiodic reactions of Azerbaijan population of the *Hyphantria cunea* Drury. It has been revealed, that under new conditions, on one hand, the favorable seasonal period for development is getting longer and, on another hand, rates of growth of some developmental stages increase. All this affects voltinism and promotes transition from bivoltinism to trivoltinism as well as production of additional incomplete generations in transition zones (Baku-Apsheron).

Key words: climatic conditions, photoperiodic reactions, American fall webworm.

Введение

Глобальное изменение климата в последние десятилетия подтверждается анализом многих физико-химических показателей внешней среды (Houghton, 2004; Рамсторф, Шельнхубер, 2009; Соколов, 2010). Реакции насекомых на изменение климата чрезвычайно разнообразны и иногда весьма неожиданны (Мешкова, 2009). Накопленный к настоящему времени объем информации позволяет выделить несколько категорий таких реакций у насекомых. Они включают изменения ареалов, численности, фенологии, вольтинизма, морфологии, физиологии, поведения, особенностей во взаимоотношениях с другими видами и в структуре сообществ (Мешкова, 2009; Musolin, 2007). Среди публикаций чаще встречаются работы, касающиеся изменения ареалов и фенологии отдельных видов, поскольку эти категории реакций легче отметить, и они являются наименее противоречивыми индикаторами ответа на изменения, происходящие в природе (Parmesan, 2001; Shoo et al., 2006; Thomas, 2010).

В данной статье нами представлены литературные сведения и результаты многолетних наблюдений, которые позволяют проанализировать влияние потепления климата на физиологические реакции азербайджанской популяции американской белой бабочки.

Материал и методы исследования

Материалом для исследований служили различные фазы американской белой бабочки (АББ), собранные в течение длительного времени (2003–2009 г.) в различных пунктах (Баку-Апшерон и Куба-Хачмасская зона) северо-восточной части Азербайджана (Кулиева, 2006а, б, 2010; Кулиева, Агамалиев, 2009). опыты и наблюдения проводились как на лабораторных, так и на природных популяциях вредителя. Регистрировались суммы эффективных температур для каждой фенофазы и даты появления стадии развития – в единичном и массовом количестве. Изменчивость фенологии оценивались по изменчивости основного критерия при фенологическом прогнозе – суммы эффективных температур, необходимых для прохождения отдельных стадий развития в различных экоусловиях. Начало отрождения гусениц II поколения в очаге заражения определяли путем наблюдения за началом вылета летних бабочек в садках из проволочной сетки или в пологе на ветке,

с последующим добавлением к этой дате 10–12 дней на спаривание, кладку и развитие яиц. В садки (или в марлевый полог на ветвях шелковицы) помещали первых гусениц пятого-шестого возрастов I поколения и докармливали их до окукливания свежими листьями шелковицы.

Фотопериодические реакции при константных режимах были исследованы при среднесуточной температуре воздуха 18–20°C (осенний материал II и частично III поколения), влажности воздуха 75–85 %, а также в пределах высоких температур – 29–31,4°C и влажности воздуха 55–70 % (летний материал). Действие светового фактора наблюдали в вариантах 0, 8, 12, 14, 16, 24 часов света в сутки. Во всех вариантах использовали материал из единой кладки. В работе было использовано 2 варианта контроля: 1) 30–50 гусениц в стеклянных емкостях, покрытых бумагой; 2) куст шелковицы, охваченный марлевым пологом (садки на ветвях) и перевязанный в месте соединения с основным стволом. Длительность развития гусеничной фазы учитывали с момента вылупления до метаморфоза в куколку. Изменение массы, длины гусениц определяли до и после линьки на последующий возраст, а у куколок с момента окукливания до вылета имаго. Куколок содержали в пронумерованных пробирках и коробочках (3×3), что позволяло точно учитывать скорость развития, динамику массы, а у гусениц – время линьки и прекращения питания. По скорости развития различали 2 группы: быстро и медленно развивающиеся особи. Число впадающих в диапаузу куколок АББ подсчитывали по количеству медленно развивающихся особей, а также по состоянию стеммы, жирового тела.

Результаты и обсуждение

На примере различных видов доказано, что потепление климата приводит к более раннему возобновлению сезонного развития весной, ускоренному развитию в течение летнего периода, более позднему прекращению активности осенью и уходу на зимовку. При этом виды с факультативной диапаузой и поливольтинным сезонным циклом смогли увеличить количество ежегодных поколений. Это стало возможным в результате изменения суммы эффективного тепла (Волкович, Саулич, 1984; Numata et al., 1993; Musolin, Saulich, 2001). Разработана модель, на основе которой с учетом средних значений нижнего температурного порога и суммы эффективных температур у более чем 400 видов насекомых, клещей и нематод определили количество дополнительных поколений у беспозвоночных при потеплении климата (Yamamura, Kiritani, 1998). Из этих данных видно, что повышение температуры на 1°C позволит дать дополнительное полное поколение только трипсам, перепончатокрылым, клещам, и два поколения – тлям, тогда как у большинства других групп рассмотренных насекомых количество завершенных поколений останется прежним (рис. 1, а). При повышении температуры на 2°C полное дополнительное поколение будут давать чешуекрылые, полужесткокрылые, равнокрылые (за исключением тлей) и нематоды. В среднем два ежегодных дополнительных поколения будут давать в этих условиях двукрылые и перепончатокрылые, три – трипсы и клещи, четыре – тли (рис. 1, б). Доказано, что вольтинизм у конкретной популяции в природных условиях все же меняется. Эта особенность связана с изменением реакций, регулирующих сезонные явления, в частности такие, как формирование диапаузы, скорость роста и т.д. (Мешкова, 2009; Соколов, 2010).

Впервые детальное изучение влияния изменений климата на параметры фотопериодических реакций (ФПР) осуществлено на разных географических популяциях комара *Wyeomyia smithii* (Diptera, Culicidae) в Северной Америке (Bradshaw, Holzapfel, 2001). Сравнение порогов ФПР между 1972 г. и 1996 г. стало возможным для семи популяций и показало, что во всех этих случаях значение порогов, определенных в 1996 г., оказалось ниже, чем в 1972 г. Средняя разница в парах составила 14,8±4,4 мин (статистически значимая разница). При этом для каждой популяции автором была определена ее широта, определена зависимость порога ФПР от географической широты популяции и приведен ковариационный анализ. Он показал, что линия географического тренда более поздних порогов ФПР (1996 г.) имеет более острый угол наклона, чем линия более ранних порогов ФПР (1972 г.). Это свидетельствует о том, что сдвиг к более коротким («южным») порогам со временем усилился больше в северных широтах. А именно, у популяции, обитающей на широте 50° с.ш., критический порог понизился с 15 ч 47 мин (в 1972 г.) до 15 ч 11 мин (1996 г.), что соответствует 9-дневной задержке в формировании диапаузы осенью.

На основе этих экспериментов, выполненных в идентичных и строго контролируемых условиях, сделан вывод о том, что наследственно закрепленные изменения параметров ФПР являются следствием изменения климата, и изменения такого уровня могут происходить очень быстро (уже через 5 лет). Авторы подчеркивают, что все известные к настоящему времени генетические

изменения в ответ на текущее потепление климата отражают селекцию, связанную с оптимизацией времени наступления тех или иных сезонных событий (таких фенофаз, как возобновление активности, сезонного покоя и т.д.). При этом ни в одном случае не было показано, что генетические изменения затрагивают температурные оптимумы или устойчивость к высоким температурам (Bradshaw, Holzapfel, 2008).

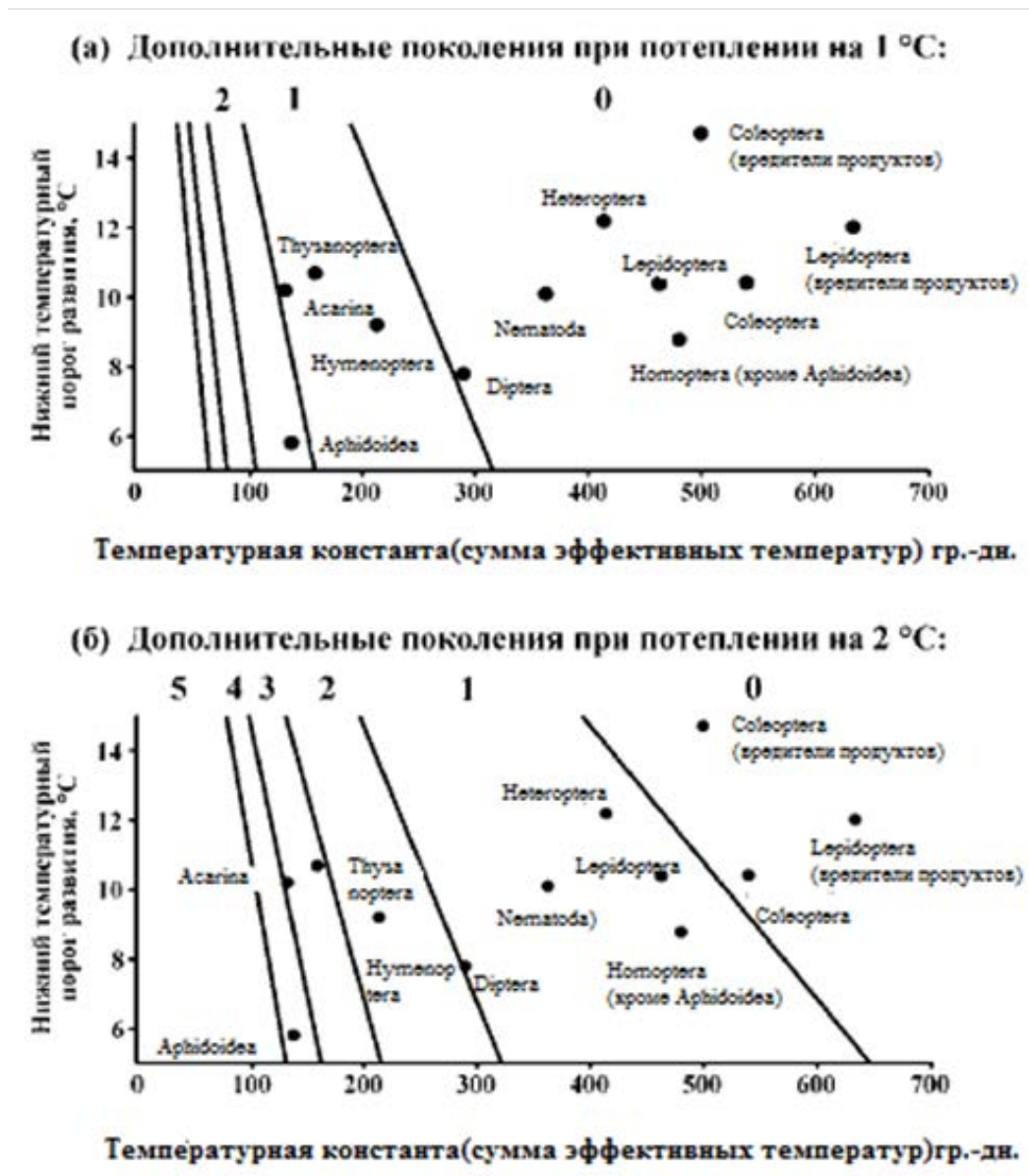


Рис. 1. Влияние потепления климата на вольтицизм беспозвоночных (по: Yamamura, 1998): цифры над графиками указывают расчетное количество дополнительных ежегодных поколений, которое могут иметь представители разных групп при потеплении климата, соответственно, на 1 (а) и 2°С (б)

Возникает вопрос, как реагируют южные популяции на подобные климатические изменения? Длительное время нами проводятся исследования по изучению эколого-физиологических особенностей, т.е. физиологических реакций у различных видов насекомых (Кулиева, 2012). Полученные экспериментальные сведения убедительно указывают на специфичность этих реакций в

зависимости от видовой принадлежности и условий развития вредителя, причем получены интересные данные по гормональному контролю этих реакций.

Физиологические реакции, контролируемые сезонный цикл развития американской белой бабочки, имеют важное значение для разработки методов борьбы в новых условиях обитания данного вредителя. В Азербайджан этот вид проник в начале 70-х годов XX века и впервые обнаружен в окрестностях Кубинского р-на (41°22' с.ш. и 48°30' в.д.). Позже этот вид быстро распространился на юг – до 40°27'49" с.ш. и 49°57'27" в.д. (Апшеронский полуостров). В настоящее время данный адвентивный вид развивается только в северо-восточной зоне и пока не обнаружен в западных и южных регионах республики. И хотя разница в развитии отдельных фаз вредителя между куба-хачмасской и апшеронской популяциями составляет не более 5–7 дней, были отмечены существенные изменения в индукции диапаузы: характерная для апшеронской популяции летняя диапауза не была отмечена у куба-хачмасской популяции (Кулиева, 2012).

Для изыскания более точного метода определения сроков развития и на основе эколого-физиологических показателей прогнозирования появления данного вредителя нами изучены особенности многолетней фенологии и динамики численности с учетом суммы эффективных температур (табл. 1). Составление суммы эффективных температур при «пороге» развития 9° и календарные сроки появления бабочек и отрождения гусениц в природе показали, что имеются незначительные отклонения по годам. Причем развитие III поколения в природе непосредственно связано с наличием необходимой суммы эффективных температур. А именно, при несоответствующей сумме эффективных температур (СЭТ) развитие этого поколения происходит до гусениц второго (2004 г.) или четвертого-пятого (2006 г.) возрастов (Кулиева 2006, а, б).

На протяжении всей зоны (Кусары, Куба, Хачмасский р-ны) американская белая бабочка давала полных два поколения в год. В этом регионе за летний сезон СЭТ набирается около 2300 гр.-дн. выше 10°C (пороги развития: яйцо +9...+10°C, гусеницы +10,7°C и куколка +9,5...+10,5°C). Это количество тепла превышает СЭТ, необходимую для двух поколений этого вида. Однако индукция диапаузы у куколок второго поколения останавливает дальнейшее активное развитие куба-хачмасской популяции, тогда как апшеронская популяция вредителя продолжает свое развитие (табл. 1). СЭТ в различные годы на Апшероне (2003–2009 гг.) изменяется в пределах 2875,7–3374,6 гр.-дн выше 9°C, что позволяет американской белой бабочке развиваться в трех поколениях (до фазы куколки) (Кулиева, 2012). При несоответствующей СЭТ развитие третьего поколения АББ происходит до гусениц второго (1995 г.) и четвертого возрастов (1998 г.) (Кулиева, 2006а, б, 2010; Кулиева, Агамалиев, 2009).

Календарные сроки вылета бабочек, отрождения гусениц АББ изменяются в зависимости от СЭТ (табл. 1). Такая ситуация сохраняется многие годы, в результате чего в северо-восточной части Азербайджана сформировались две популяции *H. cunea*, часть особей в которых завершает три поколения за сезон.

По мнению большинства исследователей температурные нормы развития в обобщенном виде включают такие взаимосвязанные понятия, как нижний порог развития (НПР), скорость развития и СЭТ, необходимую для завершения всего жизненного цикла или отдельного его этапа. Имеются сведения о том, что в пределах 39,4° с.ш. (северная бивольтинная) и 35,4° с.ш. (южная тривольтинная) НПР для всех стадий развития *H. cunea* различается мало, но СЭТ, необходимая для завершения развития гусениц северной популяции, больше, чем южной (Gomi, 1996). Обе популяции имеют разное число гусеничных возрастов: часть гусениц в своем развитии проходят шесть возрастов (1-й тип), другая – семь (2-й тип). Однако в северной популяции гусеницы с семью возрастными составляющими составляют 14,5%, а в южной таких гусениц значительно меньше – только 3,4%. При этом особи 1 типа развивались одинаково быстро, а особи 2-го типа развивались дольше и в шестом, и в седьмом возрастах (Gomi, 1996). По мнению автора, одним из механизмов перехода АББ к тривольтинному циклу, является изменение продолжительности развития гусениц в VI и VII возрастах в совокупности с уменьшением доли гусениц 2-го типа (с семью возрастными). В целом это приводит к сокращению всего преимагинального развития и создает преимущества для завершения трех поколений за вегетационный сезон.

Во время изучения влияния длины дня на физиологические показатели гусениц апшеронской популяции АББ при переменной температуре нами было установлено, что разница в 1–1,6°C во время развития первого и второго поколений непосредственно влияет на формирование VII возраста в гусеничной фазе (Кулиева, 2006а, б; 2012). А именно, как в контрольном, так и в опытных вариантах (за исключением 12-часового фотопериода) в первом поколении (среднесуточная температура

воздуха 23–29,4°C) гусеницы развивались лишь до VI возраста; во втором поколении (среднесуточная температура воздуха 22,3–31°C) гусеницы во всех вариантах успешно смогли завершить свое развитие до VII возраста.

Таблица 1.
Календарные сроки вылета бабочек, отрождения гусениц и расчетные данные суммы эффективных температур у *H. cunea* (при «пороге» + 9°C)

Год	I поколение				II поколение				III поколение			
	Начало вылета бабочек		Начало отрождения гусениц		Начало вылета бабочек		Начало отрождения гусениц		Начало вылета бабочек		Начало отрождения гусениц	
	дата	СЭТ	дата	СЭТ	дата	СЭТ	дата	СЭТ	дата	СЭТ	дата	СЭТ
2004	5/V	132,0	2/VI	274,5	10/VII	900,0	21/VII	965,3	20/VIII	861,0	2/IX	258,0
2005	2/V	129,8	2/VI	280,5	4/VII	945,0	3/VIII	955,8	10/VIII	736,3	23/VIII	448,0
2006	1/V	134,2	1/VI	295,0	8/VII	957,0	20/VII	931,0	15/VIII	782,8	28/VIII	504,0

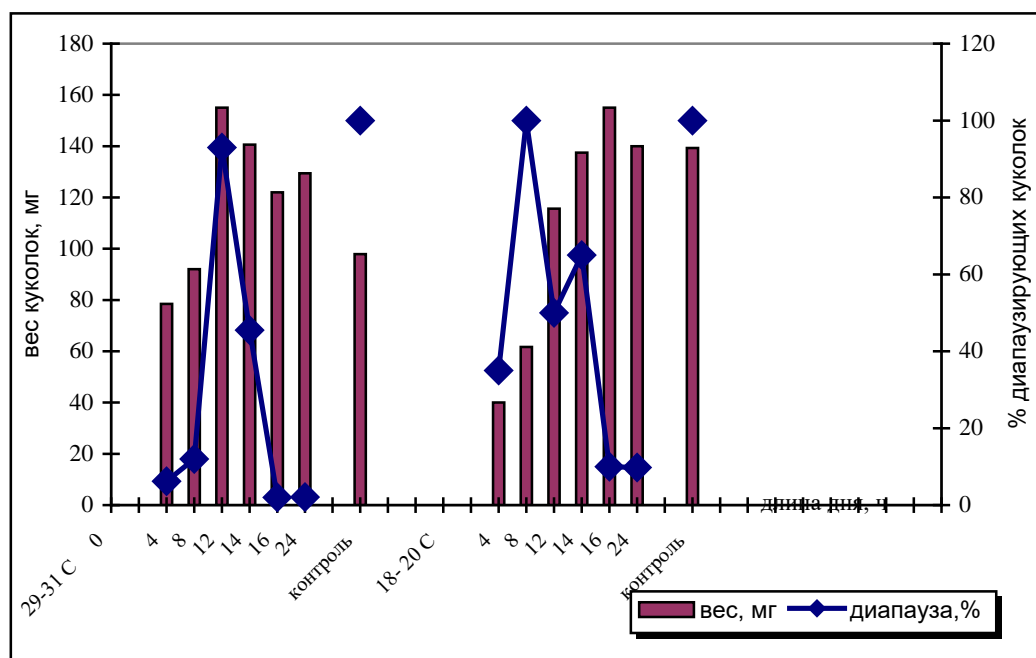


Рис. 2. Фотопериодическая регуляция веса куколок и кукольной диапаузы у американской белой бабочки при разных температурах (2006 г.)

Примечание: условия содержания гусениц в природных вариантах (контроль) – длина дня 14 ч 46 мин – 14 ч 33 мин, влажность воздуха 55–70 %, температура 29–31,4°C, и соответственно: 12 ч 23 мин – 10 ч 03 мин, 75–85 %, 18–20°C.

Сопоставление литературных (Gomi et al., 2007) и полученных нами данных показало, что у популяций, перешедших к тривольтинному сезонному циклу развития, изменяются параметры фотопериодических реакций. Установлено, что экологическая изменчивость ФПР американской белой бабочки проявляется неодинаково при различном сочетании внешних условий, на фоне которых она осуществляется (рис. 2). В пределах температуры 29–31,4°C критическая длина дня – 45,5%, находится между 13–15 ч фотопериодами. Фотопериоды выше 15 часов в сутки вызывают резкое снижение числа диапаузирующих особей (летняя диапауза), а при 18°C фотопериодическая реакция проявляется значительно сильнее: зимняя диапауза вызвана длиннодневной (15–24 ч) реакцией.

Критическая длина дня при этом находится между 4–11 часами (1-ый пик) и 13–15 ч (2-ой пик). Последующие фотопериоды от 16 до 24 ч способствуют снижению количества диапаузирующих особей (зимняя диапауза). Очень часто фотопериодическая реакция сохраняет свое действие и после наступления диапаузы, хотя обычно в измененном виде. Эта реакция (в сочетании с температурой воздуха) в природных условиях определяет длительность и время прекращения диапаузы летнего типа, а в областях с теплой зимой, как в Азербайджане (10–15°C), – и зимней диапаузы (Кулиева, 2012).

Возникает вопрос – изменились ли температурные нормы развития под влиянием длины дня во время перехода популяции к тривольтинному циклу?

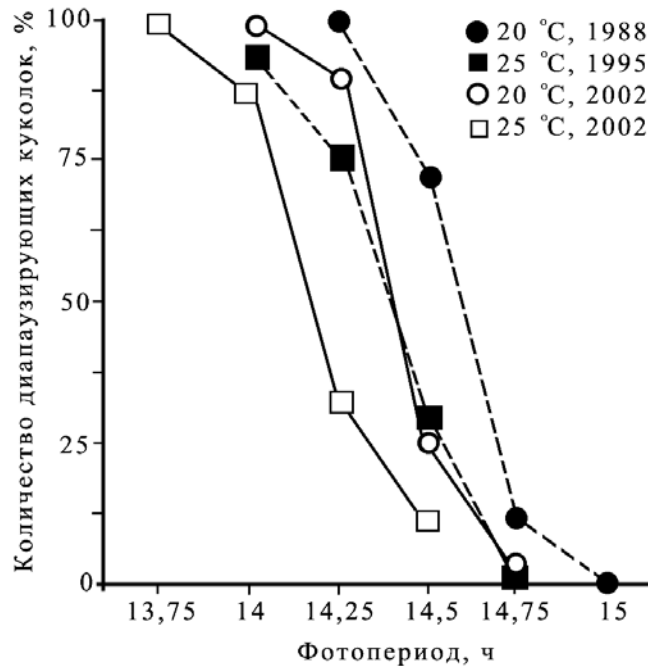


Рис. 3. Изменение параметров фотопериодической реакции *Hyphantria cunea* по результатам исследований разных лет (по Gomi et al., 2007): сплошные линии – результаты 2002 г., пунктирные – 1998 (при 20°C) и 1995 г. (при 25°C)

Да, было установлено, что скорость развития гусениц американской белой бабочки возрастает в длиннодневных условиях (продолжительность гусеничной фазы при 16 ч – 23 дня, а при 8 ч – 16 дней), но остается постоянной в короткодневных условиях, в которых формируется диапауза (Кулиева, 2006а).

Несомненно, во всех случаях определяющее значение имеют изменения, происходящие в окружающей среде. Сопоставление данных за период с 1975 по 2005 г. показало, что сумма эффективных температур выше 10,6°C (нижний порог развития американской белой бабочки) возросла с 2032 до 2259 гр.-дн (рис. 4).

Таким образом, из представленного анализа данных видно, что под влиянием потепления климата происходит закономерная эколого-географическая дифференциация популяций американской белой бабочки как по температурным нормам развития, так и по параметрам ФПР.

Сумма эффективных температур для завершения одного поколения у популяции, перешедшей к тривольтинному циклу, уменьшается до 725 гр.-дн. При этом возросшие температурные ресурсы местности и сокращение видового температурного константа в сумме обеспечивают завершение трех поколений, причем даже в еще недавно переходной зоне, где вид мог развиваться как в двух, так и в трех поколениях (Апшеронский полуостров).

Учитывая то, что параметры ФПР также претерпевают некоторые изменения (рис. 3), то длина дня не препятствует активному развитию куколок в третьем поколении американской белой бабочки. Пока остается неясным, какую роль в этих процессах играют сезонная динамика качества корма и

другие факторы, связанные с изменением климата. Есть такое предположение (Musolin et al., 2010), что потепление климата не всегда будет позитивно влиять на сезонную динамику развития видов и стимулировать увеличение количества реализуемых генераций. А именно, потепление климата может поставить насекомых в условия, при которых они будут испытывать термальный стресс, что может негативно сказаться на их росте и развитии.

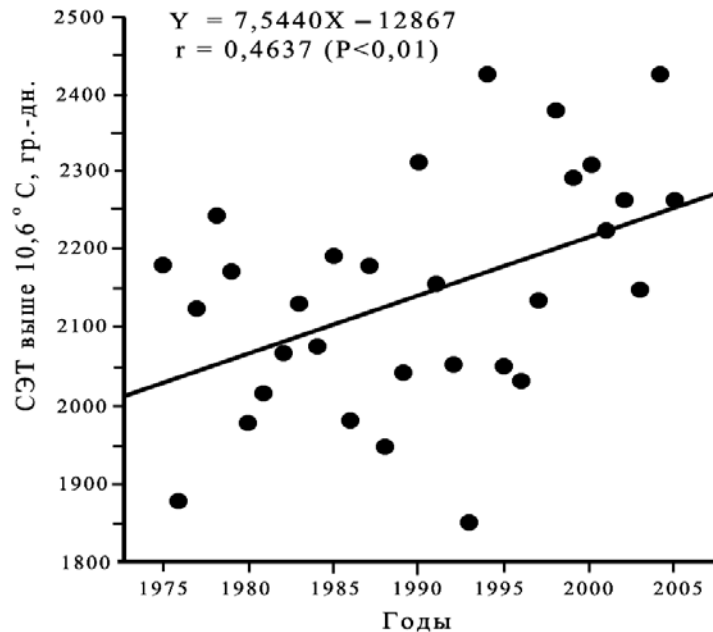


Рис. 4. Годовая сумма эффективных температур выше нижнего порога развития американской белой бабочки *Huphantria cunea* (10,6°C) (по Gomi et al., 2007)

Заключение

Изменение климата влияет на сезонный цикл развития и физиологические реакции американской белой бабочки. Как следует из приведенных данных, в новых условиях увеличивается благоприятный для активного развития период, а также возрастает скорость развития отдельных стадий в онтогенезе, формируются дополнительные возраста в гусеничной фазе, создается возможность перехода к тривольтинному циклу развития с образованием неполного поколения в переходной зоне (Баку-Апшерон). Таким образом, происходящие экологические изменения приводят к нарушению сбалансированной структуры биоценоза, а это может способствовать в дальнейшем непредсказуемым и негативным последствиям.

Список литературы

- Волкович Т.А., Саулич А.Х. Анализ развития капустной белянки в Белгородской области // Фенологическая индикация и фенопрогнозирование. Мат. V Всесоюз. совещания. – Алма-Ата, 1984. – С. 99–100. /Volkovich T.A., Saulich A.Kh. Analiz razvitiya kapustnoy belyanki v Belgorodskoy oblasti // Fenologicheskaya indikatsiya i fenoprognozirovaniye. Mat. V Vsesoyuz. soveshchaniya. – Alma-Ata, 1984. –S. 99–100./
- Кулиева Х.Ф. Сигнализация сроков развития апшеронской популяции американской белой бабочки *Huphantria cunea* Drury (*Lepidoptera, Arctiidae*) // Мат. науч. конф. «Актуальные проблемы в биологии XXI веке». – Баку, 2010. – С. 132–140. /Kuliyeva Kh.F. Signalizatsiya srokov razvitiya apsheronской populyatsii amerikanskoй beyoy babochki *Huphantria cunea* Drury // Mat. nauch. conf. "Aktualnyye problemy v biologii XXI veke". – Baku, 2010. – S. 132–140./
- Кулиева Х.Ф. Фотопериодические особенности летней диапаузы у апшеронской популяции американской белой бабочки *Huphantria cunea* Drury // Вестник БГУ. – 2006а. – №3. – С. 64–78. /Kuliyeva Kh.F. Fotoperiodicheskiye osobennosti letney diapauzy u apsheronской populyatsii amerikanskoй beyoy babochki *Huphantria cunea* Drury // Vestnik BGU. - 2006a. – №3. – С. 64–78./
- Кулиева Х.Ф. Экологические особенности формирования летней диапаузы у апшеронской популяции американской белой бабочки *Huphantria cunea* Drury // Тр. Ин-та зоологии НАН Азербайджана. –

2006b. – Т.28. – С. 385–396. /Kuliyeva Kh.F. Ekologicheskiye osobennosti formirovaniya letney diapauzy u apsheronskoy populyatsii amerikanskoy beloy babochki *Hyphantria cunea* Drury // Tr. In-ta zoologii NAN Azerbaydzhana. – 2006b. – Т.28. – С. 385–396./

Кулиева Х.Ф. Эколого-физиологические основы прогноза развития вредных насекомых. Прогнозирование развития Noctuidae, Pieridae, Arctiidae, Geometridae в Азербайджане. – LAMBERT Akademik Publishing GmbH&Co.KG, 2012. – 155p. /Kuliyeva Kh.F. Ekologo-fiziologicheskiye osnovy prognoza razvitiya vrednykh nasekomykh. Prognozirovaniye razvitiya Noctuidae, Pieridae, Arctiidae, Geometridae v Azerbaydzhanе. – LAMBERT Akademik Publishing GmbH&Co.KG, 2012. – 155p./

Кулиева Х.Ф., Агамалиев Ф.Г. Соотношение реакций, определяющих диапаузу у апшеронской популяции американской белой бабочки *Hyphantria cunea* Drury // Вестник БГУ. – 2009. – №4. – С. 70–78. /Kuliyeva Kh.F., Agamaliyev F.G. Sootnosheniye reaksiiy, opredelyayushchikh diapauzu u apsheronskikh populyatsiy amerikanskoy beloy babochki *Hyphantria cunea* Drury // Vestnik BGU. – 2010. – №4. – С. 70–78./

Мешкова В.Л. Сезонное развитие хвоелистогрызущих насекомых. – Харьков: Планета-принт, 2009. – 396с. /Meshkova V.L. Sezonnoye razvitiye khvoyelistogryzushchikh nasekomykh. – Kharkov: Planeta-print, 2009. – 396s./

Рамсторф Ш., Шельнхубер Х.Й. Глобальное изменение климата: диагноз, прогноз, терапия. – М.: ОГИ, 2009. – 272с. /Ramstorf Sh., Shelnkhuber Kh.Y. Globalnoye izmeneniye klimata: diagnoz, prognoz, terapiya. – М.: OGI, 2009. – 272s./

Соколов Л.В. Климат в жизни растений и животных. – СПб.: ТЕССА, 2010. – 344с. /Sokolov L.V. Klimat v zhizni rasteniy i zivotnykh. – SPb.: TESSA, 2010. – 344s./

Bradshaw W.E., Holzapfel C.M. Genetic response to rapid climate change: it's seasonal timing that matters // Molecular Ecology. – 2008. – Vol.17. – P. 157–166.

Bradshaw W.E., Holzapfel C.M. Genetic shift in photoperiodic response correlated with global warming // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2001. – Vol.98. – P. 14509–14511.

Gomi T. A mechanism for the decrease in developmental period of a trivoltine population of *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) // Applied Entomology and Zoology. – 1996. – Vol.31. – P. 217–223.

Gomi T., Nagasaka M., Fukuda T., Hagihara H. Shifting of the life cycle and life-history traits of the fall webworm in relation to climate change // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2007. – Vol.125. – P. 179–184.

Houghton J. Global warming. The complete briefing. – Cambridge: Cambridge University Press, 2004. – 382p.

Musolin D.L. Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change // Global Change Biology. – 2007. – Vol.13. – P. 1565–1585.

Musolin D.L., Saulich A.Kh. Environmental control of voltinism of the stinkbug *Graphosoma lineatum* L. (Heteroptera: Pentatomidae) in the forest-steppe zone // Entomologia Generalis. – 2001. – Vol.25, no 4. – P. 255–264.

Musolin D.L., Tougou D., Fujisaki K. Too hot to handle? Phenological and life-history responses to simulated climate change of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) // Global Change Biology. – 2010. – Vol.16. – P. 73–87.

Numata H., Saulich Kh., Volkovich T.A. Photoperiodic responses of the linden bug, *Pyrrhocoris apterus*, under conditions of constant temperature and under thermoperiodic conditions // Zoological Science. – 1993. – Vol.10, no 3. – P. 521–527.

Parmesan C. Detection of range shifts: General methodological issues and case studies using butterflies // «Fingerprints» of climate change: adapted behaviour and shifting species ranges / G.-R.Walter, C.A.Burga, P.J.Edwards (eds.). – N.Y.: Kluwer Academic, Plenum Publishers, 2001. – P. 57–76.

Shoo L.P., Williams S.E., Hero J.M. Detecting climate change induced range shifts: Where and how should we be looking? // Austral Ecology. – 2006. – Vol.31. – P. 22–29.

Thomas C.D. Climate, climate change and range boundaries // Diversity and Distributions. – 2010. – Vol.16. – P. 488–495.

Yamamura K., Kiritani K. A simple method to estimate the potential increase in the number of generations under global warming in temperate zone // Applied Entomology and Zoology. – 1998. – Vol.33. – P. 289–298.

Представлено: З.М.Мамедов / Presented by: Z.M.Mamedov
Рецензент: Н.Ю.Полчанінова / Reviewer: N.Yu.Polchaninova
Подано до редакції / Received: 06.04.20

УДК: 576.895.122

Экологические особенности формирования трематодофауны моллюсков бассейна Средней Куры в пределах Азербайджана А.А.Манафов

*Институт зоологии Национальной академии наук Азербайджана (Баку, Азербайджан)
asif_abbasoglu@mail.ru*

Статья посвящена результатам эколого-фаунистических и паразитологических исследований трематодофауны пресноводных моллюсков бассейна Средней Куры¹ в пределах Азербайджана. С июля 2013 по март 2015 гг. обследовано всего 5161 особь пресноводных моллюсков, относящихся к 9 видам, были обнаружены партениты, церкарии и метацеркарии 77 видов трематод. Среди выявленных паразитов около 20 видов в различных стадиях цикла развития являются особо опасными паразитами человека и животных. Установлены причины, способствующие необычной концентрации этих паразитов в регионе, а также их широкому распространению и формированию новых трематодозных очагов. Указывается, что антропогенные воздействия являются основными причинами коренного изменения экосистем бассейна Средней Куры, за которыми последовали глубокие изменения в видовом составе и возрастной структуре популяций моллюсков – первых промежуточных хозяев трематод, благоприятствующие осуществлению цикла развития только определённого – специфического набора видов паразитов.

Ключевые слова: *Средняя Кура, пресноводные моллюски, трематодофауна, трематодозы, партениты, церкарии, очаги.*

Ecological features of the formation of trematode fauna of molluscs of the Middle Kura basin within Azerbaijan A.A.Manafov

The review presents results of ecological and parasitological studies of the trematode fauna of the Middle Kura basin freshwater molluscs conducted over the past two years (from July 2013 till March 2015). Totally, 5161 specimens of freshwater molluscs belonging to 9 species were examined, in which 77 species of trematodes (partenites, cercariae, metacercariae) were found. There were detected about 20 species, which are especially dangerous for humans and animals in different developmental stages. The basic causes for the wide distribution of these parasites and the formation of new trematodoses foci were determined. Anthropogenic impacts are the main causes of the fundamental change of ecosystem of the Middle Kura basin, followed by changes in species composition and age structure of molluscs populations – the first intermediate hosts of trematodes, favoring passing the development cycle of only certain – specific set of species of parasites.

Key words: *Middle Kura, freshwater molluscs, trematode fauna trematode fauna, trematodoses, partenites, cercariae, foci.*

Введение

Эколого-паразитологические исследования пресноводных моллюсков, в частности установление роли последних в циркуляции трематод, актуально для выяснения закономерностей приспособления беспозвоночных к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды. Если позвоночные животные в этом отношении изучены достаточно полно, то многие беспозвоночные, в силу огромного числа их видов, исследованы совершенно недостаточно. В современных условиях бассейна Средней Куры прослеживается мощное антропогенное воздействие на естественные экосистемы, сопровождающееся нестандартными проявлениями различных правил экологической паразитологии. Это, в первую очередь, связано с последовательным созданием в этом участке Средней Куры каскада из четырех водохранилищ (последнее – Еникендское водохранилище вступило

¹Река Кура (общая длина – 1515 км), проходящая через территории Турции (234 км), Грузии (381 км) и Азербайджана (900 км) подразделяется на 3 участка: верхний – от горных склонов Турции до Боржомского ущелья в Грузии; средний – от Боржомского ущелья до города Мингечевир, Азербайджан; южный – от города Мингечевир до Каспийского моря (Касымов, 1972). Протяжённость Средней Куры составляет примерно 350 км, из которых более 200 км проходит по территории Азербайджана.

в експлуатацію в 2000 году после Мингечевирского (1953), Варваринского (1956) и Шемкирского (1982) водохранилищ), основательно изменившим биоэкологическую картину региона, являющегося одним из основных пресноводных резервуаров в пределах Кавказа.

Материал и методика

Сборы моллюсков проводились общими гидробиологическими методами (Жадин, 1952). С июля 2013 по март 2015 г. было обследовано 5161 экз. пресноводных моллюсков, относящихся к 7 семействам и 9 видам (табл. 1). При этом были обнаружены партениты, церкарии и метацеркарии 77 видов трематод (табл. 2).

Для установления зараженности моллюсков партенитами трематод особи моллюсков каждой пробы по одному рассаживали в сосуды с водой, объемом 25 см³, с последующей ее проверкой (через 2–12 часов) под микроскопом МБС-1 и ZEYSS-Discovery 12.

Изучение микроморфологии церкарий, метацеркарий, спороцист и редий проводились на живых объектах, микроскопами марки Olympus CX41 и МБИ-3, с помощью фазово-контрастного устройства.

Морфология церкарий исследовалась только на зрелых особях личинок, активно вышедших из моллюсков. Партениты и метацеркарии изучались вскрытием моллюсков. Промеры объектов проводились после их фиксации в 4% формалине.

Классификация обнаруженных видов партенит и личинок трематод осуществлялась по системе марит Р.С.Шульца и Е.В.Гвоздева (1970) с учетом взглядов Ля Рю (La Rue, 1957).

Материал обработан статистически. Для каждого морфометрического показателя вычислены средняя арифметическая величина (M), среднее квадратическое отклонение (σ) и коэффициент вариации (CV) (Плохинский, 1978). Рассчитаны ошибки экстенсивности заражения (m_p) (Петрушевский, Петрушевская, 1960).

Результаты и обсуждение

Вес и значение разных видов моллюсков в формировании трематодофауны бассейна Средней Куры оказались совершенно различными. Наибольшее число видов партенит и личинок трематод обнаружено у моллюсков *Melanopsis praemorsa* (37) и *Lymnaea auricularia* (25). У каждого представителя других видов моллюсков обнаружено от 7 до 12 (*Lymnaea ovata* – 12, *Lymnaea truncatula* – 8, *Planorbis planorbis* – 11, *Physella acuta* – 7, *Acroloxus lacustris* – 11) видов партенит и личинок трематод (см. табл. 2). Полностью свободными от паразитов оказались 2 вида моллюсков (*Anodonta cyrea*, *Corbicula fluminalis*).

Подавляющее большинство обнаруженных видов партенит и личинок трематод является представителями семейств Echinostomatidae, Heterophyidae, Plagiorchiidae, Lecithodendriidae и Strigeidae, что совершенно не случайно, поскольку взрослые формы – мариты названных групп гельминтов являются самыми многочисленными и широко распространенными паразитами позвоночных в фауне республики. Однако сравнительный анализ состава марит и частоты встречаемости партенит и церкарий перечисленных групп трематод бассейна Средней Куры не поддается однозначной трактовке. По-видимому, причины этого феномена связаны как с биологическими особенностями отдельных систематических групп и группировок, так и индивидуальными особенностями каждой стадии сложнейшего цикла развития различных видов трематод. Естественно, что имеется и ряд других причин, обеспечивающих циркуляцию отдельных групп паразитов в различных эколого-климатических условиях бассейна Средней Куры.

В числе важнейших факторов, обеспечивающих преимущество отдельных (фоновых) видов трематод в экосистемах, можно подчеркнуть сроки развития, необходимые для осуществления цикла развития трематод, начиная от момента выхода яиц во внешнюю среду до полного созревания партенит, продуцирующих церкарий. Следует подчеркнуть, что в процессе эволюции трематод существенно изменилась длительность отдельных этапов (фаз) их развития. Например, у редиоидных трематод (в частности, у большинства представителей сем. Echinostomatidae), созревание партеногенетических поколений в среднем более продолжительно, чем у многих спороцистоидных. Однако нередко мы сталкиваемся с совершенно противоположными явлениями, т.е. становимся свидетелями более затяжного процесса формирования церкарий у трематод с спороцистным типом развития, нежели редиоидным.

По-видимому, описанное обстоятельство для бассейна Средней Куры имеет особое значение, так как здесь из отряда Echinostomatida было обнаружено всего 10 видов трематод (8 вида на стадии

церкария, один вид на стадии редии и один вид на стадии метацеркария) (табл. 2). Это значение является довольно скромным, в то же время не естественным, если учесть тот факт, что эхиностоматиды по количеству обнаруженных на территории республики видов мариит занимают одно из ведущих положений.

С позиции законов экологической паразитологии, как правило, большие скопления окончательных хозяев в водоёмах считаются залогом, обеспечивающим большое разнообразие гельминтов, в том числе эхиностоматидных трематод. Однако в водоёмах бассейна Средней Куры, в частности в водохранилищах и прилегающих к ним водоёмах, мы стали свидетелями ещё одного, совершенно противоположного явления, что обусловлено, по-видимому, рядом нестандартных обстоятельств.

В числе первых можно отметить отсутствие или малочисленность в этих водохранилищах специфичных первых промежуточных хозяев большинства видов эхиностоматидных трематод моллюсков (все виды катушек из рода *Planorbis*, *Lymnaea stagnalis*) (табл. 1). Во-вторых, длительность развития партеногенетических и личиночных поколений большинства видов эхиностоматид в моллюсках, сопряженная с целым набором факторов, блокирующих осуществление и завершения цикла развития. Кроме того, в нестандартных условиях большей территории бассейна Средней Куры, в частности в водохранилищах, наблюдается серьёзный дисбаланс экологического равновесия, одним из проявлений которого является перенасыщенность биотопов с разными видами водоплавающих птиц, практически очищающих их от моллюсков.

Резкие изменения в возрастной структуре популяций моллюсков, где доля взрослых и относительно крупных особей составляет менее 1%, несомненно, является основной причиной снижения видового разнообразия в регионе не только эхиностоматид, но и других видов трематод. В подобных условиях даже концентрация огромного числа яиц и мирацидий трематод, занесённых в водоёмы теми же птицами, не может обеспечивать циркуляцию большинства видов трематод, из-за сильного нарушения возрастной структуры популяции моллюсков.

В этом отношении значительно благополучны представители другой группы трематод – отряда Plagiorchiida. Последние являются прогрессирующей ветвью в филогенетическом древе трематод и в настоящее время находятся в периоде биологического расцвета. Этому способствуют биологические особенности группы, такие как относительно слабое проявление специфичности к хозяевам, использование в роли первых промежуточных хозяев повсеместно распространённых – космополитных видов моллюсков, а вторых промежуточных и дополнительных хозяев – очень широкого круга водных беспозвоночных (в частности личинок водных насекомых).

Относительно короткие сроки созревания партеногенетических поколений у моллюсков также имеют весомое значение в осуществлении цикла развития плагиорхид. В связи с этим не случайно, что в не стабилизированных до настоящего времени условиях бассейна Средней Куры плагиорхиды представлены довольно большим количеством видов (31).

Другой группой трематод, получившей возможность необычно быстрого увеличения числа специфических видов и их широкого распространения в районе исследования, являются представители подотряда Opisthorchida (семейства Heterophyidae, Galactosomatidae, Opisthorchidae). Эта группа включает 7 особо опасных для животных и человека паразитов, формирующих в регионе много новых очагов трематодозов. Из этого количества 3 вида являются представителями рода *Metagonimus* (*M. yokogawai* Katsurada, 1912; *M. takahashi* Suzuki, 1929; *Metagonimus* sp. Manafov, 2011). 2 вида относятся к роду *Heterophyes* (*Cercaria heterophyes* sp. 1 Manafov, 2010; *Cercaria heterophyes* sp. 2 Manafov, 2010) и по одному виду представлены роды *Haplorchis* (*Cercaria haplorchis* sp. = *Cercaria agstaphensis* 22 Manafov, 2010) и *Opisthorchis* (*Cercaria agstaphensis* 35 = *Cercaria opisthorchis* sp. Manafov, 2010). Все эти виды трематод являются строго специфичными паразитами первого промежуточного хозяина – моллюска *Melanopsis praemorsa* L., 1758 (сем. Melanopsidae, род *Melanopsis*), являющегося единственным представителем переднежаберных моллюсков в этом регионе.

До наших исследований в бассейне Средней Куры (от города Мингечевир, до границы с Грузией), в частности в ложе созданных водохранилищ, никогда не было зарегистрировано столь многочисленное и широкое распространение видов описторхий. Даже единичные регистрации представителей одного или двух видов, отмеченных во вторых промежуточных хозяевах (в рыбах) (Микаилов, 1975) и в окончательных хозяевах (в птицах и плотоядных животных) (Ваидова, 1978;

Исмаилов, 1969), считались крупными научными событиями, в связи с большой практической значимостью этих паразитов для здоровья человека и плотоядных животных.

Таблица 1.
Видовой состав и экстенсивность инвазии моллюсков бассейна Средней Куры

№	Виды моллюсков	Вскрыто (экз.)	Заражено (экз.)	% заражения	Заражено партенитами		Заражено метацеркариями		Количество видов трематод
					Количество (экз.)	%	Количество (экз.)	%	
	I сем. – Lymnaeidae								
1.	<i>Lymnaea auricularia</i> (L., 1758)	492	58	11,79±1,45	52	10,57±1,39	15	3,05±0,76	23
2.	<i>L. truncatula</i> (Muller, 1774)	687	65	9,46±1,12	61	8,88±1,09	8	1,16±0,41	8
3.	<i>L. ovata</i> (Draparnaud, 1805)	318	36	11,32±1,78	28	8,81±1,59	11	3,46±1,02	12
	II сем. – Physellidae								
4.	<i>Physella acuta</i> (Draparnaud, 1805)	578	17	2,94±0,70	5	0,87±0,39	14	2,42±0,64	7
	III сем. – Planorbidae								
5.	<i>Planorbis planorbis</i> (L., 1758)	230	19	8,26±1,82	-	-	-	-	11
	IV сем. – Acroloxidae								
6.	<i>Acroloxus lacustris</i> (L., 1758)	286	31	10,84±1,84	27	9,44±1,73	3	1,05±0,60	11
	V сем. – Melanopsidae								
7.	<i>Melanopsis praemorsa</i> (L., 1758)	2356	378	16,04±0,76	378	16,04±0,76	-	-	37
	Bivalvia – VI сем. – Unionidae								
8.	<i>Anodonta cyrea</i> (Drouet, 1881)	86	-	-	-	-	-	-	-
	VII сем. – Corbiculidae								
9.	<i>Corbicula fluminalis</i> (Muller, 1774)	128	-	-	-	-	-	-	-
	ИТОГО:	5161	571	11,06±0,44	551	10,68±0,43	51	0,99±0,14	77

Таблица 2.

Трематодофауна моллюсков бассейна Средней Куры

№	Виды личинок трематод	Промежуточные хозяева – моллюски
I	Семейство Fasciolidae Railliet, 1895	
1	<i>Fasciola hepatica</i> L., 1758	<i>Lymnaea truncatula</i>
2	<i>Fasciola gigantica</i> Gობbold, 1855	<i>Lymnaea auricularia</i>
II	Семейство Monorchidae Odhner, 1911	
3	<i>Asymphylogora tincae</i> (Modeer, 1790)	<i>L. auricularia</i> , <i>Acroloxus lacustris</i> , <i>Physella acuta</i>
III	Отряд Echinostomatida La Rue, 1957 Семейство Echinostomatidae (Looss, 1902), Poche, 1926	
4	<i>Echinostoma revolutum</i> (Frolich, 1802), Looss, 1899	<i>Lymnaea ovata</i> , <i>A. lacustris</i>
5	<i>Echinostoma grandis</i> Baschkirova, 1946	<i>L. auricularia</i> , <i>A. lacustris</i>
6	<i>Echinoparyphium aconiatum</i> Dietz, 1909	<i>L. auricularia</i>
7	<i>E. recurvatum</i> Linstow, 1873	<i>L. auricularia</i> , <i>A. lacustris</i>
8	<i>Euparyphium melis</i> Schrank, 1788	<i>L. auricularia</i>
9	<i>Hypoderaeum conoideum</i> (Bloch, 1872), Dietz, 1909	<i>Planorbis planorbis</i>
10	<i>Echinochasmus</i> sp.	<i>Melanopsis praemorsa</i>
11	<i>Cercaria rhionica</i> VII Olenev, Dobrovolskij, 1975	<i>M. praemorsa</i>
12	<i>Redia echinostomatidae</i> g. sp. 1	<i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i> , <i>L. truncatula</i> , <i>Physella acuta</i> , <i>P. planorbis</i> , <i>A. lacustris</i>
13	<i>Metacercaria echinostomatidae</i> g. sp.	<i>L. auricularia</i> , <i>L. truncatula</i> , <i>A. lacustris</i>
IV	Семейство Sanguinicolidae, Graff, 1907	
14	<i>Sanguinicola inermis</i> Plehn, 1905	<i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i> ,
15	<i>Sanguinicola</i> sp. Olenev, 1979	<i>M. praemorsa</i>
V	Сем. Spirorchidae Stuncard, 1921	
16	<i>Spirorchis parvus</i> Stuncard, 1923	<i>Ph. acuta</i> , <i>A. lacustris</i>
17	<i>S. elephantis</i> (Cort, 1917), Wall, 1941	<i>A. lacustris</i>
VI	Семейство Notocotylidae Lühe, 1909	
18	<i>Notocotylus attenuatus</i> (Rudolphi, 1809), Kossack, 1911	<i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i> ,
19	<i>Notocotylus</i> sp. 5 Frolova, 1975	<i>P. planorbis</i>
20	<i>Cercaria agstaphensis</i> 24 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
21	<i>Cercaria agstaphensis</i> 34 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
VII	Отряд Opisthorchiida La Rue, 1957 Семейство Opisthorchidae Braun, 1901	
22	<i>Opisthorchis</i> sp. Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
VIII	Семейство Heterophyidae Odhner, 1914	
23	<i>Metagonimus yokogawai</i> Katsurada, 1912	<i>M. praemorsa</i>
24	<i>Metagonimus yokogawai</i> Takahashi, 1929	<i>M. praemorsa</i>
25	<i>Metagonimus</i> sp. Manafov, 2011	<i>M. praemorsa</i>
26	<i>Heterophyes</i> sp. 1 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
27	<i>Heterophyes</i> sp. 2 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
IX	Семейство Galactosomatidae Morozov, 1952	
28	<i>Haplorchis</i> sp. Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
X	Отряд Plagiorchiida La Rue, 1957 Семейство Plagiorchiidae Lühe, 1901	
29	<i>Plagiorchis elegans</i> (Rudolphi, 1802), Lühe, 1899	<i>L. auricularia</i>
30	<i>P. nanus</i> (Rudolphi, 1802), Braun, 1901	<i>L. ovata</i>

31	<i>P. laricola</i> Skrjabin, 1924	<i>L. auricularia</i>
32	<i>P. maculosus</i> (Rudolphi, 1802), Lühe, 1899	<i>L. auricularia</i>
33	<i>P. multiglandularis</i> Semenov, 1927	<i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i>
XI	Семейство Haematoloechidae Freitas et Lent, 1939	
34	<i>Pneumonoeces variegatus</i> (Rudolphi, 1819)	<i>P. planorbis</i>
35	<i>P. asper</i> (Looss, 1899)	<i>P. planorbis</i>
36	<i>Skrjabinoeces similis</i> (Looss, 1899), Sudarikov, 1950	<i>P. planorbis</i>
	Виды с неясным систематическим положением	
37	<i>Xiphidiocercaria</i> sp. I Ginetsinskaja, 1959	<i>L. auricularia</i> , <i>L. truncatula</i>
38	<i>Metacercaria</i> gen. sp. 1	<i>L. truncatula</i>
39	<i>Metacercaria</i> gen. sp. 2	<i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>P. planorbis</i> , <i>A. lacustris</i>
40	<i>Metacercaria</i> gen. sp. 3	
XII	Группа Virgulae Семейство Lecithodendriidae sensu lato	
41	<i>Cercaria agstaphensis</i> 4 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
42	<i>Cercaria ginetsinskaja</i> (Djavelidze, Tschiaberaschvili, 1973), Manafov, 1990	<i>M. praemorsa</i>
43	<i>Cercaria agstaphensis</i> 2 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
44	<i>Cercaria agstaphensis</i> 9 Manafov, 2011	<i>M. praemorsa</i>
45	<i>Cercaria agstaphensis</i> 10 Manafov, 2011	<i>M. praemorsa</i>
46	<i>Cercaria agstaphensis</i> 20 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
47	<i>Cercaria agstaphensis</i> 31 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
48	<i>Cercaria agstaphensis</i> 6 Manafov, 2008	<i>M. praemorsa</i>
49	<i>Cercaria agstaphensis</i> 14 Manafov, 2008	<i>M. praemorsa</i>
50	<i>Cercaria agstaphensis</i> 28 Manafov, 2013	<i>M. praemorsa</i>
51	<i>Cercaria agstaphensis</i> 27 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
52	<i>Cercaria agstaphensis</i> 31 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
53	<i>Cercaria agstaphensis</i> 25 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
54	<i>Cercaria agstaphensis</i> 7 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
55	<i>Cercaria agstaphensis</i> 36 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
56	<i>Cercaria agstaphensis</i> 21 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
57	<i>Cercaria agstaphensis</i> 16 Manafov, 2012	<i>M. praemorsa</i>
58	<i>Cercaria rhionica</i> II Galaktionov, Dobrovolskij, 1987	<i>M. praemorsa</i>
59	<i>Cercaria kurensis</i> 1 Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
XIII	Отряд Strigeidae (La Rue, 1926), Sudarikov, 1959 Семейство Strigeidae Railliet, 1919	
60	<i>Cercaria agstaphensis</i> 33 Manafov, 2010	
XIV	Семейство Alariidae (Hall et Wigdor, 1918), Tubangui, 1922	
61	<i>Alaria alata</i> (Goeze, 1872), Krause, 1914	<i>P. planorbis</i>
XV	Семейство Cyathocotylidae Mühling, 1898	
62	<i>Cercaria agstaphensis</i> 37 Manafov, 2011	<i>M. praemorsa</i>
63	<i>Cercaria agstaphensis</i> 38 Manafov, 2011	<i>M. praemorsa</i>
XVI	Семейство Prohemistomatidae, Lutz, 1935	
64	<i>Mesostephanus appendiculatus</i> Ciurea, 1916	<i>M. praemorsa</i>
65	<i>Cercaria rhionica</i> XII Olenev, Dobrovolskij, 1975	<i>M. praemorsa</i>
XVII	Семейство Diplostomatidae Poirier, 1886	
66	<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819)	<i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i> ,
67	<i>D. commutatum</i> (Diesing, 1850), Dubois, 1937	<i>P. planorbis</i>
68	<i>D. indistinctum</i> (Guberlet, 1923), Hughes, 1925	<i>L. auricularia</i> ,
69	<i>Cotylurus brevis</i> Szidat, 1928	<i>L. ovata</i> ,
70	<i>Cotylurus</i> sp. II Ginetsinskaya, 1959	<i>L. truncatula</i>

71	<i>Cercaria astrachanica</i> sp. III Ginetsinskaja et Dobrovolskij, 1962	<i>L. auricularia</i>
72	<i>Tylodelphys clavata</i> Nordmann, 1832	<i>L. auricularia, L. ovata,</i>
73	Metacercaria – Tetracotyle	<i>L. auricularia, L. ovata, L. truncatula, Ph. acuta, P. planorbis, A. lacustris</i>
XVIII	Подотр. Schistosomatata Skryabin et Schulz, 1937 Семейство Schistosomatidae Looss, 1899	
74	<i>Trichobilharzia ocellata</i> La Valette, 1855	<i>L. auricularia</i>
75	<i>Bilharziella polonica</i> (Kowalevski, 1895), Looss, 1899	<i>Ph. acuta</i>
76	<i>Schistosoma</i> sp. (<i>C. agstaphensis</i> 41) Manafov, 2010	<i>M. praemorsa</i>
77	Незрелые партениты (спороцисты и редии) с неясным систематическим положением	<i>L. auricularia, L. ovata, L. truncatula, Ph. acuta, P. planorbis, A. lacustris, M. praemorsa</i>

Анализ результатов настоящих исследований позволяет с уверенностью заключить, что на протяжении многих лет лимитирующим фактором в осуществлении цикла развития описторхий служили моллюски *Melanopsis praemorsa* L., 1758 (сем. Melanopsidae, род *Melanopsis*), поскольку до строительства водохранилищ на территории Азербайджана они были известны всего несколькими изолированными популяциями в виде локальных пятен в бассейне Средней Куры (Жадин, 1952). В результате образования каскада водохранилищ в регионе возникли благоприятные условия для размножения, развития и распространения широкой акватории как моллюсков меланопсид (*M. praemorsa*), так и их строго специфичных паразитов.

Новые климато-гидрологические условия, благоприятные для размножения моллюсков, а также их паразитов существенно повлияли на формирование специфической экосистемы с характерной малакофауной, поскольку в русле реки Кура в связи с большой скоростью течения, а также с постоянными изменениями объема и уровня воды практически отсутствовали биотопы со стабильными характеристиками. Бедность состава, численности и биомассы водных беспозвоночных бассейна Средней Куры также была связана с высокой скоростью течения, достигающей 1,2–1,5 м/с. Поэтому не вызывает сомнения то, что широкое распространение описторхий в изменившихся условиях бассейна Средней Куры напрямую связано с резким увеличением численности популяций их первых промежуточных хозяев – переднежаберных моллюсков *Melanopsis praemorsa*, имеющих необычно богатый и уникальный состав строго специфичной к ним фауны трематод (Манафов, 2008, 2010 (3), 2011 (4), 2012, 2013 (2); Manafov, 2011 (2), 2012).

Процветающее положение некоторых представителей моллюсков рода *Lymnaea* (*Lymnaea auricularia, L. truncatula*) после образования водохранилищ в бассейне Средней Куры способствовало существенному увеличению специфического состава моллюсков, являющихся специфичными первыми промежуточными хозяевами таких широко известных в практическом отношении видов трематод, как обыкновенная и гигантская фасциола (*Fasciola hepatica* и *F. gigantica*). Эти виды лимнеид способствовали более обширному распространению названных паразитов в регионе исследования.

Укороченность и примитивность цикла развития фасциол, способных инцистироваться во внешней среде, особенно на травах и других водных растениях, также способствуют более интенсивному и широкому распространению этих паразитов по оросительной сети.

Изменение экологической ситуации в районе бассейна Средней Куры, после образования водохранилищ, довольно существенно повлияло и на распространение в регионе представителей нотокотилид, в частности – *Notocotylus atteniatu*s (Rudolphi, 1809) Kossack, 1911; *Notocotylus* sp. 5 Frolova, 1975; *Cercaria agstaphensis* 24 Manafov, 2010; *Cercaria agstaphensis* 34 Manafov, 2010. Эти паразиты являются одним из наиболее стабильно встречающихся компонентов трематодофауны моллюсков региона исследований, что является явным признаком, указывающим на очаговый характер найденных видов нотокотилид.

Следует подчеркнуть потенциальное эпидемиологическое значение впервые обнаруженных в районе исследований представителей шистосоматид (*Trichobilharzia ocellata, Schistosoma* sp. = *Cercaria agstaphensis* 41 Manafov, 2010). Наличие всех благоприятных условий, особенно процветающее положение их первых промежуточных хозяев (*Lymnaea auricularia, Melanopsis*

praemorsa) во всем регионе исследований, существенно увеличивает вероятность более интенсивного распространения этих трематод и формирования новых очагов шистосомозов.

Экологические особенности бассейна Средней Куры способствовали формированию на редкость богатой и разнообразной паразитофауны во всем регионе. Привлекает внимание четкое распределение паразитов по встречаемости: постоянные – имеющие, по-видимому, стабильный очаговый характер; переходящие – регистрируемые периодически виды; редкие – «попутные» виды, встречающиеся всего один или два раза на протяжении всего периода исследований.

Как подчеркнуто выше, изменение возрастной структуры популяции моллюсков имеют прямые и очень серьезные последствия в формировании состава их паразитов в экосистемах, что особенно наглядно прослеживается на примере популяций отдельных видов лимнеид. По данным исследований, в наибольшей степени изменилась возрастная структура популяций *Lymnaea auricularia*, где абсолютное большинство особей на протяжении всего вегетационного периода имели раковины высотой примерно 4–6 мм, что в местных условиях соответствует максимум 1,5-месячному возрасту моллюсков. А этот срок совершенно недостаточен для циркуляции большинства видов спороцистоидных трематод, в частности для представителей сем. Strigeidae, Diplostomatidae, у которых процесс развития партенит от мирацидия до продуцирующих церкарий стадии часто составляет не менее двух месяцев. По В.Е.Сударикову (1984), у большинства стригидных трематод этот промежуток онтогенеза занимает около 80 дней.

Исследования по возрастной структуре популяций лимнеид в определенных биотопах экосистем бассейна Средней Куры показали, что почти каждая особь моллюска на протяжении 1,5–2 месяцев становится добычей птиц, рыб или других позвоночных животных, что в большей степени препятствует, а часто почти полностью блокирует осуществление цикла развития большинства видов трематод в биоценозе. Потому что для созревания до стадии продуцирования церкарий партеногенетическим поколениям большинства видов трематод требуется более чем 1,5–2-месячный период обитания в моллюске. Естественно, что при описанных условиях наличие даже очень большой концентрации инвазионного начала (яиц и мирацидий) трематод, заносимых в водоём теми же окончательными хозяевами, практически не в состоянии обеспечить циркуляцию видов трематод.

Значительно большая часть особей моллюсков в популяции физеллид (*Physella acuta*) также составлена моллюсками более мелких размеров, по-видимому, именно того оптимального размера, который позволяет им уцелеть от клюва перенасыщенного птичьего базара, имеющего место в большинстве крупных водоёмов региона исследований. Однако, в связи с тем, что физеллиды очень редко выступают в роли первых промежуточных хозяев трематод и, в частности, являются строго специфичными хозяевами только определенных немногочисленных видов трематод, они в целом не имеют существенного значения в формировании трематодофауны не только бассейна Средней Куры, но и в целом республики.

Следует подчеркнуть существенное увеличение значения и роли малого прудовика (*Lymnaea truncatula*) в районе исследования. До настоящих исследований малый прудовик на территории республики был зарегистрирован промежуточным хозяином для 3 видов партенит и личинок трематод. В условиях бассейна Средней Куры они оказались промежуточными хозяевами для 8 видов партенит и личинок. По-видимому, одним из решающих факторов, обеспечивающим существенную роль *Lymnaea truncatula* в циркуляции трематод бассейна Средней Куры, является ее мелкие размеры (в местных условиях у самых взрослых – «старых» особей моллюсков высота раковины не превышает 5–6 мм). Этот размерно-возрастной показатель малого прудовика (*Lymnaea truncatula*) равняется размерам ушкового (*Lymnaea auricularia*) и овального прудовиков (*Lymnaea ovata*) 1–1,5-месячного возраста.

В этом отношении очень «благополучны» озёрные чашечки – *Acroloxus lacustris*. Размеры самых пожилых особей этих моллюсков составляют не более 5–6 мм. Кроме того, чашечки, в отличие от лимнеид, периодически оказывающихся у самой поверхности воды (становясь при этом лёгкой добычей для водоплавающих птиц и рыб), практически не отрываются от сильно маскирующего их субстрата (от камней, растений). Эти биологические особенности позволяют *A. lacustris* присутствовать в циркуляции довольно большего количества видов трематод (11), являющихся одним из относительно высоких показателей для бассейна Средней Куры.

Таким образом, в настоящее время основными представителями малакофауны, определяющими фон паразитофауны бассейна Средней Куры в пределах Азербайджана, являются моллюски *Melanopsis praemorsa*, *Lymnaea auricularia*, *Lymnaea truncatula* и *Acroloxus lacustris*. Однако,

если решающее значение *L. truncatula*, *L. auricularia*, *A. lacustris* в циркуляции трематод обеспечивается их мелкими размерами, то у *M. praemorsa*, по-видимому, наоборот, вступают в силу индивидуальные биологические особенности этого моллюска; в частности, относительно высокая плодовитость, особенности специфического – «мозаичного» распространения в водоёмах, а также очень крепкие и мощные раковины, размеры которых в экологически благоприятных условиях достигают в высоту 26–28 мм.

Исходя из анализа результатов проведенных исследований, можно заключить, что изменение видовой и популяционной структуры моллюсков бассейна Средней Куры имеет очень серьезные последствия в процессах формировании видового и численного состава партенит и личинок трематод. По-видимому, выявленная в регионе исследования картина событий характерна для большинства водоёмов с нарушенным экологическим балансом, и является, в частности, результатом антропогенного воздействия на экосистемы. В связи с этим считаем целесообразным продолжение комплексного экопаразитологического мониторинга формирования и развития как фауны моллюсков, так и их паразитов, что необходимо для прогнозирования и оценки состояния паразитологической ситуации, что является фундаментальной основой для проведения профилактических и оздоровительных мероприятий в отношении опасных трематодозов животных и человека.

Данная работа выполнена при финансовой поддержке Фонда развития науки при Президенте Азербайджанской Республики – грант № EIF-2012-2(6)-39/21/3.

Список литературы

Ваидова С.М. Гельминты птиц Азербайджана. – Баку: Элм, 1978. – 238с. /Vaidova S.M. Gel'minty ptits Azerbaydzhana. – Baku: Elm, 1978. – 238s./

Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определитель по фауне СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 376с. /Zhadin V.I. Mollyuski presnykh i solonovatykh vod SSSR // Opredelitel' po faune SSSR. – M.: Izd-vo AN SSSR, 1952. – 376s./

Исмаилов Г.Д. Гельминтофауна собак в Азербайджане, ее эпизоотологическая и эпидемиологическая характеристика. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Баку, 1969. – 21с. /Ismailov G.D. Gel'mintofauna sobak v Azerbaydzhanе, yeye epizootologicheskaya i epidemiologicheskaya kharakteristika. Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. – Baku, 1969. – 21s./

Касымов А.Г. Пресноводная фауна Кавказа. – Баку: Элм, 1972. – 288с. /Kasymov A.G. Presnovodnaya fauna Kavkaza. – Baku: Elm, 1972. – 288s./

Манафов А.А. Две новые виргулидные церкарии из пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) // Паразитология. – Санкт-Петербург: Наука, 2008. – Т. 42, вып. 6. – С. 467–475. /Manafov A.A. Dve Novyye virgulidnyye tserkarii iz presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L.) // Parazitologiya. – Sankt-Peterburg: Nauka, 2008. – T. 42, vyp. 6. – S. 467–475./

Манафов А.А. Морфология новой церкарии *Opisthorchis* sp. (Trematoda: Opisthorchida) из моллюска *Melanopsis praemorsa* (L., 1758) в водоемах Азербайджана // Сборник научных трудов 1-ой Международной телеконференции Сибирского Государственного Медицинского Университета. – Томск: Крокос, 2010. – Т.1. – С. 152–154. /Manafov A.A. Morfologiya novoy tserkarii *Opisthorchis* sp. (Trematoda: Opisthorchida) iz mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L., 1758) v vodoemakh Azerbaydzhana // Sbornik nauchnykh trudov 1-oy Mezhdunarodnoy telekonferentsii Sibirskogo Gosudarstvennogo Meditsinskogo Universiteta. – Tomsk: Krokus, 2010. – T.1. – S. 152–154./ (<http://tele-conf.ru/problems-infektologii-protistologii/morfologiya-novoy-tserkarii-opisthorchis-sp.-trematoda-opisthorchida.html>)

Манафов А.А. Некоторые итоги изучения трематодофауны пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) в водоемах Азербайджана. 2. Новые виргулидные церкарии // Паразитология. – Санкт-Петербург: Наука, 2011. – Т.45, вып.1. – С. 35–47. /Manafov A.A. Nekotoryye itogi izucheniya trematodofauny presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L.) v vodoyemakh Azerbaydzhana. 2. Novyye virgulidnyye tserkarii // Parazitologiya. – Sankt-Peterburg: Nauka, 2011. – T.45, vyp.1. – S. 35–47./

Манафов А.А. Некоторые итоги изучения трематодофауны пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) в водоемах Азербайджана. 3. Новые стилетные церкарии // Паразитология. – Санкт-Петербург: Наука, 2011. – Т.45, вып.3. – С. 205–219. /Manafov A.A. Nekotoryye itogi izucheniya trematodofauny presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L.) v vodoyemakh Azerbaydzhana. 3. Novyye stiletnye tserkarii // Parazitologiya. – Sankt-Peterburg: Nauka, 2011. – T.45, vyp.3. – S. 205–219./

Манафов А.А. Некоторые итоги изучения трематодофауны пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) в водоемах Азербайджана. 4. Новые циатокотилидные церкарии // Паразитология. – Санкт-Петербург: Наука, 2011. – Т.45, вып.4. – С. 306–316. /Manafov A.A. Nekotoryye itogi izucheniya trematodofauny presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L.) v vodoyemakh Azerbaydzhana. 4. Novyye tsiatokotilidnyye tserkarii // Parazitologiya. – Sankt-Peterburg: Nauka, 2011. – T.45, vyp.4. – S. 306–316./

Манафов А.А. Некоторые итоги изучения трематодофауны пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) в водоемах Азербайджана. 5. Морфология *Cercaria Metagonimus* sp. // Паразитология.

– Санкт-Петербург: Наука, 2011. – Т.45, вып.5. – С. 367–378. /Manafov A.A. Nekotoryye itogi izucheniya trematodofauny presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L.) v vodoyemakh Azerbaydzhana. 5. Morfologiya Cercaria *Metagonimus* sp. // Parazitologiya. – Sankt-Peterburg: Nauka, 2011. – Т.45, вып.5. – С. 367–378./

Манафов А.А. Партениты и церкарии трематод моллюска *Melanopsis praemorsa* (L., 1758) бассейна Средней Куры в пределах Азербайджана. – Баку: Нурлар, 2010. – 260с. /Manafov A.A. Partenity i tserkarii trematod mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L., 1758) basseyna Sredney Kury v predelakh Azerbaydzhana. – Baku: Nurlar, 2010. – 260s./

Манафов А.А. Трематодофауна пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) в водоемах Азербайджана. I. *Cercaria rhionica* // Паразитология. – Санкт-Петербург: Наука, 2010. – Т.44, вып.6. – С. 531–542. /Manafov A.A. Trematodofauna presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* (L.) v vodoyemakh Azerbaydzhana. I. *Cercaria rhionica* // Parazitologiya. – Sankt-Peterburg: Nauka, 2010. – Т.44, вып.6. – С. 531–542./

Манафов А.А. Церкарии трематод пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* из Азербайджана. 1. Морфология и хетотаксия трех новых видов стилетных церкарий (Trematoda, Plagiorchiida, Lecithodendroidea) // Зоол. журнал. – М.: Изд-во «Наука», 2012. – Т.91, вып.12. – С. 1443–1456. /Manafov A.A. Tserkarii trematod presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* iz Azerbaydzhana. 1. Morfologiya i khetotaksiya tryokh novykh vidov stiletnykh tserkariy (Trematoda, Plagiorchiida, Lecithodendroidea) // Zool. zhurnal. – М.: Izd-vo «Nauka», 2012. – Т.91, вып.12. – С. 1443–1456./

Манафов А.А. Церкарии трематод пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* из Азербайджана. 2. Морфология и хетотаксия двух новых виргульных церкарий (Trematoda, Plagiorchiida, Lecithodendroidea) // Зоол. журнал. – М.: Изд-во «Наука», 2013. – Т.92, вып.4. – С. 389–398. /Manafov A.A. Tserkarii trematod presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* iz Azerbaydzhana. 2. Morfologiya i khetotaksiya dvukh novykh virgul'nykh tserkariy (Trematoda, Plagiorchiida, Lecithodendroidea) // Zool. zhurnal. – М.: Izd-vo «Nauka», 2013. – Т.92, вып.4. – С. 389–398./

Манафов А.А. Церкарии трематод пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* из Азербайджана. 3. Новые стилетные церкарии (Trematoda, Plagiorchiida, Lecithodendroidea) // Зоол. журнал. – М.: Изд-во «Наука», 2013. – Т.92, вып.6. – С. 633–640. /Manafov A.A. Tserkarii trematod presnovodnogo mollyuska *Melanopsis praemorsa* iz Azerbaydzhana. 3. Novyye stiletnyye tserkarii (Trematoda, Plagiorchiida, Lecithodendroidea) // Zool. zhurnal. – М.: Izd-vo «Nauka», 2013. – Т.92, вып.6. – С. 633–640./

Микаилов Т.К. Паразиты рыб водоёмов Азербайджана (систематика, динамика, происхождение). – Баку: Элм, 1975. – 300с. /Mikhailov T.K. Parazyty ryb vodoyemov Azerbaydzhana (sistematika, dinamika, proiskhozhdeniye). – Baku: Elm, 1975. – 300s./

Петрушевский Г.К., Петрушевская М.Г. Достоверность количественных показателей при изучении паразитофауны рыб // Паразитологический сборник ЗИН АН СССР. – М.: Наука, 1960. – Т.19. – С. 333–343. /Petrushevskiy G.K., Petrushevskaya M.G. Dostovernost' kolichestvennykh pokazateley pri izuchenii parazitofauny ryb // Parazitologicheskii sbornik ZIN AN SSSR. – М.: Nauka, 1960. – Т.19. – С. 333–343./

Плохинский Н.А. Математические методы в биологии. – М.: МГУ, 1978. – 264с. /Plokhinskiy N.A. Matematicheskiye metody v biologii. – М.: MGU, 1978. – 264s./

Судариков В.Е. Трематоды фауны СССР. Стригиды. – М.: Наука, 1984. – 168с. /Sudarikov V.Ye. Trematody fauny SSSR. Strigidy. – М.: Nauka, 1984. – 168s./

Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. Основы общей гельминтологии. – М.: Наука, 1970. – Т.1. – 491с. /Shul'ts R.S., Gvozdev Ye.V. Osnovy obshchey gel'mintologii. – М.: Nauka, 1970. – Т.1. – 491s./

La Rue G.R. The classification of digenetic trematoda. A review and new system // Exp. Parasitol. – 1957. – Vol.6, №3. – P. 306–344.

Manafov A. New virgulid cercaria (Trematoda: Lecithodendroidea) from mollusc *Melanopsis praemorsa* (Melanopsidae) from Azerbaijan water bodies. Morphology and chaetotaxy of *Cercaria agstaphensis* 11 // Vestnik zoologii. – Kyiv, 2011. – Vol.45, №2. – P. 105–111.

Manafov A. New virgulid cercaria (Trematoda: Lecithodendroidea) from freshwater mollusc *Melanopsis praemorsa* (Melanopsidae) from Azerbaijan water bodies. Morphology of *Cercaria agstaphensis* 27 // Vestnik zoologii. – Kyiv, 2011. – Vol.45, №5. – P. 387–392.

Manafov A. New virgulid cercaria (Trematoda: Lecithodendroidea) from mollusc *Melanopsis praemorsa* (Melanopsidae) from Azerbaijan water bodies. Morphology and chaetotaxy of *Cercaria agstaphensis* 31 // Vestnik zoologii. – Kyiv, 2012. – Vol.46, №1. – P. 3–8.

Представлено: А.М.Насиров / Presented by: A.M.Nasyrov

Рецензент: С.Ю.Утьевский / Reviewer: S.Yu.Utyevsky

Подано до редакції / Received: 06.04.2015

УДК: 591.555.14

Реакція агресії у зяблика (*Fringilla coelebs* L. 1758) та пов'язані із нею поведінкові акти на водопої в природних та антропогенно змінених територіях
А.О.Маркова

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ННЦ «Інститут біології» (Київ, Україна)
anna-markovka@i.ua

Наведено дані стосовно прояву агресії зяблика (*Fringilla coelebs*) на місцях водопою у гніздовий період у Канівському природному заповіднику та державному дендрологічному парку «Олександрія». У Канівському природному заповіднику виявлено зв'язок агресії зяблика із поведінковими актами на водопої, чого не відмічено для території дендропарку. Проаналізовано міжвидові та внутрішньовидові контакти зябликів. Внутрішньовидова агресія більше виражена на території природного заповідника, а міжвидова в умовах дендропарку. Загалом виявлено 20 видів птахів, на які зяблик агресивно реагує. У природних умовах показник агресії зябликів високо корелює із присутністю та чисельністю синиці великої (*Parus major*), гаїчки болотяної (*Parus palustris*) та кропив'янки чорноголової (*Sylvia atricapilla*), в умовах антропогенно зміненої території лише із наявністю та чисельністю синиці великої. Встановлено критичну відстань прояву агресії у внутрішньовидових конфліктах на рівні 50 см. У міжвидових конфліктах критична відстань варіює у межах від 15 см до 1,5 м.

Ключові слова: поведінка, зяблик, міжвидова та внутрішньовидова агресія, водопій, Канівський природний заповідник, дендропарк «Олександрія».

Реакция агрессии у зяблика (*Fringilla coelebs* L. 1758) и связанные с ней поведенческие акты на водопое в природных условиях и антропогенно измененных территориях
А.А.Маркова

Приведены данные о проявления агрессии зяблика (*Fringilla coelebs*) на местах водопоя в гнездовой период в Каневском природном заповеднике и государственном дендрологическом парке «Александрия». В Каневском природном заповеднике обнаружена связь агрессии зяблика с поведенческими актами на водопое, чего не отмечено для территории дендропарка. Проанализированы межвидовые и внутривидовые контакты зябликов. Внутривидовая агрессия больше выражена на территории природного заповедника, а межвидовая в условиях дендропарка. В целом обнаружено 20 видов птиц, на которые зяблик агрессивно реагирует. В естественных условиях показатель агрессии зябликов высоко коррелирует с присутствием и численностью синицы большой (*Parus major*), гаички болотной (*Parus palustris*) и крапивницы черноголовой (*Sylvia atricapilla*), в условиях антропогенно измененной территории только с наличием и численностью синицы большой. Установлено критическое расстояние проявления агрессии во внутривидовых конфликтах на расстоянии 50 см. В межвидовых конфликтах критическое расстояние варьирует в пределах от 15 см до 1,5 м.

Ключевые слова: поведение, зяблик, межвидовая и внутривидовая агрессия, водопой, Каневский природный заповедник, дендропарк «Александрия».

Reaction of aggression of Chaffinch (*Fringilla coelebs* L. 1758) and behavioral acts at watering places in natural conditions and anthropogenically changed territories
А.А.Markova

The data regarding aggression acts of the Chaffinch (*Fringilla coelebs*) at watering places during the nesting period in the Kaniv Natural Reserve and the State Dendrological Park "Aleksandria" are provided. The connection of aggression and behavior acts at watering places has been found out in the Kaniv Natural Reserve, which has not been observed within the dendrological park area. Interspecific and intraspecific contacts of the finches have been analyzed. Intraspecific aggression is more highly expressed within natural park territory, and interspecific aggression – in dendrological park conditions. In general, there has been found out 20 species of birds, to which the finch aggressively responds. In natural conditions the aggression ratio of finches highly correlates with the presence and number of Great tit (*Parus major*), Marsh tit (*Parus palustris*) and Blackcap (*Sylvia atricapilla*), in anthropogenically changed territories – only with the presence and number of Great tit. Critical distance of

aggression in intraspecific conflicts has been found out to be 50 cm. Critical distance in interspecific conflicts varies between 15 cm and 1.5 m.

Key words: *behavior, chaffinch, interspecific and intraspecific aggression, watering place, Kaniv Nature Reserve, Dendrological Park «Alexandria».*

Вступ

У країнах Європи, Азії та Америки в останні десятиліття широко вивчаються причини та наслідки прояву агресії серед птахів, їх відмінності на різних територіях та значення для взаємовідносин близьких або конкурентних видів птахів. Більшість таких досліджень полягає у вивченні реакції птахів на демонстрацію пісні або сигнали агресії. Також вивчають успішність того чи іншого поведінкового акту, котрими найчастіше є кормодобування чи захист гніздової території. Багато даних отримано на таких видах птахів, як мексиканська чечевиця (*Haemorhous mexicanus*) (Hasegawa et al., 2014), співоча зонотрихія (Foltz et al., 2015), мухоловка білошия (*Ficedula albicollis*) (Forsman et al., 2007), синиця велика (*Parus major*) (Forsman et al., 2007; Grabowska-Zhang et al., 2011) та інші.

Відомо, що напруженість міжвидових відносин знаходиться у прямій залежності від внутрішньовидової агресії існуючих разом видів (Іваницький, 1982). Також міжвидові відносини часто бувають асиметричними: один вид частіше ініціює контакти із іншими. Найчастіше проявом такої асиметрії слугує домінування у конфлікті (агресивному контакті). Подібні дослідження проводили на прикладі деяких територіальних птахів ряду Passeriformes (Панов, Іваницький, 1975; 1979, Рябицев, 1977), де було встановлено, що кількість міжвидових контактів є значно більшою за внутрішньовидові (Іваницький, 1980).

Особинам одного виду притаманна висока конкуренція у використанні ресурсів (Peiman, Robinson, 2010). У природних умовах до цієї конкуренції долучаються особини інших видів, що безумовно, підвищує рівень конкуренції та агресивну поведінку, як один з методів конкурентної боротьби (Mikami, Kawata, 2004). В даному разі агресія носить назву «неспецифічної» (Peiman, Robinson, 2007).

Неспецифічна агресія має широкий спектр прояву серед тварин, але досі їй приділяється менше уваги, ніж іншим формам міжвидової та внутрішньовидової конкуренції. Її механізми та наслідки залишаються незрозумілими (Grether et al., 2009; 2013; Peiman, Robinson, 2010). Зараз для вивчення неспецифічної агресії активно аналізують агресивні сигнали, їх тривалість, частоту та амплітуду і т.д. Деякими дослідженнями вже доведено, що така міжвидова агресія є адаптивною та впливає на еволюцію структури сигналів птахів (Martin, Martin, 2001; Adams, 2004; Peiman, Robinson, 2007). Також ця тема ретельно вивчається під час дослідження внутрішньовидової конкуренції (Arnott, Elwood, 2009), але й досі мало вивчена у міжвидовій (Tanner, Adler, 2009; Lehtonen et al., 2010; Green, Field, 2011). Агресивні сигнали можуть полегшувати або зменшувати неспецифічну агресію. Вибір якоїсь стратегії агресивної взаємодії також буде впливати на агресивні сигнали. Сила та направленість цих двох джерел відбору не є еквівалентними (Tynkkynen et al., 2004). Ті самі сигнали можуть бути використані в одному вигляді, щоб вказати на низький рівень загрози, а в іншому – на високий. При цьому особини різних видів відрізняються за характеристиками, що дають змогу прогнозувати результат конкуренції (Smith, Parker, 1976; Hammerstein, Parker, 1982).

Зяблик (*Fringilla coelebs* L. 1758) – один із масових видів птахів лісових і лісостепових біоценозів, парків та садів. Його вважають видом, який толерантно ставиться до присутності людей та може збирати їжу на доріжках парків у досить людних місцях. Для території України зяблик – гніздовий, перелітний та зимуючий вид. Гніздиться та мігрує на всій території; регулярно зимує на півдні та в Закарпатті, окремі особини і групи птахів взимку іноді трапляються і на решті території.

Метою даної роботи є дослідження міжвидових (далі МВ) та внутрішньовидових (далі ВВ) реакцій агресії зяблика. Під час спостережень враховували результат лише безпосередньої взаємодії особин у природних умовах та, для порівняння, на території з наявним антропогенним впливом. Не використовували акустичні провокації птахів, оскільки такі дії підвищили б агресивність виду. Окрім цього, ми спробували встановити зв'язок агресії із іншими поведінковими актами птахів на водопої, наявністю та чисельністю інших видів птахів та їх агресивністю, як безпосереднім фактором, що провокує реакції агресії зяблика.

Об'єкти та методи дослідження

Матеріалом для роботи були дані, зібрані автором у Канівському природному заповіднику (далі КПЗ) Черкаської області з 30 травня по 30 червня 2010 р., з 21 травня по 15 червня 2012 р. та з 1 по 24 червня 2014 р. на місці водопою в яру Мокрий на території садиби. Спостереження проводили з

ранкових до вечірніх сутінок. Територія дослідження має природоохоронний статус і характеризується низьким антропогенним тиском. Загальна тривалість спостережень у КПЗ становила 324 години. За період дослідження було зафіксовано 3898 МВ та ВВ контактів зябликів.

Інше місце спостереження – Державний дендрологічний парк «Олександрія» НАН України у м. Біла Церква. Спостереження проводили з 21 по 28 червня 2012 року. Загальна тривалість спостережень на території дендрологічного парку становила 54 години. За період дослідження було зафіксовано 271 МВ та ВВ контактів зябликів.

Об'єктом дослідження був вибраний представник родини В'юркових Fringillidae – зяблик (*Fringilla coelebs* L. 1758), який завдяки своїй високій чисельності та поширеності у гніздовий період є зручним видом для спостережень, що у свою чергу забезпечує високу достовірність отриманих результатів. Основним предметом вивчення є випадки агресивної поведінки по відношенню до свого та інших видів.

За прояв агресивної поведінки було прийнято вважати акт, коли два птахи скорочували дистанцію, що їх розділяла, явно змінюючи свою поведінку у порівнянні з попереднім періодом часу, демонстрацію готовності до нападу та безпосередньо сутичку (Панов, 1983). Також фіксували усі випадки неагресивної, або толерантної, поведінки: перебування видів поруч без прояву агресії один до іншого. Спостереження за міжвидовими взаємодіями проводили загальноприйнятими етологічними методами «тотального спостереження» та «суцільного протоколювання» (Попов, Ильченко, 1990) із модифікаціями автора для спостереження за птахами у природі. Дані стосовно агресивної та неагресивної поведінки, динаміки активності прильоту та різноманіття поведінкових актів записували для усіх видів птахів, присутніх на водопої за увесь час спостережень. Для вивчення динаміки активності прильоту птахів на водопої та поведінкових актів використовували загальноприйнятні етологічні методи (Аманова, 1965; Ильина, Федорянская, 1982). Основними поведінковими актами є: пиття води, пошук та споживання кормових об'єктів, купання та догляд за оперенням. Дані зібрано за однакових погодних умов.

Для розрахунку критичної дистанції (відстані, на якій птах проявляє агресію), територію водопою було поділено на квадрати 1×1 м², тобто кожен квадрат був позначений дерев'яною паличкою на відстані 1 м одна від одної вздовж напрямку руху джерела. Статистична обробка матеріалу проведена з використанням пакету програм Microsoft Excel, StatPius Pro 5.9.8 та STATISTICA 7.0. з перевіркою на нормальність розподілу даних та відповідними параметричними та непараметричними методами (лінійною кореляцією Пірсона та ранговою кореляцією Спірмена).

Результати та обговорення

Встановлено, що зяблик реагує агресивно на 19 видів птахів із 34, з котрими був у МВ контакт на дослідній території КПЗ. До цієї групи належать: берестянка звичайна (*Hippolais icterina*), кропив'янка чорноголова (*Sylvia atricapilla*), вівчарик-ковалик (*Phylloscopus collybita*), вівчарик жовтобровий (*Phylloscopus sibilatrix*), мухоловка білошия (*Ficedula albicollis*), мухоловка мала (*Ficedula parva*), мухоловка сіра (*Muscicapa striata*), вільшанка (*Erithacus rubecula*), дрізд чорний (*Turdus merula*), дрізд співочий (*Turdus philomelos*), гаїчка болотяна (*Parus palustris*), синиця блакитна (*Parus caeruleus*), синиця велика (*Parus major*), повзик (*Sitta europaea*), підкоришник звичайний (*Certhia familiaris*), зеленяк (*Chloris chloris*), щиглик (*Carduelis carduelis*), костогриз (*Coccothraustes coccothraustes*).

Вважається, що частота МВ конфліктів у змішаних угрупованнях співмірна або перевищує частоту ВВ агресивних взаємин (Иваницкий, 1982). Нашими дослідженнями дана закономірність не підтверджується. Серед усіх контактів зяблика загальна частка МВ контактів займає 81,14%. Співвідношення МВ конфліктів до ВВ характеризує важливість МВ відносин. Загальна кількість випадків агресивної поведінки становить 12,76% від усіх контактів виду (тобто нейтральних та конфліктних). Безпосередньо співвідношення усіх МВ та ВВ проявів агресії становить 236/205 (53,51%/46,49%). Таким чином, ми спостерігали майже однаковий прояв агресії як до свого виду, так і до загальної кількості інших видів. Отриманий розподіл відсотків агресії може бути проявом встановлення просторової міжвидової ієрархічної структури в угрупованні на території, та після її розподілу прояв агресії зменшиться (Иваницкий, 1982). Крім того, активна участь зябликів у нових МВ та ВВ агресивних контактах може бути пов'язана із виграшем особин у попередньому конфліктному зіткненні (Хайнд, 1975).

Зауважимо, що кількість агресивних контактів (236) у міжвидових взаємодіях поширюється на 19 вищезазначених видів та загалом становить лише 7,46% випадків агресії від усіх МВ контактів. Випадки внутрішньовидової агресії (205) становлять 27,89% усіх ВВ контактів зябликів. Тобто більшу увагу зяблики приділяють саме ВВ взаєминам та, імовірно, встановленню ВВ ієрархії.

Зяблики завжди ініціювали більше агресивних контактів у досліджуваному лісовому угрупованні. Причому загальна кількість випадків агресії була направлена на особин (незалежно від виду), що вже знаходилися на водопої, до часу прибуття зяблика, у 1,63 рази частіше, ніж до птахів, що прилітали вже після нього. Більшу кількість агресивних взаємодій ініціювали самці – 64,90%, самки близько чверті – 23,84%, та десятину – молоді особини – 11,26%.

На території дендрологічного парку «Олександрія» серед 16 видів птахів, із якими контактували зяблики, на 10 видів була наявна реакція агресії. Так, до цих видів належать: кропив'янка чорноголова, мухоловка білошия, вільшанка, дрізд співочий, гаїчка болотяна, синиця блакитна, синиця велика, щиглик, костогриз, соловейко східний (*Luscinia luscinia*). Загальна кількість випадків агресивної поведінки становить 11,52% від усіх контактів виду (нейтральних та конфліктних). Серед них внутрішньовидова агресія становить 10,71%, що вказує на набагато більше значення МВ взаємин (89,29% усіх агресивних контактів) та більш лояльне відношення до особин свого виду в умовах антропогенного середовища.

Для водойм парку «Олександрія» відмічено, що серед випадків ВВ контактів із агресією та без неї переважає відсутність агресії (6,67%/93,33% відповідно). Така сама закономірність відмічена і для випадків МВ контактів з агресією та без агресії (11,06%/88,94% відповідно). Отримані дані підтверджують та доповнюють вже існуючу думку про меншу ВВ агресивність птахів у містах, хоча й не виключають підвищення агресивних сигналів у вокалізації птахів міста (Foltz et al., 2015). Але, все одно, наявність МВ агресії вказує на її значення у взаєминах в угрупованні, навіть за умови її прояву внаслідок порушення індивідуальної критичної дистанції (на території дендропарку не досліджувалася).

На території дендропарку, як і в КПЗ, зяблики ініціювали більше агресивних контактів на птахів, що вже знаходилися на водопої, до часу прибуття зяблика, у 1,15 разів частіше, ніж до особин, що прилітали вже після нього. Кількість агресивних взаємодій, ініційованими самцями, є найбільшою, як і у Канівському заповіднику. Їх частка на водопоях у дендропарку «Олександрія» становить 62,43%. Четверть агресивних взаємодій ініційована самками – 25,40% та 12,17% – молодими особинами.

Загальна кількість випадків агресивної поведінки зябликів на водопої у КПЗ та дендропарку «Олександрія» майже однакова (12,76% та 11,52% усіх контактів виду відповідно). Але відмічено, що на антропогенно зміненій території зяблики частіше вступали у міжвидові агресивні конфлікти у порівнянні із природоохоронною територією: 89,29% та 53,51% відповідно.

Динаміка різноманіття поведінкових актів зябликів на водопої та їх зв'язок із агресією.

Серед поведінкових актів на водопої КПЗ у гніздовий період основним виступає купання (рис. 1.).

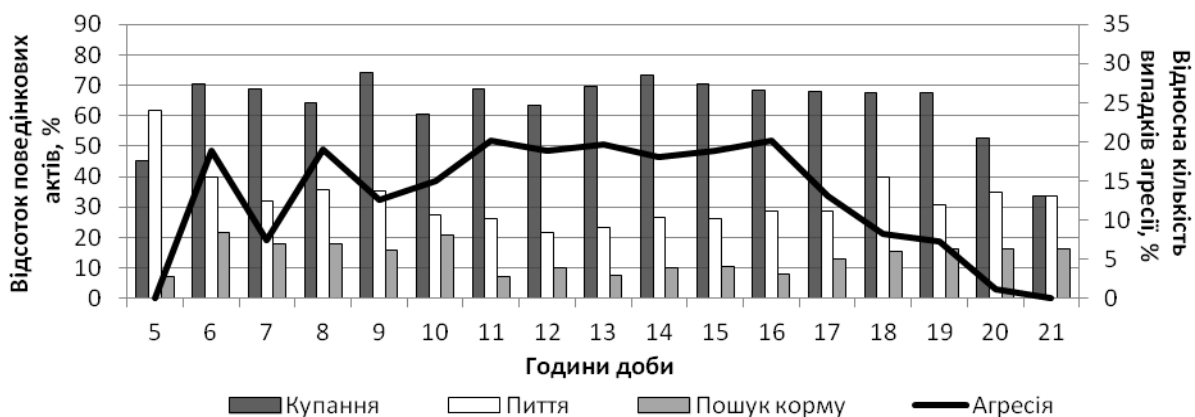


Рис. 1. Динаміка різноманіття поведінкових актів зяблика на водопої протягом доби у Канівському природному заповіднику

Піки потреби у купанні слабо виражені та є високими протягом усього світлового дня. Лише незначні максимуми припадають на ранкові години (о 6:00 та 9:00), денні (14:00, коли активність сонця найбільша), що планомірно переходять у вечірній (19:00), котрий лінійно зменшується. Максимум значення водопою у якості джерела води для пиття припадає на перші ранкові години (4:00–8:00),

наступний пік припадає на 18:00. Пошук кормових об'єктів на місці водопою в основному пов'язаний із питтям, хоча мінімуми кормодобувної поведінки на водопої припадають на 5:00, коли спостерігається максимум пиття, а максимум на 6:00 та 19:00–21:00, коли спостерігається затухання потреби у питті та купанні.

Встановлено кореляційний зв'язок між загальною чисельністю усіх птахів, що перебували на водопої протягом доби, а також кількістю зябликів серед них та випадками агресії. Виявлено високу кореляцію показника агресії зябликів із загальною кількістю птахів ($r=0,834$; $p<0,01$) та із показником кількості особин свого виду ($r=0,934$; $p<0,01$). Це вказує на високий рівень внутрішньовидової агресії та наявну міжвидову агресію на водопоях КПЗ, що було представлено вище. Крім цього, встановлено високу кореляцію показника агресії зябликів із загальним рівнем агресії птахів на водопої ($r=0,865$; $p<0,01$). Також наявна висока кореляція із основними поведінковими актами на водопої – купанням ($r=0,920$; $p<0,01$) та питтям ($r=0,709$; $p<0,01$). Достовірної кореляції показника агресії із кількістю актів пошуку корму на водопої не було зафіксовано ($r=0,420$; $p>0,05$), що співпадає з літературним даними (Горобець, 2009). Отриманий зв'язок агресії із потребами птахів на водопої ми пов'язуємо із розподілом зайнятості птахів на водопої. Протягом доби більша кількість птахів на водопої у першу чергу задіяна у акті купання (рис. 1). Ми встановили явний зв'язок появи виду на водопої із потребою у купанні ($r=0,989$; $p<0,01$). У другу чергу птахи п'ють воду (наявна висока кореляція із появою виду на водопої; $r=0,882$; $p<0,01$) та вже потім займаються пошуком корму (наявна значуща кореляція із появою виду на водопої; $r=0,553$; $p<0,05$), адже найбільший прояв кормодобувної поведінки припадає не на місця водопою, а на кормові території.

На території дендрологічного парку «Олександрія» серед поведінкових актів на водопої у гніздовий період основними виступають купання та пиття (рис. 2). Два ранкові піки купання виражені о 8:00 та 10:00, два вечірні – о 17:00 та 19:00, та менші, денні піки – о 12:00 та 14:00.

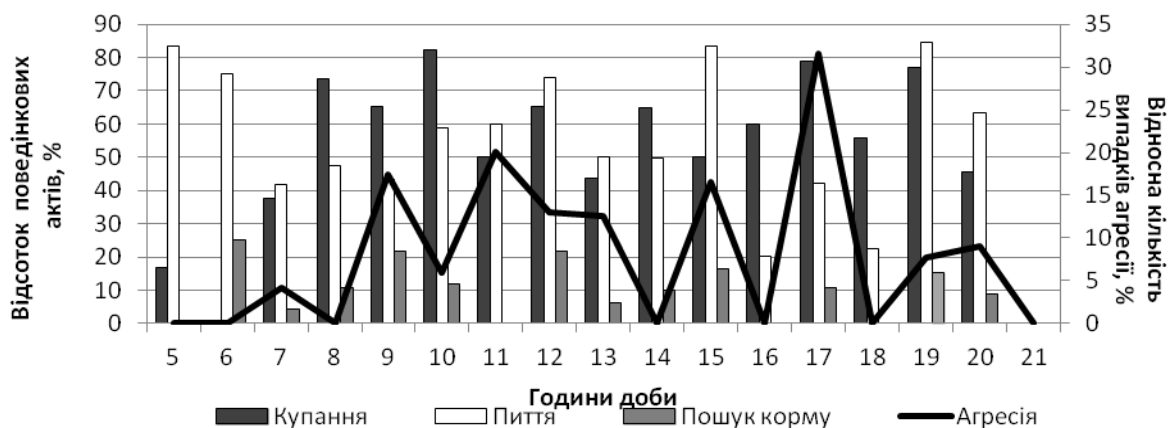


Рис. 2. Динаміка різноманіття поведінкових актів зяблика на водопої протягом доби у дендрологічному парку «Олександрія» НАН України

Максимум значення водопою для зябликів у якості джерела води для пиття припадає на перші ранкові години (4:00–6:00), задля поповнення втрат води протягом ночівлі, наступний, денний пік, припадає на 12:00 та 15:00 години. Вечірній максимум спостерігають о 19:00–20:00. Пошук кормових об'єктів на місці водопою дещо прив'язаний як до пиття ($r=0,655$; $p<0,01$), так і до купання ($r=0,677$; $p<0,01$): ранкові піки о 6:00 та 9:00, денні – о 12:00 та 15:00, вечірній – о 19:00–20:00.

У дендропарку «Олександрія», як території із наявним антропогенним впливом, для зябликів прояв агресії значуще корелює із загальним рівнем агресії інших птахів на території ($r=0,674$; $p<0,05$). Зв'язку між агресією та різними поведінковими актами зябликів на водопої не відмічено. Зафіксовано слабкий зв'язок між агресією зябликів та наявністю особин свого виду ($r=0,456$; $p>0,05$) чи інших видів ($r=0,333$; $p>0,05$) на водопої, але він не достовірний.

Підкреслимо, що в даному разі прояв агресії зябликами, в антропогенно навантажених місцях, на відміну від природних, може бути не пов'язаним із конкуренцією за основний ресурс чи із кількістю птахів свого виду, чи інших видів птахів. Також, можливо, пік агресії, що припадає на 17:00,

пов'язаний зі зміною кількості людей у парку, рівнем звукового навантаження або іншими антропогенними факторами, котрі ми не фіксували під час свого дослідження.

Розподіл динаміки активності зябликів відповідно до статі та віку на водопої у КПЗ.

Самці. Динаміка присутності самців на водопої протягом доби характеризувалася помірним збільшенням кількості особин з ранкових годин до 16:00 та подальшим різким спадом о 17:00 (рис. 3). Максимум купання припадав на 15:00, а максимуми пиття – на 16:00 та 20:00. Найбільший прояв кормодобувної поведінки спостерігали о 8:00 та 15:00.

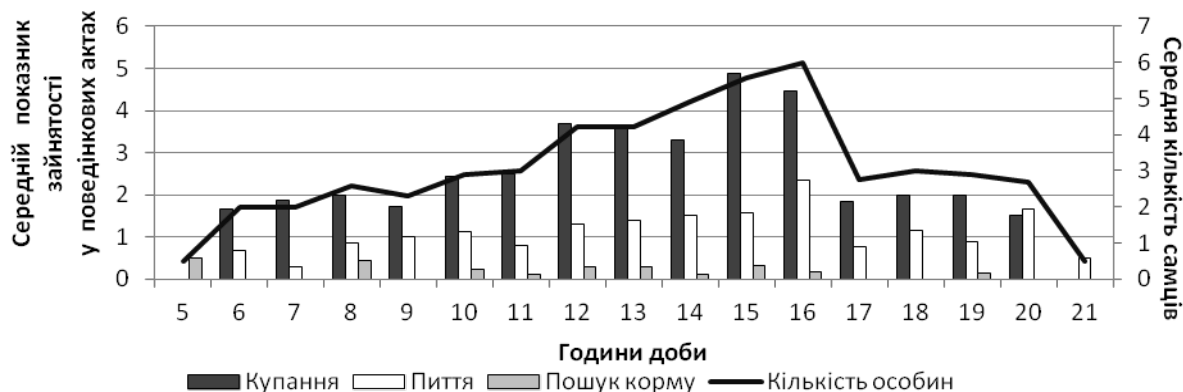


Рис. 3. Динаміка зайнятості самців зяблика у поведінкових актах на водопої протягом доби у Канівському природному заповіднику

Самки. Динаміка прильоту на водопій мала тривалий ранковий максимум з 7:00 до 9:00, денний (15:00) та вечірній (17:00), що помірно спадав аж до вечірніх сутінок (рис. 4). Зміна активності поведінкових актів була чітко виражена. Так, був виділений ранковий максимум пиття, що мав два піки (о 5:00 та 8:00), денний – о 15:00, що характеризувався помірним зростанням із 9:00, та вечірній – о 18:00. Під час спостереження купання не було вираженого ранкового піку, але наявний чіткий денний (15:00) та вечірній (20:00) піки. Ранкові піки кормодобувної поведінки були зафіксовані о 6:00 та 8:00, денні – о 15:00 та 17:00, а вечірні – о 19:00.

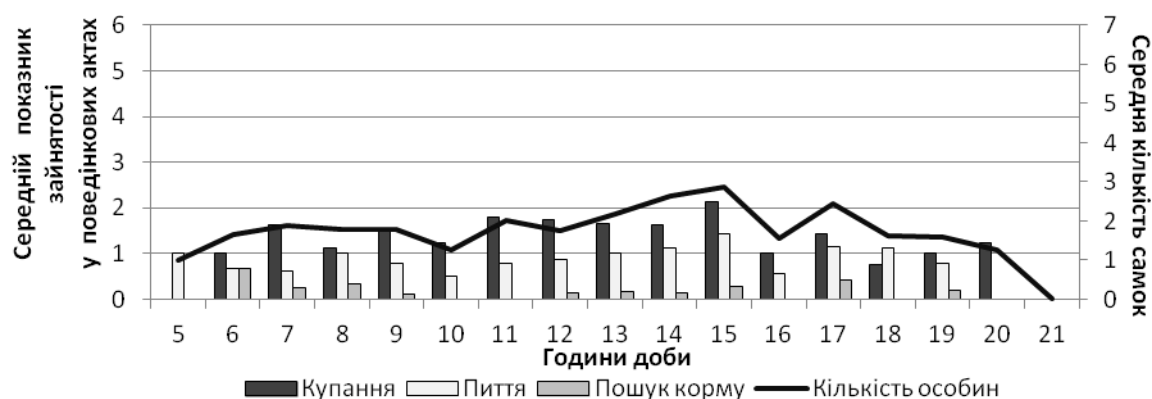


Рис. 4. Динаміка зайнятості самок зяблика у поведінкових актах на водопої протягом доби у Канівському природному заповіднику

Молоді особини. Динаміка активності прильоту на водопій характеризувалася вираженими ранковим (9:00), денним (13:00) та вечірнім (18:00) піками. Максимальна кількість ювенільних особин, що купалися, була зафіксована о 8:00, 12:00, 15:00 та 17:00 (рис. 5). Максимуми пиття припадали на 12:00, 14:00 та 17:00 години. Зайнятість у пошуку кормових об'єктів характеризувалася піками о 8:00, 17:00 та о 19:00.

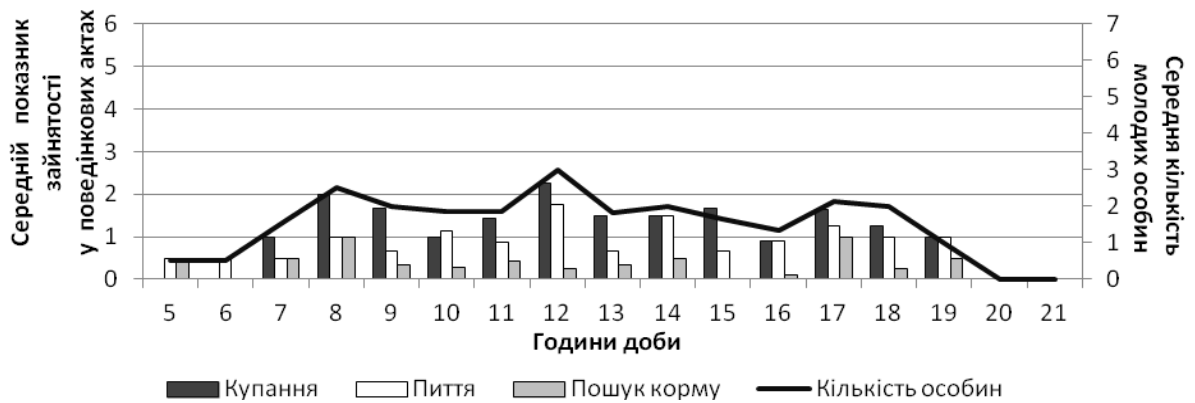


Рис. 5. Динаміка зайнятості молодих особин зябликів у поведінкових актах на водопої протягом доби у Канівському природному заповіднику

Резюмуючи вище отримані дані, можна констатувати, що для молодих особин виявлено чітку динаміку з трьома піками прильоту. Для самок наявні тривалий ранковий та денний піки, а для самців характерне тривале та поступове зростання чисельності до денного піку о 16:00 з подальшим різким спадом. Відмітимо, що під час піку присутності самців на водопої чисельність самок та молодих особин, навпаки, зменшується.

Зайнятість у акті купання характеризується більшою кількістю піків для самок та молодих особин, що співпадають з загальною активністю прильоту, а для самців, як і динаміка прильоту, характеризується поступовим зростанням з ранкових годин до денного піку о 15:00. Максимуми зайнятості зябликів у акті пиття води для самців, самок та молодих особин не співпадають. Таким чином, максимальна кількість особин тієї чи іншої вікової або статевий групи не зустрічається одночасно на місцях водопою. Зайнятість зябликів у кормодобувній поведінці також має певні піки та для усіх вікових груп припадає на 8:00, а для статевих ще й на 15:00. Крім того, молоді особини та самки також активно відвідують місця водопою з метою пошуку корму о 17:00 та 19:00.

Нашими спостереженнями було підтверджено високу кореляцію агресії із поведінковими актами на водопої для самців, самок та ювенільних особин (табл. 1).

Таблиця 1. Показник кореляції (R) між проявом агресії та поведінковими актами на водопої

Зв'язок агресії із:	Самці ♂	Самки ♀	Ювенільні особини
Чисельністю особин своєї статі/віку	0,747 p<0,01	0,652 p<0,05	0,624 p<0,05
Купанням	0,704 p<0,01	0,529 p<0,05	0,571 p<0,05
Питтям	0,607 p<0,05	0,526 p<0,05	0,502 p<0,05
Пошуком корму	0,308 p>0,05	0,442 p>0,05	0,304 p>0,05
Чисельністю особин свого виду	0,752 p<0,01	0,627 p<0,05	0,322 p>0,05
Агресивністю особин свого виду	0,782 p<0,01	0,746 p<0,01	0,369 p>0,05
Чисельністю усіх птахів	0,591 p<0,05	0,735 p<0,01	0,294 p>0,05
Агресивністю усіх птахів	0,729 p<0,01	0,761 p<0,01	0,465 p>0,05

Окрім цього, ми спробували встановити взаємозв'язок між проявом агресії самок і самців між собою та відносно їх загальної кількості, а також стосовно ювенільних особин. Був знайдений значний зв'язок за перерахованими вище параметрами для дорослих самців і самиць. Для ювенільних особин такого зв'язку не було зафіксовано, хоча вони проявляли агресію як до особин свого виду (дорослих та ювенільних), так і до представників інших видів птахів. Це може бути пов'язано із тим, що молоді особини ще не мають досвіду можливої внутрішньовидової конкуренції та тільки починають шукати своє місце у внутрішньовидовій ієрархії.

Також ми фіксували **критичну дистанцію** між масовими видами на водопої у КПЗ, на якій зяблик виявляє агресію до свого та інших видів. Так, критична дистанція у ВВ агресії зяблика була від 15 до 140 см. В середньому, випадки агресії припадали на відстань у 49,09±16,71 см. У МВ контактах

вона варіювала: для кропив'янки чорноголової – $15 \pm 2,45$ см, синиці великої – $35 \pm 14,72$ см, вільшанки – $36 \pm 14,87$ см, дрозда співочого – $44,5 \pm 8,91$ см. **Зворотна критична дистанція** на зяблика у вільшанки була – $32,45 \pm 8,71$ см, кропив'янки чорноголової – $32,5 \pm 5,09$ см, синиці великої – $32,88 \pm 9,29$ см, дрозда співочого – $37,14 \pm 9,07$ см (кілька випадків агресії зафіксовано на відстані 1–1,4 м). Отримані дані вказують не лише на числові параметри критичної дистанції, а й на безпосередню ієрархію в угрупованні та конкурентну значущість кожного з видів один відносно іншого. Чим більша критична відстань між видами – тим вищий рівень даного виду, як потенційного конкурента за наявний ресурс.

На території КПЗ та у дендрологічному парку «Олександрія» більша кількість випадків агресивної поведінки була направлена на щиглика (у КПЗ 18,75% та у дендропарку 30% випадків агресії під час контакту видів), синицю велику (12,15% та 15,63% відповідно) та вільшанку (11,88% та 9% відповідно). Крім того, у Канівському заповіднику відмічено 12% конфліктних зіткнень зяблика із зеленяком та 10,53% із мухоловкою сірою. У дендропарку 25% контактів зяблика із гаїчкою болотяною та 18,18% контактів із синицею блакитною завершуються конфліктним зіткненням.

Вплив присутності/відсутності масових видів на агресивність.

Ми спробували встановити зв'язок прояву агресії зябликів із присутністю та чисельністю інших масових видів на території КПЗ та проявом ними агресії. До таких видів належали: дрозди – співочий та чорний, вільшанка, костогриз, кропив'янка чорноголова, синиці – велика та блакитна, гаїчка болотяна. Під час спостереження на водопої були присутні, крім зябликів, ще декілька видів одночасно. Показник агресії зябликів високо корелював із присутністю та чисельністю синиці великої ($r=0,815$; $p<0,01$), гаїчки болотяної ($r=0,763$; $p<0,01$) та кропив'янки чорноголової ($r=0,703$; $p<0,01$). Значущий зв'язок відмічено із чисельністю синиці блакитної ($r=0,596$; $p<0,05$) та костогриза ($r=0,590$; $p<0,05$). Крім того, прояв агресії інших видів також впливає і на рівень агресії зябликів: високий зв'язок із агресією синиці великої ($r=0,761$; $p<0,01$) та значущий із агресією синиці блакитної ($r=0,546$; $p<0,05$), гаїчки болотяної ($r=0,578$; $p<0,05$) та дрозда співочого ($r=0,553$; $p<0,05$). На території дендропарку «Олександрія» був зафіксований значущий зв'язок агресії зябликів із наявністю та чисельністю лише синиці великої ($r=0,551$; $p<0,05$).

Вплив розмірних характеристик птаха на агресивність по відношенню до нього.

Існує думка, що розмір особин виду зазвичай пов'язаний із позитивною кореляцією з рангом у МВ ієрархії (Иваницкий, 1982). Також прийнято вважати, що значний вплив на прояв агресивних реакцій має також щільність популяції кожного виду на досліджуваній території (Соцкая, 2007). У нашому випадку ці припущення не підтвердилися. Для перевірки даного твердження ми взяли показники щільності популяції птахів КПЗ із досліджень Л.В.Горобця (Горобець, 2011). Довжина та маса тіла різних видів птахів, що були взяті із польового визначника «Птахи фауни України» (Фесенко, Бокотей, 2000), та зафіксований нами розподіл відсотку агресії зябликів до них у своєму співвідношенні відхилялися від нормального розподілу. Непараметричними методами кореляційний зв'язок не доведений (табл. 2).

Таблиця 2.

Рангова кореляція параметрів тіла та щільності популяції із відсотком прояву агресії зябликів на різних птахів у Канівському природному заповіднику

	Довжина тіла, см	Маса тіла, г	Щільність популяції, пар/км ²
R Спірмена	-0,169	-0,129	0,259
Рівень значущості	0,382	0,505	0,300

Тобто ми не можемо однозначно сприймати підвищений рівень агресії *F. coelebs*, базуючись лише на розмірній характеристиці видів та їх чисельності на досліджуваній території. Вірогідно, на прояв агресії впливають й інші фактори.

Висновки

У гніздовий період на місцях водопою зафіксована активна участь зябликів у міжвидових контактах. Загальна кількість актів міжвидової агресії (спрямованих на різні види) у природних умовах співмірна внутрішньовидовій та відповідає періоду встановлення просторової ієрархії в угрупованні. При цьому для усіх внутрішньовидових взаємодій відмічено більший відсоток агресивних контактів (27,89%) у порівнянні із міжвидовими (7,46%). Зяблики завжди першими ініціюють агресивні взаємодії. В місцях з підвищеним рівнем турбування людиною зяблики частіше вступають у міжвидові конфлікти, ніж у природних умовах.

Аналіз зв'язку зміни активності птахів на місцях водопою протягом доби та їх чисельності на території показав, що у Канівському природному заповіднику агресія була інструментом конкуренції за ресурс та корелювала із наявністю особин свого та інших видів, чого не було виявлено в дендропарку.

Встановлено сильний зв'язок агресії у самців і самок із агресивністю особин – як свого виду, так і усіх птахів на водопої. Самцям притаманна вища кореляція показника агресії із чисельністю особин своєї статі та виду, ніж у самок. Так само у самців значніше, ніж у самок, корелює показник агресії із такими поведінковими актами, як купання та пиття. Для молодих особин відмічено середньої сили зв'язок агресії із купанням, питтям та кількістю особин свого віку.

Виявлено залежність агресивної поведінки зябликів від агресивності та чисельності поруч масових видів птахів Канівського природного заповідника, що виступають природними конкурентами. Синиця велика, гаїчка болотяна та синиця блакитна підвищують агресію зябликів як своєю чисельністю, так і рівнем власної агресії. Із агресією зябликів також корелюють чисельність кропив'янки чорноголової та костогриза, а також рівень агресії дрозда співочого. У дендропарку «Олександрія» агресію зяблика викликала лише чисельність синиці великої. Крім того, відмічено, що розмірні показники та щільність популяції птахів на території не корелюють із проявом агресивної поведінки зябликом.

Подяки

Автор приносить глибоку подяку науковому керівнику, д.б.н. В.В.Серебрякову, керівництву Канівського природного заповідника та дендрологічного парку «Олександрія» НАН України, за надану можливість проведення спостережень. Робота проводилась у рамках етапу наукової теми кафедри зоології Київського національного університету ім. Т.Шевченка «Збереження біорізноманіття та комплексне дослідження стратегій адаптації фіто-, зоо- та віробіоти України з використанням біоінформаційних технологій».

Список літератури

- Аманова М.А. К характеристике ритма прилета птиц на водопой в условиях пустыни // Мат. IV Всесоюз. орнитол. конф. – Алма-Ата, 1965. – С. 9–10. /Amanova M.A. K kharakteristike ritma prileta ptits na vodopoy v usloviyakh pustyni // Mat. IV Vsesouzn. ornitol. konf. – Alma-Ata, 1965. – S. 9–10./
- Горобець Л.В. Добова активність прильоту на місця водопою птахів грабової діброви Канівського природного заповідника // Наук. записки Тернопільського нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – 2009. – Вип.40. – Т.3. – С. 11–14. /Gorobets L.V. Dobova aktyvnist prylyotu na mistysya vodopoyu ptakhiv grabovoyi dibrovoy Kanivskogo pryrodnogo zapovidnyka // Nauk. zapysky Ternopilskogo nats. ped. un-tu im. Volodymyra Gnatyuka. Seriya: Biologiya. – 2009. – Vyp.40. – T.3. – S. 11–14./
- Горобець Л.В. Значення місць водопою для гніздових популяцій птахів лісових екосистем. Автореф. дис. ...канд. біол. наук / 03.00.16 – екологія. – Київ, 2011. – 20с. /Gorobets L.V. Znachennya mistys vodopoyu dlya gnizdovyykh populyatsiy ptakhiv lisovykh ekosystem. Avtoref. dys. ...kand. biol. nauk / 03.00.16 – Ekologiya. – Kyiv, 2011. – 20s./
- Іваницький В.В. Этологические аспекты взаимоотношений между близкими видами животных // Зоологический журнал. – 1982. – Т.61, №10. – С. 1461–1471. /Ivanitskiy V.V. Etologicheskiye aspekty vzaimootnosheniya mezhd blizkimi vidami zhyvotnykh // Zoologicheskyy zhurnal. – 1982. – T.61, №10. – S. 1461–1471./
- Іваницький В.В. Межвидовые отношения симпатрических видов каменок (Oenanthe, Turdidae, Passeriformes). Поведенческие аспекты сосуществования близких видов // Зоологический журнал. – 1980. – Т.59, №5. – С. 739–749. /Ivanitskiy V.V. Mezhhvidovyye otnosheniya simpatricheskikh vidov kamenok (Oenanthe, Turdidae, Passeriformes). Povedencheskiye aspekty sosuschestvovaniya blizkikh vidov // Zoologicheskyy zhurnal. – 1980. – T.59, №5. – S. 739–749./
- Ільїна Т.А., Федорянська Л.В. Бюджет времени и энергии у самца и самки зяблика *Fringilla coelebs* в гнездовой период // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. – Ленинград, 1982. – С. 109–124. /Il'yina T.A., Fedoryanskaya L.V. Byudzhet vremeni i energii u samtsa i samki zyablika Fringilla coelebs v gnezdovoy period // Byudzhety vremeni i energii u ptits v prirode. – Leningrad, 1982. – S. 109–124./
- Панов Е.Н. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных // Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Зоология позвоночных. Проблемы этологии наземных позвоночных. – 1983. – Т.12. – С. 5–70. /Panov Ye.N. Metodologicheskiye problemy v izuchenii kommunikatsii i sotsialnogo povedeniya zhyvotnykh // Itogi nauki i tekhniki (VINITI). Zoologiya pozvonochnykh. Problemy etologii nazemnykh pozvonochnykh. – 1983. – T.12. – S. 5–70./
- Панов Е.Н., Иваницкий В.В. Межвидовые территориальные отношения в смешанной популяции чернобоккой каменки *Oenanthe finchi* и каменки-пleshанки *O. pleschanka* на полуострове Мангышлак // Зоологический журнал. – 1975. – Т.54, №9. – С.1357–1370. /Panov Ye.N., Ivanitskiy V.V. Mezhhvidovyye territorialnyye otnosheniya v smeshannoy populyatsii chernobokoy kamenki *Oenanthe finchi* i kamenki-pleshanki *O. pleschanka* na poluostrove Mangyshlak // Zoologicheskyy zhurnal. – 1975. – T.54, №9. – S.1357–1370./

- Панов Е.Н., Иваницкий В.В. Пространственные взаимоотношения четырех видов сорокопутов в Южной Туркмении // Зоологический журнал. – 1979. – Т.58, №10. – С.1518–1535. /Panov Ye.N., Ivanitskiy V.V. Prostranstvennyye vzaimootnosheniya chetyrekh vidov sorokoputov v Yuzhnoy Turkmenii // Zoologicheskii zhurnal. – 1979. – Т.58, №10. – С.1518–1535./
- Попов С.В., Ильченко О.Г. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе. – М.: Московский зоопарк, 1990. – 76с. / Popov S.V., Ilchenko O.G. Metodicheskiye rekomendatsii po etologicheskimi nablyudeniyam za mlekopitayushchimi v nevole. – М.: Moskovskiy zoopark, 1990. – 76s./
- Рябицев В.К. Результаты исследования межвидовых территориальных отношений птиц на Южном Ямале // Зоологический журнал. – 1977. – Т.56, №2. – С. 232–242. /Ryabitsev V.K. Rezultaty issledovaniya mezhhvidovyykh territorialnykh otnosheniy ptits na Yuzhnom Yamale // Zoologicheskii Zhurnal. – 1977. – Т.56, № 2. – С. 232–242./
- Соцкая М.Н. Хрестоматия. Зоопсихология и сравнительная психология. Часть 2 (приложение к учебнику) – М.: МГУ им. М.В. Ломоносова, 2007. – 1172с. /Sotskaya M.N. Khrestomatiya. Zoopsikhologiya i sravnitel'naya psikhologiya. Chast 2 (prilozheniye k uchebniku) – М.: MGU im. M.V. Lomonosova, 2007. – 1172s./
- Фесенко Г.В., Бокотей А.А. Птахи фауни України: Польовий визначник. – К., 2002. – 208с. /Fesenko G.V., Bokotey A.A. Ptakhy fauny Ukrainy: Polyovyy vyznachnyk. – К., 2002. – 208s./
- Хайнд Р. Поведение животных. – М: Мир, 1975. – 856с. /Khaynd R. Povedeniye zhyvotnykh. – М: Mir, 1975. – 856s./
- Adams D.C. Character displacement via aggressive interference in Appalachian salamanders // Ecology. – 2004. – Vol.85. – P. 2664–2670.
- Arnott G, Elwood R.W. Assessment of fighting ability in animal contests // Anim. Behav. – 2009. – Vol.77. – P. 991–1004.
- Foltz S.L., Ross A.E., Laing B.T. et al. Get off my lawn: increased aggression in urban song sparrows is related to resource availability // Behavioral Ecology. – 2015. – Vol.26 (6). – P. 1548–1557. <http://beheco.oxfordjournals.org/content/26/6/1548.full.pdf>
- Forsman J.T., Thomson R.L., Seppänen J.T. Mechanisms and fitness effects of interspecific information use between migrant and resident birds // J. Behavioral Ecology. – 2007. – Vol.18, Issue 5. – P. 888–894.
- Grabowska-Zhang A.M., Wilkin T.A., Sheldon B.C. Effects of neighbor familiarity on reproductive success in the great tit (*Parus major*) // J. Behavioral Ecology. – 2011. – Vol.23, Issue 2. – P. 322–333.
- Green J.P., Field J. Assessment between species: information gathering in usurpation contests between a paper wasp and its social parasite // Anim. Behav. – 2011. – Vol.81. – P. 1263–1269.
- Grether G.F., Anderson C.N., Drury J.P. et al. The evolutionary consequences of interspecific aggression // Ann. N.-Y. Acad. Sci. – 2013. – Vol.1289. – P. 48–68.
- Grether G.F., Losin N., Anderson C.N., Okamoto K. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition // Biol. Rev. – 2009. – Vol.84. – P. 617–635.
- Hammerstein P., Parker G.A. The asymmetric war of attrition // J. Theor. Biol. – 1982. – Vol.96. – P. 647–682.
- Hasegawa M., Ligon R.A., Giraudeau M. et al. Urban and colorful male house finches are less aggressive // J. Behavioral Ecology. – 2014. – Vol.25, Issue 3. – P. 641–649.
- Lehtonen T.K., McCrary J.K., Meyer A. Territorial aggression can be sensitive to the status of heterospecific intruders // Behav. Process. – 2010. – Vol.84. – P. 598–601.
- Martin P., Martin T. Behavioral interactions between coexisting species: song playback experiments with wood warblers // Ecology. – 2001. – Vol.82. – P. 207–218.
- Mikami O.K., Kawata M. Does interspecific territoriality reflect the intensity of ecological interactions? A theoretical model for interspecific territoriality // Evol. Ecol. Res. – 2004. – Vol.6. – P. 765–775.
- Peiman K.S., Robinson B.W. Ecology and evolution of resource-related heterospecific aggression // Q. Rev. Biol. – 2010. – Vol.85. – P. 133–158.
- Peiman K.S., Robinson B.W. Heterospecific aggression and adaptive divergence in brook stickleback (*Culaea inconstans*) // Evolution. – 2007. – Vol.61. – P. 1327–1338.
- Smith J.M., Parker G.A. The logic of asymmetric contests // Anim. Behav. – 1976. – Vol.24. – P. 159–175.
- Tanner C.J., Adler F.R. To fight or not to fight: context-dependent interspecific aggression in competing ants // Anim. Behav. – 2009. – Vol.77. – P. 297–305.
- Tynkkynen K., Rantala M.J., Suhonen J. Interspecific aggression and character displacement in the damselfly *Calopteryx splendens* // J. Evol. Biol. – 2004. – Vol.17. – P. 759–767.

Представлено: **І.В.Давиденко** / Presented by: **I.V.Davydenko**

Рецензент: **Т.А.Атемасова** / Reviewer: **T.A.Atemasova**

Подано до редакції / Received: 05.10.2015

УДК: 597.08.591.3.591.53

Ихтиопланктон в планктонном сообществе в Мингечаурском водохранилище

М.М.Сеид-Рзаев, С.Д.Юсибова, С.И.Алиева

Институт зоологии Национальной академии наук Азербайджана (Баку, Азербайджан)
sara-celebi@hotmail.com

Приведены данные по видовому составу и количественному распределению ихтиопланктона и зоопланктона в разных районах Мингечаурского водохранилища с апреля по октябрь 2013 г. Показано, что структура видового состава и максимальная численность ихтиопланктона сопоставимы с таковыми с апреля по октябрь 1988 г., т. е. до негативных изменений в экосистеме Мингечаурского водохранилища, произошедших в 1990-х гг. В этом районе отмечено около 15 видов пелагических икринок и личинок рыб, принадлежащих к 2 семействам. Наиболее распространёнными и многочисленными были лещ *Abramis brama*, вобла *Rutilus rutilus caspius*, речной судак *Sander lucioperca* и шемай *Alburnus chalcoides*. Выявлено, что максимальные концентрации ихтиопланктона в рассматриваемый период приходились на участки Самух и Геранбой (на глубинах до 15 м).

Ключевые слова: ихтиопланктон, икринки, личинки, видовой состав, численность, распределение, промысловые виды.

Ichthyoplankton in the plankton community of the Mingechaur water reservoir

M.M.Seid-Rzayev, S.J.Yusibova, S.I.Aliyeva

The data on the species composition and quantitative distribution of ichthyoplankton and zooplankton in different areas of the Mingechaur reservoir from April to October 2013 are presented. It has been shown that the structure of the species composition and maximum abundance of ichthyoplankton are comparable to those from April to October 1988, i.e. before the negative changes in the ecosystem of the Mingechaur reservoir occurred in the 1990. There have been registered about 15 species of pelagic fish eggs and larvae belonging to two families. The most numerous and widely distributed species were bream *Abramis brama*, roach *Rutilus rutilus caspius*, river perch *Sander lucioperca* and shemaya *Alburnus chalcoides*. It has been revealed that the maximum concentrations of ichthyoplankton during the studied period fall to the areas of Samukh and Geranboy (at depths up to 15 m).

Key words: ichthyoplankton, fish eggs, larvae, species composition, abundance, distribution, commercial species.

Введение

В результате комплексного воздействия антропогенных, климатических и гидрологических факторов за последние 25 лет в планктонных сообществах Мингечаурского водохранилища произошли существенные изменения, которые коснулись видового состава, численности и пространственного распределения едва ли не всех обитателей как прибрежных, так и открытых вод (Сеид-Рзаев, 2007, 2012). В условиях существенных изменений прибрежной экосистемы Мингечаурского водохранилища под влиянием природных и антропогенных факторов необходимо изучение личинок и молоди рыб, как более чувствительных к негативному воздействию среды. Такой подход нужен для оценки рыбохозяйственной ситуации в водохранилище и ее прогнозирования. В этом плане значительный интерес представляет исследование состояния экосистемы антропогенно нагруженных прибрежных зон, к которым относится Ганыхский и Габырлинский районы (Сеид-Рзаев, Юсибова, 2013; Юсибова, Сеид-Рзаев, 2013).

Цель предлагаемой работы – рассмотреть новые данные по видовому и количественному составу ихтиопланктона, зоопланктона Мингечаурского водохранилища, проанализировать особенности распределения основных объектов промысла этого района – леща, воблы, судака и шемаи, а также других массовых рыб в эмбриональном, личиночном и мальковом периоде.

Материал и методика

Сбор ихтиопланктона и зоопланктона проводили с апреля по октябрь 2014 г. на 17 станциях, расположенных в Мингечаурском водохранилище (ниже приводится рисунок станций, где проводились исследования).

Сбор планктона проводили сетью Богорова-Расса (БР-80/113, ячея 500 мкм, площадь входного отверстия 0,5 м²). Сбор и обработка материала проводились по общепринятой методике (Яшнов, 1939; Правдин, 1966; Методическое пособие..., 1974).

Средняя численность икhtiопланктона, а также численность и биомасса зоопланктона пересчитаны на 1 м³ водного слоя. Ихтио- и зоопланктонные пробы фиксировались 4%-ным раствором формальдегида; камеральную обработку проб проводили в лабораторных условиях.

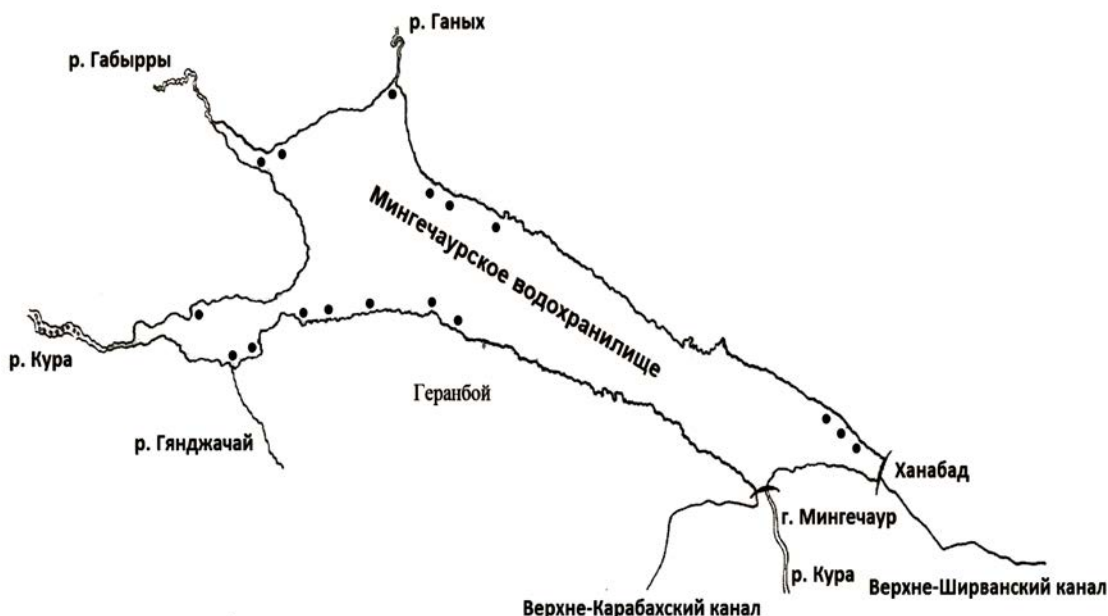


Рис. Карта-схема планктонных станций (•)

Результаты и обсуждение

Ихтиопланктон был отмечен в 23 планктонных пробах, собранных на 17 станциях. Всего были идентифицировано 15 видов икры и личинок рыб, относящихся к 2 семействам (табл. 1).

Определение видовой принадлежности собранных рыб и зоопланктон проводили по определителям (Определитель..., 1977; Коблицкая, 1981; Атлас пресных рыб..., 2002).

Средняя численность икры составляла $9,08 \pm 0,76$ шт./м³, личинок – $151,81 \pm 6,36$ экз./м³, что выше, чем в апреле-октябре 2011 г. почти в 4,0 и 9,0 раза соответственно (Сеид-Рзаев, 2014). В ихтиопланктоне появилась икра и личинки рыб-мигрантов, *C. idella*, *H. molitrix*, *A. nobilis*, *C. carassius*, *C. auratus*, которые с конца 1980-х гг. отсутствовали.

Численность икры ($9,08 \pm 0,76$ шт./м³) была, в среднем, в 17 раз меньше численности личинок ($151,81 \pm 6,36$ экз./м³). Икра была представлена у 12 видов рыб: лещ (36,45%), серебряный карась (23,46%), вобла (13,22%), речной судак (4,08%), уклейка (2,87%), сазан (2,42%). Доля икринок остальных видов (густера, храмуля, белый амур, белый толстолобик, пестрый толстолобик) в уловах в сумме не превышала 7,04% (табл. 1). Число видов в ихтиопланктоне уменьшалось от мелководной зоны (1 м) к глубоководным участкам водохранилища.

Наблюдения за распределением молоди рыб у береговых зон водохранилища показывают, что места обитания молоди отделяются условиями среды, возрастом и особенностями поведения, свойственные тому или иному виду рыб (Сеид-Рзаев, 2007).

Личинки большинства рыб по своему физическому состоянию не могут обитать на больших глубинах, где к тому же добывание корма связано для них с большими трудностями. Поэтому в первый месяц жизни в водохранилище личинки концентрируются в мелководных участках береговой зоны (преимущественно до глубины 1 м). Освоившись в пресных условиях, личинки рыб активно передвигаются вдоль береговой зоны, но у каждого вида сохраняются присущие ему черты поведения. В водохранилище преобладали личинки 5 видов: лещ (32,7%), вобла (18,79%), речной

судак (14,69%), уклейка (11,42%) и шемая (10,74%). Доля личинок остальных видов в уловах в сумме не превышала 11,66% (табл. 1).

Личинки леща держатся, в основном, в Самухском и Геранбойском участке водохранилища. Большое скопление личинок леща наблюдается в июне против восточной части Куринского участка, откуда часть ее, по-видимому, передвигается в Алазанский участок (ниже приводится карта планктонных станций). Концентрация личинок леща колебалась от 8 до 92 экз./м³ при среднем значении 49,64±4,15 экз./м³.

Таблица 1.

Видовой состав и численность ($M \pm m$) ихтиопланктона в Мингечаурском водохранилище в апреле-октябре 2013 г.

Видовой состав ихтиопланктона	Икра, шт./м ³	Икра, %	Личинки, экз./м ³	Личинки, %
Сем. Cyprinidae				
<i>Rutilus rutilus caspicus</i> (Jakowlew) – вобла	1,21±0,13	13,22	28,52±2,44	18,79
<i>Abramis brama</i> (Linnaeus) – лещ	3,31±0,33	36,45	49,64±4,15	32,70
<i>Aspius aspiustaeniatus</i> (Eichwald) – жерех	-	-	2,73±0,33	1,80
<i>Alburnus chalcoides</i> (Gueldenstaedt) – шемая	-	-	16,31±2,12	10,74
<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus – сазан	0,22±0,24	2,42	1,94±0,26	1,28
<i>Phodeus sericeus amarus</i> (Bloch.) – горчак	-	-	0,59±0,09	0,39
<i>Capoeta capoeta</i> (Gueldenstaedt) – храмуля	0,13±0,11	1,43	0,41±0,08	0,27
<i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus) – густера	0,15±0,14	1,65	0,56±±0,11	0,37
<i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus) – уклейка	0,26±0,20	2,87	17,33±2,33	11,42
<i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes) – белый амур	0,11±0,09	1,21	0,20±0,08	0,13
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes) – белый толстолобик	0,13±0,11	1,43	0,31±0,09	0,20
<i>Aristichthys nobilis</i> (Richardson) – пестрый толстолобик	0,12±0,10	1,32	0,29±0,08	0,19
<i>Carassius carassius</i> (Linnaeus) – обыкновенный карась	0,95±0,15	10,46	3,27±0,71	2,15
<i>Carassius auratus gibelio</i> (Bloch.) – серебряный карась	2,13±0,12	23,46	7,41±1,11	4,88
Сем. Percidae				
<i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus) – речной судак	0,37±0,23	4,08	22,30±2,22	14,69
Всего:	9,08±0,76	100	151,81±6,36	100

Примечание: ($M \pm m$) среднее значение показателя и его ошибка.

По численности личинок вобла занимает второе место. Плотность скоплений вобла изменилась от 5 до 54 экз./м³, составив в среднем 28,5±2,44 экз./м³. Наибольшая концентрация наблюдается в мелководном Ханабадском заливе, где было добыто 58,5% всех личинок, наименьшая – в Ганыхском участке. Личинки добывались, в основном, в июне. Личинки судака были зарегистрированы на 11 станциях, на глубине 2–5 м, но в небольшом количестве. Личинки судака чаще всего встречаются летом (в июне) в средней части водохранилища, где происходит скопление личинок других видов. Плотность скопления личинок судака варьировала от 2 до 34 экз./м³ при средней величине 22,3±2,22 экз./м³.

Шемая по численности занимает четвертое место. Из приведенных данных видно, что наибольшая концентрация (в июле) личинок шемаи происходит на Куринском участке. Это объясняется тем, что основная масса производителей для нереста посещает притоки средней части Куры, и скатывающиеся особи личинок скапливаются сначала на Куринском участке, а оттуда молодь распространяется по всей акватории водохранилища. Плотность скопления личинок шемаи

изменилась от 2 до 29 экз./м³, в среднем составляет 16,31±2,12 экз./м³. Максимальная концентрация была приурочена к участку Самуха – 29 экз./м³.

Зоопланктон в районе исследований был типичным для середины лета и осени. Мезопланктонная фауна состояла из коловраток (Rotatoria), ветвистоусых (Cladocera) и веслоногих раков (Copepoda). Составляя основу рациона молоди рыб на первых этапах развития, организмы зоопланктона обеспечивают не только формирование запасов планктоноядных рыб, но и успешный переход всех рыб на активное питание. Суммарная биомасса зоопланктона в 2013 г. летом, в среднем варьировала в пределах от 0,361 г/м³ до 0,932 г/м³. По численности и биомассе доминировали ветвистоусые раки, средняя численность которых составляла 5640 экз./м³, средняя биомасса – 0,602 г/м³. Среди ветвистоусых рачков по численности и биомассе преобладают два вида: *Diaphanosoma brachyurum* и *Daphnia longispina*. На всех глубинах Мингечаурского водохранилища численность и биомассу формировали копеподы. Руководящим видом отряда Copepoda являлся *Mesocyclops dybowskii*.

Небольшую роль в продуктивности зоопланктона Мингечаурского водохранилища играют коловратки, среди которых руководящим видом летом является *Synchaeta pectinata*, а в остальных сезонах – *Asplanchna priodonta* и *Polyarthra trigla*. Видовой состав, численность и биомасса зоопланктона, которым питаются личинки рыб, представлены в табл. 2.

Таблица 2.
Сезонная динамика численности и биомассы руководящих видов зоопланктона Мингечаурского водохранилища за 2013 г. (экз./м³)

Название видов	Весна	Лето	Осень	Среднегодовая
Rotatoria				
<i>Asplanchna priodonta</i>	$\frac{156}{0,006}$	$\frac{337}{0,013}$	$\frac{117}{0,005}$	$\frac{203}{0,008}$
<i>Polyarthra trigla</i>	$\frac{134}{> 0,001}$	$\frac{603}{> 0,001}$	$\frac{582}{> 0,001}$	$\frac{440}{> 0,001}$
<i>Synchaeta pectinata</i>	-	$\frac{1003}{0,012}$	$\frac{325}{0,001}$	$\frac{443}{0,004}$
Cladocera				
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	-	$\frac{719}{0,012}$	$\frac{5067}{0,081}$	$\frac{1929}{0,031}$
<i>Daphnia longispina</i>	$\frac{896}{0,096}$	$\frac{3747}{0,420}$	$\frac{245}{0,027}$	$\frac{1629}{0,181}$
<i>Leptodora kindtii</i>	-	$\frac{6}{0,002}$	$\frac{14}{0,004}$	$\frac{7}{0,002}$
Copepoda				
<i>Arctodiaptomus acutilobatus</i>	$\frac{11926}{0,254}$	$\frac{870}{0,042}$	$\frac{8654}{0,226}$	$\frac{3175}{0,174}$
<i>Mesocyclops dybowskii</i>	$\frac{180}{0,003}$	$\frac{81}{0,002}$	$\frac{350}{0,003}$	$\frac{204}{0,003}$

Питание личинок было изучено у 4 видов рыб – воблы, леща, шемаи и судака. В кишечниках личинок преобладали кормовые организмы, которые доминировали в мезопланктоне исследуемой акватории.

Качественный состав пищи 12 личинок размерами 6–7 мм и ранних мальков размерами 1,2–1,6 см пелагической воблы представлен мелкими формами ротаторий *P. trigla*, *S. pectinata* – 47%

взрослыми и ювенильными стадиями копепод *M. dybowskii* – 56,2%, Naupli Copepoda – 22,4% и кладоцерами – 17%. Данный состав пищи характерен для личинок этого вида.

Проанализировано питание 21 личинки леща длиной от 7,3 до 17,1 мм. Все просмотренные личинки были в пище, находящейся в кишечнике. В пищевом комке личинок оказались коловратки (*A. priodonta*, *P. trigla*) – 49%. При достижении личинками длины около 15 мм в их пище появляются ранние стадии веслоногих рачков (*C. vicinus*, *A. acutilobatus*) – 67%. У 15 личинок шемаи (длиной 5–14 мм) в кишечнике также были отмечены ювенильные стадии копепод *C. vicinus*, *A. acutilobatus*, а также неидентифицированные фрагменты Copepoda.

В Мингечаурском водохранилище весеннюю пищу судачков (длиной 10–20 мм) по численности составляли преимущественно ветвистоусые рачки – *Bosmina longirostris*, *Daphnia longispina* (64%). Маловажное пищевое значение имели коловратки (12%) и копеподы (7,6%).

Заключение

Установлены различия в состоянии ихтиопланктонных сообществ и питании личинок рыб, характерные для Мингечаурских акваторий, подверженных эвтрофикации. Выявлены четкие различия в пространственном распределении пелагической икры и личинок рыб, зоопланктона, которые определялись температурным режимом, степенью насыщения воды кислородом и состоянием кормовой базы.

Список литературы

- Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Ю.С.Решетникова. – М., 2002. – 379с. /Atlas presnovodnykh ryb Rossii / Pod red. Yu.S.Reshetnikova. – M., 2002. – 379s./
- Коблицкая А.Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. – М., 1981. – 254с. /Koblitskaya A.F. Opredelitel' molodi presnovodnykh ryb. – M., 1981. – 254s./
- Методическое пособие по изучения питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / Щтв. ред. Е.В.Боруцкий. – М., 1974. – 254с. /Metodicheskoye posobiye po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnosheniy ryb v yestestvennykh usloviyakh / Otv. red. Ye.V.Borutskiy. – M., 1974. – 254s./
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. – Л., 1977. – 414с. /Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Yevropeyskoy chasti SSSR. – L., 1977. – 414s./
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. – М., 1966. – 376с. /Pravdin I.F. Rukovodstvo po izucheniyu ryb. – M., 1966. – 376s./
- Сеїд-Рзаєв М.М. Экологические особенности некоторых промысловых видов рыб Мингечаурского водохранилища // Изв. НАН Азербайджана. Сер. биол. наук. – Баку, 2007. – № 5–6. – С. 70–75. /Seid-Rzayev M.M. Ekologicheskiye osobennosti nekotorykh promyslovykh vidov ryb Mingechaurskogo vodokhranilishcha // Izv. NAN Azerbaydzhana. Ser. biol. nauk. – Baku, 2007. – № 5–6. – S. 70–75./
- Сеїд-Рзаєв М.М. Численность и распределение молоди промысловых рыб в Мингечаурском водохранилище // Док. НАН Азербайджана. – Баку, 2012. – Т. LXVIII, №6. – С. 92–97. /Seid-Rzayev M.M. Chislennost' i raspredeleniye molodi promyslovykh ryb v Mingechaurskom vodoyhranilishche // Dok. NAN Azerbaydzhana. – Baku, 2012. – T. LXVIII, №6. – S. 92–97./
- Сеїд-Рзаєв М.М., Юсібова С.Д. Динамика видовой разнообразия круглоротых и рыб Мингечаурского водохранилища // Тр. Азербайджанского общества зоологов. – Баку, 2013. – Т. 5, №1. – С. 176–181. /Seid-Rzayev M.M., Yusibova S.D. Dinamika vidovogo raznoobraziya kruglorotykh i ryb Mingechaurskogo vodokhranilishcha // Tr. Azerbaydzhanskogo obshchestva zoologov. – Baku, 2013. – T. 5, №1. – S. 176–181./
- Сеїд-Рзаєв М.М. Видовой состав и распределение ихтиопланктона в Мингечаурском водохранилище // Изв. НАН Азербайджана. Сер. биол. наук. – Баку, 2014. – №3. – С. 69–73. /Seid-Rzayev M.M. Vidovoy sostav i raspredeleniye ikhtioplanktona v Mingechaurskom vodokhranilishche // Izv. NAN Azerbaydzhana. Ser. biol. nauk. – Baku, 2014. – №3. – S. 69–73./
- Юсібова С.Д., Сеїд-Рзаєв М.М. Данные о морфологии и биологии карася – *Carassius auratus gibelio* (Bloch) Мингечаурского водохранилища // Док. НАН Азербайджана. – Баку, 2013. – Т. LXIX, №2. – С. 77–81. /Yusibova S.D., Seid-Rzayev M.M. Dannyye o morfologii i biologii karasya – *Carassius auratus gibelio* (Bloch) Mingechaurskogo vodokhranilishcha // Dok. NAN Azerbaydzhana. – Baku, 2013. – T. LXIX, №2. – S. 77–81./
- Яшнов В.А. Инструкция по сбору и обработке планктона. – Ленинград, 1939. – 41с. /Yashnov V.A. Instruktsiya po sboru i obrabotke planktona. – Leningrad, 1939. – 41s./

Представлено: Р.А.Алієв / Presented by: R.A.Aliyev
Рецензент: С.Ю.Утевський / Reviewer: S.Yu.Utevsky
Подано до редакції / Received: 27.01.2015

••• ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ ТА ТВАРИН •••
••• PHYSIOLOGY OF HUMAN AND ANIMALS •••

УДК: 612.82:612.014.4

**Аналіз фонові електрокортикограми щурів в умовах довготривалої дії
гідрокарбонатного навантаження****Д.О.Бурцева¹, С.М.Лукашов², Н.С.Заєць¹, В.П.Ляшенко¹, А.В.Крупка¹**¹Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара (Дніпропетровськ, Україна)²Науково-консультативний та лікувально-діагностичний центр «Головна біль» (Дніпропетровськ, Україна)

darya.burtseva.2012@yandex.ua

Досліджували вплив гідрокарбонатного навантаження на електричну активність кори головного мозку щурів. Встановлено, що у щурів, які отримували NaHCO_3 впродовж 22 тижнів експерименту, спостерігались процеси десинхронізації електричних коливань, обумовлені ростом абсолютної та нормованої потужності хвиль альфа- та бета-діапазонів. Інтенсивність десинхронізації залежала від періоду експерименту. Зміни електричної активності кори головного мозку щурів, які перебували під дією гідрокарбонатного навантаження, носили фазовий характер і, можливо, свідчили про формування нового гомеостатичного стану та адаптаційно-компенсаторної стрес-реакції.

Ключові слова: електрокортикограма, кора головного мозку, електрична активність, абсолютна потужність, нормована потужність, десинхронізація, гідрокарбонат натрію.

**Анализ фоновой электрокортикограммы крыс в условиях долгосрочного
действия гидрокарбонатной нагрузки****Д.А.Бурцева, С.Н.Лукашов, Н.С.Заец, В.П.Ляшенко, А.В.Крупка**

Исследовали влияние гидрокарбонатной нагрузки на электрическую активность коры головного мозга крыс. Установлено, что у крыс, получавших NaHCO_3 в течение 22 недель эксперимента, наблюдались процессы десинхронизации электрических колебаний, обусловленные ростом абсолютной и нормированной мощности волн альфа- и бета-диапазонов. Интенсивность десинхронизации зависела от периода эксперимента. Изменения электрической активности коры головного мозга крыс, находившихся под действием гидрокарбонатной нагрузки, носили фазовый характер и, возможно, свидетельствовали о формировании нового гомеостатического состояния и адаптационно-компенсаторной стресс-реакции.

Ключевые слова: электрокортикограмма, кора головного мозга, электрическая активность, абсолютная мощность, нормированная мощность, десинхронизация, гидрокарбонат натрия.

**Analysis of the background electrocorticogram of rats under the long-term
action of hydrocarbonate load****D.A.Burtseva, C.M.Lukashov, N.S.Zaets, V.P.Lyashenko, A.V.Krupka**

There has been studied the influence of hydrocarbonate load on the electrical activity of the cerebral cortex of rats. It was found that in rats treated by NaHCO_3 for 22 weeks of the experiment, there were observed the processes of desynchronization of electrical oscillations due to increasing absolute and normalized power of waves of alpha- and beta-bands. Intensity of the desynchronization depended on the period of the experiment. Changes in the electrical activity of the cerebral cortex of rats under the influence of hydrocarbonate load carried phase character and, perhaps, showed the formation of a new homeostatic state and compensatory-adaptive stress responses.

Key words: electrocorticogram, cerebral cortex, electrical activity, absolute power, normalized power, desynchronization, hydrocarbonate.

Вступ

Відомо, що будь-які зовнішні та внутрішні впливи на організм призводять до зміни електричної активності мозку, в якій відображується взаємодія збуджувальних та гальмівних процесів клітин центральної нервової системи (Мозг ..., 2003). Механізми впливу факторів різної тривалості та інтенсивності на структури ЦНС, як правило, досліджують у хронічному експерименті завдяки методу електроенцефалографії. Цей метод в аспекті вивчення функціональної активності структур головного мозку, зокрема кори, є найбільш доречним, оскільки його результати дозволяють об'єктивно судити про характер впливів на організм і функціональний стан його нервової системи (Зенков, 2004; Воробьєва, Колядко, 2007).

На сьогоднішній день майже відсутні роботи, присвячені дослідженню електрокортикограми (ЕкоГ) щурів при різному електролітному навантаженні, зокрема гідрокарбонатному. В нормі головний мозок захищений від будь-яких коливань рН в організмі (Фокин, Пономарєва, 2003). Однак коливання показника кислотно-лужної рівноваги при хронічному надходженні гідрокарбонатів до організму призводять до метаболічних зсувів у ньому, і як наслідок – активації адаптаційних реакцій (Гаркави и др., 1990; Obara et al., 2008; Сидоров, 2008; Todorović et al., 2015). Захисні механізми адаптації проявляються лише за умови постійної дії екзогенного фактора, що призводить до перебудови різних блоків фізіологічної регуляції для досягнення їх максимальної фізіологічної ефективності. При цьому процеси адаптації реалізуються, в першу чергу, завдяки центральним механізмам. Виходячи з цього, найбільший інтерес серед різних аспектів дослідження механізмів адаптації викликає центральний, реалізацію якого, як встановлено, забезпечує діяльність структур ЦНС (Гаркави и др., 1990; Сидоров, 2008).

Показано, що серед структур мозку найбільш чутливими до тривалої дії екзогенних факторів є кора головного мозку (McEwen, 2008; Artola, 2008). Це пов'язано з тим, що корі відводиться домінуюча роль у здійсненні вищих функцій мозку завдяки численним зв'язкам з іншими структурами ЦНС, і дія факторів різної природи на організм відображається комплексом вегетативно-соматичних реакцій в ньому та реакціями з боку вищої нервової діяльності (McEwen, 2008; Сапин, Хатамов, 2007).

Таким чином, аналіз електрокортикограми може показати зміни у функціонуванні кори головного мозку при превалюванні гідрокарбонатних компонентів в організмі. З огляду на це мета нашої роботи полягала у виявленні змін функціональної активності нейронів кори головного мозку в умовах тривалої дії гідрокарбонатного навантаження, що дасть змогу розкрити можливі центральні механізми адаптаційних реакцій у відповідь на дію перманентних компонентів раціону.

Матеріали та методи

Експерименти здійснювали на нелінійних білих щурах-самцях, вагою 125–140 г (початкова), відповідно до існуючих міжнародних вимог і норм гуманного відношення до тварин. З метою дослідження тривалої дії гідрокарбонатного навантаження, щурів поділили на дві групи. До першої, контрольної, групи ввійшли тварини, які знаходились за стандартних санітарно-гігієнічних умов виварію та раціону харчування (n=44). Щурам другої групи (n=66) додавали гідрокарбонат натрію (NaHCO₃) безпосередньо в їжу. Кількість NaHCO₃ визначалася з розрахунку 4,09 г речовини на 1 кг маси тіла тварини (LD₅₀=4,09 г/кг).

Реєстрацію ЕкоГ проводили кожні два тижні впродовж всього терміну спостереження (22 тижні) у гострому експерименті. Хірургічна процедура підготовки до експерименту виконувалась під дією наркозу: тіопентал натрію (50 мг/кг) та 2-(орто-хлорфеніл)-2(метиламіно)-циклогексанону гідрохлорид, або кетаміну гідрохлорид (20 мг/кг). Після фіксації тварини у стереотаксичному приладі та проведення трепанації черепа в неокортекс вводили уніполярний електрод (ніхром, діаметр 100 мкм, лакова ізоляція, окрім кінчика) згідно координатам атласу (Paxinos, Watson, 2005): відстань від брегми (B) – 1,4; латерально (L) 0,8; глибина відносно інтерауральної осі (I) 2,0. Референтний електрод закріплювали на вушній раковині тварини. По закінченню кожного експерименту проводилась декапітація тварин.

Подальша обробка ЕкоГ здійснювалась за допомогою пакету спеціальних комп'ютерних програм. В усіх записах тривалість епохи аналізу становила 60 с з кроком дискретизації частоти df, рівним 0,1 Гц. Статистичну обробку отриманих результатів у тварин всіх піддослідних груп здійснювали за допомогою статистичних програм, параметричними методами, методом парних порівнянь. Достовірність різниць між двома середніми величинами визначали за t-критерієм Стьюдента (p<0,05).

Аналізували абсолютну (значення загальної потужності для діапазонів вибраних частот ЕкоГ у мкВ^2) та нормовану (частка (%) потужності хвиль певного діапазону щодо загальної потужності всіх коливань у запису, прийнятої за 100%) потужність хвиль ЕкоГ у межах загальноприйнятих частотних діапазонів. Відповідно до рекомендації Міжнародної федерації суспільства електроенцефалографії та клінічної нейрофізіології, ми застосовували наступну класифікацію коливань по діапазнам: дельта (δ) – 0,5–3,5 Гц, тета (θ) – 4–7 Гц, альфа (α) – 8–13 Гц, бета (β) – 14–30 Гц (Зенков, 2004).

Результати та обговорення

У наших дослідженнях основним компонентом ЕкоГ в обох експериментальних групах була дельта-подібна активність. Це може бути пов'язано з тим, що реєстрацію електричної активності проводили в ранньому постнаркозному періоді.

Аналіз динаміки абсолютної потужності у діапазоні 0,5–3,5 Гц ЕкоГ тварин контрольної групи показав збільшення амплітуди досліджуваного показника з часом експерименту (рис. 1). При цьому нормований показник в даному діапазоні достовірно не змінювався впродовж всього терміну дослідження, окрім 8, 10 та 22 тижнів.

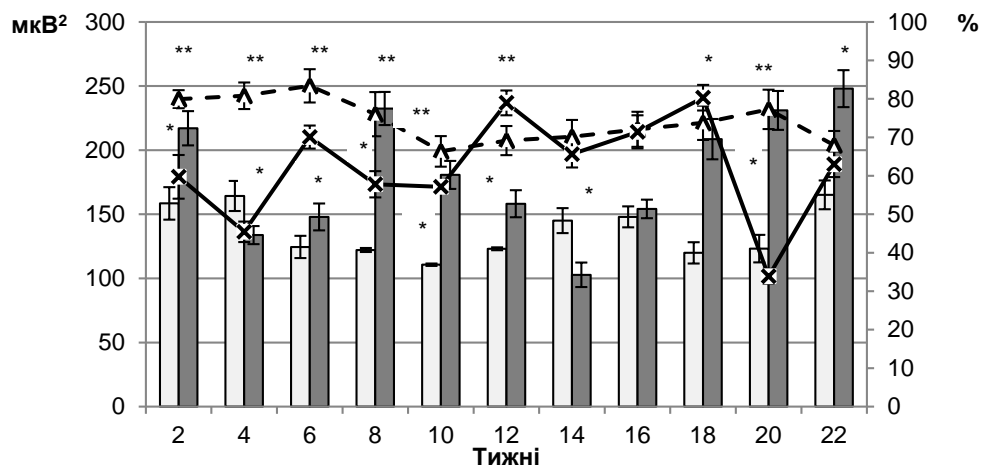


Рис. 1. Динаміка показників потужності діапазону 0,5–3,5 Гц електричної активності кори головного мозку щурів контрольної групи та тих, які перебували в умовах гідрокарбонатного навантаження

Умовні позначення. По осі абсцис – термін спостереження, тижні; по осі ординат зліва – абсолютна потужність електричних коливань, мкВ^2 ; по осі ординат справа – нормована потужність електричних коливань, %; білі стовпчики – абсолютна потужність електричних коливань щурів контрольної групи; сірі стовпчики – абсолютна потужність електричних коливань щурів, які отримували гідрокарбонат натрію; штрихова лінія – нормована потужність електричних коливань щурів контрольної групи; суцільна лінія – нормована потужність електричних коливань щурів, які отримували гідрокарбонат натрію. Зірочки над контрольними точками – достовірні зміни потужностей електричної активності кори головного мозку щурів, що вживали гідрокарбонат натрію, відносно контролю за t -критерієм Стьюдента ($p < 0,05$).

Динаміка абсолютної та нормованої потужностей тета-подібної активності у щурів першої групи носила хвилеподібний характер (рис. 2). Такий самий характер мала і динаміка потужностей високочастотної альфа-активності. Показники і абсолютної, і нормованої потужностей вказаної активності зростали в першій половині дослідження і знижувались у другій його половині (рис. 3).

У частотному діапазоні 14–30 Гц ми спостерігали стабільну динаміку показника абсолютної потужності з незначним підвищенням амплітуди під кінець експерименту. Динаміка нормованого показника була схожою, але зростання показника відбулось через 8 тижнів експерименту (рис. 4).

Виходячи з отриманих нами даних стосовно показників абсолютної та нормованої потужності у щурів контрольної групи, можна стверджувати, що такі зміни є цілком фізіологічними та, можливо, пов'язані з тривалістю експерименту.

Проаналізувавши динаміку показників абсолютної потужності частотного компоненту у діапазоні 0,5–3,5 Гц ЕкоГ щурів, які знаходились в умовах тривалого гідрокарбонатного навантаження, ми

відмітили, що ці показники достовірно перевищували значення тварин контрольної групи (рис. 1). В період з 8 по 14 тижні експерименту відбувалось вірогідне зниження аналізованого показника, яке в період з 16 по 22 тиждень змінилось вірогідним підвищенням амплітуди включно до 22 тижня дослідження. Максимальне зростання абсолютної потужності у дельта-активності до $247,98 \pm 14,4$ мкВ² зафіксовано через 22 тижні дослідження, а мінімальну величину, $102,76 \pm 9,54$ мкВ², цього показника – в середині експерименту через 14 тижнів. Динаміка нормованої потужності хвиль дельта-активності носила зубчатий характер з мінімумом через 20 тижнів дослідження, де частка дельта-діапазону в сумарній ЕкоГ становила $33,89 \pm 1,93\%$. Показники нормованої потужності досліджуваної активності протягом майже всього експерименту були нижчими за контрольні значення, окрім 12 та періоду 14–18 тижні.

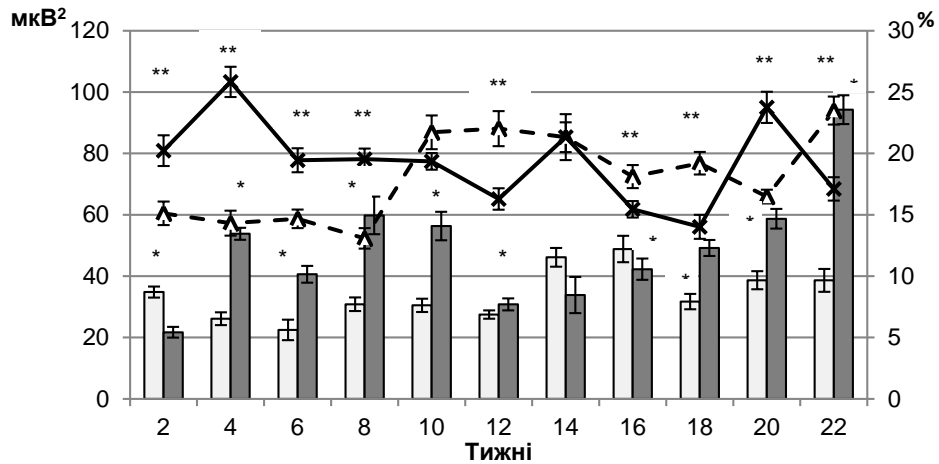


Рис. 2. Динаміка показників потужності у діапазоні 4–7 Гц електричної активності кори головного мозку щурів контрольної групи та тих, які перебували в умовах гідрокарбонатного навантаження

Примітка. Позначення такі самі, як на рис. 1.

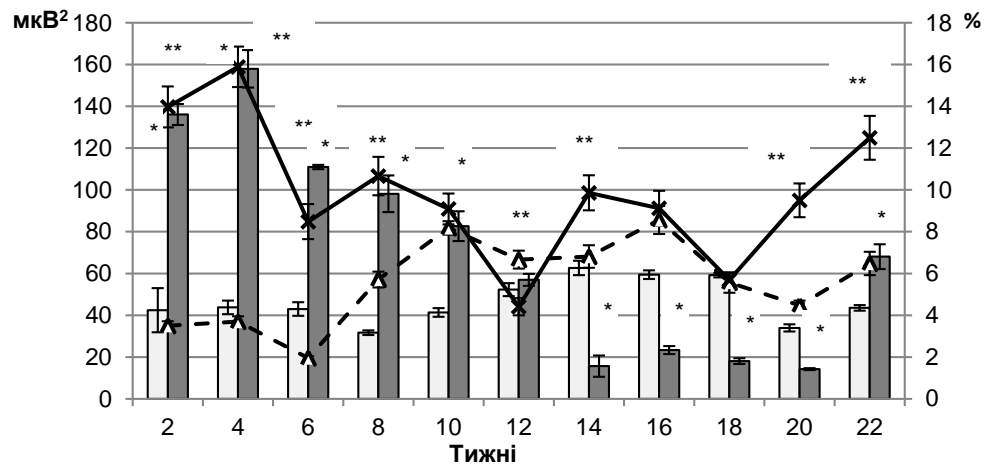


Рис. 3. Динаміка показників потужності у діапазоні 8–13 Гц електричної активності кори головного мозку щурів контрольної групи та тих, які перебували в умовах лужного питного раціону

Примітка. Позначення такі самі, як на рис. 1.

Що стосується другого низькочастотного діапазону з частотою 4–7 Гц у щурів другої групи, то ми спостерігали хвилеподібну динаміку коливань амплітуди тета-активності до 10 тижня з поступовим

підвищенням аналізованого показника (рис. 2). Після зазначеного періоду відбувалось зниження з наступним підвищенням абсолютної потужності включно до 22 тижня дослідження (так само як і в дельта-діапазоні), де вона досягла свого максимального значення $94,24 \pm 4,7$ мкВ². Кінцевий показник абсолютної потужності хвиль тета-подібної активності перевищив початковий більш ніж в 4 рази. Досліджуваний показник у щурів, які отримували NaHCO₃, достовірно перевищував значення контрольної групи в першій половині дослідження (до 10 тижня) і в період 18–22 тижня; через 2 тижні – показники були достовірно нижчими. Коливання показників нормованої потужності хвиль тета-діапазону формували хвилеподібну динаміку з піками через 4, 14 та 20 тижнів експерименту (рис. 2). При цьому частка тета-активності в сумарній ЕкоГ у щурів другої групи достовірно перевищувала таку у щурів контрольної групи в першій половині експерименту та через 20 тижнів. В останні тижні дослідження аналізований показник був достовірно нижчим за значення щурів контрольної групи.

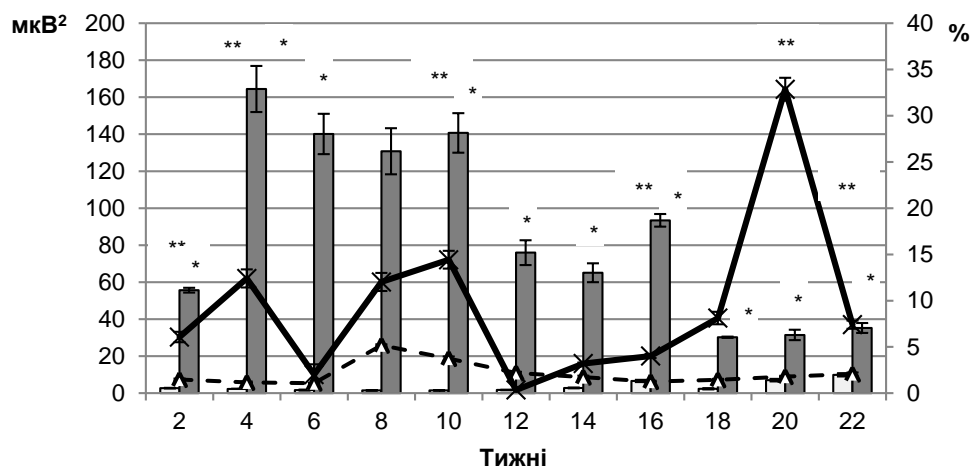


Рис. 4. Динаміка показників потужності у діапазоні 14–30 Гц електричної активності кори головного мозку щурів контрольної групи та тих, які перебували в умовах лужного питного раціону

Примітка. Позначення такі самі, як на рис. 1.

Динаміка абсолютної потужності високочастотного альфа-діапазону у щурів, які знаходились в умовах гідрокарбонатного навантаження, мала хвилеподібний характер зі зниженням показника потужності до 14 тижня дослідження (рис. 3). З 14 по 20 тиждень амплітуда хвиль з частотою 813 Гц майже не змінювалась і коливалась в межах $14,22 \pm 0,46$ – $23,35 \pm 1,9$ мкВ². Однак через 22 тижні експерименту достовірно зросла, але не перевищила значення показника на початку експерименту. Показники абсолютної потужності високочастотної альфа-активності електричної активності кори головного мозку щурів другої групи до 10 тижня і через 22 тижні дослідження достовірно перевищували аналогічні показники у тварин, які перебували за стандартних умов віварію. В період з 14 по 20 тиждень експерименту величина абсолютної потужності у щурів, які перебували в умовах залуження раціону, була достовірно нижчою за таку у щурів контрольної групи. До 12 тижня дослідження відбувалось зниження не тільки амплітуди хвиль альфа-діапазону, а й їх частки в сумарній ЕкоГ щурів другої групи (рис. 3). А вже в другій половині експерименту ми спостерігали підвищення цього показника. Максимальне значення нормованої потужності діапазону 8–13 Гц зареєстровано через 4 тижні від початку експерименту і становило $15,89 \pm 0,97\%$, і два мінімуми – через 12 ($4,41 \pm 0,41\%$) та 18 тижнів ($5,69 \pm 0,32\%$). Протягом всього періоду спостереження показники нормованої потужності достовірно перевищували контрольні значення.

Що стосується високочастотного бета-діапазону, то у щурів другої групи динаміка показників його абсолютної потужності носила хвилеподібний характер зі зниженням амплітуди в другій половині дослідження. В період з 4 по 10 тиждень зареєстровано максимальні значення абсолютної потужності хвиль у частотному діапазоні 14–30 Гц, які коливались в межах $130,79 \pm 12,47$ – $164,42 \pm 12,46$ мкВ². Слід відмітити, що протягом всього експерименту аналізовані показники достовірно перевищували аналогічні показники контрольної групи (рис. 4). Коливання показників нормованої потужності

досліджуваного діапазону у щурів, які знаходились в умовах гідрокарбонатного навантаження, сформували зубчасту динаміку з двома мінімумами через 6 ($2,01 \pm 1,12\%$) та 12 ($0,35 \pm 0,01\%$) тижнів і максимумом – через 20 тижнів ($7,41 \pm 0,44\%$). Так само, як і показники абсолютної потужності, показники нормованої потужності у щурів другої групи були достовірно вищими за контрольні значення протягом майже всього терміну дослідження, окрім 6 та 12 тижнів.

Проаналізувавши динаміку ЕкоГ щурів, які знаходились в умовах тривалого гідрокарбонатного навантаження, ми вважаємо, що у щурів даної групи спостерігалась тенденція до зміни частотно-амплітудних характеристик електричної активності мозку. Такі зміни функціональної активності кори головного мозку щурів знайшли своє відображення в десинхронізації електричних коливань. Виникнення десинхронізації відбулось за рахунок зростання абсолютної та нормованої потужності хвиль високочастотних діапазонів на фоні зниження цих параметрів у низькочастотних діапазонах. Інтенсивність десинхронізації була різною протягом дослідження. Аналізуючи динаміку всіх показників, умовно можна виділити три періоди. Процеси десинхронізації впродовж першого періоду (2–8 тижнів) викликані зростанням частки альфа-подібної активності в 2,6 рази та бета-активності в 3,7 рази. Ріст нормованої потужності високочастотних діапазонів супроводжувався також зростанням їх абсолютної потужності у 0,2 рази в альфа-діапазоні та у 2,89 рази у бета-діапазоні відповідно. Однак, незважаючи на ріст частки високочастотних діапазонів, в даний період спостерігалось також зростання нормованої потужності хвиль тета-активності на 49%. Посилення активності в тета-діапазоні вважають показником активного стану мозку (Шеверева, 2003).

Другий період (8–16 тижнів) характеризувався менш інтенсивною десинхронізацією, про що свідчить зростання частки хвиль альфа-діапазону у 0,23 рази та бета-діапазону у 1,3 рази. Так само, порівняно з першим періодом, ми відмічали менше зростання і абсолютної потужності зазначених частотних діапазонів: альфа-активність – лише у 0,04 рази, бета-активність – у 2,3 рази. Найбільш вираженні процеси десинхронізації зафіксовано у третій період (16–22 тижнів) за рахунок зростання частки бета-подібної активності у 6,69 разів та її абсолютної потужності у 2 рази. При цьому також відбувалось зростання нормованої потужності і у діапазоні 8–13 Гц у 0,5 рази та її абсолютної потужності на 7%.

Процеси десинхронізації в корі головного мозку щурів, які знаходились в умовах тривалої дії гідрокарбонатного навантаження, протягом усього терміну дослідження можуть бути пов'язані з вибірковою іонною проникністю гематоенцефалічного бар'єру (ГЕБ) (Фокин, Пономарєва, 2003). Це обумовлює зменшення гостроти впливу хронічно високого рівня рН на характер функціонування структур ЦНС. Однак, як уже зазначалось вище, інтенсивність десинхронних коливань змінювалась з часом дослідження, про що свідчать зміни амплітуди і частки високочастотних діапазонів в ЕкоГ. Це може бути свідченням підвищення функціональної активності нейронів кори, яке супроводжується підсиленням метаболізму в ній (Вороб'єва, Колядко, 2007). Така реакція ЦНС на вплив екзогенного фактору середньої інтенсивності, більш за все, є відображенням зміни електролітного складу внутрішнього середовища організму шляхом включення адаптаційно-компенсаторних реакцій синаптичної передачі (Мельникова та ін., 2013). В таких умовах головний мозок виходить на більш економічний режим функціонування за рахунок збільшення частоти квантування нейросинаптичної передачі при одночасному зменшенні об'єму медіатора (Васильєв, Берестов, 2011).

Включення центральних механізмів регуляції, на нашу думку, може бути пов'язано з тим, що внаслідок тривалого надходження гідрокарбонату натрію до організму відбулось навантаження екстрацелюлярного середовища іонами Na^+ . Це, імовірно, призвело до дефіциту кислотної компенсації внаслідок збільшення лужної складової гідрокарбонатного буфера. Як стверджують деякі автори (Pérez-Ruchel et al., 2014), надлишкове надходження NaHCO_3 може призвести до розвитку повільної гіпернатріємії, коли в головному мозку відбуваються адаптивні процеси, направлені на підвищення внутрішньоклітинної осмоляльності. В наших попередніх дослідженнях осмотичної резистентності еритроцитів ми виявили, що компенсація надлишків іонів Na^+ в міжклітинному просторі відбувається шляхом його інтенсивного надходження всередину клітини, про що свідчить зниження стійкості еритроцитів (Крупка, Білинська, 2015). В цих дослідженнях еритроцит став так званою моделлю клітини організму, яка поглинає Na^+ . Відомо, що така гіпернатріємія призводить до зміни співвідношення процесів збудження та гальмування в різних структурах мозку (Сидоров, 2008).

Підсумовуючи вищевикладене, можна сказати, що процеси десинхронізації та її інтенсивність впродовж першого періоду дослідження (2–8 тижнів) пов'язані з мобілізацією усіх ресурсів організму у відповідь на надходження до нього гідрокарбонату натрію. В цей період, імовірно, підвищення

абсолютної та нормованої потужності у високочастотному спектрі ЕкоГ обумовлене енергетичними ресурсами клітинних структур даного центру мозку та, можливо, свідчать про активацію адаптаційно-компенсаторних механізмів організму. Про активацію нейронів кори у відповідь на подразнюючий фактор також свідчить ріст нормованої потужності тета-подібної активності впродовж цього періоду дослідження. Другий період (8–16 тижень) дослідження, очевидно, співпадає з формуванням адаптації до тривалої дії екзогенного фактору, про що говорить зниження інтенсивності десинхронізації електричних коливань в корі головного мозку щурів другої групи. Однак, в третьому періоді (16–22 тижень) інтенсивність десинхронізації найбільша за весь термін дослідження. Це могло бути відображенням виснаження енергетичних ресурсів клітинних структур внаслідок підвищення осмолярності клітинного сектору, що й призводило до підвищення високочастотних дисинхронних альфа та бета-ритмів в сумарній ЕкоГ, яке може бути наслідком низькопотужного високочастотного квантування пресинаптичних нейронів кори головного мозку. Підтвердженням подібного припущення щодо реакції ЦНС на дію гідрокарбонатного навантаження можуть бути результати наших попередніх робіт в яких встановлено зміни рівня кортикостерону у сироватці крові щурів у відповідні періоди спостереження, які корелюють зі змінами в електричній активності кори головного мозку (Бурцева и др., 2015а, б).

Таким чином, незважаючи на те, що головний мозок в нормі захищений від коливань рівня рН в організми буферними системами та вибірковою проникністю ГЕБ для іонів, ми бачимо, що нейрони кори головного мозку реагують на хронічне надходження іонів Na^+ в організм у складі NaHCO_3 зміною функціональної активності досліджуваної структури у вигляді процесів десинхронізації електричних коливань різної інтенсивності. Такі зміни ЕкоГ щурів, які знаходились в умовах тривалого гідрокарбонатного навантаження, можна інтерпретувати як формування нового гомеостатичного стану та адаптаційно-компенсаторної стрес-реакції, що знаходять своє відображення в змінах частотно-просторових характеристик електричної активності головного мозку.

Висновки

1. В умовах тривалого залуження раціону зміни абсолютних і нормованих показників потужностей електричних коливань кори головного мозку щурів носили трьохфазний характер.
2. У щурів, які отримували гідрокарбонат натрію впродовж 22 тижнів, спостерігались процеси десинхронізації електричних коливань різної інтенсивності в різні періоди спостереження.
3. Десинхронізація впродовж всіх трьох періодів дослідження обумовлена ростом абсолютної та нормованої потужності високочастотних компонентів ЕкоГ щурів.

Список літератури

- Бурцева Д.А., Заец Н.С., Фёдорова А.А. Влияние закисления или защелачивания рациона крыс на некоторые адаптационные реакции и уровень стрессированности // Тез. доп. III Міжнародного форуму студентів, аспірантів і молодих учених. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2015а. – С. 344–345. /Burtseva D.A., Zaets N.S., Fyodorova A.A. Vliyanie zakisleniya ili zashchelachivaniya ratsiona krys na nekotoryye adaptatsionnyye reaksii i uroven' stressirovannosti // Tez. dop. III Mizhnarodnogo forumu studentiv, aspirantiv i molodykh uchenykh. – Dnipropetrovs'k: DNU, 2015a. – S. 344–345./
- Бурцева Д.О., Заєць Н.С., Ляшенко В.П. Зміни рівня кортикостерону в сироватці крові щурів за умов тривалого залуження та дистилляції раціону // Мат. III Міжнародної наукової конференції «Актуальні проблеми сучасної біохімії та клітинної біології». – Дніпропетровськ, 2015б. – С.114–115. /Burtseva D.O., Zayets' N.S., Lyashenko V.P. Zminy rivnya kortykosteronu v syrovattsi krovi shchuriv za umov tryvalogo zaluzhennya ta dystylyatsiyi ratsionu // Mat. III Mizhnarodnoyi naukovoyi konferentsiyi «Aktual'ni problemy suchasnoyi biokhimiyi ta klitynnoyi biologiyi». – Dnipropetrovs'k, 2015b. – S.114–115./
- Васильев Ю.Г., Берестов Д.С. Гомеостаз и пластичность мозга: монография. – Ижевск: ФГБОУ ВПО Ижевская ГСХА, 2011. – 216с. /Vasil'yev Yu.G., Berestov D.S. Gomeostaz i plastichnost' mozga: monografiya. – Izhevsk: FGBOU VPO Izhevskaya GSKhA, 2011. – 216s./
- Воробьева Т.М., Колядко С.П. Электрическая активность мозга (природа, механизмы, функциональное значение) // Экспериментальная и клиническая медицина. – 2007. – №2. – С. 4–11. /Vorob'yeva T.M., Kolyadko S.P. Elektricheskaya aktivnost' mozga (priroda, mekhanizmy, funktsional'noye znachenie) // Eksperimental'naya i klinicheskaya meditsina. – 2007. – №2. – S. 4–11./
- Гаркави Л.Х., Квакина Е.Б., Уколова М.А. Адаптационные реакции и резистентность организма. – Ростов-на-Дону: изд-во Ростовского университета, 1990. – 224с. /Garkavi L.Kh., Kvakina Ye.B., Ukolova M.A. Adaptatsionnyye reaksii i rezistentnost' organizma. – Rostov-na-Donu: izd-vo Rostovskogo universiteta, 1990. – 224s./

- Зенков Л.Р. Клиническая электроэнцефалография (с элементами эпилептологии). Руководство для врачей. 3-е изд. – М.: МЕДпрессинформ, 2004. – 368с. /Zenkov L.R. Klinicheskaya elektroentsefalografiya (s elementami epileptologii). Rukovodstvo dlya vrachev. 3-ye izd. – M.: MEDpressinform, 2004. – 368s./
- Крупка А.В., Білінська Г.О. Вплив довготривалого споживання питної гідрокарбонатної води на осмотичну резистентність еритроцитів щурів // Тез. доп. III Міжнародного форуму студентів, аспірантів і молодих учених. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2015. – С. 402–403. /Krupka A.V., Bilyns'ka G.O. Vplyv dovgotryvalogo spozhyvannya pytnoyi gidrokarbonatnoyi vody na osmotychnu rezystentnist' erytrotsyviv shchuriv // Tez. dop. III Mizhnarodnogo forumu studentiv, aspirantiv i molodykh uchenykh. – Dnipropetrovs'k: DNU, 2015. – S. 402–403./
- Мельникова О.З., Лукашов С.М., Ляшенко В.П. Зміни потужностей фонові електричної активності структур лімбіко-неокортикальної системи щурів при застосуванні на тлі хронічного стресу карбамазепіну // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І.Вернадського. Серія «Біологія, хімія». – 2013. – Т.26, вип.65. – №1. – С. 112–120. /Mel'nikova O.Z., Lukashov S.M., Lyashenko V.P. Zminy potuzhnostey fonovoyi elektrychnoyi aktyvnosti struktur limbiko-neokortykal'noyi systemy shchuriv pry zastosuvanni na tli khronichnogo stresu karbamazepinu // Vcheni zapysky Tavriys'kogo natsional'nogo universytetu im. V.I.Vernads'kogo. Seriya «Biologiya, khimiya». – 2013. – T.26, vyp.65. – №1. – S. 112–120./
- Мозг: теоретические и клинические аспекты / Под ред. В.Н.Покровского. – М.: Медицина, 2003. – 536с. /Mozg: teoreticheskiye i klinicheskiye aspekty / Pod red. V.N.Pokrovskogo. – M.: Meditsina, 2003. – 536s./
- Сапин М., Хатамов А. Количественные характеристики коры энториального поля большого мозга у людей разного возраста // Врач. – М., 2007. – №4. – С. 53–54. /Sapin M., Khatamov A. Kolichestvennyye kharakteristiki kory entorial'nogo polya bol'shogo mozga u lyudey raznogo vozrasta // Vrach. – M., 2007. – №4. – S. 53–54./
- Сидоров А.В. Регуляция и модуляция нейронных функций при колебаниях уровня pH // Вестник Белорусского государственного университета. Сер. 2, Химия. Биология. География. – 2008. – №3. – С. 67–72. /Sidorov A.V. Regulyatsiya i modulyatsiya neyronnykh funktsiy pri kolebaniyakh urovnya pH // Vestnik Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. 2, Khimiya. Biologiya. Geografiya. – 2008. – №3. – S. 67–72./
- Фокин В.Ф., Пономарёва Н.В. Энергетическая физиология мозга. – М.: Издательство «Антидор», 2003. – 288с. /Fokin V.F., Ponomaryova N.V. Energeticheskaya fiziologiya mozga. – M.: Izdatel'stvo «Antidor», 2003. – 288s./
- Шеверева В.М. Особенности формирования и обратимости эмоциональных нарушений у крыс при нейрогенном стрессе // Нейрофизиология. – 2003. – Т.35, №2. – С. 147–158. /Shevereva V.M. Osobennosti formirovaniya i obratimosti emotsional'nykh narusheniy u krysv pri neyrogennom stresse // Neyrofiziologiya. – 2003. – T.35, №2. – S. 147–158./
- Artola A. Diabetes-, stress- and aging-related changes in synaptic plasticity in hippocampus and neocortex – the same metaplastic process? // Eur. J. Pharmacol. – 2008. – T.585, №1. – P. 153–162.
- McEwen B.S. Central effects of stress hormones in health and disease: understanding the protective and damaging effects of stress and stress mediators // Eur. J. Pharmacol. – 2007. – Vol.583, № 2–3. – P. 174–185.
- Pérez-Ruchel A., Repetto J.L., Cajarville C. Use of NaHCO₃ and MgO as additives for sheep fed only pasture for a restricted period of time per day: effects on intake, digestion and the rumen environment // J. Anim. Physiol. Anim. Nutr. – 2014. – №98 (6). – P. 1068–1074.
- Obara M., Szeliga M., Albrecht J. Regulation of pH in the mammalian central nervous system under normal and pathological conditions: facts and hypotheses // Neurochem. Int. – 2008. – Vol.52, №6. – P. 905–919.
- Paxinos G., Watson C. The rat brain in stereotaxic coordinates. 5-th edition. – New York: Academic Press, 2005. – 367p.
- Todorović J., Nešović-Ostojić J., Milovanović A. et al. The assessment of acid-base analysis: comparison of the «traditional» and the «modern» approaches // Med. Glas. (Zenica). – 2015. – Vol.12, №1. – P. 7–18.

Представлено: О.Г.Родинський / Presented by: O.G.Rodynsky
Рецензент: В.В.Мартиненко / Reviewer: V.V.Martynenko
Подано до редакції / Received: 12.10.2015

••• ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН ••• PLANT PHYSIOLOGY •••

УДК: 581.19:633.12:633.37

Вплив NaCl засолення на ріст та пігментну систему *Fagopyrum esculentum* Moench. та *Vicia faba* L.**І.В.Деркач, Н.Д.Романюк***Львівський національний університет імені Івана Франка (Львів, Україна)*
ira_derkach@ukr.net

Досліджено динаміку росту, вміст хлорофілів та феофітинів у рослинах бобів кінських та гречки посівної на 7–14 доби впливу NaCl в умовах піщаної культури. Збільшення концентрації солі в субстраті супроводжувалось пригніченням росту, зменшенням площі асиміляційної поверхні, маси сирої та сухої речовини. Практично у всіх варіантах спостерігалась обернена залежність між збільшенням концентрації солі та вмістом пігментів. Виявлено відмінності у реакціях пігментної системи рослин на дію токсиканта. У листках гречки на 7 добу дії 100 мМ NaCl та 10 добу за дії 120 мМ NaCl різко підвищувався вміст хлорофілів та феофітину *a*. На 10 та 14 доби впливу NaCl спостерігали зменшення загальної суми хлорофілів і феофітинів та зниження величини співвідношення хлорофіл *a/b*. У листках бобів загальна сума хлорофілів знижувалася на 19–32 % за дії 300 мМ NaCl, тоді як 250 мМ NaCl на 10 та 14 доби істотно не впливала на величину цього показника. Вміст феофітинів у листках бобів знижувався на 7 та 10 доби впливу солі і підвищувався на 18–27 % щодо контролю на 14 добу. Співвідношення хлорофіл *a/b* у бобів, на відміну від гречки, на всіх часових точках перевищувало контроль. Виявлені зміни у вмісті пігментів у гречки та бобів, ймовірно, пояснюються видовими відмінностями у шляхах накопичення та транспортування токсичних іонів та механізмах адаптації до їхньої дії.

Ключові слова: *Fagopyrum esculentum* Moench., *Vicia faba* L., NaCl, хлорофіл *a*, *b*, феофітини, ріст, піщана культура.

Влияние NaCl засоления на рост и пигментную систему *Fagopyrum esculentum* Moench. и *Vicia faba* L.**И.В.Деркач, Н.Д.Романюк**

Исследована динамика роста, содержание хлорофиллов и феофитинов в растениях конских бобов и гречихи посевной на 7–14 день влияния NaCl в условиях песчаной культуры. Увеличение концентрации соли в субстрате сопровождалось угнетением роста, уменьшением площади ассимиляционной поверхности, массы сырого и сухого вещества. Практически во всех вариантах наблюдалась обратная зависимость между увеличением концентрации соли и содержанием пигментов. Выявлены различия в реакциях пигментной системы растений на воздействие токсиканта. В листьях гречихи на 7 день влияния 100 мМ NaCl и 10 день влияния 120 мМ NaCl резко возрастало содержание хлорофиллов и феофитина *a*. На 10 и 14 дни влияния NaCl наблюдали уменьшение общей суммы хлорофиллов и феофитинов и снижение величины соотношения хлорофилл *a/b*. В листьях бобов общая сумма хлорофиллов снижалась на 19–32 % при 300 мМ NaCl, тогда как 250 мМ NaCl на 10 и 14 сутки существенно не влияла на величину этого показателя. Уровень феофитинов в листьях бобов падал на 7 и 10 день влияния соли и повышался на 18–27 % относительно контроля на 14 день. Соотношение хлорофилл *a/b* у бобов, в отличие от гречихи, на всех временных точках превышало контроль. Выявленные изменения в содержании пигментов в гречихи и бобовых, вероятно, объясняются видовыми различиями в путях накопления и транспорта токсичных ионов и механизмах адаптации к их влиянию.

Ключевые слова: *Fagopyrum esculentum* Moench., *Vicia faba* L., NaCl, хлорофилл *a*, *b*, феофитины, рост, песчаная культура.

Effect of NaCl salinity on growth and pigment system of *Fagopyrum esculentum* Moench. and *Vicia faba* L.**I.V.Derkach, N.D.Romanyuk**

Growth dynamics, chlorophylls and pheophytins level in broad beans and buckwheat plants under the NaCl impact for 7–14 days in sand culture have been studied. Increasing the salt concentration in the substrate caused

growth inhibition, decrease of the plant leaf area, fresh and dry mass. For almost all variants there was observed negative correlation between increasing salt concentration and pigments content. The differences in reactions of plants pigment system under toxicant impact were revealed. In the buckwheat leaves after 7 days of exposure to 100 mM NaCl and after 10 days of 120 mM NaCl treatment chlorophylls and pheophytins content sharply increased. After 10 and 14 days of NaCl exposure there was observed decrease in the total sum of chlorophyll and pheophytins and decrease of the chlorophyll *a/b* ratio. In bean leaves total chlorophyll decreased just by 19–32 % at 300 mM NaCl, whereas 250 mM NaCl for 10 and 14 days did not significantly affect this value. Pheophytins level in bean leaves decreased by 7 and 10 days of exposure to the salt and increased for 18–27 % at 14 day of experiment. Chlorophyll *a/b* ratio in beans, unlike buckwheat, at all time points was higher than in the control. Revealed changes in the pigments levels in buckwheat and beans plants, probably, caused by species differences in the ways of accumulation and transporting toxic ions and the mechanisms of adaptation to their action.

Key words: *Fagopyrum esculentum* Moench., *Vicia faba* L., NaCl, chlorophyll *a*, *b*, pheophytin, growth, sand culture.

Вступ

Важливою проблемою XXI століття є глобальне потепління і, як наслідок, зростання площ посушливих і засолених земель. За різними прогнозами, найближчими роками непридатними для використання стануть 20–50 % с.-г. угідь, внаслідок чого виникне серйозна загроза для вирощування продовольчих культур (Кошкин, 2010; Biggs et al., 2010; Ghassemi-Golezani et al., 2012; Husnjak et al., 2011; Munns, 2002; Reisen et al., 2013).

У зв'язку з цим зростає актуальність дослідження механізмів стійкості рослин до засолення, зокрема NaCl, про що свідчать численні наукові публікації, у т.ч. низка оглядових статей (Ісаєнков, 2012; Dinneny, 2015; El-Sayed, 2011; Ondrasek et al., 2011; Shavrukov, 2013; Torbaghan, 2012 та ін.). Негативний вплив засолення на рослини позначається на накопиченні біомаси, рості рослин, поглинанні води та мінеральних елементів (Еремченко и др., 2014; Ісаєнков, 2012; Bayat et al., 2012; Ramakrishna, Ravishankar, 2011). На клітинному рівні воно спричиняє нагромадження активних форм кисню, які порушують проникність мембран, знижують їхню електричну провідність, інактивують ферменти тощо (Гарифзянов, Жуков, 2013; Колупаєв, Карпец, 2014). Реакції на дію надмірних концентрацій солей у ґрунті залежать від адаптаційних можливостей рослин та проявляються у анатомо-морфологічних та фізіолого-біохімічних змінах (Пюрко та ін., 2001; Fraire-Velázquez, Balderas-Hernández, 2013; Shahbaz, Ashraf, 2013). Чимало дослідників намагаються зменшити токсичний вплив NaCl за допомогою різних адаптогенних препаратів (Контурська, Палладіна, 2012), в т.ч. пара-амінобензойної кислоти (Мостовщикова, Белозерова, 2013), АБК (Шевякова и др., 2013; Bayat et al., 2012), епібрасіноліду (Федина, 2013) тощо.

Боби кінські є цінною кормовою культурою та поширеною тест-системою у наукових дослідженнях (Джура, 2011; Azooz et al., 2013; Singh, Jauhar, 2005). За своїми характеристиками боби належать до групи культур, які здатні витримувати засолення ґрунту (Qados, 2011). Натомість гречка – це культура, яка не витримує високих концентрацій солей, чутлива до вологозабезпечення (Важов, 2013; Ковриго и др., 2000). Порівняння реакцій-відповідей на дію NaCl різних за чутливістю культур є важливим підходом до вивчення механізмів адаптації. Попри велику кількість публікацій, мало дослідженими або суперечливими залишаються питання впливу NaCl засолення на пігментну систему рослин, яка визначає потенційну врожайність культур (Гарифзянов и др., 2014; Захожий и др., 2012; Сиваш, Золотарєва, 2013). У зв'язку з цим метою досліджень було вивчення впливу NaCl на ріст рослин і вміст хлорофілів і феофітинів у листках кінських бобів і гречки посівної.

Об'єкти та методи дослідження

Об'єктом досліджень були рослини гречки посівної (*Fagopyrum esculentum* Moench., Polygonaceae) сорту Українка, та бобів кінських (*Vicia faba* L., Fabaceae) сорту Пікуловецький. Насіння попередньо пророщували впродовж 3-х діб в чашках Петрі на вологому фільтрувальному папері при температурі 22±1°C у темряві. Проростки переносили на піщаний субстрат, у який вносили 1/2 поживного середовища Хогланда-Арнона та одноразово сіль: гречка – 100 mM NaCl та 120 mM NaCl, боби кінські – 250 mM та 300 mM NaCl. Вказані концентрації солі підібрані експериментально. У контрольному варіанті NaCl не вносили. Ростові показники аналізували на 7-му, 10-ту та 14-ту доби експозиції з NaCl за стандартними методиками (Грицаєнко та ін., 2003). Кількісний вміст пігментів визначали фотометрично (Плотникова и др., 2001). Усі експерименти здійснено у трикратній

повторності, результати опрацьовано статистично з використанням пакету Microsoft Excel (Лакин, 1990). Визначали середнє арифметичне значення M , похибку середнього арифметичного ($\pm m$) та рівень достовірності за критерієм Стюдента.

Результати та обговорення

Вплив сольового стресу на ріст рослин

Адаптація рослин до умов навколишнього середовища, в т.ч. і до засолення, насамперед позначається на процесі росту, який є функцією багатьох складних фізіолого-біохімічних реакцій (Еремченко и др., 2014; Терек, Пацула, 2011; Mian et al., 2011; Uddin et al., 2011; Vahdati, Lotfi, 2013). Засолення у першу чергу діє на кореневу систему рослин (Sánchez-Calderón et al., 2013; Draye, 2014). Для встановлення впливу засолення на ріст рослин визначали такі показники, як довжина коренів, висота пагонів, маса сирі та сухої речовини і площа листової пластинки.

Результати аналізу росту коренів та пагонів гречки посівної за дії 100 мМ і 120 мМ NaCl наведено у табл. 1. Довжина коренів на 7 добу впливу солі була нижчою від контролю на 54–71 %. На 10-ту добу дії 100 мМ NaCl показник був меншим щодо контролю на 30%, а на 14-ту наблизився до контролю. За дії вищої концентрації NaCl (120 мМ) ріст коренів пригнічувався на 39–18 %. Зі зростанням тривалості експозиції рослин із NaCl спостерігали поступове пригнічення росту надземної частини рослин, тоді як ріст коренів поступово відновлювався. На 7–14-ту доби висота пагонів за дії 100 мМ NaCl була на 40–27 % нижчою від контролю, а за впливу 120 мМ NaCl – на 59–52 %.

Таблиця 1.

Вплив NaCl засолення на ріст гречки посівної сорту Українка (% щодо контролю), піщана культура з додаванням $\frac{1}{2}$ поживного середовища Хогланда-Арнона

Варіант	7 доба		10 доба		14 доба	
	Довжина кореня	Висота пагона	Довжина кореня	Висота пагона	Довжина кореня	Висота пагона
100 мМ NaCl	46±4,6 *	60±1,6 *	70±3,5 *	41±1,1 *	98±4,8	73±0,9
120 мМ NaCl	29±2,9 *	41±1,1 *	61±3,0 *	29±0,8 *	82±4,0	48±6,1 *

Примітка: різниця з контролем істотна при $*P \leq 0,95$.

Маса сирі речовини коренів та сухої речовини пагонів та коренів за дії 100 мМ та 120 мМ NaCl достовірно не відрізнялась від контролю. Водночас, маса сирі речовини пагонів при концентрації солі 100 мМ знижувалась на 23%, а 120 мМ – на 34%. Таким чином, у рослинах гречки обидві досліджувані концентрації солі призводили до зниження маси сирі речовини пагонів та коренів і концентраційно залежного зменшення ступеня оводненості пагонів.

Таблиця 2.

Вплив NaCl засолення на ріст кінських бобів сорту Пікуловецький (% до контролю); піщана культура з додаванням $\frac{1}{2}$ поживного середовища Хогланда-Арнона

Варіант	7 доба		10 доба		14 доба	
	Довжина кореня	Висота пагона	Довжина кореня	Висота пагона	Довжина кореня	Висота пагона
250 мМ NaCl	45,0±3,2	45,0±2,3	41,0±2,9	44,0±2,0 *	41,0±1,1	38,0±1,2 *
300 мМ NaCl	21,0±1,5	33,0±1,7	28,0±2,0	30,0±1,3 *	31,0±0,8	24,0±0,7 *

Примітка: різниця з контролем істотна при $*P \leq 0,95$.

Боби кінські зберігали свою життєздатність при концентраціях NaCl удвічі вищих, ніж гречка (табл. 2). На 7–14-ту доби за впливу 250 мМ NaCl довжина коренів була нижчою на 55–59 % від контролю, а 300 мМ — на 79–69 %. Як і у варіантах із гречкою, висота пагонів бобів за впливу досліджуваних концентрацій солі була нижчою від контролю на усіх часових точках експерименту: за дії 250 мМ NaCl вона була нижчою на 55–62 %, за дії 300 мМ NaCl – на 67–76 %.

Дія засолення негативно позначалася на нагромадженні маси кінських бобів (табл. 3). За дії 250–300 мМ NaCl маса сирої речовини коренів знижувалась на 66–68 %, а маса сухої речовини – на 84–86 % щодо контролю. Маса сирої речовини пагонів за дії 250 мМ NaCl знижувалась на 53%, за дії 300 мМ – на 80%, а маса сухої речовини – на 26% і 70% відповідно.

Таблиця 3.
Маса сирої та сухої речовини (мг/рослину) та вміст води у рослинах кінських бобів сорту Пікуловецький, 14-та доба експозиції з NaCl, піщана культура, ½ поживного середовища Хогланда-Арнона

Варіант		Маса сирої речовини	Маса сухої речовини	Частка води, %
Контроль	Корінь	985,0±110,6	160,0±11,9	84,0
	Пагін	1311,9±122,1	66,0±9,2	95,0
250 мМ NaCl	Корінь	334,2±106,4 *	26,0±8,0 *	92,0
	Пагін	612,2±69,2 *	49,0±6,3	92,0
300 мМ NaCl	Корінь	319,0±26,5 *	22,0±2,2 *	93,0
	Пагін	269,0±47,4 *	20,0±3,6 *	93,0

Примітка: різниця з контролем істотна при * $P \leq 0,95$.

Таке зменшення маси сухої та сирої речовини при засоленні узгоджується з даними літератури, отриманими на *Kyllinigia peruviana* L. із використанням 70 мМ, 280 і 560 мМ NaCl в умовах піщаної культури (Ha et al., 2008), на цукрових буряках (Eisa et al., 2011), *Bruguiera gymnorrhiza* L. (Rui et al., 2009), *Brassica campestris* L. (Memon et al., 2010). У роботі El-Samad, Barakat (2013), проведених на бобах кінських, ступінь засолення NaCl відповідав різним рівням осмотичних потенціалів (-0,23, -0,46, -0,69, -0,92 і -1,15 МПа). Авторами також було відмічено зниження маси сухої речовини пагонів та коренів. Окрім того, маса сухої речовини коренів була нижчою, ніж пагонів, що пояснювалося накопиченням іонів Na⁺. Отримані результати можна пояснити виникненням осмотичного стресу та токсичністю іонів NaCl. Останній проявляється у пригніченні синтезу білків та нуклеїнових кислот і, як наслідок, у пригніченні росту та накопиченні біомаси рослин. Н.Е.Sayed, А.Е.Sayed (2011), використовуючи концентрації солі 50 мМ, 100, 150, 200 мМ, виявили пригнічення росту рослин, вмісту білка, проте збільшення вмісту вільних амінокислот та неорганічних елементів. Дослідження впливу 10, 50, 100 та 200 мМ NaCl на початкових етапах росту гречки проводили Lim et al. (2012), при рівнях засолення 0,2%, 0,4%, 0,6%, 0,8%, 1,0% і 2,0% NaCl – N.Arya, V.P.Singh (1998). Проте відомі також результати досліджень, які свідчать про позитивний вплив засолення – 60, 120, 240 мМ NaCl на накопичення маси сухої та сирої речовини рослин *Vicia faba* L. (Qados, 2011). У згаданому дослідженні автори, аби уникнути осмотичного шоку, кількість солі збільшували щоденно впродовж 6 тижнів аж до досягнення потрібних концентрацій. Засолення викликало накопичення біомаси рослин та зниження осмотичного потенціалу зі збільшенням концентрації солі. Максимальне збільшення сирої та сухої речовини спостерігалось на 10 добу впливу засолення мінімальною концентрацією – 60 мМ. Авторі припускають, що таке накопичення біомаси може пов'язуватись із збільшенням розмірів вакуолей, що дозволяє збільшити об'єм води та розчинити більшу кількість іонів солей. Збільшення сирої та сухої речовини за дії солі також описали Orak, Ates (2005) на *Vicia sativa* L. (1,35 dS/м і 2,70 dS/м). Такі суперечливі дані різних авторів можна пояснити різними об'єктами та концентраціями солі, які використовувались для досліджень. Порівняння отриманих результатів для обох досліджуваних культур підтвердило дані літератури щодо набагато вищого рівня чутливості гречки до засолення, порівняно з кінськими бобами.

Дослідження впливу засолення на формування асиміляційного апарату оцінювали за величиною загальної площі листової поверхні рослин. На всіх етапах експерименту за дії NaCl спостерігали зниження величини цього показника. Загальна площа листової поверхні гречки зменшувалась у 1,9–1,2 рази щодо контролю при дії 100 мМ NaCl, та у 1,1–1,4 разів за дії 120 мМ NaCl (рис. 1а). Загальна площа листової поверхні кінських бобів при засоленні 250 мМ NaCl була нижчою від контролю у 5,3–3,9 рази, а при 300 мМ NaCl – у 3,1 рази на 7 добу, та 8,4–7,5 разів на 10 та 14 доби відповідно. Отримані дані узгоджуються з даними наукової літератури (Qados, 2011; Ha et al., 2008; Mathur et al.,

2006; Федина, 2013). У роботі Bayat et al. (2012) виявлено зменшення листової поверхні *Calendula officinalis* L. за впливу довготривалого засолення (30 діб) в умовах ґрунтової культури (100 мМ та 200 мМ NaCl).

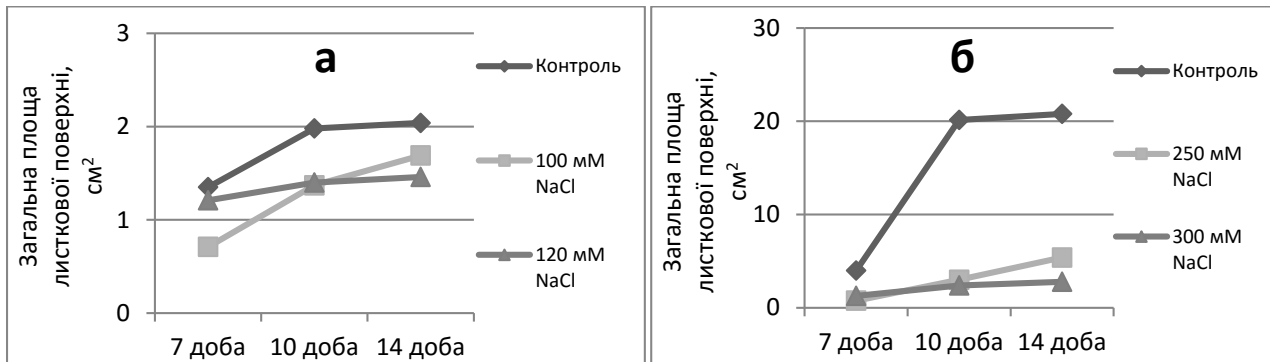


Рис. 1. Загальна площа листової поверхні гречки сорту Українка (а) та бобів сорту Пікуловецький (б), 7–14 доби впливу NaCl, піщана культура з додаванням ½ поживного середовища Хогланда-Арнона

Отже, у рослин обох досліджуваних культур спостерігали обернено пропорційну залежність між концентрацією солі у середовищі та загальною площею листової поверхні. Таке зниження даного показника може пояснюватись різними чинниками, зокрема безпосереднім ушкодженням клітин токсичними іонами або ж пригніченням процесів поділу і розтягування клітин листка, зумовлених змінами фітогормонального балансу (Dinneny, 2015). Відомо, що за дії стресу збільшується концентрація АБК, змінюється співвідношення морфогенетично активних форм цитокінінів, які активують синтез РНК та білків і разом з ауксинами контролюють поділ клітин тощо (Шевякова и др., 2013). На думку Еремченко и др. (2014), зменшення загальної площі листової поверхні може бути також одним із адаптивних механізмів, за допомогою якого рослина намагається знизити інтенсивність транспірації і, як результат, зменшити витрати води. Окрім того, зменшення цього показника може пояснюватись накопиченням в клітинних оболонках метаболітів, які знижують її еластичність в результаті накопичення солі, що, вірогідно, може гальмувати ріст розтягненням (Ali et al., 2004).

У наукових публікаціях наводять дані щодо зниження інтенсивності фотосинтезу за дії NaCl засолення, яке пояснюють не лише закриттям продихів і зменшенням концентрації міжклітинного CO₂, але й зниженням активності ферментів фотосинтезу та змінами у пігментній системі (El-Sayed, 2011). Вміст хлорофілів *a* та *b* вважають однією із характеристик потужності процесу фотосинтезу вищих рослин (Jamil et al., 2007). Іони солі, які переносяться з транспіраційним потоком, накопичуються в листках рослин, де можуть впливати на метаболізм фотосинтетичних пігментів (Dinneny, 2015). Дані щодо характеру впливу NaCl на пігментну систему різних за чутливістю до засолення рослин неоднозначні (Гарифзянов и др., 2014; Сиваш, Золотарєва, 2013; Захожий и др., 2012). Тому одним із етапів досліджень було вивчення впливу NaCl на вміст хлорофілів і продуктів їхнього перетворення – феофітинів. Феофітини є первинними акцепторами електронів фотосистеми II; це модифіковані молекули хлорофілу, у яких центральний атом Mg заміщений двома атомами водню (Roh et al., 2001). Він може утворюватись із хлорофілу, при обробці останнього слабкою кислотою.

Вплив засолення на вміст хлорофілів і феофітинів

Результати визначення вмісту хлорофілів та феофітинів у листках гречки на 7–14 добу впливу NaCl наведено на рис. 2. За дії 100 мМ NaCl на 7-му добу спостерігали зростання вмісту хлорофілів та феофітинів. Вміст хлорофілу *a* на 10 добу знизився майже на 60%, порівняно до вмісту у 7-добових листках і залишався нижчим контролю на 14-ту добу впливу солі. Водночас, вміст феофітину *a* перевищував контроль лише на 7 добу росту. Вміст хлорофілу *b* знижувався на 10 добу, а вміст феофітину *b* у дослідних варіантах знижувався на кожній точці експозиції з NaCl, тоді як у контролі, навпаки, зростав. За впливу 120 мМ NaCl вміст хлорофілу *a* перевищував контроль лише на 10 добу росту, вміст хлорофілу *b* зростав на 10 добу, а феофітинів – на 7 та 10 доби досліді. Водночас, вміст феофітину *a* перевищував вміст хлорофілу *a* на 7-му добу експозиції за впливу обох концентрацій

солі. На нашу думку, це пов'язано із частковим перетворенням хлорофіл *a* → феофітин *a*. Деградація хлорофілу призводить до збільшення кількості феофітину, оскільки феофітин є продуктом реакції дехелатування молекули хлорофілу (Сиваш, Золотарєва, 2013).

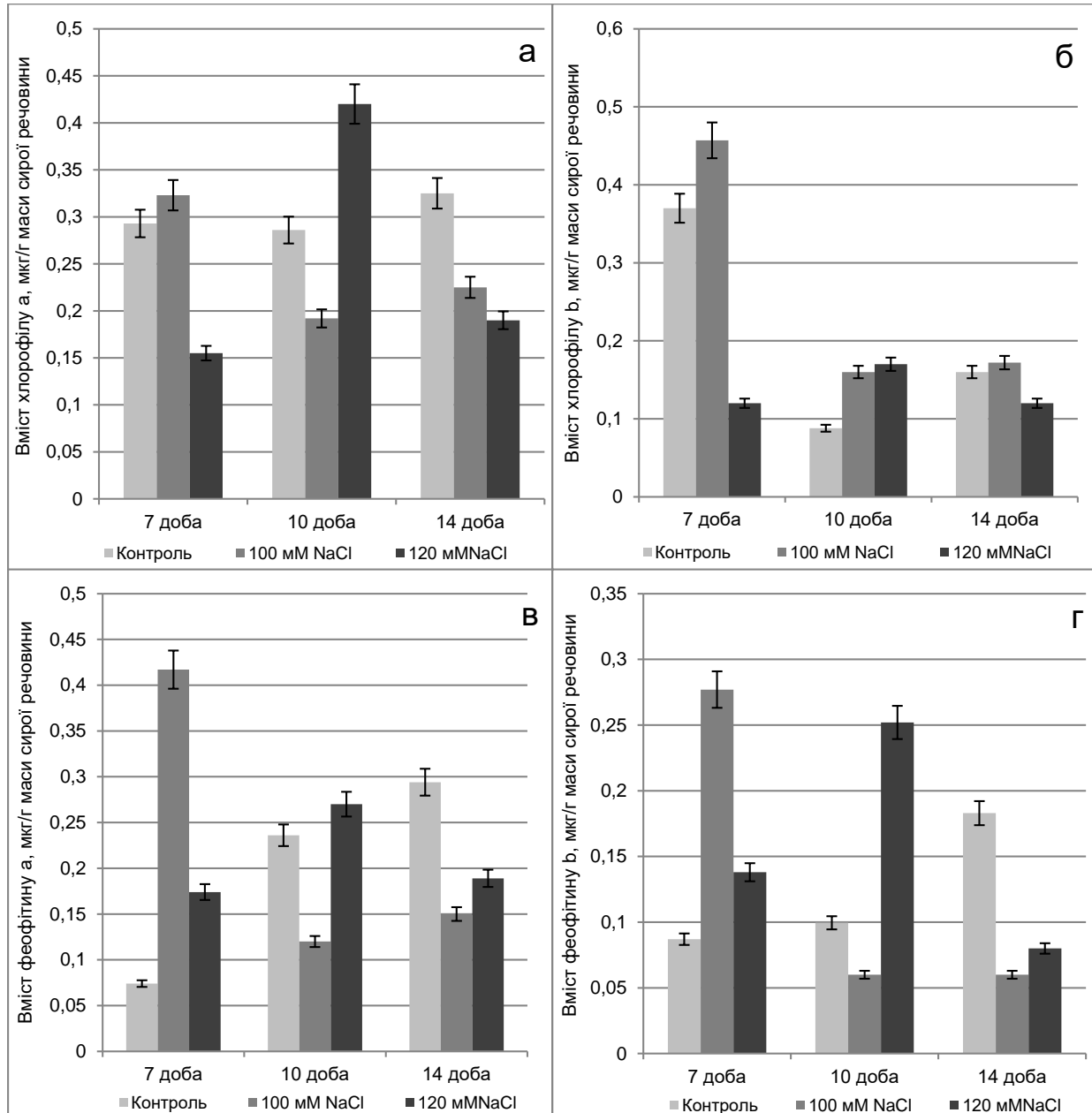


Рис. 2. Вміст хлорофілу *a* (а), *b* (б), феофітину *a* (в) та *b* (г) у листках гречки сорту Українка за дії різних концентрацій NaCl, мкг/г маси сирої речовини; піщана культура з додаванням ½ поживного середовища Хогладна-Арнона

Співвідношення хлорофілу *a* до *b* перевищувало контроль лише за дії 120 мМ солі на 7 добу експозиції (табл. 4). За дії 100 мМ та 120 мМ NaCl спостерігали максимальне значення співвідношення хлорофілу *a* до *b* на 10 добу з подальшим зниженням. Вміст хлорофілів та феофітинів за 100 мМ солі перевищував контроль на 7 добу експозиції, проте на інших часових точках дані показники зменшувалися. За дії 120 мМ NaCl значно зростала загальна величина суми хлорофілів та феофітинів

на 10-ту добу. Таке збільшення кількості пігментів може бути пов'язане із зменшенням розмірів листової поверхні, що призводить до зростання їхньої концентрації на меншій площі (Saglam et al., 2014). Можливо, значне зростання вмісту пігментів на 7 добу експозиції за дії 100 мМ солі пов'язане із накопиченням NaCl у вакуолях, де вона підтримує водний баланс клітини, тобто виконує роль осмотично активної речовини. Відомо, що такий механізм підтримки фотосинтетичної активності діє на ранніх етапах сольового стресу за дії низьких концентрацій солей (Іванов, 2013).

Таблиця 4.

Співвідношення хлорофілу *a/b*, сума хлорофілів та феофітинів *a+b* у листках гречки сорту Українка за дії NaCl (мкг/г маси сир. реч.); піщана культура з додаванням ½ поживного середовища Хогланда-Арнона

Варіант	Хлорофіл <i>a/b</i>	Сума хлорофілів <i>a+b</i>	Сума феофітинів <i>a+b</i>
7 доба			
Контроль	0,78	0,66±0,39	0,16±0,06
100 мМ NaCl	0,70	0,78±0,34	0,69±0,23
120 мМ NaCl	1,33	0,28±0,09	0,31±0,17
10 доба			
Контроль	3,22	0,37±0,11	0,34±0,13
100 мМ NaCl	1,19	0,24±0,15	0,18±0,04
120 мМ NaCl	2,47	0,46±0,03	0,52±0,15
14 доба			
Контроль	2,06	0,49±0,05	0,48±0,11
100 мМ NaCl	1,35	0,38±0,08	0,21±0,08
120 мМ NaCl	1,58	0,31±0,03	0,27±0,08

У листках бобів, які вирощували в умовах вищої концентрації NaCl, вміст хлорофілів *a*, *b* і феофітинів поступово з віком рослин зростав, проте контроль перевищував лише вміст хлорофілу *a* на 7 добу росту, хлорофілу *b* на 10 та 14 доби та феофітину *a* на 10-ту добу росту (рис. 3). При концентрації 250 мМ NaCl вміст хлорофілів та феофітинів також зростав на кожній точці експозиції з NaCl, проте залишався нижчим від контролю. Зниження вмісту пігментів може відбуватись, насамперед, внаслідок закриття продихів, зниження швидкості транспірації та поглинання CO₂, що є однією з первинних реакцій-відповідей рослин на дію осмотичного стресу (Saglam et al., 2014).

Співвідношення хлорофілу *a* до *b* перевищувало контрольні значення практично на усіх часових точках експозиції (табл. 5). Проте на 10 та 14 доби цей показник знижувався і наближався до контрольних значень, що може свідчити про поступове відновлення стану фотосинтетичного апарату. Також відновлення підтверджує збільшення суми хлорофілів на 14 добу експозиції з 250 мМ солі та феофітинів на 14 добу експозиції з 250 мМ та 300 мМ NaCl. На інших часових точках сума хлорофілів та феофітинів була нижча від контролю, проте вона зростала в ході досліджу.

Таким чином, зміни вмісту хлорофілів та феофітинів *a+b* при дії високих концентрацій солі у субстраті носили нерівномірний характер для обох досліджуваних видів рослин. Наявність низької концентрації солі у середовищі може активувати захисні механізми рослини, зокрема, підвищувати активність H⁺-АТФаз плазмалеми клітин листків, Na⁺/H⁺-обмін у тонопласті, тощо (Іванов, 2013). Внаслідок цього зростає активність фотосинтетичного апарату, зокрема і вміст пігментів, що ми і спостерігали у рослин бобів за дії обраних концентрацій NaCl. Проте високі концентрації солі можуть здійснювати негативний вплив на вміст пігментів, ймовірно внаслідок порушення роботи цих транспортних механізмів виведення солі з цитоплазми. Таке зниження вмісту пігментів спостерігали у бобів при 300 мМ NaCl.

Таким чином, зміни вмісту хлорофілів та феофітинів *a+b* при дії високих концентрацій солі у субстраті носили нерівномірний характер для обох досліджуваних видів рослин. Наявність низької концентрації солі у середовищі може активувати захисні механізми рослини, зокрема, підвищувати активність H⁺-АТФаз плазмалеми клітин листків, Na⁺/H⁺-обмін у тонопласті тощо (Іванов, 2013). Внаслідок цього зростає активність фотосинтетичного апарату, зокрема і вміст пігментів, що ми і спостерігали у рослин бобів за дії обраних концентрацій NaCl. Проте високі концентрації солі можуть

здійснювати негативний вплив на вміст пігментів, ймовірно внаслідок порушення роботи цих транспортних механізмів виведення солі з цитоплазми. Таке зниження вмісту пігментів спостерігали у бобів при 300 мМ NaCl.

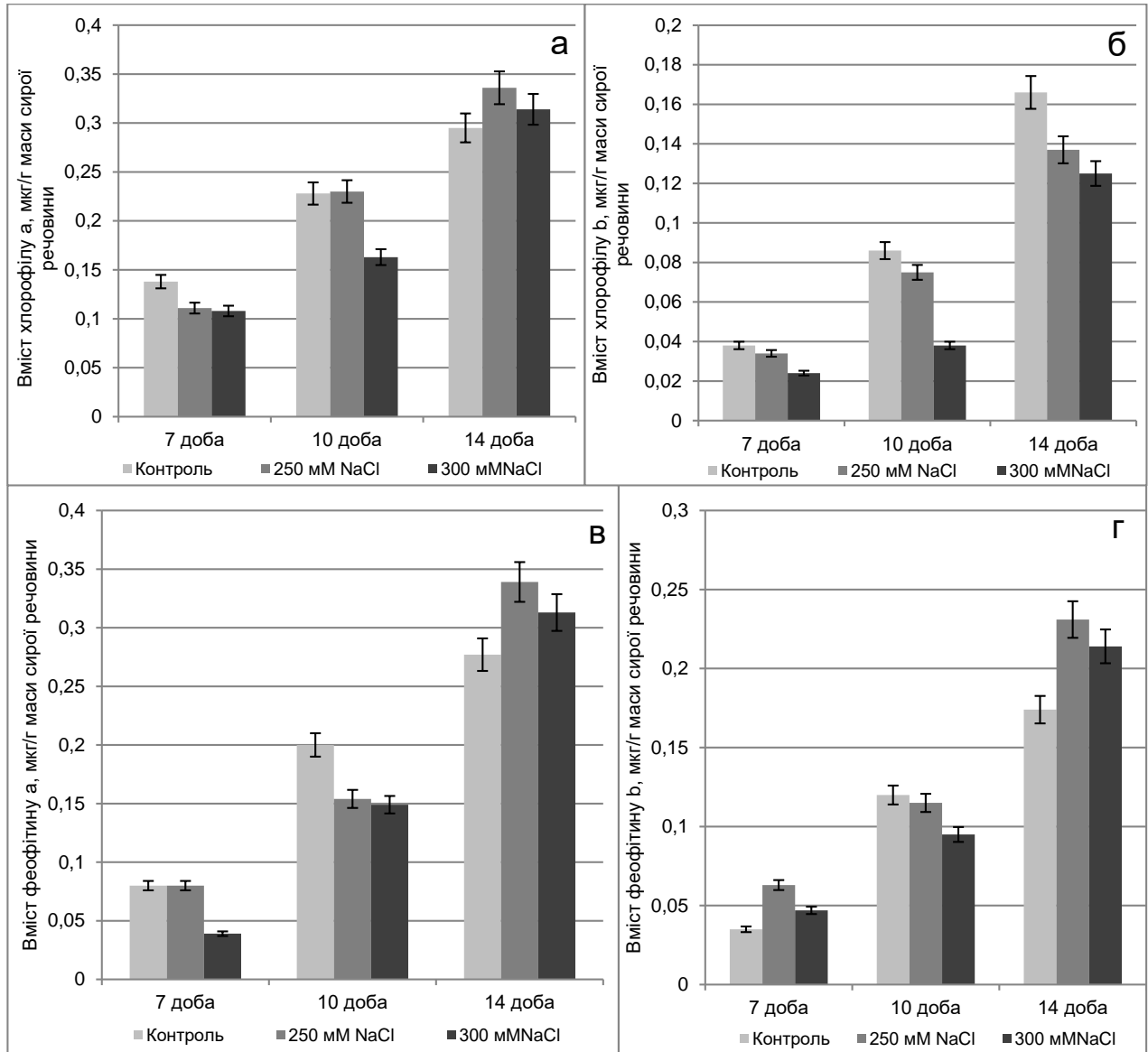


Рис. 3. Вміст хлорофілу а (а), б (б), феофітину а (в) та б (г) у бобах сорту Пікуловецький за дії різних концентрацій NaCl, мкг/г маси сирої речовини; піщана культура з додаванням ½ поживного середовища Хогланда-Арнона

У обох дослідних культурах за дії засолення субстрату спостерігали значне переважання вмісту хлорофілу а над хлорофілом б, а також над феофітином. Зниження вмісту пігментів може відбуватися під дією сильного окисного стресу, який супроводжується перекисним окисненням ліпідів, інактивацією білків та ферментів, порушенням цілісності мембран та деградацією хлорофілу (Еремченко и др., 2014). Кількакратно зростання суми феофітинів у листках гречки за дії засолення може пояснюватися саме такими механізмами. Схоже зниження вмісту пігментів описано також в роботах Захожого зі співавт. (2012) на водорості *Dunaliella maritime* в умовах дії 1,0, 1,5, 2,0 М NaCl. Сольовий шок приводив до зниження функціональної активності фотосистеми II, що проявлялось в зменшенні

максимального квантового виходу фотохімічного перетворення енергії, зниженні швидкості лінійного транспорту електронів та фотосинтетичного виділення O₂. Кузнецова зі співавт. пояснюють морфологічні зміни хлоропластів, які виникають при дії різних концентрацій солі, порушенням зв'язків між гранами, зменшенням їхньої кількості і розмірів з наступним зникненням з'єднуючих ламел (Кузнецова и др., 2014). У деяких експериментах спостерігали зростання вмісту хлорофілів та феофітинів. Збільшення вмісту пігментів в умовах сольового стресу виявили також Еремченко зі співавт. (2014), досліджуючи кресс-салат, El-Sayed (2011) на *Zea mays* L. Стійкість до осмотичного стресу, зокрема викликаного засоленням, може тісно пов'язуватись із фотозахисними системами (Vujčić, Vrkanas, 2014). Враховуючи особливу роль пігментів в забезпеченні скоординованої роботи електрон-транспортної системи, збільшення вмісту хлорофілів та феофітинів можна розглядати як один із факторів, що забезпечує резистентність рослин до дії іонів NaCl, адже здатність зберігати активність фотосинтетичного апарату – важливий механізм адаптації до умов стресу (Кузнецова и др., 2014).

Таблиця 5.

Співвідношення хлорофілу *a/b*, сума хлорофілів та феофітинів *a+b* у рослин кінських бобів сорту Пікуловецький за дії NaCl (мкг/г маси сир. реч.); піщана культура з додаванням ½ поживного середовища Хогланда-Арнона

Варіант	Хлорофіл <i>a/b</i>	Сума хлорофілів <i>a+b</i>	Сума феофітинів <i>a+b</i>
7 доба			
Контроль	3,50	0,16±0,02	0,16±0,02
250 mM NaCl	3,26	0,13±0,05	0,14±0,06
300 mM NaCl	4,50	0,13±0,02	0,09±0,03
10 доба			
Контроль	2,56	0,31±0,03	0,32±0,05
250 mM NaCl	3,00	0,29±0,03	0,27±0,05
300 mM NaCl	4,29	0,21±0,05	0,16±0,02
14 доба			
Контроль	1,78	0,48±0,06	0,45±0,11
250 mM NaCl	2,46	0,49±0,06	0,57±0,07
300 mM NaCl	2,51	0,45±0,07	0,53±0,08

За впливу обраних концентрацій NaCl у дослідних культурах знижувалась величина практично усіх ростових параметрів. Різке зниження величини ростових показників, яке спостерігали у перший тиждень дії засолення, з часом нівелювалось, і вони наближались до контрольних значень. Зміни вмісту хлорофілів та феофітинів мали складний, нерівномірний характер. Боби виявились стійкішими до дії солі удвічі вищих концентрацій, ніж гречка, що підтверджують дані визначення ростових показників і вмісту пігментів. У гречки за дії NaCl спостерігали зниження співвідношення хлорофіл *a/b*, тоді як у бобів – його зростання. Загалом вміст хлорофілів і феофітинів у листках бобів за дії засолення змінювався у меншій мірі, порівняно з гречкою. Це відбувалося за рахунок підтримання високої концентрації хлорофілу *a*, в тому числі і за рахунок сповільнення процесів перетворення хлорофілів до феофітинів.

Список літератури

- Важов В.М. Гречиха на полях Алтая. – М.: Издательский дом Академии Естествознания, 2013. – 188с. /Vazhov V.M. Grechikha na polyakh Altaya. – М.: Izdatel'skiy dom Akademii Yestestvoznaniya, 2013. – 188s./
- Гарифзянов А.Р., Жуков Н.Н. АФК-индуцированные процессы в клетках *Triticosecale* в условиях натрий-хлоридного засоления // Известия Тульского государственного университета. Естественные науки. – 2013. – №1. – С. 241–250. /Garifzyanov A.R., Zhukov N.N. AFK-indutsirovannyye protsessy v kletkakh Triticosecale v usloviyakh natriy-khloridnogo zasoleniya // Izvestiya Tul'skogo gosudarstvennogo universiteta. Yestestvennyye nauki. – 2013. – №1. – S. 241–250./
- Гарифзянов А.Р., Жуков Н.Н., Кособрюхов А.А. и др. Функциональное состояние фотосинтетического аппарата проростков тритикале при хлоридном засолении // Известия Тульского государственного университета. Естественные науки. – 2014. – №1. – С. 280–290. /Garifzyanov A.R., Zhukov N.N.,

- Kosobryukhov A.A. i dr. Funktsional'noye sostoyaniye fotosinteticheskogo apparata prorstkov tritikale pri khloridnom zasolenii // Izvestiya Tul'skogo gosudarstvennogo universiteta. Yestestvennyye nauki. – 2014. – №1. – S. 280–290./
- Грицаєнко З.М., Грицаєнко А.О., Карпенко В.П. Методи біологічних та агрохімічних досліджень рослин і ґрунтів – К.: ЗАТ «НІЧЛАВА», 2003. – 230с. /Gritsayenko Z.M., Gritsayenko A.O., Karpenko V.P. Metody biologichnykh ta agrokhimichnykh doslidzhen' roslin i gruntiv – K.: ZAT «NICHLAVA», 2003. – 230s./
- Джура Н.М. Перспективи фітореємедіації нафтозабруднених ґрунтів рослинами *Faba bona Medic.* (*Vicia faba L.*) // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2011. – Вип.57. – С. 117–124. /Dzhura N.M. Perspektivy fitoremediatsiyi naftozabrudnennykh gruntiv roslinamy Faba bona Medic. (Vicia faba L.) // Visnyk L'vivs'kogo universytetu. Seriya biologichna. – 2011. – Vyp.57. – S. 117–124./
- Еремченко О.З., Кусакина М.Г., Лузина Е.В. Содержание пигментов в растениях *Lepidium sativum* в условиях хлоридно-натриевого засоления и ошелачивания // Вестник Пермского университета. – 2014. – №1. – С. 30–35. /Yeremchenko O.Z., Kusakina M.G., Luzina Ye.V. Soderzhaniye pigmentov v rasteniyakh Lepidium sativum v usloviyakh khloridno-natriyevogo zasoleniya i oshchelachivaniya // Vestnik Permskogo universiteta. – 2014. – №1. – S. 30–35./
- Захожий И.Г., Маталин Д.А., Попова Л.Г. и др. Ответные реакции фотосинтетического аппарата галотолерантной микроводоросли *Dunaliella maritima* на гиперосмотический солевой шок // Физиология растений. – 2012 – Т.59, №1. – С. 48–56. /Zakhozhiy I.G., Matalin D.A., Popova L.G. i dr. Otvetynye reaktzii fotosinteticheskogo apparata galotolerantnoy mikrovodorosli Dunaliella maritima na giperosmoticheskiy soleyoy shok // Fiziologiya rasteniy. – 2012 – T.59, №1. – S. 48–56./
- Иванов А.А. Совместное действие водного и солевого стрессов на фотосинтетическую активность листьев пшеницы разного возраста // Физиология и биохимия культурных растений. – 2013. – №2. – С. 155–163. /Ivanov A.A. Sovmestnoye deystviye vodnogo i solevogo stressov na fotosinteticheskuyu aktivnost' list'yev pshenitsy raznogo vozrasta // Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rasteniy. – 2013. – №2. – S. 155–163./
- Ісаєнков С.В. Фізіологічні та молекулярні аспекти солевого стресу рослин // Цитологія і генетика. – 2012. – №5. – С. 50–71. /Isayenkov S.V. Fiziologichni ta molekulyarni aspekty sol'yovogo stresu roslin // Tsitologiya i genetika. – 2012. – №5. – S. 50–71./
- Ковриго В.П., Кауричев И.С., Бурлакова Л.М. Почвоведение с основами геологии – М.: Колос, 2000. – 416с. /Kovrigo V.P., Kaurichev I.S., Burlakova L.M. Pochvovedeniye s osnovami geologii – M.: Kolos, 2000. – 416s./
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Активные формы кислорода и стрессовый сигналинг у растений // Ukrainian Biochemical Journal. – 2014. – Vol.86, №4. – С. 18–35. /Kolupayev Yu.Ye., Karpets Yu.V. Aktivnyye formy kisloroda i stressovyy signalling u rasteniy // Ukrainian Biochemical Journal. – 2014. – Vol.86, №4. – S. 18–35./
- Контурська О.О., Палладіна Т.О. Активність ензимів аскорбат-глутатіонового циклу в листках проростків кукурудзи в умовах засолення та обробки адаптогенними апаратами // Український біохімічний журнал. – 2012. – Т.2, №6. – С. 139–144. /Konturs'ka O.O., Palladina T.O. Aktyvnist' enzymiv askorbat-glutationovogo tsiklu v lystkakh prorstkiv kukurudz y umovakh zasoleniya ta obrobky adaptogennyimi aparatamy // Ukrayins'kyi biokhimichnyy zhurnal. – 2012. – T.2, №6. – S. 139–144./
- Кошкин Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур – М.: Дрофа, 2010. – 638с. /Koshkin Ye.I. Fiziologiya ustoychivosti sel'skokhozyaystvennykh kul'tur – M.: Drofa, 2010. – 638s./
- Кузнецова С.А., Климачев Д.А., Карташов С.Н. Влияние засоления на показатели фотосинтетической активности растений // Вестник МГОУ. Естественные науки. – 2014. – №1. – С. 63–68. /Kuznetsova S.A., Klimachev D.A., Kartashov S.N. Vliyaniye zasoleniya na pokazateli fotosinteticheskoy aktivnosti rasteniy // Vestnik MGOU. Yestestvennyye nauki. – 2014. – №1. – S. 63–68./
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 351с. /Lakin G.F. Biometriya. – M.: Vysshaya shkola, 1990. – 351 s.
- Мостовщикова С.М., Белозерова А.А. Оценка влияния пара-аминобензойной кислоты на морфометрические параметры растений пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в условиях хлоридного засоления // Успехи современного естествознания. – 2013. – №8. – С. 20–21. /Mostovshchikova S.M., Belozerova A.A. Otsenka vliyaniya para-aminobenzoynoy kisloty na morfometricheskiye parametry rasteniy pshenitsy (Triticum aestivum L.) v usloviyakh khloridnogo zasoleniya // Uspekhi sovremennogo yestestvoznaniya. – 2013. – №8. – S. 20–21./
- Плотникова И.В., Живухина Е.А., Михалевская О.Б. и др. Практикум по физиологии растений. – М.: Академия, 2001. – 144с. /Plotnikova I.V., Zhivukhina Ye.A., Mikhalevskaya O.B. i dr. Praktikum po fiziologii rasteniy. – M.: Akademiya, 2001. – 144s./
- Пюрко О.Е., Мусієнко М.М., Казаков Є.О та ін. Основи солестійкості рослин та методи її вивчення // Вісник Запорізького державного університету. Біологічні науки. – 2001. – №1. – С. 204–208. /Pyrko O.E., Musiyenko M.M., Kazakov Ye.O ta in. Osnovy solestiykosti roslin ta metody yiyi vyvchennya // Visnyk Zaporiz'kogo derzhavnogo universytetu. Biologichni nauky. – 2001. – №1. – S. 204–208./
- Сиваш А.А., Золотарёва Е.К. Катаболизм хлорофилла в растениях // Вісник Харківського національного аграрного університету. – 2013. – №3. – С. 6–17. /Sivash A.A., Zolotaryova Ye.K. Katabolizm khlorofilla v rasteniyakh // Visnyk kharkivs'kogo natsional'nogo agrarnogo universytetu. – 2013. – №3. – S. 6–17./

- Терек О.І., Пацула О.І. Ріст і розвиток рослин. – Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2011. – 328с. /Terek O.I., Patsula O.I. Rist i rozvytok roslin. – L'viv: LNU imeni Ivana Franka, 2011. – 328s./
- Федина Е.О. Влияние 24-эпибрассинолида на фосфорилирование белков по тирозину у гороха после действия засоления // Физиология растений. – 2013. – Т.60, №3. – С. 360–368. /Fedina Ye.O. Vliyaniye 24-epibrassinolida na fosforilirovaniye belkov po tirozinu u gorokha posle deystviya zasoleniya // Fiziologiya rasteniy. – 2013. – Т.60, №3. – С. 360–368./
- Шевякова Н.И., Мусатенко Л.И., Стеценко Л.А. и др. Влияние АБК на содержание пролина, полиаминов и цитокининов в растениях хрустальной травки при солевом стрессе // Физиология растений. – 2013. – Т.60, №6. – С. 784–792. /Shevyakova N.I., Musatenko L.I., Stetsenko L.A. i dr. Vliyanie ABK na sodержaniye prolina, poliaminov i tsitokininov v rasteniyakh khrustal'noy travki pri solevom strese // Fiziologiya rasteniy. – 2013. – Т.60, №6. – С. 784–792./
- Ali Y., Aslam Z., Ashraf M.Y. et al. Effect of salinity on chlorophyll concentration, leaf area, yield and yield components of rice genotypes grown under saline environment // International Journal of Environmental Science & Technology. – 2004. – P. 221–225.
- Arya N., Singh V.P. Protection of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) from different salinity stress by triazoles // Proceedings of the VII International Symposium on Buckwheat. – 1998. – P. 68–76.
- Azooz M.M. The potential role of seed priming with ascorbic acid and nicotinamide and their interactions to enhance salt tolerance in broad bean (*Vicia faba* L.) // AJCS. – 2013. – №7. – P. 2091–2100.
- Bayat H., Alirezaie M., Neamati H. Impact of exogenous salicylic acid on growth and ornamental characteristics of calendula (*Calendula officinalis* L.) under salinity stress // Journal of Stress Physiology & Biochemistry. – 2012. – P. 258–267.
- Biggs A., Watling K.M., Cupples N. et al. Salinity risk assessment for the Queensland Murray-Darling Region. – Queensland Department of Environment and Resource Management, Toowoomba. – 2010. – P.125.
- Dinneny J.R. Traversing organizational scales in plant salt-stress responses // Current Opinion in Plant Biology. – 2015. – №23. – P. 70–75.
- Draye X. Running head: update on root water uptake // Plant Physiology. – 2014. – P.29.
- Eisa S.S., Hussin S., Abd El-Samad E. Enhancement of sugar beet productivity under saline conditions // Journal of Applied Sciences Research. – 2011. – №7. – P. 2063–2072.
- El-Samad H.M., Barakat N.A.M. The physiological mechanisms of calcium chloride application on broad bean plants grown under salinity stress // J. Ecol. Nat. Environ. – 2013. – №5. – P. 371–377.
- El-Sayed H.A. Influence of salinity stress on growth parameters, photosynthetic activity and cytological studies of *Zea mays*, L. plant using hydrogel polymer // Agric. Biol. J. N. Am. – 2011. – №2. – P. 907–920.
- Fraire-Velázquez S., Balderas-Hernández V.E. Abiotic stress in plants and metabolic responses // Abiotic Stress in Plants and Metabolic Responses. – 2013. – №2. – P. 25–48.
- Ghassemi-Golezani K., Nikpour-Rashidabad N., Zehtab-Salmasi S. Leaf characteristics and grain yield of pinto bean cultivars under salt stress // IJPAES. – 2012. – №2. – P. 35–40.
- Ha E., Ikhajagba B., Bamidele J.F. et al. Salinity effects on young healthy seedling of *Kyllingia peruviana* collected from Escravos // Delta state. Global J. Environ. – 2008. – №2. – P. 74–88.
- Husnjak S., Romić M., Poljak M. et al. Recommendations for soil management in Croatia // Agriculturae Conspectus Scientifi. – 2011. – №76. – P. 1–8.
- Jamil M., Rehman S., Rha E.S. Salinity effect on plant growth, PSII photochemistry and chlorophyll content in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) and cabbage (*Brassica oleracea capitata* L.) // Pak. J. Bot. – 2007. – №3. – P. 753–760.
- Lim J.H., Park K.J., Kim B.K. et al. Effect of salinity stress on phenolic compounds and carotenoids in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* M.) sprout // Food Chemistry. – 2012. – №3. – P. 1065–1070.
- Mathur N., Singh J., Bohra S. et al. Biomass production, productivity and physiological changes in moth bean genotypes at different salinity levels // American Journal of Plant Physiology. – 2006. – №1. – P. 210–213.
- Memon S.A., Hou X., Wang L.J. Morphological analysis of salt stress response of pak Choi // EJEAFChe. – 2010. – №9. – P. 248–254.
- Mian A.A., Senadheera P., Maathuis F.J.M. Improving crop tolerance: anion and cation transporters as genetic engineering targets // Plant Stress. – 2011. – №5. – P. 64–72.
- Munns R. Comparative physiology of salt and water stress // Plant Cell Environ. – 2002. – №25. – P. 239–250.
- Ondrasek G., Rengel Z., Veres S. Soil salinisation and salt stress in crop production // Abiotic Stress in Plants – Mechanisms and Adaptations. – 2011. – №8. – P. 171–190.

- Orak A., Ates E. Resistance of salinity stress and available water levels at the seedling stage of the common vetch (*Vicia sativa* L.) // *Plant Soil Environ.* – 2005. – №51. – P. 51–56.
- Qados A.M.S. Effect of salt stress on plant growth and metabolism of bean plant *Vicia faba* (L.) // *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences.* – 2011. – №10. – P. 7–15.
- Ramakrishna A., Ravishankar G.A. Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants // *Plant Signaling & Behavior.* – 2011. – №6. – P. 1720–1731.
- Reisen P., Dodd J., Kang Y. et al. Greenhouse and field screening for salinity tolerance // *43rd Western Alfalfa & Forage Symposium.* – 2013. – P. 35–40.
- Roh K.S., Oh M.J., Song S.D. et al. Influence of benomyl on photosynthetic capacity in soybean leaves // *Biotechnol. Bioprocess Eng.* – 2001. – №6. – P. 100–106.
- Rui L., Wei S., Mu-Xiang C. et al. Leaf anatomical changes of *Burquiera gymnorhiza* seedlings under salt stress // *J. Trop. Subtrop. Bot.* – 2009. – №17. – P. 169–175.
- Saglam A., Kdioglu A., Demiralay M. et al. Leaf rolling reduces photosynthetic loss in maize under severe drought // *Acta Bot. Croat.* – 2014. – №2. – P. 315–332.
- Sánchez-Calderón L., Ibarra-Cortés M.E., Zepeda-Jazo I. Root development and abiotic stress adaptation // *Abiotic Stress – Plant Responses and Applications in Agriculture.* – 2013. – №5. – P. 135–168.
- Sayed H.E., Sayed A.E. Influence of NaCl and Na₂SO₄ treatments on growth development of broad bean (*Vicia Faba*, L.) plant // *Journal of Life Sciences.* – 2011. – №5. – P. 513–523.
- Shahbaz M., Ashraf M. Improving salinity tolerance in cereals // *Critical Reviews in Plant Sciences.* – 2013. – №32. – P. 237–249.
- Shavrukov Y. Salt stress or salt shock: which genes are we studying? // *Journal of Experimental Botany.* – 2013. – №1. – P. 119–127.
- Singh R.J., Jauhar P.P. Genetic resources, chromosome engineering, and crop improvement // *Genetic Resources, Chromosome Engineering, and Crop Improvement Series.* – 2005. – №1. – P.475.
- Torbaghan M.E. Effect of salt stress on germination and some growth parameters of marigold (*Calendula officinalis* L.) // *Plant Science Journal.* – 2012. – №1. – P. 7–19.
- Uddin M.K., Juraimi A.S., Ismail M.R. et al. Relative salinity tolerance of warm season turfgrass species // *Journal of Environmental Biology.* – 2011. – №32. – P. 309–312.
- Vahdati K., Lotfi N. Abiotic stress tolerance in plants with emphasizing on drought and salinity stresses in walnut // *Abiotic Stress – Plant Responses and Applications in Agriculture.* – 2013. – №10. – P. 307–365.
- Vujčić V., Brkanac S. Physiological and biochemical responses of *Fibigia triquetra* (DC.) Boiss. to osmotic stress // *Acta Bot. Croat.* – 2014. – №2. – P. 347–358.

Представлено: Н.Я.Кияк / Presented by: N.Ya.Kiyak
Рецензент: В.В.Жмурко / Reviewer: V.V.Zhmurko
Подано до редакції / Received: 11.09.2015

УДК: 57.087.1:582.772.2

Моделювання впливу важких металів Pb та Hg на білковий обмін видів роду *Acer L.* в умовах планованого факторного експерименту **М.М.Поворотня**

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара
margo-marina85@mail.ru

Досліджено вплив важких металів (ртуті та свинцю) на білковий обмін листків видів роду Клен в умовах планованого факторного експерименту. Виявлено інгібуючий вплив важких металів на вміст білків у листках досліджуваних видів. Побудування математичної моделі за допомогою регресійних рівнянь дозволяє визначити інтенсивність впливу важких металів на вміст білків у листках і характер цього впливу: інгібуючий чи стимулюючий. Коефіцієнти регресійних рівнянь кількісно відображають негативний ефект окремо ртуті, свинцю та обох металів сумісно, що якісно відрізняє даний метод від звичайного метода емпіричних даних без кількісної оцінки факторів впливу. Білоксинтезуюча система виявилася в більшій мірі чутливою до вмісту солей ртуті у розчині, ніж до солей свинцю. Обґрунтовано перспективність використання методу планованого факторного експерименту при дослідженні впливу важких металів на фізіолого-біохімічні показники рослин. Визначено більш стійкі види кленів для використання в озелененні територій в умовах антропо-техногенного пресингу зі значним вмістом важких металів.

Ключові слова: *білковий обмін, клен, ртуть, свинець, планований факторний експеримент, техногенний пресинг.*

Влияние тяжелых металлов Pb и Hg на белковый обмен видов рода *Acer L.* в условиях планируемого факторного эксперимента **М.Н.Поворотня**

Исследовано влияние тяжелых металлов (ртути и свинца) на белковый обмен листьев видов рода Клен в условиях планируемого факторного эксперимента. Виявлено ингибирующее влияние тяжелых металлов на содержание белков в листьях исследуемых видов. Построение математической модели с помощью регрессионных уравнений позволяет определить интенсивность воздействия тяжелых металлов на содержание белков в листьях и характер этого воздействия: ингибирующее или стимулирующее. Коэффициенты регрессионных уравнений количественно отражают негативный эффект отдельно ртути, свинца и двух металлов вместе, что качественно отличает данный метод от обычного метода эмпирических данных без количественной оценки влияния этих факторов. Белоксинтезирующая система оказалась в большей степени чувствительной к содержанию солей ртути в растворе, чем к солям свинца. Обоснована перспективность использования метода планируемого факторного эксперимента при исследовании влияния тяжелых металлов на физиолого-биохимические показатели растений. Определены более устойчивые виды кленов для использования в озеленении территорий в условиях антропо-техногенного прессинга со значительным содержанием тяжелых металлов.

Ключевые слова: *белковый обмен, клен, ртуть, свинец, планируемый факторный эксперимент, техногенный пресинг.*

The impact of heavy metals Pb and Hg on protein metabolism of species of the genus *Acer L.* in the conditions of planned factorial experiment **М.М.Povorotnyaya**

The effect of heavy metals (mercury and lead) on protein metabolism in leaves of species of the genus *Acer* was investigated in the conditions of planned factorial experiment. The inhibitory effect of heavy metals on protein content was revealed in leaves. The mathematical model building using regression equations allows to determine the intensity of the impact of heavy metals on protein content in leaves and nature of this effect: inhibiting or stimulating. The coefficients of the regression equations quantitatively demonstrate the negative effect of mercury and lead separately and together, that qualitatively distinguishes this method from conventional methods of empirical data without quantitative assessment of impacts. Protein synthesis system was more sensitive to the mercury salts in solution than to the lead salts. The prospects of planned factorial experiment in the study of the influence of heavy metals on physiological and biochemical indexes of plants was justified. The most resistant species of maple were defined for using in gardening areas in conditions of anthropological and technological pressure with a high content of heavy metals.

Key words: *protein metabolism, maple, mercury, lead, planned factorial experiment, technogenic pressure.*

Вступ

Промислове забруднення урбанізованих територій виступає гострою проблемою сьогодення. Високий вміст важких металів у навколишньому середовищі, основним джерелом яких є хімічна та важка промисловість, автотранспорт, підприємства теплоенергетики, деструктивно впливає на екосистему в цілому і здоров'я людини зокрема (Алексеев, 1987). Рослинність виключає з навколишнього середовища забруднюючі речовини, накопичуючи їх. Для виконання санітарно-гігієнічної функції у промислових містах широко використовуються деякі види кленів (*A. platanoides* L., *A. pseudoplatanus* L., *A. saccharinum* L.), які є стійкими до природно-кліматичних умов степової зони, стійкі до дії поллютантів, мають значну поглинаючу поверхню та високі декоративні якості. Вивчення біохімічних реакцій інших видів роду Клен на вплив важких металів є перспективним з метою подальшого використання в озелененні міст стійких видів даного родового комплексу.

Активність білок-синтезуючої системи, як маркер активності клітинного метаболізму, виступає індикатором при аналізі стійкості рослин до стресових факторів навколишнього середовища (Волчевська-Козак, Кифорук, 1998; Шакирова, 2001). У відповідь на дію стресора відмічаються динамічні зміни вмісту легкорозчинних фракцій білка (Голов'янюк, Косаківська, 2006; Долгова, 2004), на відміну від структурних білків. Синтез стресових білків індують стресові фактори навколишнього середовища, в тому числі іони важких металів Cd^{2+} , Zn^{2+} , Cu^{2+} , Hg^{2+} (Пастухова, 2008), присутність яких у навколишньому середовищі, як і вплив на людину, останнім часом зростає. Стимулюючий вплив на синтез білків виявлено за низьких концентрацій важких металів (10^{-5} М – 10^{-8} М), тоді як високі концентрації інгібують білковий синтез (10^{-1} М – 10^{-4} М). Загалом, білок, як продукт експресії генів, є показником адаптивності рослинного організму через зміни стану генетичного апарату для забезпечення інформаційної можливості синтезу стресових білків (Косаківська, 1996). При цьому відзначається, що значна різноманітність досліджуваної ознаки, тобто дисперсія, вказує на більшу чутливість системи, яка є менш пристосованою до конкретних умов існування, але в більшій мірі здатна до адаптації у змінних умовах навколишнього середовища. Таким чином, актуальним є аналіз стійкості системи і виявлення чутливості чи стабільності системи у змінних умовах існування з можливістю подальшого прогнозування стійкості системи за умов стабільних чи змінних факторів навколишнього середовища. Так, за умов широкого діапазону норми реакції, вид здатний до адаптації як при зниженні, так і при зростанні інтенсивності фактора, тоді як при вузькому діапазоні норми реакції адаптивний потенціал різко знижується. У природних умовах адаптація є відповіддю системи на безліч факторів. Для виокремлення впливу важких металів – найбільш небезпечних речовин, що відносять до I і II класу небезпеки для здоров'я людини, використовується модельний експеримент з двома факторами.

Моделювання змін фізіологічних параметрів біологічних систем під впливом певних факторів в лабораторних умовах як метод дослідження широко використовується для трав'янистих рослин. Особливість дослідження полягає у формуванні модельного експерименту зі змінними параметрами для деревних рослин і подальшим створенням прогностичної моделі відповіді фізіологічних параметрів з кількісною оцінкою впливу кожного з факторів.

Метою дослідження було визначення впливу важких металів на білковий обмін видів роду *Acer* L. у модельному факторному експерименті, виявлення більш стійких видів для подальших рекомендацій використання видів на забруднених територіях, обґрунтування прогностичної моделі відповіді системи на дію ртуті і свинцю.

Побудування математичної моделі активності білок-синтезуючої системи рослин у відповідь на дію таких важких металів, як ртуть і свинець, дає можливість у кількісній формі показати вплив даних факторів на систему, що вивчається. Методом багатофакторного планованого експерименту можливо кількісно оцінити вплив кожного з металів окремо і сумісно на білковий обмін та, відповідно, на стійкість рослин.

Об'єкти та методи дослідження

Об'єктами слугували десять видів роду *Acer* L. колекції ботанічного саду Дніпропетровського національного університету ім. О.Гончара, три з яких є аборигенними (*A. platanoides* L., *A. campestre* L., *A. tataricum* L.), інші – інтродуковані з різних регіонів. Вміст розчинних фракцій білка у листках за умов впливу важких металів визначали за методом М.М.Брадфорд (1976). Для закладки модельного експерименту використовували сформовані пагони рослин, що закінчили лінійний ріст. Пагони відбирали з середньої частини крони з повністю сформованими листками. Відбір проводили з

модельних екземплярів, що мають характерні для виду морфо-фізіологічні ознаки і є рослинами генеративного віку. Закладено 4 варіанти досліду: контрольні витримували у дистилляті, три дослідні – у розчинах солей (Некрасова, Киселева, 2008). У першому варіанті досліду пагони витримували у водному розчині солі ртуті $Hg(NO_3)_2 \cdot H_2O$, у другому – у водному розчині солі свинцю $PbSO_4 \cdot H_2O$, у третьому варіанті – у водному розчині сумішей цих солей. Концентрація діючої речовини у всіх розчинах складала 0,1 М – концентрація, що не призводить до загибелі клітин, проте інгібує фізіологічні процеси, в першу чергу білковий синтез (Пастухова, 2008).

Математичну обробку виконували за загальноприйнятими методиками та з використанням регресійного аналізу. Побудування адекватної математичної моделі відповіді білок-синтезуючої системи на вплив ртуті та свинцю здійснювали за допомогою програми STATGRAPHICS Plus 5.0 (Гавриленко, 2012). Суттєвість коефіцієнтів регресії визначали за допомогою критерію Стьюдента, адекватність лінійної моделі – за допомогою критерію Фішера.

Результати та обговорення

За результатами досліджень встановлено достовірне зниження вмісту білка у листках всіх видів за умов впливу Hg та сумісного впливу обох металів (рис. 1). Подібну особливість реакції білкової системи у відповідь на дію важких металів, яка проявляється у зниженні вмісту білків та активності ферментів, як результат порушення реплікації ДНК, відмічають й інші автори (Пастухова, 2008; Хромих, Більчук, 2009). Свинець у більшості видів також виступає інгібітором білкового синтезу, крім видів *A. semenovii*, у якого виражений стимулюючий вплив, і видів *A. negundo*, *A. campestre*, у контрольних і дослідних варіантах яких не відмічено достовірної різниці вмісту білка у листках. Зниження вмісту легкорозчинних форм білків у листках досліджуваних видів може бути наслідком впливу активних форм кисню, що генеруються у рослинних тканинах під впливом важких металів. При цьому відбувається окислення білків, ліпідів, ДНК, РНК і, відповідно, деструкція даних сполук. Кількісний аналіз впливу важких металів на вміст водорозчинних білкових фракцій, закономірності та специфічні особливості відповіді на дію важких металів та диференціацію досліджуваних видів за ступенем чутливості до останніх визначали за коефіцієнтами рівнянь регресії (табл. 1).

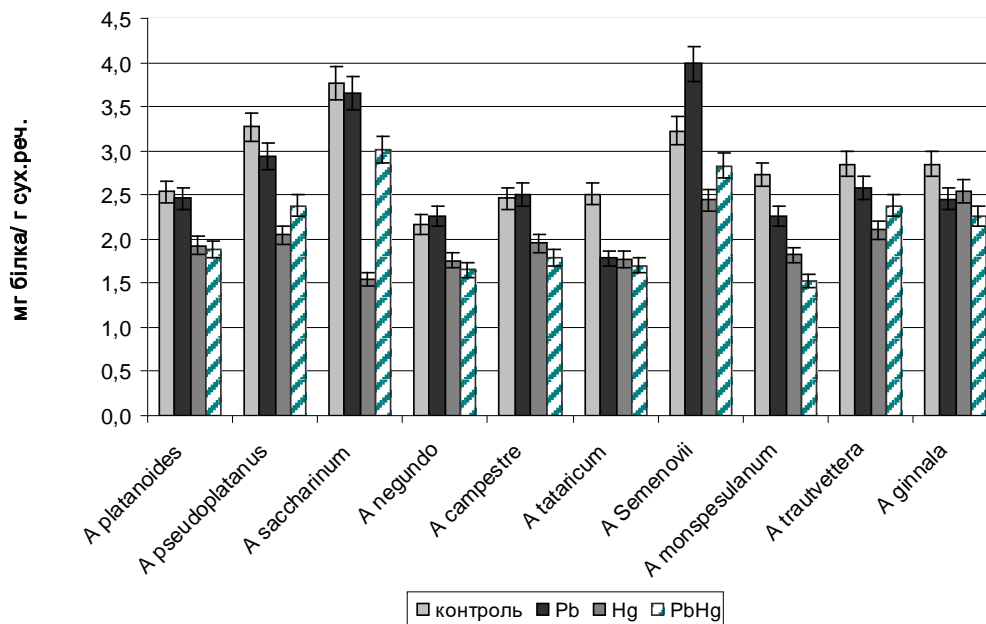


Рис. 1. Вміст білка у листках видів роду *Acer L.* за умов впливу важких металів в модельному експерименті

Для опису поведінки системи з двома змінними факторами (2^2) використовується модель, яка має вигляд: $Y = A_0 + A_1X_1 + A_2X_2 + A_{12}X_{12}$.

Таблиця 1.
Рівняння регресії, які характеризують активність білок-синтетичної системи видів роду *Acer L.* за умов впливу важких металів

Вид		Рівняння
<i>A. platanoides L.</i>	К. гостролистний	$2,213 - 0,031X_1 - 0,295X_2 + 0,005X_{12}$
<i>A. pseudoplatanus L.</i>	К. несправжньо-платановий	$2,658 - 0,002X_1 - 0,445X_2 + 0,167X_{12}$
<i>A. saccharinum L.</i>	К. цукристий	$2,994 + 0,342X_1 - 0,714X_2 + 0,397X_{12}$
<i>A. negundo L.</i>	К. ясенелистий	$1,960 - 0,002X_1 - 0,254X_2 - 0,051X_{12}$
<i>A. campestre L.</i>	К. польовий	$2,176 - 0,029X_1 - 0,306X_2 - 0,053X_{12}$
<i>A. tataricum L.</i>	К. татарський	$1,941 - 0,200X_1 - 0,205X_2 + 0,166X_{12}$
<i>A. semenovii Rgl.</i>	К. Семенова	$3,120 + 0,286X_1 - 0,586X_2 - 0,093X_{12}$
<i>A. monspesulanum L.</i>	К. монпельйський	$2,082 - 0,192X_1 - 0,409X_2 + 0,045X_{12}$
<i>A. trautvetteri Medw.</i>	К. траутветтера	$2,478 - 0,001X_1 - 0,235X_2 + 0,137X_{12}$
<i>A. ginnala Maxim.</i>	К. прирічний	$2,524 - 0,171X_1 - 0,126X_2 + 0,029X_{12}$

Примітка: X_1 – Pb; X_2 – Hg.

Від'ємний знак при коефіцієнтах рівняння вказує на негативний вплив кожного з факторів окремо і при їх сумісній дії на активність білоксинтезуючої системи кленів. Фактор, який має більший коефіцієнт, відповідно, в більшій мірі впливає на відповідь системи, обумовлюючи відхилення останньої від нормальної реакції. Силу впливу кожного з факторів можливо визначити кількісно за величиною коефіцієнтів регресії. Наявність сумісного впливу Pb та Hg на вміст водорозчинних білків визначали за коефіцієнтом X_{12} .

За результатами аналізу рівнянь регресії кожного з досліджуваних видів встановлено негативний вплив ртуті та свинцю на вміст водорозчинних фракцій білка. Досліджувані важкі метали пригнічують синтез білків, що може бути обумовлено зниженням функціональної активності нуклеїнових кислот, а також лімітуванням синтезу енерговмісних сполук внаслідок гальмування процесів дихання і фотосинтезу. Слід також зазначити, що свинець пригнічує процеси полімеризації пептидів у білки (Goring, 1989). Інгібіторні властивості ртуті та свинцю можуть пояснюватись, крім того, деструктивною направленістю процесів щодо існуючих білків. Реакція зниження вмісту водорозчинних фракцій білка у листках рослин є характерною реакцією білоксинтезуючої системи на вплив важких металів, про що свідчать дані й інших авторів (Іванченко, 2009).

Нашими дослідженнями виявлено видоспецифічні, кількісно оцінені особливості для різних видів рослин роду *Acer L.* Крім того, різниця коефіцієнтів X_1 та X_2 надає можливість диференціювати силу впливу кожного з металів. При цьому встановлено, що лімітуючий вплив Hg у 2–10 разів потужніший за вплив іншого фактора – свинцю відповідної концентрації та до 100 разів – фактора сумісного впливу (Hg^{2+} , Pb^{2+}). Така особливість може бути пояснена токсичним впливом ртуті на білковий обмін за рахунок зв'язування Hg^{2+} із сульфгідратними групами білкових молекул і їх блокуванням (Скугорева, 2006).

Найбільш чутливими до дії важких металів за однакової концентрації металів виявились *A. saccharinum* та *A. semenovii*. Максимальний негативний ефект на білковий обмін цих видів спостерігається під впливом ртуті, коефіцієнт регресії, що відображає дію цього фактору (X_2) від 3 до 7 разів перевищує негативний ефект ртуті у інших видів, до 10 разів перевищує ефект іншого фактора – свинцю. Під впливом свинцю відзначається зростання вмісту білка у *A. semenovii*, що вказує на нестабільність білкової системи у стресових умовах, хоча подібні результати стимуляції білкового обміну важкими металами відзначали й раніше (Филоник, 2005).

Мінімальний негативний ефект ртуті ($A_2=0,126$) відмічено для *A. ginnala*. Коефіцієнти регресії, що показують вплив ртуті на білковий режим кленів інших видів, коливаються у межах від 0,205 у *A. tataricum* до 0,445 у *A. pseudoplatanus*. Можна припустити, що даний діапазон є нормою реакції білкової системи на вплив ртуті для досліджуваних видів кленів.

Під дією свинцю відзначається значно менший негативний вплив на активність білоксинтезуючої системи, так як в рівняннях, що описують вміст водорозчинних білків деяких видів, відповідні коефіцієнти малозначущі, а вплив практично відсутній ($A_1=0,001-0,002$). Так, види *A. pseudoplatanus*, *A. trautvetteri* характеризуються незначимим коефіцієнтом впливу Pb, відповідно як і

північноамериканський вид *A. negundo*. Така особливість може вказувати на певні механізми детоксикації кожного з відзначених видів, обумовлюючи стійкість до дії свинцю.

Незначний вплив свинцю, що описується у рівняннях коефіцієнтом, рівним 0,03, відмічено для аборигенних видів *A. platanoides* та *A. campestre*. Слід зазначити, що рівняння регресії для цих видів є ідентичними (позитивний сумісний вплив ртуті та свинцю у *A. platanoides* можна не враховувати: $A_1=+0,005$), відповідно характер відповіді білоксинтетичної системи на вплив ртуті та свинцю в обох видів підпорядковується однаковим регресійним моделям. Таким чином, можна спрогнозувати відповідь білкової системи одного виду, знаючи особливості відповіді іншого в умовах забруднення важкими металами, що є важливим при інтродукційних дослідженнях і в питаннях розширення видового різноманіття рослин на техногенно забруднених територіях.

Подібна еквівалентність рівнянь відмічається для видів *A. tataricum*, що є аборигенним видом, та інтродуцентом з Далекого Сходу – *A. ginnala*. За величиною коефіцієнтів відзначається більша стійкість до дії важких металів у *A. ginnala* при більш високих абсолютних показниках вмісту розчинного білка, про що свідчить коефіцієнт A_0 . Для даних видів значення коефіцієнту впливу свинцю знаходиться на середньому рівні порівняно з іншими видами кленів, проте коефіцієнт дії ртуті нижчий у 1,5–2 рази за такий у більшості інших видів. Сумісний вплив металів позитивно впливає на функціонування білкової системи (коефіцієнт $A_{12}=+0,166$ та $+0,029$ для *A. tataricum* та *A. ginnala* відповідно). Отримані регресійні рівняння описують дані види як стійкі до впливу важких металів за показниками білкового обміну. Відомо, що *A. tataricum* та *A. ginnala* є стійкими до гідротермічного і сольового (*A. tataricum*) стресів. Відповідно, можна стверджувати, що дані статистичного аналізу кількісно, у порівнянні з іншими видами роду, підтверджують уявлення про стійкість до впливу важких металів видів, які в умовах природного ареалу здатні витримувати фізіологічну та фізичну посуху.

Для всіх досліджуваних видів сумісний вплив металів виявився незначним, за винятком *A. saccharinum*, що може вказувати на підвищену чутливість цього виду та нестабільність білкової системи. Проте високий коефіцієнт A_0 (високі показники абсолютного вмісту водорозчинних білків) вказує на позитивний характер адаптивних реакцій *A. saccharinum*. Відмічається підвищення активності білоксинтезуючої системи при сумісному впливі ртуті і свинцю, на що вказує коефіцієнт A_{12} . Тобто сумісний вплив даних металів спричиняє стимулюючий ефект на білкову систему, що може бути обумовлено антагоністичною дією обох металів у рослинному організмі, заміщенням свинцем більш токсичної ртуті. У деяких видів сумісний ефект незначний, майже відсутній, вміст білків залишається стабільним (*A. pseudoplatanus*, *A. trautvetteri*, *A. negundo*).

Інтерпретація результатів планованого факторного експерименту з використанням математичної моделі кількісно описує характер впливу ртуті та свинцю, як окремо, так і двох металів одночасно. Визначено не лише знак впливу, позитивний чи негативний, а й силу впливу кожного з металів.

У ході дослідження визначено кількісний вплив кожного з факторів, якими виступали ртуть і свинець. За результатами аналізу встановлено ряд закономірностей. Відзначено подібність реакцій видів, що мають філогенетичну спорідненість та займають схожі природні ніші у природних ареалах розповсюдження (*A. tataricum*, *A. ginnala*), у аборигенних видів Степового Придніпров'я (*A. platanoides*, *A. campestre*), у найменш стійких видів (*A. saccharinum* та *A. semenovii*). За показниками регресійних рівнянь визначено характер активності білоксинтезуючої системи видів роду Клен у відповідь на вплив важких металів. Види, що мають ідентичні рівняння регресії відповідно до аборигенних видів за показниками білкового обміну, є стійкими і можуть бути рекомендовані до широкого залучення в озеленення промислових територій (*A. trautvetteri*, *A. ginnala*) та територій з незначним забрудненням ртуттю – *A. pseudoplatanus*. За допомогою коефіцієнтів регресії визначено найбільш чутливі та стійкі до впливу важких металів види.

Загалом, метод регресійних рівнянь дає можливість визначити особливості білкового обміну, як передумову стійкості виду до окремих максимально значущих факторів навколишнього середовища, наприклад, важких металів, та визначити характер відповіді системи на виокремлений фактор.

Список літератури

- Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 142с. /Alekseyev Yu.V. Tyazhelyye metally v pochvakh i rasteniyakh. – L.: Agropromizdat, 1987. – 142s./
Волчевська-Козак О.Є., Кифорук І.М. Білковий комплекс рослин ріпака при абіотичних стресах // Онтогенез рослин у природному та трансформованому середовищі. Мат. міжн. конф. – Львів, 1998. –

- C. 193. /Volchevska-Kozak O.Ye., Kyforuk I.M. Bilkovyy kompleks roslin ripaka pri abiotychnykh stresakh // Ontogenez roslin u prirodnomu ta transformovanomu seredovysshchi. Mat. mizhn. konf. – Lviv, 1998. – S. 193./
- Гавриленко А.К. Планирование и обработка эксперимента в пакете STATGRAPHICS. – Екатеринбург: Изд-во УрГУПС, 2012. – 30с. /Gavrilenko A.K. Planirovaniye i obrabotka eksperimenta v pakete STATGRAPHICS.– Yekaterinburg: Izd-vo UrGUPS. – 2012. – 30s./
- Голов'яно І.А., Косаківська І.В. Вплив температурних стресів на якісний та кількісний склад білків різних органів *Phaseolus vulgaris* L. на ранніх етапах вегетативного розвитку // Мат. XII з'їзду Українського ботанічного товариства. – Одеса, 2006. – С.424. /Golov'yanko I.A., Kosakivs'ka I.V. Vplyv temperaturnykh stresiv na yakisnyy ta kilkisnyy sklad bilkiv riznykh organiv *Phaseolus vulgaris* L. na rannikh etapakh vegetatyvnogo rozvytku // Mat. XII z'yizdu Ukrayinskogo botanichnogo tovarystva – Odesa, 2006. – S.424./
- Долгова Л.Г. Вміст сумарних білків в річному циклі представників роду *Deutzia* Thunb., інтродукованих у степову зону України // Тези доп. міжн. наук. конф., присвяченої 150-річчю ботанічного саду Львівського нац. ун-ту. – Львів, 2004. – С. 15–17. /Dolgova L.G. Vmist sumarnykh bilkiv v richnomu tsykli predstavnykiv rodu *Deutzia* Thunb., introdokovanykh u stepovu zonu Ukrainy // Tezy dop. mizhn. nauk. konf., prysvyachenoї 150-richchyu botanichnogo sadu Lvivskogo nats. un-tu. – Lviv, 2004. – S. 15–17./
- Іванченко О.Є. Вплив важких металів на метаболізм азоту рослин // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя. – 2009. – С. 69–79. /Ivanchenko O. Ye. Vplyv vajkih metaliv na metabolizm azotu roslin // Pitannya bioindikacii ta ekologii. – Zaporizhzhya. – 2009. – S. 69-79./
- Косаківська І.В. Особливості функціонування білкової системи в умовах стресу // Укр. бот. журн. – 1996. – Т.53, №3. – С. 238–251. /Kosakivska I.V. Osoblyvosti funktsionuvannya bilkovoyi systemy v umovakh stresu // Ukr. bot. zhurn. – 1996. – T. 53, №3. – S. 238–251./
- Пастухова Н.Л. Детоксикация тяжелых металлов у растений // Проблемы экологии та охорони природи техногенного регіону: міжвід. зб. наук. праць / Відп. ред. С.В.Беспалова. – Донецьк: ДонНУ, 2008. – Вип.8. – С. 218–225. /Pastukhova N.L. Detoksikatsiya tyazhelykh metallov u rasteniy // Problemy ekologii ta okhorony pryrody tekhnogennogo regionu: mizhvid. zb. nauk. prats'. / Vidp. red. S.V.Bespalova. – Donetsk: DonNU, 2008. – Vyp.8. – S. 218–225./
- Некрасова Г.Ф., Киселева І.С. Руководство к лабораторным и практическим занятиям. – Екатеринбург: Уральский государственный университет, 2008. – 157с. /Nekrasova G.F., Kiseleva I.S. Rukovodstvo k laboratornym i prakticheskim zanyatiyam. – Yekaterinburg: Uralskiy gosudarstvennyy universitet. – 2008. – 157s./
- Скугорева С.Г. Действие нитрата ртути (II) на рост и развитие проростков ячменя, выращенных на гидропонике // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: научный и образовательный аспекты: Матер. Всерос. науч. шк. – Киров, 2005. – С. 81–84. /Skugoreva S.G. Deystviye nitrata rtuti (II) na rost i razvitiye prorstkov yachmenya, vyrashchennykh na gidroponike // Aktualnyye problemy regionalnogo ekologicheskogo monitoringa: nauchnyy i obrazovatelnyy aspekty: Mater. Vseros. nauch. shk. – Kirov, 2005. – S. 81–84./
- Филоник І.А. Комплексное действие гербицида фронтьер и тяжелых металлов на систему протеолиза и белковый обмен в зерне кукурузы при прорастании // Актуальные проблемы экологии. Мат. I межд. науч. конф. – Гродно, 2005. – Ч.2. – С. 54–57. /Filonik I.A. Kompleksnoye deystviye gerbitsida front'yer i tyazhelykh metallov na sistemu proteoliza i belkovyy obmen v zerne kukuruzy pri prorstanii // Aktualnye problemy ekologii. Mat. I mezhd. nauch. konf. – Grodno, 2005. – Ch.2. – S. 54–57./
- Хромих Н.О., Більчук В.С. Активність глутатіон-S-трансферази проростків кукурудзи за комбінованого впливу високої температури та важких металів // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2009. – Вип.17, т.2. – С. 122–126. /Khromykh N.O., Bil'chuk V.S. Aktyvnist' glutation-S-transferazy prorstkiv kukurudzy za kombinovanogo vplyvu vysokoyi temperatury ta vazhkykh metaliv // Visnyk Dnipropetrovskogo universytetu. Biologiya. Ekologiya. – 2009. – Vyp.17, t.2. – S. 122–126./
- Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. – Уфа: Гилем, 2001. – 160с. /Shakirova F.M. Nespetsificheskaya ustoychivost rasteniy k stressovym faktoram i yeye regulyatsiya. – Ufa: Gilem, 2001. – 160s./
- Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. – 1976. – Vol.72. – P. 248–254.
- Goring H. Biochemical changes of *Aesculus hippocastanum* under influence of heavy metals // Miner. Nutr. Plants. Tras. Int. Symp. Plants Nutr. – 1989. – Vol.9, №6. – P.103–109.

Представлено: Ю.В.Лихолат / Presented by: Yu.V.Lykholat

Рецензент: В.В.Жмурко / Reviewer: V.V.Zhmurko

Подано до редакції / Received: 15.12.2015

••• КОРОТКІ ПОВІДОМЛЕННЯ ••• BRIEF COMMUNICATIONS •••

УДК: [57.04 + 616.5]. 616-003. 616-008

Влияние аутотрансплантации фибробластами и композицией фибробластов с кератиноцитами в зону лучевого ожога кожи на динамику экспрессии генов металлотioneинов, убиквитина и белка p53 Л.В.Алтухова

*Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
altuhovalv@gmail.com*

Изучена экспрессия генов металлотioneинов 1–5, убиквитина B, белка p53 и их продуктов в зоне рентгеновского ожога кожи 3-й степени у морских свинок при ежедневной 35-суточной аутотрансплантации в неё фибробластов и смеси фибробластов с кератиноцитами, начатой сразу после облучения. Показано, что в зоне ожога непрерывно снижается экспрессия генов металлотioneинов 1–5, убиквитина B и содержание этих белков, а экспрессия гена белка p53 и его содержание повышаются. Введение в зону ожога аутофибробластов или их смеси с аутокератиноцитами повышает (в большей степени клеточная смесь) экспрессию генов металлотioneинов 1–5 и убиквитина B и их содержание при снижении экспрессии гена белка p53 и нормализации его содержания.

Ключевые слова: *лучевой ожог, фибробласты, кератиноциты, аутотрансплантация, металлотioneины, убиквитин, белок p53.*

Вплив аутотрансплантації фібробластами і композицією фібробластів з кератиноцитами в зону променевого опіку шкіри на динаміку експресії генів металотіонеїнів, убіквітину і білка p53 Л.В.Алтухова

Вивчено експресію генів металотіонеїнів 1–5, убіквітину B, білка p53 та їх продуктів у зоні рентгенівського опіку шкіри 3-го ступеня у морських свинок при щоденній 35-добовій аутотрансплантації в неї фібробластів і суміші фібробластів з кератиноцитами, що була розпочата відразу після опромінення. Показано, що в зоні опіку безперервно знижується експресія генів металотіонеїнів 1–5, убіквітину B і вміст цих білків, а експресія гену білка p53 і його вміст підвищуються. Введення в зону опіку аутофібробластів або їх суміші з аутокератиноцитами підвищує (більшою мірою клітинна суміш) експресію генів металотіонеїнів 1–5 і убіквітину B та їх вміст при зниженні експресії гена білка p53 і нормалізації його вмісту.

Ключові слова: *променевий опік, фібробласти, кератиноцити, аутотрансплантація, металотіонеїни, убіквітин, білок p53.*

Effect of autotransplantation of fibroblasts and keratinocytes with fibroblasts mixture in the area of skin radiation burn on the dynamics of metallothioneins, ubiquitin and p53 genes expression L.V.Altuhova

There has been studied gene expression of metallothioneins 1–5, ubiquitin B, p53 protein and their products in the area of the 3rd degree X-ray skin burn in guinea pigs at daily 35-day autotransplantation of fibroblasts and a mixture of fibroblasts and keratinocytes started immediately after exposure. It has been shown that in the burn zone gene expression of metallothioneins 1–5, ubiquitin B and content of these proteins continually decreases, and gene expression of p53 protein and its content increase. Introduction of autofibroblasts or mixtures thereof with keratinocytes into the burn zone increases metallothioneins 1–5 and ubiquitin B gene expression and content of these proteins (to a greater degree at cell mixture administering), while reducing p53 protein gene expression and normalization of its content.

Key words: *radiation burn, fibroblasts, keratinocytes, autotransplantation, metallothioneins, ubiquitin, p53.*

Введение

В предыдущих работах (Кот и др., 2013; Алтухова и др., 2013; Алтухова и др., 2015) было показано, что ежедневное глубокое введение в течение 35 суток как смеси аутофибробластов с аутокератиноцитами, так и одних аутофибробластов в зону рентгеновского ожога кожи у морских свинок, начатое через 1 час после облучения, приводит к существенному торможению развития ожога и заживлению лучевой язвы. В основе этого лежит повышение уровня экспрессии генов структурных и регуляторных белков, гликозаминогликанов, ферментов их синтеза и распада, а также генов факторов роста фибробластов и противовоспалительных цитокинов, в условиях непрерывного замещения гибнущих клеток живыми в зоне ожога. Лечебная эффективность аутотрансплантации смесью фибробластов с кератиноцитами существенно выше по сравнению с аутотрансплантацией одними только фибробластами. Это является результатом взаимной стимуляции аутофибробластов и аутокератиноцитов к пролиферации и синтезу биологически активных веществ, индуцирующих регенерацию тканей и заживление раны (Blomme et al., 1999; Werner et al., 2007).

К таким веществам относятся металлотioneины, убиквитин и белок p53, которые обладают регуляторными и защитными свойствами, особенно важными в условиях стресса различного происхождения.

В настоящее время установлено, что металлотioneины, кроме детоксикации ионов тяжёлых металлов путём их связывания, поддерживают равновесие в окислительно-восстановительных реакциях и могут играть роль полифункциональных внутриклеточных регуляторов, принимающих участие в процессах клеточной пролиферации, дифференцировки и апоптоза (Пыхтеева, 2010; Данилин, 2010; Кутяков, Салмина, 2014).

Убиквитин участвует в деградации белков, пролиферации и дифференцировке клеток, репарации ДНК, а также в процессах ответной реакции на стресс (Schnell, Hicke, 2003; Kimura, Tanaka, 2010).

Белок p53 контролирует клеточный цикл и репликацию ДНК и в стрессовом состоянии запускает апоптоз, обеспечивая стабильность генома (Lowe et al., 1993).

В данной работе изучена динамика экспрессии генов этих белков и их содержания в зоне ожога при обоих методах аутотрансплантации.

Объекты и методы исследования

Эксперименты проведены на морских свинках массой 350–450 г с соблюдением рекомендаций о нормах биомедицинской этики, согласно закону Украины «Про захист тварин від жорстокого поводження, 2006» (<http://www.uapravo.net/data/base12/ukr12108.htm>).

Лучевые ожоги 3-й степени кожи левого бедра вызывали у животных рентгеновским излучением, как описано в (Altuhova et al., 2015). Фибробласты и кератиноциты получали стандартными методами (Rittié, Fisher, 2005) и (Shaw, 1996) соответственно, из биоптатов кожи правого бедра, взятых за 32 суток до облучения. Для аутотрансплантации использовали оба типа клеток 3-го пассажа, которые хранили в жидком азоте (Келлер и др., 2000). Объёмную аутотрансплантацию проводили 6 инъекциями по контуру зоны облучения под углом 45° к её центру на глубину 1 мм. Каждая инъекция содержала $(200-210) \times 10^3$ фибробластов либо смесь $(150-160) \times 10^3$ фибробластов + $(130-140) \times 10^3$ кератиноцитов в 100 мкл физиологического раствора.

Образцы тканей из зоны ожога облучённых нелеченных и леченных, а также из аналогичных участков правого бедра у контрольных необлучённых животных брали после декапитации в 1-е, 20-е и 35-е сутки аутотрансплантации.

После выделения из образцов тотальной РНК (наборы «RNeasy FFPE Kit», США) и синтеза кДНК (наборы QIAGEN OneStep RT-PCR Kit, США) с использованием ген-специфичных праймеров и Су3-меченных нуклеотидов (производство Arrayit и Life Technologies, США, соответственно) проводили амплификацию на термоциклере BIO-RAD iCycler.

Экспрессию генов измеряли с помощью гибридизации на ДНК-микрочипах (производство Arrayit, США). Отмывку проводили в камерах для гибридизации SecureSeal.

Содержание исследуемых белков в образцах тканей проводили иммунохимическим анализом с использованием ELISA-микрочипов и наборов Antibody Array Assay Kit (KAS20, Full Moon BioSystems, Inc.)

Оба типа чипов сканировали на конфокальном флуоресцентном сканере Affymetrix 428, используя программное обеспечение Jaguar. Полученные значения флуоресценции выражали в единицах флуоресценции (rfu)/мг ткани.

Анализ и статистическую обработку результатов экспериментов проводили в пакете программы Origin 7.5 pro (Glantz, 2007). Достоверными считали различия с $p \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

В табл. 1 приведены результаты измерения экспрессии генов изученных белков, а в табл. 2 – содержание этих белков в области ожога кожи у облучённых нелеченных и леченных обоими видами аутотрансплантации животных, а также в аналогичных участках кожи контрольных необлученных животных.

Таблица 1.

Влияние аутотрансплантации фибробластами и смесью фибробластов с кератиноцитами в зону лучевого ожога кожи у морских свинок на динамику экспрессии генов металлотионеинов, убиквитина и белка p53, (rfu/мг ткани) $\times 10^3$

Сутки после облучения	Условия облучения и лечения животных	Белок и его ген							
		Металло-тионеин 1	Металло-тионеин 2	Металло-тионеин 3	Металло-тионеин 4	Металло-тионеин 5	Убиквитин Б	Белок p53	
		MTL1	MTL2	MTL3	MTL4	MTL5	UBB	TP53	
1	Необлучённые	193,3 \pm 3,9	145,9 \pm 2,9	137,1 \pm 2,7	128,2 \pm 2,6	175,5 \pm 3,5	569,9 \pm 11,4	150,9 \pm 3,0	
20	Облучённые нелеченные	1,04 $\pm 0,02^*$	0,79 $\pm 0,02^*$	0,74 $\pm 0,02^*$	0,69 $\pm 0,01^*$	0,95 $\pm 0,02^*$	3,08 $\pm 0,06^*$	447,8 $\pm 9,0^*$	
	Аутотрансплантация	Фибробласты	0,39 $\pm 0,01^*$	3,27 $\pm 0,07^*$	1,70 $\pm 0,04^*$	1,07 $\pm 0,02^*$	32,0 $\pm 0,7^*$	1,91 $\pm 0,03^*$	1,31 $\pm 0,03^*$
		Фибробласты и кератиноциты	406,4 $\pm 8,1^{*,**}$	212,1 \pm 4,3 *,**	281,4 \pm 5,6 *,**	216,5 \pm 4,3 *,**	402,1 \pm 8,0 *,**	424,4 \pm 8,5 *,**	214,7 \pm 4,3 *,**
35	Облучённые нелеченные	0,37 $\pm 0,01^*$	0,28 $\pm 0,01^*$	0,26 $\pm 0,01^*$	0,25 $\pm 0,01^*$	0,34 $\pm 0,01^*$	1,10 $\pm 0,02^*$	0,29 $\pm 0,01^*$	
	Аутотрансплантация	Фибробласты	56,7 $\pm 1,1^*$	52,1 $\pm 1,0^*$	51,3 $\pm 1,0^*$	53,5 $\pm 1,1^*$	55,3 $\pm 1,1^*$	94,5 $\pm 1,9^*$	52,6 $\pm 1,0^*$
		Фибробласты и кератиноциты	650,3 \pm 13,0 *,**	339,4 \pm 6,8 *,**	450,3 \pm 9,0 *,**	346,4 \pm 7,1 *,**	643,3 \pm 13,0 *,**	689,0 \pm 13,8 *,**	343,5 $\pm 6,9^{*,**}$

* – различия достоверны ($p < 0,05$) по сравнению с необлучёнными животными;

** – различия достоверны ($p < 0,05$) по сравнению с трансплантацией аутофибробластами на соответствующие сутки.

Как видно, в зоне ожога у облучённых животных, которых не лечили аутотрансплантацией, экспрессия генов всех металлотионеинов после облучения существенно и одинаково – в 185 раз снижается на 20-е сутки, а на 35-е она меньше контроля, в среднем, в 520 раз. При трансплантации только аутофибробластами и на 20-е, и на 35-е сутки экспрессия этих генов по-прежнему ниже контроля, хотя и в меньшей степени, чем у нелеченных животных. В то же время трансплантация смесью аутофибробластов с аутокератиноцитами повышает экспрессию этих белков по отношению к контролю – в среднем в 2 и 3 раза на 20-е и 35-е сутки соответственно.

При этом содержание металлотионеинов в зоне ожога у нелеченных животных в первые же сутки после облучения резко падает и в течение всей продолжительности эксперимента остаётся близкой к нулю. Нормализация их содержания при трансплантации аутофибробластами наступает только на 35-е сутки. Смесью аутофибробластов с аутокератиноцитами уже на 20-е сутки приводит к превышению содержания металлотионеинов, в среднем в 6, а на 35-е – в 10 раз по отношению к контролю.

Аналогичным образом изменяются экспрессия гена убиквитина Б и его содержание в зоне ожога у облучённых нелеченных и леченных обоими видами аутотрансплантации животных.

Таблица 2.
Влияние аутотрансплантации фибробластами и смесью фибробластов с кератиноцитами в зону лучевого ожога кожи у морских свинок на динамику содержания в ней металлотioneинов, убиквитина и белка p53, rflu/мг ткани

Сутки после облучения	Условия облучения и лечения животных	Белок							
		Металлотioneин 1	Металлотioneин 2	Металлотioneин 3	Металлотioneин 4	Металлотioneин 5	Убиквитин Б	Белок p53	
1	Необлучённые	657±13	496±10	466±9,3	436±8,7	597±12	1938±39	513±10	
20	Облучённые нелеченные	7±0,14*	5±0,10*	5±0,10*	5±0,01*	7±0,14*	21±0,42*	3108±62*	
	Аутотрансплантация	Фибробласты	51±1,0*	93±1,9*	59±1,2*	114±2,3*	54±1,1*	51±1,0*	781±16*
		Фибробласты и кератиноциты	4462 ±89*,**	2328 ±47*,**	3089 ±62*,**	2376 ±48*,**	4413 ±88*,**	4659 ±93*,**	557 ±71*,**
35	Облучённые нелеченные	5±0,10*	3±0,10*	3±0,10*	3±0,10*	4±0,10*	14±0,28*	3072±61*	
	Аутотрансплантация	Фибробласты	623 ±12*	572 ±11*	563 ±11*	587 ±12*	607 ±12*	1037 ±21*	578 ±12*
		Фибробласты и кератиноциты	7138 ±143*,**	3726 ±75*,**	4943 ±99*,**	3802 ±76*,**	7061 ±141*,**	7564 ±151*,**	771 ±15*,**

* – различия достоверны ($p < 0,05$) по сравнению с необлучёнными животными;

** – различия достоверны ($p < 0,05$) по сравнению с трансплантацией аутофибробластами на соответствующие сутки.

Полученные результаты качественно совпадают с динамикой экспрессии генов ферментов антиоксидантного стресса и их содержанием в зоне ожога у облучённых нелеченных животных. Совпадает также и характер возвращения измеренных показателей и показателей оксидативного стресса к контрольным значениям при аутотрансплантации в зону ожога (Altukhova et al., 2015).

Это указывает на участие металлотioneинов и убиквитина Б в процессах антиоксидантной защиты от свободных радикалов, возникающих в зоне ожога в результате облучения.

Совершенно по-иному выглядит динамика экспрессии гена и содержания белка p53 в зоне ожога у животных, как нелеченных, так и леченных аутотрансплантацией. Так, у нелеченных животных непосредственно после облучения экспрессия гена p53 в этой зоне возрастает и на 20-е сутки превышает контроль в 3 раза, а на 35-е экспрессия практически исчезает. При введении фибробластов экспрессия гена p53 резко снижается на 20-е и повышается на 35-е сутки после облучения, оставаясь всё же втрое ниже контроля. Введение же смеси аутофибробластов с аутокератиноцитами регулярно повышает экспрессию этого гена – в 1,4 и 2,3 раза на 20-е и 35-е сутки соответственно по отношению к контролю.

При этом значительное – в 6 раз большее, чем в контроле, содержание белка p53 в зоне ожога у облучённых нелеченных животных наблюдается на протяжении всего эксперимента. Введение как фибробластов, так и смеси аутофибробластов с аутокератиноцитами снимает это превышение, так что и на 20-е, и на 35-е сутки содержание этого белка в зоне ожога близко к величине контроля, отличаясь от него не более чем в 1,5 раза.

Обнаруженные особенности динамики экспрессии гена и содержания белка p53 в зоне лучевого ожога у животных, как нелеченных, так и леченных аутотрансплантацией, хорошо согласуются с его функциональной ролью. Среди стрессовых стимулов, которые приводят к активации белка p53, ионизирующее излучение играет немаловажную роль (Абраменко и др., 2008). Ведущим фактором при этом являются повреждения ДНК, возникающие при гибели клеток как в результате прямого действия радиации во время облучения, так и под воздействием свободных радикалов, непрерывно появляющихся впоследствии в результате цепных процессов. Поэтому у нелеченных животных экспрессия гена p53 наиболее высока именно в первое время после облучения, в период массовой

гибели клеток. Регулярное введение только аутофибробластов в зону ожога в используемом количестве оказывается недостаточным для нормализации уровня экспрессии и содержания белка p53. Смесь же аутофибробластов с аутокератиноцитами оказывается более эффективной.

Выводы

1. Развитие в течение 35 суток после облучения рентгеновского ожога кожи у морских свинок сопровождается непрерывным снижением экспрессии генов металлотионеинов 1–5, убиквитина Б и содержания этих белков с одновременным повышением экспрессии гена белка p53 и его содержания в зоне ожога.

2. Эти различия связаны с преимущественным участием белка p53 в процессах апоптоза облучённых клеток, а металлотионеинов 1–5 и убиквитина Б – в нейтрализации возникших при облучении свободных радикалов.

3. Введение в зону ожога аутофибробластов или их смеси с аутокератиноцитами в концентрациях, соответствующих таковым в здоровой коже, повышает (в большей степени клеточная смесь) экспрессию генов металлотионеинов 1–5 и убиквитина Б и их содержания при снижении экспрессии гена белка p53 и нормализации его содержания.

Список литературы

- Абраменко И.В., Завгородняя А.В., Балан В.И. и др. Индукция p53-зависимого апоптоза под действием ионизирующего излучения в лимфоидных клетках больных В-клеточным хроническим лимфолейкозом // Онкология. – 2008. – Т.10, №2. – С. 225–229. /Abramenko I.V., Zavgorodnyaya A.V., Balan V.I. i dr. Induktsiya p53-zavisimogo apoptoza pod deystviyem ioniziruyushchego izlucheniya v limfoidnykh kletkakh bol'nykh V-kletochnym khronicheskim limfoleykozom // Onkologiya. – 2008. – Т.10, №2. – С. 225–229./
- Алтухова Л.В., Гриценко М.А., Кот Е.В. и др. Нормализация содержания соединительнотканых клеток и структурных биополимеров межклеточного матрикса в зоне локального лучевого ожога кожи объемной трансплантацией аутофибробластов // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2013. – №1079, вип.18. – С. 5–8. /Altukhova L.V., Gritsenko M.A., Kot Ye.V. i dr. Normalizatsiya sodержaniya soyedinitel'notkannykh kletok i strukturnykh biopolimerov mezhklyetchnogo matriksa v zone lokal'nogo lucheвого ozhoga kozhi obyemnoy transplantatsiyey autofibroblastov // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2013. – №1079, vyp.18. – С. 5–8./
- Алтухова Л.В., Кот Е.В., Кот Ю.Г. и др. Сравнение эффективности тормозящего действия объемной аутотрансплантации фибробластов и композиции фибробластов с кератиноцитами на развитие локального лучевого ожога кожи // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2015. – Вип.24, №1153. – С. 103–109. /Altukhova L.V., Kot Ye.V., Kot Yu.G. i dr. Sravneniye effektivnosti tormozyashchego deystviya obyemnoy autotransplantatsii fibroblastov i kompozitsii fibroblastov s keratinotsitami na razvitiye lokal'nogo lucheвого ozhoga kozhi // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2015. – Vyp.24, №1153. – С. 103–109./
- Данилин И.А. Металлотионеины как биомаркеры при действии на организм тяжёлых металлов и ионизирующего излучения. Дисс. ... д-ра биол. наук. – М., 2010. – 287с. /Danilin I.A. Metallotioneiny kak biomarkery pri deystvii na organizm tyazhyolykh metallov i ioniziruyushchego izlucheniya. Diss. ... d-ra biol. nauk. – М., 2010. – 287s./
- Келлер Г., Себастиан Дж., Лакомбе Ю. и др. Сохранность инъецируемых аутологичных человеческих фибробластов // Бюл. Эксп. Биол. Мед. – 2000. – Т.130 (8). – С. 203–206. /Keller G., Sebastian Dzh., Lakombe Yu. i dr. Sohrannost' inyetsiruyemykh autologichnykh chelovecheskikh fibroblastov // Byul. Eksp. Biol. Med. – 2000. – Т.130 (8). – С. 203–206./
- Кот Ю.Г., Кот Е.В., Перский Е.Э. и др. Торможение развития локального лучевого ожога объемной аутотрансплантацией фибробластов // Доповіді Національної академії наук України. Математика, природознавство, технічні науки. – 2013. – №4. – С. 144–147. /Kot Yu.G., Kot Ye.V., Perskiy Ye.E. i dr. Tormozheniye razvitiya lokal'nogo lucheвого ozhoga obyemnoy autotransplantatsiyey fibroblastov // Dopovidi Natsional'noi akademii nauk Ukrainy. Matematyka, pryrodoznavstvo, tehnicni nauky. – 2013. – №4. – С. 144–147./
- Кутяков В.А., Салмина А.Б. Металлотионеины как сенсоры и регуляторы обмена металлов в клетках // Бюллетень сибирской медицины. – 2014. – Т.13, №3. – С. 91–99. /Kutyakov V.A., Salmina A.B. Metallotioneiny kak sensory i regulatory obmena metallov v kletkakh // Byulleten' sibirskoy meditsiny. – 2014. – Т.13, №3. – С. 91–99./
- Пыхтеева Е.Г. Металлотионеин: биологические функции. 2. Роль металлотионеина в защите от оксидативного стресса // Актуальные проблемы транспортной медицины. – 2010. – №1 (19). – С. 114–120. /Pykhteyeva Ye.G. Metallotionein: biologicheskiye funktsii. 2. Rol' metallotioneina v zashchite ot oksidativnogo stressa // Aktual'nyye problemy transportnoy meditsiny. – 2010. – №1 (19). – С. 114–120./
- Altukhova L.V., Kot K.V., Kot Yu.G. et al. Biochemical mechanisms of skin radiation burns inhibition and healing by the volumetric autotransplantation of fibroblasts and keratinocytes with fibroblasts composition //

Вісник Дніпропетровського університету. Серія: Біологія. Екологія. – 2015. (в печаті). *Visnyk Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seriya: Biologiya. Ekologiya.* – 2015./

Blomme E.A., Sugimoto Y., Lin Y.C. et al. Parathyroid hormone-related protein is a positive regulator of keratinocyte growth factor expression by normal dermal fibroblasts // *Mol. Cell. Endocrinol.* – 1999. – Vol.152. – P. 189–197.

Glantz S.A. Primer of biostatistics. 4th edition. – McGraw-Hill, 2007. – 298p.

Kimura Y., Tanaka K. Regulatory mechanisms involved in the control of ubiquitin homeostasis // *J. Biochem.* – 2010. – Vol.147 (6). – P. 793–798.

Lowe S.W., Schmitt E.M., Smith S.W. et al. p53 is required for radiation-induced apoptosis in mouse thymocytes // *Nature.* – 1993. – Vol.362. – P. 847–849.

Rittié L., Fisher G.J. Isolation and culture of skin fibroblasts // *Methods in Molecular Medicine.* – 2005. – Vol.117. – P. 83–98.

Schnell J.D., Hicke L. Non-traditional functions of ubiquitin and ubiquitin-binding proteins // *J. Biol. Chem.* – 2003. – Vol.278 (38). – P. 35857–35860.

Shaw A.J. Epithelial cell culture. Reconstruction of human skin epidermis in vitro. The practical approach series. / Ed. D.Richwood, B.D.Hames. – 1996. – P. 179–200.

Werner S., Krieg T., Smola H. Keratinocyte-fibroblast interactions in wound healing // *J. Invest. Dermatol.* – 2007. – Vol.127 (5). – P. 998–1008.

Представлено: О.П.Білозоров / Presented by: A.P.Belozorov

Рецензент: Н.І.Буланкіна / Reviewer: N.I.Bulankina

Подано до редакції / Received: 01.10.2015

УДК: 577.12:577.112:577.24

Особенности цитотоксичности длительного введения ультрамалых доз ионов кадмия на фибробласты кожи, легкого, почек и роговицы крыс У Си, И.С.Пырина, Ю.Г.Кот, Е.В.Кот, Е.Э.Перский

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
kot_jurij@inbox.ru

В работе исследованы особенности цитотоксического действия ионов кадмия на фибробласты кожи, легкого, почек и роговицы, выделенных в культуру из органов животных, которые ежедневно в течение 36 суток получали с питьевой водой субмалые дозы Cd^{2+} (0,1 и 1 мкг/кг/сутки). Цитотоксичность оценивали по адгезионной и миграционной способности клеток, их распределению по ранней и поздней стадиям апоптоза, а также метаболической активности – соотношению АДФ/АТФ, содержанию коллагена, гликозаминогликанов и TGFbeta1 в монослое. Наибольшую устойчивость к действию ионов Cd^{2+} , в изученных концентрациях и сроках введения, демонстрировали фибробласты кожи и роговицы, при введении в обеих исследуемых дозах. Наиболее сильную цитотоксичность, уже на 15 сутки введения дозы 0,1 мкг/кг/сутки, проявили ионы Cd^{2+} в отношении фибробластов легкого. Введение дозы Cd^{2+} 1 мкг/кг/сутки приводило к увеличению цитотоксического эффекта на фибробласты легкого, но при этом еще и происходило значительное снижение метаболической активности клеток. Цитотоксический эффект дозы Cd^{2+} 1 мкг/кг/сутки на фибробласты почек был качественно подобен эффекту этой дозы на фибробласты легкого. При этом у фибробластов почек выявлена устойчивость к длительному воздействию Cd^{2+} в дозе 0,1 мкг/кг/сутки.

Ключевые слова: фибробласты кожи, легкого, почек и роговицы, ионы кадмия, цитотоксичность, адгезионная и миграционная способность клеток, апоптоз, отношение АДФ/АТФ, коллаген, гликозаминогликаны, TGFbeta1.

Особенности цитотоксичности тривалого введения ультрамалых доз ионов кадмия на фибробласты шкіри, легенів, нирок і рогівки щурів У Сі, І.С.Піріна, Ю.Г.Кот, К.В.Кот, Є.Е.Перський

У роботі досліджені особливості цитотоксичної дії іонів кадмію на фібробласти шкіри, легенів, нирок і рогівки, виділених в культуру з органів тварин, які щодня протягом 36 діб отримували з питною водою субмалі дози Cd^{2+} (0,1 і 1 мкг/кг/добу). Цитотоксичність оцінювали за адгезійною і міграційною здатністю клітин, їх розподілу за ранньою та пізньою стадіями апоптозу, а також за метаболічною активністю – співвідношенням АДФ/АТФ, вмістом колагену, глікозаминогликанів і TGFbeta1 у моношарі. Найбільшу стійкість до дії іонів Cd^{2+} , у вивчених концентраціях і термінах введення, демонстрували фібробласти шкіри і рогівки, при введенні в обох досліджуваних дозах. Найбільш сильну цитотоксичність, вже на 15 добу введення дози 0,1 мкг/кг/добу, проявили іони Cd^{2+} щодо фібробластів легенів. Введення дози Cd^{2+} 1 мкг/кг/добу призводило до збільшення цитотоксичного ефекту на фібробласти легенів, але при цьому ще й відбувалося значне зниження метаболічної активності клітин. Цитотоксичний ефект дози Cd^{2+} 1 мкг/кг/добу на фібробласти нирок був якісно подібний до ефекту цієї дози на фібробласти легенів. При цьому у фібробластів нирок виявлена стійкість до тривалого впливу Cd^{2+} у дозі 0,1 мкг/кг/добу.

Ключові слова: фібробласти шкіри, легенів, нирок і рогівки, іони кадмію, цитотоксичність, адгезійна і міграційна здатність клітин, апоптоз, відношення АДФ/АТФ, колаген, глікозаминогликаны, TGFbeta1.

The features of cytotoxicity of cadmium ions ultra-low doses prolonged administration on rats skin, lungs, kidneys and cornea fibroblasts U Si, I.S.Pyrina, Yu.G.Kot, Ye.V.Kot, Ye.E.Persky

There have been studied the features of the cytotoxic effect of cadmium ions on the skin, lungs, kidneys and cornea fibroblasts, which were isolated into the culture from the organs of animals which received the sub low doses of Cd^{2+} with drinking water during 36 days, daily. Cytotoxicity was assessed by the ability of cells for adhesion and migration, their distribution according to early and late stages of apoptosis, as well as metabolic activity – by the ratio ADP/ATP; by the content of collagen, glycosaminoglycans and TGFβ1. There has been shown the greatest sustainability of the cornea and skin fibroblasts to the action of Cd^{2+} ions in the concentrations and terms of administration which were investigated. Cd^{2+} ions in relation to lung fibroblasts demonstrated the

strongest cytotoxicity, already on the 15th day the administration of a dose Cd^{2+} 0.1 $\mu g/kg/day$. Administering of a dose Cd^{2+} 1 $\mu g/kg/day$ resulted in increased cytotoxic effect on fibroblasts of the lung, but also a significant decrease in metabolic activity of cells. The cytotoxic effect of a dose Cd^{2+} 1 $\mu g/kg/day$ on kidney fibroblasts was qualitatively similar to the effect of this dose on lung fibroblasts. Thus, kidney fibroblasts revealed the resistance to prolonged action of Cd^{2+} at a dose of 0.1 $\mu g/kg/day$.

Key words: *skin, lungs, kidneys and cornea fibroblasts, cytotoxicity, ability of cells for adhesion and migration, apoptosis, ratio ADP/ATP, collagen, glycosaminoglycans, TGF β 1.*

Введение

Известно, что фибробласты различных анатомических областей характеризуются морфофункциональной гетерогенностью и топографической дифференцировкой (Ryan et al., 2015). Эта гетерогенность формируется в эмбриогенезе, сохраняется в постнатальном периоде жизни, а также при выделении фибробластов из тканей в культуру (Sriram et al., 2015). Эти устойчивые органоспецифические особенности клеток должны определять характер их ответа на действие экзо- и эндогенных факторов, в частности – влияние ионов тяжелых металлов.

Кадмий, в жизнедеятельности человека и влиянии на его здоровье, занял прочное место, что связано с растущим его техническим применением (Toxicological profile ..., 2012; Verordnung ..., 2014). При этом острая интоксикация кадмием крайне редка, в течение жизни организм человека подвержен длительному влиянию малых и субмалых доз ионов кадмия (Cadmium ..., 2011).

Основной спектр работ по изучению продолжительного воздействия малых доз ионов тяжелых металлов, в том числе и кадмия, на метаболизм млекопитающих представлен исследованием эффектов на уровне печени, мочевого выделительной (Radosavljević, Mladenović, 2012; Johri et al., 2010) и половой систем (Siddiqui, 2010; Mason et al., 2005; El-Shahat et al., 2009), в меньшей степени – кроветворных органов (Berlin et al., 1962). Исследования на клетках in vitro ограничиваются в основном клетками нервной и иммунной систем (Gerspacher et al., 2009; Wang, Du, 2013; Marth, Jelovcan, 2011). Между тем практически нет работ, в которых бы исследовались клетки соединительной ткани, всеобъемлющее значение которой в функциональности организма млекопитающих в целом, и человека в частности, трудно переоценить.

Целью данной работы было исследовать особенности цитотоксического действия ионов кадмия на фибробласты кожи, легкого, почек и роговицы, выделенных в культуру из органов животных, которые ежедневно в течение 36 суток получали с питьевой водой субмалые дозы Cd^{2+} . Цитотоксичность оценивали по адгезионной и миграционной способности клеток, их распределению по ранней и поздней стадиям апоптоза, а также метаболической активности – соотношению АДФ/АТФ, содержанию коллагена, гликозаминогликанов и TGF β 1 в монослое (Apoptosis ..., 2008).

Материалы и методы исследования.

Экспериментальные животные. В работе использовались беспородные белые крысы-самцы возрастом 3 месяца, которые содержались в стандартных условиях вивария Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина. За две недели до эксперимента выборка животных переводилась на питьевую воду, тестируемую на отсутствие ионов кадмия. Пищевой рацион не изменялся.

Животные получали per oral воду, содержащую ионы кадмия, через стальной зонд (l=15 см, $D_{\text{внешн.}}=1$ мм) на протяжении 15 и 36 суток. Через каждые сутки перед введением все животные взвешивались натошак, и производился индивидуальный расчет количества вводимой жидкости так, чтобы концентрация ионов кадмия на единицу массы тела животного каждые сутки была одинаковой. Для приготовления раствора, содержащего ионы кадмия, использовали $CdCl_2 \times 2,5 H_2O$.

Известно, что для кадмия доза PTMI (provisional tolerable monthly intake; доза без риска возникновения побочных эффектов при однократном введении 1 раз в 30 суток) составляет 25 мкг $Cd^{2+}/кг$ (Cadmium ..., 2011). Учитывая модель ежедневного введения кадмия, длительные сроки запланированного эксперимента, известный кумулятивный эффект кадмия на ткани и органы организма и процент сорбции ионов кадмия из ЖКТ (до 10%), в качестве возможных доз минимального видимого цитотоксического эффекта при долгосрочном введении в течение 36 суток были выбраны дозы 0,1 и 1 мкг $Cd^{2+}/кг/сутки$.

Экспериментальные животные были разделены на следующие группы:

1. Животные, получавшие воду (Экония, 2015), не содержащую ионы кадмия (вода «Малютко», производство «Экония») на протяжении 15 и 36 суток.
2. Животные, получавшие 0,1 мкг Cd²⁺/кг/сутки, на протяжении 15 суток и 36 суток.
3. Животные, получавшие 1 мкг Cd²⁺/кг/сутки, на протяжении 15 суток и 36 суток.

На 15 и 36 сутки животных выводили из эксперимента. В экспериментах соблюдали рекомендации проведения медико-биологических исследований Украины и ЕС (Европейская конвенция..., 1998; Закон України..., 2006).

Выделение и исследование клеток in vitro. Первичные клетки фибробластов получали из биоптатов лимбальной области роговицы, кожи спины, правого легкого и почки, которые выделяли в асептических условиях. Выделение клеток из тканей проводили с использованием стандартных протоколов (Rittié, Fisher, 2005; Bueno, 2000; Bagloli et al., 2005; Gheisari, Soleimani, 2009). Количество и жизнеспособность выделенных из тканей клеток определяли, используя трипановый синий (Cadena-Herreraa, Esparza-De Lara, 2015), на автоматическом счетчике клеток Invitrogen Countess. Жизнеспособность клеток, используемых для исследований in vitro, составляла в среднем 86%.

Учитывая гетерогенность популяции клеток исследуемых органов, было проведена иммуномагнитная сепарация клеток с использованием магнитных штативов Invitrogen DynaMagnet и гранул Anti-Fibroblast MicroBeads для позитивной сепарации клеток (Positive cell isolation, 2015).

Выделенные фибробласты были разделены на группы для исследования:

1. Исследование адгезионной способности клеток. Клетки высевали на планшеты «Invitrogen Collagen Coated Plate» (Anti-fibroblast microbeads, 2015) с адгезивным покрытием из коллагена 1 типа и проводили подсчет прикрепившихся клеток через 24 часа после посева.

2. Исследование миграционной способности клеток. Миграционную способность клеток оценивали с помощью transwell-планшетов CytoSelect™ 24-Well Cell Migration Assay (Invitrogen collagen coated plate ...) по способности фибробластов мигрировать через мембрану с диаметром пор 8 μm. Количество мигрировавших клеток, через 48 часов после посева на мембрану, определяли колориметрически на микропланшетном ридере Bio-Тек FL600 (OD=560 нм).

3. Исследование способности Cd²⁺ индуцировать апоптоз. После выделения из тканей, методом проточной цитофлуорометрии определяли процент здоровых клеток, клеток, находящихся на ранней и поздней стадиях апоптоза. Использовали цитофлуорометер Guava PCA, программное обеспечение Guava Millipore Software 6.0.2 и наборы Guava Millipore Nexin (Guava millipore nexin protocol ...).

4. Исследование соотношения АДФ/АТФ в клетках. Непосредственно после выделения из тканей в клетках оценивали соотношение АДФ/АТФ с помощью тест-набора ADP/ATP Ratio Assay Kit (Abcam) люминесцентным методом (ADP/ATP ratio ..., 2015) на люминометре Berthold Sirius.

5. Исследование метаболической активности клеток. Клетки высевали на культуральные матрасы Corning 25 см³ и культивировали 15 суток со сменой среды каждые 72 часа, после чего в монослое клеток определяли содержание коллагена (Утевская, Перский, 1982) и общих гликозаминогликанов (Huang et al., 2007; Malmström et al., 2012).

6. Также проводили определение содержания TGFbeta1 с использованием Abcam TGF beta 1 Rat ELISA Kit (TGF beta 1..., 2015).

Анализ полученных результатов проводили в пакете программ Origin 7.5pro.

Результаты исследования

Проведенные исследования показали, что эффекты длительного введения субмалых доз Cd²⁺ in vivo на адгезивные и миграционные свойства фибробластов кожи, легкого, почек и роговицы крыс зависят от дозы и длительности введения Cd²⁺ (табл. 1–2).

Так, ежедневное введение Cd²⁺ в дозе 0,1 мкг/кг/сутки не оказывало влияния на адгезивную и миграционную активность фибробластов роговицы. Однако при введении Cd²⁺ в дозе 1 мкг/кг/сутки на 15 и 36 сутки введения наблюдалось снижение как количества прикрепившихся к адгезивному матриксу клеток, так и клеток, способных к миграции.

Эффекты длительного введения ионов кадмия в обеих концентрациях на адгезивную и миграционную способность фибробластов кожи, легкого и почек зависели от дозы и исследуемого органа. В коже и легких количество клеток, способных к адгезии и миграции, существенно снижается, причем это снижение становится больше с увеличением как длительности введения, так и количества

вводимого Cd²⁺. При этом фибробласты легкого оказались более восприимчивыми к действию ионов кадмия, чем фибробласты кожи.

Ежесуточное введение Cd²⁺ в дозе 0,1 мкг/кг/сутки привело к увеличению адгезивной способности фибробластов почек в обоих сроках наблюдения в среднем на 18% и снижению их миграционной активности на 37%. Эффект введения Cd²⁺ в дозе 1 мкг/кг/сутки на фибробласты почек был качественно подобен эффектам, наблюдаемым для клеток легкого и кожи – на 15 и 36 сутки введения наблюдалось значительное снижение способности клеток к адгезии и миграции.

Таблица 1.

Влияние длительного введения субмалых доз Cd²⁺ in vivo на адгезивные свойства фибробластов кожи, легкого, почек и роговицы крыс

Влияние	Длительность введения, сутки	Количество прикрепившихся фибробластов через 24 часа после посева, %			
		роговица	кожа	легкое	почки
Без влияния Cd ²⁺	15	82±4	79±2	93±5	74±3
	36	84±2	82±2	90±5	72±4
0,1 мкг Cd ²⁺ /кг/сутки	15	84±4	77±5	63±3#	92±6#
	36	80±5	72±2	45±4#	94±5#
1 мкг Cd ²⁺ /кг/сутки	15	72±3#	67±4#	60±2#	46±4#
	36	65±3#	59±2#	35±2#	31±3#

Примечание: # – изменения достоверны (p<0,05) по сравнению с животными без введения Cd²⁺.

Таблица 2.

Влияние длительного введения субмалых доз Cd²⁺ in vivo на миграционную активность фибробластов кожи, легкого, почек и роговицы крыс

Влияние	Длительность введения, сутки	Количество мигрировавших фибробластов в течение 48 часов после посева, % от общего количества высеянных клеток			
		роговица	кожа	легкое	почки
Без влияния Cd ²⁺	15	75±2	70±4	81±5	88±5
	36	73±3	72±4	83±3	85±2
0,1 мкг Cd ²⁺ /кг/сутки	15	72±4	68±2	56±3#	46±4#
	36	74±5	62±3	58±1#	52±4#
1 мкг Cd ²⁺ /кг/сутки	15	60±3#	53±2#	52±5#	39±6#
	36	58±3#	47±3#	41±4#	21±3#

Примечание: # – изменения достоверны (p<0,05) по сравнению с животными без введения Cd²⁺.

Цитофлуорометрические исследования (табл. 3) показали, что зависимость характера изменения содержания живых, не апоптотических клеток в исследуемых органах от дозы и длительности введения Cd²⁺, в принципе, качественно подобна характеру изменений количества прикрепившихся клеток (табл. 1). Интерес представляет исследование изменения количества апоптотических клеток, выделенных в культуру, и их распределение по стадиям апоптоза.

Жизнеспособность фибробластов из роговицы и кожи животных, получавших ионы кадмия в дозе 0,1 мкг Cd²⁺/кг/сутки на протяжении 36 суток, оставалась практически без изменений в обоих сроках наблюдения. В почках жизнеспособность фибробластов оставалась также довольно высокой, доля клеток с поздним апоптозом не изменялась, однако увеличивалась доля клеток, находящихся на ранних стадиях апоптоза. Жизнеспособность фибробластов легкого оказалась наиболее восприимчивой к этой дозе кадмия – уже на 15 сутки наблюдалось снижение количества здоровых клеток на 15% и увеличение доли ранне- и позднеапоптотических клеток на 7 и 8% соответственно.

Потребление животными ионов кадмия в дозе 1 мкг Cd²⁺/кг/сутки на протяжении 15 и 36 суток приводило к снижению количества жизнеспособных фибробластов из всех исследуемых органов. При этом наименее восприимчивыми оказались фибробласты кожи и роговицы, наиболее – легких и почек. В коже эффект снижения доли здоровых клеток наблюдался только на 36 сутки наблюдения. Эффект длительного введения ионов кадмия в дозе 1 мкг/кг/сутки приводил к резкому увеличению количества клеток в поздней стадии апоптоза в почках на 15 (+15%) и 36 (+19%) сутки введения. При этом в обоих сроках наблюдения доля фибробластов, находящихся на поздней стадии апоптоза, была существенно выше доли клеток, находящихся на его ранних стадиях. Учитывая ведущую роль почек в аккумуляции кадмия (Cadmium ..., 2011), по-видимому, за 15 суток накопления кадмия были достигнуты пороговые значения концентраций этого металла, приводящие к резкой гибели клеток в этом органе.

Таблица 3.

Влияние длительного введения субмалых доз Cd²⁺ in vivo на соотношение здоровых и апоптотических фибробластов кожи, легкого, почек и роговицы крыс, % от общего количества анализируемых клеток



здоровые клетки



ранние стадии апоптоза



поздние стадии апоптоза

Влияние	Сутки	Источник фибробластов											
		роговица			кожа			легкое			почки		
Без влияния Cd ²⁺	15	89	10	1	83	10	7	89	9	2	90	7	3
	36	90	9	1	84	8	8	92	5	3	88	8	4
0,1 мкг Cd ²⁺ /кг/сутки	15	87	11	2	82	12	6	74#	16#	10#	85	11	4
	36	85	14	1	80	11	9	72#	18#	10#	87	10	3
1 мкг Cd ²⁺ /кг/сутки	15	79	15	6	81	11	8	74#	14#	12#	73#	10	17#
	36	77#	17#	6	72#	16#	12#	72#	11	17#	65#	14#	21#

Примечание: # – изменения достоверны (p<0,05) по сравнению с животными без введения Cd²⁺. Погрешность измерений во всех группах не превышает 2%. За 100% принято общее количество анализируемых клеток.

Известно, что апоптоз на ранних стадиях, в принципе, является нормальным физиологическим актом (Elmore, 2007), играющим важную роль в обеспечении гомеостаза тканей. На этой стадии целостность клеточной мембраны и ДНК сохраняется, и при определенных условиях возможен как эффект восстановления клетки, так и ее переключение на необратимую стадию позднего апоптоза. Известно, что маркером тенденции такого переключения является степень энергетической обеспеченности клетки, вступившей в фазу раннего апоптоза (Angosto, 2003).

В табл. 4 приведены данные о соотношении АДФ/АТФ в культуре клеток, выделенных из органов крыс, получавших per oral ионы кадмия.

В принципе, направленность изменений соотношения АДФ/АТФ и количества апоптотических клеток одинакова, но это соотношение позволяет более точно охарактеризовать глубину и вектор процесса раннего апоптоза в фибробластах.

Так, длительное введение кадмия в обеих дозах, по-видимому, не приводит к угнетению синтеза АТФ в митохондриях фибробластов роговицы и кожи. Фибробласты этих органов на момент наблюдения находятся на самой ранней стадии апоптоза (табл. 3), при которой уже произошло экспонирование фосфатидилсерина на внешнюю поверхность клеточной мембраны, но протеолиз белков еще не запущен, и клетки сохраняют достаточность в энергетических ресурсах. Из данных литературы известно, что экспонирование фосфатидилсерина на внешнюю поверхность клеточной мембраны клетки сопровождается потерей ею контактов с окружающими клетками и межклеточным матриксом (Bates, Buret, 1994). Этим можно объяснить наблюдаемое снижение способности фибробластов роговицы и кожи к адгезии и миграции in vitro (табл. 1). Однако на этой стадии процесс

апоптоза может быть обратим или заторможен, что в свою очередь может привести или к восстановлению пула здоровых клеток, или к развитию функциональной недостаточности ткани.

Таблица 4.
Влияние длительного введения субмалых доз Cd²⁺ in vivo на соотношение АДФ/АТФ в фибробластах кожи, легкого, почек и роговицы крыс

Влияние	Длительность введения, сутки	Источник фибробластов			
		роговица	кожа	легкое	почки
Без влияния Cd ²⁺	15	0,018	0,015	0,012	0,017
	36	0,021	0,017	0,015	0,014
0,1 мкг Cd ²⁺ /кг/сутки	15	0,016	0,018	0,018#	0,018
	36	0,019	0,015	0,030#	0,018
1 мкг Cd ²⁺ /кг/сутки	15	0,022	0,015	0,034#	0,054#
	36	0,024#	0,022#	0,052#	0,066#

Примечание: # – изменения достоверны (p<0,05) по сравнению с животными без введения Cd²⁺.

Подобным образом можно описать и состояние фибробластов легкого на 15 сутки при введении 0,1 мкг Cd²⁺/кг/сутки. На 36 сутки наблюдения уже, по-видимому, произошло существенное снижение синтеза АТФ в митохондриях, что привело к резкому увеличению отношения АДФ/АТФ в клетках. При введении 1 мкг Cd²⁺/кг/сутки в фибробластах легкого этот показатель еще более увеличивается с увеличением срока введения животным ионов кадмия. Такая дисфункция митохондрий обычно является следствием нарушения ионного транспорта в клетке, в частности кальция, и приводит к запуску каспаз 3 и 9, протеолизу белков и фрагментации ДНК (Wang, Youle, 2009). Эта стадия позднего апоптоза необратима и приводит к неминуемой гибели клеток, а также способна перейти в стадию деструкции и дисфункции их микроокружения (Roop et al., 2010).

При введении животным 1 мкг Cd²⁺/кг/сутки в фибробластах почек уже на 15 сутки наблюдается резкий срыв работы митохондрий, дисфункция которых еще больше усиливается с увеличением срока введения кадмия.

Интересно, что фибробласты из почек животных, которым вводился кадмий в дозе 0,1 мкг/кг/сутки на протяжении 15 и 36 суток, практически полностью сохранили свою жизнеспособность (табл. 4, 5). При этом их адгезионная способность к коллагену увеличилась на 20%, а миграционная способность снизилась в среднем на 35% (табл. 1). Возможно, что системы детоксикации, в частности система металлотионеинов, за 36 суток еще не исчерпала своих возможностей, концентрация кадмия не достигла порогового значения, и цитотоксический эффект возможен при более длительных сроках введения.

Однако отсутствие цитотоксичности при длительном введении такой сверхмалой дозы Cd²⁺ не исключает негативные эффекты для почек в долгосрочной перспективе. Существуют работы, показывающие способность кадмия в ультрамалых дозах стимулировать дифференцировку эмбриональных клеток цыплят, пролиферацию тимоцитов и лимфоцитов человека, и гладкомышечных клеток аорты кролика, и одновременно увеличивать экспрессию в этих клетках ряда онкогенов и цитокинов (von Zglinicki, Edwall, 1992). Известно также, что фибробласты коркового слоя нормальных почек взрослого организма характеризуются очень низкой дифференцировкой (Grupp, 1999), и уменьшение соотношения фибробласт/фиброцит в почках приводит к склерозированию ткани нефрона посредством гиперпродукции структурных белков матрикса. Центральное место в регулировании этого процесса принадлежит трансформирующим факторам роста, в частности TGFbeta1 (Postlethwaite et al., 2004).

В табл. 5 приведены данные о содержании TGFbeta1, коллагена и гликозаминогликанов в культуре фибробластов, выделенных из органов крыс, получавших per oral ионы кадмия.

Фибробласты почек животных, которым вводился кадмий в дозе 0,1 мкг/кг/сутки, более интенсивно продуцируют TGFbeta1, коллаген и гликозаминогликаны. Наряду с показанным резким увеличением их адгезивной способности при уменьшении миграционной активности и сохранением жизнеспособности, эти данные могут с определенной долей осторожности свидетельствовать о том,

что длительное введение кадмия в сверхмалой дозе может приводить к более высокой дифференцировке кортикальных фибробластов и запускать TGFbeta1-опосредованные сигнальные пути усиленной продукции структурных биополимеров, которые могут в отдаленной перспективе приводить к ряду патологий, в частности к фиброзу.

Таблица 5.

Влияние длительного введения субмалых доз Cd²⁺ in vivo на содержание TGFbeta1 (ng/10³ клеток), коллагена (пг/клетку) и ГАГ (пг/клетку) в культуре фибробластов кожи, легкого, почек и роговицы крыс

Источник клеток	Показатель	Доза и продолжительность исследования					
		Без введения Cd ²⁺		0,1 мкг Cd ²⁺ /кг/сутки		1 мкг Cd ²⁺ /кг/сутки	
		15 суток	36 суток	15 суток	36 суток	15 суток	36 суток
Роговица	TGFbeta1	4,3±0,2	4,7±0,2	4,5±0,3	4,2±0,2	3,1±0,4#	2,4±0,3#
	Коллаген	47,2±2,1	45,1±3,3	45,6±2,5	43,8±2,1	40,4±2,0	38,5±2,4
	ГАГ	112,4±12,3	129,2±8,2	115,5±11,5	108,4±7,4	96,3±6,5	92,0±10,2
Кожа	TGFbeta1	3,1±0,1	3,5±0,3	2,8±0,2	3,3±0,1	3,6±0,2	3,0±0,2
	Коллаген	65,8±2,4	68,4±3,1	62,7±2,2	66,4±2,0	61,7±1,8	52,2±2,5
	ГАГ	94,3±7,4	98,5±10,5	95,7±8,0	92,6±6,4	93,7±7,5	81,5±7,1
Легкое	TGFbeta1	2,2±0,4	2,8±0,2	2,0±0,3	1,6±0,2	1,5±0,1#	1,3±0,3#
	Коллаген	61,1±3,1	65,3±2,2	52,5±2,0	47,7±2,3	48,1±2,1#	45,2±3,2#
	ГАГ	108,4±7,0	111,7±5,2	93,2±6,3	91,0±5,5	67,2±7,1#	65,9±6,5#
Почки	TGFbeta1	5,1±0,6	4,6±0,2	8,4±0,2#	8,8±0,4#	2,2±0,3#	2,6±0,2#
	Коллаген	35,8±2,7	39,5±2,5	48,2±2,2#	53,6±2,0#	27,1±2,4#	22,4±2,2#
	ГАГ	56,3±4,5	58,1±4,2	103,5±5,1#	98,5±6,7#	42,7±5,8#	32,5±5,0#

Примечание: # – изменения достоверны (p<0,05) по сравнению с животными без введения Cd²⁺.

Заключение

Ионы Cd²⁺ при введении в обеих исследуемых дозах на 15 сутки исследования не оказывали эффекта на все изученные параметры в фибробластах роговицы и кожи. На 36 сутки наблюдалось снижение их адгезионной и миграционной способности, увеличение доли раннеапоптотических клеток на фоне отсутствия изменений в соотношении АДФ/АТФ, содержании коллагена, ГАГ, TGFbeta1 в монослое, доли клеток, находящихся на стадии позднего апоптоза. Это говорит о наибольшей устойчивости фибробластов кожи и роговицы к действию ионов Cd²⁺ в изученных концентрациях и сроках введения.

Наиболее сильную цитотоксичность проявили ионы Cd²⁺ в отношении фибробластов легкого. Уже на 15 сутки введения дозы Cd²⁺ 0,1 мкг/кг/сутки существенно снижалась способность фибробластов из этого органа к адгезии и миграции, увеличивалась доля клеток, находящихся на ранней и поздней стадиях апоптоза, повышался показатель АДФ/АТФ. На 36 сутки наблюдения такой эффект введения Cd²⁺ в дозе 0,1 мкг/кг/сутки еще более усиливался. При этом содержание коллагена, ГАГ, TGFbeta1 в монослое в обеих точках исследования оставалось без изменений. Введение дозы Cd²⁺ 1 мкг/кг/сутки приводило к увеличению цитотоксического эффекта на фибробласты легкого, но при этом еще и происходило значительное снижение метаболической активности клеток, о чем свидетельствует снижение концентрации коллагена, ГАГ и TGFbeta1 в монослое на всех сроках наблюдения.

Цитотоксический эффект дозы Cd²⁺ 1 мкг/кг/сутки на фибробласты почек был качественно подобен эффекту этой дозы на фибробласты легкого. При этом у фибробластов почек выявлена устойчивость к длительному воздействию Cd²⁺ в дозе 0,1 мкг/кг/сутки. На всех сроках наблюдения увеличивалась адгезионная способность клеток, увеличивалось содержание коллагена, ГАГ и TGFbeta1. При этом доля позднеапоптотических клеток оставалась без изменений. Такие изменения этих показателей могут косвенно свидетельствовать о том, что длительное введение животным кадмия в дозе 0,1 мкг/кг/сутки приводит к дифференцировке фибробластов в почках в фиброциты.

Таким образом, проведенные исследования показали, что цитотоксический эффект длительного введения субмалых доз Cd^{2+} на фибробласты кожи, легкого, почек и роговицы крыс имеет свои особенности и зависит от дозы и длительности введения Cd^{2+} .

Список литературы

- Европейская конвенция «Про защиту позвоночных животных, которые используются для экспериментов и других научных целей». – Страсбург, 1998. /Yevropeyskaya konventsiya «Pro zashchitu pozvonochnykh zhyvotnykh, kotoryye ispol'zuyutsya dlya eksperimentov i drugikh nauchnykh tseley». – Strasburg, 1998. / (<http://www.echr-base.ru/CED170.jsp>)
- Закон України «Про захист тварин від жорстокого поводження». – Київ, 2006. /Zakon Ukrainy «Pro zakhyst tvaryn vid zhorstokogo povodzhennya». – Kyiv, 2006. / (<http://www.uapravo.net/data/base12/ukr12108.htm>)
- Экония, 2015. /Ekoniya, 2015/ (<http://www.econia.com.ua/ru/produkcija-malyatko/>)
- Утевская Л.А., Перский Е.Э. Простой метод определения суммарного и свободного оксипролина // Вестн. Харьк. Ун-та. – 1982. – №226. – С. 18–20. /Utevskaia L.A., Perskiy Ye.E. Prostoy metod opredeleniya summarnogo i svobodnogo oksiprolina // Vestn. Khar'k. un-ta. – 1982. – №226. – S. 18–20. / ADP/ATP ratio assay kit (bioluminescent) protocol. Abcam, 2015. ([http://www.abcam.com/ps/products/65/ab65313/documents/ab65313%20ADP%20ATP%20Ratio%20Assay%20Kit%20Bioluminescent%20\(Website\).pdf](http://www.abcam.com/ps/products/65/ab65313/documents/ab65313%20ADP%20ATP%20Ratio%20Assay%20Kit%20Bioluminescent%20(Website).pdf))
- Angosto M.C. Bases moleculares de la apoptosis // Anal. Real Acad. Nal. Farm. – 2003. – Vol.69. – P. 36–64.
- Anti-fibroblast microbeads. MiltenyiBiotec, 2015. (<http://www.miltenyibiotec.com/en/products-and-services/macscell-separation/cell-separation-reagents/es-and-ips-cells/anti-fibroblast-microbeads-human.aspx>)
- Apoptosis, cytotoxicity and cell proliferation / Ed. H.J.Rode. 4th edition. – Mannheim: Roche Diagnostics GmbH, 2008.
- Bagloli C.J., Reddy S.Y., Pollock S.J. Isolation and phenotypic characterization of lung fibroblasts // Methods Mol. Med. – 2005. – Vol.117. – P. 115–127.
- Bates R.C., Buret A. Apoptosis induced by inhibition of intercellular contact // Tile Journal of Cell Biology. – 1994. – Vol.125. – P. 403–404.
- Berlin M., Fredriesson B., Linge G. Bone marrow changes in chronic cadmium poisoning in rabbits // Journal of Occupational Medicine. – 1962. – Vol.4, issue 1. – P.48.
- Bueno E. Isolation of corneal stromal fibroblasts with collagenase / Eds. A.Atala, R.Lanza. – Academic press, 2000. – P. 927–941.
- Cadena-Herrera D., Esparza-De Lara J.E. Validation of three viable-cell counting methods: manual, semi-automated, and automated // Biotechnology Reports. – 2015. – Vol.7. – P. 9–16.
- Cadmium in drinking-water. Background document for development of World Health Organization guidelines for drinking-water quality. – 2011. (http://www.who.int/water_sanitation_health/dwq/chemicals/cadmium.pdf)
- Elmore S. Apoptosis: a review of programmed cell death // Toxicol Pathol. – 2007. – Vol.35 (4). – P. 495–516.
- El-Shahat A.E., Gabr A., Meki A.R., Mehana E.S. Altered testicular morphology and oxidative stress induced by cadmium in experimental rats // Int. J. Morphol. – 2009. – Vol.27 (3). – P. 757–764.
- Gerspacher C., Scheuber U., Schiera G. et al. The effect of cadmium on brain cells in culture // Int. J. Mol. Med. – 2009. – Vol.24 (3). – P. 311–318.
- Gheisari Y., Soleimani M. Isolation of stem cells from adult rat kidneys // Biocell. – 2009. – Vol.33 (1). – P. 33–38.
- Grupp C. Renal fibroblast culture // Exp. Nephrol. – 1999. – Vol.7. – P. 377–385.
- Guava millipore nexin protocol. (<http://www.merckmilliporechina.com/guava/protocols/3/Annexin-V.pdf>; <http://www.who.int/ipcs/features/cadmium.pdf>)
- Huang Wei-Chih, Chen Shu-Jen, Chen The-Liang Modeling the microbial production of hyaluronic acid // Journal of the Chinese Institute of Chemical Engineers. – 2007. – Vol.38 (3–4). – P. 355–359.
- Invitrogen collagen coated plate for adhesion cells. (<https://www.thermofisher.com/order/catalog/product/A1142801>)
- Johri N., Jacquillet G., Unwin R.J. Heavy metal poisoning: The effects of cadmium on the kidney // Biology of Metals. – 2010. – Vol.23 (5). – P. 783–792.
- Malmström A., Bartolini B., Thelin M.A. et al. Iduronic acid in chondroitin/dermatan sulfate: biosynthesis and biological function // J. Histochem. Cytochem. – 2012. – Vol.60 (12). – P. 916–925.

- Marth E., Jelovcan S. Effect of heavy metals on the immune system at low concentrations // International Journal of Occupational Medicine and Environmental Health. – 2001. – Vol.14, No 4. – P. 375–386.
- Mason K.E., Brown J.A., Young J.O., Nesbit R.R. Cadmium-induced injury of the rat testis // The Anatomical Record. – 2005. – Vol.149, issue 1. – P. 135–147.
- Poon I.K., Hulett M.D., Parish P.C. Molecular mechanisms of late apoptotic/necrotic cell clearance // Cell Death and Differentiation. – 2010. – Vol.17. – P. 381–397.
- Positive cell isolation. ThermoFisher, 2015. (<http://www.thermofisher.com/ua/en/home/life-science/cell-analysis/cell-isolation-and-expansion/cell-isolation.html#Positive>)
- Postlethwaite A.E., Shigemitsu H., Kanangat S. Cellular origins of fibroblasts: possible implications for organ fibrosis in systemic sclerosis // Curr Opin Rheumatol. – 2004. – Vol.16 (6). – P. 733–738.
- Radosavljević T., Mladenović D. Oxidative stress in rat liver during acute cadmium and ethanol intoxication // J. Serb. Chem. Soc. – 2012. – Vol.77 (2). – P. 159–176.
- Rittié L., Fisher G.J. Isolation and culture of skin fibroblasts // Methods in Molecular Medicine. – 2005. – Vol.117. – P. 83–98.
- Ryan R., Driskell F., Watt M. Understanding fibroblast heterogeneity in the skin // Trends in Cell Biology. – 2015. – Vol.25, issue 2. – P. 92–99.
- Siddiqui M.F. Cadmium induced renal toxicity in male rats, Rattus rattus // Eastern Journal of Medicine. – 2010. – Vol.15 (3). – P. 93–96.
- Sriram G., Bigliardi P.L., Bigliardi-Qi M. Fibroblast heterogeneity and its implications for engineering organotypic skin models in vitro // European Journal of Cell Biology. – 2015. – Vol.94, issue 11. – P. 483–512.
- TGF beta 1 Rat ELISA Kit Abcam, 2015. ([http://www.abcam.com/ps/products/119/ab119558/documents/ab119558%20TGF%20beta%201%20Rat%20ELISA%20Kit%20v3%20\(website\).pdf](http://www.abcam.com/ps/products/119/ab119558/documents/ab119558%20TGF%20beta%201%20Rat%20ELISA%20Kit%20v3%20(website).pdf))
- Toxicological profile for cadmium. – U.S. Department of Health and Human Services, 2012. (<http://www.atsdr.cdc.gov/toxprofiles/tp5.pdf>)
- Verordnung (EU) Nr. 488/2014 der Kommission vom 12. Mai 2014 zur Änderung der Verordnung (EG) Nr. 1881/2006 bezüglich der Höchstgehalte für Cadmium in Lebensmitteln. Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz, Bau und Reaktorsicherheit. (<http://eur-lex.europa.eu/legal-content/DE/TXT/PDF/?uri=CELEX:32014R0488&from=DE>)
- von Zglinicki T., Edwall C. Very low cadmium concentrations stimulate DNA synthesis and cell growth // Journal of Cell Science. – 1992. – Vol.103. – P. 1073–1081.
- Wang Bo, Du Yanli Cadmium and its neurotoxic effects // Oxidative Medicine and Cellular Longevity. – 2013. – Vol.4 (5). (DOI: 10.1155/2013/898034)
- Wang Chunxin, Youle R.J. The role of mitochondria in apoptosis // Annual Review of Genetics. – 2009. – Vol.43. – P. 95–118.

Представлено: О.П.Білозоров / Presented by: A.P.Belozorov

Рецензент: Н.І.Буланкіна / Reviewer: N.I.Bulankina

Подано до редакції / Received: 01.10.2015

УДК: 619;616.995.132

Антигельминтное действие эспарцета (*Onobrychis viciifolia* Scop.) и люцерны (*Medicago sativa* L.) у овец
Гадир Теймур оглы Фархадов

Нахичеванский научно-исследовательский ветеринарный центр (Нахичеванская АР, Азербайджан)
gadir_ferhadov@hotmail.com

Исследована антигельминтная эффективность травы эспарцета (*Onobrychis viciifolia* Scop.) и люцерны (*Medicago sativa* L.), широко распространенных в Нахичеванской Автономной республике. Установлено, что эти растения обладают высокими антигельминтными свойствами при лечении зараженных овец против желудочно-кишечных нематод. При выпасе скота в течение пяти дней на пастбищах, богатых эспарцетом и люцерной, установлено, что зараженность гельминтами снижается, в сравнении с контролем, в случае *Chabertia ovina* – на 27,9%, *Trichocephalus ovis* – 29,5%, *Haemonchus contortus* – 27,2% и *Nematodirus spathiger* – 61%.

Ключевые слова: желудочно-кишечные нематоды, антигельминтное действие, эспарцет, люцерна, овцы, таннин.

Antihelminthic activity of sainfoin (*Onobrychis viciifolia* Scop.) and alfalfa (*Medicago sativa* L.) in sheep
Gadir Teymur ogli Farkhadov

Antihelminthic effect of grasses sainfoin (*Onobrychis viciifolia* Scop.) and alfalfa (*Medicago sativa* L.) widely distributed in the Nakhchivan Autonomous Republic has been studied. It has been shown that these plants possess high antihelminthic activity in the treatment of infected sheep against gastro-intestinal nematodes. At grazing sheep within five days on pastures, rich by sainfoin and alfalfa plants, it has been found that the helminth infestation decreased, compared with the control, in case of *Chabertia ovina* for 27,9%, *Trichocephalus ovis* – for 29,5%, *Haemonchus contortus* – for 27,2% and *Nematodirus spathiger* – for 61%.

Key words: gastrointestinal nematodes, antihelminthic action, sainfoin, alfalfa, sheep, tannin.

Введение

Использование природных антигельминтиков растений было предложено в качестве возможного альтернативного контроля желудочно-кишечных нематод у жвачных животных. Некоторые прямые антигельминтные эффекты танин-содержащих растений уже были указаны у овец и коз (Кротов и др., 1957; Лекарственные растения..., 1988). Показано, что танин, содержащийся в растениях, может действовать против нематод у крупного рогатого скота (Кротов и др., 1957; Лекарственные растения..., 1988; Магерррамов, 1991; Рабинович, 1988; Novobilsky et al., 2011).

Эти глистогонные свойства связаны, в основном, с конденсированными дубильными веществами растений, которые представляют собой ценный вариант в качестве альтернативы коммерческим препаратам для контроля желудочно-кишечных нематод (Остапко и др., 2010; Рабинович, 1988; Фархадов, 2013; Novobilsky et al., 2011; Hoste et al., 2012; Villalba et al., 2010). Особенно ценным является то, что столь непереносимый для глистов, для человека и животных танин безвреден.

Эспарцет (*Onobrychis viciifolia* Scop.) и люцерна (*Medicago sativa* L.) обладают антигельминтными свойствами и могут применяться при лечении гельминтов овец. С целью более доступного для широкой практики решения этого вопроса считаем возможным рекомендовать метод подкормки овец эспарцетом и люцерной.

Цель работы – изучить антигельминтное действие эспарцета и люцерны в отношении желудочно-кишечных нематод овец. Оценку антигельминтных эффектов проводили в естественных условиях при выпасе скота и *in vitro*.

Материалы и методы

Первая часть работы проведена в селе Джагри Бабекского района Нахчыванской АР. Исследованию подвергли 100 животных.

Нарезанные на мелкие кусочки растения люцерны и эспарцета в соотношении 1/10 перемешивали с водой (100 г растений на 1 л воды), нагревали 30 мин на водяной бане при температуре 60 градусов. Полученный сироп фильтровали через фильтровальную бумагу (Магерррамов, 1991; Рабинович, 1988). Оценку антигельминтных эффектов полученного сиропа против стронгилид овец (*Chabertia ovina* (Fabricius, 1788), *Trichocephalus ovis* Abildgaard, 1795, *Haemonchus contortus* Rudolphi, 1803, *Nematodirus spathiger* (Railliet, 1896)) проводили in vitro и естественных условиях.

Действие отваров из растений на желудочно-кишечные нематоды in vitro изучали по следующей методике. Половозрелых гельминтов, собранных из сычуга и кишечника овец, после промывания в физиологическом растворе вносили в чашки Петри, куда предварительно наливали испытуемый отвар. В каждом опыте использовали свежеприготовленные отвары. В каждую чашку помещали по 50 гельминтов каждого вида (хабертии, трихоцефалюсы, гемонхусы, нематодирусы). В дальнейшем наблюдали за подвижностью гельминтов и сроками их выживания. Наблюдения проводили до полного прекращения движений и полной гибели гельминтов. В контрольные чашки Петри гельминтов помещали в физиологический раствор и вели за ними аналогичные наблюдения. Неподвижных гельминтов переносили в теплую водную среду (37–38°C) с целью подтверждения их гибели. В течение опыта проводили учет погибших гельминтов.

Также антигельминтные эффекты эспарцета и люцерны изучали на овцах, спонтанно зараженных стронгилятами. Овец распределили на 8 групп. При формировании опытных и контрольных групп учитывали возраст, массу животных и степень их инвазированности. Для определения заражения гельминтами использовали флотационный метод Вишняускаса. В 1 грамме фекалий оценивали наличие и количество обнаруженных яиц. Инвазионность личинок и родовую принадлежность определяли по общепринятым в гельминтологии методикам: П.Г.Ашмарину, Н.А.Акулину, с модификацией их по П.А.Полякову, В.Н.Трачу (Котельников, 1984).

Чтобы установить действующие дозы сиропа из растений, сначала овцам вводили перорально экстракты растений, а затем кормили их: группа 1 – экстракт, полученный из эспарцета, 100 мл, 3 дня; группа 2 – экстракт, полученный из люцерны, 100 мл, 2 дня; группа 3 – зеленый эспарцет, 1 кг, 1 день; группа 4 – зеленая люцерна, 200 г, 3 дня; группа 5 – зеленый эспарцет, 2 кг, 10 дней; группа 6 – люцерна, 250 гр, 5 дней, кормили утром натошак; группа 7 в течение 5 дней паслась на пастбищах, богатых травами эспарцета и люцерны; группа 8 – контрольная группа, кормили как прежде. В конце 10-го дня все группы подверглись исследованию на наличие паразитов.

Также полевые опыты были проведены в селе Пайыз Бабекского района Нахчыванской АР. 300 овец были предварительно обследованы на инвазированность стронгилятами желудочно-кишечного тракта и распределены на 3 группы – 2 опытные и 1 контрольная. Животные первой группы получали по 80 г эспарцета в смеси с концентрированными кормами в течение двух дней, второй – по 100 г люцерны также в смеси с концентрированными кормами в течение двух дней. Овцы третьей группы служили контролем, их кормили как прежде. Эффективность эспарцета и люцерны против стронгилят желудочно-кишечного тракта определяли по результатам исследований фекалий, проведенных на 7-й день после последней дачи растений, а также по результатам гельминтологического анализа вскрытых животных (из каждой группы было убито по 3 животных).

Результаты и обсуждение

В исследовании in vitro установлено, что при помещении хабертии и нематодируса в отвар эспарцета они теряли свою подвижность соответственно через 30 и 35 минут, полная гибель гельминтов наступила спустя 40 и 50 минут. При помещении трихоцефалюсов и гемонхусов в отвар эспарцета их подвижность прекращалась через 30 минут, полная гибель наступила через 45 минут.

Под действием отвара люцерны хабертии, трихоцефалюсы прекращали двигаться через 2 часа, полная их гибель наступила соответственно через 2 часа 30 минут и 3 часа 20 минут. Гемонхусы теряли подвижность через 2 часа 40 минут, полная гибель наступила через 3 часа 30 минут (табл. 1).

В контрольных чашках Петри с физиологическим раствором все виды гельминтов оставались подвижными в течение 22–24 часов, затем постепенно они становились вялыми и через 35 часов теряли свою подвижность.

Таблица 1.

Воздействие эспарцета и люцерны на гельминтов *in vitro*

Виды растений	Время полной гибели гельминтов			
	<i>Ch. ovina</i>	<i>T. ovis</i>	<i>H. contortus</i>	<i>N. spathiger</i>
Эспарцет	40 мин	45 мин	45 мин	50 мин
Люцерна	2 ч 30 мин	3 ч 20 мин	3 ч 30 мин	3 ч 10 мин

В результате проведенных исследований установлено, что под действием эспарцета и люцерны снизилась инвазированность животных стронгилятами пищеварительного тракта.

Так, например, после введения отвара эспарцета (группа 1) среднее число личинок хабертии, трихоцефалюса, гемонхуса, нематодируса снизилось: хабертии с 88,3 до 52,5 экз., трихоцефалюса с 80,5 до 49,7 экз., гемонхуса с 25,6 до 15,9 экз., нематодируса с 41,3 до 30,3 экз.

Изменения среднего количества яиц, в сравнении с контролем, при воздействии применяемых видов трав, в разных вариантах опыта, суммированы в табл. 2.

Таблица 2.

Воздействие эспарцета и люцерны на гельминтов в естественных условиях

Экспериментальная группа	Среднее количество яиц в грамме фекалий, % от контроля	Результаты при вскрытии овец, среднее количество яиц, % от контроля			
		<i>Ch. ovina</i>	<i>Tr. ovis</i>	<i>H. contortus</i>	<i>N. spathiger</i>
1	49,5	-	-	-	-
2	72,6	-	-	-	-
3	48,4	-	-	-	-
4	69,4	-	-	-	-
5	-	54,1	52,6	50,8	29,1
6	-	74,5	70,9	72,4	40,1
7	-	72,1	70,5	72,8	39,0

В опытах *in vivo* по результатам вскрытия овец в контрольной группе нагрузка паразитов составляет 100%. Как видно из табл. 2, гельминтоцидное влияние эспарцета выше, чем у люцерны. Самый высокий эффект был обнаружен в группе 3, затем следует группа 1, группа 4 и группа 2. Таким образом, наибольшей эффективностью обладает схема, примененная в группе 3 – скармливание зеленого эспарцета, в количестве 1 кг, в течение 1 дня. Подобная эффективность показана и при применении экстракта эспарцета, по 100 мл, в течение 3 дней. Значительный эффект в отношении снижения количества яиц гельминтов был показан при длительном (10 дней) скармливании 2 кг эспарцета (группа 5). Различия между 6 и 7 группой (соответственно – скармливание люцерны в количестве 250 гр ежедневно на протяжении 5 дней и выпас на пастбищах, богатых эспарцетом и люцерной) не велики. Максимальная гельминтоцидная активность обоих растений показана в отношении нематодирусов, остальные три вида гельминтов реагировали на лечение сходным образом.

Во втором эксперименте эффективность эспарцета при назначении в дозе 80 г в течение 2 дней (снижение количества яиц в грамме фекалий, по сравнению с контролем) составила против хабертии – 88,3%, гемонхусов – 84,2%, трихоцефалюсов и нематодирусов – 64,3%, при назначении 100 г люцерны в течение 2 дней эффективность оказалась несколько ниже по сравнению с таковой эспарцета и составила соответственно 66,1; 82,4; 81,3; 48,4%.

В целом оба пастбищных растения проявили достаточно высокий антигельминтный эффект против исследованных видов нематод. Свое высокое нематодоцидное действие эспарцет и люцерна проявили и в опытах на спонтанно инвазированных овцах, и в экспериментах *in vitro*.

В перспективе нельзя исключить возможность использования указанных растений в составе кормовых гранул, сенной муки, а также введение их в состав травостоя подножного корма.

Полученные данные по антигельминтной активности эспарцета и люцерны могут служить основанием для разработки лекарственных препаратов, для повышения эффективности лечения.

Список литературы

- Котельников Г.А. Гельминтологические исследования животных и окружающей среды. – М.: «Колос», 1984. – 208с. /Kotel'nikov G.A. Gel'mintologicheskiye issledovaniya zhiivotnykh i okruzhayushchey sredy. – M.: «Kolos», 1984. – 208s./
- Кротов А.И., Тимошин Д.Г., Лукашенко Н.П. Новые антигельминтики растительного происхождения // Тез. докл. науч. конф. ВОГ. Ч.1. – Москва, 1957. – С. 68–73. /Krotov A.I., Timoshin D.G., Lukashenko N.P. Novyye antigel'mintiki rastitel'nogo priskhozheniya // Tez. dokl. nauch. konf. VOG. Ch.1. – Moskva, 1957. – S. 68–73./
- Лекарственные растения Азербайджана. – Баку: Maarif, 1988. – 304с. /Lekarstvennyye rasteniya Azerbaydzhana. – Baku: Maarif, 1988. – 304s./
- Магеррамов С.Г. Гельминтоцидные пастбищные растения и токсикологическая оценка борщевика. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / гельминтология. – Москва, 1991. /Magerramov S.G. Gel'mintotsidnyye pastbishchnyye rasteniya i toksikologicheskaya otsenka borshchevika. Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk / gel'mintologiya. – Moskva, 1991./
- Остапко В.М., Бойко А.В., Мосякин С.Л. Сосудистые растения юго-востока Украины. – Изд. Ноулидж, 2010. – 250с. /Ostapko V.M., Boyko A.V., Mosyakin S.L. Sosudistyye rasteniya yugo-vostoka Ukrainy. – Izd. Noulidzh, 2010. – 250s./
- Рабинович М.И. Ветеринарная фитотерапия. – Москва: Росагропромиздат, 1988. – 166с. /Rabinovich M.I. Veterinarnaya fitoterapiya. – Moskva: Rosagropromizdat, 1988. – 166s./
- Фархадов Г.Т. Растительные антигельминтные средства в ветеринарии // Сб. статей по материалам XII Межд. науч.-практ. конф. – Новосибирск, 2013. – С.145. /Farkhadov G.T. Rastitel'nyye antigel'mintnyye sredstva v veterinarii // Sb. statey po materialam XII Mezhd. nauch.-prakt. konf. – Novosibirsk, 2013. – S.145./
- Hoste H., Martinez-Ortiz-De-Montellano C., Manolaraki F. et al. Direct and indirect effects of bioactive tannin-rich tropical and temperate legumes against nematode infections // Veterinary Parasitology. – 2012. – Vol.186. – P. 18-27.
- Novobilsky A., Mueller-Harveyс I., Thamsborga S.M. Condensed tannins act against cattle nematodes // Veterinary Parasitology. – 2011. – Vol.182. – P. 213–220.
- Villalba J.J., Provenza F.D., Hall J.O., Lisonbee L.D. Selection of tannins by sheep in response to gastrointestinal nematode infection // Journal of Animals Scieces. – 2010. – Vol.88. – P. 2189–2198.

Представлено: Є.Н.Мамедов / Presented by: Ye.N.Mamedov

Рецензент: А.Ю.Утевський / Reviewer: A.Yu.Utevsky

Подано до редакції / Received: 29.10.2015

УДК: 616.12–008.331.1: 616.379–008.64–056.52

Особенности метаболических эффектов лизиноприла у пациентов с артериальной гипертензией и абдоминальным ожирением С.А.Шаповалова

*Харьковский национальный медицинский университет (Харьков, Украина)
bl_card@ukr.net*

В статье приведены результаты терапии лизиноприлом пациентов с умеренной артериальной гипертензией и метаболическими нарушениями на протяжении 1 месяца. Полученные данные демонстрируют высокую антигипертензивную активность препарата, которая сочеталась с коррекцией гликемического и липидного профиля пациентов с различной степенью выраженности метаболического синдрома. Применение лизиноприла на протяжении 30 дней позволило достоверно снизить показатели холестерина и триглицеридов у пациентов с ожирением, также выявлена тенденция к повышению уровня лептина и снижению уровня толерантности к глюкозе. Максимальная достоверная динамика метаболических показателей в группе лиц с артериальной гипертензией и абдоминальным ожирением (без признаков нарушенной толерантности к глюкозе) свидетельствует об эффективности монотерапии лизиноприлом у пациентов с преимущественными проявлениями липидного дисбаланса.

Ключевые слова: артериальная гипертензия, метаболический синдром, абдоминальное ожирение, лизиноприл.

Особливості метаболічних ефектів лізиноприлу у хворих на артеріальну гіпертензію та абдомінальне ожиріння С.О.Шаповалова

В статті наведено результати терапії лізиноприлом хворих на помірну артеріальну гіпертензію з метаболічними порушеннями протягом 1 місяця. Отримані дані демонструють високу антигіпертензивну активність препарату, яка поєднувалася з корекцією глікемічного та ліпідного профілю пацієнтів з різним ступенем вираженості метаболічного синдрому. Застосування лізиноприлу протягом 30 днів дозволило достовірно знизити показники холестерину і тригліцеридів у пацієнтів з ожирінням, також виявлено тенденцію до підвищення рівня лептину та зниження рівня толерантності до глюкози. Максимальна достовірна динаміка метаболічних показників в групі осіб з артеріальною гіпертензією та абдомінальним ожирінням (без ознак порушеної толерантності до глюкози) свідчить про ефективність монотерапії лізиноприлом у пацієнтів з переважними проявами ліпідного дисбалансу.

Ключові слова: артеріальна гіпертензія, метаболічний синдром, абдомінальне ожиріння, лізиноприл.

Features of metabolic effects of lisinopril in patients with hypertension and abdominal obesity S.A.Shapovalova

The article presents the results of a 1-month treatment of patients with moderate hypertension and metabolic disorders by lisinopril. The findings show a high antihypertensive activity of the drug, which is combined with the correction of glycemic and lipid profiles in patients with different degrees of manifestation of the metabolic syndrome. The use of lisinopril during the 30 days allowed reducing significantly cholesterol and triglycerides in obese patients; also, a trend was shown to the increase of leptin level and the decrease of the level of tolerance to glucose. Maximal significant dynamics of metabolic parameters in the group of persons with hypertension and abdominal obesity (with no signs of impaired glucose tolerance) testifies to the effectiveness of monotherapy with lisinopril in patients with primary manifestation of lipid imbalance.

Key words: arterial hypertension, metabolic syndrome, abdominal obesity, lisinopril.

Введение

Несмотря на пристальное внимание медицинской общественности к вопросам патофизиологии, диагностики и лечения артериальной гипертензии (АГ) на протяжении последних лет, статистика заболеваемости и смертности от ее осложнений демонстрирует ежегодный и неуклонный свой рост (Горбась та ін., 2010). По статистическим данным МОЗ Украины,

распространённость АГ среди взрослого населения составляет 32,2% (среди городской популяции 29,6%, а в сельской местности – 36,3% популяции).

По данным исследователей Национального научного центра «Института кардиологии имени академика Н.Д.Стражеско» НАМН Украины, только 1% пациентов с АГ не имеет дополнительных факторов риска (ФР), а у 25% больных АГ сочетается с двумя ФР, у 61% пациентов – с тремя и более ФР. Таким образом, вопросы эффективного контроля АГ необходимо рассматривать в неразрывной ассоциации со своевременной профилактикой и адекватной коррекцией ФР сердечнососудистых осложнений (Клінічна настанова ..., 2012).

Между кардиоваскулярными заболеваниями и метаболическими нарушениями существует тесная взаимосвязь. У больных с АГ часто отмечаются изменения углеводного обмена – от нарушения толерантности к углеводам (НТГ) до развития сахарного диабета II типа (СД II); развитие проатерогенных дислипидемий – увеличение содержания триглицеридов (ТГ) сыворотки крови, снижение холестерина (ХС) липопротеидов высокой плотности (ЛВП), повышение ХС липопротеидов низкой плотности (ЛНП); нарушение жирового обмена с развитием абдоминального ожирения; гиперурикемия; изменения в системе фибринолиза (Амосова, 2005; Sowers et al., 2013). Согласно определению Международной федерации по изучению СД (2007 г.), сочетание висцерального (абдоминального) ожирения (АО), АГ, гиперинсулинемии, нарушения толерантности к глюкозе или СД II, дислипидемии (уровень ЛПВП менее 1,0 ммоль/л, ТГ более 2,2 ммоль/л), гиперурикемии, микроальбуминемии, нарушений гемостаза включено в понятие «Метаболический синдром» (МС), который рассматривается как самостоятельный ФР развития сердечно-сосудистых заболеваний осложнений и смертности. Доказано, что наличие МС в 4 раза увеличивает риск фатальной ишемической болезни сердца, в 2 раза – цереброваскулярных заболеваний и смерти от всех причин, 5–9 раз – развитие СД. Вместе с тем, МС является потенциально обратимым, и при соответствующем лечении можно добиться исчезновения или уменьшения выраженности основных его проявлений, предотвращая тем самым развитие сердечно-сосудистых осложнений и СД (2013 ESH/ESC Guidelines ...).

Согласно Европейским (2013 ESH/ESC Guidelines ...) и Национальным рекомендациям Рабочей группы по АГ Украинской ассоциации кардиологов, лечение больных с АГ в сочетании с МС характеризуется рядом особенностей, в связи с чем выделено в отдельный раздел, что подчеркивает важность и актуальность дифференцированного подхода к терапевтической стратегии у этой категории больных (Дорогой, 2011; Коваленко та ін., 2010). Согласно рекомендациям, антигипертензивная терапия должна рассматриваться в сочетании с коррекцией избыточной массы тела, улучшением показателей липидного и углеводного обмена.

Абдоминальное ожирение, будучи компонентом МС, утяжеляет течение АГ, повышает риск возникновения ранних осложнений со стороны сосудов и органов-мишеней, что становится основной причиной инвалидизации и смертности у этой категории пациентов. При ожирении возникает ряд гемодинамических изменений, в частности увеличение объема циркулирующей крови, ударного объема и сердечного выброса при относительно нормальном сосудистом сопротивлении (Poirier et al., 2006). Считается, что высокое АД у пациентов с ожирением обусловлено, главным образом, увеличенным сердечным выбросом при «неадекватно нормальном» периферическом сопротивлении (Aneja et al., 2004), в связи с чем избыточная масса тела усиливает перегрузку мышцы левого желудочка сердца, ускоряя его ремоделирование.

С развитием ожирения также ассоциируются нарушения липидного спектра крови с более быстрым развитием и прогрессированием атеросклероза сосудов, повышение ее вязкости, облегчающее образование внутрисосудистых тромбов. Наряду с вышеуказанным, к доказанным осложнениям ожирения относятся нарушение функции легких, синдром апноэ во сне, гиповентиляционный синдром, инсульт, дислипидемия, ишемическая болезнь сердца, стеатоз и цирроз печени, желчнокаменная болезнь, остеоартроз, нарушения менструального цикла, бесплодие, хроническая венозная недостаточность нижних конечностей, кожные нарушения, подагра, злокачественные заболевания и др. (Danias et al., 2003).

При выборе антигипертензивного препарата у больных с ожирением возникают определенные сложности, так как многие, в том числе последние рекомендации по ведению больных с АГ не в состоянии дать специального предписания для этой категории пациентов, что вполне объяснимо, так как эпидемиологические данные об эффективности различных групп препаратов в отношении

снижения смертности в популяции гипертензивных пациентов с ожирением на сегодняшний день отсутствуют.

Отсутствие рекомендаций для этой категории больных можно объяснить тем, что до сих пор не проведены проспективные исследования, фокусирующие частоту конечных точек сердечно-сосудистой патологии у гипертензивных пациентов с ожирением. К сожалению, даже проведенный ретроспективный анализ исходов у лиц с ожирением в уже выполненных исследованиях затруднен, потому что больных с высокой степенью ожирения, как правило, исключают из исследования.

Препаратами выбора при лечении больных с АГ и МС являются ингибиторы ангиотензинпревращающего фермента (ИАПФ) (Шевченко, Шевченко, 2012). Это связано как с патогенетической обоснованностью их применения, направленной на снижение активации ренин-ангиотензин-альдостероновой системы при развивающейся инсулинорезистентности, так и с рядом преимуществ, свойственных препаратам этого класса, важнейшими из которых являются: снижение инсулинорезистентности и улучшение гликемического контроля; отсутствие отрицательного влияния на липидный и пуриновый обмены (FASET, ABCD, CAPPP, HOPE, UKPDS); вазопротективное действие: регресс сосудистого ремоделирования; антиатеросклеротическое действие (SECURE-HOPE-substudy); нефропротективное действие при диабетической и недиабетической нефропатии (FACET, MICRO-HOPE, REIN, EUCLID, AIPRI); коррекция эндотелиальной дисфункции, благоприятное воздействие на тромбоцитарный гемостаз и фибринолиз (оксид азота, простаглицлин, эндотелин, эндотелий-зависимый фактор гиперполяризации прокоагулянтного потенциала, тканевой активатор плазминогена, агрегацию тромбоцитов (TREND)) (HOPE Study Investigators ..., 2000; Lieve et al., 1995; Mancini et al., 1996). В целом ряде крупных многоцентровых исследований была доказана способность ИАПФ предупреждать сердечно-сосудистые осложнения (CAPPP, HOPE, UKPDS, STOP Hypertension-2, ALLHAT), в том числе и у больных СД II (Hansson et al., 1999; Reisin et al., 1997; Stratton et al., 2001).

Учитывая особенности фармакокинетики и фармакодинамики многочисленных представителей этой группы, для эффективной коррекции АГ у пациентов с ожирением максимум преимуществ имеют ИАПФ, обладающие выраженными гидрофильными свойствами и представляющие собой активную лекарственную форму, что позволит избежать возможной модификации эффекта препарата на этапе печеночной биотрансформации в условиях нарушения ее функции у пациентов с явлениями дисметаболизма. Таким образом, предпочтительным препаратом для терапии АГ у лиц с ожирением является лизиноприл – гидрофильный ингибитор АПФ III поколения, представляющий собой активную лекарственную форму с длительным периодом полувыведения, позволяющим использовать его 1 раз на протяжении суток (Cheung et al., 2006).

Клиническая эффективность лизиноприла исследована во многих широкомасштабных исследованиях. В многоцентровом плацебо-контролируемом исследовании TROPHY (Reisin et al., 1997) проводилась сравнительная оценка эффективности лизиноприла в сравнении с гидрохлортиазидом у больных с ожирением, имеющих АГ. Оба препарата по отношению к плацебо достоверно снижали систолическое и диастолическое артериальное давление (САД и ДАД). Вместе с тем, у 57% больных в группе лизиноприла в течение всего периода лечения эффективной оставалась начальная доза препарата (10 мг/сутки), в то время как в группе гидрохлортиазида 46% пациентов получали 50 мг препарата, хотя высокие дозы тиазидных диуретиков увеличивают риск неблагоприятных эффектов и поэтому нежелательны. В связи с этим в группе гидрохлортиазида наблюдалось повышение гликемии и снижение уровня калия в крови, а в группе лизиноприла – уменьшение уровня глюкозы в крови.

Установлено, что лизиноприл имеет благоприятные клинические эффекты при диабетической нефропатии, что проявляется в нефропротекции. В исследовании BRILLANT сравнивали нефропротекторный эффект лизиноприла и нифедепина SR у больных сахарным диабетом 2 типа. Выявлено одинаковое снижение АД при более выраженном уменьшении альбуминурии у пациентов из группы лизиноприла. В исследовании EUCLID были включены больные СД 1 типа. Лечение лизиноприлом оказало достоверное снижение экскреции альбумина у больных из группы лизиноприла в сравнении с плацебо.

Цель исследования: оценка клинических и метаболических эффектов лизиноприла у пациентов с умеренной АГ и абдоминальным ожирением.

Материал и методы

Исследование проводилось на базе Городского центра по лечению артериальной гипертензии г. Харькова и включило в себя 59 амбулаторных пациентов с умеренной АГ и признаками МС (гендерный состав: 32 женщины и 27 мужчин) в возрасте от 45 до 65 лет (средний возраст $53,7 \pm 5,7$ лет).

Программа обследования больных включала клинико-лабораторные и инструментальные исследования: измерение офисного АД, антропометрические данные; метаболический статус оценивался по параметрам липидного спектра сыворотки крови, состоянию углеводного обмена (толерантность к углеводам, гликемия натощак).

Критерием наличия АО считали значение индекса массы тела (ИМТ) Кетле равное или более 25 кг/м^2 при значении отношения окружности талии к окружности бедер (ОТ/ОБ) более 0,9.

Наличие НТГ регистрировали при уровне глюкозы в сыворотке венозной крови натощак менее 140 мг/дл и через 2 часа после пероральной нагрузки глюкозой более 140 мг/дл , но менее 200 мг/дл . Уровни липидов и глюкозы в сыворотке крови определяли стандартными методами, концентрацию общего ХС и ТГ определяли ферментным методом. Уровень инсулина в плазме крови определяли с помощью реактивов Института биоорганической химии Национальной академии наук Белоруссии (Минск) – Инс-Пг-125I, который используется для определения иммунореактивного инсулина в плазме крови человека методом радиоиммунологического анализа *in vitro*. Определение лептина в сыворотке крови проводили иммуноферментным методом с помощью наборов DRG Diagnostics GmbH (ФРГ).

Статистический анализ проводился с помощью программы MS Excel v 7.0 с использованием стандартных статистических методов, включая критерии Стьюдента. За минимальный уровень значимости принято $p < 0,01$.

С целью анализа особенностей клинической эффективности лизиноприла у пациентов с наличием или отсутствием АО и НТГ пациенты, по результатам предварительного обследования, были дифференцированы на 3 клинические группы: I клиническая группа – больные АГ без АО и без НТГ ($n=13$), II – больные АГ с АО, но без НТГ ($n=22$), III – больные АГ с АО и НТГ ($n=24$).

Базовая терапия основывалась на стандартах, регламентированных МОЗ Украины («Уніфікований клінічний протокол первинної, екстреної та вторинної (спеціалізованої) медичної допомоги «Артеріальна гіпертензія», наказ МОЗ України від 24.05.2012»). Терапия лизиноприлом проводилась пациентам всех клинических групп в индивидуально подобранных эффективных дозах на протяжении 30 дней (от 10 до 20 мг/сутки). По завершению курса исследования был проведен скрининг клинико-лабораторных показателей, при этом проводился сравнительный анализ динамики исходного состояния гемодинамических, антропометрических и метаболических показателей в разных клинических группах.

Анализ и статистическую обработку результатов экспериментов проводили в пакете программы Origin 7.5 pro (Glantz, 2007). Достоверными считали различия с $p \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

В результате исследования установлено, что сочетание АГ с АО сопряжено с достоверно более высоким уровнем САД, по сравнению с больными АГ без ожирения, как в группе с проявлением НТГ, так и в группе без НТГ (таблица).

Липидные показатели (ТГ и ХС) и уровень концентрации лептина в обеих группах с ожирением существенно превышали таковые в группе больных АГ без ожирения (во II группе ТГ были увеличены практически в 2 раза, а уровень ХС был выше на 11%; в III группе – уровень ТГ был выше, чем в I группе, в 2,2 раза, а ХС на 16%, соответственно). Уровень ХС ЛВП при ожирении оказался достоверно сниженным только в группе с НТГ. Уровень глюкозы сыворотки крови как натощак, так и через 2 часа после пероральной нагрузки глюкозой в группе с сочетанием АО и НТГ был выше, чем в группах без НТГ, независимо от наличия АО. Содержание инсулина в сыворотке крови у больных АГ с АО было значительно выше, чем в группе больных АГ без АО как натощак, так и через 2 часа после нагрузки глюкозой. В группе с сочетанием АГ, АО и НТГ концентрация инсулина в сыворотке крови была максимальной (превышая показатели в группе без АО в 3,4 и 4,9 раз соответственно).

Показатель чувствительности тканей к инсулину, предложенный J.Cargo, т.е. отношение уровней в плазме крови глюкозы к инсулину натощак был ниже в обеих группах с АО как при наличии, так и при отсутствии НТГ. Так, величина отношения глюкоза/инсулин $< 6,0$ натощак была выявлена у

39% больных АГ с АО и у 32% больных с АГ, АО и НТГ, тогда как у больных АГ без АО такого показателя инсулинорезистентности не было обнаружено ни в одном случае. Нормолипидемия была обнаружена у 48% обследованных лиц с АГ без АО, у 31% лиц с АГ и АО без НТГ и только у 6% лиц с АГ, АО и НТГ; гиперхолестеринемия была обнаружена у 39% больных АГ с нормальной массой тела, у 29% больных АГ с АО и у 21% больных с сочетанием АГ, АО и НТГ. Таким образом, наличие АО у больных АГ наиболее часто сопряжено с гиперлипидемией, высоким уровнем лептина, сниженным уровнем ХС ЛВП, а также более высокой концентрацией ЛНП.

Таблица.
Антропометрические, клинические и биохимические данные обследования групп больных артериальной гипертензией в зависимости от наличия абдоминального ожирения

Показатель	Группа I		Группа II		Группа III	
	До лечения	После лечения	До лечения	После лечения	До лечения	После лечения
ИМТ, кг/м ²	23,9±0,7	21,8±0,7	29,7±1,2	27,5±2,7	32,6±3,9	27,8±5,8
ОТ/ОБ	0,86±0,21	0,74±0,02*	0,93±0,12	0,83±0,31*	0,97±0,11	0,82±0,14*
САД, мм рт.ст.	148,2±7,4	131,1±3,2*	158,3±1,2**	142,3±4,8*	165,2±4,6***	147,2±3,8*
ДАД, мм рт.ст.	87,9±5,3	82,7±1,8*	91,3±1,5	84,7±3,5*	96,2±1,9	92,42±3,1*
ХС общ., мг/дл	195±5,6	184±4,9*	217±3,8 **	180±7,8*	227±6,2 ***	201±8,3*
ТГ, мг/дл	86±8,9	84±6,5	168±11,9**	136±9,5*	192±9,7 ***	182±8,5
ХС ЛНП, мг/дл	138±6,7	125±8,9	142±5,8	131±6,7	139±8,9	134±7,6
ХС ЛВП, мг/дл	46,1±2,1	47,8±3,7	44,2±2,3	48,8±2,2*	40,9±1,4***	47,2±1,5*
Лептин, нг/мл	15,7±7,4	12,8±6,8	27,9±6,5**	16,9±8,4	34,9±4,6***	21,3±5,8*
Глюкоза натощак, мг/дл	77,9±1,8	72,7±6,2	82,2±5,7	79,4±7,3	112±9,8 ***	109±5,3
Глюкоза через 2 ч., мг/дл	85,9±4,2	86,2±4,3	94,2±4,7	92,3±7,9	148±7,4	143±9,3
Инсулин натощак, мкЕД/мл	5,1±0,8	4,8±2,1	12,1±3,4**	10,9±4,8	17,6±4,5***	13,8±4,1
Инсулин через 2 ч., мкЕД/мл	13,8±3,2	12,1±6,2	36,2±4,9**	34,3±7,4	67,9±6,4***	65,4±8,7

Примечание:

* – достоверность отличий от исходных показателей (до лечения) по группе ($p < 0,01$),

** – достоверность отличий между группами с АО без НТГ и группой I (без дополнительных ФР) ($p < 0,01$),

*** – достоверность отличий между группой с АО и НТГ и группой I (без дополнительных ФР) ($p < 0,01$).

В результате терапии во всех клинических группах выявлена достоверная динамика АД, так, в ходе 30-дневного наблюдения целевого уровня АД удалось достичь у 68% пациентов. Уровень САД снизился практически равнозначно во всех клинических группах (на 12%, 10% и 10% – в I, II и III группах соответственно). Динамика снижения ДАД была менее выраженной и составила 6%, 7% и 4% в I, II и III группах соответственно.

Во всех клинических группах наблюдалась тенденция к снижению уровня лептина, ХС, ТГ, позитивная динамика снижения уровня инсулина через 2 часа после введения глюкозы. Однако динамика показателей липидного обмена отличалась большей достоверностью. Так, уровень ХС достоверно снизился на фоне терапии во всех клинических группах (на 6%, 7% и 12% в I, II и III группах соответственно). Достоверная динамика ТГ имела место только во II группе (-9%), а в III группе снижение на 5%, по сравнению с исходной, не было достоверным. Несмотря на практически равнозначную динамику снижения уровня лептина у пациентов II и III групп (-40% от исходного уровня), достоверными различия были только в группе с АО без НТГ. Максимальная динамика роста ХС ЛВП была продемонстрирована в группе с АО и НТГ (15%) и менее выраженная в группе лиц с АО без НТГ.

Полученные данные подтверждают, что при сочетании АГ с АО развивается инсулинорезистентность, усугубляющая течение гипертензии и сочетающаяся с атерогенными изменениями и высоким уровнем лептина, что требует более агрессивной и комбинированной терапии. В контексте полученных данных очевидно, что внимание врачей должно быть привлечено к случаям сочетания умеренных форм АГ и АО, как к состояниям с очень высоким риском, сходным по своим атерогенным параметрам с МС.

В результате проведенной терапии получены данные, которые свидетельствуют о высокой антигипертензивной активности лизиноприла у пациентов с АГ вне зависимости от степени выраженности сопутствующих ФР. Проведенный анализ демонстрирует его позитивное влияние на показатели липидного и углеводного обмена. Хорошая переносимость и редкость побочных явлений, выявленных в процессе терапии (у 3 пациентов имели место сухой кашель, у 2 пациентов отмечалась гипотензия «первой дозы», корректировавшиеся пересмотром и титрованием суточной дозы препарата) являются основанием к высокой приверженности пациентов к терапии.

Выводы

1. Дифференциация пациентов с АГ в соответствии со степенью манифестации абдоминального ожирения и нарушениями углеводного обмена дает возможность более детально оценить вклад каждого из факторов риска в патогенез патологического процесса и выработать дифференцированную тактику в отношении их коррекции.
2. Полученные данные продемонстрировали равнозначно эффективное антигипертензивное действие терапии лизиноприлом во всех клинических группах.
3. Применение лизиноприла на протяжении 30 дней позволило достоверно снизить показатели холестерина и триглицеридов в обеих группах пациентов с ожирением и выявить тенденцию к повышению уровня лептина и снижению уровня толерантности к глюкозе.
4. Максимальная достоверная динамика метаболических показателей в группе лиц с артериальной гипертензией и абдоминальным ожирением (без признаков нарушенной толерантности к глюкозе) свидетельствует об эффективности монотерапии лизиноприлом у пациентов с преимущественными проявлениями липидного дисбаланса.

Список литературы

- Амосова Е.Н. Новые возможности снижения кардиоваскулярного риска у больных артериальной гипертензией // Здоров'я України. – 2005. – №22 (131). – С.17. /Amosova Ye.N. Novyye vozmozhnosti snizheniya kardiovaskulyarnogo riska u bol'nykh arterial'noy gipertenziyey // Zdorov'ya Ukrainy. – 2005. – №22 (131). – С.17./
- Горбась І.М., Смирнова О.О., Кваша І.П., Дорогой А.П. Оцінка ефективності «Програми профілактики і лікування артеріальної гіпертензії в Україні» за даними епідеміологічних досліджень // Артеріальна гіпертензія. – 2010. – №6 (14). – С. 51–67. /Gorbasy I.M., Smirnova O.O., Kvasha I.P., Dorogoy A.P. Otsinka efektyvnosti «Programy profilaktyky i likuvannya arterial'noi gipertenzii v Ukraini» za danymy epidemiologichnykh doslidzhen' // Arterial'naya gipertenziya. – 2010. – №6 (14). – С. 51–67./
- Дорогой А.П. Термін виконання «Програми профілактики і лікування артеріальної гіпертензії в Україні» закінчився, проблеми залишилися. Що далі? // Артеріальна гіпертензія. – 2011. – №3 (17). – С. 29–36. /Dorogoy A.P. Termin vykonannya «Programy profilaktyky i likuvannya arterial'noi gipertenzii v Ukraini» zakinchyvsya, problemy zalyshylysia. Shcho dali? // Arterial'naya gipertenziya. – 2011. – №3 (17). – С. 29–36./
- Клінічна настанова робочої групи з артеріальної гіпертензії Української асоціації кардіологів. Наказ Міністерства охорони здоров'я від 24 травня 2012 року №384. – 129с. /Klinichna nastanova robochoi grupy z arterial'noi gipertenzii Ukrains'koi asotsiatsii kardiologiv. Nakaz Ministerstva okhorony zdorov'ya vid 24 travnya 2012 roku №384. – 129s./

- Коваленко В.М., Сіренко Ю.М., Дорогой А.П. Реалізація Програми профілактики і лікування артеріальної гіпертензії в Україні // Український кардіологічний журнал. – 2010. – Додаток 1. – С. 3–12. /Kovalenko V.M., Sirenko Yu.M., Dorogoy A.P. Realizatsiya Programy profilaktyky i likuvannya arterial'noi gipertenzii v Ukraini // Ukrains'kyu kardiologichnyy zhurnal. – 2010. – Dodatok 1. – S. 3–12./
- Шевченко О.П., Шевченко А.О. Ингибиторы АПФ у больных метаболическим синдромом // Кардиология. – 2012. – №4. – С. 42–46. /Shevchenko O.P., Shevchenko A.O. Ingibitory APF u bol'nykh metabolicheskim sindromom // Kardiologiya. – 2012. – №4. – S. 42–46./
- Aneja A., El-Atat F., McFarlane S.I., Sowers J.R. Hypertension and obesity // Recent Progr. Horm. Res. – 2004. – Vol.59. – P. 169–205.
- Cheung B.M., Cheung G.T., Lauder I.J. et al. Meta-analysis of large outcome trials of angiotensin receptor blockers in hypertension // J. Hum. Hypertens. – 2006. – Vol.20. – P. 37–43.
- Danias P.G., Tritos N.A., Stuber M. et al. Cardiac structure and function in the obese: a cardiovascular magnetic resonance imaging study // J. Cardiovasc. Magn. Reson. – 2003. – Vol.5. – P. 431–438.
- 2013 ESH/ESC Guidelines for the management of arterial hypertension / The Task Force for the management of arterial hypertension of the European Society of Hypertension (ESH) and of the European Society of Cardiology (ESC) // Journal of Hypertension. – 2013. – Vol.31. – P. 1281–1357.
- Glantz S.A. Primer of biostatistics. 4th edition. – McGraw-Hill, 2007. – 298p.
- Hansson L., Lindholm L.H., Niskanen L. et al. Effect of angiotensin-converting enzyme inhibition compared with conventional therapy on cardiovascular morbidity and mortality in hypertension: the Captopril Prevention Project (CAPPP) randomized trial // Lancet. – 1999. – Vol.353. – P. 611–616.
- Heart Outcomes Prevention Evaluation (HOPE) Study Investigators. Effects of ramipril on cardiovascular and microvascular outcomes in people with diabetes mellitus: results of the HOPE study and MICRO-HOPE substudy // Lancet. – 2000. – Vol.355. – P. 253–259.
- Lievre M., Gueret P., Gayet C. et al. Remission of left ventricular hypertrophy with ramipril independently of blood pressure changes: the HYCAR study (cardiac hypertrophy and ramipril) // Arch. Mal. Couer. Vaiss. – 1995. – Vol.88. – Spec. No 2. – P. 35–42.
- Mancini B.G.M., Henry G.C., Macay C. et al. Angiotensin-converting enzyme inhibition with quinapril improves endothelial vasomotor dysfunction in patients with coronary artery disease. The TREND (Trial on Reversing Endothelial Dysfunction) Study // Circulation. – 1996. – Vol.94. – P. 258–265.
- Poirier P., Giles T.D., Bray G.A. et al. American Heart Association; Obesity Committee of the Council on Nutrition, Physical Activity, and Metabolism. Obesity and cardiovascular disease: pathophysiology, evaluation, and effect of weight loss: an update of the 1997 American Heart Association Scientific Statement on Obesity and Heart Disease from the Obesity Committee of the Council on Nutrition, Physical Activity, and Metabolism // Circulation. – 2006. – Vol.113. – P. 898–918.
- Reisin E., Weir M.R., Falkner B. Lisinopril versus hydrochlorothiazide in obese hypertensive patients: a multicenter placebo-controlled trial. Treatment in obese Patients with Hypertension (TROPHY) Study Group // Hypert. – 1997. – Vol.30 (1). – P. 140–145.
- Sowers J.R., Standley P.R., Ram J.L. Hyperinsulinemia, insulin resistance and hyperglycemia: contributing factors in the pathogenesis of hypertension and atherosclerosis // Am. J. Hypertens. – 2013. – Vol.6. – P. 260–270.
- Stratton I.M., Kohner E.M., Aldington S.J. et al. UKPDS 50: risk factors for incidence and progression of retinopathy in type II diabetes over 6 years from diagnosis // Diabetologia. – 2001. – Vol.44. – P.156–163.

Представлено: О.П.Білозоров / Presented by: A.P.Belozorov

Рецензент: Н.І.Буланкіна / Reviewer: N.I.Bulankina

Подано до редакції / Received: 01.10.2015

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

У серії Вісника публікуються результати досліджень за всіма напрямками біологічних наук.

До публікації приймаються:

- закінчені оригінальні роботи, що досі ніде не видавалися (статті об'ємом 5–10 сторінок друкованого тексту, включаючи перелік посилань);
- описання оригінальних методів та приладів;
- теоретичні та проблемно-оглядові статті об'ємом до 20 сторінок друкованого тексту, включаючи перелік посилань;
- матеріали та повідомлення про події наукового життя;
- рецензії на книги.

Статті друкуються українською, російською та англійською мовами.

Текст експериментальної статті повинен складатися з наступних розділів: **«Вступ», «Методика» («Об'єкти та методи дослідження»), «Результати», «Обговорення»** (можливий об'єднаний розділ **«Результати та обговорення»**), **«Перелік посилань»**.

Текст статті починається з індексу УДК, далі заголовки звичайним шрифтом (**Arial – 12 pt**), ініціали та прізвища авторів (**Arial – 10 pt**), повні назви наукових установ, адреси електронної пошти (**Arial – 9 pt**) – **наявність контактної електронної адреси обов'язкова**.

Анотація розміщується під «шапкою» статті мовою оригіналу (**Arial – 9 pt**). Її обсяг – орієнтовано до 10 рядків. Під анотацією курсивом друкується список ключових слів (не більше 10). Анотація повинна бути побудована як реферат у реферативних журналах та відображати суть експериментів, основні результати та їх інтерпретацію. Анотація не повинна містити баластні слова, ввідні фрази та неінформативні вислови. Далі друкуються анотації (**Arial – 9 pt**) англійською і російською (якщо стаття написана українською) мовами разом із транскрипціями прізвищ авторів, перекладом назви роботи і відповідними списками ключових слів (**всього в статті мають бути резюме трьома мовами – українською, англійською, російською**).

Розділ **«Вступ»** повинен містити постановку проблеми у загальному вигляді та її зв'язок з важливими науковими або практичними завданнями; короткий аналіз останніх досліджень і публікацій, у яких розпочато рішення даної проблеми, виділення конкретних невирішених питань, яким присвячена стаття, формулювання мети роботи. Інакше кажучи, вступ повинен відповідати на питання: що відомо у даній області; що залишається невідомим; яка задача даної роботи. Бажано, щоб у експериментальних роботах формулюванню мети передувала робоча гіпотеза.

Розділ **«Методика»** повинен містити відомості про об'єкт (об'єкти) дослідження (з обов'язковим вказуванням повних латинських назв видів та авторів класифікації), умови експериментів, аналітичні методи, прилади та реактиви. У цьому ж розділі даються відомості про повтори експериментів, методи статистичного аналізу результатів.

У розділі **«Результати»** необхідно лише описати виявлені ефекти, не коментуючи їх, усі коментарі та пояснення виносяться в обговорення. Викладення результатів не повинно зводитись до переказу вмісту таблиць та графіків, воно повинно відображувати закономірності, які витікають з отриманих даних. Результати рекомендується представляти у минулому часі.

Задачею розділу **«Обговорення»** є узагальнення та інтерпретація результатів, аналіз причинно-наслідкових зв'язків між виявленими ефектами. Отриману інформацію необхідно порівняти з наявними літературними даними та показати її новизну. Обговорення повинно завершуватись відповіддю на питання, яке поставлено у вступі.

Таблиці друкуються у тексті, кожна повинна мати свій заголовок.

Рисунки виконуються у чорному кольорі, розміщуються у тексті. Кожний рисунок повинен мати свій заголовок. На кривих (крім безперервних реєстрацій) повинні бути нанесені експериментальні точки.

Посилання на літературу у тексті подаються у круглих дужках з вказуванням прізвища автора та року видання. Список посилань складається за абеткою, спочатку кирилицею, потім латиницею. Список не нумерується.

Електронні версії статей надсилаються до редакції електронною поштою.

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; ліве та праве – 2 см**. Разом з електронною версією до редакції надсилається тверда копія у двох примірниках, один з яких має бути підписаний авторами.

До статті прикладається рецензія фахівця у даній області досліджень (**зовнішня рецензія**).

На окремій сторінці вказують повністю **імена, по батькові та прізвища усіх авторів, телефони, факси, адреси електронної пошти та повні поштові адреси**.

Стаття, яка надходить до редакції, реєструється та направляється до наукового рецензента, який підписує статтю до друку. При наявності зауважень статтю повертають авторам для доопрацювання. Виправлений варіант (у двох примірниках) автор повинен повернути до редакції разом з початковим варіантом статті та відповіддю на всі зауваження.

Черговість виходу статей визначається датою надходження останнього варіанту.

Редакція залишає за собою право **виправляти та скорочувати рукопис, а також повертати авторам роботи, які не відповідають вимогам редакції**.

Вартість публікації статті розраховується наступним чином: 200 грн за роботу редакції (сума є фіксованою, не залежить від обсягу статті) + 40 грн за публікацію однієї сторінки (помножується на кількість сторінок) + вартість пересилання авторського екземпляра. Оплата приймається після отримання автором інформації про прийняття статті до друку.

Оплата приймається у вигляді поштового переказу на ім'я відповідального секретаря.